

SCIENCES SUP

Cours et Questions de réflexion

Master • CAPES • Agrégation

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

*Étienne Danchin
Luc-Alain Giraldeau
Frank Cézilly*

DUNOD

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

Cours et Questions de réflexion

Étienne Danchin

Directeur de recherches au CNRS

Luc-Alain Giraldeau

Professeur à l'Université du Québec à Montréal

Frank Cézilly

Professeur à l'Université de Bourgogne

DUNOD

Nous avons fait tout ce qui était en notre pouvoir pour obtenir les autorisations de reproduction nécessaires pour cet ouvrage.
Toute omission qui nous sera signalée se verra rectifiée dans la prochaine édition.

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, Paris, 2005
ISBN 2 10 005499 6

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^e et 3^e al., 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. 3352 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

*À toutes nos étudiantes et tous nos étudiants qui,
à travers leur curiosité intellectuelle
et leur intérêt pour l'écologie comportementale,
ont été notre première source de motivation
pour écrire cet ouvrage,
et à tous celles et ceux qui les suivront,
dans l'espoir de leur communiquer notre passion.*

Table des matières

Avant-propos. Les grands principes de la conception de l'ouvrage, É. DANCHIN, L.-A. GIRALDEAU et F. CÉZILLY	XIX	Le plan du livre	XXI
Les grands principes de la conception de l'ouvrage	XX	Remerciements	XXIII
		Les auteurs	XXV

PREMIÈRE PARTIE

Écologie comportementale : histoire, concepts et méthodes

Chapitre 1. Histoire de l'écologie comportementale, F. CÉZILLY	3	Chapitre 2. Concepts de base en écologie comportementale, É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU	27
1.1 Historique des sciences du comportement	3	2.1 Qu'est-ce que « l'écologie comportementale » ?	27
1.1.1 Les précurseurs	3	2.1.1 Une approche évolutionniste du comportement	27
a) Les origines lointaines	3	2.1.2 L'homogamie pour la taille chez les gammarès	28
b) Premiers développements de la physiologie sensorielle : vitalistes versus mécanistes	4	2.2 L'écologie comportementale : une approche évolutionniste	30
c) Les naturalistes	5	2.2.1 Qu'est-ce que l'évolution ?	30
1.1.2 L'apport du transformisme : de Lamarck à Darwin	7	2.2.2 La logique de l'évolution : information, réplicateurs et véhicules	32
a) Lamarck et le transformisme	7	a) L'évolution	32
b) L'œuvre de Darwin	8	b) Génotype et phénotype	32
c) Premières ébauches d'une approche évolutionniste du comportement	10	c) Des gènes...	32
1.1.3 L'approche behavioriste	11	d) ...aux avatars	32
1.1.4 L'approche cognitiviste	12	2.2.3 Phénotype, génotype et norme de réaction	33
1.2 L'éthologie	13	a) Hérité et héritabilité	33
1.2.1 Développement initial de l'éthologie : 1900-1935	14	b) Variance phénotypique et norme de réaction	35
1.2.2 Apogée de l'éthologie : 1935-1975	14	c) Variance phénotypique et plasticité phénotypique	36
1.2.3 Controverses et déclin de l'éthologie	18	d) Plasticité phénotypique et adaptation	37
1.3 L'avènement de l'écologie comportementale	20	2.2.4 Valeur sélective et aptitude phénotypique	38
1.3.1 La sociobiologie et ses origines	20	2.2.5 Évolution, sélection naturelle et adaptation	39
1.3.2 L'écologie comportementale	23	a) Qu'est-ce que la sélection naturelle ?	39
1.3.3 Statut actuel de la discipline et évolution des thèmes	24	b) Définition	39
Conclusion	25		
Lectures complémentaires	26		
Questions	26		

c) <i>Évolution, sélection naturelle et dérive génétique</i>	40	b) <i>... à l'origine de compromis...</i>	60
d) <i>Sélection et adaptation</i>	42	c) <i>... à étudier par des modèles</i>	60
2.2.6 Aptitude phénotypique inclusive	42	3.2.3 Optimisation en situation de fréquence-dépendance : la théorie des jeux	60
a) <i>Sélection de parentèle</i>	44	a) <i>La solution aux jeux évolutifs : la stratégie évolutivement stable</i>	62
b) <i>La règle d'Hamilton</i>	45	b) <i>Un exemple de SÉS : la sex-ratio</i>	63
2.3 La transmission culturelle des comportements : au-delà des gènes?	45	3.2.4 Un problème récurrent : l'estimation de l'aptitude phénotypique	63
2.3.1 Culture et transmission culturelle	46	a) <i>Comportement, aptitude phénotypique et démographie</i>	63
2.3.2 Évolution par mutation/sélection et évolution culturelle	46	b) <i>Devise de conversion et aptitude</i>	64
a) <i>Une héritabilité culturelle...</i>	47	c) <i>Quelle devise de conversion utiliser?</i>	64
b) <i>... par imitation, avec erreurs possibles...</i>	47	d) <i>Les outils et méthodes d'estimation de l'aptitude</i>	65
c) <i>... mais il existe des différences</i>	47	3.2.5 L'ingénierie phénotypique : un outil d'avenir?	65
d) <i>Ces deux formes d'évolution sont cependant couplées</i>	48	3.3 L'approche génétique	67
e) <i>Vers une définition de la culture adaptée aux questions évolutives</i>	48	3.3.1 Quelques limites de l'approche phénotypique	67
2.3.3 Importance et réalité de la transmission culturelle	49	3.3.2 Gènes et comportement : quelle relation?	68
Lectures complémentaires	50	a) <i>L'étude des différences entre populations</i>	69
Questions	50	b) <i>La sélection artificielle et l'apport de la génétique quantitative</i>	71
Chapitre 3. Stratégies de recherche en écologie comportementale		c) <i>L'apport des biotechnologies</i>	71
F. CÉZILLY, É. DANCHIN		3.4 L'approche comparative	72
et L.-A. GIRALDEAU	51	3.4.1 Méthodes qualitatives	72
3.1 Théories, principes, modèles et expériences	51	a) <i>Les lézards et les mammifères du désert du Chihuahuan</i>	72
3.1.1 La distinction entre théorie, principe et modèle en écologie comportementale	52	b) <i>Risques de prédation et enlèvement des coquilles d'œuf</i>	73
3.1.2 La démarche expérimentale	53	c) <i>Tisserins solitaires ou coloniaux</i>	73
a) <i>Les filets des hirondelles rustiques</i>	53	3.4.2 Méthodes quantitatives	74
b) <i>Ce sont les cigognes qui apportent les bébés</i>	53	a) <i>L'effet de la taille du corps : un problème d'allométrie</i>	74
c) <i>De retour chez les hirondelles rustiques</i>	55	b) <i>L'effet de la phylogénie</i>	76
d) <i>Les vertus et méthodes de l'expérimentation</i>	56	c) <i>Le problème des caractères ancestraux</i>	78
3.2 L'approche phénotypique	57	d) <i>Les grands types de méthodes quantitatives</i>	80
3.2.1 Le concept d'optimisation	57	e) <i>Forces et faiblesses de l'approche comparative</i>	83
a) <i>Aspects fonctionnels de la prise de décision : une approche « économétrique »</i>	57	Conclusion : complémentarité des différentes approches	85
b) <i>Optimisation et perfection</i>	58	Lectures complémentaires	86
3.2.2 Optimisation statique versus optimisation dynamique	59		
a) <i>Le temps et l'énergie, deux ressources limitées...</i>	59		

DEUXIÈME PARTIE

Grandir et choisir un habitat de vie pour exploiter les ressources

Chapitre 4. Développement du phénotype : l'approche physiologie évolutive,		4.1.2 Gènes et comportement	90
A. M. DUFTY et É. DANCHIN	89	4.1.3 Facteurs non génétiques	90
4.1 Introduction	89	4.1.4 Les hormones et leur régulation	92
4.1.1 Relation entre phénotype et génotype	89	a) <i>Transport d'hormones et cellules cibles</i>	92
		b) <i>Autres mécanismes de régulation</i>	95

4.1.5	Les effets du comportement sur les hormones	95	Chapitre 5. Stratégies d'approvisionnement solitaire, L.-A. GIRALDEAU	129
4.1.6	Rôle du contexte en endocrinologie comportementale et adaptation	96	5.1	La notion de ressource 129
4.2	La différenciation sexuelle	99	5.2	L'approche de modélisation 130
4.2.1	Comment est déterminé le phénotype sexuel de la gonade?	99	5.3	Le modèle de sélection optimale des proies 130
a)	Déterminisme du sexe	99	5.3.1	Esquisse d'une analyse économique 131
b)	Caractères sexuels secondaires	102	5.3.2	Tests du modèle : deux exemples classiques 133
4.2.2	Comment émergent les comportements typiquement mâle et femelle?	104	a)	Les crabes et les moules 134
	<i>L'hypothèse organisationnelle/activationnelle</i>	104	b)	Les mésanges et le ténébrion 135
4.2.3	La plasticité phénotypique dans un sexe, ou comment l'environnement influence le phénotype	107	5.4	Le modèle d'exploitation optimale des parcelles 137
a)	Chez les lézards	107	5.4.1	Le modèle 137
b)	Chez les poissons	108	a)	Contraintes liées au modèle biologique 137
4.3	Effets environnementaux sur le développement du phénotype	108	b)	Contraintes liées aux formalisations mathématiques 137
4.3.1	Les effets maternels : un autre moyen de transmettre des informations sur l'état de l'environnement	110	5.4.2	Analyses du modèle des parcelles 138
a)	Effets maternels parmi les divers taxa	111	a)	Une analyse verbale 138
b)	Effets maternels et adaptation	112	b)	Une analyse géométrique 138
4.4	Les grandes transitions dans les stratégies biodémographiques	112	5.4.3	Tests du modèle d'exploitation optimale des parcelles 140
4.4.1	La première transition : la naissance	113	5.4.4	Et lorsque le modèle ne marche pas tout à fait? 141
4.4.2	L'émancipation	113	5.4.5	Un raffinement à propos de l'information 142
4.4.3	La dispersion de naissance : un processus condition-dépendant	113	a)	Comment sait-on qu'un animal échantillonne? 142
a)	L'importance de la condition corporelle	114	b)	L'ajout de considérations stochastiques 143
b)	Des interactions entre divers facteurs	114	5.4.6	Un raffinement de la devise de conversion : l'effet du risque 145
4.4.4	La migration	116	5.4.7	Une étude de la sensibilité au risque chez la musaraigne 146
a)	Une composante génétique	116	5.4.8	De l'approvisionnement solitaire... 147
b)	Une cascade de changements profonds	116	5.4.9	... à l'approvisionnement social 147
4.5	La plasticité phénotypique chez l'adulte	117	Résumé	147
4.5.1	Le chant des oiseaux	117	Lectures complémentaires	148
4.5.2	Les comportements de soins parentaux	119	Questions de réflexion	148
a)	Chez les mammifères	119		
b)	Chez les oiseaux	120	Chapitre 6. Approvisionnement social, L.-A. GIRALDEAU	149
c)	Chez les poissons	122	6.1	Introduction 149
4.5.3	La réponse des corticosurrénales	123	6.1.1	Une approche distincte : la théorie évolutive des jeux 149
Conclusion et directions futures		125	6.2	Se joindre à un groupe : où et avec qui manger? 150
Deux grandes conclusions		125	6.2.1	Les effets néfastes du groupe 150
<i>L'état du phénotype est hautement condition-dépendant</i>		125	a)	La compétition par exploitation 150
<i>Une grande stabilité des structures mais une grande plasticité des fonctions entre les espèces</i>		125	b)	La compétition par interférence 150
Quel avenir pour la physiologie évolutive?		125	6.2.2	Les effets bénéfiques du groupe 151
Lectures complémentaires		127	a)	La réduction des menaces de prédation 151
Question		127	b)	Les avantages liés à l'exploitation des ressources 151

6.2.3	Où manger en situation d'économie dispersive?	152	c)	Contraintes liées aux caractéristiques de l'individu : interactions phénotype-environnement	179
a)	La distribution libre idéale	152	d)	Contraintes liées à l'environnement et aux congénères	181
b)	Interférence variable	157			
6.2.4	Quand les autres sont avantageux	161	7.3	Montrer l'existence d'un choix	181
a)	Taille de groupe attendue : groupe de taille optimale ou stable?	161	7.3.1	Étude des patterns de distribution : la « distribution libre idéale » et ses limites	181
b)	À bas le paradoxe du grégarisme	162	a)	Un concept théorique	182
6.3	La recherche des parcelles au sein de groupes	163	b)	Les limites et les points forts du concept de la DLI	182
6.3.1	Le modèle de base : le partage d'information	163	c)	Que peut-on réellement tirer de l'observation des patterns?	182
6.3.2	Le jeu producteur/chapardeur	163	7.3.2	L'étude du comportement d'échantillonnage : la prospection	183
a)	Deux conséquences importantes de l'analyse des jeux et de la SÉS	165	7.3.3	L'étude des processus de choix	184
b)	Combien de chapardeurs? Un test du modèle	165	a)	Des modèles...	184
6.4	Exploitation sociale des parcelles	167	b)	... des observations...	185
6.4.1	Présence d'information publique	167	c)	...et des expériences	185
6.4.2	Arrivée séquentielle de compétiteurs	168	7.4	Quelles sources d'information pour sélectionner son habitat?	185
6.4.3	Arrivée simultanée des compétiteurs	168	7.4.1	Critères de choix directs et indirects	185
6.5	Le choix des proies en situation compétitive	169	a)	Critères directs	185
Conclusion		169	b)	Critères indirects	185
Lectures complémentaires		170	7.4.2	Comparaison de stratégies basées sur différentes sources d'information	187
Questions de réflexion		170	7.5	Quelles sources d'information sont effectivement utilisées?	189
Chapitre 7. La sélection d'un lieu de reproduction, T. BOULINIER, M. MARIETTE et É. DANCHIN		171	7.5.1	Contraintes sur les critères d'information	189
7.1	Introduction	171	7.5.2	Sources d'information déduites des patterns de distribution et de performance des individus	190
7.1.1	En quoi la sélection d'un lieu de reproduction diffère de celle d'un lieu d'approvisionnement?	171	7.5.3	L'utilisation de l'information publique	191
7.1.2	Information personnelle ou information publique	172	a)	La prospection a lieu dans la fenêtre temporelle favorable à l'estimation de la performance des congénères	191
7.1.3	L'importance de choisir un bon site de reproduction	172	b)	Des présupposés et prédictions sont soutenus par des corrélations...	192
7.1.4	Habitats et parcelles	172	c)	...et par des expérimentations	193
7.1.5	Qu'entend-on réellement par choix?	172	7.6	Conséquences de la sélection de l'habitat : la dynamique de la distribution des individus	195
7.2	Des habitats variables dans l'espace et dans le temps : contexte pour la sélection de l'habitat	174	7.6.1	Des stratégies individuelles générant différentes distributions	195
7.2.1	Hétérogénéité spatiale et prévisibilité temporelle, notion d'échelle	174	a)	Effet de régulation des populations	195
a)	Un problème d'échelle	174	b)	Sélection de l'habitat et probabilité d'extinction locale	196
b)	Quels facteurs sont-ils pertinents?	174	c)	Sélection de l'habitat et évolution de la colonialité	196
c)	Caractéristiques biologiques	175	7.6.2	Sélection de l'habitat et biologie de la conservation	196
d)	Caractéristiques sociales	176	a)	Des petites populations	196
e)	Interactions entre facteurs (disposition spatiale, contraintes temporelles...)	177	b)	Des environnements modifiés de manière non naturelle	197
7.2.2	Contraintes sur la sélection de l'habitat – du modèle général au processus de choix	177	c)	Des populations réintroduites	197
a)	Contraintes liées aux caractéristiques de l'espèce	178			
b)	Contraintes liées aux traits d'histoire de vie	179			

Conclusion	197	<i>b) Mais la reconnaissance des apparentés devrait apparaître dans de nombreux autres contextes</i>	216
Lectures complémentaires	198		
Questions	198	8.2.4 La dispersion : un comportement omnibus pour de multiples causes	217
Chapitre 8. L'évolution de la dispersion, J. CLOBERT, M. DE FRAIPONT et É. DANCHIN	199	8.3 Composantes biodémographiques et comportements de dispersion	220
8.1 Introduction	199	8.4 Mécanismes de la dispersion	222
8.1.1 Mouvement dans le temps comme alternative au mouvement dans l'espace	199	8.4.1 L'importance des conditions	222
8.1.2 Mouvement dans le temps ou dans l'espace	199	<i>a) Des arguments empiriques</i>	222
8.1.3 Qu'entend-on par dispersion ?	199	<i>b) Des raisons théoriques : l'importance de la prévisibilité environnementale</i>	224
8.2 Causes de la dispersion	201	<i>c) Le rôle des hormones</i>	224
8.2.1 Le rôle de la qualité de l'environnement physique	201	8.5 Distance de dispersion, aptitude et dynamique des populations	227
<i>a) Deux grands types d'approche historique quelquefois contradictoires</i>	203	8.5.1 Distances et causes de la dispersion	228
<i>b) Des modèles qui ignorent en fait la dimension comportementale</i>	204	8.5.2 Aptitude des dispersants et des philopatriques	229
8.2.2 Le rôle de l'environnement social	206	8.5.3 Dispersion, aptitude et dynamiques de population	230
<i>a) Distribution libre idéale et compétition intraspécifique</i>	206	Conclusion	230
<i>b) Recherche de partenaire, compétition intra et intersexuelle et la dépression de consanguinité</i>	212	Deux modèles conceptuels pour l'évolution de la dispersion	231
8.2.3 Le rôle de l'environnement génétique. Interactions entre proches génétiques et évolution de la reconnaissance individuelle	215	La dispersion une famille de comportements ?	231
<i>a) L'entraide devrait favoriser l'évolution de mécanismes de reconnaissance des proches génétiques</i>	215	La dispersion de reproduction : un comportement peut-être moins complexe	231
		Compétition interspécifique, prédation et parasitisme et dispersion	232
		Lectures complémentaires	232
		Questions de réflexion	232

TROISIÈME PARTIE

Choisir un partenaire, les conflits sexuels

Chapitre 9. La sélection sexuelle : un autre processus évolutif É. DANCHIN et F. CÉZILLY	235	9.2.2 Sélection sexuelle et compétition	240
9.1 De Darwin à nos jours : historique des études sur la sélection sexuelle	236	<i>a) L'anisogamie et ses conséquences</i>	240
9.1.1 L'opposition entre Darwin et Wallace	236	<i>b) Généralisation à la notion d'investissement</i>	241
9.1.2 La contribution de Fisher	236	<i>c) Les grands types de sélection sexuelle</i>	242
9.1.3 La contribution de Lande	237	<i>d) Armement ou ornement ?</i>	243
9.1.4 Le principe du handicap	237	<i>e) Dans quelle direction s'exerce la sélection intersexuelle ?</i>	246
9.1.5 Le renouveau : la prédominance actuelle de la sélection sexuelle en écologie comportementale	239	9.2.3 Comment mesurer la sélection sexuelle ?	250
9.2 Les fondements du processus de sélection sexuelle	239	9.3 La sélection intrasexuelle	250
9.2.1 Relation entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle	239	9.3.1 Évolution du dimorphisme de taille	250
		<i>a) Quelques aspects théoriques</i>	250
		<i>b) Études empiriques</i>	252
		9.3.2 Évolution et conséquences du gardiennage précopulatoire	255

9.4 La sélection intersexuelle	256	9.7 Influences socioculturelles sur le processus de sélection sexuelle	285
9.4.1 Obtention de bénéfices directs	256	9.7.1 Influences directe et indirecte de l'environnement social	285
a) <i>Capacité d'insémination des mâles et fécondité des femelles</i>	256	9.7.2 Transmission culturelle des préférences sexuelles	287
b) <i>Protection et sécurité</i>	257	9.8 Sélection sexuelle et spéciation	288
c) <i>Accès aux ressources</i>	258	9.8.1 Mécanismes reliant la sélection sexuelle et la spéciation	288
d) <i>Soins parentaux</i>	259	a) <i>La divergence allopatrique</i>	288
9.4.2 Obtention de bénéfices indirects	260	b) <i>La divergence sympatrique</i>	289
a) <i>Le processus de Fisher-Lande</i>	260	9.8.2 La sélection sexuelle peut-elle favoriser la spéciation?	289
b) <i>Où commence et où s'arrête le processus d'emballlement?</i>	264	a) <i>La reconnaissance du partenaire : source d'isolement préreproducteur?... </i>	289
c) <i>Les tests du processus de Fisher-Lande</i>	266	b) <i>... ou bien l'adaptation comme source de l'isolement préreproducteur?</i>	290
9.4.3 Le principe du handicap	268	9.8.3 Quelques études de cas	290
a) <i>Types de handicaps</i>	269	a) <i>Processus de renforcement</i>	290
b) <i>Les traits des mâles fonctionnent-ils comme des handicaps?</i>	269	b) <i>Déplacement de caractères reproductifs</i>	293
c) <i>Le paradoxe des « bons gènes »</i>	271	9.8.4 Compétition sexuelle postcopulatoire et spéciation	295
d) <i>L'hypothèse d'Hamilton-Zuk</i>	271	Conclusion	298
e) <i>L'hypothèse du handicap d'immuno-compétence</i>	272	Lectures complémentaires	298
9.4.4 Le principe d'exploitation sensorielle	273	Questions de réflexion	298
a) <i>Quatre critères pour détecter une exploitation sensorielle</i>	273	Chapitre 10. Régimes d'appariement et soins parentaux	
b) <i>Des exemples d'exploitation sensorielle</i>	273	F. CÉZILLY et É. DANCHIN	299
c) <i>L'origine du biais sensoriel : une question ouverte</i>	274	10.1 Quelques grands principes généraux	300
d) <i>Quelle place pour l'exploitation sensorielle?</i>	274	10.2 Les grands types de régimes d'appariement	301
9.4.5 Conclusion : la sélection intersexuelle est-elle un processus pluraliste?	274	10.2.1 Promiscuité sexuelle	301
a) <i>Processus fisherien versus hypothèse des bons gènes : vers une réconciliation?</i>	275	a) <i>Des gastéropodes...</i>	301
b) <i>Peut-on séparer l'importance relative des bénéfices directs et indirects?</i>	275	b) <i>... Des oiseaux...</i>	301
9.5 Compétition spermatique et choix cryptique des femelles	276	c) <i>...et des singes</i>	302
9.5.1 Compétition spermatique	276	10.2.2 Polygynie	302
a) <i>Définition</i>	276	a) <i>Polygynie basée sur la monopolisation des ressources</i>	302
b) <i>Quel type de compétition?</i>	276	b) <i>Polygynie basée sur la monopolisation des femelles : les harems</i>	304
c) <i>Quelques exemples d'adaptations des mâles</i>	277	c) <i>Leks</i>	305
9.5.2 Possibilités de choix cryptique par les femelles	279	10.2.3 Polyandrie	308
a) <i>Choix cryptique de préfécondation</i>	279	a) <i>Deux types de polyandrie</i>	308
b) <i>Choix au moment de la fécondation : la fin de la méiose influencée par l'haplotype du spermatozoïde</i>	281	b) <i>Des femelles qui jouent le rôle des mâles</i>	308
c) <i>Choix cryptique postfécondation</i>	281	c) <i>Des mâles qui coopèrent pour élever les petits d'une seule femelle</i>	309
9.5.3 Lien entre compétition spermatique et choix cryptique des femelles	282	10.2.4 Monogamie	309
9.6 Conflit sexuel : causes et conséquences	282	a) <i>La monogamie intra-saison de reproduction</i>	310
9.6.1 Arguments empiriques	283	b) <i>Pérennité des liens du couple entre saisons de reproduction</i>	313
9.6.2 Conflit intersexuel et sélection sexuelle par course-poursuite	284		

10.3 Ambiguïté et flexibilité des régimes d'appariement	315
10.3.1 Des différences selon que l'on prend le point de vue des mâles ou des femelles	316
10.3.2 Les régimes sont fortement dynamiques	316
a) <i>Variations entre populations</i>	316
b) <i>Variations au sein d'une même population</i>	316
c) <i>Des catégories qui décrivent mal la diversité des régimes</i>	316
d) <i>Les régimes d'appariement sont façonnés par les conditions environnementales</i>	317
10.3.3 Le décalage entre apparence et réalité profonde des régimes d'appariement	317
10.4 Comportement parental et régimes d'appariement	318
10.4.1 Coûts et bénéfices associés au comportement parental	318
a) <i>Les soins parentaux</i>	318
b) <i>la dépense parentale</i>	319
c) <i>L'investissement parental</i>	319
10.4.2 Comportement parental et stratégies biodémographiques	320
a) <i>Espèces longévives ou à faible durée de vie</i>	320
b) <i>le rôle de l'âge des parents</i>	320
10.4.3 Partage des soins parentaux entre les sexes	322
a) <i>L'importance du mode de fécondation</i>	322
b) <i>Le rôle de l'homéothermie</i>	322
c) <i>Soins biparentaux</i>	323
10.5 Compétition spermatique et régimes d'appariement	324
10.5.1 Modalités de la compétition spermatique et régime d'appariement : différences fondamentales entre les oiseaux et les mammifères	324
10.5.2 Paternité hors couple et comportement paternel	326
a) <i>Un cadre théorique...</i>	326
b) <i>... difficile à tester</i>	326
10.6 Conflits familiaux	327
10.6.1 Le modèle de Trivers...	327
10.6.2 ... et ses généralisations	328
10.6.3 Conflits parent-progéniture chez les busards	328
10.6.4 Des conflits allant jusqu'au fratricide	328
10.6.5 Les signaux de quémance des jeunes envers leur parent peuvent-ils être honnêtes ?	329
Conclusion	329
Lectures complémentaires	330
Questions	330

Chapitre 11. Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle, M. CHAPUISAT	331
11.1 Introduction	331
Ils s'en vont deux par deux	331
11.2 La théorie de Fisher : une allocation égale dans chaque sexe	332
11.2.1 Sex-ratio numérique	332
11.2.2 Une question d'investissement	335
11.2.3 Formalisation mathématique	336
11.2.4 Importance de l'argument de Fisher	336
a) <i>Conséquences et prédictions du modèle de Fisher</i>	336
b) <i>Validation de ces prédictions</i>	338
c) <i>Importance historique</i>	338
11.3 Une théorie générale	338
11.3.1 Les limites du modèle de Fisher	338
11.3.2 Le principe du « retour sur investissement » égal	339
a) <i>Fisher généralisé</i>	339
b) <i>Ce qu'apporte cette généralisation</i>	341
c) <i>L'importance du facteur limitant</i>	341
11.3.3 Allocation dans la population et dans la famille	341
11.4 Variations entre les familles et ajustement conditionnel de l'allocation	343
11.5 Condition parentale et facteurs écologiques locaux	343
11.5.1 Attractivité du père chez les oiseaux	344
11.5.2 Statut social de la mère chez les cerfs et les primates	344
11.5.3 Taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes	346
11.5.4 Présence d'assistants chez les oiseaux à reproduction coopérative	347
11.6 Contrôle social et asymétries de parenté	348
11.6.1 Sélection de parentèle et variations dans les degrés de parenté	348
11.6.2 Variations d'allocation entre les espèces	349
a) <i>Une analyse comparative</i>	350
b) <i>Quelques faiblesses de cette analyse</i>	350
11.6.3 Variations d'allocation entre les colonies : théorie des « sex-ratios spécialisées »	351
a) <i>Une théorie subtile</i>	351
b) <i>Tests empiriques de cette théorie</i>	352
11.7 Compétition et coopération entre individus apparentés	354
11.7.1 Compétition entre mâles apparentés	354
11.7.2 Coopération entre mâles apparentés	355
11.7.3 Compétition entre femelles apparentées	355
11.7.4 Coopération entre femelles apparentées	356

11.8 Locus de contrôle et hérédité non mendélienne	356	11.9.3 Déterminisme haplo-diploïde	358
11.8.1 Chromosomes sexuels	356	11.9.4 Contrôle après la conception	358
11.8.2 Chromosomes surnuméraires	357	11.9.5 Le cas des hyménoptères sociaux	359
11.8.3 Facteurs cytoplasmiques	357	11.10 Contraintes et précision de l'adaptation	359
11.9 Mécanismes proximaux permettant de manipuler l'allocation	357	Perspectives et défis futurs	361
11.9.1 Déterminisme chromosomique	358	Résumé et conclusion	361
11.9.2 Déterminisme environnemental	358	Lectures complémentaires	362
		Questions de réflexion et problèmes	363

QUATRIÈME PARTIE

Interagir avec les autres : socialité et défense contre les parasites

Chapitre 12. Vivre en groupe : hypothèses et controverses, É. DANCHIN et L.-A. GIRALDEAU	367	<i>f) Des leks aux colonies : l'hypothèse du « lek caché »</i>	393
12.1 Introduction	367	<i>g) Des espèces territoriales agrégées</i>	394
12.2 Approche fonctionnelle classique	369	12.3.5 L'importance de l'information	396
12.2.1 Les aspects spatiaux de la vie en groupe	369	<i>a) Information et partage d'information</i>	396
12.2.2 Vie en groupe et prédation	371	<i>b) Partage d'information et agrégation</i>	397
<i>a) Effet de vigilance</i>	371	12.3.6 Une synthèse : la vie en groupe en tant que propriété émergente de la sélection des commodités	401
<i>b) Effets de dilution</i>	375	<i>a) L'hypothèse de la sélection des commodités</i>	401
<i>c) Effet de confusion</i>	377	<i>b) La sélection des commodités intègre l'approche fonctionnelle classique</i>	402
<i>d) Défense en groupe</i>	377	<i>c) La vie en groupe est-elle encore une énigme évolutive ?</i>	403
12.2.3 Vie en groupe et recherche de la nourriture	377	Résumé et conclusion	404
<i>a) L'hypothèse du centre d'information</i>	377	Lectures complémentaires	404
<i>b) Une hypothèse très controversée</i>	378	Questions de réflexion	405
<i>c) Encore un problème de tricheur</i>	378		
<i>d) Une des hypothèses alternatives : « l'hypothèse du centre de recrutement » (HCR)</i>	379	Chapitre 13. L'évolution de la coopération, J.-F. LEGALLIARD et R. FERRIÈRE	407
<i>e) Un débat qui continue aujourd'hui</i>	381	13.1 Introduction	407
12.3 Vers une nouvelle approche de l'évolution de la colonialité	382	13.2 Position des problèmes	407
12.3.1 Le constat de base	382	13.2.1 Altruisme, coopération, socialité : définitions	407
12.3.2 L'émergence de nouvelles approches	383	13.2.2 Pressions de sélection	410
<i>a) Définir l'agrégation</i>	383	13.2.3 Origine et stabilité évolutives	411
<i>b) Un problème de choix de l'habitat</i>	385	<i>Un jeu entre prisonniers</i>	412
<i>c) Un problème de choix du partenaire</i>	385	13.3 Déterminisme génétique et plasticité phénotypique	412
12.3.3 Choix de l'habitat et agrégation	385	13.3.1 Déterminisme génétique simple	412
<i>a) L'importance de l'information utilisée</i>	386	<i>a) Bactériophages</i>	412
<i>b) Les processus de choix de l'habitat peuvent-ils produire des colonies ?</i>	386	<i>b) Amibes sociales</i>	413
<i>c) L'hypothèse de « l'imitation d'habitat »</i>	388	<i>c) Insectes sociaux</i>	413
12.3.4 Choix du partenaire et agrégation	388	13.3.2 Interaction gène × environnement	413
<i>a) La sélection sexuelle oubliée</i>	388	<i>a) Des pucerons tricheurs</i>	413
<i>b) La sélection sexuelle chez les espèces monogames</i>	389	<i>b) Des rousserolles coopératives</i>	413
<i>c) Les femelles peuvent-elles forcer les mâles à s'agréger ?</i>	389		
<i>d) Des petits pingouins pas très catholiques</i>	390		
<i>e) Une agrégation qui ne bénéficie à personne</i>	391		

13.4 Coûts et bénéfices de l'altruisme : évaluation empirique	414	Conclusions	437
13.4.1 Coûts directs	415	Lectures complémentaires	439
13.4.2 Bénéfices directs	416	Questions	440
13.4.3 Coûts indirects	417		
13.4.4 Bénéfices indirects	417	Chapitre 14. Communication et évolution des signaux,	
13.5 Origine de l'altruisme inconditionnel	417	M. THÉRY et É. DANCHIN	441
13.5.1 Sélection de parentèle et règle de Hamilton	417	14.1 Introduction	441
a) <i>La règle de Hamilton redécouverte</i>	417	14.2 Les concepts de l'étude de la communication	442
b) <i>Structure d'apparentement</i>	418	14.2.1 Les différentes manières de concevoir la communication	442
13.5.2 Contexte écologique	418	14.2.2 Sélection naturelle et sexuelle des signaux	443
a) <i>Des rats-taupes altruistes</i>	419	14.2.3 L'intentionnalité : l'existence d'un bénéfice pour l'émetteur	444
b) <i>Saturation de l'habitat et évolution de la coopération chez les oiseaux</i>	420	14.2.4 Exploitation et indiscretion par le récepteur	444
13.5.3 Contexte génétique	420	a) <i>Des proies exploitées par les prédateurs, des hôtes exploités par les parasites</i>	444
13.5.4 La facilitation par effet de groupe	421	b) <i>Des congénères indiscrets</i>	446
a) <i>Kidnapping chez les oiseaux</i>	421	14.2.5 Sources d'information, décision et réponse comportementale	448
b) <i>La facilitation par effet de groupe peut-elle expliquer l'évolution de la coopération ?</i>	423	14.2.6 La communication et l'honnêteté	449
13.6 Évolution de l'altruisme conditionnel	423	a) <i>Le principe du handicap</i>	449
13.6.1 Conditionnement à l'état de l'agent	423	b) <i>Exemples de handicaps</i>	450
a) <i>La stratégie du donnant-donnant peut-elle être observée dans la nature ?</i>	423	c) <i>Mais il existe des signaux malhonnêtes</i>	450
b) <i>La nécessité d'une mémoire individuelle</i>	424	14.2.7 Conception élargie de la communication	451
c) <i>L'importance de la réciprocité</i>	424	a) <i>communication entre espèce d'un même niveau trophique</i>	451
13.6.2 Conditionnement à l'état du partenaire	424	b) <i>Signaux environnementaux échangés entre niveaux trophiques</i>	452
a) <i>L'importance de l'apparentement</i>	424	c) <i>Autocommunication</i>	455
b) <i>Image de marque : une affaire de prestige social</i>	427	14.3 Contraintes physiques et physiologiques à l'évolution des signaux	456
13.7 Régulation des conflits	428	14.3.1 Propriétés physiques des modes de signalisation sonore, lumineux, chimique et électrique	456
13.7.1 La tragédie des communs	428	14.3.2 Production, transmission et réception des signaux	456
13.7.2 Réduction des bénéfices de l'égoïsme	429	a) <i>Les signaux sonores</i>	456
13.7.3 Partage des tâches	429	b) <i>Les signaux lumineux</i>	460
a) <i>Différenciation gémeloma</i>	429	c) <i>Les signaux chimiques</i>	468
b) <i>Domestication des parasites</i>	430	14.3.3 Contraintes à l'émission et à la réception des signaux	468
13.7.4 Répressions et concessions	431	a) <i>Contraintes physiques et phylogénétiques</i>	468
a) <i>Répression coopérative : l'exemple des fourmis sans reine</i>	431	b) <i>Un mécanisme général pour l'évolution des signaux</i>	469
b) <i>Évolution du contrôle : répressions ou concessions ?</i>	433	c) <i>L'exemple des signaux lumineux : évolution de la vision des couleurs</i>	470
c) <i>Reproduction chez les mangoustes naines</i>	433	Conclusion	471
d) <i>Reproduction chez les suricates</i>	433	Lectures complémentaires	472
13.8 Réversion évolutive et perte de la coopération	434	Questions de réflexion	473
13.8.1 Données phylogénétiques	434		
13.8.2 Le rôle des changements environnementaux	435		
<i>Perte de la socialité chez les myxobactéries</i>	435		
13.8.3 L'intervention d'effets Allee et leurs conséquences évolutives	436		
13.8.4 Évolution multidimensionnelle	436		

Chapitre 15. Interactions durables,	
G. SORCI et F. CÉZILLY	475
15.1 Introduction	475
15.1.1 Des interactions durables	475
15.1.2 Interactions durables, phénotype étendu, manipulation, co-évolution	475
15.1.3 Les grands types d'interactions durables	476
15.2 Le rôle du comportement au sein des interactions mutualistes	476
15.2.1 Le mutualisme, une relation pas si simple que cela	477
15.2.2 L'indicateur, le ratel et l'homme	477
a) <i>Des oiseaux et des hommes</i>	477
b) <i>Les conditions de maintien de cette interaction</i>	478
15.2.3 Les symbioses de nettoyage	478
a) <i>Les pique-bœufs : nettoyeurs ou vampires?</i>	478
b) <i>Poissons nettoyeurs, poissons clients</i>	479
15.3 Le rôle du comportement dans les relations hôte-parasite	483
15.3.1 Manipulation parasitaire	484
a) <i>Manipulation de la reproduction des hôtes</i>	485
b) <i>Manipulation du phénotype des hôtes et transmission trophique des parasites à cycles complexes</i>	486
c) <i>La manipulation est-elle adaptative?</i>	487
15.3.2 Parasitisme de ponte	491
a) <i>La grande variété des comportements de parasitisme de ponte</i>	491
b) <i>Origine du parasitisme de ponte</i>	493
c) <i>Co-évolution hôtes-parasites</i>	494
15.4 Parasitisme et socialité	498
15.4.1 Des pathogènes défavorables à la vie en groupe...	499
15.4.2 ... et des pathogènes favorisant la vie en groupe	499
Conclusion	500
Lectures complémentaires	500
Question de réflexion	501

CINQUIÈME PARTIE

Applications et implications pour les activités humaines

Chapitre 16. Écologie comportementale et biologie de la conservation,	
A. P. MØLLER, É. DANCHIN	
et L.-A. GIRALDEAU	505
16.1 Introduction	505
16.2 Sélection sexuelle et conservation	506
16.2.1 Sélection sexuelle et stochasticité démographique	506
a) <i>Sélection sexuelle et succès des introductions d'espèces</i>	506
b) <i>La stochasticité démographique</i>	507
c) <i>Sex-ratio et viabilité des populations</i>	507
d) <i>Régime d'appariement et viabilité des populations</i>	507
e) <i>Investissement dans la reproduction et viabilité des populations</i>	507
16.2.2 Les effets Allee	508
a) <i>Une origine potentielle multiple</i>	509
b) <i>Le problème récurrent de la reproduction en zoo</i>	509
c) <i>La sélection sexuelle à l'origine de certains effets Allee?</i>	509
16.2.3 Le rôle des processus déterministes : le cas du kakapo	511
a) <i>Un perroquet atypique fortement menacé</i>	511
b) <i>Une situation désespérée</i>	512
c) <i>Un problème d'allocation différentielle dans le sexe de la progéniture</i>	513
d) <i>Une expérience grandeur nature de manipulation de la sex-ratio</i>	514
e) <i>L'espèce est probablement sauvée</i>	515
16.2.4 Est-ce que les bons gènes peuvent sauver les populations?	515
16.3 L'étude du comportement lors de reproductions en captivité et dans les réintroductions	516
16.3.1 Sélection sexuelle et reproduction en captivité	516
16.3.2 L'empreinte sur l'homme et sur des habitats particuliers	516
a) <i>L'empreinte pour les partenaires sexuels potentiels</i>	516
b) <i>L'empreinte pour l'habitat</i>	517
16.3.3 Qu'est-ce qui détermine et limite le taux de reproduction?	518
Conclusions	519
Qu'apporte l'écologie comportementale par rapport aux autres disciplines?	519
L'importance de l'hétérogénéité des individus	519
L'importance de la condition dépendance	519
La biologie de la conservation, une science à part entière	520
Des présupposés et des tests expérimentaux...	520
... et une approche interdisciplinaire...	520
... sont nécessaires pour se donner les moyens de conserver la biodiversité	520

Lectures complémentaires	520	17.4.2 Sélection de parentèle et enfants maltraités	540
Questions pour des discussions	521	a) Deux types d'infanticides	540
Projets à réaliser	521	b) L'infanticide dans les sociétés humaines	540
Chapitre 17. L'écologie comportementale et l'espèce humaine,		c) Raisonnement évolutionniste et mesure de prévention	541
A. P. MØLLER et É. DANCHIN	523	17.4.3 Conflits entre mère et enfant <i>in utero</i>	542
17.1 Qu'est-ce qui différencie l'espèce humaine?	523	a) Une barrière placentaire pas si étanche que l'on pensait	542
17.1.1 La culture?	523	b) Agir préventivement pendant les grossesses?	543
17.1.2 L'importance relative de l'inné et de l'acquis?	524	Conclusions : Pourquoi parler de l'être humain?	543
17.1.3 Son impact sur l'environnement?	524	Comprendre les fondements de la nature humaine?	543
17.1.4 La taille de son cerveau?	524	Mieux prévenir et soigner nos maladies?	543
17.1.5 Un avertissement	525	L'être humain : un modèle d'étude du comportement?	543
17.2 Le comportement sexuel humain	525	<i>Le manque de réplifications</i>	544
17.2.1 Le comportement sexuel humain	525	<i>Une approche souvent corrélative</i>	544
a) Un rôle des conditions écologiques	525	<i>L'importance des préjugés</i>	544
b) Un certain dimorphisme sexuel en relation avec le taux de polygynie	526	<i>La place de la culture</i>	544
c) Des soins paternels importants	526	<i>L'être humain est-il indépendant de sa biologie?</i>	544
17.2.2 Sélection sexuelle humaine	526	Lectures complémentaires	545
a) Beauté humaine et sélection sexuelle	527	Questions	545
b) La perception de la santé et de la beauté chez les animaux et les humains	528	Conclusion générale. Quel avenir à l'écologie comportementale ?,	
c) La stabilité du développement et la beauté	529	É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU	547
d) Attrance sexuelle, odeur et olfaction	530	L'écologie comportementale constitue une approche	547
17.2.3 Sex-ratio à la naissance chez les humains	534	L'écologie comportementale constitue une partie des sciences de l'évolution	547
17.3 Médecine humaine et comportement	535	Les grandes phases de l'écologie comportementale	548
17.3.1 Cancers reproductifs dans les sociétés modernes	536	L'information : un thème récurrent	548
a) Pourquoi les cancers reproductifs sont si communs dans nos sociétés?	536	Le vivant, une histoire d'information	549
b) Une corrélation avec le nombre de cycles dans la vie	536	Qui dit information dit cognition	549
c) Un rôle possible des changements hormonaux au cours du cycle	537	Information et condition dépendance, deux caractéristiques fondamentales du vivant	549
d) Quelle leçon en tirer?	537	Évolution darwinienne et évolution culturelle	550
17.3.2 Les différences de mortalité liées au sexe	538	Lecture complémentaire	550
a) Une différence de mortalité s'exprimant surtout chez les jeunes adultes	538	Glossaire	551
b) Quelles pourraient être les causes proximales?	538	Bibliographie	567
c) Un besoin de répllication	539	Index alphabétique	619
17.4 Enfance et maltraitance	539	Index des espèces	631
17.4.1 Conflits au sein des portées et avec les parents	539		
a) Le timbre des cris des bébés comme indicateur de leur santé	539		
b) Comment utiliser ce genre de résultat?	540		

Avant-propos

Le présent ouvrage est l'expression d'une démarche collective, celle d'enseignants-chercheurs désireux de combler un véritable vide pédagogique dans l'enseignement des sciences du comportement en langue française. Si une discipline connaît régulièrement les faveurs du public étudiant, c'est bien l'étude du comportement, tout particulièrement lorsqu'elle est abordée à travers l'œil du naturaliste. Cette approche connaît dans toutes les universités un large succès : elle suscite l'engouement et fait naître les vocations. Plusieurs générations d'étudiants (et nous en fûmes), rêvant de savanes africaines ou de jungles amazoniennes peuplées d'animaux sauvages et exotiques, se sont imaginés jumelles à la main, observateurs privilégiés de scènes de chasse homériques ou d'extravagantes parades sexuelles. Mais au-delà de l'observation, percevoir la véritable splendeur du vivant exige avant tout d'en comprendre la logique. Et cette logique ne peut être révélée qu'à travers l'étude des mécanismes de l'évolution biologique.

Pendant longtemps, on a cru que le monde était fixé à jamais dans l'état. Cela avait l'avantage d'éviter de se poser la question du pourquoi les choses sont-elles ainsi faites ? Avec le recul que l'on a aujourd'hui, une telle conception fixiste du monde peu paraître archaïque à un étudiant en biologie, mais il y a à peine un siècle que des théories non fixistes de l'univers ont été formulées pour la première fois. De nos jours encore, c'est une vision fixiste du monde qui est à la base de nombreuses cultures et des religions. Au début du ^{XX}^e siècle par exemple, considérant l'apparente expansion de l'univers suggérée par les travaux de Hubble, Einstein pourtant souvent considéré comme un des plus grands cerveaux de notre temps, a commencé par ajouter à ses équations un terme visant à faire en sorte que ce processus ne contredise pas la vision fixiste qu'il avait de l'univers. De même, dans le domaine de la géologie, quand, au début du ^{XX}^e siècle, Wegener propose sa théorie de la dérive des continents, il est pris pour un farfrelu. Ce ne sera qu'au cours des années 1960, avec l'émergence de la tectonique des plaques, que l'on acceptera de

voir notre planète comme étant en constante transformation, conception actuellement soutenue par une énorme quantité de faits incontestables. Aujourd'hui nous savons que rien n'est fixé dans l'univers et que tout change à plus ou moins brève échéance. Nous savons que même la matière n'est pas éternelle.

Dans le domaine du vivant, le phénomène d'évolution s'enclenche inévitablement dès l'instant où une entité devient capable de s'auto-reproduire. En effet, aucun mécanisme de reproduction ne peut se faire sans l'existence d'un transfert d'information entre générations. Quelle que soit la complexité du système de duplication de cette information, celle-ci ne peut jamais se faire sans l'apparition de modifications du support de l'information (on parle aujourd'hui de mutation) entre les entités d'origine et celles produites par ce processus de reproduction. Il en résulte l'existence de diverses sortes d'individus. Alors automatiquement, ceux qui ont des caractéristiques qui leur confèrent une meilleure capacité de produire de la descendance sont favorisés en ce sens qu'ils augmentent en proportion dans leur population. Finalement, au bout de plusieurs générations, leurs descendants peuvent devenir le seul type présent dans la population, les autres lignées s'étant éteintes du fait de la compétition. On dit que la lignée qui produit le plus de descendant a été sélectionnée. Ce processus implique que les espèces se transforment, on dit évoluent, au cours des temps géologiques.

Historiquement, c'est à Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) que nous devons d'avoir admis le fait que les espèces vivantes se transforment au cours du temps. Cependant, la prise en compte de l'évolution biologique et de ses mécanismes dans l'étude du vivant a réellement débuté il y a environ 150 ans, quand Charles Darwin et Alfred Russel Wallace rendirent publiques leurs conceptions sur le transformisme et la sélection naturelle. Depuis lors, le point de vue évolutionniste n'a cessé de gagner du terrain, portant un éclairage neuf sur d'anciennes questions, en faisant jaillir de nouvelles, au point de remettre en question des clivages disciplinaires que certains

croyaient à jamais figés. Les disciplines rangées sous la vieille bannière de l'histoire naturelle ont, à la lumière de l'évolution, pris « un coup de jeune ». L'étude du comportement n'a pas échappé à cette revitalisation. Aujourd'hui l'approche naturaliste du comportement s'appelle écologie comportementale (en anglais *behavioural ecology*). L'écologie comportementale vise à interpréter le comportement animal en prenant en compte sa dimension historique, qu'il s'agisse de l'histoire évolutive des espèces (**macroévolution**), de l'histoire des populations (**microévolution**) ou encore de l'histoire des individus eux-mêmes (**ontogénèse**). La démarche s'appuie sur les connaissances actuelles à propos de l'évolution biologique, de la génétique des populations, et des mécanismes qui canalisent ou orientent le développement. Son succès est manifeste, tant du point de vue du nombre d'ouvrages scientifiques et de revues spécialisées qui y sont consacrés que de l'influence notable exercée sur d'autres disciplines telles que la psychologie expérimentale, l'anthropologie ou même la médecine.

L'éthologie classique, celle de Niko Tinbergen et Konrad Lorenz et popularisée par les écrits ce dernier et magnifiée auprès du grand public par l'image du chercheur autrichien à barbe blanche poursuivi par quelques oisons en mal d'amour, ne représente plus aujourd'hui qu'une étape historique, certes capitale, mais définitivement dépassée. Si ce dépassement s'est réalisé « en temps réel » dans les milieux académiques anglo-saxons, il s'est plutôt opéré « en différé » dans certains pays, dont la France. Alors que l'éthologie classique cédait sa place à l'écologie comportementale dans la plupart des universités britanniques, scandinaves et nord-américaines, des résistances apparurent ici et là, notamment dans l'Hexagone, teintées parfois d'idéologie et le plus souvent d'incompréhension. L'absence de tout ouvrage de référence en langue française, contribua certainement au retard pris à enseigner l'écologie comportementale en France. La situation fut différente au Québec où le bilinguisme favorisa la diffusion de l'approche évolutionniste dans l'enseignement du comportement au sein du monde universitaire francophone. Si la situation est moins critique aujourd'hui, il n'en demeure pas moins qu'aucun ouvrage en langue française n'a encore été entièrement consacré à expliciter l'approche de l'écologie comportementale, ses fondements théoriques et logiques, ses méthodologies et ses outils. C'est précisément l'ambition du présent ouvrage, destiné à tous celles et ceux désireux de comprendre comment le raisonnement évolutionniste s'applique à l'étude du comportement.

Il existe plusieurs ouvrages de cours en langue anglaise sur l'écologie comportementale. Cependant, ayant eu à enseigner cette discipline au niveau universitaire depuis plus de quinze ans, nous avons pu de longue date constater à quel point un ouvrage en langue française fait cruellement défaut. Dès nos premiers cours, nous avons donc envisagé d'écrire un tel ouvrage. Nous avons, chacun de notre côté, écrit des notes de cours que nous aurions pu nous contenter de regrouper, mais cela aurait conduit à un ouvrage par trop hétérogène et donc inadapté à sa vocation pédagogique. Pour écrire un tel ouvrage, il y a deux types de solutions : soit un petit nombre de personnes le rédigent ensemble, soit elles font appel à des spécialistes pour chaque sujet à traiter. La première solution offrait l'avantage d'une grande homogénéité dans le style et d'une grande cohérence entre les diverses parties de l'ouvrage. Par contre, l'ouvrage risquait d'être hétérogène en terme de qualité, les parties concernant les domaines de spécialité des auteurs risquant d'être beaucoup mieux documentées que les autres. Un ouvrage multi-auteurs présente les avantages et les défauts opposés. Nous avons donc fait le choix d'un compromis entre ces deux solutions avec la participation de nombreux auteurs, ceux-ci ayant accepté que leur texte soit éventuellement remanié en profondeur par les trois auteurs principaux. Ceci devant garantir, c'est du moins notre espoir, une meilleure homogénéité dans la forme et dans le fond, qualités fondamentales pour un ouvrage à vocation pédagogique.

LES GRANDS PRINCIPES DE LA CONCEPTION DE L'OUVRAGE

Cet ouvrage a plusieurs niveaux possibles de lecture. Il est fortement conseillé aux lecteurs n'ayant pas de connaissances approfondies en biologie évolutive de commencer par lire les trois premiers chapitres d'introduction qui présentent les concepts fondamentaux et les démarches méthodologiques indispensables à la compréhension du reste du livre. Les lecteurs ayant déjà une bonne connaissance des grands principes de l'évolution peuvent, éventuellement, commencer directement par la deuxième partie. Il nous a paru important de développer chaque thème de l'ouvrage en n'hésitant pas à incorporer les découvertes et les théories les plus récentes dans le domaine. Même si notre ouvrage ne peut raisonnablement prétendre à être exhaustif, nous nous sommes efforcés pour chaque question abordée de présenter les princi-

pales approches et les principaux courants de pensée, même si, au sein de certains chapitres, le lecteur peut avoir l'impression que certaines informations sont contradictoires. Ces contradictions apparentes ne sont en fait que le reflet de l'état actuel d'une question scientifique qui fait encore l'objet d'investigations et pour laquelle il n'est pas possible à l'heure actuelle de dégager un point de vue consensuel.

Sur le plan pédagogique, nous avons cherché à toujours présenter les notions introduites à l'aide d'exemples illustratifs. Lorsque nous avons le choix, nous avons pris le parti de mettre en évidence les travaux de chercheurs francophones. Il en ressort que la communauté scientifique de langue française présente une grande diversité et se situe en bonne position sur nombre de sujets actuellement débattus au plan international. C'est là un fait suffisamment important pour le souligner ici. Ces exemples appartiendront le plus souvent au règne animal. Ceci est dû en grande partie à la prépondérance du modèle animal en écologie comportementale et aussi à la sensibilité résolument tournée vers les animaux des divers participants. Toutefois, nous aurons recours à plusieurs reprises à des exemples tirés du règne végétal, les processus d'adaptation des plantes s'intégrant dans notre conception élargie du comportement (**chapitre 2**).

LE PLAN DU LIVRE

L'ouvrage est divisé en cinq grandes parties. Tout d'abord pour introduire l'écologie comportementale, nous avons choisi de présenter successivement son histoire, ses grands concepts et ses principes et méthodes. La première partie de l'ouvrage s'intitule donc « *Écologie comportementale : histoire, concepts et méthodes* ». Constituée par trois chapitres, elle est consacrée à l'exposé des fondements principaux de l'écologie comportementale. Nous avons tout d'abord tenté de retracer les origines de la discipline, de préciser les relations entre éthologie et écologie comportementale et de répondre aux critiques les plus couramment formulées (**chapitre 1**). L'approche évolutionniste du comportement a souvent été mal appréhendée, quand elle n'a pas été caricaturée comme une pensée radicale et dogmatique. La rédaction d'un nouveau manuel est l'occasion d'un effort didactique supplémentaire qui, nous espérons, contribuera à dissiper certains malentendus. Ceci nous a conduit à expliciter le plus clairement possible les concepts fondamentaux et à exposer brièvement ce que nous comprenons comme le positionnement épistémologique des tenants

de l'approche adaptationniste (**chapitre 2**). Nous proposons ensuite un exposé des méthodes et approches employées en écologie comportementale, approche hypothético-déductive, approche théorique et optimisation, méthode expérimentale, mesure de l'aptitude, méthode comparative (**chapitre 3**).

La deuxième partie a pour titre « *Développement, exploitation des ressources et choix de l'habitat* ». Elle traite de problèmes clés auxquels sont confrontés les organismes dès le début de leur vie : comment se développer, comment exploiter les ressources, où s'établir ? Le **chapitre 4** aborde, d'un point de vue éco-physiologique, la question du développement du phénotype. Il s'agit d'un vaste sujet en pleine expansion en écologie comportementale depuis le début des années 1990, et qui justifierait à lui seul un ouvrage complet relatant l'émergence actuelle d'une approche de physiologie évolutive. Nous avons délibérément choisi de ne traiter que la relation entre hormones et comportement sur la base d'exemples choisis uniquement chez les vertébrés. Le message principal de ce chapitre est que l'on peut considérer les processus physiologiques survenant en parallèle à l'expression du comportement comme faisant partie intégrante du comportement lui-même. Les deux chapitres suivants traitent de l'étude des comportements d'approvisionnement (choix d'un régime alimentaire, choix d'un lieu de prospection...), le **chapitre 5** se limitant à l'approvisionnement solitaire tandis que le **chapitre 6** considère la dimension sociale des comportements d'approvisionnement. Le choix de consacrer deux chapitres distincts au problème de l'approvisionnement se justifie d'une part par l'abondante littérature sur le sujet et d'autre part parce que les approches utilisées diffèrent largement selon que les animaux exploitent les ressources seuls ou en interaction avec leurs congénères. La question du choix de l'habitat de reproduction est abordée au **chapitre 7**. Par rapport au choix d'un lieu d'alimentation, l'approche est sensiblement différente, du fait d'échelles spatiales et temporelles autres que celles traditionnellement envisagées pour l'étude de l'approvisionnement. Cependant, le lecteur saisira rapidement l'existence de nombreux parallèles entre ces trois chapitres. Enfin, le **chapitre 8** traite de la question de la valeur adaptative des comportements qui assurent la dispersion des individus dans l'espace et, de ce fait, jouent un rôle crucial dans la structuration des populations et donc de l'évolution.

La troisième partie, « *Sexe et reproduction* », rassemble différents modèles et travaux empiriques, qui cherchent à évaluer l'importance des forces sélectives

dans l'évolution des comportements de choix du partenaire sexuel, l'organisation sociale de la reproduction et l'allocation des ressources à la progéniture. Le **chapitre 9** présente les principes fondamentaux du processus de sélection sexuelle. C'est sans aucun doute le domaine de l'écologie comportementale qui a connu le plus fort développement depuis une vingtaine d'années. Le **chapitre 10** présente ensuite les grands types de régimes d'appariement et les principes qui permettent d'en comprendre la signification évolutive. Enfin, le **chapitre 11** aborde la question de l'investissement différentiel des parents selon le sexe de leur progéniture. Nous verrons pourquoi selon leur état et les conditions environnementales, les parents peuvent avoir intérêt (d'un point de vue évolutif) à favoriser la production d'un sexe ou de l'autre au sein de leur descendance.

Chez la grande majorité des animaux, à un moment ou un autre de son existence, tout individu va interagir régulièrement avec d'autres, de sa propre espèce ou d'espèces différentes. Cette dimension est prise en compte dans la quatrième partie qui s'intitule « *Interagir avec les autres : socialité et relations interspécifiques* ». Elle s'ouvre sur deux chapitres traitant de l'évolution de la vie en groupe. Le **chapitre 12** est consacré à ce que l'on peut appeler la vie en groupe par la voie parasociale, c'est-à-dire résultant de décisions individuelles qui conduisent à une existence collective. Le **chapitre 13** traite du dilemme très général posé par l'évolution de la coopération. En effet très tôt, cette question a été identifiée comme un des contre-exemples flagrants de l'approche évolutionniste. Nous verrons qu'aujourd'hui, la question de la coopération ne constitue plus du tout un problème pour l'évolution. Le **chapitre 14** traite de plusieurs aspects de la communication entre individus. Un intérêt particulier y est accordé à l'étude des contraintes physiques qui modulent la communication, un domaine qui a récemment bénéficié de grands progrès techniques, conceptuels et empiriques. Enfin, le **chapitre 15** traite de l'importance du comportement dans les interactions durables entre individus d'espèces différentes. Ce chapitre traite plus particulièrement du mutualisme et du parasitisme. Nous verrons que le mutualisme constitue une forme d'interaction entre individus d'espèces différentes qui semble particulièrement instable, ce qui pose un intéressant problème pour les évolutionnistes. Le parasitisme quant à lui, constitue une forme plus connue car plus étudiée et plus courante des interactions durables entre individus d'espèces différentes.

La cinquième partie traite des « *Applications et implications pour les activités humaines* ». Dans les chapitres qui précèdent, l'espèce humaine fait l'objet de peu d'attention. Ce qui ne signifie pas que l'écologie comportementale n'a aucune pertinence en la matière. L'approche évolutionniste du comportement humain a été tentée à maintes reprises depuis un demi-siècle, souvent par des chercheurs de premier plan. La question n'est pas simple, et bien évidemment sujette à caution. Il nous a cependant semblé qu'elle ne pouvait être évitée pour la simple raison qu'elle risquerait de déranger. Tout lecteur de cet ouvrage est en droit de se demander dans quelle mesure l'espèce humaine est, elle aussi, l'objet des processus de sélection qui sont régulièrement invoqués dans les différents chapitres. Par ailleurs, le raisonnement évolutionniste peut éventuellement permettre aux populations humaines de mieux gérer leur environnement. Le **chapitre 16** aborde précisément deux questions fondamentales pour l'avenir de l'espèce humaine : peut-on transposer les raisonnements et résultats de l'approche évolutive du comportement à la biologie de la conservation afin de se donner les moyens d'agir efficacement pour la préservation de la biodiversité ? Et qu'apporte de particulier l'écologie comportementale dans ce domaine ? Le **chapitre 17** traite de la question délicate de la pertinence des processus évolutifs dans l'analyse du comportement de l'espèce humaine.

Le **chapitre 18** conclut cet ouvrage en essayant de faire ressortir les grandes approches qui semblent se dessiner aujourd'hui comme prometteuses et potentiellement porteuses dans l'avenir de l'écologie comportementale. Nous voyons un rôle fondamental joué par la notion d'information et l'évolution culturelle dans les années à venir.

Enfin, nous avons choisi d'ajouter à la fin de l'ouvrage un **glossaire** circonstancié auquel le lecteur pourra à chaque instant se référer. Toute science a son propre jargon, celui-ci jouant un rôle fondamental dans la diffusion des idées développées. Cependant, comme il n'existait ni ouvrage ni tradition d'écriture en langue française dans ce domaine des sciences, nous avons été confrontés au problème de définir les termes français correspondant au jargon traditionnellement utilisé en langue anglaise pour exprimer les concepts correspondants. Ce glossaire présente aussi l'avantage d'explicitier et de justifier nos choix de vocabulaire. Nous espérons bien que ces termes faciliteront dans l'avenir la communication entre les divers courants de pensée des sciences du comportement.

Remerciements

Le présent ouvrage est par essence collectif, et de ce fait la contribution de chacun des auteurs a été tout à fait déterminante. Nous ne saurions trop les remercier pour leur efficacité et leur détermination à rédiger leur partie. En accord avec le contrat que nous avons passé avec eux, dans un souci d'homogénéité du style et du niveau du texte, nous avons quelque fois modifié en profondeur leur texte initial. Merci à eux d'avoir accepté de nous laisser cette possibilité. Nombre des auteurs impliqués ont joué un rôle pionnier dans la création du Groupement de recherche « Écologie comportementale » (GDR-CNRS 2155), qui avait inscrit la réalisation de cet ouvrage dans ses objectifs. En plus des divers participants à la rédaction des divers chapitres, de nombreuses autres personnes ont participé, de près ou de loin, à la rédaction de cet ouvrage. Dans l'ordre alphabétique : Carlos Bernstein, Caroline Bouteiller, Jacques Bovet, Anne Chapuisat, Mike N. Clout, Philippe Christe, Blandine Doligez, Marc Girondot, Bernard Godel, Gérard Lacroix, Laurent Lehmann, Don Merton, Marie-Jeanne Perrot-Minnot, Thierry Rigaud, François Sarrazin, Richard H. Wagner, Éric Wajnberg.

Nous tenons à remercier les éditions Dunod, et tout particulièrement Anne Bourguignon, qui ont dès le début cru en cet ouvrage, et nous ont maintenu leur confiance en dépit d'une durée de rédaction trois fois plus longue qu'initialement prévu.

D'autres personnes n'ont pas directement participé à l'élaboration de cet ouvrage, mais leur rôle n'en est pas moins capital. Nous sommes particulièrement reconnaissants envers le regretté François Bourlière

qui fut en France un grand précurseur de l'écologie comportementale. Véritable puits de science, il a largement contribué par ses nombreux encouragements et ses conseils avisés à la réussite de nombreux jeunes chercheurs. Plus récemment, Robert Barbault et Pierre-Henri Gouyon ont été deux acteurs majeurs du développement des sciences écologiques et évolutionnistes en France, en créant les conditions favorables au développement de la recherche française dans ces domaines. Monique Avnaim nous a grandement aidé pour les figures et la gestion des références. Enfin, beaucoup de collègues et d'étudiants doctorants ont été de formidables compagnons de route sans lesquels l'aventure intellectuelle n'aurait pas été aussi stimulante. Nos adressons donc nos remerciements à Paul Alibert, Jean-Christophe Auffray, Andy Bennett, Manuel Berdoy, Angéline Bertin, Maryse Barrette, Keith Bildstein, Loïc Bollache, Vincent Boy, François Bretagnolle, Vincent Bretagnolle, Charles R. et Mary Brown, Bernard Brun, Emmanuelle Cam, le regretté Jean-Pierre Desportes, Claire Doutrelant, Amélie Dreiss, Frédérique Dubois, Patrick Duncan, Bruno Faivre, Mauro Fasola, Claudia Feh, Marc Girondot, le regretté Heinz Hafner, Philipp Heeb, Fabrice Helfenstein, Philippe Jarne, Alan Johnson, Sir John R. Krebs, Jim Kushlan, Jean-Dominique Lebreton, Louis Lefebvre, Karen McCoy, Agnès Mignot, Sandrine Maurice, Ruedi Nager, Isabelle Olivieri, Mark Pagel, Deseada Parejo, Cécile Rolland, Mike Siva-Jothy, Nicola Saino, Anne Thibaudeau, Frédéric Thomas, Susana Varela, William Vickery, Joël White, Jacques Zafran, René Zayan.

Les auteurs

Sous la direction de :

Étienne Danchin, *directeur de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625 (e-mail : edanchin@snv.jussieu.fr)

Luc-Alain Giraldeau, *professeur à l'université du Québec à Montréal*. Groupe de recherche en écologie comportementale et animale, département des sciences biologiques, université du Québec à Montréal (e-mail : giraldeau.luc-alain@uqam.ca)

Frank Cézilly, *professeur à l'université de Bourgogne*. Laboratoire écologie-évolution, UMR CNRS 5561 biogéosciences (e-mail : Frank.Cezilly@u-bourgogne.fr)

Boulinier Thierry, *chargé de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Chapuisat Michel, *professeur à l'université de Lausanne*. Department of ecology and evolution, biology building, University of Lausanne

Clobert Jean, *directeur de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

De Fraipont Michèle, *maître de conférences UIFM de Reims*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Dufty Alfred, *professeur à Boise State University*. Department of Biology

Ferrière Régis, *professeur à l'École normale supérieure*. Laboratoire d'écologie UMR7625

Legalliard Jean-François, *assistant professeur à l'université d'Oslo*. Fonctionnement et évolution des systèmes écologiques, CNRS UMR 7625, École normale supérieure

Mariette Mylène, *doctorante*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Møller Anders P., *directeur de recherche CNRS*. Laboratoire de parasitologie évolutive, CNRS UMR 7103, université Pierre et Marie Curie

Sorci Gabriele, *chargé de recherche CNRS*. Laboratoire de parasitologie évolutive, CNRS UMR 7103, université Pierre et Marie Curie

Théry Marc, *chargé de recherche CNRS*. CNRS UMR 8571, MNHN, Brunoy, équipe évolution des systèmes sociaux, laboratoire d'écologie générale

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : HISTOIRE, CONCEPTS ET MÉTHODES

Toute tentative de caractérisation d'une discipline scientifique suppose de décrire comment elle élabore ses théories et comment celles-ci sont mises à l'épreuve (Soler 2000). Ces deux points essentiels font l'objet des chapitres deux et trois. Mais caractériser une discipline implique aussi de s'interroger sur la nature des processus par lesquels celle-ci s'est constituée historiquement. Le chapitre 1 commence donc par présenter un historique des sciences du comportement. Puis le

chapitre 2 présente les grands concepts de l'écologie comportementale. La plupart de ces concepts ne sont pas propres à l'écologie comportementale mais plutôt à toute approche évolutionniste. Enfin, le chapitre 3 présente les grands principes de la méthodologie utilisée en écologie comportementale. De nouveau, la plupart des méthodes présentées ne relèvent pas uniquement de l'écologie comportementale mais sont en fait communes à toute démarche scientifique.

Histoire de l'écologie comportementale

Plus de vingt ans après les premières éditions des ouvrages fondateurs de Wilson (1975) *Sociobiology* et Krebs et Davies (1978) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, l'appellation « écologie comportementale » reste encore relativement peu connue du grand public, particulièrement dans les pays francophones. La situation n'est guère différente au sein du monde académique, où semble même subsister une certaine difficulté à identifier sans ambiguïté ce qui singularise l'écologie comportementale vis-à-vis d'autres disciplines. De fait, c'est plutôt aux termes « psychologie animale » ou « éthologie » que l'on a généralement coutume d'associer l'étude du comportement animal. Cette situation peut être perçue comme un défaut de jeunesse ou, ce qui serait plus grave, comme symptomatique d'une pseudo-discipline aux contours flous et aux fondements théoriques fragiles. Il est donc nécessaire de caractériser d'emblée l'écologie comportementale. Cette nécessité est particulièrement aiguë dans un monde académique compétitif où à la fois l'attribution des subventions de recherche à une discipline et la place qui lui est accordée dans l'enseignement dépendent pour une bonne partie de la perception qu'en ont l'ensemble de la communauté scientifique et les décideurs.

Du point de vue de l'histoire des sciences du comportement, on peut ainsi se demander si l'écologie comportementale ne constitue qu'un prolongement d'autres disciplines auxquelles elle succède à l'intérieur de ce qu'il est convenu d'appeler les **sciences du comportement**, ou si elle s'en démarque irrémédiablement par une réorganisation en profondeur des contenus théoriques. C'est l'objet de ce chapitre de répondre à ces questions, sans prétendre à une véritable analyse épistémologique qui dépasse le cadre d'un manuel essentiellement destiné à l'enseignement de l'écologie comportementale. Nous nous limiterons donc dans un premier temps à retracer les

grandes étapes de l'histoire des sciences du comportement pour mieux analyser les conditions d'émergence de l'écologie comportementale. Nous tenterons ensuite de préciser dans quelle mesure l'écologie comportementale se démarque véritablement des disciplines qui l'ont précédée. Enfin, nous en délimiterons le champ d'investigation que les chapitres qui suivent illustreront en détail.

1.1 HISTORIQUE DES SCIENCES DU COMPORTEMENT

1.1.1 Les précurseurs

a) Les origines lointaines

L'analyse scientifique du comportement est relativement récente puisqu'elle n'est apparue qu'à la fin du XIX^e siècle. Les prémices de son étude sont toutefois bien plus anciennes. Les origines de l'observation du comportement animal remontent certainement à l'aube des temps, lorsque les premiers humains étaient à la fois proies et prédateurs et se devaient pour survivre d'être attentifs aux modes de vie des espèces animales qui les entouraient. Cette attention particulière fut souvent sublimée dans des pratiques spirituelles dont il ne subsiste aujourd'hui que quelques pictogrammes ou peintures rupestres, comme celles qui ornent les murs des grottes de Lascaux ou de Tautavel. Il faut attendre les philosophes de la Grèce Antique, Platon (427-347 av. J.-C.) et Aristote (384-322 av. J.-C.) en tête, pour que naissent les premières interrogations sur le comportement dont nous ayons gardé une trace. L'opposition entre les deux philosophes à propos du statut de la connaissance humaine annonçait déjà les clivages théoriques qui devaient marquer bien des siècles plus tard l'étude de l'apprentissage (Doré 1983). Alors que Platon sépare l'esprit

du corps et minimise le rôle de l'expérience sensorielle dans la connaissance qu'il ne juge atteignable que par la raison, Aristote réunit les deux entités et lie la connaissance à l'apprentissage des lois qui gouvernent la nature. L'esprit ne peut concevoir ces lois indépendamment de l'expérience sensorielle qui devient avec Aristote le support du fonctionnement cognitif. L'influence d'Aristote sur les sciences du comportement ne s'arrête cependant pas là (Dewsbury 1999). Pour le père du péripatétisme, il convient de distinguer différentes sortes de causes dans l'explication d'un phénomène. La classification des causes selon Aristote est couramment illustrée à partir de l'exemple de l'élaboration d'une statue. La **cause matérielle** correspond à la matière dont la statue est faite, par exemple l'argile, le marbre ou le bronze. La **cause formelle** répond à la forme particulière qui a été conférée à la matière, par exemple celle d'un corps humain ou d'un animal. La **cause efficiente** se définit comme l'agent responsable de la fabrication de la statue, le sculpteur. Enfin, la **cause finale** correspond à l'utilité de l'objet, la statue ayant été créée dans le but de satisfaire une esthétique ou pour immortaliser un personnage célèbre. Cette insistance à reconnaître que différents antécédents logiques peuvent contribuer à produire un effet donné préfigure le débat autour des différents niveaux d'analyse du comportement (Dewsbury 1999) qui a perduré jusqu'à l'avènement de l'écologie comportementale.

L'influence des philosophes grecs fut considérable et durable. Dans les siècles qui suivirent, l'activité intellectuelle fut quasiment réduite à une exégèse des textes de l'Antiquité. Ce n'est qu'au XVII^e siècle que s'amorça un nouvel élan. Cette époque est marquée par un fort anthropocentrisme et une volonté affirmée de démarquer le fonctionnement psychique de l'homme de celui de l'animal. Cette attitude trouve sa pleine expression dans la théorie des **animaux-machines** élaborée par le Français René Descartes du Perron (1596-1650). Selon cette théorie, les êtres humains possèdent certaines caractéristiques en commun avec les animaux mais sont les seuls à posséder une âme spirituelle et à être doués de raison. Les animaux ne sont que des automates dont les mouvements sont entièrement réductibles à des principes mécaniques (les fameux mécanismes « cartésiens ») qu'il doit être simple d'élucider. Cette conception, pour radicale qu'elle ait été, n'en a pas moins joué un rôle primordial dans l'avènement d'un réductionnisme physiologique comme voie d'étude du comportement (Sartori 1999). À cette même époque se développe de l'autre côté de la

Manche le mouvement des empiristes dont les principales figures sont les Anglais John Locke (1632-1704) et David Hume (1711-1776). Tout comme Descartes, les empiristes assimilent les caractéristiques psychiques à une machine qui fonctionne selon des principes simples (Doré 1983). Une des dimensions importantes de l'empirisme britannique est l'**associationnisme**, considéré comme la base de l'activité mentale. Selon cette autre théorie mécaniste, les idées ou les sensations s'associent lorsqu'elles surviennent simultanément. Ce concept sera largement repris au sein des premières théories de l'apprentissage. Cependant, ni Descartes ni les empiristes ne s'engagent réellement dans une voie expérimentale. Leurs raisonnements continuent de s'appuyer sur des anecdotes, leur réflexion reste spéculative et subjective.

b) Premiers développements de la physiologie sensorielle : vitalistes versus mécanistes

La quête d'une nécessaire objectivité va s'amorcer à la fin du XVIII^e et au début du XIX^e siècles avec le développement de la physiologie sensorielle et l'opposition entre les approches **vitalistes** et **mécanistes** du comportement (Ruwet 1969, Sartori 1999). Au XVIII^e siècle, la biologie ne connaît pas encore le même essor que les mathématiques, la physique ou la chimie. Les médecins de l'époque tendent à réduire la biologie à la mécanique et l'hydraulique. Dans le même temps, les chimistes et les physiciens tentent de réduire la biologie à leurs disciplines. Face à cet impérialisme se développe le vitalisme (Sartori 1999). Pour les vitalistes, les vérités physiologiques sont d'un ordre plus élevé que celles de la physique. Cette attitude est notamment défendue par l'anatomiste français Xavier Bichat (1771-1802) pour qui la vie se caractérise par une opposition constante avec les lois physiques. En conséquence, la médecine et la biologie ne peuvent être basées que sur l'observation et échappent donc à l'expérimentation.

En réaction au vitalisme, s'organise alors le courant mécaniste qui à l'opposé prône un empirisme total, n'accordant crédit qu'à l'expérience. Ce courant s'initie avec les travaux de deux physiologistes, l'Anglais Charles Bell (1774-1842) et le Français François Magendie (1783-1855), qui mettent en évidence la double conduction, sensitive et motrice, des nerfs, et précisent de manière expérimentale les trajets respectifs des influx sensitifs et des influx moteurs dans les nerfs rachidiens. Un développement important est donné à ces travaux par le Français Pierre Flourens (1794-1867) qui, le premier,

établit expérimentalement un lien direct entre structures nerveuses et comportement (Flourens 1842). À l'époque, ses expériences, qui consistent en l'ablation des lobes cérébraux chez des pigeons, ont un grand retentissement. Les oiseaux opérés semblent avoir perdu toutes leurs « facultés » mentales, et, en l'absence de toute stimulation mécanique, restent indéfiniment immobiles, jusqu'à mourir d'inanition. Flourens s'illustre aussi par une conception du système nerveux divisé en grandes unités possédant chacune une fonction unitaire. À la suite de ces découvertes, l'étude des structures nerveuses et de la nature de l'influx nerveux se développe largement et achève de fournir au début du XX^e siècle, avec la parution des travaux du neurophysiologiste anglais Charles Scott Sherrington (1857-1952), les bases physiologiques des mécanismes cartésiens.

Parallèlement, se développent les premiers modèles mécanistes du comportement avec les travaux du biologiste germano-américain Jacques Loeb (1859-1924) sur les **tropismes**. Il s'agit de phénomènes de croissance orientée sous l'influence d'une stimulation extérieure que Loeb étudie tout d'abord chez les végétaux. Il transpose ensuite la notion de tropisme chez l'animal pour décrire les mouvements d'orientation qu'il étudie chez les invertébrés. Il montre alors que certaines réponses d'orientation de l'animal résultent de stimulations plus ou moins intenses de différents récepteurs. Phototropisme, thermotropisme ou encore rhéotropisme deviennent les éléments de base de l'activité du vivant. Selon sa théorie, les tropismes sont assimilables à des sommes de réflexes et doivent permettre de rendre compte du comportement de toutes les formes vivantes. Si la théorie de Loeb a le fort inconvénient de réduire le comportement à des mouvements forcés et automatiques, elle aura eu en revanche le mérite de bien préciser les notions de **stimulus** et de **réponse**. Elle aura aussi stimulé par réaction d'autres recherches sur les mécanismes d'orientation, notamment ceux de Herbert Spencer Jennings (1868-1947) sur les protozoaires.

Le courant mécaniste progresse encore avec les travaux du physiologiste russe Ivan Pavlov (1849-1936). Ses recherches sur le fonctionnement du système nerveux lui permettent de mettre en évidence une des formes de l'apprentissage, le conditionnement classique. À partir d'une série d'observations sur le comportement des chiens à qui l'on présente de la nourriture, Pavlov note que des manifestations telles que les sécrétions gastriques ou la salive peuvent être induites par les stimuli qui précèdent d'ordinaire l'apparition de la nourriture tels que la

vue du bol ou celle de l'animalier. Des stimuli sans relation directe avec une réponse (dits stimuli **conditionnels**) peuvent déclencher celle-ci s'ils précèdent régulièrement la présentation du déclencheur naturel de la réaction (le stimulus **inconditionnel**). Pavlov met ainsi en évidence le **conditionnement classique**. Alors que la notion de réflexe déjà en usage à l'époque de Pavlov renvoie à une manifestation mécanique automatique et involontaire, le physiologiste russe et ses collaborateurs définissent la **réponse conditionnelle** comme une réponse régie par des lois à un facteur déterminé de l'environnement. Ils en font l'unité fondamentale de tout apprentissage animal et humain. Les comportements acquis par entraînement ou par éducation sont censés être réductibles à une chaîne de réflexes conditionnels.

c) Les naturalistes

Parallèlement à la physiologie sensorielle, une autre approche du comportement s'est développée aux XVIII^e et XIX^e siècles, celle des naturalistes. Leurs descriptions détaillées des **mœurs animales** s'opposent aux conceptions réductionnistes des mécanistes. Les premiers naturalistes n'étaient pas des hommes de science et se contentaient le plus souvent de cataloguer et de décrire les espèces animales, à l'instar de Thomas Morton (1579-1647), gentilhomme et homme de loi installé dans le Massachusetts, à qui l'on doit entre autres une description assez détaillée du comportement des castors (Dewsbury 1989). La démarche des naturalistes s'oriente ensuite vers une description de plus en plus minutieuse des conduites animales. Ce souci du détail poussé à l'extrême caractérise par exemple les travaux de René-Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757), physicien et entomologiste français, qui s'adonne à une observation précise et méticuleuse des insectes d'intérêt agronomique, et plus particulièrement des insectes sociaux. Mais c'est avec Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788), et la parution des premiers volumes de l'*Histoire Naturelle* en 1749, que l'approche naturaliste prend son véritable essor. S'opposant à une classification des espèces sur des critères essentiellement morphoanatomiques, Buffon recommande d'y adjoindre diverses variables écologiques et comportementales telles que leur organisation sociale, leur mode d'utilisation de l'habitat, ou encore la façon dont elles exploitent les ressources alimentaires. Le comportement animal devient un élément essentiel de la taxinomie. De l'autre côté de l'Atlantique, la tradition naturaliste connaîtra un

succès certain, notamment avec l'Américain John James Audubon (1785-1851). Célèbre pour ses gravures qui restituent les espèces animales dans leur environnement naturel, il est aussi l'auteur de nombreuses notes qui rapportent quantité d'observations sur le comportement de la faune nord-américaine (Dewsbury 1989). Il semble même que le grand naturaliste américain ne se limitait pas à simplement observer et décrire la nature. Ainsi l'affirmation d'Audubon selon laquelle les vautours américains utilisaient la vue et non l'odorat pour localiser leurs proies aurait été fondée sur des expériences réalisées en Louisiane (Chatelin 2001).

Le mouvement vitaliste connaîtra un prolongement notable chez les naturalistes avec le courant **instinctiviste** dont le représentant le plus célèbre est sans nul doute l'entomologiste français Jean-Henri Fabre (1823-1915 ; encart 1.1). Pour Fabre et les naturalistes, l'instinct, sorte de motivation inconsciente qui conduit inexorablement les animaux vers un but dont ils n'ont pas connaissance, est à la base de la vie de relation de l'organisme et assure la conservation de l'individu et de l'espèce. Cependant, si les descriptions du comportement publiées par Fabre sont minutieuses et détaillées, elles restent basées pour

chaque espèce sur un nombre d'observations limitées et souvent fortuites, parfois séparées de plusieurs dizaines d'années. Il manque à celles-ci un caractère systématique propre à une démarche d'investigation véritablement scientifique.

Avec la physiologie sensorielle et le mouvement naturaliste se sont affirmées deux grandes voies d'approches du comportement. La première, qui est expérimentale et entièrement tournée vers l'étude des mécanismes, se veut réductionniste. Elle limite déjà son champ d'investigation à quelques types d'organismes. La seconde, plus descriptive, procède par des recoupements et des généralisations à partir d'observations souvent anecdotiques. Elle traite cependant d'un nombre d'espèces sensiblement plus large. Tout au long du XIX^e siècle, ces deux approches contribuent chacune à faire progresser la recherche en comportement mais les faits qu'elles parviennent à mettre en évidence restent interprétés dans un cadre créationniste. Malgré quelques interrogations de la part de savants de premier plan, tels Buffon et Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759), la vaste majorité des scientifiques est restée convaincue de la fixité des espèces dont le type est censé ne pas avoir évolué depuis leur création.

Encart 1.1

Jean-Henri Fabre, précurseur de l'écologie comportementale

Seule l'étude de l'animal dans son biotope trouve grâce aux yeux de cet infatigable observateur des insectes, né à Saint-Léons du Lévezou dans le sud-ouest de la France. Il a rassemblé ses innombrables observations dans les dix volumes de son œuvre majeure, les *Souvenirs entomologiques*, sous-titrée *Études sur l'Instinct et les Mœurs des Insectes* (1879-1908 ; réédité en 1989). Fabre y affirme que « pour l'instinct, rien n'est impossible » et cite à l'appui de son assertion l'exemple de l'abeille capable de fabriquer des cellules parfaitement hexagonales sans aucune « intelligence algébrique ». Il observe aussi que de nombreux hyménoptères parasitoïdes sont capables, dès leur première capture et en l'absence de tout apprentissage, d'insérer parfaitement leur dard dans un point névralgique de la proie. Par ailleurs, des manipulations simples confortent Fabre dans son idée que les insectes, prisonniers de leur instinct, disposent de capacités limitées pour ajuster leur comportement à des modifications imprévisibles de leur environnement.

À partir de ses observations nombreuses et variées, Fabre peut dresser les caractéristiques essentielles de l'instinct : son innéité, sa préformation, sa fixité, et sa spécificité. À cet égard, Fabre peut être considéré comme un précurseur de l'éthologie. Mais il est aussi par certains aspects un précurseur de l'écologie comportementale. D'une part, il souligne régulièrement l'intérêt du raisonnement par analogie et recommande la comparaison entre espèces proches pour comprendre le comportement des insectes. D'autre part, il propose que le comportement des animaux réponde à une « loi d'économie de la force » qu'il rapproche des principes économiques en vigueur dans la société industrielle. Notamment, Fabre, le premier, invoque ce principe dans l'analyse des trajets accomplis par divers insectes. Ces deux aspects des conceptions de Fabre préfigurent les deux piliers méthodologiques de l'écologie comportementale, la méthode comparative et l'optimisation (cf. chapitre 3).

1.1.2 L'apport du transformisme : de Lamarck à Darwin

Les observations des physiologistes et des anatomistes, jointes à celles des naturalistes, ont permis de révéler que les organismes sont complexes et bien adaptés au milieu où ils vivent. Cette complexité n'est pas un enchevêtrement désordonné de parties indépendantes. Au contraire, celles-ci sont organisées et reliées entre elles pour former un tout cohérent. Cette cohérence ne peut être à l'époque interprétée que de deux façons (Sober 1993). Soit les organismes ont été conçus et créés par une entité intelligente, soit leur existence n'est due qu'à l'action de forces physiques qui ont transformé la matière inerte en formes vivantes (Strick 2000). Selon William Paley (1743-1805), la première interprétation est celle qu'il convient de retenir. Pour appuyer son argument, l'archidiacre anglais propose au début de son ouvrage *Natural Theology – or Evidence of the Existence and Attributes of the Deity Collected from the Appearances of Nature* (1802) une analogie restée célèbre. Supposons qu'un promeneur traversant la lande bute sur un objet aussi simple qu'une pierre. Il n'en sera pas autrement surpris et continuera son chemin, certain que la pierre qui se trouvait sur son passage y a toujours été et que sa présence n'a rien d'exceptionnel. Mais que le même promeneur vienne à buter sur un objet autrement complexe, tel qu'une montre ; pour Paley la présence au milieu de la lande d'un tel objet aux mécanismes si fins et si bien ajustés demande une explication. Selon lui une seule peut être fournie : un horloger en aura assuré la fabrication. Si l'argument vaut pour la montre, il vaut pour tous les autres organismes et les organes complexes que nous pouvons observer dans la nature. Et Paley de développer son argument en dressant un parallèle entre la perfection technique de l'œil et celle du télescope qui chacun doivent avoir un concepteur. Pour le théologien anglais, la perfection des organismes est une preuve directe de l'existence de Dieu. Cet « argument basé sur la conception fonctionnelle » (*argument from design*) des organismes gagne au XIX^e siècle l'adhésion des plus brillants chercheurs et philosophes. Les naturalistes, Réaumur et Fabre en tête, ne cessent de voir dans le comportement adapté des organismes la manifestation de l'intelligence divine. C'est dans ce contexte apparemment peu favorable que vont se développer les conceptions évolutionnistes qui transformeront irrémédiablement l'étude du comportement.

a) Lamarck et le transformisme

Entre 1788, date de la mort de Buffon, et 1800, date à laquelle sont formulées les premières hypothèses transformistes, la France, berceau de l'évolutionnisme, connaît une période agitée. La Révolution entraîne de profonds bouleversements sur les plans sociaux et institutionnels. Ces changements touchent aussi à l'organisation de la recherche dans le domaine des sciences naturelles et suscitent un débat sur la nécessité d'une réforme de l'histoire naturelle (Corsi 2001). Les progrès enregistrés dans les sciences naturelles et la rigueur qui y a été introduite incitent certains chercheurs de l'époque à bâtir une théorie qui puisse combiner une vision unitaire de la nature avec l'exigence de précision qui s'est affirmée. Le grand artisan de cette nouvelle théorie sera Jean-Baptiste Pierre-Antoine Monet de Lamarck (1744-1829).

Disciple de Buffon, Lamarck est un botaniste déjà réputé lorsqu'il est nommé, en 1793, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, en charge des invertébrés. Il se révèle d'abord être un fixiste, puis amorce tardivement un changement radical d'attitude (Mayr 1982, Buican 1989). Dans son *Discours d'ouverture* prononcé en 1800, il expose ses nouvelles conceptions transformistes qu'il développera plus tard dans son ouvrage principal *Philosophie zoologique* (1809). Lamarck affirme que la nature a produit de manière successive les différentes espèces animales en différentes lignées qui tendent inexorablement à se complexifier au cours du temps. Selon Lamarck, les espèces les plus complexes sont les représentants actuels des lignées les plus anciennes, tandis que les espèces les plus simples appartiennent à des lignées apparues récemment et qui ont disposé de peu de temps pour atteindre un haut niveau de complexité. La tendance à une complexification croissante au sein des lignées est, selon Lamarck, une loi de la nature qui ne requiert aucune explication.

Pour le père du transformisme, les espèces se sont répandues au cours des temps géologiques dans diverses régions du Globe, où elles ont développé des caractéristiques particulières sous l'influence de l'environnement local. Ces transformations successives au sein des lignées sont expliquées par un processus fondamental, la **loi d'usage et non-usage**. Chez tout animal qui n'a pas atteint le stade ultime de sa croissance, l'emploi répété d'un organe en amplifie la taille, tandis qu'un défaut de sollicitation entraîne l'atrophie. Le comportement occupe une place centrale dans la théorie de Lamarck puisqu'il intervient pour intensifier l'usage d'un organe afin

de satisfaire un besoin. Cherchant à atteindre les feuillages situés en hauteur pour satisfaire son appétit, la jeune girafe s'efforce d'allonger son cou qui se développe en conséquence. Les changements induits par une utilisation plus ou moins intense de l'organe durant le développement sont ensuite transmis à la descendance, pour peu qu'ils aient été communs aux deux parents. Ce principe restera célèbre sous le nom d'**hérédité des caractères acquis**. Lamarck peut être clairement considéré comme un évolutionniste majeur. Par sa théorie, il rompt avec la vision prévalente à son époque d'un monde statique. Il postule une évolution graduelle qui est aussi une évolution adaptative. Cependant, les mécanismes sous-tendant l'adaptation, postulés par Lamarck, se révéleront erronés.

b) L'œuvre de Darwin

La diffusion des idées transformistes à travers l'Europe après 1830 contribue à l'émergence d'une culture pro-évolutionniste. Par ailleurs, les preuves en faveur de l'idée d'évolution s'accumulent, provenant de la

biogéographie, de la systématique ou de l'anatomie comparée. Cependant, les chercheurs renâclent encore à changer de paradigme (Mayr 1982). C'est alors que la publication, le 24 novembre 1859, de l'ouvrage intitulé *The Origin of Species by Means of Natural Selection* de Charles Darwin (1809-1882 ; encart 1.2) vient bouleverser en profondeur les bases philosophiques, religieuses et scientifiques de l'étude de la nature. Pour le naturaliste anglais, les organismes n'ont pas été créés immuables et indépendamment les uns des autres. Ils proviennent tous d'un lointain ancêtre commun et se sont transformés et différenciés au cours de millions d'années. Cette différenciation s'est effectuée selon un processus particulier, la **sélection naturelle**.

Les conceptions de Darwin se sont élaborées lentement. Le voyage à bord du *Beagle* lui a d'abord permis de remarquer en de multiples occasions l'étendue de la diversité biologique, aussi bien au niveau du nombre d'espèces qu'à celui de la variation entre les individus d'une même espèce. C'est ensuite en considérant les mécanismes impliqués dans la domestication

Encart 1.2

Charles Darwin, naturaliste, géologue et théoricien

Charles Darwin est né près de Shrewsbury en Angleterre à la veille de la révolution industrielle. Dès l'âge de huit ans, il satisfait son appétit de naturaliste en collectionnant avec avidité coquillages, œufs et minéraux. Il entame en 1825 des études universitaires de médecine à Édimbourg, qu'il interrompt en 1828 pour partir étudier, sous l'injonction de son père, la théologie à Cambridge. Piètre étudiant, ces années universitaires lui permettent surtout de parfaire ses connaissances naturalistes à travers l'étude de la géologie, de la botanique et de l'entomologie. Son admission comme naturaliste à bord du *Beagle* marque un tournant dans sa vie. Il embarque le 27 décembre 1831 à l'âge de 22 ans et ne regagne l'Angleterre que le 20 octobre 1836, après avoir visité l'Amérique du Sud, les îles du Pacifique, l'Australie et la Nouvelle-Zélande, les îles de l'Océan Indien et l'Afrique. À son retour, il s'entoure d'une équipe de brillants naturalistes pour classer et étudier les collections qu'il a rapportées de son long périple. Rapidement, il est reconnu comme un éminent naturaliste et côtoie les plus grands savants de l'époque victorienne. Tout en coordonnant le

travail de ses collaborateurs, il s'adonne à la rédaction de plusieurs ouvrages dont deux volumes de géologie, quatre volumes sur la classification des crustacés cirripèdes, et le récit de son voyage à bord du *Beagle*. De 1839 à 1844, il travaille sur le manuscrit qui deviendra *The Origin of Species* dont la parution ne sera effective qu'en 1859. Sa santé devenue fragile ne lui laisse plus alors que quelques heures par jour pour s'adonner à ses études. Il n'arrête cependant pas de publier de nouveaux ouvrages parmi lesquels figurent (outre ses ouvrages sur la sélection sexuelle et le comportement) *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868), *Insectivorous Plants* (1875) ou encore *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms* (1881). Toute l'œuvre de Charles Darwin est marquée par l'acuité des observations de ce naturaliste insatiable, l'originalité de ses théories et la richesse de son style écrit. Présent dans l'histoire des sciences comme le scientifique le plus important du XIX^e siècle, son influence reste encore déterminante aujourd'hui, particulièrement en écologie comportementale.

des espèces animales et végétales que le naturaliste a trouvé son inspiration. Il a su reconnaître dans la sélection artificielle pratiquée par l'homme un processus de tri cumulatif capable de retenir ou d'éliminer de légères variations et, à terme, de produire des races bien différenciées. Si un principe de tri analogue existe dans la nature, il doit permettre de rendre compte de la différenciation des espèces. C'est à la lecture des écrits de l'économiste britannique Thomas Robert Malthus (1766-1834) que Darwin conçoit le dernier élément de sa théorie, la **lutte pour l'existence**. Les espèces disposent d'un potentiel démographique bien supérieur au taux de renouvellement des ressources dont elles dépendent. Le surpeuplement amène inéluctablement à une compétition entre les individus pour l'exploitation des ressources. Le résultat de cette compétition est la survie des individus les mieux adaptés à l'environnement et la transmission différentielle de leurs caractéristiques à la génération suivante. Il ne manque en fait à la théorie de Darwin qu'un mécanisme d'hérédité. Au sein de sa théorie, Darwin considère l'hérédité comme donnée mais ne l'explique pas. Quelques dizaines d'années plus tard, la redécouverte des lois de l'hérédité, mises en évidence par le moine et botaniste autrichien Gregor Mendel (1822-1884) du vivant de Darwin, viendra, après quelques vicissitudes (cf. Gayon 1992), consolider l'édifice darwinien.

Les conceptions darwiniennes s'opposent à celles de Lamarck à plusieurs niveaux. Pour Lamarck, c'est l'influence directe de l'environnement qui permet de générer de la variabilité. Pour Darwin, en revanche, la variabilité préexiste à l'influence de l'environnement qui n'intervient que pour trier parmi ce qui existe. La tendance innée à la complexification chère à Lamarck disparaît chez Darwin au profit d'un rôle du hasard. Avec Darwin, la conception déterministe de la nature s'efface pour laisser place à une conception probabiliste. L'adaptation des organismes à leur milieu ne répond plus à un grand dessein, l'horloger est devenu aveugle (Dawkins 1989b).

Les conséquences des théories darwiniennes exposées dans *l'Origine des espèces* pour l'étude du comportement sont évidentes. En affirmant une continuité entre les espèces animales et l'homme, Darwin postule implicitement une continuité des processus mentaux, ouvrant ainsi la voie à une **psychologie comparative** (Doré 1983, Vaclair 1987). Le comportement, comme l'ensemble des caractéristiques des organismes, est susceptible d'évoluer par sélection naturelle et les ébauches des caractères comportementaux d'une espèce doivent pouvoir se retrouver chez les espèces

qui lui sont ancestrales. Darwin consacre notamment la totalité du septième chapitre à une discussion sur l'instinct et sur ses modalités d'évolution par l'accumulation de changements graduels. L'influence de Darwin sur l'étude du comportement s'affirmera encore avec la parution de deux autres ouvrages. Dans *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871), Darwin reprend et développe le concept de **sélection sexuelle**, un compartiment de sa théorie déjà introduit dans *l'Origine des espèces*. Darwin invoque la sélection sexuelle pour expliquer l'évolution de certains traits dimorphiques qui ne sont présents que chez un seul sexe, généralement les mâles, et dont l'expression semble à première vue avoir des conséquences négatives en termes de survie. Ces traits correspondent par exemple aux chants, à des colorations vives, des ornements extravagants, ou encore à certains traits à vocation offensive ou défensive. Chez les oiseaux, par exemple, les vocalisations et les plumages ornementés des mâles les rendent plus visibles que les femelles (aux couleurs généralement plus cryptiques) et donc plus facilement repérables par les prédateurs. Les cornes chez certains coléoptères ou la crinière des lions sont utilisées comme des armes ou des boucliers, mais ne semblent pas avoir évolué pour contrer les prédateurs. Si tel était le cas, ils devraient être aussi présents chez les femelles. Selon l'évolutionniste anglais, de tels traits dimorphiques sont en fait sélectionnés en conséquence de l'avantage qu'ils procurent chez un sexe **dans la compétition pour l'accès aux partenaires sexuels**. Darwin distingue les traits qui interviennent dans l'affrontement direct entre les mâles et ceux qui sont impliqués dans une forme de compétition indirecte arbitrée par le choix des femelles. Les armes et les boucliers relèvent de la première catégorie, tandis que les colorations vives et les ornements sont censés stimuler le sens esthétique des femelles. Si cette interprétation de l'évolution du dimorphisme sexuel ne reçut pas lors de sa publication un accueil enthousiaste, elle constitue aujourd'hui un des tout premiers champs d'investigation de l'écologie comportementale (cf. chapitre 9).

Dans *The Expression of Emotions in Man and Animals* (1872), Darwin explique l'expression des émotions à partir de trois grands principes qu'il nomme « habitudes associées à une commodité » (*serviceable associated habits*), « principe de l'antithèse », et « action directe du système nerveux ». Le premier principe correspond à une sorte de préparation à l'action qui est associée à une émotion et qui revêt un caractère adaptatif. Frapper, par exemple est un comportement étroitement associé à la colère. La mobilisation et la tension

des nerfs et des muscles sont interprétées par Darwin comme une habitude associée à une commodité qui pourrait exprimer la colère en révélant l'intention de frapper. Le second principe postule qu'à des émotions opposées correspondent des attitudes ou postures opposées, par exemple la relaxation des muscles est une marque d'apaisement. Le troisième principe n'était pas aussi clairement défini que les deux premiers et il semble que Darwin l'invoquait pour expliquer certaines expressions dont les deux premiers concepts ne parvenaient pas à rendre compte, telle que l'habitude de trembler lorsqu'on a peur. L'ouvrage de Darwin aura une influence certaine sur l'étude de la communication, particulièrement pour l'étude des signaux considérés comme mouvements d'intention. Cependant, les différentes thèses que Darwin a développées à propos du comportement ne sont le plus souvent illustrées qu'à partir de séries d'anecdotes et d'observations qui lui ont été rapportées par nombre d'explorateurs, de naturalistes ou de gardiens de zoos. On ne trouve pas trace chez Darwin d'une véritable démarche expérimentale à l'appui de ses théories sur le comportement.

c) Premières ébauches d'une approche évolutionniste du comportement

Les différentes hypothèses défendues par Darwin connaîtront pendant un certain temps des fortunes diverses (Mayr 1982, Gayon 1992). D'une manière générale, on peut affirmer que l'idée d'évolution par descendance avec modification fut adoptée plutôt rapidement dans la communauté des biologistes en Angleterre, en Allemagne et aux États-Unis, et avec un retard certain en France où la première chaire d'évolutionnisme ne fut créée qu'en 1888 (Mayr 1982). En revanche, la sélection naturelle fut longtemps considérée comme inacceptable.

La progression des idées darwiniennes fut en fait freinée par le développement de l'**évolutionnisme philosophique** prôné par l'Anglais Herbert Spencer (1820-1903). Très prolifique, cet ingénieur de formation publie de nombreux ouvrages exposant ses théories qui contribuent à populariser le mot « évolution » (un terme peu prisé par Darwin lui-même) à travers l'Europe et les États-Unis (Gould 1974). Le système évolutionniste de Spencer est cependant contraire à celui de Darwin aussi bien dans ses structures logiques que dans sa dépendance vis-à-vis du lamarckisme (Tort 1996). Plus métaphysique, le système spencérien s'appuie sur une analogie entre l'évolution et le développement ontogénétique et implique, à l'instar du lamarckisme, une progression

déterministe du vivant vers une plus grande complexité. Spencer ne voit dans la sélection naturelle qu'un principe de conservation du type de l'espèce qui permet d'écarter les déviants. Ce principe ne rend pas compte de l'apparition de nouvelles caractéristiques, un rôle entièrement dévolu par Spencer à l'hérédité des caractères acquis.

Spencer a notamment construit une théorie sociologique que la postérité a fort malencontreusement retenue sous l'appellation de « darwinisme social ». Elle consiste à concevoir les sociétés humaines et animales comme des organismes dont les caractéristiques sont conditionnées par les instincts des individus qui les composent. Selon cette théorie, l'évolution humaine doit être considérée comme un processus moral et non pas organique. La maladaptation des conduites sociales ne provoque pas la mort mais une souffrance morale qui amène progressivement l'individu à modifier son comportement, et, à terme, à tempérer son égoïsme et à se montrer plus altruiste (Kaye 1986). À travers l'hérédité des caractères acquis, ces comportements « moralement corrects » se répandent alors dans la société. Cette conception d'une régulation de la société basée sur un déterminisme environnemental des conduites humaines sera ensuite reprise par d'autres pour légitimer des programmes d'éducation et des politiques sociales très contestables, souvent teintées de racisme (Valade 1996). Cette dérive explique la connotation négative acquise depuis par le darwinisme social dont l'influence se dissipera rapidement après que le biologiste allemand August Weissmann (1834-1914) aura définitivement réfuté l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis.

La diffusion des idées évolutionnistes de Spencer eut cependant une influence directe sur le développement des études sur les sociétés animales. Le sociologue français Alfred Espinas (1844-1922), notamment, publie en 1876 un ouvrage traitant des différentes formes d'association, des groupements cellulaires aux sociétés humaines, où il propose une classification des sociétés animales monospécifiques selon leur fonction : de nutrition, de reproduction. Les sociétés animales impliquent selon lui des relations fortement structurées entre individus d'une même espèce (Espinas 1876). Ces modes relationnels sont indépendants des relations taxonomiques entre espèces et il convient de les considérer comme l'expression de l'influence directe du milieu sur les caractéristiques des organismes. Certaines considérations d'Espinas sur le contraste entre monogamie et polygamie, ou encore sur la distribution des colonies d'oiseaux marins en relation avec les ressources

alimentaires, témoignent d'une prise en compte très pertinente de l'influence des facteurs écologiques sur l'organisation sociale. De ce point de vue, Espinas doit être considéré comme un précurseur de la **socioécologie**. Dans la même veine, se développent en Belgique les travaux d'Émile Waxweiler (1867-1916) qui visent à une synthèse entre biologie, comportement et sociologie. Cette approche des sociétés animales, fortement teintée de lamarckisme, continuera d'exercer une influence notable, particulièrement en France (Hachet-Souplet 1928), jusqu'au début des années 1930.

Malgré l'influence de Spencer et les résistances de Flourens, les travaux de Darwin sur le comportement ne sont pas sans conséquence pour le développement de la psychologie. Cette influence se fait particulièrement sentir avec George John Romanes (1848-1894) dont les ouvrages visent à établir une continuité des états mentaux entre l'homme et l'animal. Romanes (1882) fut le premier à proposer des méthodes pour développer une véritable psychologie comparative dans le prolongement des idées de Darwin. Sa méthode principale est celle de l'**inférence subjective** qui consiste à considérer que les comportements des animaux sont analogues à ceux des humains, et que les états mentaux associés chez l'homme à ces comportements sont aussi présents chez les animaux. Romanes considérait ainsi que les émotions humaines étaient présentes chez les autres animaux selon leur complexité. Il accordait aux poissons la faculté d'être jaloux et en colère, aux oiseaux celle d'être fiers, et aux singes la honte et le remords. La base empirique du travail de Romanes restait cependant limitée, à l'instar de Darwin, à des anecdotes ou des faits relatés par des naturalistes amateurs. Sa méthode était donc largement inductive, la convergence des impressions de chaque observateur étant censée assurer la généralisation d'un raisonnement bâti sur un nombre limité de cas singuliers.

À la fin du XIX^e siècle, le bilan de l'influence des idées transformistes sur l'étude du comportement reste donc mitigé. D'une part, un bon nombre de naturalistes ne sont pas convaincus par les thèses transformistes et rejettent toute influence du processus de sélection naturelle sur le comportement animal. Cette position est particulièrement évidente chez Fabre qui, en dépit de l'admiration qu'il portait à Darwin (admiration d'ailleurs réciproque), refusa toujours de se ranger sous la bannière des évolutionnistes. D'autre part, l'intérêt pour l'étude des sociétés animales n'est guidé que par l'espoir d'en retirer des principes généraux d'organisation valides pour

l'espèce humaine. Enfin, le fait de proclamer la continuité des états mentaux entre l'homme et l'animal a la fâcheuse conséquence de promouvoir un anthropomorphisme exagéré qui n'hésite pas, sur des bases empiriques bien peu solides, à conférer aux animaux des capacités cognitives élaborées. Les bases scientifiques de l'étude du comportement animal sont encore à venir.

1.1.3 L'approche behavioriste

Les excès d'anthropomorphisme des premiers évolutionnistes n'allèrent pas tarder à provoquer des réactions. En 1894, Conwy Lloyd Morgan (1852-1936) publie *An Introduction to Comparative Psychology*. Dans cet ouvrage fondamental pour l'étude du comportement, il propose son fameux « canon », sorte de règle de parcimonie. De deux explications alternatives, Morgan conseille de retenir celle qui est la moins coûteuse en présupposés. Appliqué au comportement, le canon de Morgan engage les chercheurs à éviter d'interpréter le comportement animal en termes de sentiments et d'émotions ressenties par les humains. Il stipule qu'il n'est pas justifié d'invoquer des structures psychologiques d'ordre supérieur (par exemple l'intention ou la volonté) quand des systèmes simples de type réflexe ou tropisme peuvent rendre compte du comportement observé de manière adéquate. Le canon de Morgan gagne progressivement l'adhésion d'un bon nombre de chercheurs, particulièrement en Amérique du Nord où se constitue le mouvement **behavioriste** dont les principaux chefs de file sont Edward Lee Thorndike (1874-1949), John Broadus Watson (1878-1958), Clark Leonard Hull (1884-1952) et Burrhus Frederic Skinner (1904-1990). Héritiers des courants mécanistes, les behavioristes se désintéressent cependant des rouages internes du comportement. Ils rompent avec une psychologie des états de conscience pour se concentrer exclusivement sur les comportements objectivement observables que les organismes exécutent en réponse à des stimuli. Le behaviorisme confère une place prépondérante aux conduites acquises, et tend à réduire l'explication de tout comportement à la mise en évidence des mécanismes de l'apprentissage.

Selon Thorndike, les conduites animales ne relèvent ni de l'instinct ni d'une forme de raisonnement analogue à celui de l'humain, mais seulement d'un apprentissage « par essai-erreur avec succès accidentel ». Le paradigme expérimental qu'il développe est

fort simple. On place un animal affamé, par exemple un chat, dans une **boîte à problème** à l'extérieur de laquelle on place de la nourriture. Pour parvenir à quitter la boîte et avoir accès à la nourriture, l'animal doit actionner un mécanisme quelconque. Au cours des premiers essais, il ne se passe pas grand-chose si ce n'est que l'animal passe beaucoup de temps à tenter de forcer son passage à coups de dents et de griffes. Thorndike mesure l'apprentissage par le temps nécessaire à l'animal pour s'échapper. Au début, l'apprentissage est très long. Mais au fur et à mesure que l'expérience se répète, Thorndike note que l'animal produit de moins en moins de réponses inappropriées et manifeste de plus en plus rapidement le comportement qui lui permet d'ouvrir la porte. D'après Thorndike, ces résultats suggèrent un apprentissage au cours duquel l'animal élimine progressivement les réponses inappropriées pour ne retenir à la fin que la bonne réponse. L'apprentissage de la solution au problème posé dépend de l'établissement de connexions entre les stimuli de l'environnement et la réponse de l'organisme. Plusieurs lois sont invoquées pour expliquer comment les connexions s'établissent, parmi lesquelles la plus importante est la « Loi de l'effet ». Cette loi introduit les concepts de **renforcement** positif et négatif. La première partie de la loi stipule que lorsqu'une situation entraîne plusieurs réponses, celles qui sont suivies d'un état « satisfaisant » pour l'animal seront plus fortement connectées à la situation, de telle sorte que lorsque la même situation se reproduit, ces mêmes réponses auront une probabilité d'apparition supérieure. La seconde partie de la loi propose que les réponses qui entraînent un état d'inconfort pour l'animal auront des connexions affaiblies, et leur apparition sera moins probable lorsque l'animal sera de nouveau confronté à la même situation. L'importance de la loi de l'effet est d'établir un lien direct entre le comportement d'un animal et ses conséquences sur l'environnement.

De son côté, Skinner énonce les lois du conditionnement **opérant** qu'il oppose au conditionnement classique de Pavlov, rebaptisé conditionnement **répondant**. Ce dernier concerne les conduites dont l'apparition peut être mise en relation avec un ou des événements antérieurs auquel le comportement répond. Le conditionnement opérant correspond à des comportements spontanés dont la manifestation ne peut être mise en relation avec aucune stimulation préalable. Pour étudier ce type de conditionnement, on place l'animal dans une cage où se trouve par exemple un levier. Le fait d'actionner le levier déclenche la distribution de nourriture. Cette relation est décou-

verte par hasard par l'animal. Ensuite l'animal établit une relation entre son activité (appuyer sur le levier) et les conséquences de celle-ci sur l'environnement (l'apparition de nourriture). Le degré de contrôle dont dispose l'expérimentateur, en étant libre de renforcer telle ou telle action de l'animal, lui permet de choisir la conduite qu'il veut étudier.

Avec le comportementisme, l'apprentissage se réduit en quelque sorte en l'établissement de connexions entre des stimuli et des réponses. Ce mouvement est ainsi aux antipodes de l'approche naturaliste. Son objet n'est pas de décrire la diversité des comportements des espèces animales mais bien plutôt d'en rechercher les invariants. Le but ultime est l'atteinte d'un niveau prédictif des apprentissages qui permette le contrôle du comportement. L'animal n'est qu'un modèle dont l'étude est justifiée en vertu des enseignements qu'il est possible d'en retirer pour la compréhension de l'apprentissage chez l'humain. Le choix du modèle biologique est dicté chez les behavioristes par des considérations pratiques, et seules les quelques espèces dont l'élevage et le maintien au laboratoire posent peu de problèmes (rat, souris, pigeon, chat) sont régulièrement confrontées à l'environnement appauvri de la boîte à problème. En dépit de cette « sécheresse » naturaliste, le mouvement behavioriste n'est pas sans implications pour l'écologie comportementale. Tout d'abord, il impose la nécessité de recourir à des explications parcimonieuses. Cette référence obligatoire au canon de Morgan est primordiale pour arbitrer entre diverses explications et a conservé toute son heuristique dans une écologie comportementale dont le discours adaptationniste reste, nous le verrons, vulnérable aux dérives anthropomorphiques (Kennedy 1992). Par ailleurs, le mouvement behavioriste privilégie la démarche expérimentale et, à cet effet, développe des appareillages automatisés qui permettent le contrôle des situations dans lesquelles la performance de l'animal est évaluée. Ces dispositifs expérimentaux continuent d'être utilisés aujourd'hui en écologie comportementale, notamment dans la vérification expérimentale des prédictions des modèles d'approvisionnement optimal (cf. chapitre 5).

1.1.4 L'approche cognitiviste

Le radicalisme réductionniste des behavioristes en viendra à son tour à être l'objet de vives critiques. Le refus systématique d'invoquer toute variable intermédiaire est remis en cause au début du XX^e siècle par le **gestaltisme** ou **psychologie de la forme** dont

un des leaders est Wolfgang Köhler (1887-1967). À l'inverse des behavioristes, Köhler considère que l'exigence de rigueur et de parcimonie ne doit pas forcément se traduire par une conception strictement quantitative de l'étude du comportement. Au contraire, il souligne que des observations préliminaires, qualitatives et plus globales, sont nécessaires pour mettre en évidence les problèmes qu'il convient ensuite d'étudier dans le détail. L'approche gestaltiste se démarque de l'approche behavioriste connexionniste par le type d'organismes qu'elle étudie. Les travaux de Köhler (1925) consistent notamment en une description minutieuse de la manière dont des chimpanzés parviennent à résoudre un problème dont la solution est liée à la compréhension par l'animal de relations spatiales et causales, par exemple utiliser un bâton pour ramener vers soi un objet hors d'atteinte. Köhler remarque que l'atteinte de la solution est précédée de deux phases. Durant la première, l'animal exécute des mouvements désordonnés. Puis suit une phase d'arrêt nettement marquée qui précède une reprise d'activité, cette fois coordonnée et fluide, qui mène rapidement à la solution. Pour les partisans de la psychologie de la forme, la phase d'arrêt correspond à une phase de réorganisation des informations spatiales et de restructuration du champ perceptif qui permettent de saisir les relations significatives de l'environnement et conduisent à une appréhension directe de la situation, un processus connu sous le nom d'**insight**.

Edward Tolman (1886-1959) est un autre précurseur du cognitivisme. Il souligne la flexibilité des conduites animales, qu'il refuse de réduire à une chaîne de connexions entre stimuli et réponses. Il considère que le comportement de l'animal répond à un but qui donne son sens à l'activité observée par l'expérimentateur. Ainsi, les premiers mouvements de l'animal dans la boîte à problème ne sont pas irrationnels vis-à-vis de la situation. Il ne s'agit aucunement de mouvements fortuits. Le chat affamé et enfermé se heurte aux parois de la cage en cherchant à forcer son passage pour atteindre la nourriture placée à l'extérieur. D'emblée l'activité est orientée, preuve que l'animal a saisi différents éléments pertinents de la situation. Les travaux de Tolman et ses collaborateurs sur le comportement du rat dans un labyrinthe débouchent notamment sur la notion de **carte cognitive**. Ce concept correspond à une représentation mentale du trajet que l'animal construit au cours des passages successifs dans le dispositif, et dont Tolman démontre qu'elle n'est pas assimilable à de simples connexions entre stimuli spatiaux et réponses motrices.

Les cognitivistes s'opposent nettement aux behavioristes en acceptant l'existence de processus internes non observables, qui permettent selon eux l'intégration de l'information extraite de l'environnement. L'opposition entre cognitivisme et connexionnisme marquera profondément l'évolution de la psychologie comparative. L'apport des cognitivistes sera déterminant pour l'étude du comportement, qu'il dégage du carcan imposé par une interprétation trop rigide du canon de Morgan. Celui-ci ne stipule pas en effet que l'explication la plus simple est obligatoirement la meilleure. Une explication simple peut être abandonnée au profit d'une interprétation plus complexe mais qui est mieux à même d'expliquer la situation. En quelque sorte, le coût d'un présupposé, en termes des mécanismes plus ou moins complexes qu'il implique, est à juger en contrepartie des bénéfices qu'on en retire en termes notamment de pouvoir prédictif.

1.2 L'ÉTHOLOGIE

Qu'elle s'inscrive dans le connexionnisme ou dans le cognitivisme, la psychologie comparative du début du ^{xx}e siècle reste centrée sur l'étude au laboratoire. Cette situation ne peut satisfaire les zoologistes de l'époque. Héritiers du mouvement naturaliste, ils refusent d'adhérer à une science du comportement qui ignore la diversité et la complexité des conduites animales telles qu'il est possible de les observer dans la nature. Les études des behavioristes ne concernent que des animaux dont le comportement est suspecté par les zoologistes d'être dénaturé par la domestication et la captivité. Qui plus est, les situations proposées à l'animal (boîte à problème, labyrinthe, cage de Skinner) ne sont pour eux que des schématisations abusivement simplifiées de l'environnement naturel. C'est la pertinence même de la démarche de la psychologie comparative qui va être mise en doute avec le développement de l'**éthologie**, une étude biologique du comportement animal résolument naturaliste et évolutionniste.

Le mot « éthologie » a été introduit dès 1854 par le zoologiste français Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1805-1861) pour désigner l'étude des manières d'être des animaux¹. Initialement, le développement

1. L'usage du terme dans son sens moderne, l'étude du comportement des animaux dans leur milieu naturel, ne sera introduit en Amérique du Nord qu'en 1902 par William Morton Wheeler (1865-1937), un spécialiste du comportement des arthropodes, dans un article paru dans la revue *Science* (Wheeler 1902).

de cette branche de la zoologie aux contours encore flous s'organise surtout en réaction à la prépondérance accordée à une autre branche, l'anatomie comparée. Celle-ci a connu, sous l'influence du zoologiste et paléontologue français Georges Cuvier (1769-1832), un formidable développement en France et en Europe, et les observations de terrain ont été progressivement délaissées au profit des cuvettes de dissection (Jaynes 1969). Le retour à l'approche éthologique est prôné en particulier par le zoologiste et évolutionniste français Alfred Giard (1846-1908) dont l'intérêt pour les organismes littoraux ne peut guère se satisfaire des conditions d'investigation offertes par les laboratoires de l'époque. Évolutionniste convaincu, Giard ne rejette pas l'hypothèse de sélection naturelle, mais reste cependant attaché aux idées de Lamarck et considère que les facteurs de l'environnement sont les principales forces évolutives à travers leur influence directe sur le comportement des animaux. Il en appelle au développement d'une « physiologie externe », c'est-à-dire d'une étude des mœurs des animaux et de leurs interactions avec l'environnement, qu'il distingue explicitement de la psychologie comparative (Giard 1904). À la suite de Giard, les tenants de la méthode éthologique maintiendront la distinction entre éthologie et psychologie comparative (Jaynes 1969).

1.2.1 Développement initial de l'éthologie : 1900-1935

La fin du XIX^e siècle est marquée par la réfutation définitive du lamarckisme (Weismann 1892). Avec l'adhésion croissante des naturalistes à la théorie de l'évolution par sélection naturelle, la valeur du comportement pour la systématique devient au début du XX^e siècle une question incontournable. Y répondre implique l'étude d'espèces phylogénétiquement proches, facilement observables et présentant des caractéristiques comportementales remarquables. Dans ce contexte, les oiseaux représentèrent un modèle biologique particulièrement prisé des précurseurs de l'éthologie. Parmi les plus importants d'entre eux figurent Charles Otis Whitman (1842-1910) aux États-Unis, Oskar Heinroth (1871-1945) en Allemagne et Julian Huxley (1887-1975) en Angleterre. Whitman a réalisé un travail conséquent sur le comportement des pigeons (publié après sa mort, Whitman 1919), tandis qu'Heinroth a étudié principalement celui des anatidés (Heinroth 1911). Ce dernier, impressionné un jour par l'observation d'un jeune rapace qui, n'ayant jamais été confronté à un

faisan, réagit instantanément à la vue de la proie et s'en empare sans coup férir, devient convaincu que les comportements instinctifs possèdent dès leur première manifestation toute leur perfection et toute leur fonctionnalité (Lorenz 1975). Un tel phénomène suppose l'existence d'informations innées. Heinroth propose en conséquence que le **comportement instinctif spécifique** constitue l'élément fondamental du comportement. Ce comportement ne peut être réduit à un enchaînement de réflexes inconditionnels. Son déclenchement dépend d'un mécanisme endogène dont la structure contient exclusivement les informations acquises au cours de la phylogenèse. Whitman (1898) en vient aux mêmes conclusions. Les analogies et les différences entre les mouvements d'expression corporelle des espèces d'un même groupe sont ordonnées selon leur proximité taxonomique, et les comportements peuvent donc être considérés comme des signes infaillibles de la parenté entre espèces, au même titre que les caractéristiques morpho-anatomiques. À leur suite, Huxley avance, à partir de l'observation du comportement de parade du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*), une interprétation conceptuelle du phénomène qu'il baptise **ritualisation** (Huxley 1914). Les parades complexes et spectaculaires auxquelles se livrent différentes espèces d'oiseaux ont à cette époque fait l'objet de nombreuses descriptions mais leur compréhension demeure limitée. Chez les grèbes, la parade nuptiale est caractérisée par un comportement stéréotypé. Se faisant face, le mâle et la femelle plongent et remontent à la surface à plusieurs reprises en tenant chaque fois dans leur bec des morceaux de végétation. Huxley propose que cet élément de la parade des grèbes est dérivé du répertoire de l'activité de construction du nid et a acquis au cours de l'évolution de l'espèce un rôle dans la coordination du comportement social des deux sexes. En considérant le comportement comme une coordination motrice héréditaire construite au cours de l'histoire évolutive des espèces et en affirmant sa pertinence dans le cadre de la reconstruction phylogénétique, Whitman, Heinroth et Huxley lient du même coup explicitement la compréhension du comportement à son histoire évolutive et posent par-là même les fondements de l'éthologie moderne (Hess 1962, Lorenz 1975).

1.2.2 Apogée de l'éthologie : 1935-1975

On s'accorde généralement pour faire coïncider la naissance de l'éthologie moderne avec l'avènement de l'école **objectiviste** qui survient dans l'Europe des

années 1930 en réaction au béhaviorisme. À cette époque, la notion de comportement instinctif était sévèrement critiquée par les béhavioristes nord-américains en blouse blanche (Dunlap 1919, Kuo 1924) qui la considéraient comme un concept vague et inutile. Les naturalistes, chaussés de bottes et armés de jumelles, étaient encore souvent perçus comme des amateurs, certes éclairés, mais dénués de la rigueur expérimentale qui doit caractériser une discipline scientifique. L'école objectiviste propose alors de prendre le contre-pied du mouvement béhavioriste (Tableau 1.1). Elle développe une démarche zoocentriste appuyée sur une méthodologie et une analyse théorique en rupture totale avec le béhaviorisme. Ses deux leaders historiques sont l'Allemand Konrad Lorenz (1903-1989) et le Hollandais Niko Tinbergen (1907-1988) (Encart 1.3).

Avec eux, l'éthologie se définit par son objet, l'étude du **comportement naturel** des animaux. L'observation de l'animal dans son environnement habituel devient alors privilégiée. L'étude au laboratoire n'est justifiée que par des soucis d'ordre pratique (meilleur contrôle des observations) et implique une reconstitution satisfaisante des conditions naturelles. Quatre niveaux de causalité sont clairement identifiés par les éthologistes dans l'analyse du comportement (Huxley 1942, Kortlandt 1940, Tinbergen 1963) : causalité immédiate, ontogenèse, valeur adaptative et évolution. La causalité immédiate renvoie aux mécanismes physiologiques directement impliqués dans l'exécution d'un comportement à un moment donné en fonction de l'état interne de l'animal. Ainsi, un oiseau chante au printemps du fait que l'allongement de la photopériode stimule la production de

Encart 1.3

Lorenz et Tinbergen, pères fondateurs de l'éthologie

Konrad Lorenz. Autrichien de naissance, Konrad Lorenz développe dès son plus jeune âge un grand intérêt pour l'observation du vivant, et se destine à étudier la zoologie et la paléontologie. Cependant, à la fin de ses études secondaires, obéissant à son père, il doit se résigner à suivre une formation universitaire en médecine. C'est pendant ces années d'étude, marquées par un engouement certain pour l'anatomie comparée et l'embryologie, qu'il apprendra à formuler un raisonnement scientifique rigoureux et qu'il se convaincra de l'importance de l'approche comparative. Naturaliste amateur au départ, Lorenz reste passionné par l'étude du comportement des oiseaux, anatidés et corvidés en particulier. Sans abandonner ses études de médecine, il se forme à l'éthologie sous l'influence de Heinroth, puis de Craig et de Whitman. Il obtient son premier poste en 1937, et commence à développer ses conceptions sur l'instinct et l'imprégnation. À partir de 1951, devant le succès rencontré par ses théories, la Max Planck Gesellschaft lui attribue des moyens conséquents pour développer un institut de recherche en éthologie qui est basé à Seewiesen. Il concentre alors ses recherches sur l'étude de l'agressivité et de ses mécanismes régulateurs. Vers la fin de sa vie, Lorenz s'intéresse à l'évolution de la culture et aux relations qu'entretient l'homme moderne avec son environnement.

Il est l'auteur de plusieurs ouvrages dont *L'Agres-sion* (1969), *Essais sur le Comportement animal et humain* (1970), *Évolution et Modification du Comportement* (1970), *L'Envers du Miroir, une Histoire naturelle de la Connaissance* (1975).

Niko Tinbergen. Passionné de nature, Niko Tinbergen commence à s'intéresser à l'étude du comportement animal dans la Hollande du début du XX^e siècle, sous l'influence des écrits de Fabre et des travaux de Von Frisch. Après une thèse sur le comportement des guêpes fouisseuses, il débute sa carrière académique à l'université de Leyde où il développe l'enseignement de l'anatomie comparée et de l'éthologie. En 1936, il a l'occasion de rencontrer Konrad Lorenz. C'est le début d'une longue amitié entre les deux hommes dont la complémentarité (Lorenz plus théoricien, Tinbergen plus expérimentaliste) sera déterminante pour le développement de l'éthologie. Après la Seconde Guerre mondiale, Tinbergen établit de nombreux contacts avec des chercheurs aux États-Unis et en Angleterre où il s'expatrie dans les années 1950. Dans son sillage, la recherche en éthologie devient prépondérante au département de zoologie de l'université d'Oxford. Vers la fin de sa carrière, il concentre sa recherche sur une approche éthologique du problème de l'autisme chez l'enfant. Il est notamment l'auteur de *The Study of Instinct* (1951) et *Social Behaviour in Animals* (1953).

TABEAU 1.1 DIFFÉRENCES ESSENTIELLES ENTRE ÉTHOLOGIE ET PSYCHOLOGIE COMPARATIVE.

	Éthologie	Psychologie comparative
Origine géographique principale	Europe	Amérique du Nord
Objet principal d'étude	Comportements innés (instinct)	Comportement acquis (apprentissage)
Situation d'étude	Environnement naturel ou fidèlement reconstitué	Dispositif expérimental volontairement simplifié
Degré de contrôle sur les sujets	Minimal	Rigoureux
Modèles biologiques favoris	Espèces prisées par les naturalistes : insectes, oiseaux, poissons	Rongeurs, pigeons, humains
Type de mesure	Enregistrement détaillé des éléments comportementaux	Réponses simples objectives (appui sur levier)

Adapté d'après Brain 1989.

certaines hormones qui à leur tour induisent le comportement de chant. Au niveau de l'ontogenèse, le comportement est analysé dans une dimension historique, principalement en relation avec l'expérience précoce. Les caractéristiques du chant d'un individu donné sont liées à certains événements survenus au cours de son développement (plus ou moins grande richesse de l'environnement sonore dans lequel l'individu s'est développé par exemple). La valeur adaptative du comportement est vue par les éthologues comme son utilité courante dans l'environnement naturel de l'animal. Cette utilité est définie d'après les conséquences du comportement pour l'individu et son environnement. L'oiseau chante *pour* défendre son territoire ou *pour* attirer un partenaire reproducteur. Ce niveau de causalité introduit un finalisme apparent dans l'interprétation du comportement. (cf. chapitre 3). Enfin, la question de l'évolution du comportement s'inscrit dans une autre dimension historique, celle de l'histoire évolutive des espèces. L'oiseau chante parce qu'il appartient à une espèce chez les ancêtres de laquelle le comportement de chant est apparu puis s'est maintenu au cours de l'évolution. Au cours du temps, sous l'influence de certains auteurs (Dewsbury 1999), ces quatre niveaux d'analyse, souvent appelés « les quatre questions de Tinbergen », ont été fondus en deux niveaux : celui des causes dites « proximales » (causalité physiologique et ontogenèse) et celui des causes dites « ultimes » (valeur adaptative et évolution).

Le développement de l'éthologie en tant que discipline institutionnelle débute dans les années 1930 avec la constitution des premières sociétés savantes (Durant 1986). La *Deutsche Gesellschaft für Tierpsychologie* voit le jour en Allemagne en 1936, suivie deux ans plus tard du *Institute for the Study of Animal Behaviour* (ISAB, devenu en 1949 *Association for the Study of Animal Behaviour*, ASAB) au Royaume-Uni.

Dès 1937, Lorenz et ses collègues lancent la première revue spécialisée dans le domaine, *Zeitschrift für Tierpsychologie* (récemment rebaptisée *Ethology*). L'éclatement de la Seconde Guerre mondiale vient perturber pour un temps le développement de l'éthologie européenne et freiner son influence aux États-Unis. Mais les liens tissés entre les éthologues des deux côtés de l'Atlantique avant la guerre (Lorenz ayant séjourné à l'université Columbia à New York en 1922 et Tinbergen ayant visité différentes institutions américaines en 1938) se resserrent vite à la fin du conflit (Dewsbury 1989). En 1948, Tinbergen fonde avec un de ses élèves hollandais, Gerard Pieter Baerends (1916-1999) et l'éthologiste anglais William Homan Thorpe (1902-1986) la revue *Behaviour*, au comité éditorial de laquelle participent des chercheurs américains. En 1953, le bulletin publié par l'ASAB augmente de volume et devient le *British Journal of Animal Behaviour*. En 1958, la revue renommée *Animal Behaviour* est publiée conjointement par l'ASAB et l'*Animal Behavior and Sociobiology Section of the Ecological Society of America*.

Les échanges entre éthologues de différentes origines, géographiques et disciplinaires, s'accroissent encore dans les années 1950 avec l'organisation de colloques internationaux. Dès l'été 1949, un important colloque est organisé à Cambridge à l'initiative conjointe de l'ISAB et de la *Society for Experimental Biology*. Coordonné par Tinbergen et Thorpe, il réunit les principaux chercheurs européens et américains et permet de rétablir les liens coupés durant la guerre. Le programme, initialement consacré à l'étude des mécanismes physiologiques du comportement, permet d'aborder les questions majeures de l'époque, notamment celles du contrôle central *vs* périphérique du comportement (le comportement étant encore considéré comme le résultat observable d'une séquence temporelle de contractions musculaires, se pose le

problème de savoir si la coordination temporelle de ces contractions est prédéterminée par le système nerveux central ou induite par des stimulations externes antérieures à l'exécution du mouvement) et de la nature de l'instinct. Trois ans plus tard, la première conférence internationale d'éthologie se déroule à Buldern en Allemagne, et la seconde un an plus tard à Oxford en Angleterre. À partir de 1955, cette conférence se tient régulièrement tous les deux ans¹. Rassemblant essentiellement les éthologistes européens au départ, elle attire dans les années 1960 un nombre croissant de chercheurs nord-américains, et à partir des années 1970, son organisation est régulièrement confiée à des pays non européens. À cette époque, l'éthologie est devenue une discipline reconnue et bien implantée au sein des institutions universitaires des deux côtés de l'Atlantique.

Ce succès institutionnel est couronné en 1973 par l'attribution conjointe du prix Nobel de médecine et physiologie à Lorenz, Tinbergen et Karl von Frisch (1886-1982), père de la physiologie comparée moderne et auteur d'une étude sur la « danse » des abeilles désormais célèbre (von Frisch 1955). Cette reconnaissance un peu tardive vient en fait consacrer une longue série de travaux originaux qui, depuis les années 1930, ont modifié profondément les conceptions sur le comportement animal. Une des premières ambitions des éthologistes objectivistes avait été de soustraire le concept d'instinct au débat quelque peu stérile opposant les points de vue vitaliste et mécaniste (Baerends 1976). Dès la conférence de Cambridge en 1949, Tinbergen soulignait l'indéniable variabilité et la plasticité des comportements dits instinctifs, ce qui semblait constituer un obstacle incontournable à une interprétation mécaniste. Lorenz proposa alors une solution supposée satisfaire à la fois mécanistes et vitalistes. D'une part, il proposait de restreindre le concept d'instinct aux **schèmes moteurs d'action fixe** (*fixed action patterns*) définis comme des unités comportementales simples, fortement stéréotypées et spécifiques d'une espèce (Lorenz 1950). Le déclenchement de ces unités s'effectuait selon Lorenz de manière quasi-réflexe par des **mécanismes innés de déclenchement** (*innate releasing mechanisms*), sortes de filtres perceptifs innés impliqués dans la distinction entre divers stimuli. La forte spécificité des schèmes moteurs d'action fixe leur conférait une

valeur certaine en tant que caractères taxonomiques à l'instar des structures morphologiques. Elle permettait aussi d'approcher l'étude de l'évolution et du contrôle génétique du comportement à partir de l'étude du comportement de formes hybrides (Lorenz 1958, Ramsay 1961). D'autre part, Lorenz introduisait avec son modèle « psychohydraulique » du comportement le concept quelque peu vitaliste d'**énergie interne potentielle spécifique** (*action specific energy*) permettant selon lui de rendre compte de la variabilité d'expression des comportements à travers les changements d'état motivationnel des organismes (encart 1.4).

La contribution essentielle des éthologistes objectivistes dans la première moitié du XX^e siècle fut sans conteste la mise en évidence du phénomène d'imprégnation (*Prägung*; Lorenz 1935). Chez la plupart des organismes, les contacts sociaux (affiliatifs ou sexuels) s'établissent généralement entre individus appartenant à la même espèce, ce qui suppose que les individus sont capables de « reconnaître » leurs congénères. L'identification des congénères était au début du XX^e siècle considérée comme un phénomène instinctif n'impliquant aucun apprentissage. Mais quelques observations préliminaires menées par Heinrich sur les canards et par l'Américain Wallace Craig (1876-1954) sur les pigeons (Craig 1908) laissaient penser que la reconnaissance des congénères était en fait acquise. Le mérite de Lorenz fut d'entreprendre l'étude systématique de ce phénomène. Rapidement, il établit que de jeunes canetons confrontés à un être humain lors de leur éclosion l'adoptaient facilement comme substitut maternel, et une fois devenus adultes orientaient leur comportement sexuel vers l'homme. Ce phénomène fut ensuite vérifié par Lorenz chez de nombreuses autres espèces d'oiseaux. Dans sa première conception de l'imprégnation, qu'elle se manifeste par l'attachement filial du jeune ou l'orientation sexuelle à l'âge adulte, l'éthologiste allemand dégageait quelques caractéristiques essentielles. Le phénomène était circonscrit dans le temps à une période critique, correspondant à un état de maturation physiologique spécifique. Ses effets étaient jugés irréversibles. L'empreinte formée se situait à un niveau supra-individuel : l'individu s'imprégnait sur les caractéristiques générales de l'objet et non pas sur les caractéristiques individuelles de celui-ci. Cette dimension du phénomène expliquait la reconnaissance par l'animal de l'espèce à laquelle il appartient. L'imprégnation constituait donc une forme très originale d'apprentissage. Les travaux de Lorenz sur le phénomène d'imprégnation suscitèrent de nombreuses et fortes

1. La dernière édition a eu lieu à Florianopolis au Brésil en 2003.

Le modèle « psychohydraulique » de Lorenz

Afin d'expliquer la relation entre le concept de motivation et l'expression du comportement, Konrad Lorenz (1950) a développé un modèle mécaniste auquel de nombreux éthologistes ont par la suite, de manière plus ou moins explicite, fait référence (Figure 1.1). Le modèle vise à expliquer le lien entre motivation interne et stimulation externe dans le déclenchement d'un comportement donné, généralement de type consommatoire. L'idée générale est celle d'un mécanisme interne qui permet d'accumuler une force endogène (l'énergie interne potentielle spécifique) à la manière d'un condensateur. Lorsque l'énergie mise en réserve augmente, le seuil de stimulation nécessaire pour déclencher l'activité diminue. Lorenz propose de représenter selon un schéma simple l'interaction entre facteurs internes et facteurs externes. L'énergie spécifique est censée s'accumuler dans l'organisme lorsque le comportement n'est pas exprimé. Ce phénomène est représenté dans le modèle par un flux d'eau continu qui s'accumule graduellement depuis un tuyau (T) dans un réservoir (R). La quantité d'énergie spécifique disponible est représentée par la quantité d'eau accumulée. Le réservoir possède un exutoire qui est fermé par une valve (V) sous la pression d'un ressort (S). Celui-ci est relié par une poulie à un plateau supportant un poids (Sp) qui représente la force du stimulus. C'est donc l'action conjuguée et variable de la poussée du liquide et de la traction exercée par le poids qui permet de débloquer la valve. Le niveau de liquide va donc déterminer le seuil de réponse. Si le niveau d'eau en réserve est faible, un poids important est nécessaire pour déclencher le comportement. Lorsque la motivation est épuisée (ce qui correspond dans le schéma à un réservoir vide), la réponse motrice ne peut être déclenchée quelle que soit la force du stimulus. Symétriquement, si la réserve d'eau accumulée est très importante, le déblocage peut s'effectuer en l'absence de poids

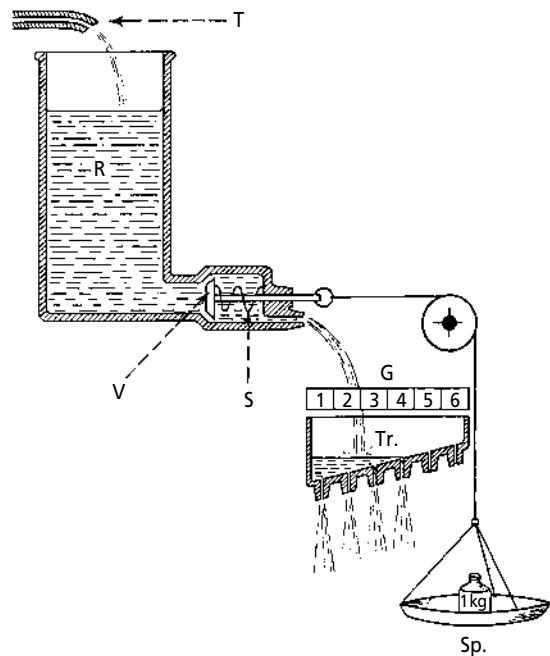


Figure 1.1 Le modèle psychohydraulique du comportement par Konrad Lorenz (1950).

sur le plateau, ce qui explique l'observation de comportements « à vide » (c'est-à-dire exprimés en l'absence de toute stimulation pertinente). La force du jet qui s'écoule du réservoir dans un abreuvoir (Tr) représente l'intensité de la réponse comportementale. Elle peut être mesurée sur une échelle de graduations (G). Si très peu d'eau s'écoule, le niveau dans l'abreuvoir n'atteint que les premières graduations. Cela représente l'activité motrice possédant le plus faible seuil et est censé correspondre aux comportements dits « d'appétence ». Lorsque le flux est plus important, le niveau maximal de réponse motrice est atteint. À partir de ce modèle, Lorenz insiste sur la nécessité de connaître à la fois le niveau de motivation pour juger de la force d'un stimulus déclencheur et inversement.

réactions dans les milieux de la psychologie comparative car ils remettaient en question la conception behavioriste de l'apprentissage limitée au conditionnement classique de Pavlov et à l'apprentissage par essai-erreur de Thorndike.

1.2.3 Controverses et déclin de l'éthologie

À un certain état de grâce de l'éthologie, succède à partir de 1950 l'époque des controverses. Les positions de Lorenz deviennent alors la cible de critiques

acerbes. Celles-ci proviennent principalement au départ de la psychologie comparative. Ces critiques (Lehrman 1953, Hebb 1953, Kennedy 1954, Beach 1955, Schneirla 1956) portent sur la classification des comportements effectuée par les éthologistes, le concept d'instinct, les différents niveaux d'analyse retenus, et particulièrement sur les présupposés physiologiques associés aux modèles énergétiques et à une conception trop simpliste de la motivation. À la suite, le concept central de schème moteur d'action fixe est sérieusement remis en question (Barlow 1968). Le vent de fronde culmine au colloque international d'éthologie de 1973 auquel ni Lorenz ni Tinbergen ne participent.

Au milieu des années 1970, il apparaît que la volonté de Lorenz et Tinbergen et de l'école objectiviste de dépasser un stade purement descriptif pour élaborer un système explicatif cohérent n'a que partiellement abouti. Au fil du temps en effet, le développement des recherches en éthologie s'est en fait organisé autour de trois systèmes explicatifs distincts (Gervet 1980). Le premier système correspond à un **système réductif** qui explique le comportement à partir d'hypothétiques processus biologiques élémentaires de type sensoriels, physiologiques ou neuro-endocriniens. L'interprétation éthologique renvoie alors automatiquement dans ce type de système explicatif à des variables intermédiaires physiologiques non identifiées. Le recours à ce système explicatif n'implique cependant pas obligatoirement pour les éthologistes l'utilisation de techniques physiologiques (Tinbergen 1951). Le second système est un **système structural** qui considère le comportement comme un ensemble d'actes simples liés entre eux par des relations d'implication. Ce système explicatif est lié à une **conception hiérarchique du comportement** censée refléter l'organisation hiérarchique des centres nerveux (Tinbergen 1950, 1952, Baerends *et al.* 1970, Baerends 1976). En pratique, il s'agit le plus souvent d'établir si l'occurrence d'un acte donné peut être prédite à partir de la connaissance des actes précédents (Nelson 1964, Delius 1969) et si les relations de précedence liant entre eux les différents actes peuvent être décrites de manière concise par des modèles statistiques (Chatfield et Lemon 1970, Dawkins et Dawkins 1973, Morgan *et al.* 1976) ou syntactiques (Fentress et Stilwell 1973). Le troisième système correspond à l'**approche adaptationniste**. Il interprète le comportement d'après sa **signification adaptative**, considérée à l'époque comme l'adéquation du comportement aux caractéristiques de l'environnement naturel (Gervet 1980). Cette perspective associe

étroitement l'interprétation d'un comportement au contexte écologique dans lequel il est produit, et est directement reliée au problème de l'évolution phylogénétique du comportement.

À terme, en fait, aucun des trois systèmes ne parvient à conférer à l'éthologie une véritable dimension de discipline scientifique. Mais pas pour les mêmes raisons. Les deux premiers systèmes restent entièrement dépendants de variables intermédiaires en mal de validation. Au fil du temps, l'approche réductrice du comportement se révèle incapable de produire un concept distinct de ceux de la neurophysiologie, discipline héritière de la physiologie sensorielle. Avec le développement des neurosciences, s'opère irrémédiablement la « substantialisation » (Parot 2000) des capacités inférées d'après l'observation des comportements. Les concepts plus spécifiquement liés au comportement, tel le concept de motivation, s'avèrent à l'usage peu pertinents en physiologie et sont abandonnés (Gervet 1980). L'approche structurale, en dépit d'une élaboration mathématique très poussée, ne parvient pas non plus à développer un système explicatif original et reste dépendante de modèles causaux empruntés à d'autres disciplines (cybernétique, théorie des systèmes). Dès lors, les approches réductrices et hiérarchiques sont appelées à se rapprocher des neurosciences du comportement. La méthode éthologique qui privilégie une description fine et une quantification rigoureuse des comportements observables devient une méthodologie et ne constitue plus en elle-même un système explicatif.

Le sort de l'approche adaptationniste est sensiblement différent. Sa capacité à constituer un système explicatif cohérent dépend, au milieu des années 1970, de la capacité des éthologistes à intégrer les progrès conceptuels de la biologie évolutive qui à cette époque s'est constituée en un corps théorique puissant, le néodarwinisme, capable de rendre compte en termes de causalité des caractéristiques anatomiques, physiologiques et comportementales des organismes (Gouyon *et al.* 1997, Futuyma 1998). Or, les éthologistes « classiques », tout en se réclamant de Darwin, semblent incapables d'adhérer complètement au néodarwinisme (Barlow 1989). De fait, leur conception d'une approche adaptationniste du comportement ne parvient guère à dépasser le stade du constat de l'adéquation des comportements aux facteurs du milieu, adéquation censée avoir évolué à partir du bénéfice qu'elle confère pour la survie de l'espèce, ainsi qu'en témoignent les propos de Lorenz sur l'agression : « Bons darwinistes, nous nous demanderons tout d'abord comment l'agression contre des

congénères peut contribuer à la conservation de l'espèce [...] et exercer de ce fait cette "pression de sélection" qui provoque chez de nombreux êtres supérieurs leur évolution. » (Lorenz 1969, page 39). Cette incapacité à saisir les concepts fondamentaux de la biologie évolutive allait bientôt sceller le sort de l'éthologie classique. Une nouvelle conception de l'approche adaptationniste du comportement allait s'imposer avec l'écologie comportementale.

1.3 L'AVÈNEMENT DE L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

1.3.1 La sociobiologie et ses origines

En dépit de l'insistance des éthologistes à souligner la nécessité d'étudier l'animal dans son environnement naturel, leurs concepts eurent initialement peu d'influence en écologie. Dans les années 1960, quelques rares tentatives visant à rapprocher les approches psychologique et éthologique de l'écologie animale restèrent limitées à l'analyse des relations interspécifiques (Klopfer 1962). Cette situation s'explique en partie par l'intérêt particulier des écologistes de l'époque pour des approches plus systémiques, portant sur les flux d'énergie dans les écosystèmes et la composition des communautés animales et végétales. En particulier, le rôle du comportement social en relation avec la biologie des populations n'était pas considéré. Au sein de l'éthologie classique, le comportement social était interprété principalement en termes d'interactions entre les organismes au sein desquelles les schèmes moteurs d'action fixe d'un individu

entraînaient des comportements réciproques chez l'autre individu. En écologie, le comportement des organismes était traité comme une boîte noire. La tendance s'inverse nettement à partir de 1975 avec la parution de *Sociobiology, the New Synthesis* (Wilson 1975), un ouvrage capital pour l'avènement de l'écologie comportementale. Signé du déjà célèbre entomologiste d'Harvard, Edward O. Wilson (encart 1.5), l'ouvrage présente la **sociobiologie** comme « l'étude systématique des bases biologiques de tout comportement social » et lui prescrit comme objectif de « prédire les caractéristiques de l'organisation sociale à partir de la connaissance des paramètres populationnels combinée à l'information sur les contraintes qu'impose sur le comportement la structure génétique des espèces ». Cette « nouvelle synthèse » s'appuie sur l'étude du comportement mais aussi sur les travaux réalisés depuis 1930 en écologie et en génétique des populations, et elle a pour ambition avouée d'établir la sociobiologie comme une branche de la biologie évolutive et particulièrement de la biologie des populations. D'entrée de jeu, Wilson (1975, page 5) situe la place de l'étude du comportement animal par rapport aux autres disciplines biologiques. Selon lui, la psychologie comparative et l'éthologie ne sont déjà plus les disciplines unificatrices de l'étude du comportement animal. Wilson annonce dès 1975 leur future intégration dans la neurophysiologie d'une part, et dans l'écologie comportementale d'autre part.

Ces vues ne sont pas à proprement parler révolutionnaires pour l'époque. Quatre ans auparavant, Wilson (1971) lui-même a déjà appelé à l'unification des concepts employés dans l'interprétation de l'organisation sociale des animaux, vertébrés et invertébrés, à travers l'établissement de connexions entre écologie, sociobiologie et études phylogénétiques.

Encart 1.5

Edward O. Wilson, père de la sociobiologie

Né à Birmingham en Alabama en 1929, Edward O. Wilson est avant tout un spécialiste des insectes sociaux. Diplômé de l'université de Harvard en 1955, il y obtient un poste de professeur de zoologie en 1964, puis y dirige le département d'entomologie du Muséum de zoologie Comparée à partir de 1973. Il est considéré comme l'un des plus éminents spécialistes des sociétés de fourmis, qu'il a étudiées au laboratoire et sur le terrain, notamment dans le Pacifique Sud et en Nouvelle-

Guinée. À la fois naturaliste, biologiste des populations et théoricien, il a notamment contribué à développer les fondements théoriques de la biogéographie insulaire. Considéré comme le père fondateur de la sociobiologie, il s'intéresse aussi à la biologie de la conservation et la préservation de la biodiversité. Il est l'auteur de plusieurs ouvrages, dont *Biophilia* (1984), *Consilience : The Unity of Knowledge* (1998), et a obtenu deux fois le prestigieux prix Pulitzer.

Sociobiology se veut donc être un long plaidoyer pour une telle unification sur la base d'une magistrale synthèse des principaux travaux réalisés au cours des quarante années précédentes dans les domaines de l'éthologie, de l'écologie, de la génétique des populations et de l'évolution. Le lien entre comportement et biologie des populations s'est forgé progressivement à partir des travaux d'observation des écologistes et les zoologistes des années 1930, particulièrement en Amérique du Nord où la tradition naturaliste est restée bien ancrée (Collias 1991). Une des figures à l'avant-garde du domaine à l'époque est l'écologue Warder Clyde Allee (1885-1955), auteur de trois ouvrages sur le comportement social (Allee 1931, 1933, 1938). Basé à l'université de Chicago, il contribue par ses recherches à établir un lien entre le comportement social et l'écologie des communautés. À partir de l'étude d'organismes aussi divers que les protozoaires, les rotifères, les insectes, les crustacés, les poissons, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, il insiste notamment sur le rôle de la coopération dans la régulation des interactions sociales. Son influence sur le développement des études du comportement social sera considérable (Barlow 1989, Collias 1991). Trois autres chercheurs de la même époque méritent d'être mentionnés. G. Kinglsey Noble (1894-1940) est un précurseur des études sur la sélection sexuelle (Chapitre 9), particulièrement en tentant de distinguer les influences respectives du choix de la femelle et de la compétition entre mâles dans les processus d'appariement (Noble 1936, 1938). Spécialiste du comportement social des oiseaux, Margaret Morse Nice (1883-1974) ouvre notamment la voie aux travaux modernes sur l'écologie comportementale de la territorialité en observant chez le Bruant chanteur (*Melospiza melodia*) que les mâles sont virtuellement invincibles sur leur propre territoire. A.F. Skutch (en 1904) est le premier à considérer les conditions sous lesquelles un comportement de coopération dans l'élevage des jeunes peut se développer chez les oiseaux (Skutch 1935). Ces premiers travaux sont suivis dans les années 1960-1970 d'études empiriques plus approfondies qui démontrent l'importance de la prise en compte des variables écologiques dans l'interprétation des structures sociales (e.g. Orians 1961, Ashmole 1963, Brown 1964, Crook 1964, Jarman 1974). Elles sont complétées par des travaux théoriques sur les avantages du gréganisme face au risque de prédation (Hamilton 1971, Pulliam 1973, Vine 1973) et la valeur adaptative de la colonialité (Ward et Zahavi 1973, voir chapitre 12).

Dans le même temps, les aspects théoriques de l'évolution sont mieux maîtrisés. La génétique des populations avance à grands pas. Ronald A. Fisher (1890-1962) et John B.S. Haldane (1892-1964) en Angleterre et Sewall Wright (1889-1988) aux États-Unis développent une théorie mathématique de la génétique des populations qui démontre que l'évolution adaptative repose sur l'action combinée du phénomène de mutation et du processus de sélection. Ces études trouvent un prolongement dans l'étude de l'organisation sociale avec les travaux de William D. Hamilton (1936-2000; encart 1.6). L'évolutionniste anglais est le premier (Hamilton 1964) à proposer une solution au problème de l'altruisme reproducteur au sein des sociétés d'insectes hyménoptères (le fait que les ouvrières sacrifient leur reproduction pour élever leurs sœurs) qui tient compte de la proximité génétique des individus (Chapitre 2). L'importance du modèle d'Hamilton n'est pas reconnue d'emblée en Europe, mais attire rapidement l'attention de Wilson qui comprend que la portée du travail va bien au-delà des seuls insectes hyménoptères. L'analyse théorique du comportement social est poussée un peu plus loin avec les travaux de Trivers (Encart 1.6). Il montre, entre autres, comment un comportement de coopération altruiste peut, sous certaines conditions de réciprocité, se développer en dehors de toute structure de parenté (Trivers 1971). Par ailleurs, il modifie en profondeur les conceptions de l'époque sur les interactions liant les parents à leur progéniture (Trivers 1972, 1974). Le comportement parental n'est dès lors plus perçu comme une coopération pacifique entre parents et enfants, mais plutôt comme un conflit d'intérêts (Chapitre 10). À leur tour, ces travaux stimulent le recours à la théorie des jeux dans l'analyse du comportement social. Sous l'impulsion de John Maynard-Smith (1920-2004; Encart 1.6), les comportements sont analysés comme des stratégies dont les bénéfices dépendent de leur fréquence dans la population et de la fréquence des autres stratégies alternatives. Cette approche trouve rapidement des applications multiples dans l'analyse de l'organisation sociale de la reproduction ou de l'exploitation sociale des ressources (Chapitres 6, 7 et 10).

Le rapide succès de l'approche sociobiologique tient aussi à la parution en 1976 de l'ouvrage hautement pédagogique de Richard Dawkins (1976), *The Selfish Gene*. Illustré par différents problèmes ayant trait à la valeur adaptative des comportements, l'ouvrage vise essentiellement à familiariser le lecteur avec une logique informationnelle de la sélection

Les grands théoriciens de l'écologie comportementale

William D. Hamilton. Né au Caire en Égypte, de parents néo-zélandais, Bill Hamilton a grandi principalement en Angleterre. Il est considéré aujourd'hui comme une des principales figures du darwinisme moderne. Son éducation joua un rôle déterminant dans sa carrière. Très jeune, il fut encouragé par ses parents à développer ses talents de naturaliste. Sa mère lui fit visiter Dowe House, la résidence de Darwin, une expérience marquante pour le jeune Bill. Son père, ingénieur, l'incita à s'intéresser aux mathématiques. À quatorze ans, Hamilton obtint comme prix à l'école un exemplaire de *l'Origine des Espèces*. La lecture de l'ouvrage précipita son intérêt pour l'étude de l'évolution. Cette précocité explique sans doute le fait que deux de ses travaux les plus importants furent publiés alors qu'il n'avait pas même obtenu sa thèse de doctorat. Il débuta ses études universitaires à l'université de Cambridge, puis obtint (avec quelques difficultés liées à l'incompréhension de ses professeurs) son diplôme de thèse à l'*University College* à Londres. Il entama sa carrière académique à l'*Imperial College* (dépendant de l'université de Londres), puis devint en 1977, professeur de biologie évolutive à l'université du Michigan aux États-Unis, avant de devenir membre de la *Royal Society* en 1980 et *Research Professor* au département de zoologie de l'université d'Oxford à partir de 1984. Son travail le plus important reste certainement la résolution du problème de l'altruisme reproducteur à partir de la pondération des coûts et des bénéfices par le degré de proximité génétique liant les individus (Chapitres 2 et 13). Ses autres travaux portent sur l'évolution des caractères sexuels secondaires en relation avec la résistance aux parasites, l'optimisation de la sex-ratio ou encore la sénescence. Théoricien et modélisateur, Hamilton était aussi un homme de terrain qui appréciait les collectes entomologiques dans la forêt tropicale brésilienne. C'est sur le terrain,

dans la jungle congolaise où il était parti récolter des données destinées à éprouver ses théories sur l'origine du virus du sida, que Hamilton devait contracter la malaria durant l'été 2000. Rapatrié en Angleterre, il décédait six semaines plus tard à l'âge de soixante-trois ans, laissant derrière lui une œuvre scientifique considérable et incontournable qui contient plusieurs des grands fondements théoriques de l'écologie comportementale.

John Maynard Smith. Né en 1920, John Maynard Smith possède à l'origine une formation d'ingénieur qui l'amène à travailler pour la *Royal Air Force* pendant la Seconde Guerre mondiale. Après la guerre, il s'oriente vers la biologie et suit les enseignements du célèbre évolutionniste J.B.S. Haldane. Il débute sa carrière à l'*University College* à Londres, avant de rejoindre l'université du Sussex à Brighton où il devient professeur. Excellent naturaliste, il est surtout connu pour ses travaux en modélisation, notamment pour l'application de la théorie des jeux à l'étude du comportement, à l'origine du concept de stratégie évolutivement stable (Chapitre 3). Ses autres contributions majeures concernent l'évolution de la reproduction sexuée et la biologie évolutive de la drosophile. Il est l'auteur de plusieurs ouvrages dont *Models in Ecology* (1974), *The Evolution of Sex* (1978), *Evolution and the Theory of Games* (1982) et *Evolutionary Genetics* (1989).

Robert L. Trivers. Né en 1944, à Washington DC aux États-Unis, cet évolutionniste, parfois considéré comme iconoclaste, a d'abord entrepris des études universitaires en histoire, avant de s'intéresser à l'évolution. Ses recherches menées principalement à l'université de Californie à Santa Cruz lui ont permis d'aborder différents problèmes liés à l'évolution du comportement, tels que la réciprocité, l'investissement parental, le contrôle de la sex-ratio ou encore la sélection de parentèle. Il est notamment l'auteur de *Social Evolution* (1985).

naturelle et de l'adaptation des organismes. Le comportement est un trait phénotypique partiellement déterminé par une base génétique. Toute information génétique dont les manifestations phénotypiques (exprimées chez les individus) sont favorables à

sa propre duplication (à travers la survie et la reproduction des individus) est positivement sélectionnée (Chapitre 2). Le comportement des individus (comme leurs autres traits phénotypiques) peut donc être considéré sous l'angle d'une stratégie mise en place

par les gènes pour se perpétuer. Cette fois encore, le contenu de l'ouvrage n'est pas réellement original. Il reprend notamment, outre les travaux d'Hamilton, les grandes lignes de l'ouvrage publié précédemment par l'évolutionniste Georges C. Williams (1966), *Adaptation and Natural Selection*.

1.3.2 L'écologie comportementale

Sans réellement marquer la naissance de l'écologie comportementale, la parution des ouvrages de Wilson et de Dawkins coïncidaient avec une phase d'intérêt sans précédent pour l'approche évolutionniste du comportement. Dans les années 1960-1970, différents modèles dits d'**approvisionnement optimal** (*optimal foraging*) ont déjà été proposés par plusieurs écologues nord-américains (Emlen 1966, MacArthur et Pianka 1966, Schoener 1971, Charnov 1976). Au sein de ces modèles, le comportement des animaux est analysé comme un processus de décision (Où se nourrir? Quel type de régime alimentaire adopter?) permettant de sélectionner une alternative parmi plusieurs (Chapitre 5). Résultat de l'action optimisante de la sélection naturelle sur les processus de décision, le choix effectué par l'animal est censé maximiser son aptitude phénotypique. Cette logique sous-jacente à l'emploi des modèles d'optimisation est magistralement exposée dans l'ouvrage de David McFarland et Alasdair Houston paru en 1981, *Quantitative Ethology: the State Space Approach*. Les modèles, simples au départ, permettent d'émettre des prédictions qui peuvent être facilement éprouvées sur le terrain ou au laboratoire. Le succès de l'approche est considérable et les tests expérimentaux se multiplient sur divers organismes (Schoener 1987). La synthèse entre l'analyse évolutive du comportement social et l'analyse économique de l'exploitation des ressources par les animaux, deux approches qui partagent les mêmes fondements théoriques (Krebs 1985), s'opère rapidement et donne naissance à l'écologie comportementale. Plusieurs ouvrages consacrent ce rapprochement, parmi lesquels il convient de distinguer *Behavioral Mechanisms in Ecology* (Morse 1980) et *Sociobiology and Behavior* (Barash 1982). Mais la contribution la plus importante en la matière est certainement constituée par les quatre volumes successifs de *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Krebs et Davies 1978, 1984, 1991, 1997). Cette série d'ouvrages multi-auteurs couplée à des ouvrages de cours simplifiés propose régulièrement

une mise à jour des travaux réalisés en écologie comportementale est restée à ce jour la référence incontournable.

Dans les années 1980-1990, la place prépondérante occupée par l'écologie comportementale devient donc manifeste (Gross 1994). Dès 1976, paraît la première revue spécialisée dans le domaine, *Behavioral Ecology and Sociobiology*. En 1985, lors du colloque international d'éthologie à Toulouse, une délégation d'étudiants et de chercheurs de l'université de l'État de New York à Albany sollicitent leurs collègues en vue de fonder une société d'écologie comportementale qui se doterait d'une nouvelle revue d'audience internationale. Dès l'année suivante, un premier congrès international d'écologie comportementale est organisé à Albany. En 1988, la deuxième édition se déroule à Vancouver. À cette occasion, l'*International Society for Behavioral Ecology* (ISBE) est officiellement créée. Depuis, ce congrès de l'ISBE est régulièrement organisé tous les deux ans (en alternance avec le colloque international d'éthologie) et rassemble à chaque édition de 600 à 900 chercheurs du monde entier¹. À partir de 1990, l'ISBE a lancé la revue *Behavioral Ecology* qui s'est rapidement affirmée comme la revue la plus cotée au sein des sciences du comportement.

Le développement de l'écologie comportementale ne s'est cependant pas effectué sans remous. On lui a notamment reproché un **adaptationnisme** jugé excessif, voire caricatural (Gould et Lewontin 1979; cf. chapitre 3). Cet antagonisme a aussi été catalysé par des réactions scientifiques, politiques et émotionnelles fortes face à l'application de l'approche sociobiologique au comportement humain, initiée par Wilson lui-même dans le dernier chapitre de *Sociobiology* (Jaisson 1993, Wilson 2000). Sa proposition d'étendre les concepts évolutionnistes à l'espèce humaine, un sujet toujours délicat et source de polémiques, trouve un prolongement aujourd'hui dans l'émergence de la **psychologie évolutionniste** (Cartwright 2000). Ces critiques, même parfois outrancières, n'ont pas été inutiles et, au fil du temps, les évolutionnistes sont devenus plus prudents dans leurs interprétations et plus ouverts à des interprétations alternatives (Pigliucci et Kaplan 2000). L'écologie comportementale en est ressortie consolidée, avec une approche pluraliste et diversifiée du comportement.

1. La dernière édition s'est déroulée en Finlande en 2004.

1.3.3 Statut actuel de la discipline et évolution des thèmes

À l'heure actuelle, l'écologie comportementale se différencie de l'éthologie classique par son ancrage théorique explicite dans le néo-darwinisme, l'unicité de son système explicatif et la manière dont elle formule ses questions (tableau 1.2 et chapitre 3). Avec le temps, la méthode observationnelle, chère aux éthologistes, a montré ses limites et d'autres voies d'investigation ont été adoptées. Ainsi, l'utilisation généralisée de marqueurs génétiques a permis d'établir que l'analyse des structures sociales et des stratégies de reproduction ne pouvaient être parfaitement appréhendées en se fiant uniquement aux comportements observables (Hughes 1998, Zeh et Zeh 2001, Birkhead et Møller 1992, 1998). Dans de nombreux cas, par exemple, les paternités ne peuvent être déduites simplement d'après les copulations observées ou les hiérarchies de dominance établies entre mâles, mais doivent être établies à travers l'emploi d'outils moléculaires (Chapitre 9). Mais la grande avancée conceptuelle a été un dépassement des quatre questions de Tinbergen (1963). De fait, ces quatre niveaux d'analyse n'ont pas le même statut et il est vain de les décrire comme des approches alternatives. L'étude des causes proximales ne peut se suffire à elle-même pour prétendre à une véritable compréhension du comportement. *In fine*, la diversité interspécifique (voire interpopulationnelle) des mécanismes physiologiques et des modes de développement du comportement ne peut être com-

prise que dans une perspective comparative et évolutive. On peut donc prévoir pour l'avenir l'émergence d'une neurophysiologie comparative, qui sera à même de mettre en correspondance la diversité du développement et du fonctionnement du système nerveux avec l'écologie des espèces.

La multiplicité des questions abordées aujourd'hui par l'écologie comportementale est restituée dans les chapitres qui suivent. Elle témoigne à elle seule de la vitalité d'une discipline qui, malgré son jeune âge, a déjà su évoluer et se renouveler. Après un développement initial marqué par un grand intérêt pour l'étude de l'exploitation des ressources, la discipline connaît depuis une dizaine d'années un enthousiasme sans précédent pour l'étude du processus de sélection sexuelle (Chapitre 9). Dans le même temps, l'étude des mécanismes et celle du développement connaissent un net regain d'intérêt (Chapitre 4), traduisant l'indispensable besoin de bien comprendre les contraintes qui s'exercent sur l'expression des comportements avant de procéder à une interprétation adaptationniste. Un effort reste encore à accomplir, cependant, pour mieux intégrer la génétique du comportement au sein de l'écologie comportementale. L'avenir de l'écologie comportementale, s'il reste imprévisible, devrait être fécond et s'enrichir encore. Gageons que les nouvelles techniques d'investigation associées aux progrès constants de l'informatique, de l'électronique et des biotechnologies lui permettront pour longtemps encore l'exploration d'horizons nouveaux et fertiles.

TABEAU 1.2 CONTRASTES ENTRE ÉTHOLOGIE ET ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE.

	Éthologie (classique)	Écologie comportementale
Formulation des questions	Raisonnement inductif (l'hypothèse suit l'observation)	Raisonnement hypothético-déductif (l'hypothèse, souvent générée par des modèles, précède l'observation)
Méthodologie	Description et quantification détaillées du comportement	Mesure d'une performance Approche expérimentale Outils moléculaires
Systèmes explicatifs	Réductif Structural Adaptationniste	Adaptationniste
Niveau de sélection	Le plus souvent : espèce, groupe	Individu, gène
Prise en compte de la génétique	Faible (croisements hybrides)	Faible (modèles théoriques, outils moléculaires)
Prise en compte du développement	Forte	Faible

CONCLUSION

L'objet de ce premier chapitre est de décrire les étapes historiques qui ont progressivement conduit à l'émergence de l'écologie comportementale en tant que discipline autonome. Du XVII^e au XIX^e siècles, l'histoire de l'étude du comportement est marquée, par une coupure radicale entre l'homme et l'animal, et par l'opposition entre les conceptions **mécanistes** et **vitalistes**. L'approche mécaniste se veut réductionniste. Elle cherche à mettre en évidence, à travers l'expérimentation au laboratoire sur une gamme limitée d'espèces, le substrat physiologique des comportements. Elle trouve à terme son prolongement dans les travaux d'Ivan Pavlov sur les réflexes conditionnés. À l'opposé, l'approche vitaliste considère que le comportement ne peut être réduit à des lois physiques et privilégie l'observation des mœurs animales chez une large gamme d'espèces vertébrées et invertébrées. Plus descriptive, elle procède par recoupements et émet des généralisations à partir d'observations souvent anecdotiques. Elle caractérise la démarche des naturalistes tels que l'entomologiste Jean-Henri Fabre. Un progrès décisif s'accomplit au XIX^e siècle sous l'impulsion des travaux des premiers évolutionnistes, et particulièrement de Charles Darwin qui introduit les processus de sélection naturelle et de sélection sexuelle et replace l'étude du comportement dans une perspective phylogénétique. Les théories darwiniennes affirment notamment une continuité entre les espèces animales et l'homme, et une continuité des processus mentaux, ouvrant ainsi la voie à une psychologie comparative. Celle-ci s'élabore initialement à partir d'observations dispersées ou d'anecdotes censées témoigner de la présence chez les animaux de facultés mentales élaborées. En réaction à ce manque de rigueur, se constitue en Amérique du Nord à la fin du XIX^e siècle le mouvement behavioriste, qui décide de limiter l'étude du comportement à l'analyse des conduites observables. Les behavioristes restreignent leurs travaux à l'étude d'une gamme limitée d'espèces (rat, pigeon, humain) dans des dispositifs expérimentaux volontairement appauvris. Ils considèrent que le comportement se réduit à l'apprentissage, phénomène censé obéir à des lois universelles qui transcendent les caractéristiques de chaque espèce. Cette position est remise en cause par l'éthologie qui privilégie l'étude du comportement de l'animal dans son environnement naturel. Sous la conduite de Konrad Lorenz et de Niko Tinbergen, cette nouvelle discipline se développe en Europe à

partir des années 1930. D'essence plus naturaliste, elle met initialement l'accent sur l'étude des comportements innés par opposition aux comportements acquis privilégiés par les behavioristes. L'éthologie opère à ses débuts à partir d'une description détaillée et quantitative des comportements. Au fil du temps, l'éthologie s'organise autour de trois systèmes explicatifs distincts. Le système réductif explique le comportement à partir de processus biologiques élémentaires (de type sensoriel, physiologique ou neuroendocriniens) supposés mais non identifiés. Le système structural, quant à lui, s'attache à rendre compte de la structure hiérarchique du comportement alors conçu comme un ensemble d'actes simples liés entre eux par des relations d'implication. Le troisième système correspond à l'approche adaptationniste. Il interprète le comportement d'après sa signification adaptative, considérée par les éthologues à l'origine comme l'adéquation du comportement aux caractéristiques de l'environnement naturel. Cette perspective associe étroitement l'interprétation d'un comportement au contexte écologique dans lequel il est produit, et est directement reliée au problème de l'évolution phylogénétique du comportement. Progressivement, les deux premiers systèmes explicatifs se rapprochent des neurosciences du comportement au sein desquelles l'éthologie est considérée comme une méthode de description fine et de quantification rigoureuse des comportements observables et ne constitue plus en elle-même un système explicatif. L'approche adaptationniste prend progressivement le pas sur les deux autres et, par le fait qu'elle intègre les autres approches, devient le système explicatif unique à l'intérieur de l'écologie comportementale qui se constitue dans les années 1970. Cette évolution est liée à la prise en compte des progrès conceptuels de la biologie évolutive trop longtemps négligés par les éthologues classiques. En 1975, Edward Wilson propose avec son ouvrage *Sociobiology* une synthèse qui s'appuie sur l'étude du comportement social mais aussi sur les travaux réalisés depuis 1930 en écologie et en génétique des populations. À sa suite, Richard Dawkins précise la logique du raisonnement évolutionniste dans son ouvrage *The Selfish Gene* publié en 1976. Tous deux proposent d'étudier le comportement social des individus, relégués au rang de simples véhicules, comme une stratégie mise en place par les gènes pour se perpétuer. Dans le même temps se développe une analyse économique des comportements qui considère que les processus de décision sous-tendant les choix effectués par l'animal ont été modélisés par la sélection naturelle et tendent

à maximiser l'aptitude phénotypique des individus. Les modèles, traitant majoritairement de l'exploitation des ressources alimentaires, permettent d'émettre des prédictions qui peuvent être facilement éprouvées sur le terrain ou au laboratoire. Le succès de l'approche est considérable et dans les années 1980, les tests expérimentaux se multiplient sur une variété d'organismes. La synthèse entre l'analyse évolutive du comportement social et l'analyse économique de l'exploitation des ressources par les animaux s'opère rapidement et donne naissance à l'écologie comportementale. La discipline se structure avec la parution de revues spécialisées et la naissance d'une société internationale qui organise tous les deux ans un colloque international. L'écologie comportementale occupe rapidement une position prépondérante et, à partir des années 1990, diversifie ses champs d'investigation, consacrant cependant une large part de ses travaux à l'étude du processus de sélection sexuelle et à ses conséquences.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- CORSI P. – 2001, *Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme 1770-1830*. CNRS Éditions, Paris.
- DARWIN C. – 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, Londres.
- DARWIN C. – 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres.
- DARWIN C. – 1872, *The Expression of Emotions in Man and Animals*, John Murray, Londres.
- DAWKINS R. – 1976, *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS R. – 1989, *The Blind Watchmaker*, Oxford University Press, Oxford.
- DEWSBURY D.A. – 1999, The proximate and ultimate : past, present, and future. *Behavioural Processes*, n° 46, p. 189-199.
- FUTUYMA D.J. – 1998, *Evolutionary Biology*. 3^e édition, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- GAYON J. – 1992, *Darwin et l'après-Darwin : Une Histoire de l'Hypothèse de Sélection Naturelle*. Éditions Kimé, Paris.
- GOULD S.J. et LEWONTIN R. – 1979, The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm : A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society London*, n° 205, p. 581-598.
- GOUYON P.-H., HENRY J.-P. et ARNOULD J. – 1997, *Les Avatars du Gène. La théorie darwinienne de l'Évolution*. Belin, Paris.
- SOBER E. – 1993, *Philosophy of Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- TINBERGEN N. – 1963, On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 20, p. 410-433.
- WILSON E.O. – 2000, *Sociobiology. The New Synthesis. 25th anniversary edition*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

QUESTIONS

1. Selon vous, quelle a pu être l'influence des changements politiques et socio-économiques sur l'étude du comportement animal ?
 2. Le philosophe Gaston Bachelard a affirmé que la science « avait l'âge de ses instruments de mesure ». Cette affirmation est-elle pertinente pour l'écologie comportementale ?
 3. Que peut-il subsister de l'approche vitaliste et de l'approche mécaniste au sein de l'écologie comportementale ?
-

Concepts de base en écologie comportementale

2.1 QU'EST-CE QUE « L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE » ?

De tout temps, l'observation des êtres vivants dans la nature a constitué pour l'homme une source de fascination. D'Aristote à Darwin, la diversité, la complexité, voire l'exubérance des comportements n'ont cessé d'étonner et de défier l'entendement. Car souvent la logique qui sous-tend tel ou tel comportement semble à première vue devoir nous échapper. Ainsi, comment expliquer de manière rationnelle le cannibalisme sexuel des mantes religieuses, la stérilité des ouvrières dans les sociétés de fourmis, ou encore la stratégie de reproduction parasite du coucou gris (*Cuculus canorus*)? Chez cette dernière espèce, les individus ne construisent pas de nid, mais pondent leurs œufs dans le nid d'une autre espèce d'oiseau, le plus souvent de taille inférieure. Le jeune coucou à peine éclos aura tôt fait d'exclure les œufs et les jeunes de ses « parents adoptifs » et de capter toute leur attention et tous leurs soins. On ne peut alors que s'interroger sur ce qui pousse les individus de l'espèce parasitée à accepter l'encombrante charge que constitue le jeune coucou au lieu de chercher à élever leur propre descendance.

Certains comportements apparaissent même tellement singuliers qu'ils peuvent sembler à certains *contre nature*. Il en va ainsi de l'infanticide chez les lions. Chez cette espèce sociale, les groupes (jusqu'à une douzaine d'individus) sont formés de femelles adultes, de leurs filles préadultes, des lionceaux et d'un ou plusieurs mâles (jusqu'à six). Les femelles d'un groupe sont étroitement apparentées, ayant généralement grandi au sein d'une troupe qui a persisté durant plusieurs générations. Leur durée d'appartenance à un même groupe est généralement longue.

Il en va différemment des mâles. Éjectés de leur groupe de naissance lorsqu'ils ne sont plus dépendants de leur mère, ils se regroupent entre frères ou entre individus non apparentés et forment des coalitions de jeunes mâles. Si la coalition a rallié un nombre suffisant de jeunes mâles, ceux-ci pourront à terme prendre le contrôle d'une troupe de femelles après avoir évincé par la force les mâles adultes précédemment en place. Ces renversements de pouvoir causent un nombre important d'avortements spontanés chez les femelles, sans doute suite au stress important qui accompagne un tel événement. Celles pour qui la gestation est trop avancée pour avorter mettront bas, mais les nouveaux mâles auront vite fait de tuer les jeunes de ces femelles et tout particulièrement les lionceaux mâles. Parce qu'il réduit la descendance des femelles, l'infanticide peut apparaître comme un comportement aberrant.

En fait, de tels comportements n'apparaissent comme autant de paradoxes que tant qu'ils sont considérés en dehors du cadre évolutionniste qui seul permet, ainsi que nous le verrons, d'en révéler la logique. L'interprétation des comportements à l'intérieur de ce cadre caractérise la démarche de l'écologie comportementale.

2.1.1 Une approche évolutionniste du comportement

L'ambition avouée de l'écologie comportementale est de comprendre comment un comportement résulte *à la fois* de l'histoire évolutive des espèces, d'événements récents ou en cours survenus au sein des populations, et de caractéristiques propres aux individus et aux conditions dans lesquelles ils se sont développés. Il s'agit aussi d'utiliser nos connaissances sur l'évolution biologique pour bâtir une grille

L'écologie comportementale vise à explorer les relations entre comportement, écologie et évolution. Nous considérons ici le comportement comme *l'ensemble des processus de décision par lesquels les individus ajustent leur état et leur situation par rapport aux variations du milieu (abiotique et biotique)*. Le terme de décision ne renvoie pas nécessairement à des processus cognitifs élaborés mais insiste simplement sur le fait qu'un animal est régulièrement confronté à plusieurs alternatives qui diffèrent entre elles dans leurs conséquences en termes de survie et de reproduction des individus. D'autres définitions plus restrictives ou plus mécanistes existent (Manning 1979, Doré 1983). L'avantage de la définition fonctionnelle du comportement ci-dessus est de mettre d'emblée en évidence le rôle crucial du comportement dans l'adaptation et donc dans l'évolution.

d'analyse du comportement et identifier les différents facteurs, internes et externes, qui induisent ou contraignent l'expression des comportements. L'écologie comportementale appartient au courant évolutionniste et plus précisément « **néodarwinien** » car elle repose sur un aménagement des idées de Darwin à la lumière des découvertes sur la nature de l'hérédité (pour une présentation historique en langue française des origines du néodarwinisme, voir le chapitre 3 de Gouyon *et al.* 1997). On parle aussi de **sociobiologie** pour désigner l'approche évolutionniste du comportement. Cependant, la distinction entre sociobiologie et écologie comportementale demeure subtile. Les deux domaines utilisent la même approche hypothético-déductive, et ne divergent en fait que sur l'objet d'étude. Les sociobiologistes s'intéressent essentiellement aux interactions entre individus au sein des groupes ou des sociétés animales, alors que les écologistes du comportement abordent l'ensemble des comportements. La sociobiologie constitue donc comme un sous-ensemble de l'écologie comportementale (Krebs et Davies 1981, Krebs 1985), et nous ne voyons dès lors aucun avantage à la considérer comme un domaine distinct.

Les questions typiquement posées en écologie comportementale sont nombreuses et diverses. Pourquoi tel prédateur concentre-t-il son effort sur un type de proie bien déterminé tandis qu'un autre prédateur fait preuve du plus grand éclectisme? Pourquoi les mâles procurent-ils des soins parentaux aux jeunes chez telle espèce et pas chez telle autre, pourtant très proche phylogénétiquement? Pourquoi, au sein d'une

société animale, certains individus ont la faculté de se reproduire tandis que d'autres sont apparemment réduits au rôle d'auxiliaires stériles? Pourquoi le chant de telle espèce de passereau diffère-t-il d'un individu à l'autre? Les questions que nous posons peuvent même être plus précises, et s'exprimer en termes quantitatifs. Pourquoi un étourneau (*Sturnus vulgaris*) ramènent-ils un maximum de six proies à ses jeunes à chaque visite au nid? Pourquoi, chez telle espèce d'acarien, la copulation dure en moyenne 7 heures 40?

Pour répondre à ces questions, la démarche des écologistes du comportement privilégie souvent une vision utilitaire du comportement. La question sous-jacente, explicite ou implicite, est alors l'utilité d'un trait comportemental pour la survie et/ou la reproduction des individus, et au-delà pour la duplication de leur génotype au sein d'autres individus, suivant la logique inhérente au processus de sélection naturelle (Grafen 1984, Dawkins 1989a). Le nombre de proies ramenées au nid par l'étourneau est alors compris comme un compromis entre la maximisation de l'apport de nourriture au nid d'une part, et la dépense énergétique et en temps de trajet liée à la distance entre le nid et le site d'alimentation d'autre part. L'existence d'individus stériles est interprétée en relation avec l'aide qu'ils apportent à des individus reproducteurs auxquels ils sont étroitement apparentés. Cependant, si l'évolution par sélection naturelle est bien un processus optimisant (Endler 1986, Dawkins 1986), il n'en reste pas moins que le « jeu des possibles » n'est jamais un ensemble infini (Jacob 1981). Au cours des temps évolutifs, diverses contingences, plus ou moins ponctuelles, ont délimité un espace réduit au sein duquel les espèces peuvent aujourd'hui évoluer vers de nouvelles formes et de nouvelles fonctions. À cet égard, l'ambition de l'écologie comportementale est aussi de préciser dans quelle mesure un trait comportemental observé aujourd'hui est le résultat de contraintes historiques qui ont canalisé son évolution. D'une manière générale, l'écologiste du comportement doit se garder de conclure trop rapidement que le comportement ou le phénomène qu'il étudie est *directement* le résultat d'un processus de sélection. Cette démarche est illustrée dans l'exemple qui suit.

2.1.2 L'homogamie pour la taille chez les gammarus

Les gammarus (genre *Gammarus*) sont des crustacés amphipodes aquatiques largement répartis à la surface

du globe. Une des caractéristiques principales de leur comportement reproducteur est le gardiennage précopulatoire ou **amplexus**. Le cycle de mue d'un gammare se déroule sur plusieurs semaines, suivant la température de l'eau. Chez ces espèces, les femelles ne peuvent être fécondées qu'au moment de leur mue alors que les mâles sont toujours capables de se reproduire (à l'exception d'un court moment lors de la mue). Lorsque la sex-ratio est équilibrée (*i.e.* mâles et femelles existent dans la population en proportions équivalentes), il existe à tout moment une forte compétition entre les mâles pour accéder aux quelques femelles effectivement disponibles pour se reproduire. Lorsqu'il rencontre une femelle près de la mue, le gammare mâle (qui possède la faculté d'évaluer l'état hormonal de la femelle) peut choisir de s'accrocher à elle sur son dos, la maintenant à l'aide de ses gnathopodes, deux paires d'appendices hypertrophiés chez les mâles. Mâle et femelle forment alors un **amplexus**. Cette chevauchée nuptiale dure le temps qui sépare la femelle de la mue. Lorsque la mue de la femelle survient, le mâle qui la gardait en amplexus peut alors féconder ses œufs.

Lorsque l'on récolte des couples de gammares en amplexus, on constate généralement que les individus ne sont pas appariés au hasard. Il existe en effet une relation positive entre la taille des mâles et la taille des femelles au sein des couples (Figure 2.1). Les grands mâles tendent à être accrochés aux grandes femelles, les petits mâles chevauchent en général de petites femelles. Pour qualifier cette association des mâles et des femelles selon leur taille on parle d'**homogamie pour la taille**.

Quelle interprétation donner à ce phénomène? Tout d'abord, il apparaît que le nombre d'œufs pondus par une femelle augmente de manière exponentielle avec leur taille (Figure 2.2). Une faible différence de taille entre deux femelles se traduit donc pour le mâle par une différence conséquente dans le nombre d'œufs fécondés. Au plan évolutif, les mâles qui s'apparient avec les plus grosses femelles ont donc plus de descendants et sont donc favorisés par simple sélection naturelle. Cela peut donc créer une pression de sélection en faveur des mâles qui choisissent de s'accoupler avec les plus grosses femelles. D'autre part, il apparaît que les plus grands mâles dominent les plus petits mâles en étant capables de les déloger pour s'emparer d'une femelle. Une interprétation possible de ce phénomène peut alors être avancée : les plus grands mâles monopolisent l'accès aux grandes femelles les plus convoitées. Ils s'assurent ainsi une plus grande descendance. Les petits mâles sont

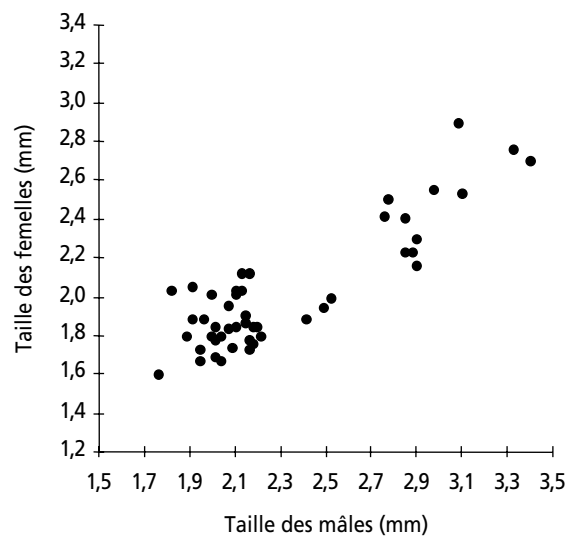


Figure 2.1 Homogamie pour la taille (taille du corps au niveau de la quatrième plaque coxale) chez les gammares, *Gammarus pulex*, en amplexus.

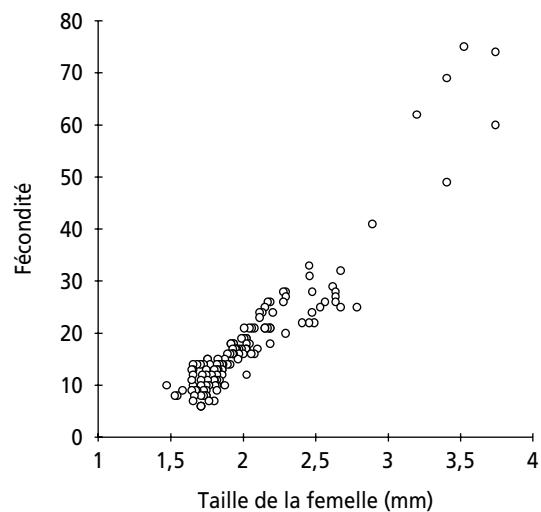


Figure 2.2 Fécondité (nombre d'œufs) selon la taille de la femelle chez le gammare, *Gammarus pulex*.

alors forcés par la compétition avec les grands mâles à ne chevaucher éventuellement que de petites femelles proches de la mue (les seules laissées libres par les grands mâles). Dans cette interprétation, c'est la variation de fécondité des femelles avec leur taille (ce qui au plan évolutif favorise les mâles s'appariant aux grandes femelles) qui génère une compétition entre mâles de différente taille, produisant ainsi l'homogamie observée.

Cette explication utilitaire est cohérente et intègre de nombreuses caractéristiques du comportement et de la physiologie de l'espèce. Cependant, on ne peut

conclure trop rapidement à sa validité. Diverses explications alternatives, *a priori* tout aussi cohérentes, peuvent être envisagées. Tout d'abord, il convient de s'assurer que les individus de tailles différentes occupent bien le même milieu et se rencontrent avec la même fréquence. Par exemple, on peut imaginer que la présence de prédateurs de gammes pourrait conduire à une distribution non homogène des tailles d'individus en fonction de la granulométrie du substrat : les gros individus des deux sexes auraient intérêt à fréquenter des parties de l'habitat montrant une granulométrie grossière de façon à pouvoir se cacher dans les grands interstices et échapper aux prédateurs. En d'autres termes, la prédation pourrait très bien produire une répartition hétérogène des tailles des individus en fonction de la granulométrie du substrat. Par un simple effet de probabilité de rencontre, cette distribution hétérogène des différentes tailles d'individus dans l'espace pourrait générer l'homogamie par la taille observée.

Une autre alternative serait que la force du courant pourrait exercer une contrainte physique sur les choix d'appariement s'il existe pour le mâle un coût énergétique à être en amplexus proportionnel à la taille de la femelle qu'il chevauche. Seuls les grands mâles auraient un coût énergétique supportable à s'apparier avec une grosse femelle. Les petits mâles n'auraient pas alors intérêt à s'apparier avec de grosses femelles car cela leur serait énergétiquement trop coûteux. Une troisième possibilité est que des contraintes morphologiques pourraient empêcher les gros mâles de s'accrocher à de trop petites femelles et, inversement, à de petits mâles de s'apparier à de trop grosses femelles.

Il est à noter que ces diverses alternatives ne s'excluent pas les unes les autres et il est tout à fait possible que ces divers mécanismes s'additionnent pour produire le pattern observé. Avant de conclure à l'importance de la compétition entre les mâles pour l'accès aux grandes femelles, il convient donc de vérifier la pertinence de toutes ces explications (et de toutes les autres que l'on pourrait imaginer ; Bollache *et al.* 2000). Un moyen important de décider laquelle de ces interprétations semble avoir le plus de poids, consiste à rechercher des situations où les diverses alternatives font des prédictions très différentes, ce qui permettrait de les différencier. Cet exemple simple illustre le principe de précaution qui doit chaque fois guider l'interprétation des phénomènes comportementaux : *il est important de toujours rechercher les explications alternatives avant de pouvoir conclure au bien-fondé de telle ou telle interprétation*. C'est là un principe fondamental pour toute démarche scientifique.

2.2 L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : UNE APPROCHE ÉVOLUTIONNISTE

2.2.1 Qu'est ce que l'évolution ?

L'écologie comportementale constitue une approche évolutionniste du comportement. Il convient donc de définir de manière explicite ce que l'on entend par évolution. Le mot évolution évoque, dans son sens littéral, une série progressive de transformations. Dans le langage courant, ce mot a au moins quatre sens différents : (i) un fait, (ii) une transformation, (iii) un parcours (un cheminement particulier), et enfin, (iv) une amélioration. Si les trois premiers sens sont valides, le quatrième est à bannir du discours de la biologie évolutive. Ainsi le mot évolution fait tout d'abord allusion au fait, maintenant bien documenté (Encadré 2.1), que les espèces se sont transformées progressivement au cours du temps. Dans ce sens, le mot évolution regroupe les trois premiers sens du langage courant. Il se réfère à une histoire, celle de la vie sur la Terre.

L'évolution est aujourd'hui un fait et non une théorie (Encart 2.1). Personne (en dehors de certains courants religieux créationnistes qui restent tout à fait marginaux) ne songe à contester la réalité de l'évolution. Si on parle de « théorie de l'évolution », c'est en fait pour désigner un ensemble organisé de connaissances qui tente de définir l'importance relative de différents mécanismes, processus et phénomènes dans l'histoire de la vie sur la Terre. L'évolution n'est donc pas une théorie, mais différentes théories coexistent qui accordent une importance plus ou moins grande à tel ou tel processus au cours de l'évolution biologique. La reconnaissance du fait que constitue l'évolution apporte donc un cadre dans lequel se situent les différentes théories permettant d'expliquer l'évolution. Les avancées scientifiques permettent régulièrement de nuancer le point de vue des évolutionnistes quant à la prévalence de chacun des processus identifiés. La compréhension du phénomène d'évolution biologique ne peut être atteinte qu'à travers une synthèse des résultats issus de disciplines aussi diverses que la paléontologie, l'écologie, la taxinomie, l'éthologie, la dynamique des populations, la physiologie évolutive, la génétique des populations et la génétique quantitative, ou encore la biologie du développement.

Les preuves empiriques de l'évolution

Depuis Jean-Baptiste Lamarck (1809), les preuves empiriques de l'évolution se sont avérées être diverses et variées. Voici un résumé de certains arguments, chacun suggérant indépendamment des autres l'existence de l'évolution.

1) Les fossiles montrent que les formes vivantes très anciennes diffèrent fortement des espèces contemporaines. Quelquefois, il est même difficile de retrouver des représentants actuels pour certains groupes fossiles ayant vécu il y a plusieurs dizaines ou centaines de millions d'années. Cela est une conséquence de deux principaux processus. Tout d'abord l'extinction : la plupart des organismes vivants ayant existé par le passé ont aujourd'hui disparu. Ensuite la radiation, c'est-à-dire le fait qu'il existe beaucoup plus de formes différentes aujourd'hui qu'il n'y en a jamais eu auparavant.

2) Au cours du développement embryonnaire, l'embryon passe par des stades qui se ressemblent fortement dans un même groupe zoologique. Par exemple, les embryons de tous les vertébrés passent par des stades initiaux qui ressemblent aux formes adultes des groupes ancestraux. Ainsi, l'embryon des mammifères (formes considérées comme dérivées) passe par un stade précoce avec des vestiges de fentes branchiales semblables à celles des poissons (formes considérées comme ancestrales). Chez les espèces ancestrales, le développement s'arrête en fait à des stades qui chez les mammifères ne correspondent qu'au début du développement. Cela est un argument comme quoi les mammifères découlent historiquement des poissons, leur développement ayant gardé la trace de cette histoire passée, les processus d'évolution ne pouvant que construire sur ce qui existe déjà.

3) Des organes fonctionnellement complexes ne sont plus utilisés dans certains groupes, démontrant ainsi leur abandon au cours de l'évolution. Ainsi dans certains groupes de punaises, les femelles ont des organes copulateurs bien développés alors que les mâles les fécondent directement à travers la paroi abdominale. De même, les serpents et les baleines ont toujours des vestiges de membre postérieur et de ceinture pelvienne alors que ces groupes n'ont plus les membres correspondants, montrant ainsi que leurs ancêtres devaient être quadrupèdes.

4) Les comparaisons anatomiques fines révèlent

des ressemblances remarquables entre les organes présents dans des groupes considérés comme apparentés. Dans de telles comparaisons, on peut retrouver par exemple la correspondance entre tous les os de notre bras et ceux de l'aile d'un oiseau, de la patte avant d'un cheval, d'un lézard, d'une grenouille et la nageoire antérieure de certains poissons. Ces correspondances suggèrent fortement le fait que ces divers organes dérivent les uns des autres par un processus de lente transformation. De plus, chez les serpents, ces organes ont même perdu toute fonction et sont réduits à l'état de vestiges sans fonction évidente, comme des restes devenus inutiles hérités de leurs ancêtres quadrupèdes. Comment expliquer l'existence de telles structures vestigiales si ce n'est par l'évolution ?

5) La génétique moléculaire fait apparaître aujourd'hui que derrière l'énorme diversité du vivant, se cache une intrigante unité. Cette dualité entre diversité extérieure et unité de structure et de fonctionnement se retrouve à différents niveaux. Les mêmes processus règlent le métabolisme d'organismes aussi différents que des escargots, des grenouilles et des bactéries. Le même code génétique permet la transmission de l'information de génération en génération aussi bien chez les plantes que chez les animaux. L'incroyable diversité de forme et de couleur des oiseaux repose sur un même schéma d'organisation interne chez tous les représentants de ce groupe. Cette unité devient facilement explicable si l'on admet que toutes ces formes dérivent d'ancêtres communs plus ou moins anciens.

6) Depuis des milliers d'années, l'homme a pratiqué la sélection artificielle sur les espèces domestiquées. Par ce simple processus de sélection artificielle des formes qui leur convenaient le mieux, l'homme a par exemple pu créer l'incroyable diversité des races de chien. C'est là une preuve flagrante de l'incroyable potentialité de diversification du vivant à partir d'une souche commune. Ce type de fait a été établi un nombre incalculable de fois en laboratoire.

7) La biogéographie nous apprend que les portions de la croûte terrestre qui ont été isolées depuis très longtemps tendent à avoir des formes vivantes qui ressemblent aux formes anciennes fossiles trouvées sur les continents voisins. Par exemple,

l'Australie présente des groupes de mammifères qui sont proches phylogénétiquement des mammifères qui existaient en Eurasie au début de la radiation des mammifères, soit il y a plus de 100 millions d'années. De même, la nouvelle

Calédonie est aujourd'hui le seul endroit où l'on retrouve des groupes de gymnospermes depuis longtemps éteints dans le reste du monde. Tous ces faits, et bien d'autres, démontrent à l'évidence l'existence de l'évolution en tant que fait.

2.2.2 La logique de l'évolution : information, réplicateurs et véhicules

a) L'évolution

Pendant longtemps, en l'absence de toute connaissance en génétique, l'étude de l'évolution s'est résumée à l'étude des changements morphologiques observables au sein des organismes au cours du temps, principalement en comparant les formes fossiles entre elles et par rapport aux formes actuelles.

Aujourd'hui, notre conception de l'évolution assimile les transformations observées aux changements qui interviennent au cours du temps dans la fréquence des différents gènes ou **réplicateurs**, seuls dotés de la faculté de s'auto-dupliquer et ainsi d'assurer leur pérennité au cours du temps.

b) Génotype et phénotype

Avant d'aller plus loin, il faut définir deux notions fondamentales : génotype et phénotype.

Le **génome** est l'ensemble de l'information génétique portée par un individu (Gouyon *et al.* 1997). Dans un sens restreint : ensemble des gènes formant une unité fonctionnelle (génome mitochondrial, génome hérité d'une espèce ancestrale chez un individu polyploïde, etc.). Le **génotype** c'est la composition allélique du ou des loci étudiés chez un individu (Gouyon *et al.* 1997). Le **phénotype** est l'ensemble des caractéristiques d'un organisme qui résultent de l'interaction entre son **génome** et l'**environnement** dans lequel il s'est développé. Tous les individus différant entre eux par au moins un caractère, deux individus ne peuvent jamais appartenir au même génome ou au même phénotype. On utilise donc une définition restreinte du phénotype : le terme de phénotype en génétique des populations désigne au sens restreint un sous-ensemble des caractéristiques d'un organisme, particulièrement celles dépendant d'un allèle particulier ou de toute autre portion du génotype. Selon le ou les loci considérés deux individus donnés

peuvent alors appartenir à un même phénotype ou à deux phénotypes différents. On trouvera une réflexion plus complète sur les liens entre ces deux concepts au début du chapitre 4.

En écologie comportementale, on considère généralement des catégories d'individus qui partagent telle ou telle caractéristique (on parle de stratégie), c'est-à-dire que l'on utilise plutôt les définitions restreintes. On parle par exemple du phénotype « dispersant » pour qualifier tous les individus ayant changé de territoire de vie, en opposition au phénotype « résident » qui regroupe tous les individus n'ayant pas changé de territoire.

c) Des gènes...

À ce stade, il convient de souligner que le mot **gène** possède un double sens (Haig 1997). D'une part, la notion de gène fait référence à une structure matérielle, le groupe d'atomes organisés en une séquence particulière d'acide désoxyribonucléique (ADN). Le gène *matériel* existe en un grand nombre d'exemplaires dans l'organisme : à chaque duplication de la double hélice, deux gènes supplémentaires sont produits. D'autre part, la notion de gène renvoie à un concept abstrait, celui de l'**information** qui demeure intacte quel que soit le nombre de fois où la séquence est répliquée. Il s'agit du **gène informationnel**. « Quel que soit le nom donné à ce qui est transmis tout au long du processus évolutif, il ne s'agit pas d'abord d'une entité matérielle, mais plutôt d'une information (au sens le plus large du terme, incluant celui de structure). » (Gouyon *et al.* 1997). *In fine*, ce qui perdure entre les générations, c'est bien l'information véhiculée par la structure d'ADN, et non la structure elle-même. Un gène est donc une unité d'information dont le support matériel est la séquence d'ADN.

d) ...aux avatars

On utilise le terme d'avatar pour désigner les formes matérielles prises par l'information (Gildon et Gouyon 1989). Les individus ne sont que des « avatars », c'est-à-dire des sous-produits, des gènes (Daw-

kins 1982, Gildon et Gouyon 1989, Gouyon *et al.* 1997). Le mot avatar est emprunté à la religion hindoue où il désigne les formes matérielles prises par le dieu Vishnu (entité purement abstraite, comme l'information) au cours de ses visites sur la Terre (au moment où il prend une forme matérielle). Seule l'information est la cible de la sélection, les avatars n'en sont que les véhicules. Ainsi, l'entité soumise à la sélection est effectivement l'avatar, mais c'est l'information qui est la véritable cible de la sélection.

Les caractéristiques des organismes peuvent ainsi être vues comme les stratégies mises en place par les gènes pour survivre et se répliquer. À ce titre, les individus peuvent être considérés comme les **véhicules** des gènes. L'individu n'apparaît en fait que comme « un véhicule temporaire, ou une machine de survie par laquelle les gènes survivent et sont répliqués » (Dawkins 1976), ou encore, « des gènes habillés d'un phénotype extérieur élaboré » (Wittenberger 1981). Vu de la sorte, le gène apparaît comme l'unité de sélection réelle. Ainsi que le souligne l'évolutionniste américain Georges Williams en 1966 : « les génotypes sont mortels », alors que « les gènes sont potentiellement immortels ». En effet, le génotype disparaît lors de la mort de l'individu qui lui est associé, mais aussi lors de la méiose qui permettra aux gènes de perdurer. En ce sens, la durée de vie des gènes est incomparablement plus longue que celle des génotypes. Les comportements et les structures complexes (cellules, organes, organismes, sociétés) qui ont évolué à travers le processus de sélection naturelle peuvent être considérés comme des adaptations pour le bien de l'information, c'est-à-dire des gènes (**réplicateurs**) plutôt que pour le bien des individus (**véhicules**). Cette conception reste compatible avec le fait que chaque individu représente un tout organisé, au sein duquel le sort d'un gène donné est lié au degré de coopération ou de coordination qu'il entretient avec d'autres gènes (Haig 1997). On trouvera une excellente discussion en français sur les conflits entre gènes à l'intérieur même de l'individu, dans le chapitre 4 de Gouyon *et al.* (1997).

2.2.3 Phénotype, génotype et norme de réaction

Le processus de sélection naturelle peut être analysé à deux niveaux. Le premier niveau est celui auquel s'opère le tri entre les individus d'une même espèce à l'intérieur d'une population. Ce tri s'effectue en fonction des caractéristiques des organismes qui varient d'un individu à l'autre à cause de mutations, c'est-à-dire des modifications génétiques créées accidentelle-

ment et qui à l'occasion contribuent à leur survie et à leur reproduction différentielle. Le second niveau d'analyse correspond à la réponse à la sélection observable au niveau des fréquences des différents allèles. Il existe au plan biologique une démarcation profonde entre ces deux niveaux qui peut être explicitée par la notion de **découplage entre génotype et phénotype**. Cette notion fait appel à différents concepts, notamment développés en génétique quantitative. Nous nous limitons ici à rappeler les principes fondamentaux (voir Roff 1992, 1997, Stearns 1992, Futuyma 1998 pour un traitement plus complet de cette question).

a) Hérité et héritabilité

Les différences observées entre les phénotypes des différents individus d'une population peuvent être d'origine génétique ou environnementale, c'est-à-dire qu'elles peuvent résulter de différences dans l'information génétique présente au sein des œufs fécondés dont ils sont issus, ou de différences entre les environnements dans lesquels ces individus se sont développés (Cockburn 1991). Dans une majorité des cas, la variation observée entre les individus pour un trait donné procède à la fois d'effets génétiques et environnementaux. On peut donc décomposer la variance phénotypique d'un trait (V_P) selon la formule suivante :

$$V_P = V_G + V_E \quad (1.1)$$

où V_G et V_E correspondent respectivement à la variance génétique et à la variance environnementale.

La variance génétique totale d'un caractère contrôlé par plus d'un gène peut être, elle aussi, partitionnée en plusieurs composantes. Une partie de la contribution à la variance génétique est principalement le fait d'interactions qui se produisent spécifiquement au sein d'un individu donné. On peut en particulier identifier la composante de la variance due à la dominance entre les allèles au même locus (V_D) et les interactions dites **épistatiques** entre les allèles de différents loci (V_I). La ressemblance entre les parents et leurs enfants est déterminée par l'effet additif des allèles de chaque locus et des différents loci impliqués (appelée variance additive, V_A).

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

Lorsque V_A tend vers zéro, alors V_D et V_I tendent aussi vers zéro. En effet, s'il n'y a plus de variance additive, alors il ne peut plus y avoir de variance due à la dominance (car celle-ci est la même pour tous les individus), ni, pour la même raison, de variance liée aux interactions épistatiques entre divers loci.

C'est la variance additive qui seule permet la réponse à la sélection. Formellement, on dit que **l'héritabilité** d'un trait correspond au rapport entre la variance additive et la variance phénotypique (V_A/V_P), habituellement dénommée par le terme de h^2 (Falconer 1981).

L'héritabilité, c'est donc la part des différences entre les individus (V_P) qui est transmise aux descendants (V_A). On peut reformuler cela en disant que l'héritabilité, c'est l'hérédité des différences. Les problèmes liés à la mesure de l'héritabilité sont développés dans l'encart 2.2.

Encart 2.2

Comment mesurer de l'héritabilité ?

Dans la pratique, il n'est pas facile d'éliminer totalement la composante environnementale de la variance phénotypique. Il faut pour cela contrôler tous les facteurs de l'environnement susceptibles d'agir sur la variance phénotypique. Une manière de résoudre ce problème est d'effectuer des expériences permettant de simuler une sélection et de voir dans quelle mesure cette sélection se traduit par une variation du trait dans la génération suivante. Supposons que nous étudions un trait présentant une variation de taille dans la population (figure 2.3 a, courbe continue). On peut simuler une sélection en faisant se reproduire entre eux les individus ayant par exemple une grande taille pour le trait en question (courbe pointillée, figure 2.3 a). La différence entre la valeur moyenne dans la population (T_m dans la Figure 2.3 a) et la valeur moyenne de l'échantillon choisi pour se reproduire (T_s dans la figure 2.3 a) représente la pression de sélection S exercée au sein de notre expérience. On peut ensuite élever la descendance dans des conditions standard de façon à enlever autant que faire se peut les effets de l'environnement sur la variabilité phénotypique. En mesurant la valeur moyenne (T_{mFi}) de ce trait dans la descendance ainsi obtenue, la différence $R = T_m - T_{mFi}$ représente la **réponse à la sélection** que nous avons effectuée (figure 2.3 b). Le rapport (R/S) mesure la proportion de la pression de sélection qui est transmise à la descendance, c'est-à-dire **l'héritabilité** du trait en question.

Il existe cependant de nombreuses situations où de telles expériences contrôlées ne sont pas possibles. On peut alors utiliser la ressemblance entre les enfants et leurs parents. Cependant, de telles mesures peuvent induire en erreur car cette ressemblance peut être due à des **effets maternels**, c'est-à-dire à des différences environnementales non contrôlées car liées aux parents. C'est en particulier le cas quand les parents participent à l'élevage des jeunes : par exemple, les mères de grande

taille peuvent aussi fournir plus de nourriture à leur descendance (par exemple parce qu'elles sont dominantes et accèdent donc mieux aux ressources) conduisant la descendance à avoir une taille moyenne plus grande, sans pour autant que cela n'implique une variance génétique. Une manière d'éviter ce problème est de faire des transferts réciproques en échangeant par moitié les descendants entre deux familles. Cela permet de distinguer, au moins en partie, les effets maternels (le fait d'être élevé dans la même famille) de ce qui relève de la variance génétique (le fait d'être nés des mêmes parents mais élevés par différents parents). Cependant, la ressemblance entre frères d'une même portée peut aussi être due à la dominance (V_D) et aux interactions épistatiques (V_I) qui ont des chances d'être similaires entre frères et sœurs. La meilleure façon d'éviter ces problèmes serait de travailler avec des demi-frères, qui partagent le même père mais des mères différentes. La ressemblance entre demi-frères serait alors due à des gènes venant du père (voir Falconer 1981 et Roff 1997 pour une discussion sur les méthodes d'estimation de l'héritabilité).

Une autre complication peut survenir quand les effets de l'environnement et du génotype ne sont pas additifs, mais qu'au contraire il existe des interactions entre le phénotype et l'environnement. C'est le cas de la myopie chez l'homme. Depuis un siècle, dans un grand nombre de sociétés, les individus mâles atteints de myopie conservent une bonne aptitude à survivre et se reproduire car leur vue est corrigée par des lunettes. Par ailleurs l'exemption des obligations militaires dont ont bénéficié au cours des derniers grands conflits les individus fortement myopes a encore accru leur aptitude relativement aux autres individus exposés aux dangers de la guerre. Cette situation est propre au monde moderne. Dans une société de chasseurs-cueilleurs, les myopes sont fortement désavantagés.

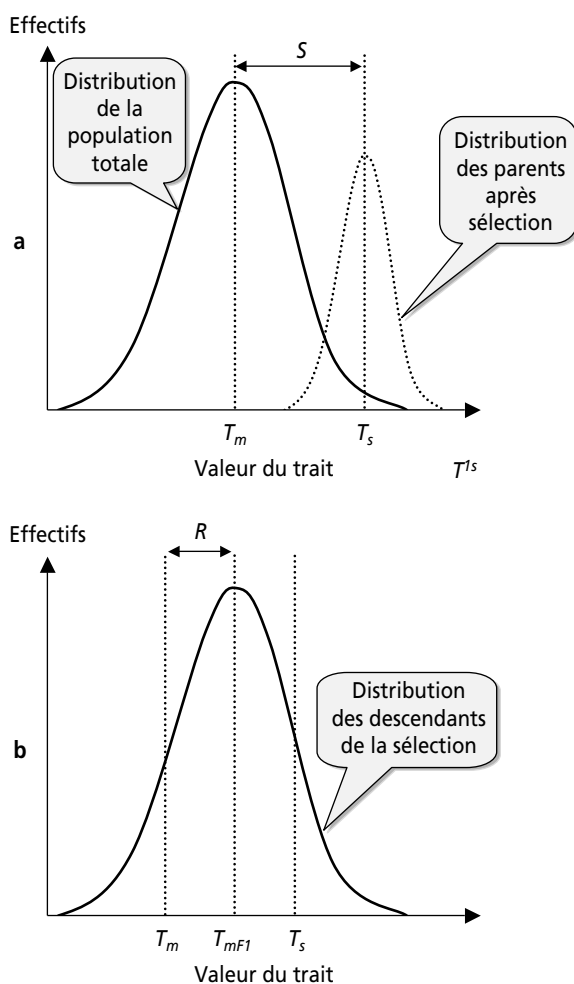


Figure 2.3 Une expérience de sélection pour mesurer l'héritabilité d'un caractère.

- ◀ (a) On étudie l'héritabilité d'un trait présentant une variation continue. La distribution de ce trait dans la population avant sélection est représentée par la courbe continue. Ce trait présente une moyenne T_m . Dans la génération des parents, l'observateur ne permet qu'aux individus présentant une grande taille du trait (de moyenne T_s) de se reproduire entre eux. Ce faisant, il exerce une pression de sélection que l'on peut mesurer par la différence S entre la moyenne du trait dans la population totale et celle dans la population sélectionnée.
- (b) À la génération des descendants, la valeur moyenne du trait (T_{mF1}) dans la descendance permet d'estimer la réponse à la sélection R . R peut varier entre zéro et S . Le rapport R/S donne une mesure de l'héritabilité, c'est-à-dire de la portion des différences entre les parents qui est transmise à la descendance.

b) Variance phénotypique et norme de réaction

La décomposition de la variance phénotypique suppose que les deux types d'effets, génétique et environnemental, opèrent de manière *additive*. Pour illustrer ce phénomène, considérons l'exemple fictif présenté dans le tableau 1.1. Dans cette fiction, les gammarus français seraient plus grands que les gammarus irlandais (Tableau 1.1 A), et les gammarus élevés à 18 °C seraient plus grands que ceux élevés à 10 °C. Ces deux effets (origine géographique et température) s'exercent de manière additive, en ce sens que l'effet de l'augmentation de la température est le même dans les deux populations (11,9 unités dans la population française et 12,1 dans la population irlandaise) et la différence de taille entre les deux populations reste à peu près constante aux deux températures (10,1 unités à 10 °C et 9,9 unités à 18 °C). L'additivité signale que l'effet conjoint du génotype et de l'environnement est égal à la somme de chacun des effets pris séparément.

TABEAU 1.1 INTERACTION ENTRE GÉNOTYPE ET ENVIRONNEMENT.

A. Taille à la maturité sexuelle chez l'amphipode <i>Gammarus pulex</i> (unités arbitraires)		
Origine de la population	Température durant le développement	
	10 °C	18 °C
France	125,1	137,0
Irlande	115,0	127,1
B. Croissance entre 2 mois et 5 mois d'âge chez deux lignées de rat en fonction des conditions de nutrition (unités arbitraires)		
	Régime alimentaire enrichi	Régime alimentaire appauvri
Lignée A	55,2	36,9
Lignée B	48,6	42,3

Considérons maintenant le cas de la croissance de lignées de rats en fonction de la qualité de l'environnement (Tableau 1.1 B). La croissance de la lignée de rats A est meilleure que celle de la lignée B lorsque les conditions de nutrition sont bonnes, mais l'inverse est observé lorsque les conditions de nutrition sont mauvaises. Les effets des génotypes et de l'environnement ne sont plus additifs dans ce cas. Il existe une interaction génotype-environnement. La variance phénotypique (V_P) peut alors être décomposée selon la formule :

$$V_P = V_G + V_E + V_{G \times E}$$

où $V_{G \times E}$ correspond à la part de la variance phénotypique attribuable à l'interaction génotype-environnement.

Selon l'environnement dans lequel il se développe, un même génotype peut donc produire différents phénotypes. On appelle **norme de réaction** l'ensemble des différents phénotypes qui peuvent exister à partir d'un même génotype initial.

Il est possible de restituer graphiquement les notions d'additivité et d'interaction des effets génétique et environnemental en relation avec le concept de norme de réaction (Figure 2.4 a). Dans le cas où les deux effets sont additifs, les normes de réactions des deux génotypes (qui correspondent aux variations des phénotypes réalisés à travers une gamme d'environnement) suivent des trajectoires parallèles. À l'inverse, en présence d'une interaction les trajectoires des normes de réaction ne sont plus parallèles (Figure 2.4 b).

c) Variance phénotypique et plasticité phénotypique

Si R n'est pas différent de zéro (Figure 2.3), alors on peut dire que le trait n'est pas héritable. Cela ne veut cependant pas dire que ce trait n'est pas héréditaire, c'est-à-dire codé génétiquement. Cela veut seulement dire que les différences entre les individus concernant ce trait ne reposent pas sur des différences dans les gènes qui codent pour ce trait (V_A n'est pas différent de zéro). En d'autres termes, il n'y a plus de variation génétique sur les gènes impliqués dans ce trait. Un exemple simple pour illustrer la différence entre hérédité et héritabilité est le cas du nombre d'yeux chez un vertébré. C'est un caractère non héritable car il a perdu toute variation génétique. Pour autant, cela ne veut pas dire que ce nombre n'est pas contrôlé génétiquement, bien au contraire.

Si un trait n'est pas héritable, on est en droit de se demander à quoi est due la variation sur le trait

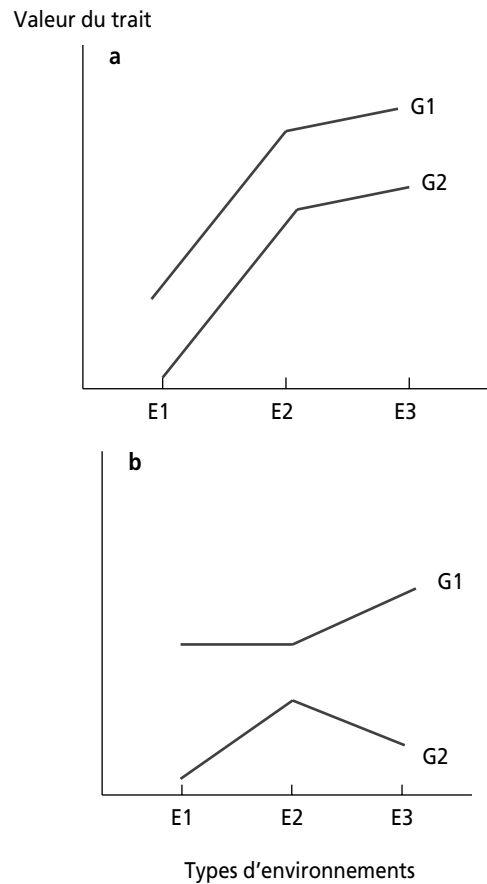


Figure 2.4 Formes des normes de réactions de deux génotypes (G1 et G2) dans trois environnements (E1, E2 et E3).

(a) Lorsqu'il y a additivité des composantes environnementale et génétique de la variance phénotypique les normes de réaction sont plus ou moins parallèles. (b) Lorsqu'il y a des interactions entre le génotype et l'environnement, les normes de réaction tendent à se croiser.

d'intérêt observé dans la population? D'après l'équation (1.1), lorsque la variance additive est nulle, toute la variance phénotypique se réduit à la variance liée à l'environnement. En d'autres termes, les différences entre les individus ne proviennent que des effets différentiels de l'environnement pendant le développement.

Cette variance environnementale V_E révèle ce que l'on appelle la « **plasticité phénotypique** », c'est-à-dire la capacité d'un même génotype à donner différents phénotypes selon l'environnement dans lequel l'individu se développe. On peut donc reformuler approximativement l'équation (1.1) en disant que la variance phénotypique résulte de l'héritabilité et de la plasticité phénotypique.

La plasticité phénotypique peut être adaptative ou simplement refléter des effets physiologiques qui n'ont pas de signification adaptative. La plasticité phénotypique est favorisée par la sélection naturelle lorsqu'elle permet aux individus d'une population de s'ajuster efficacement aux différents environnements qu'ils peuvent rencontrer. Il existe cependant certains coûts liés aux mécanismes sensoriels et à la régulation nécessaire pour assurer un tel niveau de flexibilité (DeWitt *et al.* 1998), de telle sorte que la plasticité phénotypique reste limitée.

d) Plasticité phénotypique et adaptation

On peut bien mettre en évidence le caractère adaptatif de la plasticité phénotypique dans le cas d'organismes qui forment des clones. Par exemple, les daphnies, des crustacés cladocères que l'on trouve dans les eaux douces, ont des phases de reproduction asexuée produisant un grand nombre d'individus possédant le même génotype. Cependant, les membres d'un même clone peuvent développer un rostre de taille très variable sur leur tête (Figure 2.5) en fonction des conditions du milieu.

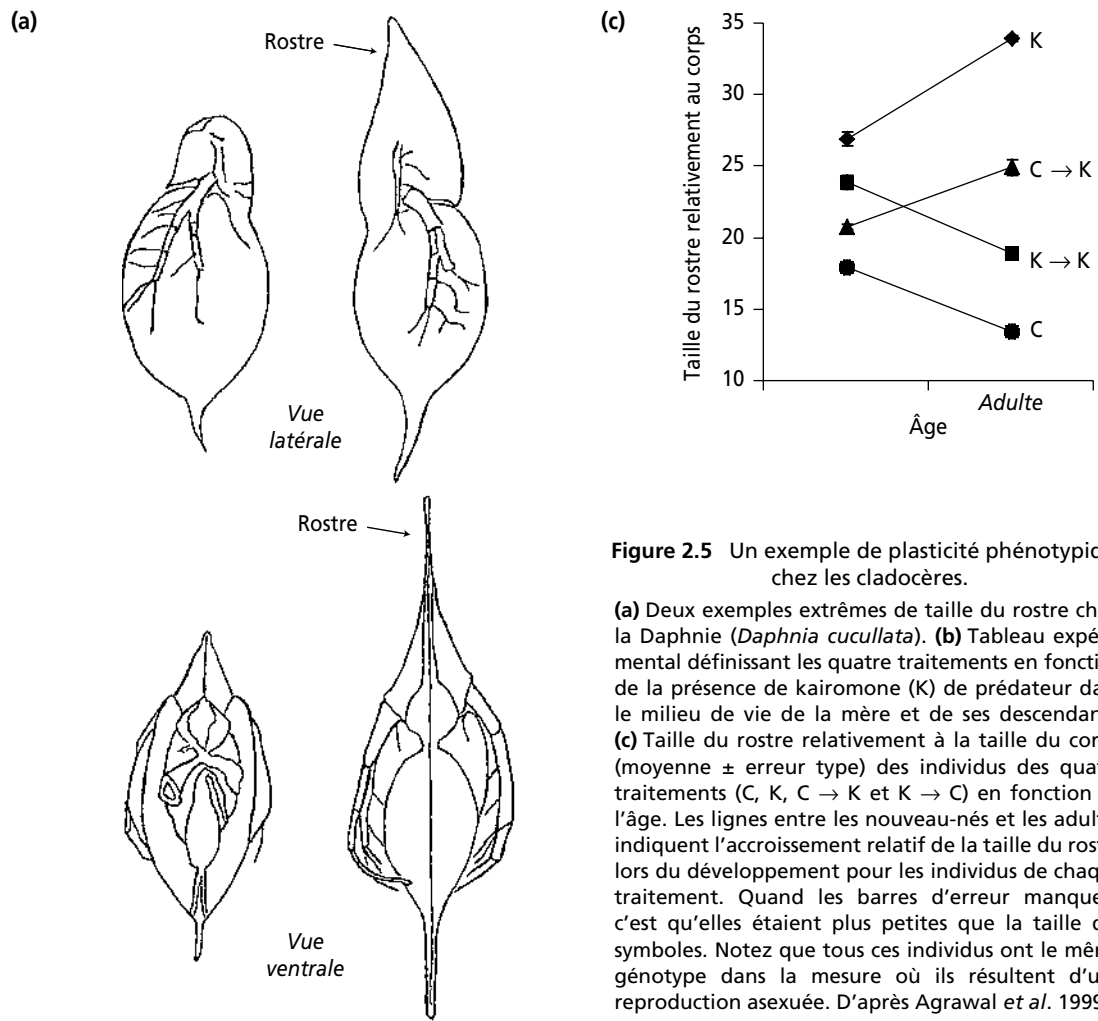


Figure 2.5 Un exemple de plasticité phénotypique chez les cladocères.

(a) Deux exemples extrêmes de taille du rostre chez la Daphnie (*Daphnia cucullata*). (b) Tableau expérimental définissant les quatre traitements en fonction de la présence de kairomone (K) de prédateur dans le milieu de vie de la mère et de ses descendants. (c) Taille du rostre relativement à la taille du corps (moyenne $\pm$ erreur type) des individus des quatre traitements (C, K, C $\rightarrow$ K et K $\rightarrow$ C) en fonction de l'âge. Les lignes entre les nouveau-nés et les adultes indiquent l'accroissement relatif de la taille du rostre lors du développement pour les individus de chaque traitement. Quand les barres d'erreur manquent c'est qu'elles étaient plus petites que la taille des symboles. Notez que tous ces individus ont le même génotype dans la mesure où ils résultent d'une reproduction asexuée. D'après Agrawal *et al.* 1999.

Plan d'expérience croisé		Milieu expérimenté par la mère	
		Sans kairomone de prédateur	Avec kairomone de prédateur
Milieu expérimenté par la descendance	Sans kairomone	C	K $\rightarrow$ C
	Avec kairomone	C $\rightarrow$ K	K

Dans une étude détaillée de la daphnie (*Daphnia cucullata*), Anurag A. Agrawal et ses collaborateurs (1999) ont analysé à la fois les facteurs du milieu influençant le développement du rostre, mais aussi son caractère adaptatif. Tout d'abord, ils ont montré que si le développement se déroule en présence de prédateur mis dans des cages afin qu'ils ne puissent pas interagir avec les daphnies, celles-ci présentent à l'état adulte un rostre pratiquement deux fois plus long que les individus de même clone élevés sans prédateur dans le milieu. Ce résultat était semblable pour deux types de prédateurs différents, le cladocère *Leptodora kindtii* (moyenne de la taille du rostre des contrôles : $15,53 \mu\text{m} \pm 0,35$ contre $29,71 \mu\text{m} \pm 0,49$ pour les individus élevés en présence d'un prédateur ; $t = 23,72$, $\text{ddl} = 303$, $P < 0,001$) et le diptère *Chaoborus flavicans* (moyenne de la taille du rostre des contrôles : $13,93 \mu\text{m} \pm 0,15$ contre $27,88 \mu\text{m} \pm 0,28$ pour les individus élevés en présence d'un prédateur, $t = 44,29$, $\text{ddl} = 470$, $P < 0,001$). Cette première expérience démontre d'une part que ce sont bien les prédateurs qui influencent le développement du rostre et d'autre part, que les daphnies perçoivent la présence de prédateurs à partir de substances que ceux-ci libèrent dans le milieu. Ensuite, en mettant en contact des daphnies avec et sans rostre et leurs prédateurs, ils montrent que la présence d'un rostre diminue fortement la probabilité d'être dévoré par les prédateurs : nombre moyen de capture par les *Leptodora* : $6,43 \pm 0,48$ pour les contrôles contre $0,71 \pm 0,42$ pour les individus avec rostre ($n = 7$, $P = 0,018$) ; pour les *Chaoborus*, ces nombres sont respectivement $1,86 \pm 0,33$ et $0,71 \pm 0,22$ ($n = 14$, $P < 0,001$). Le rostre a donc bien une fonction adaptative.

En contrôlant le milieu de développement de la mère et des enfants selon un plan d'expérience croisé, Agrawal *et al.* (1999) ont ensuite étudié le mécanisme qui conduit au développement du rostre (Figure 2.5). Ainsi, à la naissance, les jeunes daphnies issues de mères ayant expérimenté un milieu avec prédateur ont un rostre plus grand que ceux nés de mère ayant vécu dans un milieu sans prédateur (Figure 2.5 c : comparaison des traitements K et $K \rightarrow C$ avec les traitements C et $C \rightarrow K$ à la naissance). Cela montre l'existence d'un **effet maternel**, car le milieu expérimenté par la mère influence l'état du nouveau-né. La mère a donc transmis à ses jeunes une certaine information sur le milieu dans lequel ils sont appelés à se développer. D'autre part, on retrouve le résultat précédent : la présence de prédateurs dans le milieu déclenche la croissance du rostre (Figure 2.5 c : comparaison des traitements K et

$C \rightarrow K$ avec les traitements C et $K \rightarrow C$). Les individus en présence de prédateurs pendant le développement investissent plus dans la croissance d'un rostre que les individus se développant en l'absence de prédateur. Une fois à l'état adulte, on constate aussi que les effets maternels se font encore sentir : par exemple, bien que les deux catégories d'individus se soient développées en présence de prédateur, les adultes du traitement $C \rightarrow K$ ont un rostre plus petit que celui des adultes K ; ce qui les différencie, c'est le milieu de leur mère. Dans cette même étude Agrawal *et al.* (1999) montrent aussi l'existence possible d'un **effet grand-maternel**. On voit ainsi que la plasticité phénotypique peut avoir un déterminisme complexe.

2.2.4 Valeur sélective et aptitude phénotypique

Un autre concept central en biologie évolutive est celui de **valeur sélective** (*fitness* en anglais) qui peut représenter à la fois une estimation et une prédiction du taux de sélection naturelle. Considérons le processus de sélection naturelle lorsqu'il implique une hérédité génétique. Quelques génotypes peuvent avoir plus de succès que d'autres et il est possible de démontrer cet état de fait à partir de l'étude d'une population naturelle (Endler 1986, Bell 1997).

On dit que les génotypes les plus efficaces dans leur réplication au sein de générations successives ont une plus grande **valeur sélective**. Ce concept s'applique à un ensemble (ou classe) d'individus défini en fonction de l'allèle (ou des allèles) qu'ils possèdent à un locus considéré (ou éventuellement plusieurs loci considérés simultanément). Il définit donc le succès relatif d'un allèle ou d'une combinaison d'allèles **entre deux générations**. Ce succès résulte directement de la survie et de la reproduction différentielle des individus de la population qui possèdent cet allèle ou cette combinaison d'allèles. Pris dans ce sens, le concept de valeur sélective n'a de sens qu'en référence à des classes d'individus et il n'est pas pertinent de parler de la valeur sélective d'un individu. Cette définition rigoureuse de la valeur sélective est celle adoptée par les généticiens des populations.

En pratique, les écologistes du comportement n'ont pas forcément accès au déterminisme génétique des traits qu'ils étudient. Leur souci sera plutôt de mettre en évidence les forces sélectives qui s'exercent sur le caractère étudié. Afin d'atteindre ce but, il convient de mesurer, à l'échelle d'un individu, les

conséquences en termes de survie et/ou de potentiel reproducteur de la variation (naturelle ou expérimentalement induite) sur un trait. *C'est ce que l'on appelle l'aptitude phénotypique qui correspond à la capacité d'un phénotype à produire des descendants matures relativement avec les autres phénotypes de la même population au même moment.*

Cette mesure de l'**aptitude phénotypique** (ou simplement aptitude) se substitue implicitement à la mesure de la valeur sélective au sein de la plupart des études. Elle correspond donc au *succès démographique* moyen d'un phénotype considéré relativement au succès des autres phénotypes présents dans la même population. Sa quantification peut être, selon les objectifs de l'étude, limitée à une période courte de la vie de l'individu (sa survie pendant l'hiver, le nombre de jeunes produits lors d'un épisode de reproduction) ou, idéalement, cumuler le succès reproducteur total de l'individu calculé sur sa vie entière. Elle définit le *succès d'un trait à l'intérieur d'une génération*.

Les notions de valeur sélective et d'aptitude phénotypique n'ont de valeur qu'à l'intérieur d'une population donnée. Comparer ces valeurs entre des génotypes ou des individus appartenant à des populations différentes ou vivant à des époques différentes n'a pas de sens.

2.2.5 Évolution, sélection naturelle et adaptation

a) Qu'est-ce que la sélection naturelle ?

Les traits comportementaux, à l'instar des autres types de caractères que nous observons chez les êtres vivants, sont le résultat de l'histoire des espèces et des populations, de même que la composition des galaxies ou les caractéristiques actuelles des massifs montagneux dépendent d'événements passés. Une distinction majeure existe cependant entre le monde organique et le monde inorganique. Les organismes vivants ont évolué au cours du temps en grande partie à travers le processus de sélection (Endler 1986, Dawkins 1986, 1989a). Lorsque les caractéristiques des organismes sont favorables à la survie et à la reproduction des individus dans un environnement stable donné, les copies des variants alléliques des gènes qui sous-tendent ces caractéristiques se multiplient et diffusent dans la population, ce qui a pour effet d'augmenter la fréquence de ces mêmes variants

dans la population au cours du temps. Ce phénomène de multiplication différentielle des gènes en conséquence de leurs effets favorables pour la survie et la reproduction de leurs véhicules dans un environnement donné correspond au **processus de sélection naturelle**.

Depuis Darwin (1859), la sélection naturelle joue un rôle pivot dans la théorie synthétique de l'évolution biologique (Fisher 1930, Williams 1966, Dawkins 1982, Endler 1986, Bell 1997). Mais dans le même temps sa définition est souvent imprécise, et son invocation suscite encore des controverses. D'où la nécessité de définir rigoureusement le processus de sélection naturelle et d'expliquer son invocation dans l'analyse du comportement animal.

b) Définition

La sélection naturelle, est un processus (Endler 1986), c'est-à-dire un ensemble de phénomènes reliés dans une chaîne causale. D'une part existent des conditions, indépendantes les unes des autres. D'autre part, lorsque ces conditions sont remplies simultanément, il en découle systématiquement des conséquences. Les conditions préalables à l'enclenchement du processus de sélection naturelle sont au nombre de trois :

- (1) Il existe une *variation* entre les individus pour un certain trait ;
- (2) Il existe une *relation cohérente* entre ce trait et la capacité des individus qui possèdent le trait à survivre (par exemple la capacité à éviter les prédateurs) et/ou se reproduire (par exemple la capacité à acquérir un partenaire, fécondité...). En d'autres termes, il existe une relation cohérente entre ce trait et l'aptitude phénotypique. C'est ce que l'on appelle la pression de sélection ;
- (3) Il existe une hérédité de la variation sur le trait considéré, indépendamment des effets liés au fait que les générations successives puissent se développer dans le même environnement. Le trait doit donc être **héritable**.

Lorsque ces trois conditions sont remplies simultanément, des effets prévisibles vont se produire à l'intérieur d'une génération (i) et entre deux générations successives (ii) :

- (i) La distribution de fréquence du trait va différer *d'une manière prévisible* entre classes d'âge ou entre les différents stades du cycle de vie, au-delà des différences liées à l'ontogénèse du trait (sous

réserve que les conditions environnementales restent stables au cours du cycle de vie); au niveau génétique, les fréquences des allèles codant pour le trait différeront *de manière prévisible* dans le temps au sein d'une même cohorte d'individus.

- (ii) Si la population n'est pas à l'équilibre¹, la distribution du trait dans une génération différera *d'une manière prévisible* de celle de la génération parentale, au-delà des effets produits par les seules conditions (1) et (3); au niveau génétique, les fréquences des allèles codant pour le trait changeront *de manière prévisible* d'une génération à l'autre.

C'est là un point majeur de l'évolution par sélection naturelle. Si les conditions (1), (2) et (3) sont remplies et si l'environnement reste stable entre deux générations successives, il est alors possible de **prédire** dans quel sens va se faire l'évolution entre deux générations. Il existe donc une **finalité de fait** (opposée à une finalité d'intention) dans le processus de la sélection naturelle. Cela veut dire qu'il n'existe pas de but prédéfini, organisé à la sélection, mais qu'en fin de compte, c'est toujours le phénotype qui produit le plus de descendants qui augmente en proportion dans la population, jusqu'à éventuellement éliminer tous les autres phénotypes.

On peut distinguer différents modes de sélection en fonction de leurs effets sur la moyenne et la variance du trait sélectionné (Encart 2.3).

En résumé, la sélection naturelle correspond à un processus de tri des organismes en fonction de leur capacité à survivre et à se reproduire. La réponse à la sélection, quant à elle, n'est observable qu'au niveau des changements des fréquences alléliques. Le gène constitue donc l'**unité de sélection**. La sélection naturelle a été mise en évidence dans une large gamme d'organismes (Endler 1986, Bell 1997). Diverses études ont montré que son impact peut être fort et rapide (Malhotra et Thorpe 1991).

1. Par définition, une population à l'équilibre possède la même distribution de fréquence pour le trait considéré à chaque génération. Elle n'évolue donc pas. Cela peut être le résultat de la sélection naturelle, ou de son association avec d'autres forces antagonistes. Si la population n'est pas à l'équilibre, l'évolution du trait peut avoir lieu. Il convient de noter que l'équilibre n'est pas une propriété intrinsèque d'une population mais ne peut être jugée qu'en rapport avec un trait considéré.

c) Évolution, sélection naturelle et dérive génétique

Si seules les conditions (1) et (2) décrites ci-dessus sont remplies, on peut dire qu'il existe une pression de sélection, en ce sens que les individus chez lesquels le trait prend une certaine valeur ont une meilleure capacité à survivre et à se reproduire. Cependant, en l'absence d'héritabilité pour ce trait, on n'observe pas de réponse à la sélection et les fréquences des gènes dans la population ne changent pas d'une génération à l'autre. Une pression de sélection s'exerçant sur un caractère ne suffit donc pas à entraîner une évolution du caractère.

Par ailleurs, l'évolution n'implique pas toujours le processus de sélection. L'évolution peut aussi se produire de manière aléatoire par **dérive génétique**, ou encore de manière fortuite en vertu d'événements contingents tels que des catastrophes naturelles imprévisibles et de grande ampleur, ou bien les mouvements de certains individus. Évolution et sélection ne sont donc pas deux termes interchangeables (Sober 1984). La sélection naturelle est une des causes possibles de l'évolution biologique. Elle n'est pas la seule. Elle est suffisante, mais pas obligatoire.

La *dérive génétique* correspond à un tirage aléatoire des allèles entre générations. La différence essentielle entre dérive génétique et sélection naturelle est à rechercher dans les conditions de leur enclenchement. Il n'est nullement nécessaire que la variation sur un trait ait des conséquences en termes de survie et/ou de succès reproducteur (condition (2) de la sélection) pour que la dérive génétique opère. L'importance de la dérive génétique dépend en fait de la taille de la population. Lorsque la population est petite, les biais liés à la stochasticité des processus démographiques (c'est-à-dire au hasard qui va, par exemple, faire que telle ou telle lignée va ou ne va pas se reproduire à un moment donné) peuvent être importants. En effet, les probabilités qui conditionnent la duplication des allèles au sein de la reproduction sexuée ne se réalisent parfaitement que dans des populations d'effectif infini. Comme toute population naturelle est d'effectif fini, la dérive exerce toujours une influence plus ou moins modeste en fonction de la taille réelle de l'effectif de la population et des autres forces évolutives (sélection, dispersion) en présence. De ce fait, dérive et sélection opèrent simultanément au sein des petites populations.

S'il en est ainsi, pourquoi les écologistes du comportement accordent-ils un statut central au processus de sélection naturelle? Une formulation classique au

Encart 2.3

Effet de la sélection sur la moyenne et la variance d'un trait

La sélection peut intervenir selon différents modes. Pour simplifier, nous retiendrons ici deux modes essentiels : la **sélection stabilisante** et la **sélection directionnelle** (il existe un troisième mode qui correspond à la sélection **diversifiante** et qui résulte en une bimodalité de la distribution du caractère en avantageant symétriquement les valeurs extrêmes du caractère). Considérons un trait à variation continue qui possède dans une population une distribution normale de variance égale à la moyenne (il s'agit du type de distribution généralement rencontrée pour les caractères morphologiques : taille, poids, nombre de segments, etc.). En sélection stabilisante (Figure 2.6), le génotype

réalisant la valeur moyenne du caractère est celui qui possède la plus forte aptitude. Les génotypes responsables des autres valeurs prises par le caractère ont une moindre aptitude et d'autant plus que l'on s'éloigne de la moyenne. Le résultat d'un tel mode de sélection est un resserrement de la distribution autour de la moyenne qui reste inchangée entre deux générations. Seule la variance tend à diminuer. En sélection directionnelle (Figure 2.6), les génotypes qui sous-tendent les phénotypes à un des deux extrêmes de la distribution sont favorisés. La moyenne va donc changer dans cette direction entre deux générations, et la variance peut éventuellement diminuer.

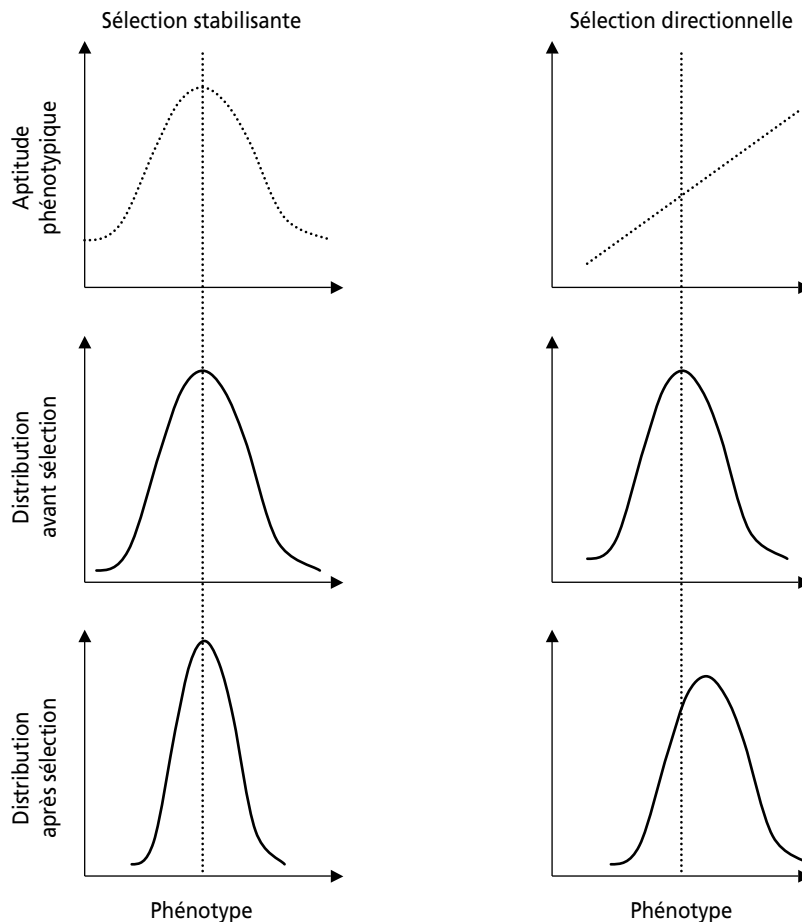


Figure 2.6 Sélection stabilisante et sélection directionnelle.

sein de l'écologie comportementale affirme en effet que la sélection naturelle est de loin la force la plus importante dans l'évolution biologique. L'argumentaire qui soutient cette position a fait l'objet de plusieurs ouvrages remarquables (Dawkins 1982, 1986, 1989, Dupré 1987, Bell 1997) vers lesquels nous dirigeons volontiers le lecteur en quête d'un exposé détaillé. Nous nous bornons ici à exposer brièvement l'essentiel. Le statut privilégié qu'occupe le processus de sélection naturelle dans ce champ disciplinaire résulte tout simplement du caractère central de ce phénomène dans la compréhension de la logique de l'organisation hiérarchique du vivant. Les traits complexes observés aujourd'hui ne sont pas apparus tels quels à la suite d'une simple mutation. Ils sont plus probablement le résultat d'une série de changements cumulatifs, où chaque étape intermédiaire a représenté un degré supérieur d'adaptation au milieu par rapport à la précédente (Dawkins 1986, Barrette 2000). Ce phénomène ne peut être expliqué en invoquant la dérive génétique. Seul le processus de sélection naturelle peut l'expliquer. De fait, le processus de sélection naturelle est à la base de l'**adaptation** des organismes à leur milieu.

d) Sélection et adaptation

L'état d'adaptation des organismes nous apparaît comme une correspondance étroite entre la forme prise par les organes qui remplissent diverses fonctions et les conditions environnementales dans lesquelles ces fonctions doivent être remplies. Cette correspondance est particulièrement explicite lorsque des espèces phylogénétiquement éloignées mais vivant dans le même milieu présentent une ressemblance frappante. C'est ce qu'on appelle la **convergence évolutive**. Un exemple typique de convergence est le cas des mammifères marins dont l'aspect extérieur est étonnamment semblable à celui des poissons bien que l'origine de ces deux groupes soit séparée de plus de cent millions d'années. Autrefois attribuée à la providence divine, l'adaptation est considérée aujourd'hui comme le résultat de l'action cumulative de la sélection naturelle dans le passé.

L'adaptation est un concept historique (Sober 1984). Un trait sera considéré comme une adaptation s'il a été fixé (ou stabilisé) dans la population à la suite d'un épisode de sélection. Cependant, certains auteurs utilisent le même mot adaptation pour décrire tout trait dont la fréquence dans la population est en phase d'augmentation par sélection naturelle. De ce fait, le terme adaptation présente une

certaine ambiguïté. Il peut décrire à la fois deux aspects qu'il convient en fait de distinguer clairement : le résultat final d'un processus achevé et le processus en cours. L'étude de l'état (ou du niveau) d'adaptation s'applique au « produit fini » d'un épisode de sélection. À ce stade, le trait est fixé dans la population où sa fréquence est stabilisée. Dans le cas où un trait est fixé, il n'existe plus de variation génétique pour ce trait et son héritabilité est donc nulle. L'étude des changements de fréquences alléliques n'est donc pas pertinente pour mettre en évidence un état d'adaptation. À l'inverse, l'étude de la sélection en cours porte sur le processus en lui-même. Le maintien du processus suppose que le trait conserve une certaine héritabilité au cours du temps. Il devient alors possible de repérer des changements de fréquences alléliques pour peu que le déterminisme génétique sous-tendant le trait ait été identifié.

Globalement, *l'état d'adaptation d'un organisme peut être produit par trois grands types de mécanismes* de nature très différente (Gould et Léwontin 1979). Tout d'abord, l'état adapté peut résulter de processus darwiniens par mutation/sélection tels que nous les avons décrit ci-dessus. Ensuite, les processus de développement d'origine physiologique ou comportementale permettent aux organismes de se mouler aux conditions qui prévalent pendant son développement (par plasticité phénotypique ; voir pour plus de détail le chapitre 4). Ces adaptations ne sont, bien entendu, pas transmises, par contre la capacité des organismes à présenter cette plasticité est transmise génétiquement. Le troisième processus d'adaptation relève de l'adaptation culturelle qui est rendue héritable par les mécanismes d'apprentissage (voir paragraphe 2.3).

2.2.6 Aptitude phénotypique inclusive

L'emploi de l'aptitude phénotypique pour caractériser la valeur sélective, s'il reste justifiable dans un cadre restreint, peut dans certaines circonstances conduire à des conclusions erronées. C'est en particulier le cas dans le domaine du comportement social. Elle considère en effet les conséquences du comportement d'un individu seulement du point de vue de la propagation, réelle ou potentielle, des copies de ses gènes *en conséquence de la survie et de la reproduction de cet individu*. Or nous avons vu que l'individu n'est pas l'unité de sélection (*cf.* paragraphe 1.2.2). Il convient donc, pour juger du succès d'un trait comportemental donné, d'estimer les conséquences de ce comportement pour les gènes qui sont responsables de son

déterminisme, toutes les conséquences, et non plus seulement celles qui dérivent directement de la survie et de la reproduction de l'individu qui manifeste le comportement étudié. Cette considération va nous amener à introduire une autre mesure proximale de la valeur sélective, l'**aptitude phénotypique inclusive** (en anglais, *inclusive fitness*, Hamilton 1964a et b). Cette notion centrale de l'écologie comportementale a permis de résoudre le problème posé par l'existence de comportements altruistes autrefois interprétés à tort comme résultant d'une sélection pour le bien du groupe (voir encart 2.4). Il est intéressant de noter que ce concept majeur n'a pas été toujours bien compris (cf. Wilson 1975, Barash 1982 pour en juger

chez deux « ténors » de la sociobiologie!), et il convient donc d'en exprimer clairement la logique sous-jacente (Maynard-Smith 1982, Grafen 1984, Creel 1990).

En formulant la notion d'aptitude phénotypique inclusive, Hamilton a attiré l'attention sur le fait qu'un gène sous-tendant un comportement social pouvait être sélectionné ou contre-sélectionné selon les effets du comportement sur d'autres individus que la seule progéniture de son véhicule, pour peu qu'un certain niveau de similarité génétique lie le véhicule aux autres individus. Une conception erronée de l'aptitude phénotypique inclusive consiste à la définir comme le nombre de descendants directs plus le nombre de descendants directs des individus génétiquement

Encart 2.4

La sélection de groupe : mirage ou réalité ?

Au début des années 1960, bon nombre d'éthologistes considéraient que certains traits phénotypiques diminuant la survie et la reproduction des individus pouvaient cependant être sélectionnés s'ils augmentaient par ailleurs la stabilité et la survie à long terme du groupe ou de l'espèce. La sélection pouvait donc s'exercer *au niveau du groupe*. Cette position fut en particulier défendue par l'écologue écossais Wynne-Edwards (1962 et 1986) dans un ouvrage intitulé *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. En absence de toute régulation, le taux d'accroissement d'une population est exponentiel. Les capacités d'expansion d'une population sont cependant limitées par la capacité d'accueil du milieu (dénommée **capacité limite**). Selon Wynne-Edwards, les animaux tendaient naturellement à éviter de surexploiter leur habitat, particulièrement pour ce qui concerne les ressources alimentaires. Ce phénomène était censé dépendre d'un comportement altruiste par lequel certains individus, en freinant ou sacrifiant leur propre reproduction, permettaient d'éviter un surpeuplement fatal. Wynne-Edwards proposait aussi que le comportement social des espèces permettait aux individus d'évaluer leur nombre et de modifier en conséquence leur reproduction selon leur perception de la disponibilité des ressources. À l'appui de sa théorie, l'auteur citait de nombreux exemples suggérant que les animaux ne réalisent pas toujours leur potentiel reproducteur, voire le régulent activement. Par exemple, chez certaines espèces, les individus ne s'engagent pas dans la repro-

duction dès l'atteinte de la maturité sexuelle, mais diffèrent l'événement sans bénéfice apparent. Lorsque l'espèce est fortement structurée socialement, il est fréquent que les individus subordonnés ne se reproduisent pas. Dans certains cas même, des infanticides sont observés. Selon Wynne-Edwards, ces phénomènes attestaient de l'existence d'une autorégulation des populations à travers le comportement individuel. Cette conception fut sévèrement battue en brèche par Williams (1966) dans son ouvrage *Adaptation and Natural Selection*. L'évolutionniste américain y considère le cas d'une population où chacun est génétiquement prédisposé à restreindre sa propre capacité reproductrice. Survient un individu génétiquement moins enclin à sacrifier sa propre reproduction. Un tel individu laissera forcément plus de descendants que les autres individus dans la population et son comportement « hors norme » se répandra au cours des générations successives jusqu'à être le seul présent dans toute la population. Ainsi donc, la sélection au niveau du groupe ne peut contrer la sélection au niveau des individus lorsque leurs deux directions s'opposent. Les exemples de diminution du potentiel reproductif des individus interprétés par Wynne-Edwards comme les manifestations d'un phénomène d'auto-restriction des individus sont en fait le résultat de contraintes sociales à la base de la compétition interindividuelle. La conception défendue par Williams prédomine aujourd'hui.

similaires, la seconde valeur étant pondérée par le coefficient de similarité génétique entre le véhicule et les différents individus. Si on réfléchit un moment sur cette définition, on se rend compte que l'aptitude phénotypique inclusive tendrait alors toujours vers l'infini parce que chaque individu entretient toujours un certain degré de similarité génétique, fut-il minime, avec un certain nombre d'individus dans la population. Réduit à cette expression, le concept d'aptitude phénotypique inclusive n'aurait pas d'intérêt.

La formulation correcte de l'aptitude phénotypique inclusive est à la fois plus complexe et plus subtile (Hamilton 1964a et b, Grafen 1984; Creel 1990; Bourke et Franks 1995). Dans son article princeps, Hamilton (1964a et b) la définit comme : « La production d'un individu estimée en nombre d'adultes issus de sa progéniture [...] débarrassée de toutes les composantes [...] attribuables à l'environnement social de l'individu, résultant dans la valeur sélective qu'il réaliserait s'il n'était exposé à aucun dommage ou bénéfice procuré par cet environnement social, [...] et augmenté dans certaines proportions des dommages et des bénéfices que l'individu cause lui-même à l'aptitude phénotypique de ses voisins. Les proportions en question correspondent simplement aux coefficients de parenté. »

Ce qu'Hamilton nomme *environnement social* correspond précisément à la part de l'environnement constituée par les interactions avec les voisins congénères. Les voisins peuvent avoir une influence positive ou négative sur la progéniture d'un individu donné, soit qu'ils facilitent la reproduction de l'individu et/ou la survie de ses descendants, soit qu'au contraire ils entravent par leur comportement la réalisation du potentiel reproducteur de l'individu. De même, l'individu par son comportement peut avoir une action positive ou négative sur la réalisation du potentiel reproducteur de ses voisins. Dans une population donnée, il est possible *a priori* de calculer le nombre total de descendants directs supplémentaires conférés par l'aide des voisins, divisé par le nombre total d'individus (reproducteurs et aides) dans la population. Cette quantité correspondrait à la quantité moyenne d'aide *per capita* dans la population. De manière similaire, on pourrait calculer la quantité moyenne d'entrave dans la population, qui correspondrait au nombre total de descendants directs perdus (en raison du comportement d'entrave des voisins) divisé par le nombre total d'individus.

Creel (1990) a cependant attiré l'attention sur la nécessité de remplacer dans la définition originelle

de Hamilton la formule « toutes les composantes [...] attribuables à l'environnement social de l'individu » par le terme « d'effet moyen *per capita* (quantité moyenne d'aide/quantité moyenne d'entrave) attribuable à l'environnement social de l'individu ». L'importance de la mise au point apportée par Creel peut être illustrée à partir d'un exemple simple (Bourke et Franks 1995). Considérons une population animale dans laquelle existent deux types d'individus, des reproducteurs et des non-reproducteurs. Les individus de la première catégorie ne peuvent se reproduire que s'ils bénéficient de l'aide apportée par les congénères non reproducteurs. Bien que son déterminisme génétique soit présent chez des individus appartenant aux deux catégories, le comportement d'aide n'est exprimé que chez certains individus non reproducteurs (cette situation se rapproche du cas de certaines espèces d'hyménoptères sociaux analysé en détail au chapitre 13). À partir de la définition d'origine, l'aptitude phénotypique inclusive de tous les individus reproducteurs serait égale à zéro. En effet, toute la descendance d'un individu reproducteur est entièrement due à l'aide des congénères et sa propre participation au succès reproducteur de ses congénères est nulle. Ce résultat incongru est corrigé dans la formulation correcte proposée par Creel, où seule la valeur *moyenne* est retirée. Il s'ensuit que dans une telle population, l'aptitude phénotypique inclusive des reproducteurs dépend essentiellement de l'aide qu'ils parviennent à obtenir. Un individu qui obtient un niveau d'aide supérieur à la moyenne aura une aptitude phénotypique inclusive positive lorsque l'on aura retiré la valeur moyenne de l'aide obtenue par individu reproducteur dans la population. Le même raisonnement peut être appliqué aux aides. Puisqu'ils sont stériles par définition, leur aptitude phénotypique inclusive dépendra directement du niveau d'aide qu'ils consentent à fournir aux individus qui leur sont génétiquement similaires. Si ce niveau est assez élevé (ou si l'aide est essentiellement apportée aux individus les plus similaires au niveau génétique), le déterminisme génétique du comportement d'aide se répandra dans la population. Si les aides ne discriminent pas les reproducteurs en fonction de leur degré de similarité génétique, le gène ne se répandra pas.

a) Sélection de parentèle

Précisément, comment les individus peuvent-ils évaluer le degré de similarité génétique qu'ils ont avec un voisin ? Ce problème est célèbre depuis la métaphore de l'« effet barbe verte » proposée par Dawkins

(1976). Supposons qu'un gène survienne dans une population qui induit les deux effets suivants (il est courant qu'un gène ait plus d'un effet) : ses possesseurs portent tous une barbe verte et se conduisent tous de manière altruiste envers chaque individu qui porte une barbe verte. On suppose aussi qu'aucun mutant ne peut tricher en présentant une barbe verte sans développer le comportement altruiste. Cette situation est hautement improbable, mais si elle venait à se réaliser ses conséquences seraient claires : le gène se répandrait de manière inévitable dans la population. Personne ne croit (pas même Richard Dawkins) que l'effet barbe verte sous sa forme caricaturale peut être trouvé dans la nature. En fait, dans le monde réel, les individus parviennent à discriminer les autres individus qui leur sont génétiquement similaires au moyen d'indices moins spécifiques mais plus plausibles qu'une barbe verte. La parenté et la familiarité sont de tels indices. Un frère, une sœur ou de manière plus générale « celui ou celle qui a été élevé avec moi » représente un indice statistique de similarité génétique. La sélection de comportements altruistes dirigés vers des apparentés est connue sous le nom de **sélection de parentèle**.

b) La règle d'Hamilton

La formulation proposée par Hamilton (1964a et b) simplifie les calculs permettant d'établir les conditions de diffusion de certains allèles au sein des populations. Considérons un comportement social. Celui-ci relie deux individus, l'**agent** (qui manifeste le comportement social) et le **récipiendaire** (vers qui l'acte social est dirigé). La **règle d'Hamilton** comporte trois termes : c , le degré de modification de l'aptitude phénotypique de l'agent (assimilé à un coût) ; b , le degré de modification de l'aptitude phénotypique du récipiendaire (assimilé à un bénéfice) ; et r , le degré de similarité génétique entre l'agent et le récipiendaire. Ce degré de similarité génétique est défini mathématiquement comme un coefficient de régression (voir Bourke et Franks 1995, pp. 14-17 pour un exposé détaillé sur la définition mathématique du degré de similarité génétique). La règle d'Hamilton s'exprime par la formule :

$$br - c > 0$$

Cette règle n'est valide que sous certaines conditions. Il faut en particulier vérifier l'additivité des coûts et des bénéfices. Un individu qui est aidé x fois et qui aide y fois devrait au total connaître une modification de $xb - yc$ de son nombre de descendants.

L'intérêt de la règle d'Hamilton réside pour une bonne part dans sa simplicité. Elle est plus facile à manipuler que le concept d'aptitude phénotypique inclusive. En pratique, il est commode de prendre pour valeur de r le coefficient de parenté qui lie les individus en interaction. L'application de la règle à des cas concrets implique toutefois de suivre un certain nombre d'étapes bien déterminées. Il convient en particulier de spécifier quelles sont les alternatives comportementales que l'on veut étudier et de bien évaluer quelles sont toutes les conséquences de ces alternatives. Par exemple, on peut étudier l'alternative suivante : se reproduire ou ne pas se reproduire et aider un ou plusieurs apparentés à se reproduire. Le coût correspond ici à l'opportunité perdue de se reproduire et donc au succès reproducteur qu'aurait eu l'individu s'il s'était reproduit. Le bénéfice est plus difficile à calculer car il s'agit de bien estimer l'écart entre le succès reproducteur qu'aurait réalisé le récipiendaire en absence de toute aide et celui qu'il a obtenu en bénéficiant de l'aide de l'agent. Différents exemples de l'application de la règle d'Hamilton sont présentés au chapitre 13 dans le cadre de l'étude de l'évolution de la coopération.

2.3 LA TRANSMISSION CULTURELLE DES COMPORTEMENTS : AU-DELÀ DES GÈNES ?

Les comportements complexes ont des composantes fixées, qui nécessitent pour leur plein développement peu ou pas d'apprentissage, et des composantes apprises au cours du développement. La plasticité des traits comportementaux est donc renforcée par les capacités d'apprentissage qui permettent une modification du comportement en fonction de l'expérience. En pratique, il n'est pas forcément aisé de distinguer au sein d'un comportement ce qui relève d'une composante fixée de ce qui relève de l'apprentissage. Cela tient en partie à la définition même de ce que nous appelons « comportement » (voir le paragraphe 2.1.1), mais aussi à la difficulté à établir une correspondance simple entre gènes et comportement (voir le chapitre 3).

En tant que traits codés génétiquement, les capacités d'apprentissage, et d'une manière générale le mode de développement du comportement (Chapitre 4), sont aussi des traits soumis au processus de sélection naturelle. Selon les circonstances écologiques

(régularité, prévisibilité de l'environnement) rencontrées par les espèces animales, différents types de processus d'apprentissage et de mémorisation ont pu évoluer. Chez beaucoup d'espèces, l'apprentissage et la modification du comportement au cours du temps s'effectuent indépendamment de l'influence des congénères, les individus ajustant par exemple leur comportement à travers un simple processus d'essai-erreur. Chez d'autres espèces, une modification survenue en conséquence de l'expérience acquise par un individu peut se transmettre à d'autres individus à travers, par exemple, un processus d'imitation des congénères. Cette transmission horizontale des comportements appris d'un individu à l'autre peut devenir une transmission verticale si différentes générations se chevauchent au sein des populations, la génération des parents servant de modèle à la génération des enfants. Une telle transmission verticale des comportements à travers les interactions sociales est souvent considérée comme une transmission culturelle. Actuellement, l'imitation constitue un sujet de recherche très actif en écologie comportementale (Dugatkin 1999).

Jusqu'ici, nous avons considéré que la transmission des différences entre individus d'une génération à la suivante ne s'effectuait que par voie génétique. Cependant, l'existence du processus culturel peut changer fortement les produits de la sélection naturelle. Nous allons maintenant illustrer cela dans la dernière partie de ce chapitre. Nous verrons que par plusieurs aspects, l'évolution culturelle, tout en se rapprochant de l'évolution par mutation sélection de type Darwinien classique, apporte des nuances importantes au mode de fonctionnement même de l'évolution. Mais tout d'abord, qu'entend-on par culture ?

2.3.1 Culture et transmission culturelle

Les termes « culture » et « transmission culturelle » sont régulièrement employés dans l'étude des traditions comportementales chez les animaux. Le premier terme fait généralement référence à l'ensemble des comportements et traditions qui se transmettent à travers les générations, tandis que le second renvoie au processus même qui sous-tend cette transmission. Différentes définitions de la culture ont été proposées (Cavalli-Sforza et Feldman 1981, Boyd et Richerson 1985, Dugatkin 1999). Nous adopterons ici la définition récemment formulée par Freeberg (2000) en la limitant aux espèces non humaines : « *l'ensemble des traditions comportementales d'une population qui sont apprises et transmises socialement* ». Le terme de « tradition » insiste sur la nature nécessaire-

ment conservatrice de la culture, au moins sur des bases de temps courtes ou à des échelles spatiales réduites. Cette relative stabilité suppose que des processus sélectifs interviennent dans le maintien des traditions dans l'espace et dans le temps (Galef 1995, Giraldeau 1997). Cette définition a aussi l'avantage de mettre l'accent sur le fait que le concept de culture n'a de sens qu'au niveau d'une population et ne constitue pas une caractéristique individuelle (Boyd et Richerson 1985). Enfin, elle souligne que la transmission culturelle des comportements nécessite une interaction sociale (sous la forme d'un processus de démonstration et/ou d'imitation) entre un individu possédant le comportement et un individu naïf. Ainsi définie, la culture exclut tous les comportements congénitaux (présents depuis la naissance de l'individu) et les comportements appris strictement par essai-erreur (Freeberg 2000).

La définition proposée ci-dessus est très proche de celle proposée par Dugatkin (1999) : « *La culture est l'ensemble des informations capables de modifier le phénotype d'un individu, informations acquises à partir des congénères soit par imitation, soit à travers un enseignement.* » Cette deuxième définition insiste sur le fait que la culture modifie l'individu qui la reçoit. D'autre part, elle précise clairement quels sont les processus impliqués dans la transmission culturelle. Cela lui confère une grande efficacité pour une application à des cas concrets.

Enfin, d'autres auteurs ont insisté sur le fait que pour que l'on puisse parler de transmission culturelle, il est nécessaire que la modification du phénotype induite par l'information acquise à partir d'autres individus soit **durable** (Brooks 1998). C'est par exemple le cas du chant des oiseaux chez les espèces où le jeune mâle apprend le chant de son espèce par imitation du chant des mâles voisins. Si ces mâles voisins ont un chant atypique, le jeune mâle une fois devenu adulte chantera définitivement de cette manière atypique. C'est ainsi que l'on explique l'évolution de véritables dialectes.

Nous allons maintenant voir en quoi l'évolution culturelle et l'évolution par mutation génétique et sélection se ressemblent et se différencient.

2.3.2 Évolution par mutation/sélection et évolution culturelle

La prise en compte de la transmission culturelle des comportements peut être particulièrement importante à l'intérieur des sociétés de vertébrés (Avital et Jablonka 2000). Ce mode de transmission constitue

en effet une alternative au processus classique d'évolution par sélection de variants génétiques, et peut conduire à l'apparition et au maintien de véritables « traditions » au sein des populations animales. On parle de « culture-gènes » dont les variants entre populations sont soumis au processus de sélection au même titre que les variants génétiques. La transmission culturelle des comportements permet donc une véritable évolution du comportement au cours du temps, au sens d'une modification du comportement transmise à travers les générations. Mais en quoi ces deux processus se ressemblent-ils et diffèrent-ils ?

a) Une héritabilité culturelle...

Tout d'abord, il est possible de concilier sélection naturelle et « **hérédité culturelle** ». En fait, pour de nombreuses espèces disposant à la fois de capacités d'apprentissage et d'un chevauchement des générations, l'hérédité peut être génétique et culturelle, conduisant à une conception généralisée de la notion d'héritabilité. Dans le cas de l'hérédité génétique, la ressemblance observable entre les descendants et leurs parents est, au moins en partie, due à l'expression des mêmes allèles (ou mêmes combinaisons d'allèles). Dans le cas de l'hérédité culturelle, la ressemblance entre parents et enfants est le résultat d'une transmission culturelle qui peut s'effectuer à partir d'un apprentissage par imitation ou par l'intermédiaire d'autres mécanismes tels que l'enseignement (Cavalli-Sforza et Feldman 1981, Dawkins 1982). Un exemple typique d'hérédité culturelle est le cas de la langue parlée par les êtres humains. Il est clair qu'il existe beaucoup de langues différentes, et sauf exception rarissime, les enfants parlent la langue de leurs parents. On peut alors considérer ce trait comme fortement héritable. Cependant, l'**hérédité culturelle** est entièrement le fruit d'effets parentaux : ce sont les processus d'apprentissage qui le rendent héritable.

On peut voir deux fondements biologiques à cette généralisation de la notion d'héritabilité. Tout d'abord, les enfants étant toujours élevés par leurs parents, vouloir enlever à tout prix les effets parentaux dans l'expression du comportement dans le but d'estimer une hérédité au sens génétique pure comme nous l'avons définie dans le paragraphe 2.2.3 (a), ne serait pas justifié au plan évolutif dans de nombreux cas. D'autre part, l'apprentissage se traduit par un transfert d'information entre parents et enfants qui n'est pas sans rappeler le transfert de l'information génétique. Ce sont la nature de l'information et le mécanisme de transmission de cette information qui

diffèrent (pour une discussion plus approfondie des liens et des différences entre hérédité culturelle et hérédité génétique, voir Dawkins 1976).

b) ... par imitation, avec erreurs possibles...

D'autre part, la transmission culturelle dépend souvent de processus d'imitation. Cette imitation n'est pas toujours parfaite. Dans de nombreux cas, un comportement mal copié sera peu performant et le comportement modifié ne se répandra pas dans la population. Mais dans certains cas, il peut arriver que l'erreur de copiage se révèle être bénéfique, améliorant l'efficacité du comportement en termes de survie et/ou d'accroissement du potentiel reproducteur des individus. Dans ce cas, des conséquences positives d'une erreur de copiage peuvent permettre l'évolution des comportements transmis culturellement. De même, une telle erreur de copiage peut n'être retenue que par le fruit du hasard, exactement comme une mutation génétique peut, par le mécanisme de dérive, être retenue par hasard. Cette possibilité d'erreur de copiage bénéfique n'est pas sans rappeler le phénomène de mutation génétique. On pourrait la considérer comme une **mutation culturelle**. Généralement délétères, les rares mutations favorables sont à la base de l'évolution biologique.

c) ... mais il existe des différences

L'évolution culturelle se distingue toutefois de l'évolution par mutation/sélection génétique par plusieurs aspects majeurs. Tout d'abord, elle dépend obligatoirement d'une possibilité de communication entre les générations successives, généralement assurée à travers un chevauchement des générations. D'autre part, la culture est plus une propriété des populations que des individus qui la composent. Enfin, l'évolution culturelle peut être beaucoup plus rapide que l'évolution biologique. Il y a à ceci trois raisons majeures : (i) la transmission culturelle peut théoriquement s'effectuer en quelques jours ou quelques heures, alors que la rapidité de l'évolution par mutation/sélection génétique est contrainte par le temps de génération des espèces ; (ii) la possibilité d'erreur lors de la transmission (c'est-à-dire le taux de mutation) est probablement plus grande à cause de limitations cognitives ou à cause de la grande plasticité du comportement ; et (iii) il existe, dans certains cas, une grande possibilité d'acquisition de **nouveaux comportements** qui sont ensuite transmis directement à la génération suivante (c'est l'équivalent

d'apparition de nouveaux gènes). Ce dernier point joue un rôle crucial dans l'évolution de la culture chez l'homme.

d) Ces deux formes d'évolution sont cependant couplées

Il convient enfin de ne pas considérer évolution par mutation/sélection génétique et évolution culturelle comme deux phénomènes découplés. Les changements culturels peuvent conduire à une modification des pressions de sélection et donc à des modifications des fréquences géniques dans les populations (Feldman et Laland 1996).

Un excellent exemple de « coévolution gènes-culture » nous est fourni par la capacité des humains adultes à tolérer le lactose, un sucre présent dans le lait, en relation avec le rôle des bovins dans les sociétés humaines (Durham 1991). Le lait frais contient du sucre lactose qui peut être dégradé en différents composants bénéfiques (le glucose et le galactose) par une enzyme, la lactase, que tous les mammifères sont capables de synthétiser. La concentration de cette enzyme se trouve généralement élevée chez le jeune mammifère juste après la naissance et diminue progressivement au sevrage. La digestion du lait frais est donc généralement limitée à la période d'allaitement. Cette capacité est perdue chez l'adulte du fait de la diminution du niveau de lactase. L'ingestion de lait chez les adultes, y compris chez les humains, n'apporte donc que peu d'énergie et tend à provoquer des troubles digestifs. Il existe cependant des exceptions chez l'espèce humaine et dans certaines populations, les adultes sont capables de dégrader le lactose et donc de bénéficier de l'apport de lait frais. Une proportion importante de tels individus existe chez les populations d'Europe du Nord qui pratiquent l'élevage laitier, mais aussi chez des pastoralistes nomades tels que les populations Tutsi du bassin du Congo. Mais ils sont bien moins fréquents au sein des autres populations, même au sein de plusieurs d'entre elles pratiquant l'élevage laitier. Cette distribution apparemment paradoxale est expliquée en partie par des facteurs historiques. La domestication du bétail a entraîné une augmentation de la consommation de viande bovine, mais aussi, il y a environ 4 à 6 000 ans, l'utilisation du lait frais et de ses produits dérivés tels que le fromage. La fermentation du lait et sa transformation en fromage suppriment une grande partie du lactose et donc du même coup les problèmes liés à sa dégradation par l'organisme. On considère que le style de vie nomade des

pastoralistes Tutsi était peu compatible avec la fabrication de fromages, laissant cette population dépendante du lait frais comme source d'énergie. Les adultes génétiquement capables de produire la lactase furent donc avantagés et le ou les gènes impliqués diffusèrent dans la population. Le maintien de la capacité à synthétiser cette enzyme chez des populations sédentaires s'explique différemment. Le lait frais n'apporte pas que des calories mais aussi de la vitamine D. Celle-ci est particulièrement importante pour faciliter la fixation du calcium. Les populations constamment exposées au soleil ont un apport régulier de vitamine D. Mais chez les populations habitant des régions peu exposées au soleil, la vitamine D, dont la synthèse fait intervenir le rayonnement solaire, peut venir à manquer et la capacité à tolérer le lait peut s'avérer être un avantage important. La répartition des populations au sein desquelles les adultes sont capables de synthétiser la lactase-I est, de fait, largement biaisée en faveur des contrées nordiques peu exposées au soleil. Un événement culturel, ici la domestication du bétail, a donc eu, en interaction avec des contraintes environnementales, des conséquences en termes d'augmentation de la fréquence de certains gènes.

e) Vers une définition de la culture adaptée aux questions évolutives

Au-delà de la durabilité des influences culturelles au cours de la vie d'un individu, au plan évolutif, le processus culturel ne peut prendre de sens qu'à partir du moment où cette influence persiste au-delà de la vie de l'individu. En d'autres termes, pour pouvoir parler de culture dans un contexte évolutionniste, il faut que l'effet du processus culturel soit transmis aux générations futures; il faut que les variations culturelles soient héritables. Nous avons vu ci-dessus que c'est effectivement le cas : le processus d'apprentissage rend héritables les variations culturelles. Nous pouvons maintenant tenter une définition du concept de culture dans un contexte évolutionniste (il va de soi que les anthropologues ou les psychologues auront des définitions très différentes, car leur objet d'étude est très différent).

Imprégnation, imitation, apprentissage et enseignement rendent **héritables** les variations culturelles en ce sens qu'il y a hérédité des différences culturelles. En d'autres termes, si la modification comportementale se fait uniquement de manière horizontale, c'est-à-dire entre individus de la même génération, en évolution, on ne peut pas à proprement parler de

Pour un évolutionniste, la culture est l'ensemble des traditions comportementales d'une population acquises à partir des congénères soit par imprégnation comportementale, imitation et apprentissage, soit à travers un enseignement, en excluant la transmission génétique. La culture est donc l'ensemble des informations capables de modifier durablement le phénotype d'un individu, informations acquises à partir des congénères par les mécanismes ci-dessus cités.

processus culturel. *Il ne peut y avoir culture que si les différences chez les parents se retrouvent chez les enfants, c'est-à-dire, s'il y a une transmission verticale.*

À partir de ce moment-là, les variations culturelles donnent prise à la sélection naturelle car (i) il existe des variations de culture, (ii) ces variations peuvent être sous l'influence de pressions de sélection, et (iii) les variations sont héritables. Comme pour la sélection naturelle, on a alors automatiquement enclenchement d'une **sélection culturelle** et donc d'un processus d'**évolution culturelle**. Le parallélisme entre l'information génétique et l'information culturelle est donc beaucoup plus poussé qu'on ne l'avait imaginé auparavant.

2.3.3 Importance et réalité de la transmission culturelle

L'utilisation du terme « culture » pour désigner l'existence de traditions au sein de certaines espèces animales continue d'opposer les chercheurs. Les réticences sont telles que certains préfèrent souvent parler de « protocultures » ou de « sous-cultures » pour désigner des phénomènes de transmission culturelle, tel que par exemple l'existence de dialectes chez certaines espèces d'oiseaux (Ficken et Popp 1995, Price 1998), le « lavage » des patates au sein d'une population de macaques japonais, *Macaca fuscata* (Kawai 1965, Lefebvre 1995, Lestel 2001), ou encore l'utilisation d'outils chez les chimpanzés (McGrew 1992). Il est tentant d'établir une correspondance directe entre les phénomènes culturels propres à l'espèce humaine (tels par exemple que le langage et les règles morales) et les traditions observées chez certaines espèces animales, laissant ainsi supposer que les processus d'apprentissage social impliqués chez l'espèce humaine sont présents dans plusieurs autres taxa, en particulier chez les oiseaux et les mammifères (voir par exemple Weir *et al.* 2002 et Hunt 1996).

Cependant, comme nous l'avons vu au paragraphe 2.3.2 (c), la nature des mutations culturelles peut varier grandement d'une espèce à l'autre. En particulier, l'acquisition permanente de nouveaux traits culturels chez l'espèce humaine génère de grandes différences entre le processus culturel humain et les processus culturels observés chez la plupart des animaux. Il existe aussi des arguments empiriques qui montrent la différence existant entre la culture chez l'homme et chez les animaux (Galef 1992). Les exemples d'imitation vraie chez les animaux non humains (à l'exception de l'apprentissage du chant chez les oiseaux) restent relativement rares, la plupart des cas d'imitation invoqués pouvant s'expliquer de manière plus parcimonieuse par des mécanismes plus simples (Whiten et Ham 1992). Ainsi, concernant le célèbre exemple de l'ouverture des capsules des bouteilles de lait par les mésanges (Fisher et Hinde 1949) régulièrement cité comme un cas de transmission sociale par imitation, il a été depuis établi que deux mécanismes simples peuvent en fait rendre compte de l'expansion rapide de ce comportement. D'une part, Sherry et Galef (1984) ont montré que des mésanges à tête noire, *Poecile atricapillus*, ayant eu l'occasion de manger dans des bouteilles préalablement décapsulées, étaient ensuite plus à même d'apprendre à percer ou à retirer les capsules des bouteilles que des individus naïfs. D'autre part, ces mêmes auteurs (Sherry et Galef 1990) ont montré que la simple présence d'un congénère près d'une bouteille suffit à faciliter l'apparition du comportement d'ouverture des capsules par des individus naïfs, ce dernier processus n'excluant pas totalement un processus d'imitation sociale. De manière similaire, il a été montré (Visalberghi et Fragazy 1990) que le comportement de « lavage » des aliments par certains primates ne procédait vraisemblablement pas d'un apprentissage par imitation. Enfin, la réalité même d'un véritable transfert actif d'un savoir-faire d'un individu expérimenté vers un individu naïf chez les espèces animales non humaines est extrêmement débattue (Caro et Hauser 1992, Tomasello *et al.* 1993, Lestel 2001). Cependant, à l'opposé, il existe aujourd'hui une somme importante d'arguments expérimentaux et observationnels montrant la possibilité d'une réelle transmission d'une technique entre individus chez les oiseaux et les mammifères (revue dans Lefebvre et Bouchard sous presse, Hunt 1996, Weir *et al.* 2002).

Il apparaît clairement qu'il s'agit là d'une question en plein essor actuellement, les uns soutenant l'existence générale de véritables processus culturels chez

les animaux (lire Dugatkin 1999 par exemple); les autres tendant à vouloir réduire tous les processus survenant chez les animaux à des formes primitives de culture. Une illustration de ce débat est que les auteurs du présent ouvrage ne sont eux-mêmes pas totalement d'accord entre eux sur cette question.

Toutefois, il nous semble important de souligner que, si ce débat peut inciter à la prudence dans l'interprétation du phénomène culturel chez les espèces animales non humaines, il faut se garder d'évacuer l'étude des traditions animales en dehors du champ d'investigation de l'écologie comportementale. Bien au contraire, l'étude de la transmission sociale des comportements s'affirme comme une voie d'avenir pour l'écologie comportementale (Lefebvre et Bouchard sous presse). Notamment, l'importance des comportements d'imitation ou de copiage dans le choix des partenaires sexuels commence à retenir l'attention (Freeberg 2000, Doutrelant et McGregor 2000, Doutrelant *et al.* 2001; voir le chapitre 9). D'excellentes études sont en cours sur les poissons par exemple (Dugatkin 1999). Ce dernier auteur n'hésite pas à faire le lien entre l'imitation simple et l'émergence du processus culturel. D'autre part, nous verrons dans les chapitres 5, 6 et 7 l'importance de l'information extraite des congénères, impliquant entre autres des processus de copiage, dans les stratégies de choix du lieu de vie. Dans le chapitre 12, nous verrons l'importance de tels processus dans l'évolution même de l'agrégation des individus dans l'espace et, par-là, l'évolution de certaines formes de socialité. Enfin, dans le chapitre 13, nous verrons l'importance du prestige social dans l'évolution de la coopération. Ces exemples montreront à quel point les informations extraites des congénères peuvent façonner en profondeur les processus évolutifs.

Les recherches futures devront continuer à s'efforcer de préciser comment et à quel rythme les comportements transmis socialement diffusent au sein des populations, comment la transmission culturelle est elle-même contrainte par les capacités cognitives des individus, comment la plus ou moins grande fidélité de la transmission réduit la diffusion ou au contraire agit comme un générateur de nouveauté, et enfin quelles sont les conditions écologiques qui favorisent la transmission sociale de l'information aux dépens de l'apprentissage individuel. L'étude des traditions animales garde donc une place de choix en écologie comportementale.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Une réflexion plus générale en français sur les mécanismes de l'évolution par sélection naturelle et sur leurs implications pour l'espèce humaine peut être trouvée dans :

BARRETTE C. – 2000, *Le miroir du monde. Évolution par sélection naturelle et mystère de la nature humaine*. MultiMondes, Québec.

Une discussion plus complète de la conception génétique de l'évolution du vivant est proposée par :

SOBER E. – 1984, *The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. MIT press, Harvard.

Une réflexion sur le néodarwinisme, la notion d'information en biologie, avec d'excellents exemples illustrant les raisons pour lesquelles c'est le niveau génétique qui *in fine* constitue l'unité de sélection, peut être trouvée dans :

GUYON (P.-H.) HENRY (J.-P.) et ARNOULD (J.) 1997, *Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*, Collection Regards sur la science, Belin, Paris.

QUESTIONS

1. Expliquer pourquoi les termes « hérédité » et « héritabilité » ne sont pas synonymes.
 2. Pourquoi la dérive génétique ne peut-elle pas seule expliquer le phénomène d'adaptation des organismes à leur milieu?
 3. Dans quel type d'environnement la plasticité phénotypique a-t-elle le plus de chances d'être sélectionnée?
 4. Pourriez-vous construire un tableau résumant les parallélismes entre les différentes étapes des processus génétique et culturel?
-

Stratégies de recherche en écologie comportementale

Il convient maintenant de voir en quoi l'écologie comportementale se différencie des autres disciplines axées sur l'étude du comportement, non seulement par son cadre théorique, mais aussi par sa méthodologie. Historiquement, l'éthologie a marqué un progrès par rapport à la démarche inductive, chère aux premiers disciples de Darwin et basée sur la généralisation d'anecdotes (*cf.* chapitre 1). Cette démarche souffrait d'un grand nombre de limites : elle interdisait toute approche statistique, faisait fi de la notion fondamentale d'échantillonnage, et laissait une trop grande part à la subjectivité de l'observateur. C'est un des grands apports de l'école objectiviste que d'avoir ancré l'étude du comportement dans une démarche **hypothético-déductive** qui consiste à émettre des hypothèses et à construire à la suite une stratégie de recherche dont l'objectif ultime n'est pas en fait de **confirmer** l'hypothèse mais, bien au contraire, de **mettre en défaut son pouvoir prédictif**. On peut ainsi résumer cette démarche comme une tentative de réfuter ou d'invalidier une hypothèse. De l'éthologie, l'écologie comportementale conserve le recours à cette démarche. Ce qui va distinguer les deux disciplines, c'est essentiellement le mode de formulation des hypothèses. L'écologie comportementale se place explicitement dans un cadre adaptationniste, c'est-à-dire qu'elle recherche la signification évolutive des comportements en relation avec l'adaptation des organismes à leur milieu. Un comportement observé est interprété en relation avec sa contribution à l'augmentation de l'**aptitude phénotypique** de l'organisme qui le manifeste, sans forcément préjuger du mode de transmission de ce comportement à travers les générations (Avital et Jablonka 2000). Tout comportement observé est aussi entendu comme le résultat d'un processus historique qui se déroule à différentes échelles temporelles, celle de l'ontogenèse des individus,

celle de la structuration des populations, et celle de la différenciation des espèces. La manière d'envisager le lien entre comportement et adaptation au milieu se doit donc d'être large et regroupe en fait différentes voies d'investigation qui correspondent à l'étude des différences entre ces diverses entités : individus, populations, espèces (Krebs et Davies 1984). L'objet de ce troisième chapitre est de présenter ces différentes approches, auxquelles les chapitres suivants font régulièrement référence. Il s'ouvre sur une introduction générale à l'application de la démarche hypothético-déductive en écologie comportementale. Nous présentons ensuite successivement les trois grandes approches de l'écologie comportementale : l'approche phénotypique, l'approche génétique et l'approche comparative, avant de conclure à leur nécessaire complémentarité.

3.1 THÉORIES, PRINCIPES, MODÈLES ET EXPÉRIENCES

La distinction entre sciences dites « dures » et sciences dites « molles » tient généralement à leur but déclaré. Dans le premier cas, l'objectif est de définir des lois générales. Dans le second cas, il s'agit de révéler des séquences particulières au sein de processus historiques. De ce point de vue, l'écologie comportementale se situe à cheval sur ces deux catégories. D'une part, elle tente de mettre en évidence un certain nombre d'invariants qui sous-tendent l'adaptation des organismes à leur environnement à travers leur comportement. Ces invariants se traduisent le plus souvent par des modèles logiques, plus ou moins formalisés du point de vue mathématique. Ils peuvent servir à définir des modes possibles d'évolution des caractères

phénotypiques ou à prédire la performance d'un organisme dans une situation donnée. D'autre part, l'écologie comportementale étudie à travers les organismes actuels le résultat d'un processus historique et est donc amenée à proposer des scénarios rendant compte *a posteriori* de l'évolution des caractères de ces organismes. Cette approche peut s'effectuer à partir de la comparaison des caractères entre espèces ou à travers des procédures de simulation.

3.1.1 La distinction entre théorie, principe et modèle en écologie comportementale

Au sein de leurs travaux, les chercheurs en écologie comportementale se réfèrent à un certain nombre de **théories** et de **principes**, construisent des **modèles** et en **testent les prédictions**. Il n'est cependant pas toujours facile de comprendre la distinction entre théorie, principe et modèle. D'une manière générale, les théories sont plus générales que les principes. Les principes renvoient à des constructions logiques qui ne sont ni fausses ni vraies, mais doivent être **cohérentes**. La cohérence logique de principes énoncés verbalement est le plus souvent vérifiée à travers une formalisation mathématique. Les principes définissent ce qui se passera *si* un certain ensemble de conditions appelées **présupposés** (*assumptions* en anglais) sont satisfaites par un système. Il est particulièrement important de garder à l'esprit qu'ils ne disent pas *quand* ou *à quelle fréquence* ces conditions sont remplies ou l'ont été dans le passé. À cet égard, ils s'apparentent à des **lois scientifiques**. Les modèles, quant à eux, correspondent plutôt à des cadres représentatifs, approximatifs et schématiques mais jugés féconds en vertu de leur capacité prédictive. Ils traduisent l'application d'un principe à une situation plus ou moins proche de la réalité. Une théorie est donc censée correspondre à un système scientifique plus global, susceptible d'inclure plusieurs principes, eux-mêmes à la base de différents modèles.

En écologie comportementale, le mot « théorie » est surtout employé pour désigner un **programme de recherche** et correspond alors à un ensemble de principes et de modèles dérivés d'un nombre limité d'axiomes. Par exemple, la théorie de l'approvisionnement optimal illustrée dans les chapitres 5 et 6 repose sur la proposition axiomatique selon laquelle le comportement d'approvisionnement des animaux peut être étudié comme un processus de choix. Un des principes pouvant guider ces choix est celui de la **maximisation** de l'énergie. Sur cette base peuvent

être développés différents modèles prédisant comment les animaux devraient se nourrir dans telles ou telles circonstances. Il est même tout à fait possible d'inclure dans une seule et même théorie des principes contradictoires. Ainsi la théorie de la sélection sexuelle (exposée dans le chapitre 9) repose sur un axiome simple qui stipule que l'évolution de certains caractères sexuels secondaires résulte de bénéfices liés à un accès différentiel aux partenaires reproducteurs. À l'intérieur de cette théorie, différents principes éventuellement incompatibles (principe du handicap, principe de Fisher, principe d'exploitation sensorielle, principe du conflit sexuel) coexistent. Il est possible que certains de ses principes ne soient pas réalistes, ou, plus vraisemblablement, que leur pertinence varie d'un modèle biologique à un autre.

Par définition, un modèle représente une approximation du réel. Il existe cependant divers degrés de sophistication d'un modèle. À un extrême, le simple énoncé d'une hypothèse constitue déjà un modèle verbal. À l'autre, certains modèles peuvent incorporer un nombre faramineux d'équations mettant en relation une multitude de variables. Différents types de modèles sont donc construits en fonction de la question posée, de la complexité de la situation envisagée, et de l'objectif à atteindre. La démarche scientifique consiste le plus souvent à émettre un certain nombre de présupposés simplificateurs afin de réduire un phénomène complexe à l'interaction entre un nombre limité de facteurs, facilitant ainsi la compréhension du phénomène étudié. L'avantage de cette réduction de la question effectuée grâce à l'énoncé de ces présupposés réside dans la grande **généralité** des prédictions qui découlent des modèles ainsi construits, c'est-à-dire dans le fait que ces modèles peuvent s'appliquer à un grand nombre d'organismes différents. On peut, à l'inverse, chercher à prédire très précisément la valeur prise par telle ou telle variable au sein d'un phénomène complexe et chercher à transcrire très fidèlement la situation naturelle au sein du modèle. Il s'agit alors de modèles d'application plus **locale** dont la pertinence est souvent limitée à un type d'organisme, voire à une population. Cette démarche est plus souvent employée en biologie de la conservation, lorsque le modèle doit servir dans l'aide à la décision sur des cas particuliers. D'une manière générale, un fort réalisme pour un modèle en limite la généralité et en diminue la simplicité et donc la valeur didactique. À l'extrême, un modèle trop complexe, incorporant un trop grand nombre de paramètres, n'aura pas de solution analytique et ne pourra fournir de prédictions qu'à travers une simulation

informatique. En pratique, quel que soit le type de modèle retenu, il se comporte toujours comme une hypothèse. Il en découlera certaines prédictions dont la pertinence pourra être éprouvée au sein d'une approche expérimentale. À cet égard, l'avantage d'un modèle simple, et donc général, est justement que le nombre limité de facteurs qu'il fait intervenir permet éventuellement leur contrôle par l'expérimentateur.

3.1.2 La démarche expérimentale

Il est fondamental de ne pas oublier que le véritable but des tests expérimentaux est de chercher à infirmer une hypothèse et non pas à la confirmer. En effet, notre compréhension de la question étudiée ne peut véritablement progresser que lorsque les résultats de ces tests mettent en défaut notre hypothèse, c'est-à-dire lorsqu'ils ne sont pas en accord avec les prédictions qui découlent de cette hypothèse. Au contraire, si les résultats sont en accord avec l'hypothèse, la seule conclusion que l'on peut en tirer, c'est que l'hypothèse telle que formulée n'est pas contredite par nos résultats. Cela ne prouve pas que notre hypothèse est juste. Il peut toujours y avoir d'autres processus auxquels nous n'avons pas pensé qui peuvent conduire au même résultat. Nous n'avons donc aucune certitude. Alors que lorsque les résultats mettent en défaut notre hypothèse, nous avons la certitude que, telle que nous l'avons formulée, notre hypothèse n'est pas correcte. Il faut alors reconsidérer cette hypothèse (reconstruire un nouveau modèle) à la lumière des résultats et la reformuler pour aboutir à une nouvelle hypothèse (*a priori* compatible avec les résultats du test précédent) accompagnée de nouvelles prédictions que l'on pourra alors tester, et ainsi de suite.

Reste à savoir comment procéder pour soumettre une hypothèse à un test expérimental. L'idée de base consiste à chercher à mettre en défaut les prédictions qui découlent directement de l'hypothèse. À titre d'illustration, nous prendrons comme exemple le problème du caractère adaptatif des longs filets de la queue des hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*).

a) Les filets des hirondelles rustiques

Chez l'hirondelle rustique, les mâles et les femelles ont les deux plumes extérieures de la queue qui dépassent fortement en longueur les autres plumes (Figure 3.1). On appelle ces plumes des « filets ». Cependant, ces filets sont significativement plus longs chez les mâles

que chez les femelles. Se pose alors la question de la pression de sélection qui a bien pu conduire à l'apparition de cette différence. Nous détaillerons les questions liées aux différences de morphologie entre mâles et femelles de la même espèce dans le chapitre 9. Une hypothèse avancée est que les femelles préféreraient s'apparier avec des mâles présentant de longs filets. Si la longueur de ces filets est héritable, une telle préférence peut conduire au cours du temps à un allongement de la queue des mâles par rapport à celle des femelles. Afin de tester cette hypothèse, on peut émettre une prédiction : si effectivement les femelles préfèrent s'apparier à des mâles ayant les filets les plus longs, alors, on s'attend à ce qu'il y ait une relation négative entre la longueur naturelle des filets des mâles et leur durée de période d'appariement : plus les mâles ont des filets longs, plus ils s'apparient rapidement après leur arrivée au printemps.

Cette prédiction étant faite, nous pouvons aller sur le terrain, enregistrer la date d'arrivée des mâles, mesurer leurs filets, observer leur date d'appariement, et en déduire la longueur de leur période d'appariement. Ces données étant obtenues, on effectue la régression entre la longueur des filets et la durée d'appariement. Cela a été fait et la relation s'est effectivement révélée significative (Figure 3.1).

Peut-on pour autant en déduire que les femelles préfèrent réellement les mâles à longs filets? Certainement pas. Bien d'autres mécanismes peuvent expliquer une telle relation. Il se peut par exemple, que les mâles à longs filets volent mieux et donc soient capables de forcer les femelles à s'apparier avec eux. Ou bien les femelles font peut-être un choix sur un autre critère, lui-même corrélé à la longueur des filets.

Dire que la figure 3.1 prouve que les femelles préfèrent les mâles à longs filets, c'est faire une interprétation causale d'une simple corrélation. Implicitement, cela revient à dire que la longueur des filets est la cause directe de la faible durée d'appariement. L'exemple des cigognes et de la natalité humaine illustre très clairement les dangers d'une telle interprétation causale.

b) Ce sont les cigognes qui apportent les bébés

Quand vous étiez un jeune enfant, vos parents ont peut-être éludé la question « comment naissent les bébés? » en vous disant que ce sont les cigognes qui les apportent. Cette légende tenace fait partie de notre culture. Elle est utilisée couramment sur les faire-part de naissance, où l'on voit une cigogne portant accroché

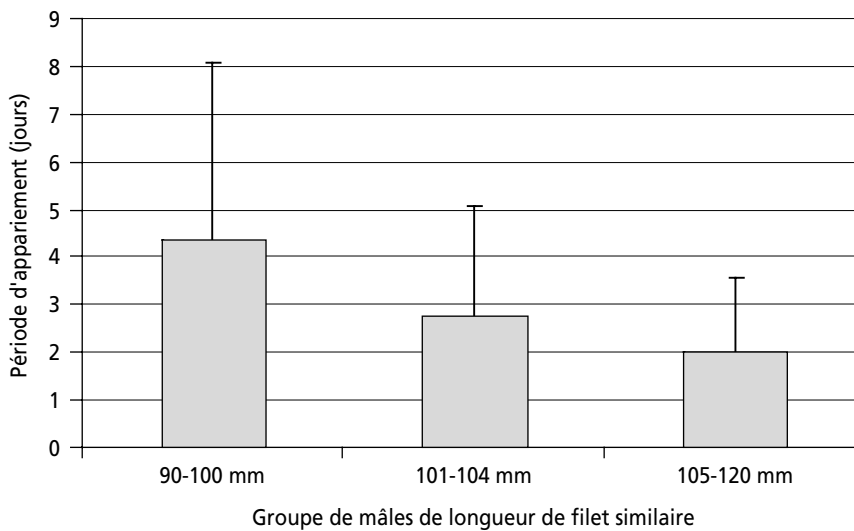


Figure 3.1 Longueur des filets de la queue et durée de la période d'appariement des mâles d'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*).

Les mâles ont été capturés et marqués au moment de leur arrivée sur les lieux de reproduction. Ils ont ensuite été observés jusqu'au moment où ils sont clairement appariés avec une femelle, c'est-à-dire le jour où une femelle arrive dans le territoire du mâle et reste pour se reproduire avec lui. La période d'appariement est la durée s'écoulant entre l'arrivée du mâle et le jour de l'appariement. La corrélation est significative ($P < 0,05$, $r^2 = 0,08$. Données extraites de Møller 1990).

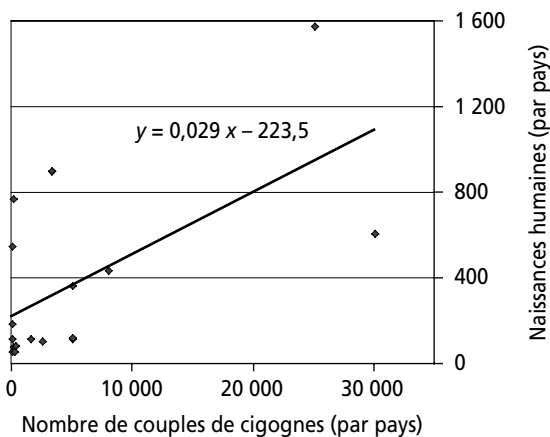


Figure 3.2 Ce sont les cigognes qui apportent les bébés.

Natalité humaine par pays (en nombre total de naissances annuelles) en fonction du nombre de couples de cigognes dans 17 pays européens. La relation est fortement significative : $F_{1,15} = 9,40$; $P = 0,0079$; $r^2 = 0,385$. Adapté de Matthews 2000. Données extraites du *Britanica Yearbook* (1990).

à son bec un baluchon contenant un bébé. Pour réfuter cette légende, on peut faire la prédiction qu'il devrait y avoir une relation positive entre la natalité humaine et la densité des cigognes. L'absence d'une telle relation permettrait de réfuter définitivement cette légende. Il se trouve cependant que cette relation est fortement significative (Figure 3.2). Donc, ce sont bien les cigognes qui apportent les bébés!

En fait, la raison de l'existence d'une telle relation n'est pas évidente. Une explication possible est qu'il existerait un troisième facteur lui-même lié en termes de causalité séparément au nombre de cigognes et à la natalité humaine (Figure 3.3). Un tel facteur pourrait être par exemple le développement économique des divers pays. Il est en effet connu qu'un fort développement économique a souvent pour conséquence une diminution de la natalité humaine. Un fort développement économique peut aussi avoir un impact négatif sur l'environnement, entraînant une diminution des sites favorables à la reproduction des cigognes. Que cette interprétation soit correcte ou non, la corrélation entre les deux variables d'intérêt est totalement fortuite.

Chaque fois que l'on interprète une corrélation en termes de relation de cause à effet, on s'expose au risque de tirer des conclusions aussi farfelues que lorsqu'un parent répond à son enfant que les bébés sont apportés par les cigognes. Cependant, il ne faut pas non plus nier la valeur informative d'une approche corrélationnelle. Une absence de relation dans le cas de la figure 3.3 aurait clairement invalidé l'hypothèse. De plus, l'accumulation cohérente de corrélations peut dans certains cas constituer un faisceau de présomptions en faveur de tel ou tel mécanisme. Il n'en reste pas moins qu'une approche expérimentale est incontournable pour démontrer une relation de cause à effet.

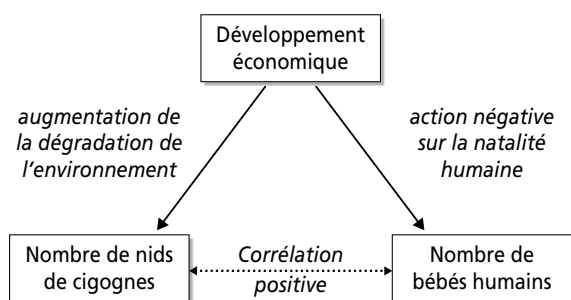


Figure 3.3 Explication causale possible de la corrélation entre le nombre de nids de cigognes et la natalité humaine.

Ce serait l'existence d'un troisième facteur lui-même responsable simultanément des variations des deux premières variables qui générerait la corrélation entre la natalité humaine et le nombre de nids de cigognes. Selon ce mécanisme possible, seules les flèches en gras représentent des relations de cause à effet, la flèche en pointillé ne représentant qu'une corrélation statistique fortuite.

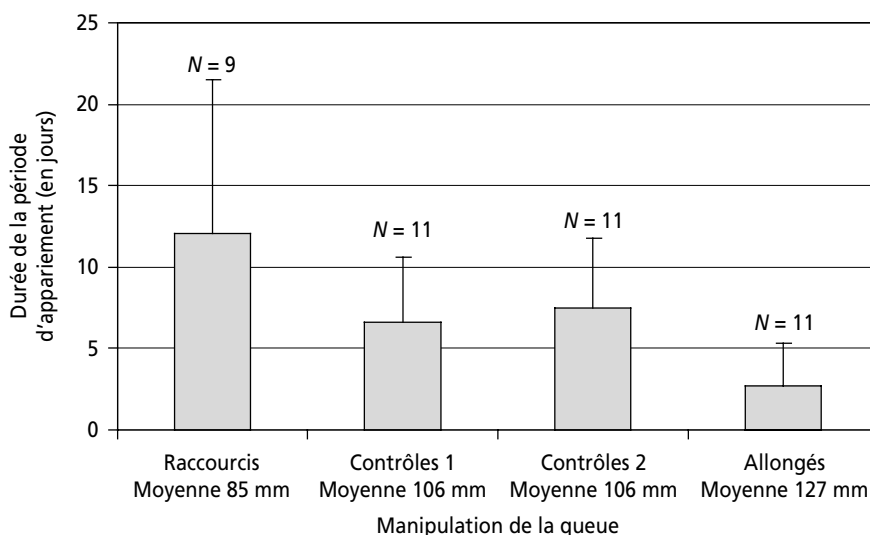
c) De retour chez les hirondelles rustiques

Concernant l'hypothèse d'une préférence des hirondelles femelles pour les mâles possédant de longs filets,

le test critique consiste à modifier artificiellement la longueur des filets des mâles au moment de leur arrivée au printemps et d'observer si la modification effectuée a un effet sur la durée d'appariement des mâles en question. Cette expérience a été effectuée par Anders P. Møller (1988b), un chercheur d'origine danoise. Il a attrapé les mâles lors de leur arrivée au printemps et les a marqués pour pouvoir les reconnaître. Chaque individu capturé subissait un traitement choisi au hasard parmi quatre : ceux d'un premier lot avaient les filets raccourcis d'un centimètre dans la partie centrale du filet, le bout étant recollé avec de la super-glue; les morceaux d'un centimètre de filet ainsi obtenus étaient utilisés pour allonger les filets des individus attribués au deuxième lot; les deux derniers lots constituaient des contrôles, l'un avec des individus dont les filets étaient coupés puis recollés sans modification de leur longueur, l'autre était constitué d'individus uniquement marqués lors de la capture.

Ensuite, Anders P. Møller a observé les individus marqués pour déterminer la date de leur appariement. Les résultats obtenus sont très démonstratifs (Figure 3.4) : les individus à queue allongée se sont

Figure 3.4 Durée de la période d'appariement après manipulation de la longueur des filets des mâles d'hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*).



Durée de la période d'appariement (en jours entre la date d'arrivée de migration et la date d'appariement constaté) pour les mâles d'hirondelle rustique en fonction du traitement subi concernant la longueur des filets de la queue. Les traitements étaient : **Raccourcis** : mâles dont les filets de la queue ont été raccourcis de 2cm; **Contrôle 1** : mâles dont les filets ont été coupés puis recollés à la même place; **Contrôle 2** : mâles dont les filets n'ont pas été manipulés; **Allongés** : mâles dont les filets ont été allongés de 2 cm.

Deux mâles du groupe Raccourci ne s'étant jamais appariés ont été exclus (d'où la taille de l'échantillon de 9 au lieu de 11). Les valeurs sont les moyennes (histogrammes) $\pm$ écart type (ligne verticale). La qualité de l'échantillonnage a été vérifiée en testant qu'il n'existait pas de différence significative dans la longueur des filets naturelle avant manipulation des individus des différents traitements ($P > 0,10$, analyse de variance à un facteur). L'efficacité de la manipulation de la longueur des filets a été testée en vérifiant que la longueur des filets après manipulation différait significativement entre les divers traitements ($P < 0,001$). La longueur de la période d'appariement variait entre les groupes ($P < 0,01$, analyse de covariance avec la longueur des filets avant manipulation comme covariable). Tous les groupes différaient entre eux dans des comparaisons deux à deux ($P < 0,05$ dans chaque cas, tests U de Mann-Whitney) à l'exception des deux contrôles ($P > 0,10$; d'après Møller 1988b).

appariés significativement plus rapidement que les individus des contrôles (les deux types de contrôles ne différant pas statistiquement), qui eux-mêmes mirent moins de temps à trouver une partenaire que les individus du groupe à filets raccourcis. Les quatre groupes ne différant que par la longueur des filets, l'expérience démontre bien que le choix des femelles a été influencé directement par ce caractère. Cette expérience a été depuis renouvelée au Canada et a donné les mêmes résultats (Smith et Montgomery 1991). Une telle expérience permet donc de conclure qu'effectivement tout se passe comme prédit par notre hypothèse : la manipulation de l'indice suspecté d'influencer le choix des femelles a bien eu l'effet attendu.

d) Les vertus et méthodes de l'expérimentation

D'une manière générale, dans une expérience on cherche à contrôler l'effet des divers facteurs susceptibles d'introduire une confusion dans les processus étudiés. On appelle ces facteurs des facteurs *confondants*. Par contre, le (ou les) facteur(s) soupçonné(s) d'avoir un effet est (sont) manipulé(s) artificiellement par l'expérimentateur. Une expérience sert donc à établir une relation de cause à effet entre des facteurs.

La nature même des expériences peut varier grandement d'une étude à l'autre. Dans certaines expériences naturelles, on peut utiliser les événements naturels comme une sorte de manipulation. Les catastrophes naturelles constituent un excellent moyen de tester des hypothèses sur de larges échelles spatiales, pour peu que l'on ait des mesures de l'état du système avant la catastrophe. De même, beaucoup d'actions de l'homme ont pour effet de créer des situations expérimentales trop souvent inutilisées (Sarrazin et Barbault 1996). C'est par exemple le cas des opérations d'introduction ou de réintroduction d'espèces. Ces situations qui se produisent très souvent, soit accidentellement, soit du fait des activités humaines, ne sont que très rarement exploitées comme de véritables expériences. À l'autre extrémité, on peut effectuer des expériences sur des organismes que l'on sait maintenir en laboratoire. Cela permet de contrôler beaucoup plus efficacement les divers facteurs confondants potentiels. Cela permet aussi de concevoir des dispositifs expérimentaux très fins permettant de clairement séparer diverses hypothèses alternatives. Il conviendra cependant de toujours chercher à vérifier ensuite, dans des situations plus naturelles, la pertinence des résultats obtenus au laboratoire. Entre ces deux extrêmes, se situent toutes sortes d'expériences dans

la nature. Le cas des hirondelles cité ci-dessus représente un exemple typique de ce genre d'expérience.

Un problème commun à pratiquement toutes les expériences vient de l'hétérogénéité des individus. Comme nous l'avons vu au chapitre 2 avec le problème de la mesure de l'héritabilité, il est très difficile de maîtriser tous les effets de cette hétérogénéité. Plusieurs solutions peuvent être apportées. Tout d'abord dans le protocole même de l'expérience, il est fondamental d'attribuer aléatoirement les individus aux divers lots expérimentaux. Faute de quoi, il se pourrait très bien que les individus d'un lot donné soient tous d'un même type. La randomisation permet d'éviter que les résultats obtenus ne soient que le fait de différences liées à l'hétérogénéité des individus. Par exemple, dans l'expérience de choix du partenaire sexuel chez l'hirondelle rustique (Figure 3.4) tous les individus du lot « allongé » auraient pu être des individus possédant naturellement des filets de grande taille. Les résultats seraient alors impossibles à interpréter. L'inverse aurait pu aussi se produire (les individus du lot « allongé » étant tous de petits individus), ce qui aurait pu complètement occulter le résultat.

Il est toujours possible de vérifier *a posteriori* la qualité de notre échantillonnage. Dans le cas de la figure 3.4, il est précisé qu'un test de moyenne sur la longueur initiale de la queue a donné des résultats non significatifs : il n'existait pas de différence significative entre les groupes expérimentaux dans les moyennes des longueurs de filets avant la manipulation. En d'autres termes, cela vérifie que l'échantillonnage lors de la constitution des divers lots expérimentaux avait été fait correctement, au moins vis-à-vis de ce caractère. Si ce test avait été significatif, l'interprétation des résultats eut été plus difficile. On se doit aussi de vérifier que la manipulation effectuée a bien eu un effet détectable sur la variable manipulée. Dans la figure 3.4, l'auteur a donc vérifié que la longueur des filets après manipulation différait significativement après la manipulation.

Enfin, on peut toujours utiliser une approche multivariée pour essayer de tenir compte des effets des divers facteurs pouvant influencer les résultats des expériences. Cela revient à faire un contrôle statistique, *a posteriori*. Dans la figure 3.4, il est aussi précisé que la longueur des filets avant manipulation a été utilisée comme covariable dans l'analyse statistique. Cela permet en fait d'augmenter la puissance des tests statistiques dans la mesure où l'ajout de cette covariable revient à prendre en compte tous les facteurs

éventuellement corrélés à la longueur des filets, facteurs risquant de masquer le résultat réel de l'expérience.

Théories, principes et modèles permettent donc d'établir des prédictions, qui selon l'approche adoptée, peuvent être directement soumises à des tests expérimentaux ou dont la cohérence peut être éprouvée au sein de modèles formels. Le reste de ce chapitre est consacré à la présentation de ces différentes approches.

3.2 L'APPROCHE PHÉNOTYPIQUE

Nous introduisons l'approche phénotypique en premier car elle reste la plus couramment employée en écologie comportementale. D'une certaine manière, elle repose sur un pari (Grafen 1984) : *quelle que soit la nature du système génétique impliqué, on supposera que l'étude du niveau phénotypique est suffisante pour identifier les pressions de sélection qui s'exercent sur l'organisme étudié*. Nous présentons d'abord en détail le mode de raisonnement appliqué au sein de cette approche et discutons de sa mise en œuvre au point de vue formel. Les exemples d'application seront introduits au cours de la plupart des chapitres suivants. Il appartient au lecteur, au fil des pages qui suivent, d'apprécier le caractère plus ou moins osé d'un tel pari.

3.2.1 Le concept d'optimisation

Un grand nombre de travaux développés en écologie comportementale reposent sur le postulat suivant : les organismes, à travers leur comportement, maximisent une certaine valeur (sur laquelle nous reviendrons au paragraphe 3.2.4) reliée plus ou moins directement à l'aptitude phénotypique. De fait, on peut raisonnablement penser que l'efficacité des prédateurs dépend en grande partie de leur capacité à maximiser le rendement de leur chasse, de même que celle des proies doit dépendre d'une manière ou d'une autre de leur capacité à détecter et prévenir toute attaque des prédateurs. Il est vraisemblable que dans un passé plus ou moins lointain, la sélection naturelle a trié les variants les moins efficaces de telle sorte que les gènes qui influencent de tels comportements (recherche et capture des proies, défense face aux prédateurs, etc.), ou leur développement (l'apprentissage lui-même peut être considéré comme un processus d'optimisation), ont été retenus en fonction de leur efficacité à maximiser la survie et la reproduction de leur véhicule. Cela implique simplement de considérer qu'à un moment dans le passé, il

a existé une variation héritable suffisante pour que la sélection ait pu opérer. Cette variation a souvent pu être épuisée au cours de l'évolution, et pour de nombreux caractères qui influencent fortement la survie et la reproduction des organismes, il est donc fort possible qu'il n'existe plus aujourd'hui de variation héritable. Il s'en suit qu'au moment où nous observons les organismes, leurs caractéristiques phénotypiques ont, en quelque sorte, été **optimisées** au cours de l'évolution.

Le recours au concept d'optimisation est largement répandu en biologie (Baldwin et Krebs 1981, Dupré 1987, Weibel *et al.* 1998) et ne constitue donc pas une originalité de l'écologie comportementale. De nombreuses caractéristiques phénotypiques des organismes peuvent être étudiées sous l'angle du rapport entre structure et fonction. Ainsi la structure des os des bras ou des jambes peut être étudiée chez les animaux en relation directe avec les différentes contraintes physiques (pressions, torsion) qui s'exercent sur ces membres (Alexander 1996). La connaissance des lois de la physique permet alors de démontrer à travers un calcul formel que le « design » des os répond parfaitement bien aux sollicitations auxquelles les membres sont ordinairement soumis. De manière similaire, l'efficacité du sonar des chauves-souris peut être appréciée à partir de la connaissance des lois physiques s'appliquant à l'écholocation. Il est cependant plus difficile de concevoir les « forces » qui s'exercent sur le comportement des organismes de manière analogue aux lois physiques qui s'exercent sur les os ou la propagation des sons. La solution à ce problème est venue avec le développement d'une conception « économique » du comportement.

a) Aspects fonctionnels de la prise de décision : une approche « économétrique »

Au cours de leurs activités, les organismes sont régulièrement confrontés à plusieurs alternatives. Par exemple, différentes catégories de proies sont disponibles, différents terrains de chasse peuvent être prospectés, différents individus de sexe opposé forment autant de partenaires reproducteurs potentiels. Plusieurs options sont alors possibles et, du moins du point de vue de l'observateur, un « choix » doit être réalisé. La conception « économétrique » du comportement revient à associer à chacune des options un certain nombre de coûts et de bénéfices. Par exemple, un passereau peut avoir l'opportunité de se poser sur un sol nu, dépourvu de couvert végétal à proximité immédiate, pour se nourrir de certaines graines

riches en énergie et disponibles en grande quantité. Mais cette option implique de s'exposer à un risque accru de prédation du fait de l'éloignement de tout refuge en cas d'attaque d'un prédateur. Clairement, l'option comporte un bénéfice (la nourriture elle-même) et un coût (le risque d'être capturé par un prédateur). Pour estimer l'intérêt de chaque option, il convient de connaître divers paramètres, tels que l'état de satiété de l'oiseau, la densité de prédateurs dans l'environnement, ou encore la probabilité de découvrir une autre source de nourriture moins exposée au risque de prédation. Si l'animal n'est pas particulièrement affamé, il se peut qu'il néglige une nourriture située dans une zone trop dangereuse. Si, par contre, ses réserves énergétiques sont à leur plus bas niveau et s'il existe peu d'opportunités de se nourrir à moindre risque dans l'environnement, renoncer à exploiter la nourriture disponible peut avoir des conséquences néfastes pour la survie. Imaginons maintenant que l'oiseau s'aventure en terrain découvert pour s'alimenter. L'activité de picorage, tête baissée vers le sol, est incompatible avec la détection visuelle d'un danger. Symétriquement, la surveillance de l'environnement, tête relevée, prévient toute prise alimentaire. Deux options se présentent : l'oiseau peut tenter de picorer rapidement un grand nombre de graines et retourner vers une position plus abritée (ce qui minimise le temps passé à découvert exposé aux prédateurs) ou alterner épisodes de picorage tête baissée vers le sol et épisodes de surveillance tête relevée (ce qui augmente le temps passé à découvert pour s'emparer de la même quantité de graines mais diminue le risque d'être surpris par un prédateur). Là encore, le rapport coûts-bénéfices de chaque tactique doit être évalué à partir de caractéristiques propres à l'animal (capacité à détecter un prédateur qui s'approche, capacité à ingurgiter rapidement les graines) et à l'environnement (distance au plus proche refuge, visibilité). Il est facile de percevoir que pour toutes les activités quotidiennes dans lesquelles les organismes sont forcés de s'impliquer, un certain nombre d'options sont ouvertes. La question est donc de savoir s'il est possible de quantifier les coûts et les bénéfices associés à chacune d'elles et s'il existe un principe général permettant de rendre compte de cet aspect de la prise de décision chez l'animal.

Une des avancées significatives de l'écologie comportementale a été de concevoir le comportement comme un processus de choix au sein duquel une certaine valeur (voir au paragraphe 3.2.4) est maximisée (McFarland et Houston 1981). Cette conception est souvent adoptée par les économistes et les socio-

logues pour analyser le comportement des consommateurs. Elle consiste à postuler que les consommateurs se conduisent comme des agents rationnels. Un agent rationnel est censé persister dans ses choix lorsqu'il fait face de manière répétée aux mêmes alternatives. Cela implique que les différentes options peuvent être classées selon un ordre de grandeur et que le choix s'effectue selon un principe de maximisation. En économie, l'échelle de valeur sur laquelle les options sont classées est appelée une « échelle d'utilité » et on considère donc que les consommateurs maximisent au sein de leurs choix une certaine valeur dite **valeur d'utilité**. L'utilité correspond ici au niveau de satisfaction du consommateur, une valeur essentiellement subjective et très variable selon les consommateurs et les questions abordées. En pratique, en économie, il est difficile de définir *a priori* la valeur d'utilité puisque celle-ci n'est pas immuable mais peut dépendre d'effets de mode peu prévisibles et souvent éphémères. Elle ne peut être qu'inférée à partir de l'observation du comportement du consommateur (Samuelson 1965). De ce fait, en économie, le concept de valeur d'utilité est un outil essentiellement **descriptif** (Stephens et Krebs 1986). Il ne permet de prédire les préférences qu'à partir de l'observation des choix passés et conduit inévitablement à un raisonnement circulaire (Eichner 1985).

En biologie, au contraire, l'utilité n'est plus un concept arbitraire et son invocation n'est pas tautologique (Cézilly *et al.* 1991). Si l'on accepte que la sélection naturelle opère comme un processus d'optimisation (Oster et Wilson 1978, Maynard Smith 1982, Dupré 1987), on peut s'attendre à ce que les choix réalisés par les animaux tendent à maximiser leur **aptitude phénotypique**. Dès lors, l'utilité devient un concept **normatif**, permettant de prédire quels choix les animaux *devraient* réaliser s'ils étaient *parfaitement* adaptés à leur environnement. Chaque option qui s'offre à l'animal doit donc, idéalement, pouvoir être évaluée par ses conséquences en termes de survie et de potentiel reproducteur. L'option qui confère la plus grande aptitude phénotypique est celle que l'animal est censé privilégier.

b) Optimisation et perfection

La maximisation de l'aptitude phénotypique n'échappe cependant pas à un certain nombre de contraintes. Tout d'abord, il est souvent difficile de maximiser simultanément plusieurs dimensions de l'aptitude. Ainsi, dans l'exemple précédent, l'individu ne peut simultanément maximiser le nombre de graines

consommées dans un temps donné (ce qui impliquerait de ne pas interrompre son activité de picorage pour surveiller) et maximiser sa probabilité de détecter l'approche d'un prédateur (ce qui suppose de rester toujours vigilant). Ensuite, il existe un certain nombre de contraintes intrinsèques ou extrinsèques aux organismes (voir le chapitre 8 de Stephens et Krebs 1986, pour une discussion plus détaillée du sujet). Les contraintes intrinsèques sont d'une part celles liées aux capacités sensorielles ou cognitives des organismes (par exemple, l'œil humain est incapable de percevoir l'ultraviolet, et les poules sont incapables d'effectuer un détour pour atteindre un but), et d'autre part celles liées à leur physiologie (par exemple certaines espèces de passereaux ne peuvent supporter d'être privées d'alimentation pendant plus de deux heures). On parlera de **limites** pour les premières et de **tolérances** pour les secondes (Stephens et Krebs 1986). Les contraintes extrinsèques sont celles imposées par l'environnement. Par exemple, le temps disponible chaque jour pour s'alimenter dépend pour un prédateur diurne des variations saisonnières du nyctémère. Les contraintes intrinsèques et extrinsèques ne constituent pas forcément des catégories mutuellement exclusives. De fait, les capacités des organismes entrent le plus souvent en interaction avec les caractéristiques de l'environnement. Ainsi, la vitesse de course d'un reptile dépendra à la fois de sa physiologie musculaire et de la température ambiante. En pratique donc, la maximisation de l'aptitude phénotypique s'effectue sous un certain nombre de contraintes. C'est cette idée qui est retenue dans le terme **optimisation** qui correspond à une maximisation sous contraintes.

Bien que la sélection naturelle opère comme un processus de maximisation, il serait naïf de penser que dans la réalité les animaux maximisent à tout moment leur aptitude phénotypique. Il convient en fait de distinguer la fonction que l'animal maximise réellement de par ses choix, dénommée **fonction objective**, de celle qu'il devrait maximiser s'il était parfaitement adapté à son environnement, dénommée **fonction de coût** (McFarland et Houston 1981). Une correspondance parfaite entre fonction objective et fonction de coût ne doit pas être attendue, ne serait-ce que parce que l'environnement lui-même ne reste pas stable et que l'adaptation des organismes à leur environnement est un processus continu. *Parler d'optimisation ne revient donc pas à considérer que les animaux sont parfaitement adaptés à leur environnement.* Comme il a été souligné précédemment, les tenants de l'optimisation considèrent simplement que l'écart entre les deux fonctions ne doit cependant

pas être trop important et qu'en conséquence la confrontation des deux fonctions est une démarche heuristique car elle peut permettre d'identifier les paramètres qui ont le plus d'influence sur les choix effectués par les animaux. En fait, c'est l'écart constaté entre la fonction de coût évaluée par le chercheur et la fonction objective mesurée à partir de l'observation de l'animal qui permet de progresser dans la compréhension du comportement. Pour établir la fonction de coût, le chercheur est amené à évaluer à travers une formalisation mathématique les conséquences de telle ou telle option. Il prédit à la suite quelle option l'animal devrait choisir. Lorsque le comportement de l'animal s'éloigne sensiblement de cette prédiction, le chercheur ne sera pas amené à remettre en cause le principe d'optimisation mais révisera le choix des variables et des contraintes qu'il a incorporées dans sa formalisation. Par ajustements successifs et allers-retours réguliers du modèle aux données empiriques, il parviendra éventuellement à terme à identifier les variables et les contraintes pertinentes.

3.2.2 Optimisation statique versus optimisation dynamique

a) Le temps et l'énergie, deux ressources limitées...

Les contraintes économiques qui s'exercent sur le comportement sont principalement liées à deux paramètres essentiels, le **temps** et l'**énergie** (Cuthill et Houston 1997). En effet, chaque organisme fait face de manière quotidienne à un certain nombre de besoins qu'il doit satisfaire pour pouvoir survivre et, à terme, assurer sa descendance. Mais l'horizon temporel des organismes n'est pas infini. Pour certains d'entre eux, l'espérance de vie peut être très courte. Pour d'autres, plus longévifs, le rythme de l'alternance jour-nuit, ou celui des saisons, détermine le temps disponible pour accomplir telle ou telle activité. L'investissement en temps dans une activité donnée limite alors d'autant le temps à allouer à une autre activité. Dans le même ordre d'idées, toute activité implique une dépense d'énergie. Or l'énergie doit être acquise par l'organisme qui souvent dispose d'un potentiel limité pour la stocker. L'énergie demeure donc disponible en quantité limitée. L'allocation du temps et de l'énergie à différentes activités, souvent antagonistes, revêt donc une importance essentielle de par ses conséquences sur la survie et la reproduction des organismes.

b) ... à l'origine de compromis...

Dans ce contexte, la notion de **compromis** (en anglais *trade-off*) est, comme pour toute approche évolutive, un concept-clé en écologie comportementale. Il renvoie à l'existence de besoins conflictuels (se nourrir/ne pas s'exposer aux prédateurs, chercher des partenaires sexuels/défendre un territoire, etc.) auxquels les animaux font régulièrement face en situation naturelle. Même lorsque deux comportements peuvent s'exprimer simultanément, il en résulte généralement une diminution d'efficacité par comparaison avec la situation où chaque comportement peut être produit tout seul (Futuyma et Moreno 1988). L'emploi de modèles d'optimisation permet d'examiner plus attentivement la nature de compromis à réaliser et d'explorer leurs conséquences attendues sur le comportement des organismes.

c) ... à étudier par des modèles

Une première famille de modèles d'optimisation considère les situations au sein desquelles les conséquences du comportement d'un organisme sont indépendantes du comportement de ses congénères. Elle regroupe deux catégories de modèles. La première catégorie est particulièrement appropriée pour rendre compte d'une action limitée dans le temps au cours de laquelle l'état interne de l'organisme n'est pas susceptible de varier de manière significative. La solution du problème auquel l'animal est confronté tient alors en une seule et unique décision. Dans cette situation, on considérera que l'animal maintient son choix tactique tout au long de la période considérée, il s'agit d'une **optimisation statique**. Plusieurs exemples de cette approche sont présentés au chapitre 5. Cependant, l'optimisation statique ne peut pas rendre compte de toutes les situations auxquelles les organismes sont confrontés. Notamment, il arrive que les conséquences d'une action altèrent l'état de l'organisme et modifient les données du problème. Celui-ci devient plus complexe et il n'est alors pas possible de le résumer à une décision simple. Imaginons par exemple le cas d'un organisme gonochorique (*i.e.* à sexes séparés) à croissance continue, dont le succès reproducteur dépend de la taille corporelle. Chaque jour, l'organisme a le choix de se nourrir ou de rechercher des partenaires reproducteurs. Selon la relation entre la quantité de nourriture ingérée et la croissance, et selon la relation entre taille et succès reproducteur, l'organisme, s'il se conduit de manière optimale, devrait privilégier l'une ou l'autre option aux cours des jours successifs. Un problème de ce type est

dynamique parce que la décision (se nourrir ou chercher un partenaire) prise à un pas de temps donné (ici le jour) affecte l'état de l'animal (ici sa taille) dans l'avenir, et peut donc avoir des conséquences sur la décision optimale au pas de temps suivant. Les modèles d'optimisation dynamique permettent de déterminer la séquence optimale de décisions. En pratique, l'optimisation dynamique a recours à une forme particulière de programmation appelée **programmation dynamique stochastique** (McFarland et Houston 1981, Mangel et Clark 1988). Il s'agit d'une technique numérique permettant de déterminer la décision optimale en fonction du temps et de l'état de l'animal. L'état peut être caractérisé par un ensemble de variables (taille, réserves énergétiques, niveau de connaissance de l'environnement) et les conséquences d'une action sont généralement considérées comme un phénomène stochastique (par exemple l'animal qui choisit de se nourrir obtiendra une certaine quantité d'énergie selon une distribution de probabilité donnée). Pour déterminer la séquence optimale de décisions qui maximise l'aptitude phénotypique, le programme revient en arrière depuis un état terminal au temps T pour lequel la relation entre état et aptitude phénotypique est connue. À partir de cette relation, pour chaque état possible au temps $T - 1$, le choix optimal pour le pas de temps final peut être déterminé. On obtient alors l'espérance de l'aptitude phénotypique associée avec chaque état au temps $T - 1$. On peut alors procéder de manière analogue pour le pas de temps $T - 2$. En répétant la procédure, on parvient à établir une matrice de décisions qui constitue la stratégie optimale permettant de spécifier la meilleure option pour chaque état et à chaque pas de temps. Un exemple simple d'application de cette méthode est détaillé dans l'encart 3.1. Une présentation plus détaillée assortie d'exemples plus complexes est disponible dans les ouvrages de Mangel et Clark (1988) et Clark et Mangel (2000).

3.2.3 Optimisation en situation de fréquence-dépendance : la théorie des jeux

Dans de nombreuses situations, les conséquences des choix d'un individu ne sont pas uniquement déterminées par l'interaction entre son état interne et les facteurs de l'environnement, mais dépendent largement des choix réalisés par les autres individus de la même population. Il devient alors impossible de calculer le rendement d'une stratégie comporte-

Un exemple simple de programmation dynamique

Dans les zones continentales où l'hiver est rude, les températures nocturnes peuvent être extrêmement basses. La survie de certaines espèces comme de petits passereaux, incapables de s'alimenter durant la nuit, va alors dépendre des réserves énergétiques dont ils disposent à la fin de la journée. Alexander (1996) considère cette situation pour illustrer l'application de la programmation dynamique à un cas concret. Imaginons un passereau qui pour survivre la nuit doit disposer d'au moins 10 unités d'énergie à 18 heures, heure à laquelle il commence à faire trop sombre pour pouvoir se nourrir. L'oiseau a le choix entre deux zones pour s'alimenter. Dans la zone S, la disponibilité en ressources alimentaires est stable et il est tout à fait possible de prédire le gain de l'oiseau : il augmentera ses réserves en énergie d'une unité pour chaque heure passée dans la zone. La zone V, quant à elle, est particulièrement variable et on ne peut prédire de manière certaine le gain de l'oiseau : à n'importe quelle heure de la journée, il a 50 % de chances de gagner deux unités d'énergie et 50 % de chances de ne rien obtenir. Le taux moyen dans les deux zones est donc équivalent, mais la variance du gain est plus importante dans la zone V (une discussion plus élaborée des problèmes de variance dans les gains espérés est proposée au chapitre 5).

Un oiseau qui dispose de 9 unités d'énergie en réserve à 17 heures (alors qu'il ne reste qu'une heure pour se nourrir) atteindra sans coup férir le niveau requis de 10 unités à 18 heures s'il opte pour la parcelle S. En revanche, un oiseau qui ne disposerait que de 8 unités au même moment de la journée devrait préférer l'option V qui lui donne 50 % de chances de survie, alors que choisir l'option S ne lui permet pas d'atteindre le niveau de réserves nécessaire pour survivre au-

delà de la nuit. Un oiseau qui dispose de 7 unités d'énergie en réserve ou moins est condamné à mourir.

La colonne « 17 heures » du tableau 3.1 donne les probabilités de survie nocturne d'un oiseau en fonction du niveau de ses réserves énergétiques selon qu'il se nourrit en S ou en V. Les options permettant de maximiser la survie sont notées en gras.

Remontons maintenant en arrière, et considérons ce qui se passe à 16 heures. Un oiseau disposant de 9 unités d'énergie qui se nourrit en S aura déjà atteint 10 unités à 17 heures et assurera donc sa survie. S'il se nourrit en V, il obtiendra deux unités d'énergie supplémentaires et survivra, ou bien n'obtiendra rien. Il abordera alors la dernière heure fatidique avec 9 unités d'énergie en réserves et pourra encore assurer sa survie en se déplaçant sur la zone S. Un oiseau qui ne dispose que de 8 unités à 16 heures peut se nourrir en S pour les deux prochaines heures, auquel cas il obtiendra deux unités supplémentaires dans les 2 prochaines heures et survivra. Il peut aussi se nourrir en V jusqu'à 17 heures et disposera alors soit de 10 unités et sa survie sera assurée, ou n'aura toujours que 8 unités. Dans le second cas, la meilleure option est notée dans la colonne 17 heures : demeurer en V avec 50 % de chances de survie. La probabilité moyenne de survie est donc de 0,75 si l'oiseau choisit l'option V à 16 heures et fait ensuite le meilleur choix à 17 heures.

L'exemple présenté ici est très simple mais a le mérite de bien illustrer les deux aspects d'une situation où l'emploi de la programmation dynamique est justifié : la stratégie optimale est conditionnelle à l'état de l'animal qui change au cours du temps en conséquence directe de l'option retenue à chaque pas de temps. *Tableau 3.1, p. suivante*

mentale donnée sans tenir compte de la fréquence de toutes les stratégies présentes dans la population. Prenons par exemple la décision de conduire une automobile sur le côté droit ou gauche. On peut se demander lequel des côtés est le meilleur et quelques esprits chauvins prétendront que le côté adopté par leur pays est de loin supérieur à l'autre. Cependant la réponse n'est pas simple. Si vous aviez vraiment le

libre choix du côté de la rue, la meilleure stratégie serait de choisir le côté choisi par la majorité des autres conducteurs. La meilleure stratégie dans ce cas dépend de la fréquence des stratégies dans la population. Le côté majoritaire est meilleur car il minimise la probabilité que vous soyez victime d'une collision frontale. Il existe alors deux solutions possibles à ce jeu des côtés de la rue, soit tout le monde conduit à

TABLEAU 3.1 PROBABILITÉS DE SURVIE EN FONCTION DE LA STRATÉGIE (S OU V),
DE L'HEURE DE LA JOURNÉE ET DES RÉSERVES DÉJÀ ACQUISES.

Ce tableau présente, pour chaque niveau de réserve énergétique et chaque pas de temps, la probabilité de survie d'un oiseau qui adopte la stratégie S ou V pour l'heure qui suit et adopte ensuite la meilleure stratégie. Pour chaque combinaison d'un niveau de réserve et d'un pas de temps, la probabilité attachée à la stratégie optimale est notée en gras. Dans la zone en clair, la meilleure stratégie est S, dans la zone grisée la meilleure stratégie est V. Pour obtenir ce tableau, il faut remonter dans le temps en commençant par considérer la dernière heure, puis avant-dernière heure, puis la précédente, etc. Cela s'explique par le fait que pour un niveau de réserve énergétique donné à un pas de temps donné, la meilleure stratégie est indépendante des états aux pas de temps antérieurs et des options précédemment choisies.

Niveau des réserves énergétiques	Type de parcelle	14 heures	15 heures	16 heures	17 heures
10	S	1	1	1	1
	V	1	1	1	1
9	S	1	1	1	1
	V	1	1	1	0,5
8	S	1	1	1	0
	V	1	1	0,75	0,5
7	S	1	1	0,5	0
	V	1	0,75	0,5	0
6	S	1	0,5	0	0
	V	0,81	0,63	0,25	0
5	S	0,63	0,25	0	0
	V	0,63	0,25	0	0
4	S	0,25	0	0	0
	V	0,38	0,13	0	0

gauche, ou tout le monde conduit à droite. Aucun mélange de ces stratégies n'est profitable, seule les stratégies pures sont possibles et les deux sont également valables. Le fait que l'une ou l'autre de ces deux solutions ait été retenue résulte uniquement de contingences historiques.

Le problème peut se résumer à un jeu où deux stratégies s'affrontent, côté droit *versus* côté gauche. L'analyse du problème consiste à trouver la stratégie gagnante qui, dans ce cas, consiste à jouer la même stratégie que l'opposant car le contraire serait néfaste. Techniquement nous venons de faire là une incursion dans le monde de la **théorie des jeux**, un domaine issu des mathématiques et des sciences économiques développé à l'origine pour des jeux coopératifs par Morgenstern et von Neumann, puis pour des jeux égoïstes par Nash dont l'objectif est d'isoler pour des jeux définis, souvent militaires ou économiques, les stratégies gagnantes. C'est grâce à la perspicacité de John Maynard Smith que l'écologie comportementale a pu s'approprier cette technique mathématique pour l'analyse d'un grand nombre de décisions, notamment dans le champ du comportement social.

Maynard Smith adapta l'approche au comportement animal en montrant qu'il existe une particularité à la recherche de stratégies gagnantes dans un contexte évolutif. Il a développé les bases de ce qu'il est maintenant convenu d'appeler la théorie évolutive des jeux.

a) La solution aux jeux évolutifs : la stratégie évolutivement stable

Il existe plusieurs critères pour la sélection de la meilleure stratégie dans un jeu purement économique ou militaire. On peut, par exemple établir *a priori* que la stratégie gagnante sera celle qui, lorsqu'elle est adoptée par tous les joueurs, maximise le bénéfice de l'ensemble des joueurs. Mais dans le monde biologique, c'est la sélection naturelle qui fait le tri entre les différentes stratégies, favorisant celle qui procurera au joueur qui s'en sert le plus grand avantage. Dans cet ouvrage, nous verrons de nombreux exemples montrant que la meilleure stratégie n'est pas nécessairement celle qui procure le plus grand bénéfice à la population, mais celle qui, une fois adoptée par la

population ne peut être envahie au sens évolutif par une stratégie alternative (Maynard Smith 1984). La stratégie sera alors qualifiée d'évolutivement stable – SÉS, ou *evolutionarily stable strategy* en anglais –, car une fois répandue dans la population toute évolution cesse, aucune modification stratégique ne pouvant être favorisée par sélection naturelle. Nous verrons cependant au chapitre 13 que la situation peut être plus compliquée que cela.

b) Un exemple de SÉS : la sex-ratio

On peut illustrer l'application de la stratégie évolutivement stable (SÉS) au problème de la sex-ratio. Comme nous le verrons en détail dans les chapitres 9 et 11, chez les animaux sexués, l'anisogamie, c'est-à-dire le dimorphisme des gamètes, fait en sorte que les mâles peuvent produire plus de gamètes que les femelles. De ce fait, les gamètes produits par un mâle sont suffisants pour la fertilisation des gamètes de plus d'une femelle. Il s'ensuit que, **du point de vue de la population**, la croissance serait maximisée par la production de beaucoup plus de femelles que de mâles pour autant qu'il y ait assez de mâles pour fertiliser toutes les femelles. Il serait donc beaucoup plus efficace pour une espèce d'avoir une sex-ratio biaisée vers les femelles, tous les mâles surnuméraires représentant un gaspillage de ressources dans des individus essentiellement stériles. Mais la sélection naturelle n'agit pas pour le bien de l'espèce ou de la population (voir chapitre 2), son action se situe au niveau de l'individu. En effet, imaginez une population qui produirait le nombre minimal de mâles nécessaires à la fertilisation de toutes les femelles. Dans cette population, il n'y aurait aucun gaspillage de mâles, tous les individus reproduisant au maximum de ses capacités. Un mâle aurait cependant en moyenne une descendance plus nombreuse qu'une femelle, du fait qu'il fertilise plus d'une femelle. Un parent qui, dans ces circonstances, posséderait une mutation lui permettant de produire une descendance composée d'un plus grand nombre de fils que les autres individus aurait à terme une aptitude supérieure aux autres parents (qui produisent surtout des filles). En effet, les parents produisant une descendance dont la sex-ratio serait biaisée en faveur des mâles auraient en moyenne plus de petits-enfants, et diffuseraient plus de copies de leurs gènes dans la deuxième génération suivant la leur. La sélection naturelle favorisera alors une plus grande production de mâles tant et aussi longtemps que les mâles auront un plus grand potentiel reproducteur que les

femelles. Mais le succès des mâles dépend de la disponibilité des femelles. Lorsqu'elles sont nombreuses, chaque mâle peut en fertiliser plusieurs. À mesure que les mâles deviennent plus nombreux, ils ont accès à un nombre relativement moindre de femelles. Les mâles sont alors en plus forte compétition intrasexuelle pour l'accès aux femelles et leur succès reproductif baisse. À cause de cette fréquence-dépendance qui caractérise tous les jeux, il arrivera un moment où la fréquence des mâles dans la population sera telle qu'ils auront le même potentiel reproducteur que les femelles. Une fois ce point atteint, la sélection est bloquée, elle ne peut plus favoriser un sexe plutôt que l'autre puisque les deux ont maintenant le même potentiel reproducteur. Ce point constitue une SÉS, et il correspond à la production d'un nombre égal de fils et de filles : une sex-ratio de 50 %. Nous reviendrons en détail sur cette vaste question au chapitre 11.

Cet exemple illustre un point assez important qui découle des SÉS : ces solutions sont souvent désavantageuses au niveau de la population, et même souvent au niveau de l'individu. La sex-ratio de 50 % existe non pas parce qu'elle procure un avantage, au contraire, elle occasionne un gaspillage de mâles surnuméraires, mais elle existe parce que c'est la seule solution évolutivement stable au jeu de la sex-ratio.

3.2.4 Un problème récurrent : l'estimation de l'aptitude phénotypique

Tout au long des considérations qui précèdent, nous avons fait référence à l'**aptitude phénotypique** comme mesure de l'efficacité en termes d'évolution des diverses stratégies. Le concept d'aptitude phénotypique n'a cependant d'intérêt scientifique que si l'on est capable d'en estimer la valeur dans diverses situations (ou au moins de comparer les valeurs associées à différentes stratégies). La question de la mesure que l'on peut utiliser pour estimer l'effet du comportement sur l'aptitude est donc centrale à toute approche d'écologie évolutive et donc en particulier à l'écologie comportementale.

a) Comportement, aptitude phénotypique et démographie

Comme dit plus haut, on considère en écologie comportementale qu'une certaine grandeur est optimisée au cours de l'évolution. C'est cette grandeur que l'on appelle l'**aptitude phénotypique** ou la **valeur sélective** selon le type de question abordée (voir chapitre 2).

Toute étude en écologie comportementale implique la mesure de l'impact du comportement étudié sur l'aptitude phénotypique des individus, c'est-à-dire sur la *capacité du phénotype qui exprime le comportement en question à produire des descendants matures relativement aux autres phénotypes de la même population au même moment*.

Pour pouvoir estimer cette valeur, il convient de mesurer les conséquences de chaque stratégie ou plus généralement de la variation (naturelle ou expérimentalement induite) du comportement, sur les traits d'histoire de vie (survie et/ou potentiel reproducteur). L'idée est que les gènes qui sous-tendent le comportement des animaux ont été triés à travers le processus de sélection naturelle en vertu de leur capacité à maximiser la survie et la reproduction de leur véhicule. On utilise donc une **mesure démographique de l'aptitude phénotypique**. En effet, d'une manière ou d'une autre, il existe un lien entre les processus démographiques et l'évolution : les processus démographiques différentiels entre les diverses catégories d'individus participent aux variations de fréquence de gènes et donc à l'évolution. On peut ainsi, dans la plupart des études, considérer que cette mesure démographique de l'**aptitude phénotypique** se substitue à la mesure de la **valeur sélective**. C'est l'axiome de base de l'approche phénotypique du comportement. Cette mesure démographique de l'aptitude phénotypique correspond donc au succès démographique moyen d'un phénotype considéré relativement au succès des autres phénotypes présents dans la population. Elle définit le succès d'un trait à l'intérieur d'une génération.

b) Devise de conversion et aptitude

Cependant, le plus souvent, pour des raisons pratiques évidentes, on ne va pas mesurer les conséquences sur tous les traits d'histoire de vie de telle ou telle stratégie. En effet, dans la pratique, selon la question étudiée, on peut quantifier indirectement l'aptitude en se limitant à une période courte de la vie de l'individu (sa survie pendant l'hiver, le nombre de jeunes produits lors d'un épisode de reproduction), c'est-à-dire en ne mesurant qu'une **composante de l'aptitude**. Dans d'autres cas, on peut même utiliser des mesures plus indirectes en présupposant que l'aptitude est directement corrélée à quelque chose que l'on sait mesurer facilement (que l'on appelle une **devise de conversion** ou **devise de comparaison** – en anglais *common currency* – car elle permet de convertir l'effet de la stratégie en termes d'aptitude

phénotypique). Cette devise de conversion est supposée directement, linéairement (ou tout du moins d'une manière monotone au sens mathématique du terme), corrélée à l'aptitude phénotypique de telle sorte que la mesure de la devise de conversion associée à diverses stratégies nous permet de ranger qualitativement et quantitativement les diverses stratégies entre elles selon leur impact sur l'aptitude phénotypique.

Dans une approche d'optimalité simple, on considère que l'impact d'une stratégie en terme d'aptitude peut être analysé en ne tenant compte que de la stratégie de l'individu focal, indépendamment de celle adoptée par les autres membres de la population. Nous verrons plusieurs exemples de ce type, en particulier dans le chapitre 5. Dans une approche **théorie des jeux** au contraire, le raisonnement part du principe que l'efficacité évolutive d'une stratégie dépend de la (ou des) stratégies adoptées par les autres individus de la population. C'est là une caractéristique très générale des jeux, d'où le nom de cette approche. Dans ce cas, la stratégie sélectionnée est celle qui aura la plus *grande capacité à envahir les autres stratégies*. Nous en avons vu un exemple plus haut avec la sex-ratio d'une population.

c) Quelle devise de conversion utiliser ?

La nature de la devise de conversion varie grandement en fonction de la question étudiée. Par exemple, dans une étude de stratégie de prise alimentaire, on peut présupposer que le succès relatif d'une stratégie peut se mesurer en termes de quantité d'énergie prise par unité de temps. Pour cela, on admet implicitement que la quantité d'énergie ingérée par unité de temps est directement reliée à l'aptitude phénotypique (voir par exemple la figure 5.1). Dans une étude de choix du partenaire, la devise de conversion pourra, par exemple, être l'inverse du temps que met un individu pour obtenir un partenaire. Dans une étude de sélection sexuelle, selon le type de question posée, la devise de conversion pourra être la résistance aux parasites, l'intensité de la réponse immunitaire, l'intensité de la coloration du corps, le nombre de partenaires, l'intensité des parades sexuelles, etc. Si on étudie l'efficacité des prédateurs celle-ci dépend de leur capacité à maximiser le rendement de leur chasse ; celle des proies dépend de leur capacité à détecter et prévenir toute attaque.

Il ressort clairement des exemples ci-dessus que la nature de la devise de conversion que l'on peut adopter dépend principalement de la question étudiée. Cependant, à un moment ou à un autre de la démarche, il

est nécessaire d'étudier la nature exacte de la relation entre la devise de conversion utilisée et l'aptitude phénotypique.

d) Les outils et méthodes d'estimation de l'aptitude

Les méthodes utilisées pour estimer l'aptitude dépendent fortement de la nature de la question étudiée. Ces méthodes sont très nombreuses et justifieraient un livre complet à elles seules. Dans les faits, ces méthodes sont le plus souvent empruntées à d'autres domaines de l'écologie évolutive, principalement la démographie et la biologie moléculaire.

► Les outils de la démographie

La première étape en écologie comportementale, c'est de se donner le moyen de reconnaître les individus de la population dans leur milieu naturel ou en laboratoire. Pour cela, il faut le plus souvent les marquer (ce qui implique de les capturer). En fait, pratiquement toutes les études vont impliquer un suivi individuel. C'est le marquage qui a, par exemple, permis d'identifier des polymorphismes comportementaux. En effet, comment savoir qu'il existe des grenouilles territoriales et des grenouilles satellites si nous ne pouvons pas distinguer les individus. De plus, si les individus ne sont pas marqués, nous aurons beaucoup de difficulté à utiliser des tests statistiques pour soutenir nos hypothèses, car nous ne saurons jamais si notre jeu de données n'implique pas un grand nombre de fois le même individu, créant ainsi d'insolubles problèmes de non-indépendance des données. Sur le plan pratique, les techniques de marquage varient depuis la simple pose d'une bague métallique jusqu'à la pose de véritables sondes embarquées sur les animaux. De tels instruments ont permis d'aborder de nombreuses questions comme celle de l'exploitation de l'environnement marin par les albatros, ou celle de l'adaptation à la plongée des manchots. Plus généralement, la pose d'émetteurs radio permet de localiser à tout moment les animaux dans leur milieu naturel.

Les données ainsi obtenues par suivi individuel peuvent permettre d'extraire de nombreuses informations permettant de mesurer les paramètres démographiques. Ainsi, le suivi individuel permet d'estimer tous les paramètres décrivant l'histoire de vie des divers phénotypes, comme l'âge à maturité, la fécondité, et la survie en fonction de l'âge par exemple. D'une manière générale, les méthodes de capture-marquage-recapture s'avèrent précieuses lors de ces étapes d'estimation de paramètres démographiques. Une fois ces paramètres estimés, l'utilisation de modèles

matriciels de type Leslie permet d'estimer le taux intrinsèque de croissance de chaque phénotype, celui-ci procurant une mesure précieuse de l'aptitude phénotypique. Cela montre à quel point l'approche démographique est fondamentale dès lors que l'on envisage de faire une estimation précise de l'aptitude phénotypique.

► L'outil moléculaire

D'autre part, nous verrons au chapitre 10 que si l'on veut mesurer l'aptitude d'un phénotype, il sera souvent nécessaire de vérifier que les jeunes produits sont bien les enfants génétiques de leurs parents putatifs. Chez les oiseaux socialement monogames, il est apparu que chez certaines espèces comme l'hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), jusqu'à près de 80 % des poussins d'un nid ne sont pas engendrés par le mâle qui les élève. Dans de nombreuses espèces, il existe aussi du parasitisme de ponte intraspécifique (cf. chapitre 15), de telle sorte que les jeunes d'un nid peuvent très bien n'être les enfants génétiques d'aucun de leurs parents putatifs. Dans de telles circonstances, il semble difficile d'envisager d'estimer l'aptitude sans tenir compte de la paternité ou de la maternité génétique. En effet, la mesure de l'aptitude doit ne prendre en compte que les descendants génétiques, c'est-à-dire ceux parmi les descendants « légitimes » qui sont les descendants génétiques, plus les éventuels descendants génétiques « illégitimes » dans les familles voisines.

Pour ce faire, depuis le début des années 1990, on dispose pour attribuer la paternité et la maternité, des méthodes d'empreinte génétique basées sur la comparaison des molécules d'ADN des parents et de leurs enfants. On utilise pour cela les zones hypervariables de ces molécules que l'on compare entre les parents putatifs et leur progéniture. On peut alors savoir avec une quasi-certitude qui sont les parents génétiques des individus. Ces méthodes jouent un rôle crucial pour tester certaines hypothèses car elles permettent d'avoir une perception plus précise du régime de reproduction génétique, celui-ci pouvant être fortement découplé du régime de reproduction social. Nous y reviendrons en détail dans le chapitre 10.

3.2.5 L'ingénierie phénotypique : un outil d'avenir ?

Le but majeur de l'écologie comportementale est de comprendre les conséquences du comportement en termes de survie et de succès reproducteur des

organismes. Cependant, tous les traits que nous considérons comme des « comportements » ne se prêtent pas forcément à une analyse en termes de décisions. Considérons par exemple le comportement de toilettage. La plupart des espèces s'adonnent régulièrement à un comportement de toilette qui permet de se débarrasser de divers ectoparasites et pour certaines espèces d'entretenir la qualité de leur plumage ou de leur pelage. L'approche par optimisation peut être utile pour comprendre comment l'animal répartit son activité de toilettage au cours du temps en concurrence avec d'autres activités (se nourrir, surveiller les prédateurs, etc.). L'approche SÉS peut permettre de déterminer comment un toilettage réciproque peut s'instaurer entre membres d'un même groupe social. Mais la topographie même du toilettage, l'enchaînement précis des actes au cours de l'inspection du corps échappe à cette analyse. L'analyse adaptationniste du caractère supposerait de pouvoir disposer d'une gamme de phénotypes alternatifs confrontés à un spectre plus ou moins large d'environnements. Mais très souvent, ces comportements apparaissent stéréotypés et leur très faible variabilité prévient toute comparaison entre individus ou groupes d'individus. Certains traits comportementaux peuvent en outre dépendre de mécanismes physiologiques et de processus cellulaires dont la compréhension exige une analyse au niveau moléculaire, niveau qu'il peut être difficile de relier à des conséquences en termes d'aptitude phénotypique des organismes. Une solution possible est alors de générer une nouvelle variation de manière expérimentale à travers une manipulation phénotypique.

Les manipulations phénotypiques permettent d'évaluer l'utilité des traits en les modifiant et en comparant les performances des individus modifiés à celles d'individus non manipulés (Sinervo et Basolo 1996). Cette approche qui consiste à démontrer l'utilité courante d'un trait a été dénommée **ingénierie phénotypique** (Ketterson *et al.* 1996, Ketterson et Nolan 1999). Considérons une manipulation phénotypique sur un trait présentant une distribution normale. Il s'agit alors de produire des phénotypes possédant une valeur du trait qui dévie de la norme de manière extrême dans chacune des deux directions (accroissement et réduction). Trois types de résultats peuvent être obtenus. Dans le premier cas, les individus manipulés présentent une aptitude plus faible que les individus non manipulés et ce résultat est un argument pour considérer que le trait, sous son expression actuelle, est maintenu par sélection stabilisante. Un exemple classique concerne le caractère adaptatif des épaulettes rouge vif, soulignées de jaunes, qui ornent les ailes des mâles

de la carouge à épaulette, *Agelaius phoeniceus*. Cette espèce d'oiseau de couleur noire vit en Amérique du Nord et établit ordinairement son territoire dans les roselières. Seuls les mâles possèdent des épaulettes qu'ils sont capables d'exposer ou de dissimuler sous les plumes scapulaires noires. Les épaulettes fonctionnent comme un signal dans la régulation du comportement territorial. Les individus possédant un territoire signalent leur intention de le défendre en exposant leurs épaulettes. Les individus intrus signalent de la même manière leur volonté d'usurper un territoire. Smith (1972) a peint en noir les épaulettes d'un certain nombre de mâles territoriaux et a recouvert les épaulettes d'un second groupe de mâles territoriaux d'un solvant incolore. Les individus dont les épaulettes ont été diminuées en taille présentaient une aptitude inférieure à celle des oiseaux non manipulés : seulement un tiers d'entre eux parvenaient à conserver leur territoire après la manipulation contre 90 % des mâles du groupe contrôle. Ces résultats ont été confirmés par d'autres expériences de manipulation de la taille des épaulettes (Peek 1972, Hansen et Rohwer 1986, Røskoft et Rohwer 1987). Une diminution de la taille des épaulettes semble être contre-sélectionnée. D'autre part, l'accroissement de taille des épaulettes semble être limité par la nécessité de pourvoir les recouvrir par les plumes scapulaires. En effet, Metz et Weatherhead (1992) ont montré que des individus territoriaux privés de cette capacité étaient pénalisés car ils devaient faire face à une plus forte agressivité de la part de leurs voisins.

Dans le second cas, l'aptitude des individus manipulés ne diffère pas de ceux dont le trait n'a pas été modifié. On peut alors conclure que le niveau d'expression du trait est actuellement un caractère neutre et ne possède pas d'utilité courante. Les résultats les plus intrigants, et donc les plus intéressants, correspondent au troisième cas, c'est-à-dire lorsque l'aptitude des individus manipulés surpasse celle des individus contrôles. Un tel type de résultat a été discuté précédemment dans ce même chapitre avec l'exemple des filets des hirondelles rustiques (Figure 3.4). De tels résultats, apparemment paradoxaux, nous amènent à nous demander pourquoi un niveau d'expression du trait plus avantageux en termes d'aptitude n'est pas atteint dans la nature. Deux types de réponse peuvent alors être apportés. Le premier invoque des pressions de sélection qui n'ont pas pu être mesurées directement au cours de l'expérience de manipulation. Ainsi, si les filets allongés des hirondelles rustiques augmentent leur attrait sexuel, ils peuvent aussi entraîner un coût en attirant plus l'attention des prédateurs

ou diminuant la manœuvrabilité pendant le vol (Møller 1994). Le second type de réponse fait appel à la notion de contrainte. L'expression du trait étudié peut être corrélée à l'expression d'autres traits, potentiellement désavantageux, et c'est l'action de la sélection sur ces autres traits qui limite l'évolution du trait étudié. Dans le cas de l'hirondelle rustique, par exemple, la manipulation expérimentale affecte le trait de manière isolée. Il conviendrait donc d'induire expérimentalement la croissance des filets et d'identifier l'ensemble des manifestations phénotypiques qui accompagnent leur allongement. Si, par exemple, l'allongement des filets entraînait une modification concomitante des ailes et que l'effet global sur l'aptitude soit négatif, on pourrait alors conclure que l'évolution de la longueur des filets est contrainte.

Au cours des quinze dernières années, de nombreuses études ont modifié expérimentalement l'expression de certains traits en manipulant les régulations endocrines de certaines espèces et en analysant les conséquences de ces manipulations sur l'expression des traits phénotypiques et l'aptitude des organismes. Par exemple, chez la truite *Onchorhynchus mykiss*, la manipulation des niveaux d'hormone de croissance résulte en une augmentation du métabolisme de base, de la prise alimentaire et de l'agressivité (Johnsson *et al.* 1996, Jönssen *et al.* 1996). L'augmentation du niveau hormonal avait aussi pour effet d'induire chez les jeunes truites un comportement augmentant le risque d'être capturées par un prédateur (Jönssen *et al.* 1996). Nous verrons de nombreux exemples d'ingénierie phénotypique par manipulation d'hormones dans le chapitre 4. Cela nous permettra de mieux comprendre les mécanismes physiologiques qui sous-tendent le développement du phénotype comportemental en général.

3.3 L'APPROCHE GÉNÉTIQUE

L'approche phénotypique tend à considérer le déterminisme génétique des comportements comme une boîte noire (Grafen 1984). De fait, son principal but est de mettre en évidence les pressions de sélection qui s'exercent sur les caractères étudiés, et non pas d'étudier une éventuelle **réponse à la sélection**, c'est-à-dire une variation de fréquence allélique entre les générations. Elle présuppose qu'au cours des temps évolutifs, ont été sélectionnés les gènes conduisant les individus à survivre mieux et se reproduire mieux dans leur environnement, et considère donc que la popu-

lation étudiée est à l'équilibre, c'est-à-dire que les fréquences des allèles ne changent pas pour les loci influençant le trait étudié. En pratique, le réalisme de cette supposition est rarement testé. Nous pouvons cependant nous en remettre aux modèles développés en génétique qui permettent de décrire la trajectoire évolutive d'une population et sa capacité à atteindre un équilibre entre sélection et variation génétique. Ils indiquent en fait que le temps nécessaire pour converger vers un optimum peut correspondre à plusieurs milliers de générations. Durant ce laps de temps, l'environnement est susceptible de connaître diverses perturbations, modifiant ainsi certaines pressions de sélection. Il n'est donc pas certain que, pour tous les traits d'intérêt, l'optimum demeure toujours stable. Cela suggère fortement que les populations naturelles sont moins souvent à l'équilibre qu'on ne le pensait par le passé. Un autre présupposé important de l'approche phénotypique stipule que les traits qui influencent largement l'aptitude phénotypique des organismes devraient avoir une héritabilité très faible, voire nulle. En fait, les traits comportementaux, même lorsqu'ils sont significativement corrélés à l'aptitude phénotypique, peuvent présenter une héritabilité non négligeable, voir même forte (Mousseaux et Roff 1987). Ces éléments de réflexion plaident en faveur d'une meilleure prise en compte des mécanismes génétiques en écologie comportementale, au moins pour palier à certaines limites de l'approche phénotypique. C'est d'ailleurs un des challenges actuels de l'écologie comportementale que d'intégrer la dimension génétique dans l'ensemble des démarches (voir le chapitre 1). Cette prise en compte s'est déjà amorcée au cours des dix dernières années (Moore et Boake 1994). Elle pourrait s'accroître rapidement à la faveur du développement des techniques génétiques qui ouvrent de nouvelles perspectives de recherche sur l'évolution du comportement (Tatar 2000). Dans ce qui suit, nous soulignons certaines limites de l'approche phénotypique, détaillons les modes d'étude de la relation entre gènes et comportement et présentons quelques voies d'avenir pour une meilleure intégration des aspects génétiques en écologie comportementale.

3.3.1 Quelques limites de l'approche phénotypique

Le plus souvent, l'approche phénotypique assimile en fait la structure génétique sous-tendant le trait étudié à un déterminisme mono-locus dans un système haploïde. Mais dans le monde réel, peu d'organismes

étudiés sont haploïdes et peu de traits dépendent d'un seul locus. Il peut aussi arriver que le génotype le plus performant dans une population soit hétérozygote. Un cas célèbre est celui de l'anémie falciforme. Chez plusieurs populations humaines touchées par la malaria, on observe un polymorphisme en fonction de deux allèles d'un gène influençant entre autre la forme des hématies : l'allèle *N* qui produit des hématies de forme normale de disque, et l'allèle *F* produisant des hématies en faucille. De telles populations contiennent des individus de chaque génotype *NN*, *NF* et *FF*. Les globules rouges des homozygotes *FF* ont une forme de faucille. Ces individus souffrent d'une anémie qui est généralement fatale avant d'atteindre l'âge adulte. Les homozygotes *NN* n'ont pas de globules rouges falciformes et donc ne meurent pas d'anémie. Les individus hétérozygotes *NF* ont généralement une fréquence très faible de globules rouges falciformes et ne souffrent pas d'anémie. En dépit du désavantage qu'il provoque, l'allèle *F* n'est pas éliminé de la population. En fait, on observe que les individus hétérozygotes *NF* ont une plus grande résistance à la malaria par rapport aux individus homozygotes *NN*. Ce simple avantage suffit à maintenir l'allèle *F* dans les populations exposées à la malaria. Les mécanismes de ségrégation mendélienne empêchent le phénotype le plus performant de se répandre dans toute la population parce qu'il est produit par un génotype hétérozygote. Il est clair que la coexistence de ces trois phénotypes ne pourrait être comprise par quiconque tenterait d'appliquer la seule démarche phénotypique (Grafen 1984). La compréhension de la distribution des phénotypes exige ici une connaissance du déterminisme génétique.

Par ailleurs, dans la nature, la sélection va le plus souvent agir sur un ensemble de traits qui tous contribuent à déterminer l'aptitude phénotypique des individus. Même lorsque la sélection agit exclusivement sur un trait, elle peut avoir des conséquences sur d'autres traits en raison de corrélations génétiques ou phénotypiques entre les traits directement soumis à la sélection et ceux qui ne le sont pas (Roff 1997). Certaines de ces corrélations peuvent être négatives et il devient alors impossible de sélectionner positivement sur un trait sans entraîner corrélativement un effet négatif sur un autre trait. Il a par exemple été démontré que la sélection pour une résistance aux insecticides chez le lépidoptère *Choristoneura rosaceana* s'était accompagnée de modifications concomitantes de certains traits d'histoire de vie : augmentation de l'incidence de la diapause et diminution du poids des larves (Carrière *et al.* 1994). On sait à l'heure

actuelle peu de choses sur l'issue d'une sélection qui, par exemple, favoriserait une augmentation de l'expression dans chacun de deux traits négativement corrélés entre eux. Les rares exemples de sélection artificielle antagoniste incompatible ont fourni des résultats peu interprétables (Roff 1997). On ignore aussi pour l'heure l'importance réelle des corrélations génétiques négatives dans la nature et la régularité avec laquelle des forces de sélection antagonistes se révèlent incompatibles.

Devant la complexité des mécanismes de l'hérédité, doit-on fortement douter de la validité de l'approche phénotypique? Pas forcément. D'une part, les systèmes génétiques comme celui décrit pour l'anémie falciforme ne semblent pas excessivement communs. Maynard Smith (1982) affirme même que la plupart des systèmes génétiques peuvent être simplifiés sous forme haploïde sans trop de conséquences pour la validité des prédictions formulées. Concernant la sélection antagoniste incompatible, on peut penser qu'une forte pression de sélection est à même de rompre à terme une corrélation génétique négative entre deux traits dont les niveaux d'expression influencent positivement l'aptitude phénotypique. Sans pour autant renoncer à l'approche phénotypique (dont le reste de l'ouvrage démontrera amplement les mérites), il convient donc simplement d'accorder plus d'attention aux mécanismes génétiques impliqués dans les phénomènes d'adaptation comportementale que nous étudions. L'étude des facteurs génétiques qui influencent le comportement est certainement amenée à se développer dans l'avenir, ne serait-ce qu'en raison des progrès des biotechnologies qui offrent aujourd'hui des moyens d'investigation nouveaux et performants. Mais pour s'engager dans une telle voie de recherche, il convient déjà de s'interroger sur la nature exacte de la relation entre gènes et comportement.

3.3.2 Gènes et comportement : quelle relation ?

L'étude des relations entre gènes et comportement peut prendre différentes formes. Attardons-nous d'abord sur le statut même de la relation entre gènes, système nerveux et comportement. Un certain consensus existe sur la relation entre gènes et système nerveux. Les gènes spécifient les protéines et les autres molécules. Ces dernières déterminent les propriétés des cellules, qui à leur tour entrent en interaction pour promouvoir le développement. Le processus de développement, en interaction avec les contraintes envi-

ronnementales, ajuste les caractéristiques phénotypiques individuelles parmi lesquelles figurent le système nerveux, les régulations neuroendocriniennes et la capacité à utiliser l'expérience. La relation entre gènes et comportement est moins évidente. Bien que nos connaissances concernant l'hérédité et l'expression des gènes soient considérables, nous sommes encore loin de comprendre clairement comment les gènes influencent le comportement. Une simple correspondance directe entre un gène et un comportement s'avère le plus souvent difficile à établir. Une explication simple est sans doute que les unités de comportement que nous reconnaissons sont dans leur vaste majorité déterminées, non pas par un seul, mais par un ensemble de gène. On dit alors que leur déterminisme est **polygénique**. L'assimilation à un déterminisme monogénique a cependant pu être acceptée dans un nombre limité de cas d'espèces. Rothenbuhler (1964) effectua un travail pionnier dans ce domaine. Certaines lignées d'abeilles sont dites « hygiéniques » car lorsqu'une larve meurt à l'intérieur d'une alvéole, les ouvrières enlèvent systématiquement l'opercule qui scelle l'alvéole et retirent le cadavre. Les lignées « non hygiéniques » ne manifestent pas le même comportement et laissent généralement la larve morte à l'intérieur de son alvéole. Les croisements effectués entre les deux lignées ont permis d'établir que le caractère « non hygiénique » est dominant (les hybrides ne retirent pas les cadavres). Les résultats de croisements en retour des hybrides avec les lignées hygiéniques permirent d'obtenir des résultats compatibles avec l'existence d'un déterminisme génétique simple faisant intervenir deux paires d'allèles, une première contrôlant la tendance à désoperculer les alvéoles contenant des larves mortes et une seconde contrôlant la tendance à retirer le cadavre (Rothenbuhler 1964).

Chez la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, a été mis en évidence un des rares exemples de polymorphisme comportemental exprimé dans la nature et dépendant d'un unique gène majeur qui correspond au locus *for* (pour « foraging » qui en anglais signifie approvisionnement; Sokolowski 1980, Sokolowski *et al.* 1984, De Belle et Sokolowski 1987). Au laboratoire, le comportement d'approvisionnement est mesuré d'après la longueur du déplacement effectué par les larves durant un temps fixe dans une boîte de Pétri garnie d'une culture de levures (la nourriture des larves). Les larves qui possèdent l'allèle « vagabond » (*rover*), montrent des trajets d'approvisionnement plus longs que les individus qui sont homozygotes pour l'allèle « sédentaire » (*sitter*). Les deux types ne diffèrent pas dans leur niveau d'activité

en l'absence de nourriture. Les résultats obtenus à partir de croisements montrent que les différences entre les phénotypes « vagabond » et « sédentaire » ont une base autosomique (c'est-à-dire qu'elles dépendent de gènes sur des chromosomes non liés au sexe), avec une dominance complète de l'allèle « vagabond » sur l'allèle « sédentaire ». Le polymorphisme est conforme à un modèle d'hérédité mendélienne à la fois au laboratoire et dans la nature.

Les gènes peuvent influencer le comportement à différents niveaux, mais il serait faux de penser qu'ils déterminent où, quand et pourquoi un comportement donné se produit. Ainsi, dans les travaux de Rothenbuhler (1964), le comportement hygiénique n'est pas totalement absent chez les lignées non hygiéniques. Simplement, il semble que les ouvrières issues de ces lignées nécessitent un seuil de stimulation particulièrement important pour manifester le comportement hygiénique. De ce point de vue, il est utile de distinguer entre **performance** et **disposition** (Heisenberg 1997). Les gènes, dans le cas du comportement hygiénique, semblent réguler d'une part la disposition des ouvrières à réagir à un certain niveau de stimulation correspondant aux signaux chimiques signalant la présence d'une larve morte (ce qui les conduit à désoperculer l'alvéole), et d'autre part celle à réagir au cadavre de la larve (ce qui les conduit à assurer l'évacuation). Ils ne spécifient pas forcément dans le détail l'enchaînement des actes qui conduit au retrait de la larve. Dans un autre contexte, la **performance** correspond par exemple au vol effectué par une espèce d'oiseau migrateur, alors que sa **disposition** consiste en son agitation et son orientation préférentielle vers le sud lorsque les jours viennent à raccourcir (Heisenberg 1997).

Différentes méthodes peuvent être utilisées pour étudier comment certains gènes prédisposent les individus à manifester tel ou tel comportement. Nous les avons regroupées ci-dessous en trois grands groupes.

a) L'étude des différences entre populations

Des comparaisons entre populations d'une même espèce géographiquement isolées les unes des autres peuvent permettre de mettre en évidence une composante génétique dans l'adaptation des organismes à leur environnement. Les études publiées à ce jour montrent que des différences entre populations peuvent exister aussi bien pour des comportements simples que complexes, depuis de simples niveaux d'activité locomotrice jusqu'à des comportements de choix de proies et de réaction aux prédateurs. Fleury *et al.*

(1995) ont par exemple mis en évidence chez un insecte parasitoïde, *Leptopilina heterotoma*, que le rythme circadien d'activité motrice des femelles varie selon leur origine géographique. Les résultats des croisements entre population ont permis d'établir la base génétique de ces variations et suggèrent une adaptation des populations de parasitoïdes au comportement des populations locales de proies.

► Des serpents jarretière...

Arnold (1981) a étudié deux populations du serpent jarretière, *Thamnophis elegans* dans le Sud-Ouest des États-Unis. Les populations littorales sont terrestres et se nourrissent essentiellement de limaces alors que les populations continentales (à l'intérieur des terres) sont aquatiques et capturent principalement des grenouilles, des poissons et des sangsues. Des expériences conduites en laboratoire ont permis de montrer que les serpents des populations continentales refusent de manger des limaces alors que celles-ci sont consommées avec empressement par les individus issus des populations littorales. Lors de tests menés avec des individus nouveau-nés naïfs, 73 % des individus au sein des populations littorales capturaient et consommaient des limaces contre 35 % des individus au sein des populations continentales. Cette différence ne suffit cependant pas à établir une composante génétique dans la différence de comportement entre les deux populations. En effet, chez cette espèce, l'incubation se déroule à l'intérieur de la femelle et les préférences des jeunes serpents auraient donc pu être influencées par le régime alimentaire de leur mère. Cet **effet maternel** potentiel a pu être écarté en pratiquant des croisements entre individus des deux populations. Arnold (1981) a en effet observé que les descendants issus de tels croisements manifestaient une préférence pour les limaces intermédiaires entre celle des populations continentales et celle des populations littorales, et de ce point de vue ne tendaient pas à ressembler plus à leur mère qu'à leur père. Arnold (1981) a ainsi pu conclure que les différences observées entre populations étaient bien d'origine génétique.

► ... et des araignées

Un autre exemple de mise en évidence d'un déterminisme génétique à partir de la comparaison entre populations concerne le comportement antiprédateur de l'araignée *Agelenopsis aperta* (Riechert et Hedrick 1990). Cette espèce est typique des habitats arides de l'Ouest des États-Unis et du Mexique. Elle tisse

à quelques centimètres au-dessus du sol des toiles horizontales pourvues en leur centre d'un tunnel en forme d'entonnoir qui se prolonge vers une petite cavité ou une motte d'herbe. Durant ses périodes d'activité, l'araignée se tient généralement dans la zone protégée de l'entrée du tunnel. Lorsqu'un danger survient, l'araignée bat en retraite à l'intérieur du tunnel. Ce comportement la met à l'abri des prédateurs car le tunnel est relié à un réseau de fissures dans le sol. Cependant, l'araignée reste exposée aux prédateurs, principalement des oiseaux, lorsqu'elle s'empare d'une proie, tisse sa toile ou la défend face à des congénères.

Riechert et Hedrick (1990) ont étudié le comportement de ces araignées dans deux populations exposées à un risque de prédation différent. Dans la première, située dans une prairie désertique du Sud du Nouveau-Mexique où résident peu d'oiseaux, les cas de prédation étaient anecdotiques. Dans l'autre population, située au sud-ouest de l'Arizona dans un habitat boisé bordant une rivière, le prélèvement d'araignées par les oiseaux était conséquent, pouvant atteindre en moyenne 50 % de la population locale d'araignées par semaine. Le comportement de réaction face à un danger potentiel fut mesuré dans chacune des populations en appliquant des vibrations de grande amplitude sur la toile des araignées, simulant ainsi la perturbation induite par un prédateur. Les tests furent d'abord conduits sur le terrain dans les deux populations. Dans un second temps, des femelles de chaque population furent ramenées au laboratoire et isolées. Leur progéniture fut ensuite élevée dans des conditions standardisées jusqu'à la maturité sexuelle. À ce stade, des croisements aléatoires furent effectués à l'intérieur de chaque population et cette seconde génération fut élevée dans les mêmes conditions que précédemment. Un membre de chaque famille fut enfin choisi de manière aléatoire et soumis au même test. Cette procédure permettait là encore de s'affranchir d'effets maternels potentiels (par exemple des différences dans l'abondance des proies entre les deux populations auraient pu avoir pour conséquence un plus grand investissement des femelles des populations les mieux nourries dans leurs œufs, ce qui aurait pu influencer le comportement de leurs descendants). Suite à l'application du stimulus vibratoire, les araignées manifestaient un comportement caractéristique de retraite et de mise à l'abri dans le tunnel dont elles ne ressortaient pour reprendre place sur leur toile qu'après un certain délai. À la fois chez les individus étudiés sur le terrain et ceux élevés au laboratoire, des différences significatives dans le temps de latence nécessaire avant de retourner sur la toile après avoir

battu en retraite furent observées entre les deux populations. La population exposée au plus grand risque de prédation en milieu naturel manifestait le temps de latence le plus long. Les résultats des croisements entre ces deux populations ont là aussi suggéré un déterminisme génétique de ces différences comportementales.

b) La sélection artificielle et l'apport de la génétique quantitative

Certains traits comportementaux présentent une variation discrète, tels par exemple que la variation « vagabond/sédentaire » décrite précédemment. Mais de nombreux traits possèdent une variation continue. De tels traits peuvent correspondre par exemple à un temps de latence avant de produire une réponse à un stimulus, au nombre d'œufs produits au sein d'une seule ponte ou encore à l'intensité des cris de quémante chez un oisillon. L'étude du déterminisme génétique de tels traits repose sur la **génétique quantitative** (Roff 1997) dont quelques principes fondamentaux (notions d'héritabilité, de variance génétique) ont été exposés au chapitre précédent.

En pratique, la génétique quantitative s'appuie le plus souvent sur des expériences de sélection artificielle. Cette méthode permet d'établir si une variation comportementale continue possède ou non une composante génétique. À cet effet, des lignées sélectionnées sont produites en ne retenant à chaque génération que les descendants des croisements entre les individus manifestant les valeurs les plus extrêmes du trait étudié. Un tel mode de sélection artificielle divergente mime les effets d'une sélection naturelle diversifiante (voir le chapitre 2). Une réponse à la sélection artificielle sous forme d'une modification de la valeur moyenne du trait au fil des générations prouve qu'il existe une héritabilité pour le trait considéré. Si la faisabilité des expériences de sélection artificielle est limitée par le temps de génération des organismes, une sélection intense peut parfois permettre d'obtenir rapidement une réponse.

Wood-Gush (1960) montra ainsi qu'il était possible en seulement trois générations d'augmenter de manière substantielle la fréquence des comportements sexuels chez des poussins domestiques. La même procédure peut être appliquée à partir d'échantillons prélevés dans les populations naturelles. Chez le criquet *Gryllus integer*, il existe deux stratégies chez les mâles pour parvenir à s'accoupler. Certains mâles émettent des sons pour attirer les femelles alors que d'autres, plutôt silencieux, tentent d'intercepter les

femelles qui se dirigent vers les mâles sonores. Cade (1981) a réussi à démontrer, à partir de lignées sélectionnées, que la variation dans la durée des émissions sonores des mâles possède chez cette espèce une composante génétique. Chez l'insecte lépidoptère, *Spodoptera exigua*, il existe une variation naturelle dans le degré de polyandrie des femelles, c'est-à-dire dans leur tendance à s'accoupler avec plusieurs mâles. Torres-Villa *et al.* (2001) ont procédé chez cette espèce à une expérience de sélection en séparant une lignée avec un taux d'accouplement élevé chez les femelles (lignée E) d'une lignée avec un taux d'accouplement faible (lignée F). Après six générations de sélection, la fréquence d'accouplement initiale dans la population est passée de 1,57 accouplement par femelle, à 2,50 et 1,25 dans les lignées E et F respectivement. Cette divergence entre les lignées sélectionnées est devenue statistiquement significative dès la seconde génération. Cependant, le pourcentage de polyandrie, c'est-à-dire de femelles s'accouplant plus d'une fois, est arrivé à saturation au cours de l'expérience avec 90 % et 25 % de femelles polyandres dans les lignées E et F respectivement, de telle sorte qu'il fut impossible d'obtenir des lignées de femelles purement polyandres ou purement monogames. Les croisements effectués entre lignées sélectionnées ont ensuite montré que le degré de polyandrie chez les hybrides était proportionnel à la quantité relative de gènes en provenance de la lignée E. Ces travaux ont ainsi permis d'établir que le degré de polyandrie chez *S. exigua* est un trait autosomal (les gènes impliqués ne sont pas situés sur des chromosomes sexuels), polygénique, et héritable. L'existence ainsi démontrée d'une variance additive génétique au sein des populations sauvages nous indique que la sélection peut opérer dans la nature et ouvre de nouvelles voies d'investigation pour comprendre comment s'opère le maintien des niveaux de polyandrie en conditions naturelles.

c) L'apport des biotechnologies

Le développement rapide des biotechnologies offre de nouvelles perspectives pour comprendre comment la sélection naturelle façonne l'adaptation. Comme dans le cas de l'ingénierie phénotypique, il est possible d'avoir recours à une ingénierie génétique pour dépasser les limites de la variation naturelle. La manipulation génétique a à sa disposition différents outils qui permettent de produire des individus génétiquement identiques, d'introduire dans les organismes de nouveaux gènes, de modifier le nombre de copies d'un gène, et même de générer des mutations dirigées

vers un locus précis (Tatar 2000). Ces différentes techniques permettent d'aborder des points essentiels pour notre compréhension des relations entre gènes, comportement et adaptation. Par exemple, les différences entre les individus forment en quelque sorte la matière première sur laquelle le processus de tri de la sélection naturelle va pouvoir s'opérer. Cependant, l'idiosyncrasie comportementale, c'est-à-dire les patrons de réponse qui différencient un individu d'un autre et qui sont répétables chez l'individu ou son clone, reste encore mal comprise en écologie comportementale où l'on tend souvent à la traiter comme un bruit de fond. Pourtant, les différences inter-individuelles peuvent témoigner d'une certaine flexibilité adaptative, soit à travers une variabilité phénotypique ou à travers une variabilité dans les capacités d'apprentissage. Dans ce contexte, la capacité à cloner les individus peut s'avérer un outil particulièrement performant. Iguchi *et al.* (2001) ont ainsi récemment démontré en étudiant deux lignées clonales d'une espèce de saumon, *Onchyrhynchus masou macrodon*, que les différences entre individus dans des réponses comportementales basiques telles que la distance parcourue, l'utilisation de l'espace ou le mode de recherche de nourriture possédaient une base génétique et avaient des conséquences en termes de croissance des individus, ce qui suggère que ces variations inter-individuelles peuvent avoir des conséquences adaptatives.

Le développement des biotechnologies dans la sphère de l'écologie comportementale en est encore à ses balbutiements si l'on compare l'usage généralisé de ces techniques dans les neurosciences du comportement (Keverne 1997, Greenspan et Ferveur 2000). Néanmoins, le recours à ces techniques pourrait se développer rapidement (Tatar 2000, Wolf 2001). Il faut souligner que l'utilisation de ces techniques génétiques sophistiquées ne devrait pas forcément conduire à une vision réductionniste du comportement, en privilégiant systématiquement le déterminisme génétique. Ainsi Keverne (1997), dans une synthèse des travaux ayant recours à la technique de « knock-out » (technique permettant de rendre « silencieux » un gène pour en analyser les conséquences) pour étudier le cerveau des mammifères, conclut que si les gènes ont leur plus fort impact durant le développement du cerveau, le comportement des mammifères reste très largement dépendant des interactions sociales, du contexte et de l'expérience, trois dimensions capables même de moduler l'activité des gènes.

3.4 L'APPROCHE COMPARATIVE

Un dernier grand type d'approche en écologie comportementale repose sur la comparaison des traits des espèces actuelles. Établir des comparaisons entre espèces pour juger du caractère adaptatif d'un trait constitue une démarche récurrente en biologie évolutive en général (Darwin 1872, Zangerl 1948, Feselstein 1985, Cockburn 1991), et plus particulièrement dans les sciences du comportement (Hinde et Tinbergen 1958, Greene et Burghardt 1978, Gittleman 1989, Martins 1996). Le recours à la démarche comparative dans l'étude de l'adaptation s'est cependant intensifié au cours des quinze dernières années suite à un développement méthodologique sans précédent (Brooks et MacLennan 1991, Harvey et Pagel 1991, Pagel 1997, Martins 2000). L'objet de cette section est de présenter succinctement les principales méthodes comparatives employées en écologie comportementale, de justifier leur utilisation et de définir leurs conditions d'emploi. Nous illustrerons d'abord brièvement les méthodes qualitatives initialement employées en éthologie, avant d'exposer plus en détail les méthodes quantitatives modernes couramment utilisées aujourd'hui.

3.4.1 Méthodes qualitatives

a) Les lézards et les mammifères du désert du Chihuahuan

Au niveau le plus général, c'est la correspondance étroite que nous observons entre les organismes et leurs environnements qui nous amène à nous interroger sur la nature adaptative de tel ou tel trait. Un exemple classique sur les variations de coloration des espèces animales en fonction de l'environnement va nous servir à illustrer le raisonnement de base qui est employé au sein de la démarche comparative. Au nord du désert du Chihuahuan dans l'État du Nouveau Mexique aux États-Unis, est située une vallée encerclée de montagnes, le Bassin de Tularosa. En son centre, s'étale sur 715 kilomètres carrés le Monument National de *White Sands*, la plus grande étendue de dunes de gypses au monde. Le gypse minéral ordinaire, soluble dans l'eau, ne se trouve pas en général sous forme de sable. Mais la pluie et la neige qui tombent sur les montagnes environnantes dissolvent le gypse, le séparent des pierres et le déposent dans le bassin de Tularosa où il s'accumule après évaporation sous forme de cristaux de sélénium qui, sous l'effet des intempéries, sont progressivement réduits

en particules aussi fines que du sable. Au cours des temps géologiques s'est ainsi constitué un immense désert de sable d'un blanc si pur que l'endroit ressemble à certains moments de la journée à une vaste étendue enneigée. Des espèces variées d'animaux qui y vivent ont développé une coloration blanche qui leur permet de se confondre avec l'environnement. Trois espèces de lézards, normalement grises ou brunes, présentent ainsi dans le désert de sable blanc une coloration bien plus claire, allant même jusqu'au blanc. De même, *Perognathus goldmani*, un minuscule rongeur ne pesant pas plus de 30 grammes, arbore dans le désert un pelage blanc nuancé de jaune, alors que les individus de la même espèce qui vivent aux abords du désert sont d'un aspect gris brunâtre. Certaines espèces d'invertébrés, orthoptères ou coléoptères, présentent localement des formes claires. Mais à quelques kilomètres au nord-est, toujours dans le bassin de Tularosa, la situation est bien différente. Dans la région volcanique de la Vallée des Feux, le sol, formé par de larges coulées de laves solidifiées, est de couleur sombre. Là, les mêmes espèces de lézards et de souris sont d'une couleur presque noire, ce qui leur permet de passer inaperçus sur les rochers de basalte. On peut présumer que dans chaque environnement, la sélection naturelle a favorisé les variants les plus cryptiques car ils étaient moins exposés aux prédateurs. Sur la base de cette comparaison entre deux milieux et plusieurs espèces, la variation de la couleur du corps, claire ou foncée selon le milieu, semble constituer une adaptation à l'environnement immédiat.

b) Risques de prédation et enlèvement des coquilles d'œuf

Le même raisonnement est appliqué depuis longtemps pour juger de manière plus précise du caractère adaptatif de certains traits comportementaux (Gittleman 1989). Par exemple, une série d'études (Cullen 1957, Tinbergen *et al.* 1962a et b), pionnières dans le domaine, consistèrent à mettre en relation des différences comportementales avec certaines caractéristiques écologiques chez diverses espèces de laridés. Chez la mouette rieuse, *Larus ridibundus*, qui niche à même le sol, la couleur cryptique de l'œuf et du plumage du poussin les dissimulent efficacement dans l'environnement immédiat du nid constitué d'un mélange de sable et de végétation. Mais après l'éclosion, le blanc soyeux de l'intérieur de la coquille brisée, qui contraste fortement avec le substrat, vient rompre ce camouflage. Tinbergen et ses collègues (Tinbergen *et al.* 1962a et b) observèrent que peu de temps après l'éclosion d'un poussin, les parents retirent systématiquement

du nid les débris de coquille et les déposent à quelque distance de là. Chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), une espèce proche qui établit son nid sur les parois de falaises peu accessibles aux prédateurs, les parents enlèvent éventuellement les coquilles vides du nid, mais ils se contentent de les déposer à l'extérieur de la coupe du nid sans même quitter le nid si bien qu'elles peuvent rester bien en vue à côté des jeunes pendant tout le reste de la saison (Cullen 1957). Ce constat conduisit Tinbergen à suggérer que l'enlèvement des débris de coquilles avait pour fonction, chez la mouette rieuse, de diminuer le risque de prédation. Une série d'expériences (Tinbergen *et al.* 1962a et b) permit ensuite de démontrer que chez la mouette rieuse la présence de débris de coquilles à proximité du nid augmentait effectivement le risque que celui-ci soit découvert par un prédateur. Si le comportement d'enlèvement des coquilles possède bien un caractère adaptatif, on devait alors s'attendre à constater sa présence chez d'autres espèces proches nichant à même le sol, mais à ne pas le rencontrer chez celles nichant sur des falaises. Des études complémentaires (Cullen 1960, Hailman 1965) permirent de démontrer que tel était bien le cas.

c) Tisserins solitaires ou coloniaux

D'autres études pionnières s'appliquèrent à relier la variabilité interspécifique de l'organisation sociale à diverses caractéristiques environnementales. John Crook (1964) se pencha ainsi sur la diversité de l'organisation sociale chez les tisserins (famille des plocéidés), un groupe de passereaux d'Afrique et d'Asie qui ont pour caractéristique de construire un nid suspendu très élaboré. Bien qu'il n'existe entre ces espèces que très peu de différences morphologiques, leurs modes d'organisation sociale sont singulièrement contrastés. Certaines espèces sont solitaires et défendent un territoire, tandis que d'autres nichent en colonies. Certaines espèces sont socialement monogames (un mâle et une femelle formant un lien durable à l'époque de la reproduction et partageant les soins parentaux), alors que d'autres sont polygynes (un mâle s'associant avec plusieurs femelles et ne procurant que peu de soins à la nichée). Crook (1964) établit un lien entre ces différents aspects de l'organisation sociale et différents facteurs écologiques, tels que la disponibilité de la nourriture ou la pression de prédation. Les espèces solitaires et monogames tendent à occuper un habitat forestier et sont essentiellement insectivores. Un mode d'exploitation solitaire convient mieux à une telle ressource alimentaire qui est très dispersée dans l'environnement. Les espèces forestières défendent donc de grands

territoires et les individus des deux sexes doivent collaborer pour réussir à élever leurs jeunes. À l'inverse, les espèces coloniales et polygynes habitent la savane et se nourrissent de graines. Dans cet environnement, la nourriture est agrégée et largement disponible localement. Un mode d'exploitation grégaire est favorisé dans cet environnement car il permet de repérer plus facilement les zones où la nourriture est concentrée. Le milieu étant très ouvert, il est difficile de camoufler les nids et seuls quelques acacias procurent un emplacement propice à la nidification. Selon Crook, cette « crise du logement » contraint les individus à nicher à proximité les uns des autres dans les quelques arbres disponibles. Les mâles qui réussissent à contrôler les meilleurs sites de nidification obtiennent plusieurs femelles, tandis que ceux qui n'ont accès qu'aux moins bons sites échouent souvent dans leur tentative d'attirer ne serait-ce qu'une femelle. En raison de la très large disponibilité de la nourriture, une femelle est à même de s'occuper seule de la nichée et les mâles, ainsi débarrassés des tâches parentales, investissent la majeure partie de leur temps à attirer des femelles additionnelles.

Au titre des études pionnières, il convient de citer aussi les travaux de Peter Jarman (1974) sur les ongulés africains qui fournissent un autre exemple de mise en relation de la diversité de l'organisation sociale avec les conditions écologiques. Là encore, la méthode comparative a permis de rapprocher les variations dans l'organisation sociale des espèces avec le type de nourriture qu'elles exploitent, suggérant une relation causale entre ces deux variables.

3.4.2 Méthodes quantitatives

Les exemples précédents, issus d'études plutôt anciennes, sont assez simples pour donner l'impression que l'approche comparative permet de juger facilement du caractère adaptatif d'un trait donné. Il n'en va pas réellement ainsi. La simple comparaison directe entre espèces peut en fait se révéler un exercice périlleux et conduire, si l'on ne prend pas un minimum de précautions, à des conclusions erronées. Tout d'abord, les méthodes qualitatives qui se bornent à établir verbalement des liens entre traits comportementaux et caractéristiques écologiques ne permettent pas en toute rigueur d'inférer une relation causale à partir d'une simple association. Par exemple, dans le cas des tisserins exposé précédemment, il est suggéré que les espèces de savanes forment des colonies du fait de leur régime granivore. Or, il serait également possible d'envisager que la pression de prédation est en

réalité l'élément responsable du mode de vie coloniale de ces espèces et que l'adoption d'un régime granivore n'est qu'une conséquence liée à la nécessité pour des individus vivant en groupe d'exploiter une ressource alimentaire divisible et localement abondante (Krebs et Davies 1987).

Établir une relation de causalité entre deux traits phénotypiques ou entre un trait phénotypique et une caractéristique écologique à partir d'une comparaison entre espèces actuelles suppose de pouvoir estimer les états ancestraux des deux variables et de dégager un scénario d'évolution couplée permettant de préciser l'ordre dans lequel les transitions d'état sont apparues pour chacune d'entre elles. Sinon, on s'expose à tous les risques inhérents à l'interprétation causale d'une corrélation (voir la figure 3.3). Par ailleurs, la simple méthode qualitative ne permet pas d'estimer rigoureusement le degré d'association entre les variables et reste en quelque sorte un « modèle verbal ». Une approche plus formelle consisterait à soumettre l'hypothèse d'une association entre deux variables à un test statistique. Par exemple, dans le cas des laridés développé ci-dessus, une première approche pourrait consister à construire un tableau à double entrée permettant de ranger les espèces selon qu'elles nidifient sur le sol ou dans les falaises et selon qu'elles retirent les débris de coquille après l'éclosion ou pas. Un test de χ^2 permettrait alors de tester l'hypothèse nulle d'absence d'association entre la présence du comportement de retrait des coquilles et la nature du site de nidification.

Cependant, il n'est en fait pas toujours possible de pratiquer de tels tests statistiques simplement en comparant les espèces entre elles. Il convient en effet de retirer au préalable certains effets dits « confondants » en ce sens qu'ils tendent à masquer une association entre deux variables ou au contraire à en induire une de manière erronée. Les deux principaux écueils des comparaisons entre espèces concernent l'effet de la taille du corps et la dépendance phylogénétique entre les espèces (Harvey et Pagel 1991).

a) L'effet de la taille du corps : un problème d'allométrie

Les différents traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux des organismes tendent à se modifier en taille, forme ou intensité en relation avec la taille du corps. La forme prise par la relation entre la taille d'un trait donné et celle du corps doit être prise en compte dans une analyse comparative. Une excellente démonstration de l'effet de la taille comme variable confondante dans une analyse comparative

concerne l'étude de la variation de la taille du cerveau chez les mammifères (Harvey et Bennett 1983, Cockburn 1991). En comparant directement les espèces, on observe que les mammifères aquatiques ont en moyenne un cerveau plus grand que les mammifères terrestres. Est-il possible à partir de ce constat d'inférer quelque chose sur l'influence du milieu marin sur le développement du système nerveux? Peut-on conclure, par exemple, que le milieu marin sélectionne les cerveaux de plus grande taille? Certainement pas. Considérons tout d'abord nos deux groupes. Chez les mammifères terrestres, on rencontre des espèces de très petite taille, telles les musaraignes qui ne pèsent que quelques grammes. À l'inverse, c'est chez les mammifères marins que l'on trouve les plus grands animaux vivants. Afin de juger de la taille relative du cerveau chez les ongulés et les carnivores marins face à leurs homologues terrestres, il convient donc de prendre en compte l'effet de l'échelle. En effet, ramenée à la taille du corps, la taille relative du cerveau ne présente plus du tout le même pattern de variation. Chez les mammifères de petite taille, le poids du cerveau peut représenter environ 5 % du poids corporel, alors qu'il ne correspond plus qu'à 0,05 % de la masse corporelle chez les plus grandes espèces de cétacés. La relation est donc l'inverse de celle obtenue avec la taille absolue du cerveau.

Une manière simple de résoudre le problème d'échelle semble donc de diviser la taille du cerveau

par celle du corps. Néanmoins, cette procédure n'est guère satisfaisante car elle considère implicitement que la relation entre cerveau et taille du corps est linéaire. En fait, pour décrire les changements de taille d'un organe donné (*i.e.* une mesure de longueur) en fonction de la taille du corps (souvent mesurée par une masse ou un volume), il est préférable d'utiliser une relation d'allométrie tenant compte du fait que le volume ou la masse est une fonction puissance de la longueur. La relation d'allométrie entre deux variables X et Y se traduit par l'équation :

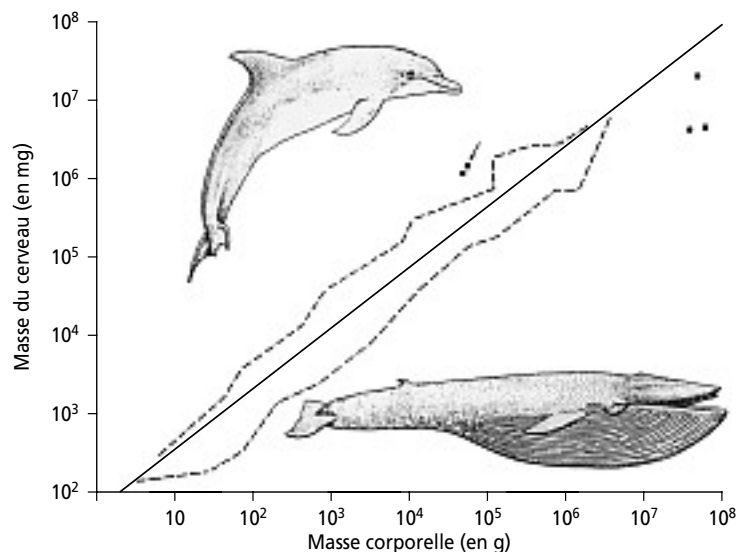
$$Y = aX^b$$

Cette relation exponentielle peut être rendue linéaire en utilisant le logarithme de chacune des deux variables. On obtient ainsi la relation suivante :

$$\log(Y) = b \log(X) + \log(a)$$

On peut alors estimer la valeur de l'exposant b dans la relation d'allométrie d'après la pente de la régression entre les deux variables après transformation logarithmique. Cette pente est une mesure du changement différentiel de Y selon X . Lorsque la valeur de b est supérieure à 1, Y augmente en taille plus vite que X , et on parle alors d'allométrie positive. Dans le cas contraire ($b < 1$), Y augmente en taille moins vite que X ce qui correspond à une allométrie négative. Appliquée à la relation taille du cerveau/taille du corps chez les mammifères, on trouve qu'un coefficient b de 0,75 décrit bien les données (Figure 3.5).

Figure 3.5 Taille du cerveau et taille corporelle chez les mammifères.



La ligne de régression est celle calculée pour l'ensemble des mammifères. Les pointillés délimitent la zone où se situent la très grande majorité des espèces de mammifères. Seules les espèces dont les points sortent de ce nuage sont visualisées. La flèche indique la position de l'espèce humaine qui présente le plus gros cerveau relativement à la taille corporelle. Le point situé immédiatement à côté est celui d'un dauphin qui présente donc une taille relative du cerveau semblable à celle de notre espèce. Enfin, il apparaît clairement, qu'une fois prise en compte la taille corporelle, les baleines ont la plus petite taille relative du cerveau parmi tous les mammifères. (Figure extraite de Cockburn 1991).

Il apparaît alors que la plus grande déviation positive par rapport à la droite de régression correspond à l'espèce humaine, suivie de près par une espèce de dauphin. En fait, la plus grande déviation négative, correspondant à un cerveau relativement plus réduit compte tenu de la taille du corps, se rencontre chez les baleines, probablement dû au fait que ces espèces disposent de quantités considérables de graisse. Ainsi, dans les faits, la relation est inverse de celle qui semblait évidente avec les données brutes.

Dans de nombreux cas, il ne sera donc pas possible de comparer directement les valeurs d'un trait donné entre espèces sans retirer l'effet de la taille du corps. Cette correction sera effectuée en analysant non plus les valeurs brutes mais les résidus de la relation d'allométrie.

b) L'effet de la phylogénie

La prise en compte de la relation d'allométrie ne suffit pas dans l'exemple précédent à rendre la comparaison entre espèces exemptes de tous reproches. Dans une analyse statistique rigoureuse, les points utilisés sont censés être indépendants. Ils ne le sont certainement pas ici. Si chaque point correspond à une espèce unique, certaines espèces appartiendront à un même genre ou une même famille. Or, les espèces proches phylogénétiquement ont souvent de nombreuses caractéristiques en commun (Felsenstein 1985). Harvey et Pagel (1991) analysent en détail les sources de ressemblance entre espèces qui font qu'elles ne peuvent pas être considérées comme des points indépendants au sein d'une analyse comparative. Pour résumer, les caractères étudiés peuvent être similaires chez des espèces différentes pour au moins deux raisons bien distinctes (Figure 3.6) : l'existence d'un ancêtre commun (les traits sont alors **homologues** au plan évolutif), ou le phénomène d'**homoplasie** (dans lequel les traits sont **analogues** par **convergence** ou **réversion** évolutive). Le fait de grouper dans une même analyse des points non indépendants impliquerait donc une forte pseudo-réplication, ce qui aurait pour effet de grossir artificiellement la taille de l'échantillon et le nombre de degrés de liberté dans l'analyse.

Le point fondamental est que l'approche comparative, en tant que mode d'étude de l'adaptation, a pour objectif d'évaluer les arguments empiriques en faveur du phénomène de convergence. Il s'agit de définir combien de fois un caractère a évolué indépendamment en réponse aux mêmes conditions environne-

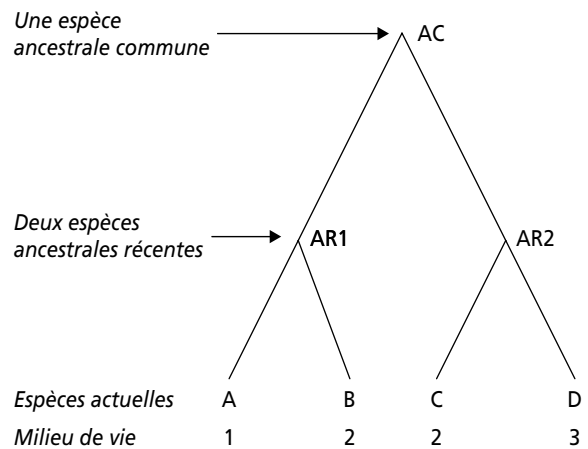


Figure 3.6 Les deux raisons de la ressemblance entre espèces.

(1) Le fait de partager un ancêtre commun plus ou moins récent fait que les espèces proches se ressemblent plus que des espèces plus éloignées. Cela est dû au fait qu'elles ont eu la même histoire évolutive tant que leurs lignées n'étaient pas séparées, c'est-à-dire pendant la plus grande partie de leur histoire. C'est la ressemblance par homologie. Dans ce diagramme, les espèces A et B d'une part et C et D d'autre part se ressemblent entre elles parce que leurs traits sont homologues évolutivement car hérités d'un ancêtre commun (AR1 pour les espèces A et B, et AR2 pour les espèces C et D). Des ressemblances entre les 4 espèces actuelles peuvent aussi résulter du fait qu'elles partagent un ancêtre (AC), certes plus ancien, mais commun tout de même.

(2) Les caractères des espèces peuvent aussi se ressembler à cause du fait qu'elles sont adaptées au même milieu. C'est le cas des espèces B et C dans ce diagramme qui toutes les deux vivent dans le milieu 2. Dans ce cas, les caractères sont seulement analogues et si B et C se ressemblent sur certains traits, on parle de convergence évolutive ou d'homoplasie.

Dans une analyse comparative, seules les ressemblances dues aux convergences évolutives nous permettent d'étudier la relation existant entre les traits des espèces pour en inférer des informations sur l'adaptation à des conditions données. Les diverses méthodes d'analyse comparative visent donc à distinguer ce qui, dans les caractères des espèces, est dû à l'homologie (c'est-à-dire à l'inertie phylogénétique) de ce qui relève réellement de l'adaptation.

mentales. Il est donc crucial de séparer homologie et analogie, de distinguer ce qui est similaire par ancêtre commun de ce qui est similaire par convergence écologique. La prise en compte de la phylogénie (Encart 3.2) devient alors primordiale.

Comme classiquement en statistique, deux types d'erreur sont susceptibles de survenir lorsqu'un test statistique d'association est effectué sans prendre en

Qu'est ce qu'une phylogénie ?

Les phylogénies permettent de décrire les relations de parenté supposées exister entre les espèces, en les retraçant au sein d'un arbre phylogénétique (assimilable grossièrement à un arbre généalogique). Cet arbre illustre depuis une espèce ancestrale les diverses ramifications qui ont abouti aux espèces reconnues actuellement. Lorsqu'elle est spécifiée, la longueur des branches de l'arbre qui relient les espèces entre elles deux à deux (dans le cas où la phylogénie est complètement résolue) retrace le temps écoulé depuis leur divergence. Dans le passé, différents caractères (principalement morphologiques, mais aussi physiologiques ou comportementaux) ont été utilisés pour établir des phylogénies sur la base des ressemblances entre les espèces. Mais, lorsqu'elles sont disponibles, les phylogénies basées sur l'information moléculaire sont généralement préférables à toutes autres (Sibley et Ahlquist 1987, Bledsoe et Raikow 1990; voir cependant Hillis 1987, Hillis *et al.* 1994). Elles peuvent être établies à partir des techniques d'hybridation ADN-ADN ou, mieux,

en séquençant et comparant certaines parties du génome entre espèces. Lorsqu'une contradiction entre les phylogénies moléculaires et celles basées sur des caractères phénotypiques est constatée, il est recommandé de se fier à l'information moléculaire. En effet, l'existence de similarités entre espèces dans les caractères phénotypiques peut être due à des phénomènes de convergence évolutive et ne fournit alors pas d'information fiable sur les relations de parenté entre espèces (McCracken et Sheldon 1998).

Il est crucial de garder à l'esprit que les arbres phylogénétiques ne constituent, pour l'analyse comparative, que des présupposés de travail générés à partir d'un ensemble limité de données. En conséquence, la fiabilité des résultats obtenus à partir d'une analyse comparative peut être étroitement liée à l'exactitude de la phylogénie utilisée. Celle-ci dépend notamment de la quantité d'information utilisée pour construire les relations de généalogie entre espèces (Huelsenbeck *et al.* 1996).

compte l'effet de la dépendance phylogénétique entre les espèces (Figure 3.7). Dans le cas de l'erreur de type 1, le fait de ne pas prendre en compte la phylogénie amènera à rejeter l'hypothèse nulle d'absence de relation entre les deux variables étudiées, alors que dans les faits, il n'existe pas de relation. Dans le cas de l'erreur de type 2, l'hypothèse nulle est acceptée alors qu'elle devrait être rejetée.

Il reste possible que dans certains cas les variables étudiées soient peu influencées par la phylogénie. Alors, la comparaison directe entre espèces et l'utilisation d'une méthode comparative prenant en compte l'information phylogénétique donnent généralement les mêmes résultats. Mais plusieurs travaux ont permis de montrer que dans le cas où l'inertie phylogénétique influence fortement l'état des variables étudiées, les deux méthodes peuvent fournir des résultats très différents, voire complètement opposés. Ainsi, Serge Morand et Robert Poulin (1998) ont étudié la relation entre la richesse spécifique en parasites helminthes (cestodes, digènes et trématodes), et la taille et la densité des hôtes chez 79 espèces de mammifères terrestres. Les espèces hôtes de plus grande taille étaient *a priori* supposées héberger un plus grand nombre

d'espèces de parasites (Gregory *et al.* 1996), car elles sont censées offrir une plus grande diversité de niches et mieux supporter une plus grande charge parasitaire. Cependant, le taux d'infestation des individus dépend aussi largement du nombre d'hôtes disponibles pour la colonisation, si bien que la densité en hôtes peut aussi être un facteur déterminant de la richesse spécifique en parasites (Bell et Burt 1991, Côté et Poulin 1995). Les résultats obtenus par Morand et Poulin (1998) sont très démonstratifs (Figure 3.8). La simple comparaison entre espèces amenait à conclure que la richesse spécifique en parasites était positivement corrélée à la taille de l'hôte et négativement corrélée à la densité d'hôtes. À l'inverse, l'emploi d'une méthode comparative enlevant l'effet confondant de la phylogénie démontrait l'absence de relation entre richesse spécifique en parasites et taille de l'hôte, et mettait en évidence une relation, positive cette fois, entre richesse spécifique en parasites et densité en hôtes (Figure 3.8). Cet exemple montre bien l'importance de la prise en compte des relations phylogénétiques entre les espèces étudiées si l'on veut extraire de la comparaison des espèces des informations sur les processus d'adaptation.

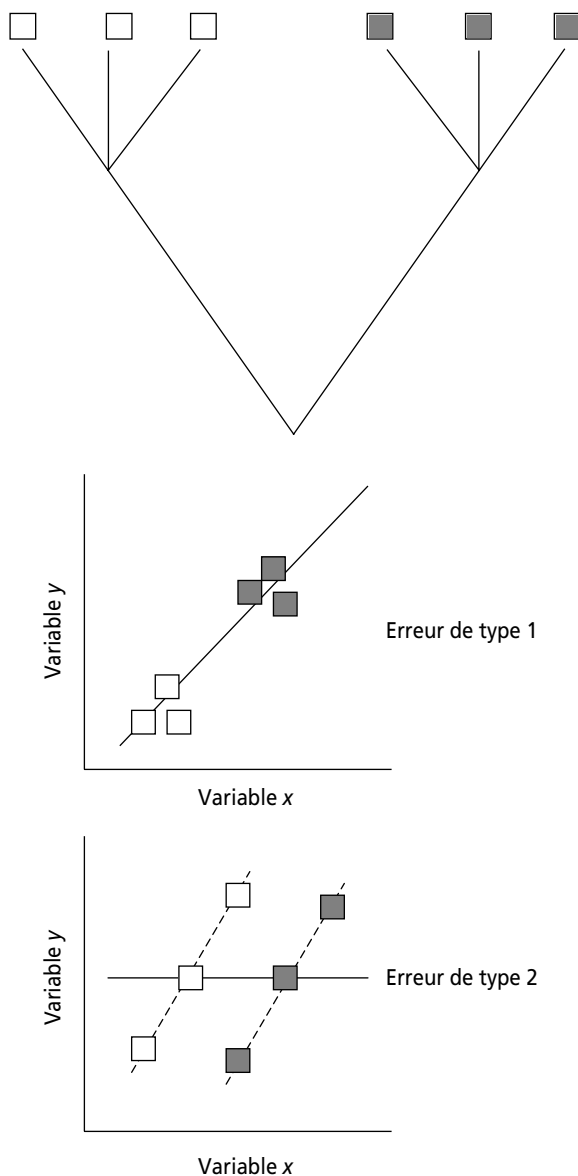


Figure 3.7 Types d'erreurs susceptibles d'être commises en l'absence de contrôle de la dépendance phylogénétique entre les espèces.

Les carrés symbolisent des espèces distinctes et leur couleur, blanc ou noir, signale leur appartenance à un même niveau taxonomique (par exemple les espèces de même couleur appartiennent au même genre). Les espèces proches (ici de même couleur) sont susceptibles de posséder plus de caractères en commun que des espèces éloignées (deux espèces symbolisées par des carrés de couleurs différentes) du fait de l'inertie phylogénétique. Dans le premier cas **(a)**, la corrélation obtenue entre la variable *x* et la variable *y* est artificielle car les espèces représentées par des carrés noirs et celles représentées par des carrés blancs ne sont en fait pas indépendantes. On va donc rejeter l'hypothèse nulle d'indépendance entre les deux variables alors que celle-ci est vraie : on commet ainsi une erreur de type 1. Dans le second cas **(b)** il existe en fait une relation positive entre les deux variables à l'intérieur de chaque groupe d'espèces mais l'analyse qui oublie de corriger pour la dépendance phylogénétique confirme l'hypothèse nulle d'absence de relation entre les deux variables alors que celle-ci est fausse : on commet une erreur de type 2.

c) Le problème des caractères ancestraux

Pour comprendre l'évolution d'un trait comportemental, il n'est pas suffisant de connaître les différents états pris par ce caractère chez les organismes actuels, il est aussi nécessaire de déterminer l'état du trait chez les espèces ancestrales putatives. Cela n'est pas sans poser de problème puisqu'il n'existe pas de traces fossiles des comportements ancestraux. Il n'est donc pas possible, comme pour les traits morphologiques, de caler notre reconstruction sur d'éventuels fossiles. L'utilisation de l'information phylogénétique peut permettre, au prix de quelques présupposés sur la nature du processus évolutif, d'évaluer les états pris par les différentes variables étudiées au sein des espèces

ancestrales. La reconstruction des caractères ancestraux peut s'effectuer selon différentes méthodes (Brooks et McLennan 1991, Harvey et Pagel 1991, Cunningham *et al.* 1998, Garland *et al.* 1999).

➤ La parcimonie

La méthode du maximum de parcimonie a été pendant longtemps la méthode la plus employée pour reconstruire les caractères ancestraux. Son principe est simple. Il s'agit, pour rendre compte de la distribution des états observés parmi les espèces actuelles, de trouver le scénario d'évolution le long de l'arbre qui minimise le nombre de transitions évolutives, c'est-à-dire de changements d'état du caractère étudié

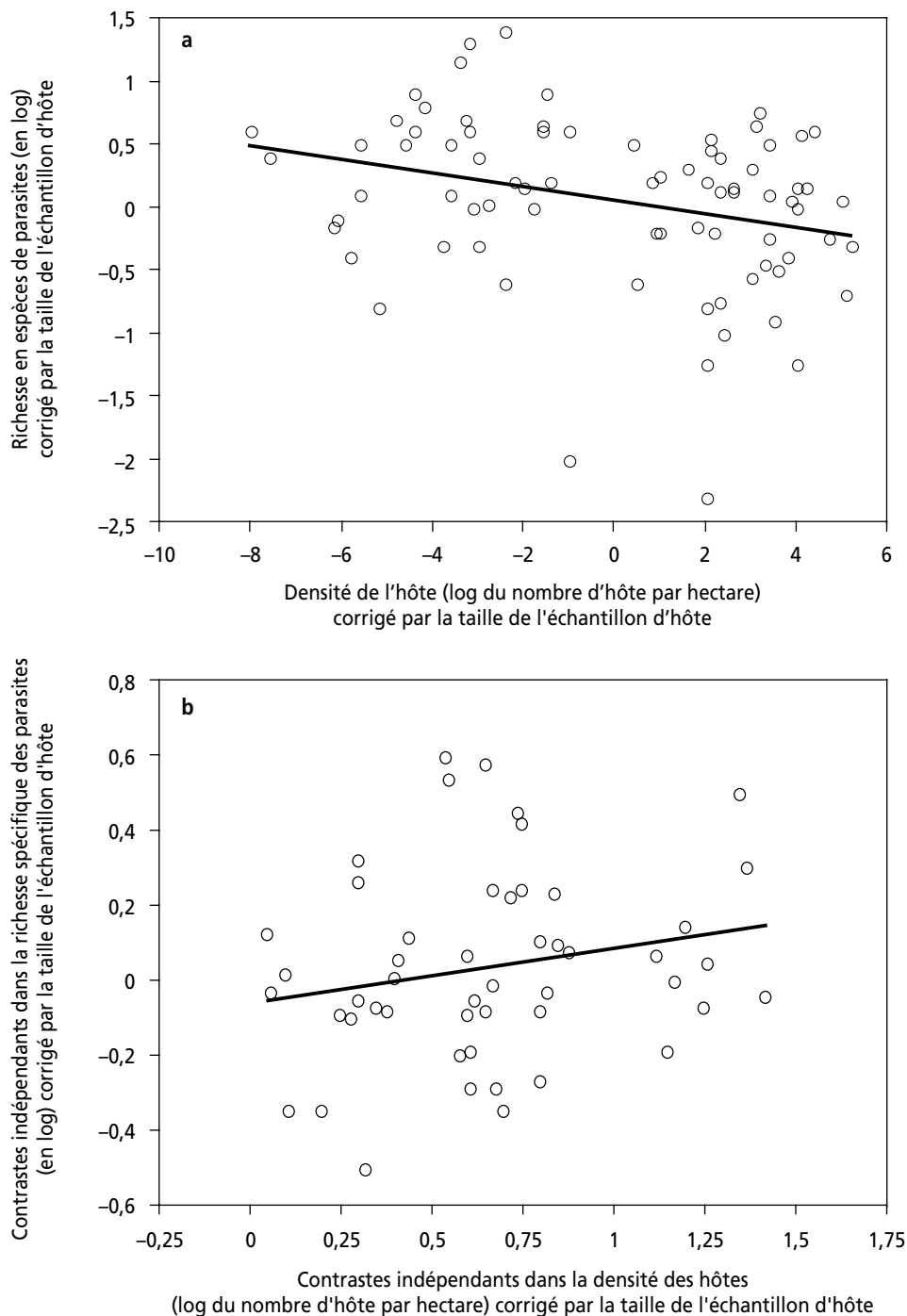


Figure 3.8 L'importance de l'inertie phylogénétique dans les analyses comparatives.

Relation entre la richesse spécifique en parasites trouvés sur une espèce donnée de mammifère terrestre en fonction de la densité de cette espèce hôte. Les deux axes sont corrigés pour l'effet du nombre d'hôtes échantillonnés car le nombre d'espèces de parasite trouvé sur une espèce donnée augmente quand le nombre d'hôtes auscultés augmente. Il s'agit d'un effet d'échantillonnage classique. Les contrastes utilisés en (b) sont indépendants entre eux et corrigent pour les relations d'apparement entre les espèces (voir figure 3.10). **(a)** Résultat obtenu sans tenir compte de l'inertie phylogénétique. La diversité spécifique des parasites diminue lorsque la densité des hôtes augmente. **(b)** Les mêmes données mais analysées en tenant compte de l'inertie phylogénétique par la méthode des contrastes. Cette fois-ci, la diversité spécifique augmente avec la densité de l'espèce hôte. Modifié de Morand et Poulin 1998.

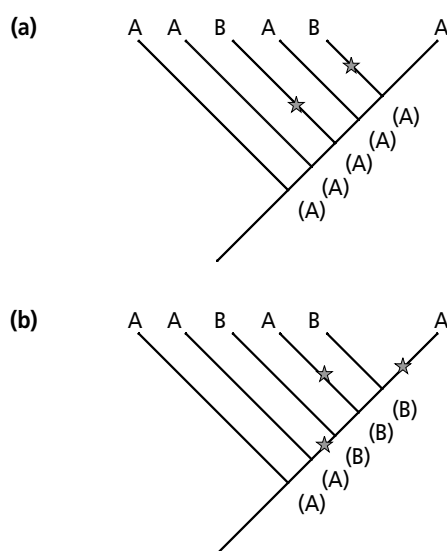


Figure 3.9 Utilisation de la parcimonie pour reconstruire l'état ancestral d'un caractère sur un arbre phylogénétique.

On considère ici un caractère qui peut prendre deux formes distinctes A et B. Les valeurs situées au bout des branches de l'arbre représentent l'état du caractère tel qu'il est observé chez 6 espèces actuelles. Les valeurs entre parenthèses situées aux nœuds de l'arbre représentent des valeurs reconstruites. Deux scénarios (entre autres) sont possibles. **(a)** Le caractère A est jugé ancestral et seulement deux transitions indépendantes (figurées par les étoiles) de A vers B suffisent à rendre compte de la distribution de l'état du caractère chez les espèces actuelles. **(b)** Ce scénario évolutif alternatif implique une transition de A vers B et deux transitions de B vers A. Ce second scénario est moins parcimonieux que le premier qui sera donc préféré.

lors du passage d'une espèce ancestrale aux espèces actuelles. Par exemple, dans le cas le plus simple, si tous les membres d'un groupe monophylétique (c'est-à-dire l'ensemble des espèces descendantes d'une seule et même espèce ancestrale) possèdent une crête sur le sommet de la tête, il est parcimonieux de penser que leur ancêtre commun possédait lui aussi cet attribut. La figure 3.9 illustre l'application du principe de parcimonie à un cas réel (*cf.* Cunningham *et al.* 1998 pour une présentation plus détaillée). En pratique cependant, les cas sont souvent bien plus compliqués. Il existe alors différents algorithmes de parcimonie qui permettent de reconstruire les états ancestraux, disponibles par exemple avec le logiciel MacClade 3.0 (Maddison et Maddison 1992). Cependant, le principe de parcimonie dans les reconstructions des caractères sur les phylogénies peut montrer ses limites quand l'on compare un grand nombre

d'espèces. Par exemple, Cécile Rolland et ses collaborateurs (1998), dans une étude sur les caractères écologiques en relation avec l'évolution de la reproduction coloniale chez les oiseaux ont, sur un jeu de 320 espèces obtenu un total de 750 reconstructions possibles et également parcimonieuses, en ce sens qu'elles impliquaient toutes autant de changements évolutifs sur la totalité de l'arbre phylogénétique. Une telle situation pose un problème de traitement statistique qui sera résolu au paragraphe 3.4.2 (d) « Un exemple de méthode directionnelle ».

d) Les grands types de méthodes quantitatives

À partir des phylogénies (qui, il ne faut pas l'oublier, peuvent être plus ou moins précises) différentes méthodes quantitatives existent pour tester le caractère adaptatif d'un trait. On peut distinguer deux grandes familles de méthodes (Harvey et Pagel 1991, Martins 2000).

Les méthodes **corrélationnelles** : elles vérifient la significativité du degré d'association ou de dépendance entre deux variables (deux caractères ou un caractère et une variable environnementale) en tenant compte des relations de généalogie entre les espèces.

Les méthodes **directionnelles** : elles retracent l'évolution de caractères spécifiques le long de l'arbre phylogénétique. À partir de la reconstruction des états ancestraux du caractère, il devient possible de retracer l'ordre chronologique des changements d'état successifs.

La description détaillée de l'ensemble des méthodes d'analyse comparative ne relève pas de l'objectif du présent ouvrage, et nous renvoyons les lecteurs désireux d'approfondir cette question vers les ouvrages de Harvey et Pagel (1991) et de Martins (2000). Nous n'illustrerons donc ici qu'un exemple de chacun de ces types de méthodes.

➤ Un exemple de méthode corrélacionnelle

Historiquement, les premières méthodes permettant de s'affranchir du poids de l'inertie phylogénétique visaient à analyser le degré d'association entre deux variables d'intérêt chez les espèces actuelles. On peut par exemple se demander : est-ce que les espèces de mammifères carnivores ont des territoires plus grands que les herbivores ? Ou bien, comme dans la figure 3.8 : est-ce que le nombre d'espèces de parasites exploitant un même hôte dépend de la densité de cet hôte ? Ce type de question se résume à l'étude de corrélations entre divers paramètres : dans le cas de la première question, il s'agit de savoir si la taille

des territoires des espèces est corrélée à leur mode d'alimentation ; dans la seconde, il s'agit de savoir si le nombre d'espèces parasite est corrélé à la taille de l'hôte.

Nous avons vu plus haut pourquoi, pour répondre à de telles questions, il est nécessaire de prendre en compte la relation phylogénétique existant entre les espèces voisines. Imaginons que nous disposions d'une phylogénie comme celle décrite dans la figure 3.10 a, et des informations sur deux variables continues X et Y dont nous soupçonnons qu'elles présentent une évolution corrélée. Felsenstein (1985) a été le premier à proposer une méthode pour traiter ce genre de questions dans le cas de variables continues. Sa méthode repose sur deux présupposés majeurs : 1) l'évolution des caractères le long d'une branche de l'arbre phylogénétique se fait d'une manière aléatoire et donc les changements au cours du temps dans la valeur des traits peuvent être modélisés par un mouvement brownien ; 2) les changements se produisant le long d'une branche de l'arbre sont indépendants de ceux se produisant dans les autres branches de l'arbre. L'idée générale est que, s'il est vrai que les espèces ne

sont pas indépendantes car elles partagent un ancêtre commun, il est par contre vrai que, moyennant ces présupposés, on peut considérer que depuis leur divergence, ces deux espèces ont évolué indépendamment. En conséquence, si l'on est capable de quantifier le degré de différenciation entre deux espèces depuis leur divergence, alors ce degré de divergence constitue une information qui, d'un point de vue statistique, est bien indépendante de la divergence survenue entre deux autres taxa dans le même arbre phylogénétique. Ce degré de divergence entre espèces proches peut être facilement représenté par la différence de la valeur du trait d'intérêt (X ou Y) chez les deux espèces en question (Figure 3.10 b). Cette différence quantifie un **contraste** entre espèces. C'est pour cela que la méthode est classiquement appelée la méthode des contrastes. Si, par exemple, dans le cas de la relation entre la variable X et la variable Y , l'espèce A présente une valeur de Y de 11 et une valeur de X de 157, alors que l'espèce B présente des valeurs de Y de 15 et X de 160, alors les contrastes entre elles en X sont $15 - 11 = 4$ (en unités de mesure de la variable X), et les contrastes entre elles en Y sont de $160 - 157 = 3$

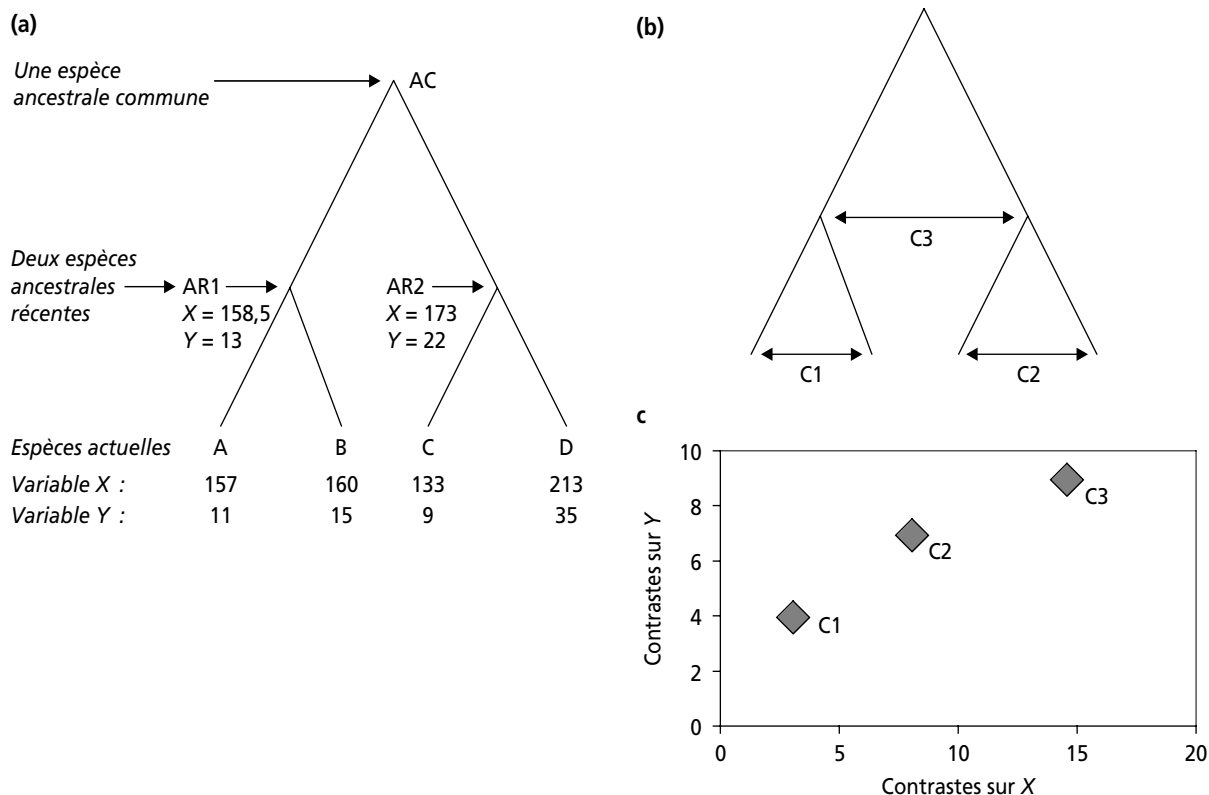


Figure 3.10 Le principe de la méthode des contrastes.

(a) Phylogénie et valeur des variables étudiées pour les espèces actuelles (A à D) et les espèces ancestrales (AR1 et AR2). (b) Contrastes indépendants. (c) Régression obtenue entre les contrastes.

(en unités de mesure de la variable Y). Dans la mesure où la longueur des branches entre l'espèce ancestrale AR1 et les espèces A et B est la même (Figure 3.10 a), on peut aussi inférer la valeur du trait pour l'espèce ancestrale AR1 comme étant la moyenne de la valeur du trait pour les deux espèces actuelles (Figure 3.10), soit 158,5 pour X et 13 pour Y . On peut alors calculer aussi le contraste entre les deux espèces ancestrales AR1 et AR2 (contraste C3 de la figure 3.10.b), et ainsi de suite. Si N est le nombre d'espèces actuelles dans l'arbre étudié, on obtient ainsi $N - 1$ contrastes indépendants pour chacune des variables étudiées. On peut ensuite étudier la relation entre ces deux séries de contrastes (Figure 3.10 c).

Cette méthode a été utilisée par de très nombreux auteurs, comme par exemple Morand et Poulin (1998) pour la figure 3.8. Plusieurs logiciels sont disponibles pour extraire ces contrastes en fonction de la phylogénie. Nous avons vu que les résultats quant à l'association entre deux variables obtenus en tenant compte de la phylogénie peuvent différer grandement de ceux obtenus directement en utilisant les espèces sans prendre en compte la phylogénie (Figure 3.8). Il faut cependant noter que le fait de transformer les données en contrastes pour étudier la relation entre les variables X et Y a pour effet de légèrement changer la nature de la question posée. À l'origine notre question était : « Est-ce que les variables X et Y sont corrélées entre elles chez les espèces actuelles ? » Lorsque l'on étudie la relation entre les contrastes en X et les contrastes en Y , la question devient : « Est-ce qu'une évolution dans un sens dans la variable X est corrélée à une évolution dans un sens ou dans l'autre dans la variable Y ? »

► Un exemple de méthode directionnelle

La méthode des contrastes nécessite, pour être appliquée, de travailler sur des variables continues. Cependant, très souvent en comportement nous avons affaire à des variables binaires : l'animal fait ceci ou ne le fait pas, l'espèce vit en montagne ou dans tout autre milieu, les individus de l'espèce se nourrissent en groupe ou se nourrissent en solitaire. Diverses méthodes ont été développées pour aborder l'analyse comparative de ce type de données. L'une d'entre elles est la méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes développée par Mark Pagel (1994, 1997). Nous l'illustrerons avec une étude des facteurs environnementaux qui apparaissent corrélés à la reproduction coloniale chez les oiseaux (Rolland *et al.*

1998). Comme nous le verrons au chapitre 12, la reproduction coloniale est courante chez les oiseaux et particulièrement chez les oiseaux marins où la très grande majorité des espèces (plus de 95 %) se reproduisent au sein de colonies. Les espèces peuvent donc soit se reproduire en solitaire (codée comme l'état 0), soit au sein de colonies de reproduction (codé comme l'état 1). La question était de comprendre les corrélats écologiques de ce comportement. En particulier, la très forte incidence de la colonialité chez les oiseaux marins avait classiquement conduit à penser que le milieu marin, en quelque sorte, imposait aux animaux l'exploitant de se reproduire en colonies. Il s'agissait là en fait d'une interprétation en termes de causalité de la forte corrélation apparente existant entre le milieu marin et la colonialité. Les diverses reconstructions également parcimonieuses du caractère mode de reproduction indiquent que dans la portion de la phylogénie étudiée par Rolland et ses collaborateurs il s'est produit entre 18 et 21 transitions vers le milieu marin. Cela permettait d'espérer une bonne puissance des tests comparatifs.

La méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes utilise la méthode du maximum de vraisemblance pour estimer les taux de changement le long de l'arbre phylogénétique dans l'état de deux variables d'intérêt. Elle permet d'effectuer un certain nombre de tests complémentaires. Un premier modèle est ajusté aux données sous l'hypothèse que les caractères ont évolué indépendamment l'un de l'autre (Figure 3.11 a). Ce premier modèle permet d'estimer les quatre taux d'évolution correspondant à chacune des transitions considérées. Un second modèle permettant l'évolution conjointe des deux variables est ajusté aux données (Figure 3.11 b). Le premier test, appelé test omnibus, compare l'ajustement de ces deux modèles aux données par un test de rapport de vraisemblance. Ce test permet de savoir si l'évolution de la première variable (ici par exemple le mode de reproduction) et de la deuxième variable (ici le fait de vivre ou non en milieu marin) se fait de manière corrélée : si c'est le deuxième modèle à huit paramètres qui est retenu, l'hypothèse d'une évolution conjointe est soutenue statistiquement. Rolland et ses collaborateurs constatent que dans le cas de l'évolution de la colonialité en relation avec le milieu marin chez les oiseaux, c'est effectivement le cas : ces deux caractéristiques ont montré une évolution hautement corrélée. Ce résultat pourrait paraître trivial pour toute personne étudiant les oiseaux marins. Mais en fait, il démontre que la corrélation évidente observée chez les espèces actuelles n'est pas le fruit de la seule

inertie phylogénétique : en d'autres termes, cette association n'est pas due au fait que toutes les espèces marines actuelles seraient les descendantes d'une même espèce ancestrale ayant effectivement vécu dans le milieu marin et ayant présenté une reproduction coloniale. Cette ressemblance entre les espèces est donc très probablement le fruit d'une sélection et d'une adaptation. Reste à interpréter le sens biologique de cette corrélation.

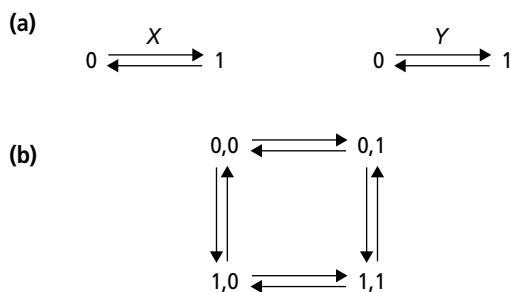


Figure 3.11 Les principes de la méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes. (a) Les quatre paramètres estimés par le premier modèle présumant une évolution indépendante des deux variables. (b) Diagramme de flux avec les huit paramètres estimés par le modèle présumant une évolution conjointe des deux variables.

La méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes permet alors d'effectuer des tests de contingence, c'est-à-dire de se poser des questions du genre : « Est-ce que le fait de vivre dans le milieu marin favorise le passage de l'état solitaire à l'état colonial ? » Question que l'on peut reformuler ainsi : « Est-ce que l'évolution de l'état solitaire à l'état colonial est plus probable lorsque les espèces vivent dans le milieu marin que lorsqu'elles vivent dans tout autre milieu ? » Le résultat de Rolland *et al.* (1998) est relativement surprenant : non seulement la réponse à cette question est négative (le test n'était pas significatif), mais ils trouvent que c'est exactement le contraire qui se produit : la probabilité que les espèces commencent à exploiter le milieu marin est significativement plus forte quand les espèces sont déjà coloniales que lorsqu'elles ne le sont pas.

Enfin, la méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes permet d'effectuer des tests de précédence qui permettent de répondre à des questions du genre : « Est-ce que les changements survenus dans une des deux variables sont survenus avant les changements survenus dans l'autre variable ? » Rolland *et al.* (1998) trouvent, par exemple, que le

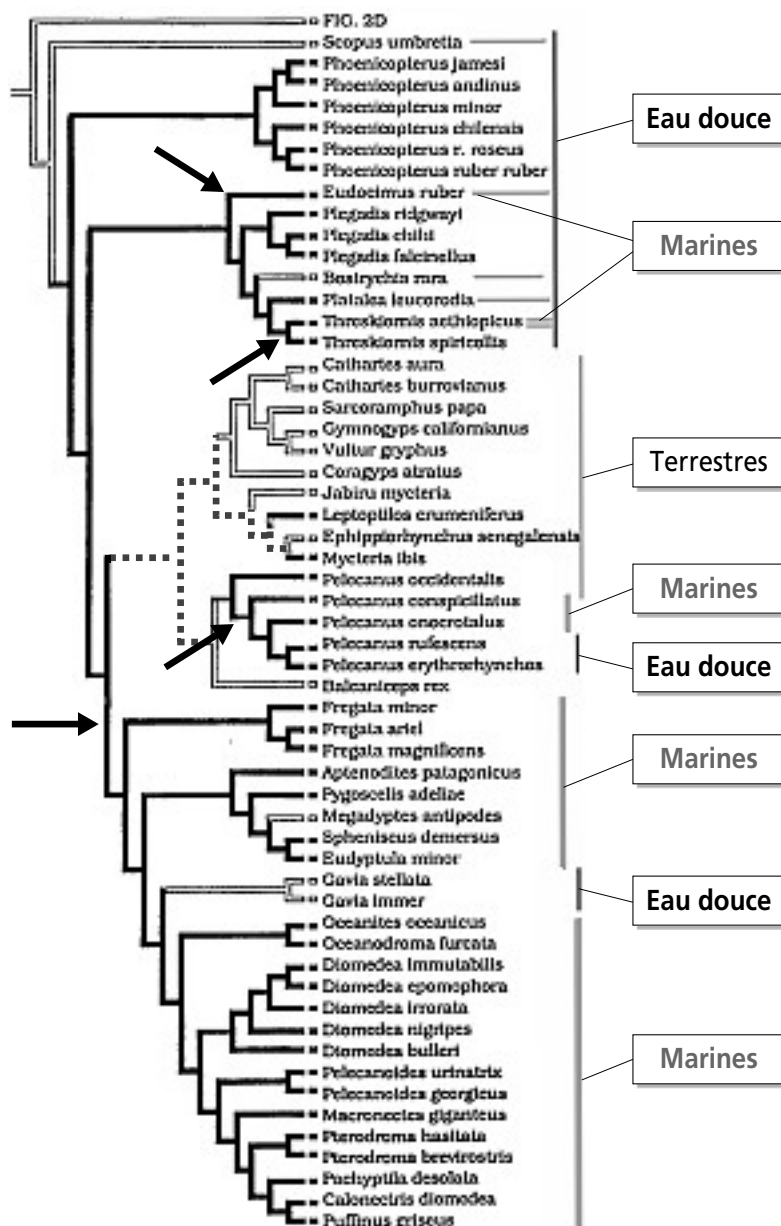
passage de l'état solitaire à l'état colonial s'est produit avant le passage d'un milieu de vie non marin vers un milieu marin (Figure 3.12).

Ces résultats inattendus illustrent bien l'apport important de la méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes de Mark Pagel (1994, 1997). En effet, cette méthode permet d'aller beaucoup plus loin que la simple analyse de la corrélation entre deux variables. Les tests de contingence et de précédence permettent de tenter une interprétation causale de ces corrélations. Dans le cas de l'évolution de la colonialité, la précédence de la colonialité sur le passage vers le milieu marin semble indiquer que les interprétations antérieures en termes de causalité était inappropriées : le milieu marin ne forcerait pas les espèces à devenir coloniales, mais au contraire, c'est le fait de vivre en colonie qui faciliterait le passage vers le milieu marin, dont l'exploitation semble particulièrement difficile pour des individus solitaires (voir le chapitre 12 pour la question de l'évolution de l'agrégation).

e) Forces et faiblesses de l'approche comparative

Nous n'avons ici fait que donner quelques grands principes de l'approche comparative. Il existe de nombreuses autres méthodes que celles que nous avons illustrées ici. Le lecteur intéressé aura avantage à lire les articles et ouvrages sur le sujet (Harvey et Pagel 1991, Pagel 1994, 1997, Martins 1996, Rohlf 2001). Cependant, avant de conclure sur l'importance de l'approche comparative dans l'étude de l'adaptation du comportement, plusieurs remarques s'imposent. Tout d'abord, il a été démontré que toutes ces différentes méthodes appartiennent à un même cadre statistique global. Il s'agit d'étudier la relation entre des variables en intégrant dans le calcul la matrice des variances-covariances existant entre les espèces de par leur apparentement phylogénétique. D'autre part, les deux méthodes développées ici ne permettent de travailler que d'une manière univariée en analysant la relation entre variables deux à deux. Cela n'est pas sans poser un important problème vu les risques d'une analyse univariée. Il existe cependant aujourd'hui des logiciels permettant de transposer la plupart des analyses multivariées dans le contexte de l'approche comparative (Rohlf 2001). Ces outils relativement récents peuvent permettre d'éviter les écueils classiques des analyses univariées en analysant simultanément la relation entre plusieurs variables d'intérêt en relation avec un trait comportemental.

Figure 3.12 La colonialité chez les oiseaux a évolué avant le passage au milieu marin.



Les branches en noir correspondent aux parties de l'arbre où les espèces sont reconstruites comme ayant eu une reproduction coloniale. Les parties en blanc correspondent aux portions de l'arbre où les espèces sont reconstruites comme ayant eu une reproduction solitaire. Les parties en pointillé correspondent aux situations où la reconstruction du mode de reproduction est ambiguë. Les quatre flèches indiquent les quatre branches où une transition depuis le milieu non marin vers le milieu marin s'est probablement produite. Il apparaît clairement que ces quatre transitions se sont toutes produites alors que les espèces étaient déjà coloniales. La précedence de la colonialité sur le passage au milieu marin est significative ($\chi^2 = 7,0$; $P < 0,01$).

Figure utilisant une partie de l'arbre phylogénétique étudié par Rolland et al. (1998).

D'autre part, il convient de noter qu'en dépit des récentes avancées méthodologiques, l'approche comparative reste essentiellement corrélationnelle, avec tout ce que cela implique comme difficulté pour l'interprétation causale des relations mises en évidence. Cependant, nous avons vu en quoi la méthode pro-

posée par Mark Pagel (1994, 1997) représente une avancée importante pour faciliter cette interprétation causale dans la mesure où elle permet de travailler sur l'éventuelle chronologie des événements s'étant produit le long de l'arbre phylogénétique. Le fait qu'un changement dans l'état d'un trait se soit produit

régulièrement avant le changement dans l'état d'un autre trait permet, en effet, de penser que l'état du premier trait ait pu influencer favorablement le changement du deuxième trait.

Enfin, il convient d'insister sur le fait que, quelle que soit la puissance des analyses statistiques, la valeur des analyses comparatives dépend en grande partie de la robustesse des phylogénies utilisées ainsi que de la capacité du chercheur à définir sans ambiguïté les caractères dont il veut étudier l'évolution corrélée.

CONCLUSION : COMPLÉMENTARITÉ DES DIFFÉRENTES APPROCHES

L'écologie comportementale ne peut être réduite à une seule approche, même si, historiquement, l'approche phénotypique a dominé la discipline. Il est essentiel de bien garder à l'esprit que les trois approches décrites précédemment ne s'opposent pas entre elles, mais sont en fait complémentaires. En effet, l'approche phénotypique ne permet pas d'étudier directement les processus évolutifs. De fait, les résultats obtenus par l'approche phénotypique ne testent jamais un scénario évolutif. Cette approche est essentiellement valide pour des populations à l'équilibre pour le trait considéré, c'est-à-dire pour lesquelles on a atteint un état d'adaptation stable. Parce que la sélection est un processus alors que l'adaptation est un état, il n'est pas possible d'inférer les pressions de sélection dans le passé à partir de l'étude de l'intensité de la sélection (ou du potentiel de sélection) dans le présent (Grafen 1984). La reconstruction de scénarios évolutifs est, nous venons de le voir, du domaine de l'approche comparative. Par contre, l'approche phénotypique permet d'estimer quelles sont les pressions de sélection qui s'exercent à l'heure actuelle sur tel ou tel trait comportemental. En dépit de ses limites évidentes, l'approche phénotypique a rencontré un large succès dans l'interprétation des patterns de comportement observés et dans l'explication de la coexistence de plusieurs stratégies au sein d'une même population. Les chapitres qui suivent donnent de multiples illustrations de ce succès. L'approche phénotypique est donc à privilégier lorsque le caractère étudié est clairement fixé dans la population. Elle reste aussi valide lorsque le déterminisme génétique d'un caractère est à ce point complexe que sa prise en compte devient difficile. Les études en génétique évolutive sont cependant nécessaires pour appréhender les épisodes

de sélection en cours, ainsi que pour comprendre certains équilibres complexes. Qui plus est, il est dans certains cas crucial de pouvoir comprendre dans quelle mesure les contraintes génétiques limitent l'évolution adaptative. L'intérêt premier de l'approche génétique en écologie comportementale est justement de permettre la formulation de nouvelles questions, complémentaires de celles issues de l'approche phénotypique. Les expériences sur le polymorphisme « vagabond/sédentaire » menées par Sokolowski *et al.* (1997) chez les drosophiles ont par exemple récemment démontré que l'avantage de chaque phénotype était dépendant de la densité des populations de larves. Dans trois populations indépendantes, le type vagabond était favorisé à forte densité, tandis que le phénotype sédentaire était sélectionné à faible densité. Ce type d'étude offre d'intéressantes perspectives pour tester l'hypothèse d'une régulation densité-dépendante des fréquences alléliques à la base du polymorphisme comportemental dans les populations naturelles. Les études génétiques peuvent en outre dans bien des cas précéder l'approche phénotypique. Un bon exemple est donné par l'étude du comportement territorial chez *D. melanogaster* (Hoffmann 1988, Hoffmann et Cacyianni 1990). Les mâles chez cette espèce peuvent défendre des territoires d'alimentation contre d'autres mâles. La défense ne semble avoir pour seule fonction que l'accès aux femelles qui viennent se nourrir sur le territoire. Toutefois, le comportement territorial n'est pas systématique. Les expériences de sélection artificielle ont montré qu'il existe une variation génétique sous-tendant le succès territorial dans différentes populations et que le caractère est héritable dans la nature. Cette information entraîne deux questions. On peut d'abord se demander pourquoi le comportement territorial n'est pas plus souvent rencontré dans les populations naturelles. On peut ensuite s'interroger sur les mécanismes qui entretiennent l'hétérogénéité génétique. À partir de ces questions, Hoffmann (1988) a réalisé plusieurs séries d'expériences dont les résultats suggèrent que le comportement territorial est chez cette espèce une stratégie conditionnelle dont l'expression dépend de la taille de la ressource alimentaire et du degré de compétition entre mâles. Cette étude illustre comment une approche génétique, au-delà de la simple identification d'un déterminisme, peut servir de base à une approche phénotypique. Parce qu'elles sont complémentaires, les trois grandes approches doivent recevoir autant d'attention les unes que les autres. Seuls les objectifs déclarés d'une étude permettent d'établir laquelle peut être privilégiée pour résoudre un problème à

un moment donné. La suite de l'ouvrage fera régulièrement appel aux trois approches pour illustrer les différents thèmes abordés.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

D'une manière générale les différentes éditions de l'ouvrage *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* fournissent les bases théoriques des approches phénotypique et comparative.

ALEXANDER R. McN. – 1996, *Optima for Animals*. Princeton University Press, Princeton, constitue une excellente introduction à l'utilisation du concept d'optimisation en biologie.

Un numéro spécial de la revue *BioEssays* (vol. 19, n° 12 décembre 1997) est consacré à l'étude des relations entre gènes, molécules et comportement.

Enfin, le raisonnement à la base de l'approche comparative est traité en détail dans :

HARVEY P.H. et PAGEL M.D. – 1991, *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.

DEUXIÈME PARTIE

GRANDIR ET CHOISIR UN HABITAT DE VIE POUR EXPLOITER LES RESSOURCES

Maintenant que nous avons présenté l'histoire, les concepts et les méthodes de l'écologie comportementale, nous pouvons passer à la présentation des grands domaines de cette branche des sciences de l'évolution. Pour ceci, nous suivrons un plan basé sur l'enchaînement des grandes étapes de la vie d'un individu. Cette vie commence par une longue phase de développement dont nous verrons qu'elle a des implications sur l'ensemble de la vie de l'individu. Ce sera donc le sujet du prochain chapitre.

La capacité de croissance et de reproduction d'un individu dépend grandement de ses capacités à se trouver au bon endroit au bon moment compte tenu de la dynamique spatio-temporelle de l'environnement. Nous aborderons donc ensuite en trois chapitres la question du choix du lieu d'alimentation (chapitres 5 et 6), et du choix du lieu de reproduction (chapitre 7). Le chapitre 8 présente, lui, la question de l'évolution de la dispersion qui, au moins chez les animaux, est un comportement fortement lié aux processus de choix de l'habitat de reproduction.

Développement du phénotype : l'approche physiologie évolutive

4.1 INTRODUCTION

Les premières étapes de la vie d'un individu mettent en jeu tous les processus de développement par lesquels le jeune devient un adulte. Le phénotype, c'est-à-dire l'individu, se construit au cours de ce développement, en interaction avec l'environnement. Une part importante des caractéristiques du comportement de l'adulte est ainsi déterminée pendant le développement. De ce fait, pour analyser la valeur adaptative du comportement et son évolution, *il est nécessaire de comprendre les processus qui conduisent à la mise en place du phénotype*, et, depuis le début des années 1990, les recherches en écologie comportementale tendent de plus en plus à intégrer l'étude des processus de développement du phénotype dans l'approche évolutionniste. Le but de ce quatrième chapitre est de présenter un certain nombre de rudiments sur une partie des mécanismes physiologiques impliqués dans le développement et l'expression des comportements. Ce chapitre est volontairement biaisé en faveur des vertébrés bien que des processus également complexes se produisent chez les invertébrés et les végétaux. Nous avons aussi choisi de nous concentrer sur la *relation entre hormone et comportement*. Nous ne prétendons pas être exhaustifs concernant cette vaste question. Nous avons plutôt cherché à présenter la diversité des approches qui ont été développées dans le domaine.

Comme précisé dans le chapitre 2, en écologie comportementale, les termes d'ontogenèse et de développement sont équivalents, ces processus se déroulant pendant toute la vie d'un individu. Pour un écologiste du comportement, l'individu est donc en permanence en cours d'ontogenèse.

4.1.1 Relation entre phénotype et génotype

Nous avons vu au chapitre 2 que le **phénotype** d'un organisme est une suite de traits observables, ceux que nous pouvons voir, sentir et mesurer. Par exemple, le phénotype d'un chimpanzé inclut la couleur de ses yeux, la texture de ses cheveux, sa taille, ses attributs sexuels, sa glande thyroïde, la longueur de ses orteils, de même que tout autre caractère auxquels on peut s'intéresser. Ainsi, le phénotype d'un organisme inclut toutes ses caractéristiques physiques.

Le phénotype est le produit de l'expression visible du **génotype** (lui-même constitué d'une collection d'informations génétiques engrangées sous la forme de gènes) compte tenu des modalités de l'expression des gènes en fonction de l'état de l'environnement rencontré pendant le développement. Les gènes sont des séquences de nucléotides (l'acide désoxyribonucléique, l'ADN) qui codent pour des protéines spécifiques qui affectent les propriétés des cellules. Et les cellules, qu'elles agissent seules (comme chez les bactéries) ou ensemble (chez les organismes multicellulaires), produisent l'ensemble des attributs appelés phénotype.

Ainsi, les gènes font partie intégrante de l'organisme, et fournissent un cadre pour le développement du phénotype. La transcription et la traduction des gènes en ARN (acides ribonucléiques) et en protéines, sont des propriétés fondamentales partagées par tous les organismes vivants, quelle que soit leur complexité. Les messages génétiques ainsi mis en action dirigent et coordonnent le développement des membres, des antennes, des cils, des plumes, des reins, des vessies natatoires, et de toutes les propriétés physiques qui construisent le phénotype.

Mais, en plus des propriétés physiques, le concept de phénotype inclut aussi le comportement d'un

organisme. Le comportement d'un individu est tout aussi distinguable et mesurable que n'importe laquelle de ses caractéristiques physiques, et participe tout autant à sa survie et sa reproduction. L'individu est-il phototrope ou bien photophobe? A-t-il un rythme d'activité diurne ou nocturne? Est-il prédateur? Est-il proie? Ou bien les deux? Recherche-t-il un nouveau partenaire chaque année? S'apparie-t-il pour la vie? Dans le cas du chimpanzé, par exemple, on peut observer le degré de socialité d'un individu par la fréquence à laquelle il s'adonne au toilettage ou le sollicite. Ou bien, on peut déterminer son rang social de dominance, à travers son agressivité et sa capacité à contrôler l'accès aux ressources que constituent la nourriture et les partenaires sexuels. Enfin, on peut aussi inclure dans le phénotype tout élément directement influencé par l'organisme en question. C'est le cas des structures particulières produites par l'activité d'un individu : un nid ou un outil par exemple, ce que Dawkins (1982) nomme le phénotype étendu.

4.1.2 Gènes et comportement

Si les gènes dirigent le développement du phénotype, et si le phénotype inclut les traits comportementaux, alors, d'une manière ou d'une autre, les gènes doivent affecter le comportement. Cependant, alors que peu de gens mettraient en doute une telle affirmation dans un raisonnement déductif, il s'avère très difficile de lier les gènes avec la présence d'un comportement précis, particulièrement chez les vertébrés. En effet, le comportement ne se produit pas dans le vide : le fait de posséder le génotype approprié ne garantit pas qu'un comportement donné s'exprime. En général, les animaux expriment un comportement en réponse à une donnée sensorielle. Par exemple, l'apparition d'un prédateur génère le comportement de houpillage chez les oiseaux (Clode *et al.* 2000). Cependant, en l'absence de ce stimulus, le comportement ne s'exprime pas, en dépit de la présence du génotype approprié.

Un autre problème est le manque apparent de variabilité du comportement. Par exemple, des souris mâles expérimentées préfèrent s'associer avec des femelles sexuellement réceptives (*e.g.* Huck et Banks 1984). Il existe de fortes pressions de sélection sur les mâles pour se comporter de la sorte, parce que les mâles qui n'auraient pas cette préférence trouveraient des partenaires sexuels moins rapidement que ceux qui possèdent cet attribut. Des préférences pour des femelles non réceptives auraient des conséquences

encore plus néfastes en termes de reproduction et, tout le reste étant égal par ailleurs, leur génotype deviendrait de plus en plus rare, jusqu'à disparaître. Bien que l'avantage reproductif de la préférence pour les femelles réceptives soit évident, en l'absence de variabilité dans ce trait des mâles, il devient très difficile de manipuler et d'étudier sa composante génétique.

En conséquence, les modèles invertébrés ont dominé la littérature de la base génétique du comportement (Dudai 1988). Cependant, des avancées techniques récentes conduisant par exemple à des lignées de souris *knockout* et transgéniques ont grandement facilité l'étude des gènes et du comportement, au moins chez les mammifères. Chez les souris *knockout*, un gène précis est retiré (en fait rendu inactif) alors que chez les souris transgéniques c'est un gène totalement nouveau qui est inséré dans leur génotype (Lee *et al.* 1996, Nizielski *et al.* 1996, Ryffel 1996). De telles techniques d'interruption ou d'addition d'un seul gène à la fois rendent possibles des études où des lots expérimentaux et contrôles ne diffèrent que par un seul gène. Bien que des problèmes demeurent dans l'interprétation des résultats (Gingrich et Hen 2000), des organismes *knockout* ou transgéniques sont devenus des outils importants pour l'étude des gènes (et de leurs produits) d'une part, et de leurs liens avec le comportement d'autre part (Nelson 1997, Tatar 2000).

4.1.3 Facteurs non génétiques

Bien que le développement du phénotype soit orchestré par des gènes, le génotype n'est en aucun cas le seul facteur qui influence ce processus. En effet, même si on connaissait entièrement l'information génétique d'un organisme, gène par gène et nucléotide par nucléotide, on ne pourrait pas prédire le phénotype avec certitude. Cela est dû au fait que des facteurs non génétiques provenant de l'environnement externe affectent les chemins de développement et font ainsi varier le produit final. Si ce n'était pas le cas – c'est-à-dire si le génotype prédisait entièrement le phénotype – alors, ce dernier serait seulement un complément, ou une copie du premier, un peu comme la relation entre l'ADN et l'ARN.

Par quels types de facteurs environnementaux le développement du phénotype est-il affecté? Les réponses à cette question sont très nombreuses, et certaines d'entre elles sont soulignées et détaillées plus loin dans le présent chapitre. Elles impliquent des choses comme les mutagènes environnementaux qui peuvent altérer irrévocablement le développement

TABEAU 4.1 PRINCIPAUX TERMES SPÉCIFIQUES CITÉS DANS CE CHAPITRE.

Termes	Signification
Axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (AHHS) Corticolibérine Hormone de libération de l'hormone corticotrope Hormone cortico-stimulante (CRH) Hormone corticotrope Hormone adrénocorticotrope (ACTH) Corticostérone et cortisol	Les organes liés entre eux par une cascade d'hormones détaillées ci-après. Fabriquée par l'hypothalamus. Stimule l'hypophyse antérieure pour libérer l'ACTH. Fabriquée et libérée par l'hypophyse antérieure. Stimule les glandes surrénales. Libérées par la glande corticosurrénale. Les deux principaux corticostéroïdes du stress.
Axe hypothalamo-hypophyso-gonadique Hormone de libération de la gonadotropine (GNRH) hormone gonadotrope Gonadotropine (LHRH) Hormone lutéinisante (LH) Hormone folliculo stimulante (FSH)	Les organes liés entre eux par une cascade d'hormones détaillées ci-après. Fabriquée par l'hypothalamus. Stimule l'hypophyse antérieure pour libérer la gonadotropine. Fabriquée et libérée par l'hypophyse antérieure. Stimule les gonades. Fabriquée par les gonades. Une autre hormone sécrétée par la gonade
Séroïdes sexuels : testostérone chez les mâles, œstrogènes (e.g. œstradiol) et progestatifs (e.g. progestérone) chez les femelles	Font partie des hormones dites gonadiques car libérées par les gonades.
Hormone thyroïdostimulante (TSH) Hormones thyroïdiennes Leptine Arginine vasotocine ou vasotocine (AVT) Prolactine Ocytocine Gonadectomie Hormone antimüllérienne (AMH)	Fabriquée et libérée par l'hypophyse antérieure. Stimule la thyroïde. Hormones produites par la thyroïde. Hormone protéique libérée par les cellules adipeuses. Agit essentiellement sur la balance énergétique. Neurohormone. Affecte le comportement reproducteur. Hormone protéique produite par l'hypophyse antérieure. Le placenta des mammifères produit le lactogène très proche de la prolactine. Induit entre autre le comportement maternel et participe à la croissance. Produite par l'hypophyse antérieure. Joue entre autre un rôle dans l'induction du comportement parental. Le fait d'enlever les gonades par une opération chirurgicale. hormone testiculaire peptidique.

précoce (Guillette *et al.* 1996), ou des restrictions alimentaires qui peuvent affecter les caractéristiques physiques et/ou les processus physiologiques (*e.g.* Woodall *et al.* 1996). Les changements saisonniers de la photopériode constituent aussi des indices prévisibles affectant le phénotype en fonction des activités dans lesquelles les animaux s'engagent à différents moments du cycle annuel (Jacobs et Wingfield 2000). Nous verrons que même des caractéristiques aussi fondamentales que le sexe des individus peuvent être influencées par l'environnement chez certaines espèces (Bergeron *et al.* 1994).

Nombre de ces effets environnementaux sont le produit d'**effets maternels**. Cela a été en particulier démontré chez les mammifères, chez lesquels il y a toutes les opportunités pour une communication transplacentaire entre la mère et l'enfant, et pour des interactions entre descendants *in utero* (Plagemann *et al.* 1999, Timms *et al.* 1999). Cependant, des effets maternels subtils ont aussi été démontrés chez les espèces pondant des œufs (*e.g.* Schwabl 1993, Gasparini *et al.* 2001), ce qui suggère que le phénomène est très répandu. De plus, les interactions néonatales entre la mère et ses enfants peuvent aussi avoir des

répercussions sur le développement, en affectant, par exemple, l'intensité de la réponse physiologique à des situations stressantes (van Oers *et al.* 1998).

Il est important de reconnaître que le génotype contraint à la base tous les aspects du développement d'un organisme, en incluant le comportement. Cependant, comme van der Steen (1999) l'a remarqué, l'étude de la génétique du comportement se focalise sur des événements à l'échelle de la population, et apporte peu d'information sur le développement du phénotype individuel. Dans la mesure où notre intérêt porte, dans le présent chapitre, sur le développement du phénotype en relation avec le comportement, nous nous concentrerons sur les processus post-transcriptionnels en relation avec le comportement. Nous examinerons les mécanismes proximaux qui intègrent la commande génétique et l'information environnementale au cours d'étapes critiques, comme la phase prénatale, la phase postnatale précoce, la puberté et la vie adulte. Cette intégration des facteurs génétiques et environnementaux produit des variations phénotypiques pouvant affecter l'aptitude phénotypique en augmentant les chances de survie et de reproduction dans un environnement donné. De ce fait, pour placer le développement phénotypique dans un contexte écologique, il nous faut aussi discuter des conséquences adaptatives des variations du développement phénotypique.

4.1.4 Les hormones et leur régulation

Les mécanismes intégrateurs qui coordonnent les changements de développement impliquent typiquement des messagers hormonaux. Les **hormones** sont des molécules produites et libérées dans le sang par certains organes (appelés glandes endocrines) et allant agir sur des cellules cibles situées ailleurs dans l'orga-

nisme. Les hormones produites par le système endocrinien ne sont qu'un type parmi plusieurs types de messagers chimiques. Les autres types sont les **neurotransmetteurs** (produits par le système nerveux) et les **cytokines** (produites par le système immunitaire). Autrefois considérés comme des mécanismes indépendants, ces trois systèmes sont connus pour s'influencer l'un l'autre, et l'étude de leurs interactions représente une des voies les plus actives de recherche en physiologie (pour une revue voir Klein et Nelson 1999, Cardinali *et al.* 2000).

La plupart des systèmes endocriniens sont régulés par des **rétroactions** (*feedback*) négatives que l'on peut illustrer avec l'exemple de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (AHHS; figure 4.1; pour la terminologie), qui est impliqué dans la régulation des réserves énergétiques et dans la réponse des animaux à des stress. L'hypothalamus produit la corticolibérine (CRH), un peptide qui agit sur l'hypophyse antérieure en stimulant la sécrétion d'une protéine, l'hormone corticotrope (ACTH). Cet ACTH stimule à son tour la libération de glucocorticoïdes par le cortex de la glande surrénale. De plus, pour faciliter un ensemble de réponses physiologiques et comportementales dans les cellules cibles, des niveaux plasmatiques élevés en glucocorticoïdes interagissent avec l'hypothalamus et l'hypophyse antérieure pour inhiber la sécrétion de CRH et d'ACTH supplémentaire, ce qui a pour effet de réguler sa propre production. C'est ce que l'on appelle une rétroaction négative.

a) Transport d'hormones et cellules cibles

➤ Niveaux d'hormone circulant et protéines de liaison

Les hormones sont transportées dans le sang, soit sous forme libre dans le plasma, soit liées à de l'albumine

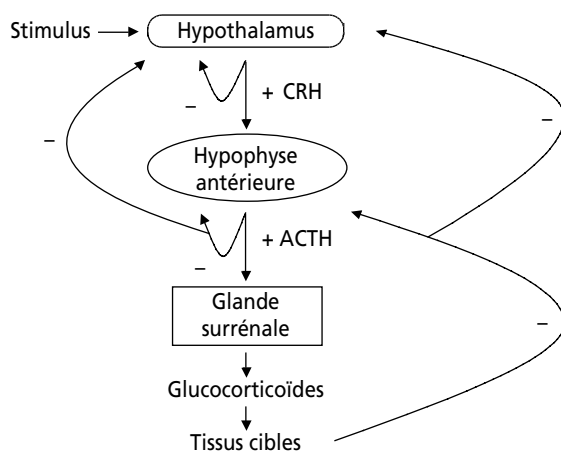


Figure 4.1 L'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (AHHS) des vertébrés.

En réponse à une stimulation, l'hypothalamus libère de la corticolibérine (CRH) qui à son tour stimule (action représentée par le symbole +) la synthèse et la libération d'hormone corticotrope (ACTH) par l'hypophyse antérieure. L'ACTH stimule ensuite la libération de glucocorticoïdes, comme la corticostérone et le cortisol, qui modifient l'activité métabolique des cellules cibles. La sécrétion de glucocorticoïdes est régulée par un mécanisme de rétroaction négative : les hormones de l'axe HHS inhibent les glandes endocrines en amont de cet axe, régulant ainsi leur propre sécrétion.

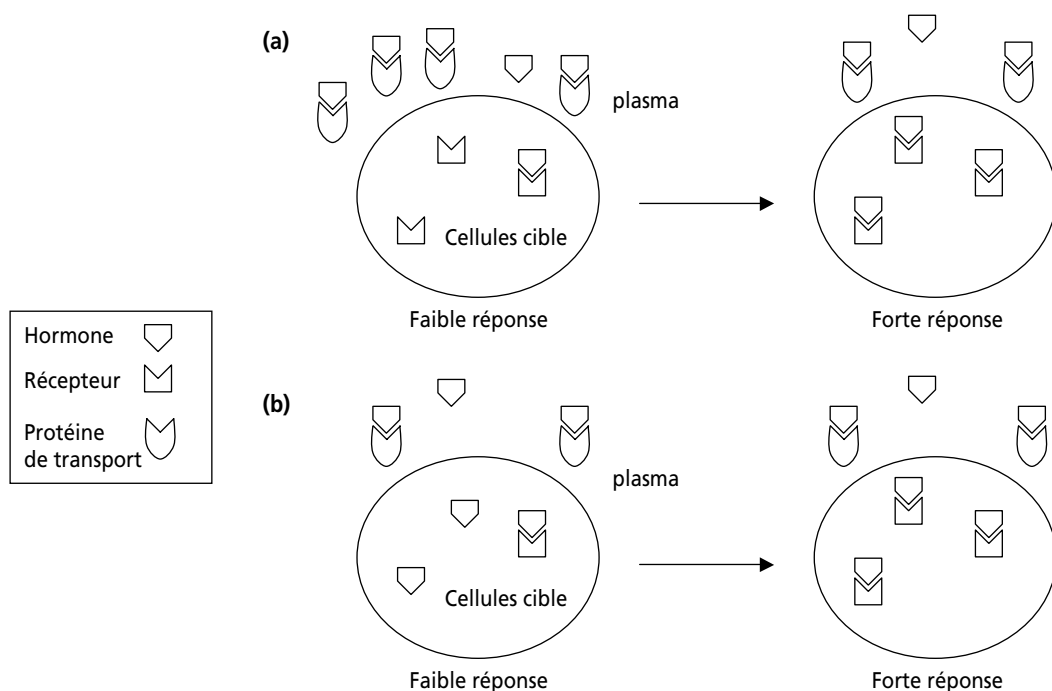


Figure 4.2 Deux voies par lesquelles le système endocrinien peut induire des variations d'effets sans changer la concentration sanguine totale d'hormones liposolubles (comme les stéroïdes).

(a) Des changements de concentration des protéines de transport induisent une variation de la concentration d'hormone biologiquement active : seules les hormones stéroïdes non liées à des globulines de liaison sont biologiquement actives.

(b) Des changements dans le nombre de récepteurs au niveau des cellules cibles peuvent produire des variations dans les réponses à une même concentration hormonale sanguine. Des changements simultanés peuvent se produire aussi. Notez que dans les deux cas, la concentration globale en hormone représentée par le nombre de symboles de l'hormone est la même : il y a six symboles dans tous les cas.

ou une **protéine spécifique de transport**. En conséquence, les hormones entrent rapidement en contact avec la grande majorité des cellules de l'organisme. Cependant, seule la fraction libre des hormones circulantes (c'est-à-dire non liée à une protéine de transport) est biologiquement active. Les changements de concentration sanguine de ces protéines de transport peuvent donc faire varier la quantité d'hormone active sans changer la concentration totale de l'hormone dans le sang (Figure 4.2 a). Ce phénomène est souvent négligé, en dépit du fait qu'il pourrait jouer un rôle majeur pour expliquer certaines différences comportementales (p. ex. Jennings *et al.* 2000).

➤ Récepteurs

Pour agir, les hormones doivent tout d'abord être perçues par des cellules de l'organisme. Cette perception se fait par l'intermédiaire de protéines spécifiques, appelées **récepteur hormonal**, le plus souvent membranaires qui ont la propriété de s'associer spécifiquement à la molécule hormonale. Cette association repose sur une interaction thermodynamique entre

l'hormone et le récepteur. Seules les cellules possédant la ou les protéines spécifiques réceptrices de l'hormone, sont capables de répondre à une hormone donnée. Ces cellules sont appelées cellules cibles. Les récepteurs des hormones de nature peptidique, qui n'étant pas liposoluble ne peuvent pénétrer à travers la membrane cellulaire, sont situés sur la membrane cellulaire. Quand une hormone se combine à son récepteur, elle l'active, ce qui induit un changement, souvent la création d'un second messager intracellulaire (l'hormone elle-même étant le premier messager) qui activera (ou désactivera) certaines enzymes cytoplasmiques préexistantes (Hadley 1996). Il en résulte une réponse cellulaire relativement rapide. Un problème non résolu avec ce genre de modèle est qu'il existe assez peu de formes biochimiques possibles des seconds messagers alors que la variété des messages à transmettre demeure très grande.

Les hormones stéroïdes et thyroïdiennes, sont liposolubles, et leurs récepteurs ont traditionnellement été considérés comme étant situés non pas sur la membrane mais dans le cytoplasme ou le noyau cellulaire.

Ce type d'hormone passe à travers la membrane cellulaire, se combine à un récepteur parfois en déplaçant une **molécule chaperonne**, et, si le complexe qui en résulte n'est pas déjà situé dans le noyau cellulaire, il se déplace vers le noyau où il stimule (ou inhibe) la transcription de gènes. Donc, les stéroïdes et les hormones thyroïdiennes ont aussi pour effet de modifier l'activité des cellules cibles, mais parce qu'elles agissent directement au niveau du génome, leur effet prend plus de temps (de l'ordre d'au moins 30 minutes, le plus souvent des heures) pour s'exprimer. Cette vue traditionnelle a été remise en question, à la fois par des données empiriques montrant l'existence de réponses rapides et probablement monogéniques d'hormones stéroïdes (voir Wehling 1997 pour une revue) et par la découverte de récepteurs membranaires aux stéroïdes (Orchinik *et al.* 1991). Par exemple, la mésange de Gambel (*Parus gambeli*) met en réserve des graines dans des caches. Elle se souvient de la position spatiale des caches, et les utilise quand les conditions environnementales se détériorent. Les mésanges à qui l'on donne de la corticostérone cinq minutes avant un test de capacité à retrouver les caches retrouvent plus de graines que les individus contrôles (Saldanha *et al.* 2000). Ce changement de comportement est trop rapide pour être induit par des effets génomiques. En fait, cette classification en récepteurs à effet rapide et non génomique et en récepteurs à effet différé et génomique, n'est peut-être pas absolue (Orchinik et McEwen 1995).

Les cellules cible peuvent avoir pour une hormone donnée plusieurs types de récepteurs qui diffèrent en termes de réponse comportementale induite. Par exemple, les récepteurs a et b aux œstrogènes (RE) ont des rôles différents, mais qui se chevauchent dans la régulation du comportement mâle. L'élimination des récepteurs RE-a, mais pas celle des RE-b, réduit certains aspects du comportement de copulation des mâles (Ogawa *et al.* 2000). Les récepteurs peuvent varier en termes d'affinité ou d'attraction biochimique pour une hormone et cela peut expliquer la variation de réponse comportementale observée avec différents niveaux d'hormones circulantes. Par exemple, la corticostérone, un glucocorticoïde de la glande cortico-surrénale, a deux types de récepteurs : les récepteurs de type I ont une forte affinité pour la corticostérone et de ce fait sont activés à faible concentration en corticostérone, alors que les récepteurs de type II ont une faible affinité pour l'hormone et ne sont donc activés que lorsque le niveau de corticostérone est élevé (McEwen *et al.* 1988). Les faibles variations du niveau de corticostérone se produisant pendant le cycle

circadien des animaux sont considérées comme intervenant dans la régulation quotidienne de la dépense énergétique par le truchement des récepteurs de type I. Lorsque des niveaux élevés de corticostérone se produisent, comme par exemple durant des événements stressants, les récepteurs de type II sont activés et déclenchent des réponses physiologiques et comportementales supplémentaires non observées avec de faibles niveaux hormonaux (Wingfield et Ramenofsky 1999).

➤ Régulation par la densité de récepteurs

Le nombre de récepteurs d'un type donné peut changer en réponse aux changements de sécrétion hormonale. Dans de nombreux cas, une augmentation de la concentration d'une hormone décroît le nombre de récepteur dans (ou sur) les cellules cible, un processus appelé régulation à la baisse. Cela rend la cellule cible moins sensible à l'hormone, en dépit du niveau élevé de cette dernière dans le sang (Figure 4.2 b). À l'inverse, des niveaux hormonaux chroniquement bas peuvent avoir un effet de régulation à la hausse, c'est-à-dire augmenter le nombre de récepteurs, rendant ainsi la cellule plus sensible à une stimulation par l'hormone en question. De plus, dans certaines conditions, une augmentation des niveaux hormonaux plasmatiques, comme la prolactine ou bien l'ocytocine, peut réguler à la hausse le nombre de récepteurs impliqués, rendant la cellule plus réceptive à une stimulation par l'hormone. Cependant, beaucoup d'hormones sont libérées de manière pulsée ce qui a pour effet d'éviter des variations de grande amplitude dans le nombre de récepteurs. De plus, en limitant la durée des maxima et minima de concentration hormonale, cela a pour effet de réduire la possibilité de régulations cyclique à la hausse puis à la baisse dans le nombre de récepteurs. Enfin, certaines hormones augmentent ou diminuent le nombre de récepteur, et donc l'efficacité, d'autres hormones, processus appelé effet permissif. Par exemple, les œstrogènes sont connus pour augmenter le nombre de récepteurs de la progestérone (Godwin et Crews 1999). Ainsi, bien que la mesure de la concentration absolue d'hormones dans le sang fournisse une indication suffisamment claire d'une réponse physiologique ou comportementale, de subtils changements dans le nombre de récepteurs ou dans le type des récepteurs peuvent induire des changements comportementaux en l'absence de tout changement en termes de concentration hormonale.

b) Autres mécanismes de régulation

L'étude des mécanismes cérébraux par lesquels les hormones induisent des réponses comportementales représente l'une des voies de recherche les plus intéressantes et se développant le plus rapidement actuellement. Des dogmes admis depuis longtemps sont révisés aux vues de données nouvelles et intrigantes. Par exemple, des études suggèrent que les hormones stéroïdes puissent être synthétisées *de novo* dans le cerveau (Beaulieu 1998), ou puissent y être créées à partir de précurseurs inactifs (Labrie *et al.* 1995). Il se produirait donc des changements très locaux de concentration et d'utilisation de ces stéroïdes, changements qui ne seraient pas détectables dans la circulation générale. Cela pourrait aider à expliquer les résultats d'études dans lesquelles la base hormonale d'un comportement existe dans certaines conditions mais pas dans d'autres. Par exemple, l'hormone sexuelle stéroïde qu'est la testostérone (T) facilite le comportement territorial des mâles chez le bruant chanteur (*Melospiza melodia*) au printemps, mais la territorialité à l'automne survient sans corrélat hormonal dans la circulation périphérique (Wingfield et Hahn 1994). Une production cérébrale locale et l'utilisation de la testostérone à l'automne pourraient induire des changements de comportement territorial sans exposer les autres parties du corps à la testostérone (Soma *et al.* 2000). La testostérone peut, en effet, générer des coûts en aptitude en termes de survie (Dufty 1989), de décroissance de la masse corporelle (Ketterson *et al.* 1991), et de fonction immunitaire (Nelson et Demas 1996). Enfin, la testostérone pourrait stimuler des comportements inappropriés à cette saison, comme par exemple des comportements de cour et de chant.

Une autre voie de régulation des interactions entre l'hormone et son récepteur fait intervenir les molécules chaperonnes qui, par leur liaison avec le récepteur, pourraient moduler la dynamique de la liaison de l'hormone à son récepteur. Enfin, les effets comportementaux et physiologiques de certaines hormones mettent en jeu leur conversion à partir de précurseurs biologiquement actifs. Par exemple, la testostérone est souvent changée en œstradiol dans le cerveau, celle-ci stimulant ensuite la différenciation sexuelle du cerveau et le comportement sexuel mâle. Cette conversion est accomplie en une seule étape par une enzyme, le cytochrome P450 aromatasase. Il est intéressant de noter que certains effets de facteurs environnementaux sur le comportement sont en fait induits par des changements de concentration de cette aromatasase cérébrale, ce qui suggère que cette

enzyme joue un rôle régulateur très important, bien au-delà d'un simple rôle de catalyseur (Balthazart et Ball 1998).

4.1.5 Les effets du comportement sur les hormones

Bien que dans ce chapitre l'accent, soit porté sur l'effet des hormones sur le comportement, il ne faut pas pour autant oublier que les effets inverses existent aussi : le comportement affecte la sécrétion d'hormones (pour une revue voir Rissman 1996). Ce phénomène a été décrit en détail chez une tourterelle (*Streptopelia risoria*), chez laquelle ce sont les interactions comportementales entre les deux membres du couple qui leur permettent de coordonner leur progression parmi les diverses étapes du cycle de reproduction (Lehrman 1965). Les comportements de parade stimulent à la fois le partenaire visé et l'individu qui émet la parade. Par exemple, les roucoulements au nid sont des vocalisations produites par les deux sexes chez cette espèce. Leur émission par la femelle aide à stimuler le développement de ses propres ovaires (Cheng 1986). Les roucoulements des femelles, à leur tour, sont induits par la parade des mâles, et, pour que le développement des ovaires de la femelle soit complet, celle-ci a besoin à la fois de stimuli auditifs et proprioceptifs résultant du comportement de cour des mâles (Cheng *et al.* 1988). Ainsi, le développement reproducteur complet de la femelle constitue un processus complexe impliquant des indices provenant du partenaire en même temps que l'expression de comportements précis par la femelle elle-même. Une liaison physiologique a été de plus mise en évidence entre certaines régions cérébrales associées à la perception des roucoulements au nid et la libération d'hormone lutéinisante (LH), une gonadotropine qui stimule le développement ovarien (Cheng *et al.* 1998). De plus, ces régions cérébrales répondent différemment aux roucoulements émis par des femelles et à ceux produits par des mâles, ce qui démontre une grande spécificité des mécanismes impliqués. De tels effets ne sont pas limités aux femelles. Les interactions sociales affectent aussi les sécrétions endocrines de mâles chez cette tourterelle (O'Connell *et al.* 1981a et b). De plus, d'autres facteurs environnementaux associés à la reproduction, comme le nombre de jeunes dans la nichée (Ten Cate *et al.* 1993), peuvent affecter les deux membres du couple. Par exemple, des manipulations de la taille de la nichée ont permis de montrer que cela induisait des différences hormonales, les individus

élevant des nichées manipulées contenant deux jeunes ayant des niveaux en hormone lutéinisante (LH) plus faible que des individus dont la nichée manipulée ne contenait qu'un seul jeune.

Des effets similaires ont été trouvés chez d'autres animaux. L'exposition à des stimuli vocaux peut par exemple stimuler la production d'hormones stéroïdes chez les individus récepteurs (Burmeister et Wilczynski 2000 ; figure 4.3). Chez les oiseaux, par exemple, la présence de congénères du sexe opposé ou du même sexe peut affecter la sécrétion d'androgènes chez les mâles adultes (Moore 1982, Dufty et Wingfield

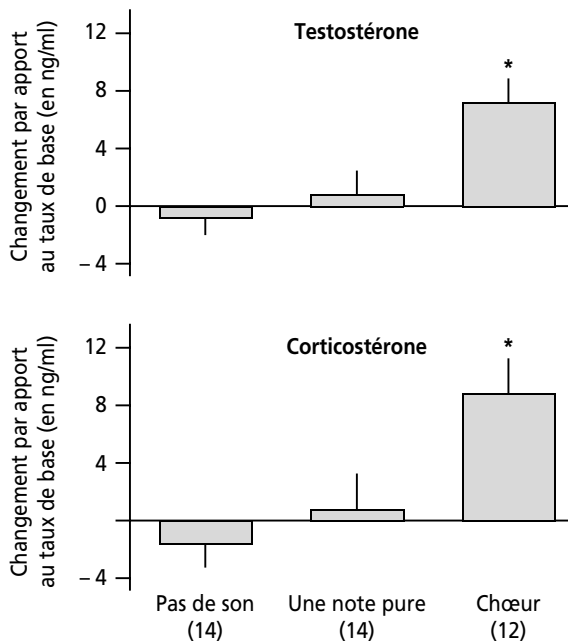


Figure 4.3 L'audition de chants peut affecter les niveaux hormonaux.

Changements moyens (+ écart type) du niveau d'hormones stéroïdes chez trois groupes de mâles de rainette cendrée (*Hyla cinera*) à qui l'on a présenté les stimuli suivants pendant plusieurs nuits : pas de son (le contrôle), des notes pures, et un chœur de chant d'appariement de cette espèce. Les changements endocriniens ont été évalués par ANOVA pour mesures répétées pour chaque hormone séparément (testostérone : $F_{2,37} = 6,76$, $P = 0,003$; corticostérone : $F_{2,37} = 5,98$, $P = 0,006$). D'autres analyses en utilisant des corrélations de Pearson montrent que l'exposition à des chœurs de chants d'appariement augmente significativement les taux circulants des deux hormones (testostérone : $F_{1,11} = 12,02$, $P = 0,005$; corticostérone : $F_{1,11} = 19,79$, $P = 0,001$). Le symbole * indique une différence significative entre les niveaux d'avant et d'après le traitement expérimental. Les tailles d'échantillon sont données entre parenthèses. D'après Burmeister et Wilczynski (2000).

1986b, 1990). De même, chez les mammifères, la présence de mâles adultes peut accélérer la mise en place de la puberté chez les femelles immatures, même si le niveau global de socialité de l'espèce en question influence ce type d'effet (Levin et Johnston 1986). De même, de nouveau chez les oiseaux, le fait de gagner ou perdre une interaction agressive peut aussi affecter le niveau endocrinien par la suite (Ramenofsky 1985).

Finalement, la colonialité (voir le chapitre 12) offre une situation intéressante pour étudier les influences sociales sur l'endocrinologie de la reproduction. Par exemple, dans les colonies de rat taupe nu (*Heterocephalus glaber*), seule une femelle se reproduit, et c'est son agressivité envers les autres femelles de la colonie qui les empêche d'ovuler (Faulkes *et al.* 1990). Lorsque l'on enlève la femelle reproductrice, des changements hormonaux se produisent chez les femelles subordonnées, si bien qu'elles commencent à ovuler, et augmentent leur niveau d'agressivité (Margulis *et al.* 1995). Des suppressions sociales de la reproduction du même type surviennent chez les primates, chez qui les femelles subordonnées dans les colonies de marmouset (*Callithrix jacchus*) sont empêchées de se reproduire par une combinaison d'indices comportementaux, visuels et olfactifs de la part des femelles reproductrices dominantes (Barrett *et al.* 1993). Des effets semblables ont été mis en évidence de longue date dans les sociétés d'invertébrés comme par exemple chez les hyménoptères où le biais de reproduction en faveur de la seule reine est maintenu par celle-ci au moyen d'émission de phéromones et de comportements agressifs envers les autres femelles de la colonie. Ainsi, si l'on veut comprendre l'interaction entre hormones et comportement, il est important de se souvenir que cette relation est bidirectionnelle. Non seulement les hormones exercent une profonde influence sur le comportement, mais encore, l'expression d'un comportement donné peut modifier significativement les patrons de sécrétion hormonale.

4.1.6 Rôle du contexte en endocrinologie comportementale et adaptation

Lorsque l'on explore les bases endocriniennes du comportement, il est important de connaître autant de choses que possible sur le modèle animal utilisé et sur le contexte dans lequel on examine son comportement. Les patrons hormonaux et les réponses comportementales deviennent difficiles à interpréter si l'on ne comprend pas comment l'environnement social et

physique affecte le comportement de l'organisme en question.

L'exemple de la corticostérone permet d'illustrer cette idée : la corticostérone est une hormone qui est libérée en réponse à des stimuli stressant ; elle induit des changements physiologiques qui régulent l'utilisation de l'énergie et des changements de comportement qui réduisent la dépense énergétique et augmentent l'apport d'énergie (Sapolsky 1992, Wingfield et Ramenofsky 1999). Dans une expérience en milieu naturel, des mâles appariés de bruant chanteur (*Melospiza melodia*) ayant reçu des implants de corticostérone (pour mimer une situation de stress) ont atténué leur comportement territorial (Wingfield et Silverin 1986), probablement parce que c'est une activité énergétiquement coûteuse qui ne peut pas être maintenue pendant des périodes de stress. Ainsi, peu de bruants chanteurs mâles implantés avec de la corticostérone répondent à des intrusions territoriales simulées, et lorsqu'ils y répondent, la latence de la réponse est augmentée par rapport à un lot témoin, et enfin leurs niveaux de testostérone (hormone impliquée dans le comportement territorial) sanguine diminue. Au contraire, chez le bruant hudsonien (*Spizella arborea*), des mâles appariés traités de la même manière avec de la corticostérone ne montrent aucun changement comportemental : les mâles continuent de répondre rapidement et agressivement à des intrusions territoriales simulées et les niveaux de testostérone restent similaires à ceux de lots témoins (Astheimer *et al.* 2000).

Pour comprendre le rôle des hormones dans le développement du comportement, nous devons réconcilier ces deux résultats apparemment contradictoires. La réponse peut être en fait très simple, mais elle demande que l'on connaisse les contextes comportementaux et écologiques des espèces. Le bruant chanteur se reproduit sous un climat tempéré où les étés sont longs et offrent plusieurs opportunités de reproduction (Figure 4.4). Lorsqu'ils sont confrontés à une situation stressante, soit réelle (comme les tempêtes de neiges tardives au printemps) ou simulée (les implants de corticostérone), les mâles peuvent donc abandonner leur territoire, au moins temporairement. La longue durée de la période potentielle de reproduction rend possible chez cette espèce le retour au territoire lorsque la situation s'est améliorée afin de re-nicher. La situation du bruant hudsonien est très différente : c'est une espèce arctique (Figure 4.4) dont la saison de reproduction est très courte. De ce fait, ils n'ont pas d'autre opportunité de se reproduire, et l'abandon

du territoire signifierait une perte complète de l'effort de reproduction cette année-là. On peut donc proposer que l'évolution ait favorisé chez cette espèce arctique les individus chez lesquels il n'y avait pas de couplage entre les augmentations de corticostérone plasmatique et la territorialité et la sécrétion de testostérone, ce qui les conduisait à continuer à se reproduire, même confrontés à des situations temporairement défavorables (Wingfield *et al.* 1995).

Remarque : Cette interprétation de la différence entre ces deux espèces est tout à fait discutable si on la considère seule, car elle n'est ici basée que sur la comparaison de deux espèces qui diffèrent certainement par bien d'autres caractères que celui que nous avons souligné. Cependant, cette interprétation est soutenue par de très nombreuses autres comparaisons de ce type concernant la corticostérone et qui toutes conduisent au même type de conclusion, à savoir que le lien entre les taux hormonaux de corticostérone et le comportement varient entre espèces en fonction des conditions propres des espèces. Nous y reviendrons dans le paragraphe 4.5.3.

Ainsi, sans une compréhension fine du contexte dans lequel des manipulations sont menées, il serait difficile de réconcilier des observations en apparence aussi contradictoires. Cet exemple précis reflète en fait l'idée générale que de nombreux organismes doivent être équipés pour faire face à une vaste variété de situations au sein d'une gamme d'environnements possibles. En dépit de la nature conservatrice de l'évolution – de très nombreux taxa ont des enzymes, des hormones, et d'autres substances qui sont identiques, ou quasi identiques, en structure à celles trouvées chez d'autres taxa voisins ou non – ces substances sont utilisées de manière très variée, à la fois inter et intrataxon. En comparant les réponses d'espèces ayant des systèmes sociaux et des contextes environnementaux différents, on peut commencer à développer une compréhension plus générale des mécanismes comportementaux et physiologiques sous-jacents, ainsi que de leur flexibilité. Au fur et à mesure que de telles comparaisons s'accumulent, l'interprétation peut être raffinée, des patrons généraux peuvent apparaître et l'étendue (et les limites) de la réceptivité en fonction du contexte peuvent émerger. On peut alors tester le bien fondé de ces patrons en faisant des prédictions que l'on pourra tester en comparant des séries d'espèces montrant le même genre de contraste de situation. Il apparaît alors que ces variations

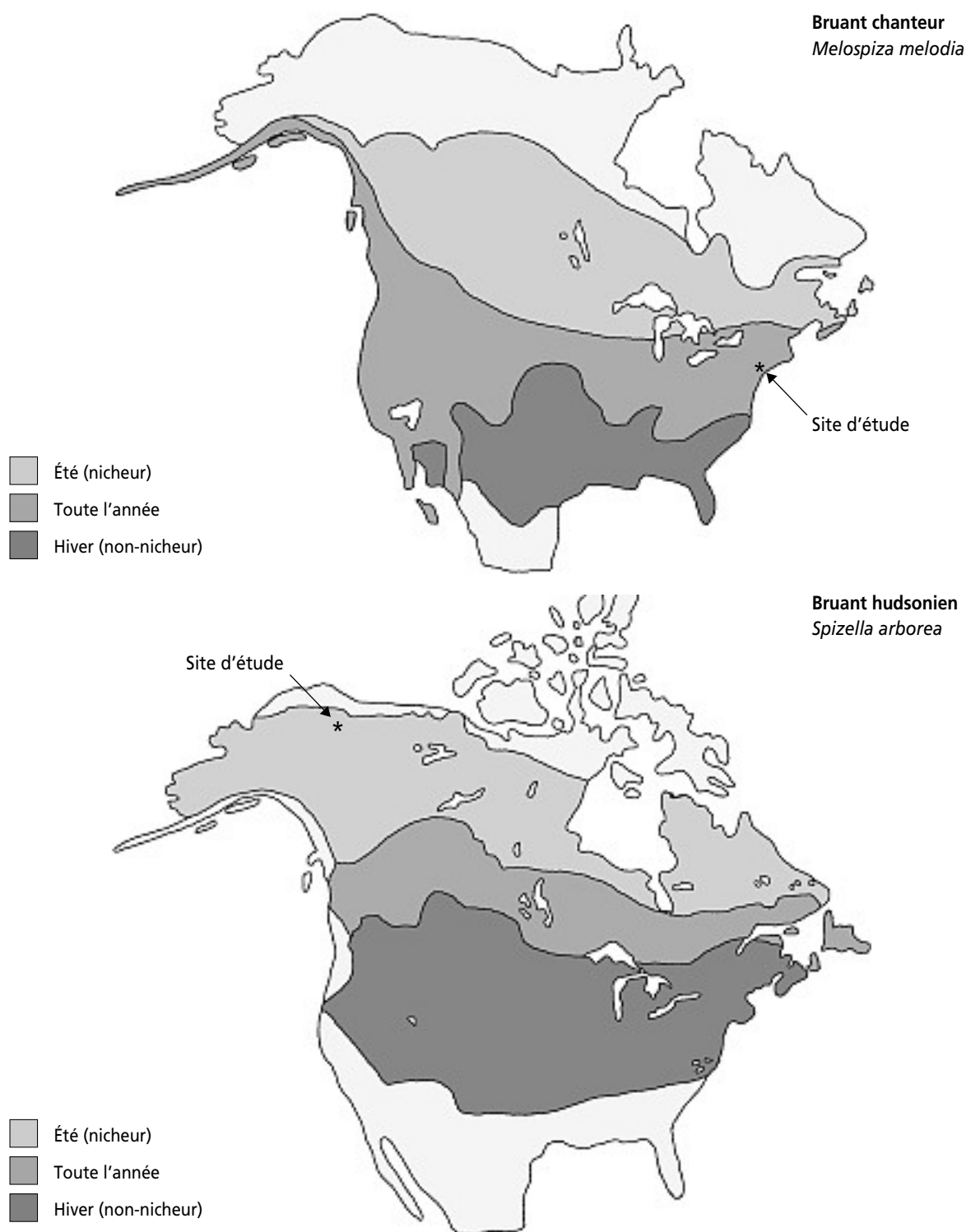


Figure 4.4 Aires de répartition du bruant chanteur (*Melospiza melodia*) et du bruant hudsonien (*Spizella arborea*).

Carte de la répartition de deux bruants Nord américains chez lesquels le comportement territorial des mâles a été testé chez des mâles ayant reçu des implants de corticostérone. Les mâles de bruant chanteur tendaient à abandonner leur territoire alors que les mâles de bruant hudsonien maintenaient leur territorialité, probablement parce que la courte durée de la saison de reproduction de ce dernier favorise les individus persévérant en dépit des conditions défavorables. L'intensité de la coloration représente la distribution pendant les différentes périodes de l'année (voir Sauer *et al.* 1997). Carte reproduite avec l'autorisation du Cornell Laboratory of Ornithology/NatureServe.

sont toutes liées à l'impact de telle ou telle stratégie endocrine et comportementale sur l'aptitude des individus qui les expriment. Il apparaît donc clairement que ces processus physiologiques sont plastiques et fortement soumis à la sélection. Ils constituent de véritables adaptations.

4.2 LA DIFFÉRENTIATION SEXUELLE

Chez les espèces à reproduction sexuée, le déterminant le plus important du comportement est le sexe de l'animal. Le genre, mâle ou femelle, d'un individu, affecte l'expression de son agressivité, de son comportement parental, de ses vocalisations, de son comportement migratoire ainsi que de toute son activité sexuelle. En fait, chez les espèces sexuellement monomorphiques, c'est souvent à partir de l'observation des comportements que l'on réussit à déterminer le sexe d'un individu. Et pourtant, à l'intérieur d'une population d'individus du même sexe il existe des variations individuelles dans l'expression des comportements sexuels. Tous les mâles ne vocalisent pas avec la même intensité, toutes les femelles n'apportent pas la même quantité de soins aux jeunes, et ainsi de suite. Une telle plasticité comportementale peut prendre des formes extrêmes chez certains poissons, où certains individus peuvent changer de sexe en réponse à l'environnement social (Bass 1996).

Dans cette deuxième partie, nous allons explorer trois aspects du développement du phénotype et du comportement en relation avec le développement embryonnaire et le développement précoce postnatal. La première sous-partie développe la question du **déterminisme du sexe**, c'est-à-dire quels sont les mécanismes qui dirigent la production de gonades mâles et femelles. La deuxième sous-partie aborde la question de *l'émergence de comportements de type mâle et ou femelle*. En d'autres termes, comment le fait d'avoir des gonades mâles ou femelles influence-t-il ensuite le comportement? Dans la troisième sous-partie, nous aborderons une question récurrente tout au long de ce chapitre, à savoir : *Comment les facteurs environnementaux influencent-ils le développement du phénotype?* Dans le contexte du développement sexuel, on se demande dans quelle mesure l'environnement prénatal, et en particulier l'environnement maternel, affecte l'expression de comportements spécifiques d'un sexe? Certains de ces aspects seront abordés dans le chapitre 11.

4.2.1 Comment est déterminé le phénotype sexuel de la gonade?

La gonade se forme au cours du développement embryonnaire par un épaississement du mésoderme. Cette ébauche gonadique est colonisée secondairement par les cellules germinales. Une gonade est constituée de deux territoires, l'un interne appelé la medulla et l'autre le cortex à la superficie. La medulla est développée chez les mâles et on y trouve les tubes séminifères dans lesquels se produit à l'âge adulte la spermatogénèse. La gonade est alors appelée un testicule. Chez les femelles, la gonade se différencie en ovaire dans lequel c'est la partie externe, le cortex, qui s'épaissit et reçoit les cellules germinales qui participeront à la formation des follicules ovariens. La medulla de l'ovaire est peu développée et surtout ne présente pas une organisation sous la forme de tube. D'une façon constante chez les vertébrés, la gonade est d'abord une structure indifférenciée sexuellement, c'est-à-dire qu'une simple observation histologique ne permet pas de prévoir son devenir en testicule ou en ovaire. C'est seulement au cours d'un développement de celle-ci que se produit la détermination du sexe conduisant soit à un testicule soit à un ovaire. Suite à la différenciation sexuelle de la gonade, celle-ci va produire des hormones qui vont ensuite sexualiser l'embryon et permettre l'apparition des caractères sexuels secondaires. On notera à ce niveau que, bien que les caractères sexuels secondaires soient sous dépendance hormonale, il est possible que les gènes effecteurs soient portés sur les chromosomes sexuels.

a) Déterminisme du sexe

► Chez les mammifères : une histoire de chromosomes

Chez les mammifères, la détermination du sexe est d'origine chromosomique et la différenciation sexuelle de la gonade en est une conséquence directe. Les femelles de mammifères ont deux chromosomes X dans chaque cellule, alors que les mâles ont un chromosome X et un chromosome Y, à part quelques exceptions mineures comme chez le lemming chez lequel il existe deux X différents, dont l'un X* est masculinisant (Wiberg et Günther 1985). On notera que ce système XX/XY permet d'obtenir à la fécondation autant d'embryons mâles XY que femelles XX, la sex-ratio primaire (utilisée ici comme taux de masculinité) étant alors de 0,5. Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre 11.

Les chromosomes X et Y ont une origine évolutive commune et en gardent une trace sous la forme d'une région au sein de laquelle des **enjambements** (*crossing-overs*) se produisent : c'est la région pseudo-auto-somale. L'autre partie des chromosomes X et Y leur est propre et ne subit pas de recombinaison ; c'est la partie hétérosomale au sein de laquelle on distingue quand même encore des gènes en commun mais qui ne recombinent plus. En revanche, il y a aussi sur le Y une dizaine de gènes qui n'ont pas d'équivalent sur le chromosome X. Parmi ceux-ci on trouve le gène SRY (*Sex-specific Region Y*), le gène majeur de la détermination du sexe chez les mammifères (Gubbay *et al.* 1990). La protéine résultant de ce gène initie une série de réponses génétiques qui conduisent au développement de testicules, alors que les gonades se développant en l'absence de ce facteur de détermination testiculaire deviennent des ovaires. De ce fait, des individus qui n'ont pas le gène SRY (soit parce qu'ils ont XX soit parce que cette zone n'est pas fonctionnelle sur leur chromosome Y) acquièrent un phénotype femelle (Goodfellow et Lovell-Badge 1993). À l'inverse, l'ajout par des méthodes transgéniques de la zone du chromosome Y incriminée chez un individu XX conduit au développement de testicules (Koopman *et al.* 1991). On trouve d'autres gènes spécifiques du chromosome Y chez les mammifères et ils sont pour la plupart impliqués dans la spermatogenèse ce qui explique pourquoi une souris XX transgénique à qui on rajoute seulement le gène SRY ne présente pas de spermatogenèse.

► Chez les sauropsidés (oiseaux et reptiles) : des chromosomes et/ou la température

Autant en éthologie pure la séparation des oiseaux du reste des sauropsidés peut se concevoir, autant cette séparation dans le contexte de la détermination du sexe semble inappropriée. À l'intérieur des sauropsidés, on trouve une diversité assez forte quant au type de détermination du sexe. Chez les serpents et les oiseaux, la détermination du sexe est d'origine chromosomique de type ZW, les mâles ayant deux copies du chromosome Z dans toutes leurs cellules et les femelles une copie du Z et une copie du W. Ce système ZW/ZZ permet d'obtenir, comme dans un système XX/XY, autant de mâles que de femelles à la fécondation. On retrouve une détermination chromosomique de type ZW/ZZ chez d'autres squamates (« lézards ») ainsi que chez des tortues, mais dans ces deux groupes on trouve aussi des espèces avec une détermination chromosomique du sexe du type XX/XY.

Plus étonnant, chez la majorité des tortues, tous les crocodiliens, les deux sphénodons et quelques squamates, la détermination du sexe peut être influencée par la température d'incubation des œufs (mécanisme appelé TSD pour *Temperature-dependent Sex Determination*).

• Trois grands types de déterminisme environnemental

Trois types de déterminisme du sexe sensible à la température d'incubation sont observés chez les reptiles. Le type MF est observé chez la plupart des chéloniens et les mâles sont obtenus à basses températures d'incubation des œufs et les femelles à hautes températures (d'où l'abréviation MF ; Figure 4.5 b). Le type FM représente le cas inverse où les femelles sont obtenues à basses températures et les mâles à températures plus élevées. Ce profil FM est observé chez des squamates (Figure 4.5 a) et avait été décrit à l'origine chez les crocodiliens. On sait maintenant que dans ce groupe, des températures d'incubation très basses permettent d'obtenir de nouveau des femelles et ce profil est appelé FMF (Figure 4.5 c). On trouve ce profil aussi chez des chéloniens. Il a été proposé qu'en fait tous les reptiles qui ont une détermination du sexe sensible à la température d'incubation des œufs présentent un profil de type FMF mais que la partie basse (FM) ou haute (MF) du profil puisse ne pas pouvoir être observée car les températures requises ne permettent pas le développement de l'embryon.

• Période sensible

La période du développement embryonnaire pendant laquelle la température agit sur la détermination du sexe correspond à une quinzaine de jours, aux premiers stades de formation de la gonade (Raynaud et Pieau 1985). Les mécanismes biochimiques d'action de la température sont assez bien établis : le contenu en hormones œstrogènes (œstradiol et œstrone) dans la gonade en formation influence directement sa différenciation en ovaire ou en testicule. La quantité d'œstrogènes dans la gonade embryonnaire est dépendante de l'activité de la cytochrome-P450-aromatase qui convertit la testostérone en œstradiol et l'androstènedione en œstrone. La période du développement embryonnaire pendant laquelle la régulation de la cytochrome-P450-aromatase est sensible à la température d'incubation des œufs (période thermosensible ; Desvages et Pieau 1992) est la même que celle pendant laquelle la température influence la détermination du sexe (Desvages *et al.* 1993). De plus, les

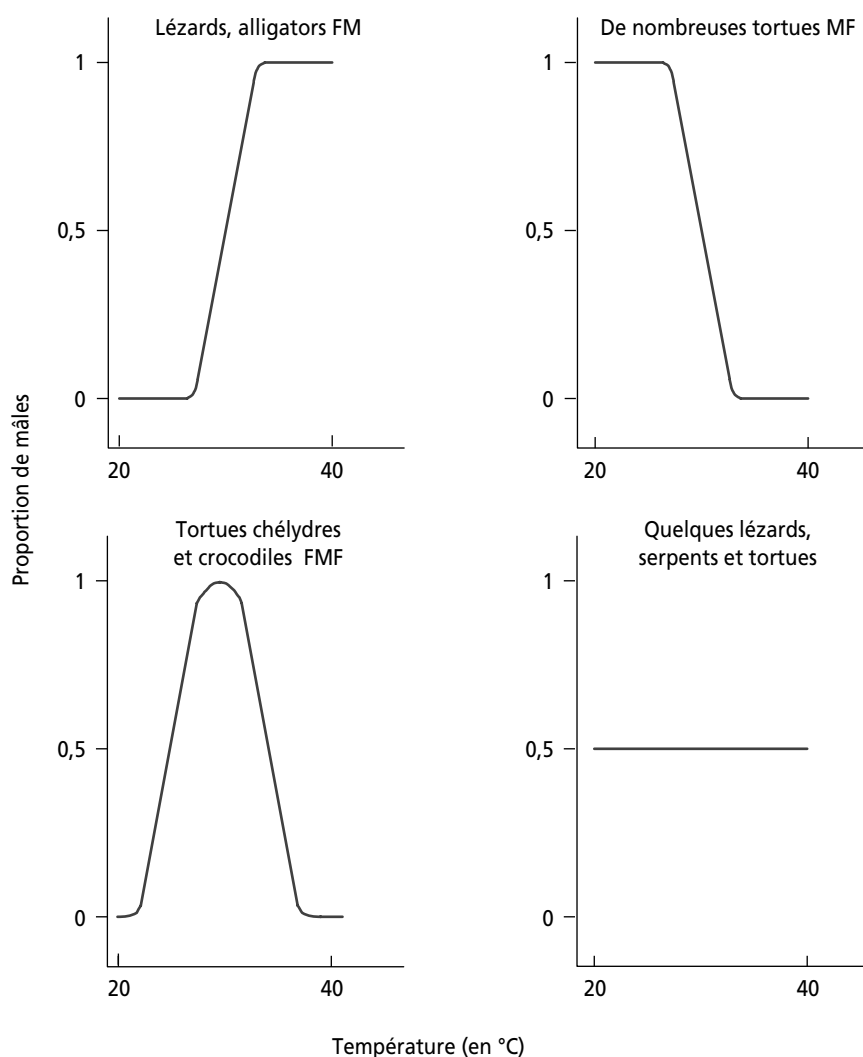


Figure 4.5 Divers patrons de déterminismes du sexe dépendant de la température chez les reptiles.

Chez certains lézards et crocodiles, l'augmentation de la température d'incubation conduit à l'accroissement du taux de mâles. À l'inverse, beaucoup d'espèces de tortues produisent plus de femelles avec l'accroissement des températures d'incubation. Chez encore d'autres espèces, comme la chélydre serpentine (*Chelydra serpentina*) et quelques crocodiles, les mâles sont produits à des températures d'incubation intermédiaires et les femelles à haute et basse température. Enfin, le déterminisme du sexe chez d'autres reptiles ne semble pas être affecté du tout par la température d'incubation. D'après Crews et al. (1988).

inhibiteurs d'aromatase administrés aux œufs incubés à température féminisante miment les effets des températures masculinisantes (Richard-Mercier *et al.* 1985, 1995).

- *Le mécanisme moléculaire*

Les facteurs biochimiques de la détermination du sexe ont été aussi élucidés en partie chez d'autres sauropsidés présentant cette fois une détermination du sexe chromosomique, en particulier le poulet. On retrouve une action majeure du cytochrome-P450 aromatase chez ces espèces. La régulation de cette

enzyme semble être le point crucial pour expliquer la détermination du sexe chez tous les sauropsidés. Si la transcription de ce gène au niveau de la gonade est forte au cours du développement, s'il y a assez de précurseur (testostérone) et si les récepteurs de l'œstradiol-17 β sont présents, la gonade se différenciera en ovaire, dans le cas contraire elle se différenciera en testicule.

Ce modèle permet d'expliquer l'ensemble des données disponibles dans la littérature. Par exemple, on notera que l'ovaire gauche de nombreux oiseaux ne se développe pas en raison d'une absence de

récepteurs aux œstrogènes. Ce modèle permet aussi d'expliquer la forte composante d'origine maternelle dans la détermination du sexe sensible à la température d'incubation ; on sait en effet que la quantité d'œstrogènes déposée dans le jaune de l'œuf est très variable (Bowden *et al.* 2001) et varie selon la saison (Bowden *et al.* 2000). Or l'activation de la transcription de l'aromatase chez les sauropsidés pourrait être activée par les œstrogènes (Pieau 1996) ce qui explique le « coup de pouce » féminisant fourni par la mère lorsqu'elle introduit plus d'œstrogènes dans le jaune de l'œuf. Grâce à ce modèle, on peut aussi expliquer assez facilement l'existence d'une situation mixte entre déterminisme génétique et environnemental observée chez la tortue aquatique *Emys orbicularis*. Cette espèce présente un déterminisme sexuel typique de type MF (Figure 4.5 b) mais cependant, en conditions naturelles, le sexe serait déterminé par le génotype des individus dans environ 90 % des cas (Girondot *et al.* 1994). Une telle situation peut s'expliquer par la présence d'un polymorphisme d'origine génétique dans la réponse à la température de la transcription du cytochrome-P450-aromatase.

b) Caractères sexuels secondaires

► Canaux de Wolf et de Müller

Les embryons de vertébrés ont à la fois des tractus génitaux embryonnaires mâles (Wolffien) et femelles (Müllerien). Ces tractus connectent les gonades avec l'environnement extérieur. Une fois que le sexe gonadique est déterminé, un jeu de ces tractus se développe alors que l'autre disparaît. Chez les mâles, des sécrétions de l'hormone peptidique antimüllérienne (famille des TGFb) produite par le testicule sont nécessaires pour obtenir une régression des canaux de Müller. La dihydrotestostérone-5a (dDHT), forme active de la testostérone produite par la 5a-réductase, est synthétisée aussi par le testicule. Elle permet la croissance et la différenciation du canal de Wolf en incluant les conduits vasodéferants et les glandes sécrétrices accessoires qui se vident dans le tractus reproductif (*i.e.* les vésicules séminales, la prostate, et les glandes bulbo-urétrales). De plus, la dDHT stimule le développement des organes génitaux externes (George *et al.* 1989). Ainsi, les vertébrés mâles subissent typiquement à la fois un effet masculinisant et un effet déféminisant, les deux résultant de sécrétions testiculaires.

Chez les femelles, il semble que ce soit principalement l'œstradiol-17b qui permette la régression des tractus Wolffien et le développement des tractus

Müllerien qui se développent chez les mammifères en oviductes, utérus et une partie du vagin (Rey et Picard 1998, Nelson 2000). De plus, les tissus qui, en présence d'androgènes, forment le pénis et le scrotum chez les mâles deviennent, en l'absence d'androgènes, le clitoris et les lèvres vaginales. L'effet féminisant (développement des tractus Müllériens et des organes génitaux externes) et démasculinisant (dégénérescence des tractus Wolffiens) se produisant lors de la différenciation du sexe chez les femelles sont analogues aux événements se produisant lors de la différenciation mâle.

► La mise en place de l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique chez le fœtus

Chez les mammifères, lors du développement fœtal, l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique (HHG) se met en place selon une chronologie précise. Des travaux chez les humains, un singe, le macaque crabier (*Macaca fascicularis*) et le porc (*Sus scrofa*) ont montré que la différenciation de chacun des niveaux de cet axe commence par le bas (Danchin 1980, Danchin et Dubois 1981, Danchin *et al.* 1981, 1982 ; figure 4.6). En effet, chez ces trois espèces, le patron de mise en place de l'axe HHG est très semblable, ce qui permet de penser qu'il s'agit là d'un patron général chez les mammifères. Les gonades se différencient en premier et libèrent des hormones sexuelles très tôt durant la vie fœtale. Comme nous l'avons vu ci-dessus, cette différenciation est influencée par des gènes des chromosomes sexuels. L'hypophyse antérieure ne se différencie que plus tard durant la vie fœtale et devient capable de libérer les hormones contrôlant le fonctionnement des gonades. Enfin, l'hypothalamus se différencie encore plus tardivement durant la vie fœtale à un moment où les gonades et l'hypothalamus sont fonctionnels depuis longtemps. Des cellules de la région préoptique montrent alors une activité de synthèse des hormones contrôlant le fonctionnement de l'hypophyse, et par-là celui des gonades. Ainsi, chacun des niveaux de l'axe HHG se différencie sans contrôle de la part des niveaux supérieurs. En fait, durant le développement, l'axe HHG semble même fonctionner en sens inverse de celui que l'on trouve chez l'adulte : ce sont les sécrétions des niveaux inférieurs qui participent à la différenciation des niveaux supérieurs de cet axe. De ce fait, la mise en place de l'axe pendant la vie fœtale se déroule du bas vers le haut de l'axe (Figure 4.6), alors que pendant le fonctionnement chez l'adulte, cet axe fonctionne du haut vers le bas (Figure 4.1). Un schéma très semblable semble

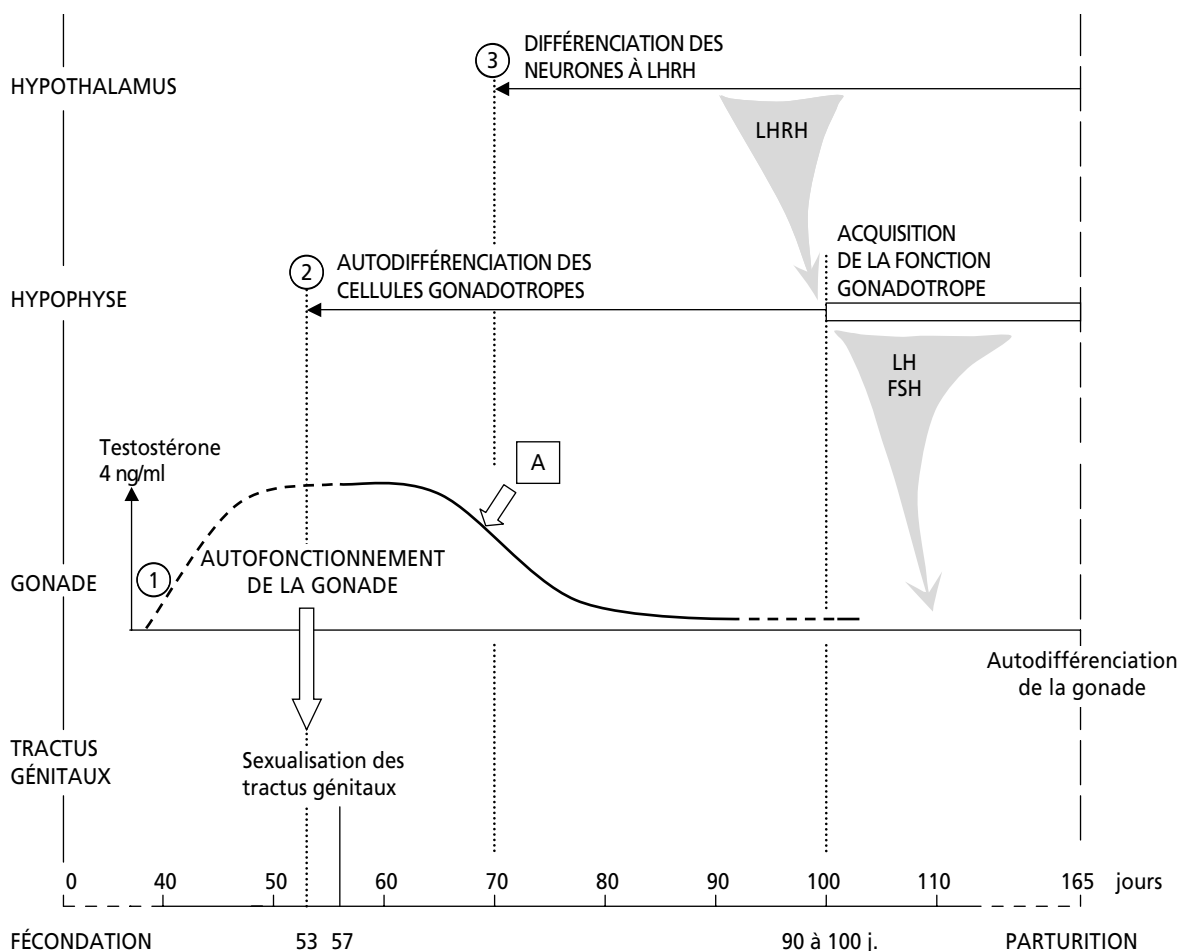


Figure 4.6 La mise en place de l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

La gestation chez cette espèce dure 165 jours. Les données concernant la différenciation des cellules endocrines fabricant les hormones hypophysaires et hypothalamiques ont été obtenues par immunocytochimie. Cette technique d'immunofluorescence permet de rechercher la présence des hormones dans les organes en question au moyen d'anticorps dirigés spécifiquement contre ces hormones. Cela permet d'étudier la date d'apparition de molécules d'hormones au sein du cytoplasme des cellules endocrines. Les données concernant les taux de testostérone circulante ont été obtenues par dosage sanguin (dosage radio-immunologiques). (1) Tout d'abord, les gonades se développent de manière autonome. Puis leurs sécrétions de stéroïdes sexuels (comme en témoignent les taux d'hormones circulantes) sexualisent les tracts génitaux. Ensuite (en A) se produit l'acquisition de la dépendance des gonades vis-à-vis des gonadotropines. Le manque de stimulation gonadotrope (due au non-développement des niveaux supérieurs) entraîne alors la chute de la testostérone circulante qui reste à des niveaux faibles pendant le reste de la gestation. (2) Le niveau hypophysaire ne commence à se différencier que plus tardivement et ne semble pas libérer d'hormone gonadotrope (LH et FSH) avant un âge d'une centaine de jours. (3) Enfin, les cellules de l'hypothalamus ne semblent commencer à se différencier que vers 70 jours de gestation, avec une libération d'hormones stimulant la fonction gonadotrope de l'hypophyse que vers l'âge d'environ 100 jours. À partir de cette date, l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique semble fonctionner du haut vers le bas. La différenciation de l'axe HHG se déroule donc du bas vers le haut, alors que chez l'adulte cet axe fonctionne du haut vers le bas. Ce schéma inclut le résultat d'autres études sur la différenciation morphologique des gonades et des organes génitaux externes et sur l'apparition des stéroïdes sexuels dans le sang fœtal. D'après Danchin (1980) et Danchin et Dang (1982)

être vrai pour les autres composantes de l'axe hypothalamo-hypophyso-somatique, comme par exemple pour l'axe HHS qui contrôle la sécrétion de corticostéroïdes impliqués dans le stress. Cette phase correspond à la phase organisationnelle de l'hypothèse

organisationnelle/activationnelle qui sera détaillée dans le paragraphe 4.2.2 (a).

Ce point a fait l'objet d'une controverse assez importante au sujet des reptiles présentant une détermination du sexe sensible à la température d'incubation des

œufs. Il a été proposé, à partir d'expériences de culture de gonades explantées, que chez ces espèces l'axe était inversé chez les embryons et que c'était le cerveau qui était la zone d'action de la température, donc de contrôle de la détermination du sexe (Salame-Mendez *et al.* 1998). Ces résultats étaient contraires aux données obtenues chez l'orvet (Raynaud et Raynaud 1961) et la souris (Vigier *et al.* 1989) chez lesquels la détermination du sexe d'un embryon décapité *in ovo* (orvet) ou bien d'une culture de gonade (souris) était conforme au génotype de l'individu d'où elle était issue. Ce point a été résolu récemment grâce à des cultures isolées de gonades de tortues marines qui présentent une différenciation sexuelle conforme à la température de culture ce qui exclut donc l'axe HHG comme facteur de détermination sexuel (Moreno-Mendoza *et al.* 2001). Il faut cependant noter que la présence de terminaison nerveuse au niveau de la gonade (Gutiérrez-Ospina *et al.* 1999) indique que le cerveau pourrait quand même avoir une action sur la gonade, non pas sur la détermination du sexe elle-même, mais plutôt sur la croissance de la gonade.

À partir de ce moment, l'axe HHG fonctionne chez le fœtus selon un schéma semblable à celui de l'adulte sexuellement mature. Les taux d'hormones circulantes sont relativement élevés et ressemblent à ceux observés chez l'adulte sexuellement mature. Après la naissance, à des dates qui varient selon les espèces, le cerveau supérieur semble mettre l'axe HHG au silence en inhibant l'hypothalamus et, par effet de cascade, l'hypophyse et les gonades. C'est alors le début de l'enfance, période pendant laquelle les niveaux d'hormones sexuelles circulantes sont très faibles. L'enfance se termine à la puberté, moment où l'axe HHG redevient fonctionnel, ce qui induit l'apparition de tous les comportements sexuels adultes. Cette phase correspond à la phase activationnelle de l'hypothèse organisationnelle/activationnelle présentée dans le paragraphe suivant.

4.2.2 Comment émergent les comportements typiquement mâle et femelle ?

Nous avons vu comment des événements embryologiques impliquant des hormones participent à la différenciation des gonades. Mais, se pose alors la question du « *comment les gonades elles-mêmes affectent ensuite le comportement ?* » C'est-à-dire, après avoir conduit la gonade indifférenciée à devenir soit un testicule soit un ovaire, comment le cerveau en arrive-t-il à exprimer les patrons de comportement appropriés

de type mâle ou femelle, patrons qui peuvent ne pas être exprimés que beaucoup plus tard dans la vie ? Pour ce second point, comme cela était le cas de la différenciation sexuelle, la réponse implique des hormones, et a conduit à ce que l'on appelle « l'hypothèse organisationnelle/activationnelle ».

L'hypothèse organisationnelle/activationnelle

Un principe fondamental de la différenciation sexuelle du cerveau est l'**hypothèse organisationnelle/activationnelle** (Phoenix *et al.* 1959). Pour faire court, on peut dire que cette hypothèse postule que la présence ou l'absence d'hormones à un âge précis du développement précoce (soit prénatal, soit périnatal) modifie les structures neurales associées aux comportements dimorphiques pour produire des comportements de type mâle ou femelle. Cet **effet organisationnel** est suivi au moment de la maturation sexuelle par une exposition supplémentaire aux hormones stéroïdes qui facilitent l'expression de ces comportements propres à un sexe. Ainsi, des comportements sexuels appropriés sont **activés** lorsque l'individu devient sexuellement compétent. Bien que les bases neurologiques des différences de comportement sexuel soient apparues comme étant plus complexes qu'on ne le pensait au départ (voir plus loin), l'hypothèse organisationnelle/activationnelle reste au cœur de la plupart des travaux sur les différences de comportement sexuel. Plus loin, nous donnons des exemples de structures cérébrales sexuellement dimorphiques qui, lorsqu'elles sont activées par l'exposition aux hormones appropriées, sont associées aux comportements propres à un sexe.

► Le cas des mammifères

Nous avons décrit plus haut quelques-uns des événements endocriniens intervenant dans l'organisation précoce du cerveau. Chez les rats, par exemple, l'exposition à la testostérone et ses métabolites avant la naissance et pendant les vingt premiers jours après la naissance a pour effet de masculiniser le cerveau, l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique (HHG), et le comportement sexuel (revue dans Kelly *et al.* 1999). Ces différences phénotypiques de nature morphologiques et comportementales se développent à la maturité sexuelle, lorsque l'axe HHG est activé par le cerveau. La région cérébrale sexuellement dimorphique la mieux étudiée chez les mammifères est située dans la région préoptique médiane (RPOm) de l'hypothalamus (Raisman et Field 1973). Cette

région inclut une zone dont le dimorphisme sexuel est remarquable, le noyau sexuellement dimorphique de la RPOm (NSD-RPOm), est jusqu'à cinq fois plus grand chez les mâles que chez les femelles (Gorski *et al.* 1980). La RPOm est impliquée dans le comportement copulatoire des mâles (Sachs et Meisel 1988), et des lésions à la RPOm empêchent le comportement copulatoire des rats mâles. Ces effets ne sont que partiellement compensés par une exposition à des androgènes (Christensen *et al.* 1977, Arendash et Gorski 1983). Cela contraste avec la réponse des mâles à une castration, qui compromet aussi le comportement copulatoire, mais pour laquelle une thérapie par la testostérone peut totalement maintenir ou même restaurer un comportement sexuel normal (Davidson 1966). De plus, des rats mâles adultes traités avec des hormones sexuelles femelles (œstrogènes et progestérone) ne montrent normalement pas de comportement femelle, alors que des mâles traités avec ces mêmes hormones après avoir subi une lésion de la RPOm adoptent la lordose, la posture stéréotypée des rates pendant la copulation (Hennessey *et al.* 1986). La RPOm est aussi impliquée dans le comportement sexuel des femelles, chez lesquelles cette région a été impliquée dans la lordose, le comportement parental, et dans la régulation du cycle œstrien (Gray et Brooks 1984, Jakubowski et Terkel 1986). De plus, les femelles montrent des patrons synaptiques de type mâle dans le cerveau si elles ont reçu des injections de testostérone avant l'âge de quatre jours (Raisman et Field 1973).

D'autres aires cérébrales pas impliquées directement dans le comportement reproductif développent aussi un dimorphisme sexuel suite à une exposition précoce aux hormones (revue dans Beatty 1979). Par exemple, l'hippocampe, une structure cérébrale associée à l'apprentissage et la mémoire, montre un dimorphisme sexuel. Des rats nouveau-nés mâles castrés montrent des patrons d'apprentissage de type femelle une fois adulte, alors que le traitement de très jeunes rates avec de l'œstradiol conduit à des patrons de type mâle (Williams et Meck 1991). Des différences dans la discrimination spatiale sont supposées résulter d'effets organisationnels des stéroïdes sur les récepteurs d'œstrogènes RE-a (Fugger *et al.* 1998).

► Le cas des oiseaux

Le cerveau des oiseaux montre aussi des différences sexuelles. Celles-ci incluent la région préoptique (RPO) (revue dans Schlinger 1998). Le noyau préoptique médian (NPOM) de la RPO est impliqué dans le

comportement copulatoire et est plus grand chez les mâles que chez les femelles. Une exposition précoce aux hormones participe à l'organisation de ce dimorphisme comportemental en produisant des différences dans les connexions neuronales (Panzica *et al.* 1998), et des expositions plus tardives aux hormones stéroïdes activent les comportements de copulation. Par exemple, les œstrogènes produits par les embryons femelles pendant le développement démasculinisent le comportement de copulation. Si les œufs contenant des embryons femelles sont traités avec une substance empêchant les œstrogènes d'interagir avec leurs récepteurs, alors le comportement de reproduction adulte de la femelle est masculinisé (Adkins 1976). D'autre part, si des œufs contenant des embryons mâles sont traités avec de la testostérone ou des œstrogènes, alors, ils sont démasculinisés (Adkins-Regan 1987). Chez des embryons non manipulés, les embryons femelles (mais non les mâles) sont normalement exposés à de forts taux de stéroïdes circulants avant l'éclosion; cela suggère que l'exposition des embryons femelles aux œstrogènes est responsable de la démasculinisation du comportement copulatoire des adultes, alors que des quantités trop faibles de stéroïdes sont produites par les embryons mâles et ne conduisent pas à la démasculinisation du comportement copulatoire à l'état adulte (Balthazart et Foidart 1993).

Il est à noter que chez la caille, bien que le comportement copulatoire soit structuré par les hormones précoces, la taille du noyau préoptique médian (NPOM) n'est, elle, pas affectée par ces hormones. En fait, la taille du NPOM répond directement à des effets activationnels de la testostérone. La castration réduit le volume du NPOM, effet totalement restauré par une thérapie par la testostérone. De même, des femelles ovariectomisées traitées avec de la testostérone ont un volume du NPOM aussi grand que celui de mâles adultes intacts (Panzica *et al.* 1987).

Enfin, toutes les différenciations sexuelles du cerveau ne sont pas nécessairement régulées par les sécrétions endocrines. Par exemple, alors que le traitement avec des hormones stéroïdes affecte le développement des systèmes neuronaux impliqués dans le chant, il n'est pas certain que ces hormones stéroïdes exercent ces effets normalement (Schlinger 1998). En particulier, vu que les femelles de nombreuses espèces chantent dans certains contextes, le chant n'est pas un comportement strictement lié au sexe comme l'est par exemple le comportement de copulation. Cela a conduit certains auteurs à suggérer l'existence d'un contrôle génétique direct de la différenciation sexuelle du système du chant chez les oiseaux (Arnold 1996, Schlinger

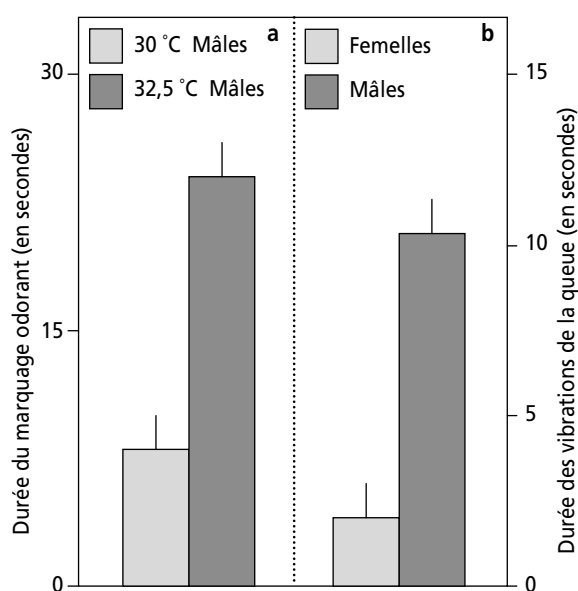


Figure 4.7 Déterminisme du sexe et des comportements sexuels chez le gecko léopard (*Eublepharis macularius*).

(a) Effet de la température de développement embryonnaire sur le comportement de marquage odorant chez le gecko léopard (*Eublepharis macularius*) castré et supplémenté en testostérone. Une température d'incubation de 30 °C produit essentiellement des femelles (mais aussi quelques mâles), alors qu'une température de 32,5 °C produit essentiellement des mâles. Les données pour les femelles qui ne font jamais le marquage odorant ne sont pas montrées. La température d'incubation avait un effet significatif sur le comportement de marquage (ANOVA, $F_{1,458} = 12,1$, $P = 0,0005$). Des comparaisons *post-hoc* ont montré que les mâles des deux températures d'incubation répondent différemment au traitement hormonal (méthode de Dunn-Sidak $\alpha' = 0,005$). Ce résultat révèle que la température d'incubation influence le comportement adulte. (b) Effet du sexe gonadique (avant la gonadectomie) et du traitement avec de la testostérone chez l'adulte sur le comportement de vibration de la queue, pris comme mesure de comportement de parade typique des mâles. Il y avait un effet significatif du sexe gonadique sur la durée des vibrations de la queue ($F_{1,458} = 139,1$, $P < 0,0001$), qui était activé par le traitement hormonal ($F_{3,458} = 18,7$, $P < 0,0001$). Contrairement au comportement de marquage odorant, la température embryonnaire n'avait pas d'effet sur le comportement de parade ($P > 0,05$). Des comparaisons *post-hoc* montrent que les mâles gonadiques effectuent plus de comportements de parade que les femelles gonadiques en réponse à un traitement par la testostérone. Donc, le sexe gonadique en lui-même influence le comportement adulte. Les données des deux figures sont les moyennes plus l'écart-type. D'après Rhen et Crews (1999).

1998). Ainsi, bien que les mécanismes de base de l'hypothèse organisationnelle/activationnelle soient similaires chez les mammifères et les oiseaux, il existe aussi des différences intéressantes.

► Le cas des reptiles

• Le cas des lézards à déterminisme sexuel lié à la température de développement

La température d'incubation et les hormones interagissent pour déterminer le sexe gonadique chez les lézards dont le déterminisme de la différenciation sexuelle est dépendant de la température. Cependant, la question reste de savoir si la température et/ou les hormones ont ou non des effets organisationnels ou activationnels sur les comportements liés au sexe chez de telles espèces. Rhen et Crews (1999, 2000) ont montré que la température d'incubation, l'exposition précoce aux hormones, et la production d'hormones chez l'adulte sont importantes chez le gecko léopard (*Eublepharis macularius*). Des mâles gonadectomisés, traités avec de la testostérone et élevés à des températures qui produisent principalement des femelles font moins le marquage d'odeur (un comportement typiquement mâle) que ne le font des mâles de même traitement mais élevés à des températures qui produisent essentiellement des mâles (Figure 4.7a). De plus, un effet en termes de développement du sexe gonadique est montré par une augmentation du comportement de cour chez le mâle adulte gonadectomisé en réponse à un traitement par la testostérone, réponse qui est absente chez les femelles (Figure 4.7b). Ainsi, l'hypothèse organisationnelle/activationnelle s'applique bien dans ce cas-là, mais avec en plus l'effet de la température d'incubation pendant le développement (Figure 4.7a).

• Le cas de lézards unisexués

Une des espèces les plus intéressantes en termes de développement du comportement sexuel (ou, plus précisément, du développement « pseudo-sexuel »), est le lézard parthénogénétique du genre *Cnemidophorus*. Chez certains *Cnemidophorus*, tous les individus sont femelles, leurs œufs non fécondés ne produisant que des femelles. On pense qu'il s'agit d'hybrides de deux ancêtres se reproduisant sexuellement (Cole 1984). Il est à noter que les individus de nombre de ces espèces s'engagent dans des comportements pseudo-copulatoires, certains montrant des comportements de monte alors que d'autres individus affichent des comportements de type femelle (Crews 1987). De plus, ces comportements sont mis en place par des

changements de sécrétion hormonale. Les comportements de type femelle surviennent juste avant l'ovulation, lorsque les taux d'œstradiol plasmatiques sont élevés, alors que les comportements de type mâle surviennent après que les individus ont ovulé, c'est-à-dire sous l'influence de la progestérone (Crews 1987). Des différences dans le métabolisme cérébral (*i.e.* dans l'utilisation de substrats énergétiques) sont aussi documentées lorsque les lézards expriment des comportements de type mâle ou femelle (Rand et Crews 1994). Il ne s'agit pas seulement d'une sorte de persistance de comportements des espèces ancestrales, comme une sorte de relique qui n'aurait plus de fonction dans l'histoire de vie des *Cnemidophorus*. Ces comportements ont en effet encore une importante fonction, car les femelles qui affichent des comportements de réceptivité et qui sont montées ovulent plus d'œufs que les femelles qui ne s'engagent pas dans ces comportements pseudo-sexuels (Crews *et al.* 1986). À noter que c'est la progestérone, une hormone habituellement associée à l'endocrinologie femelle, et non pas un des androgènes, qui active les comportements de type mâle chez ces espèces. Cela met en évidence la plasticité des chemins par lesquels les hormones peuvent affecter le comportement, en dépit de la nature très conservatrice des hormones elles-mêmes à travers les divers taxa (Crews 1997).

Il serait raisonnable de penser que des effets endocriniens d'organisation pourraient être inutiles chez des espèces n'ayant qu'un seul sexe, comme les lézards *Cnemidophorus* parthénogénétiques. Cependant, on doit se rappeler que ces espèces parthénogénétiques ont évolué à partir d'espèces à reproduction sexuée, et que les éléments des processus ontogénétiques qui étaient sous contrôle hormonal chez les espèces ancestrales peuvent très bien avoir été incorporés dans le développement des espèces parthénogénétiques dérivées. En effet, cela semble être le cas, au moins dans le genre *Cnemidophorus* parthénogénétique. *C. uniparens*, une espèce unisexuée, a le même pattern de sécrétion hormonale qu'une de ses espèces ancestrales, ce qui suggère que l'évolution de la parthénogénèse ait impliqué des changements dans les réponses aux sécrétions endocrines plutôt que des changements dans les patrons de sécrétions hormonales eux-mêmes (Moore et Crews 1986). De plus, le traitement d'embryons de *C. uniparens* en cours de développement avec un inhibiteur d'aromatase (ce qui empêche la conversion de la testostérone en œstrogènes) a pour effet de produire des mâles dans cette espèce normalement constituée uniquement de femelles (Wibbels et

Crews 1994), ce qui démontre que les gènes impliqués dans la production de mâles sont toujours présents chez *C. uniparens*.

4.2.3 La plasticité phénotypique dans un sexe, ou comment l'environnement influence le phénotype

Une variante de l'hypothèse organisationnelle/activationnelle a été utilisée pour expliquer la plasticité phénotypique à l'intérieur d'un sexe. Nombre d'espèces ont des phénotypes discrets au sein d'un sexe et qui diffèrent en morphologie, physiologie et comportement. Cette plasticité phénotypique, le plus souvent observée chez les mâles, est typiquement associée avec l'adoption de stratégies de reproduction alternatives.

a) Chez les lézards

Chez les lézards, les mâles de certaines espèces peuvent exhiber des comportements territoriaux alors que d'autres peuvent adopter une stratégie discrète, faisant la cour aux femelles furtivement lorsqu'ils approchent des mâles territoriaux (Moore *et al.* 1998). Moore (1991) a suggéré que des différences d'exposition aux hormones puissent être importantes dans le développement de différences phénotypiques intrasexe. Par exemple, le lézard des arbres (*Urosaurus ornatus*) a un polymorphisme morphologique de coloration des fanons (une extension de peau qui pend sous la gorge) (Hews *et al.* 1997). Les mâles ayant des fanons oranges avec des points bleus au milieu sont territoriaux, alors que les mâles avec des fanons oranges sans points bleus au centre, ne sont pas territoriaux (Hews *et al.* 1997). Il existe une différence endocrine entre ces phénotypes morphologiques et comportementaux, car les mâles orange-bleus ont des taux relativement élevés de testostérone et de progestérone en tant que juvéniles, alors que les mâles oranges non territoriaux ont, au même âge, des taux relativement faibles de ces deux hormones (Hews *et al.* 1994, Moore *et al.* 1998). La possibilité de modifier la couleur du fanon par des manipulations hormonales avant l'âge de 60 jours indique l'existence d'une période critique pendant laquelle l'effet organisationnel peut se produire (Hews et Moore 1996). Il est intéressant de noter que les mâles oranges non territoriaux peuvent être divisés à l'âge adulte en deux catégories : ceux qui sont sédentaires et ceux qui sont nomades. Les mâles à fanon orange exposés à des conditions stressantes chez lesquels les concentrations plasmatiques en testostérone sont basses alors que leur concentration en corticostérone est élevée, deviennent

nomades. Inversement, les mâles non territoriaux non exposés à des stress ont des niveaux élevés de testostérone et bas de corticostérone et deviennent sédentaires (Moore *et al.* 1998). Les mâles oranges peuvent changer entre les statuts nomades et sédentaires en fonction de leur niveau hormonal, mais jamais de statut de territorialité (Moore *et al.* 1998). Ainsi, les effets activateurs de ces hormones sont réversibles, contrairement à leurs effets organisationnels.

Chez une autre espèce, le lézard de Californie (*Uta stansburiana*), il existe trois types de mâles, chacun ayant un profil hormonal et comportemental propre. Un *morphotype à gorge orange* a des niveaux élevés de testostérone et est « ultradominant », en ce sens que ces mâles ont de grands territoires qu'ils défendent très agressivement (Sinervo *et al.* 2000). Un *morphotype à gorge bleue* a des territoires plus petits et défend moins agressivement, et un *morphotype à gorge jaune* ne défend pas de territoire du tout et est plus discret que les deux autres morphes. Les morphes bleus et jaunes ont des niveaux de testostérone semblables. Le rôle que jouent les hormones dans le développement de ces divers phénotypes est inconnu, mais la testostérone semble importante pour l'activation des comportements qui leur sont associés. Par exemple, si les niveaux de testostérone des morphes bleus et jaunes sont augmentés artificiellement jusqu'à atteindre les taux observés chez les morphes oranges, alors les mâles traités défendent des territoires d'une taille semblable à celle des mâles à gorge orange (DeNardo et Sinervo 1994). L'augmentation de la testostérone augmente aussi l'endurance, ce qui peut augmenter leur capacité à défendre efficacement leur territoire (Sinervo *et al.* 2000). Il est intéressant de noter que les mâles à gorge jaune peuvent se transformer quasiment en mâles à gorge bleue territoriaux en fin de saison si un propriétaire de territoire vient à mourir. Cela s'accompagne d'une augmentation de la testostérone plasmatique et d'un changement partiel de la couleur de la gorge (Sinervo *et al.* 2000), ce qui, de nouveau, suggère un rôle activationnel de la testostérone sur le comportement et la physiologie. Cela montre aussi que les interactions sociales peuvent fortement influencer la sécrétion d'hormone : les mâles à gorge jaune, quoique capables de sécréter de la testostérone quand le contexte social le permet, ne le font pas tant que la compétition résultant de la présence de mâles territoriaux est forte.

b) Chez les poissons

Un phénomène semblable se produit chez les poissons

téléostéens. Par exemple, chez le poisson (*Porichthys notatus*), les mâles reproducteurs ont deux morphes : les mâles de types I et II. Les mâles de type I sont plus grands que ceux de type II et, à la différence des mâles de type II, construisent un nid, courtisent les femelles avec une vocalisation « hum » très distinctive, et gardent les œufs (Brantley et Bas 1994, McKibben et Bass 1998). La morphologie des petits mâles de type II ressemble à celle des femelles (Bass 1995). Ce mimétisme semble leur permettre de rentrer dans les territoires des mâles de type I et d'y répandre leur laitance. Ainsi, les deux morphes ont des stratégies reproductrices très différentes. De plus, les mâles qui suivent les trajectoires de développement de type II deviennent matures plus rapidement que les mâles de type I (Bass *et al.* 1996), ce qui leur permet de se reproduire plus tôt.

Comme nous l'avons déjà vu chez le lézard des arbres, les mâles de *Porichthys notatus* ont des profils endocriniens différents qui semblent expliquer leur patron de croissance et de comportement (Brantley *et al.* 1993, Bass 1996). De plus, les deux morphes diffèrent aussi dans le nombre et/ou la taille des neurones dans des aires cérébrales associées à la sécrétion d'hormone de libération de la gonadotropine et d'arginine vasotocine (Foran et Bass 1999). Bien que le lien causal soit toujours à déterminer, cette espèce semble procurer un nouvel exemple des effets organisationnels précoces des hormones sur le développement de phénotypes distincts au sein d'un même sexe. D'autres tactiques plastiques de reproduction chez les poissons comme le changement de sexe ou la suppression de la reproduction, peuvent aussi avoir une base endocrine (une revue est fournie par Foran et Bass 1999). L'existence de tactiques aussi différenciées est courante chez les poissons, mais l'existence de variations intraspécifiques de stratégie reproductrice est aussi commune chez la plupart des groupes d'animaux. Bien qu'elles n'impliquent pas toujours des différences morphologiques claires, il est probable que même des variations subtiles impliquent des chemins de développement différents comme dans les exemples développés ci-dessus.

4.3 EFFETS ENVIRONNEMENTAUX SUR LE DÉVELOPPEMENT DU PHÉNOTYPE

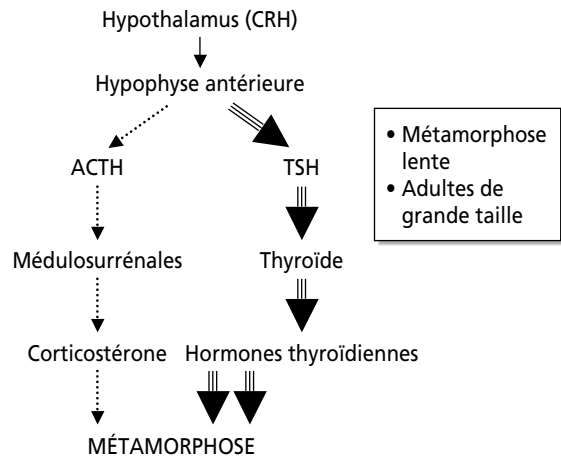
Les individus passent par différents stades de développement au cours de leur vie, par exemple depuis le

stade d'embryon jusqu'au stade d'adulte reproducteur, en passant par un stade immature. Bien que le génotype dirige ce schéma de progression, des facteurs environnementaux jouent un rôle majeur pour façonner les caractéristiques des phénotypes. En d'autres termes, des individus de génotypes semblables sont capables d'une certaine plasticité phénotypique. Nous avons vu dans le chapitre 2 comment la simple présence ou absence de prédateurs dans l'environnement peut conduire à deux formes adultes sensiblement différentes chez les daphnies, un cladocère clonal. Les individus ne développent un rostre qu'en présence de prédateurs ou d'indices de leur présence, rostre qui diminue fortement la probabilité d'être prédaté, ce qui montre en quoi cette plasticité phénotypique peut être adaptative. Plus généralement, l'origine de cette plasticité est dans les stimuli environnementaux, en incluant ceux d'origine maternelle, ce qui modifie le développement du phénotype, le plus souvent à travers des signaux hormonaux.

Les paragraphes qui précèdent décrivent un certain nombre d'exemples de plasticité phénotypique. Un autre exemple de ce type de plasticité est fourni par l'anoure pelobate de Hammond (*Scaphiopus hammondi*) qui se reproduit dans des mares éphémères des déserts arides de l'Amérique du Nord, où les têtards doivent se métamorphoser en adultes avant que leur mare ne disparaisse totalement. Par une série d'études fascinantes combinant des approches comportementales et physiologiques, l'Américain Robert Denver (1997, 1998, 1999) a montré que les têtards accélèrent leur métamorphose lorsque le niveau d'eau de la mare décroît. Cette accélération est dirigée par des changements hormonaux (Figure 4.8). Les hormones thyroïdiennes sous-tendent l'ensemble de la métamorphose, bien qu'une augmentation de sécrétion de corticostérone par la glande surrénale agisse en synergie avec les hormones thyroïdiennes pour accélérer le processus. Chez les amphibiens, la corticolibérine (CRH) contrôle la sécrétion des hormones thyroïdiennes et de la corticostérone, en régulant la libération d'hormone corticotrope (ACTH) par l'hypophyse antérieure. L'effet de la CRH sur la sécrétion des hormones thyroïdiennes et de la corticostérone dans diverses conditions environnementales semble dépendre de changements dans le nombre ou le type de récepteurs à la CRH dans l'hypophyse antérieure. Une métamorphose rapide implique un coût, car les adultes ainsi produits sont plus petits que ceux résultants d'une métamorphose lente. En effet, les grands individus ont un plus grand succès reproducteur que les petits (Berven 1981), mais l'avantage

de ce compromis entre les deux composantes de l'aptitude phénotypique que sont la survie et la reproduction est que ces petits individus ont au moins une chance de se reproduire, chance qu'ils auraient de toute façon perdue si leur mare s'était asséchée avant qu'ils ne deviennent adultes.

a) Conditions favorables (fort niveau d'eau)



b) conditions stressantes (faible niveau d'eau)

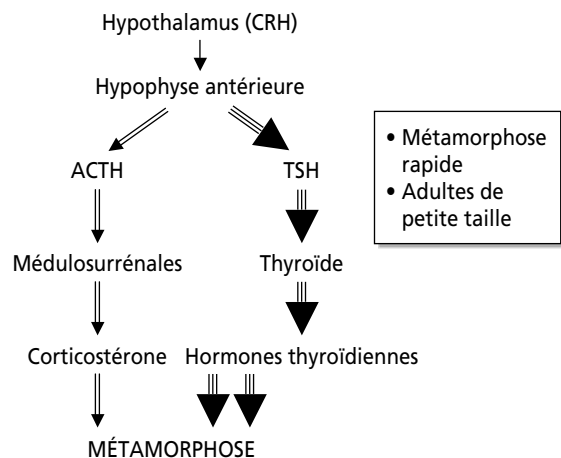


Figure 4.8 Effet du niveau d'eau dans la mare sur le déroulement de la métamorphose chez le pelobate de Hammond (*Scaphiopus hammondi*). (a) De hauts niveaux d'eau stimulent la libération d'hormones thyroïdiennes, et de faibles niveaux de corticostérone, ce qui permet une métamorphose lente conduisant ainsi à des adultes de grande taille. (b) Des niveaux d'eau bas constituent un stress et stimulent la libération de corticostérone, ce qui accélère la métamorphose, mais produit des adultes de petite taille.

ACTH : hormone corticotrope; TSH : hormone thyroïdostimulante; CRH : corticolibérine.

4.3.1 Les effets maternels : un autre moyen de transmettre des informations sur l'état de l'environnement

La possibilité que des facteurs maternels influencent les descendants tôt dans le développement est très grande dans de nombreux taxa. C'est bien entendu le cas de mammifères placentaires chez lesquels les échanges de métabolites à travers le placenta produisent une communication intime et prolongée entre la mère et les jeunes. De plus, les jeunes mammifères continuent de dépendre de leur mère pour le soin et la protection, ce qui a pour effet de prolonger la période d'influence maternelle après la naissance. Il existe une abondante littérature sur la question des effets maternels sur les descendants chez les mammifères. Bien que la plus grande partie de cette littérature s'intéresse à des aspects cliniques en relation avec le stress, la maladie et le vieillissement chez le descendant adulte, on peut en retirer beaucoup d'information concernant le développement du phénotype.

Un phénomène particulièrement intéressant et bien étudié est l'effet du stress maternel sur le développement du phénotype de la descendance. Les individus sous stress activent leur axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HHS) et libèrent des glucocorticoïdes ce qui rétablit l'homéostasie (Sapolsky *et al.* 2000). Ces glucocorticoïdes orchestrent une série de réponses métaboliques et comportementales qui, à court terme, agissent pour restaurer l'homéostasie (Tableau 4.2). Cependant, sous l'effet d'une activation prolongée ou d'une sensibilité accrue de l'axe HHS, les glucocorticoïdes ont des effets négatifs sur de nombreux systèmes de l'organisme (Sapolsky 1992).

Les effets du stress maternel sur les descendants peuvent impliquer : 1) des effets prénataux, les mères

étant soumises à des stress dont les effets sont transmis aux jeunes en développement ou 2) des effets périnataux, les jeunes étant temporairement séparés de leur mère. De nombreuses études ont montré les effets délétères du stress maternel sur les jeunes. Par exemple, les filles de souris femelles soumises à des manipulations à répétition ont une réponse au stress augmentée par rapport à des contrôles (McCormick *et al.* 1995). C'est-à-dire que lorsque les filles de mères stressées sont elles-mêmes confinées, elles sécrètent plus de corticostérone pendant le confinement que des femelles du groupe contrôle, ce qui indique une sensibilité accrue de l'axe HHS. Il semble exister aussi un effet du sexe sur cette réponse, car la réponse des fils de mères stressées n'est, elle, pas différente de celle de mâles contrôle. Cependant, il existe d'autres études montrant un effet similaire du stress maternel prénatal sur les jeunes des deux sexes (Lordi *et al.* 1997). L'activation de l'axe HHS chez les descendants de mères stressées a été montrée chez d'autres mammifères, par exemple chez le cochon d'inde (Sachser 1998), le cochon (Hausmann *et al.* 2000), et des primates (Schneider *et al.* 1999), ce qui souligne l'importance de la période de gestation pour le développement phénotypique des descendants.

Les effets maternels périnataux ont aussi été étudiés en détail, en particulier chez les rongeurs, et mettent par exemple en jeu la séparation des nouveau-nés et de leur mère. Une séparation courte (< 15 minutes) des nouveau-nés réduit la magnitude de la réponse hormonale et comportementale au stress dans la phase adulte, alors qu'une séparation prolongée (plusieurs heures) augmente ces réponses (Francis et Meaney 1999). Donc, les nouveau-nés manipulés brièvement sécrètent de plus faibles quantités de corticostérone dans le sang lorsqu'ils sont stressés à l'état adulte que ne le font des nouveau-nés manipulés pendant plusieurs

TABEAU 4.2 EFFETS IMMÉDIATS ET EFFETS CHRONIQUES DES GLUCOCORTICOÏDES SUR LA PHYSIOLOGIE ET LE COMPORTEMENT.

Effets à court terme (de la minute à quelques heures)	Effets chroniques (en termes de jours ou de semaines)
Diminue la libido	Suppression des activités de reproduction
Réduit l'appétit	Augmente l'alimentation
Augmente la glycogénèse	Diminue les protéines musculaires
Altère le système immunitaire	Diminue la résistance aux maladies et infections e.g. réduit la réponse inflammatoire
Favorise la consolidation de la mémoire	Diminue la consolidation de la mémoire
Augmente la rétention du sodium et la pression sanguine	Hypertension
Diminue la territorialité et augmente l'approvisionnement	Diminue le succès de reproduction

heures ou des nouveau-nés non manipulés. Cela provient de différences permanentes dans le développement de structures cérébrales et dans la densité de récepteurs chez les nouveau-nés des différents groupes (Meaney *et al.* 1991). Le moment précis de la séparation pendant la période néonatale est important, car la réponse à la séparation pendant les tout premiers jours de la vie est différente de celle qui est produite par une séparation une semaine plus tard (van Oers *et al.* 1998).

Il faut noter que le facteur-clé dans le développement de ces différences phénotypiques des descendants se situe dans la réponse comportementale de la mère envers les nouveau-nés manipulés. Les mères de nouveau-nés manipulés brièvement passent significativement plus de temps à lécher et soigner leurs jeunes que ne le font les mères de groupes non manipulés, bien que le temps total passé à s'occuper de la portée soit le même pour les deux traitements (Liu *et al.* 1997). C'est ce comportement de léchage/soin qui induirait le changement de développement chez le jeune. Il existe d'ailleurs une variation naturelle considérable dans la quantité de soins apportés par la mère, et les jeunes non manipulés de mères qui procurent beaucoup de soins à leurs jeunes répondent au confinement d'une manière qui rappelle celle des jeunes manipulés (Liu *et al.* 1997).

Le résultat d'expérience d'adoption réciproque confirme l'importance des influences maternelles périnatales sur le développement phénotypique des jeunes. Les nouveau-nés de lignées de souris ayant une forte réactivité de l'axe HHS font preuve d'une réponse réduite au stress lorsqu'ils sont élevés par des femelles contrôles (Anisman *et al.* 1998). Dans l'expérience inverse, les nouveau-nés montrent une réactivité accrue de l'axe HHS lorsqu'ils sont adoptés par des femelles à forte réactivité de l'axe HHS. Il faut noter que ces dernières manifestent un comportement de léchage/soin réduit comparé aux femelles contrôles. Il est aussi important de remarquer que toutes les variations phénotypiques des descendants ne sont pas expliquées par le comportement maternel. En d'autres termes, les descendants des femelles à forte réactivité de l'axe HHS montrent tout de même une réponse accrue en comparaison aux jeunes des femelles contrôles. Ainsi, il y a une composante génétique et une composante environnementale (maternelle) à la variation observée dans ces comportements.

a) Effets maternels parmi les divers taxa

Des études récentes ont montré que de tels effets

maternels ne sont pas limités aux seuls mammifères. Par exemple, l'Allemand Hubert Schwabl (1993) a démontré que les femelles chez les oiseaux déposaient différenciellement dans leurs œufs des hormones stéroïdes, ce qui affecte la physiologie et le comportement des jeunes qui en résultent. Chez certaines espèces, des jeunes issus d'œufs avec un fort taux de testostérone dans le jaune grandissent plus vite, et une fois envolés, obtiennent un rang social plus élevé que des jeunes issus d'œufs avec un faible taux de testostérone dans le jaune (Schwabl 1993, 1996). La quantité de testostérone ajoutée au jaune varie avec les conditions de reproduction (Schwabl 1997), ce qui donne aux effets maternels la possibilité de refléter l'état de l'environnement. Les différentes couches du jaune peuvent aussi avoir des concentrations différentes de certaines hormones (Lipar *et al.* 1999), ce qui suggère que l'exposition de l'embryon à une combinaison spécifique d'hormones n'est pas constante au cours du développement embryonnaire. Cela signifie que différents stades embryonnaires peuvent ne pas être exposés au même cocktail hormonal. De plus, les effets maternels peuvent se répercuter sur plusieurs générations chez les oiseaux comme chez les mammifères, comme cela a été démontré chez les pucerons. Williams (1999) montre que les filles de femelles adultes traitées avec des œstrogènes, lorsqu'elles se reproduisent pour la première fois, produisent des œufs de plus grande taille que les filles de femelles non traitées.

Chez le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*), la condition corporelle et le niveau de stress des femelles affectent le comportement de dispersion de ses jeunes (Léna *et al.* 1998, de Fraipont *et al.* 2000). Un autre exemple est donné par les daphnies de la figure 2.5 chez lesquelles la qualité de l'environnement d'un individu (la présence ou absence de prédateur) influence le phénotype de ses descendants. Dans ce même exemple, les auteurs rapportent aussi l'existence d'effets grand-maternels, par lesquels les effets de l'environnement subi par une femelle influencent le phénotype de ses petits-enfants. Enfin, ces effets maternels peuvent impliquer l'intervention d'autres molécules que les seules hormones. Par exemple, Julien Gasparini et ses collaborateurs (2001) ont démontré que les femelles de mouette tridactyle transfèrent des anticorps contre des parasites transmis par des tiques (*Ixodes uriae*) dans l'œuf en fonction de la densité des parasites dans le milieu. Cela doit conférer aux jeunes une immunité passive dans les zones particulièrement infestées.

b) Effets maternels et adaptation

D'un point de vue évolutionniste, la valeur d'une telle plasticité phénotypique est qu'elle permet aux individus d'intégrer les caractéristiques de l'environnement dans leur propre trajectoire de développement. Cela produit des adultes qui sont plus à même de survivre et de se reproduire dans cet environnement-là. En un sens, cela permet aux organismes d'adapter finement leurs réponses physiologiques et comportementales à l'environnement actuel. Par exemple, dans certains environnements, une réponse au stress forte et rapide peut se révéler utile, alors que dans d'autres environnements, il est peut-être préférable d'avoir une réponse atténuée, en particulier à cause des effets délétères qu'une exposition prolongée aux glucocorticoïdes peuvent avoir sur le cerveau (McEwen 1999). Les mères qui ont survécu dans leur environnement et sont suffisamment en bonne condition pour avoir produit des descendants, sont en position de transmettre à leurs descendants des informations sur l'état de l'environnement, ces derniers pouvant intégrer ces informations dans leur phénotype pendant le développement. En retour, cela peut affecter le comportement des jeunes, en incluant leur comportement parental une fois devenus adultes, ce qui affectera alors le comportement de leur propre progéniture et ainsi de suite. Ainsi, les effets maternels peuvent être incorporés dans le phénotype de générations successives (e.g. Wang et vom Saal 2000). Nous avons vu au chapitre 2 en quoi cela pouvait d'ailleurs poser un problème pour la mesure de l'héritabilité (Encart 2.2).

Une étude intrigante de Diego Gil, un chercheur espagnol, et ses collaborateurs, indique que les femelles peuvent augmenter le taux de testostérone qu'elles déposent dans le jaune des œufs si elles sont apparées à des mâles attractifs (Gil *et al.* 1999). En augmentant ou diminuant l'attractivité des mâles avec des bagues de couleur, ces auteurs ont montré que les femelles ajoutent significativement plus de testostérone dans leurs œufs quand le mâle est attractif que lorsqu'il est moins attractif. Cela ajoute donc la possibilité d'effets paternels qui pourraient être intégrés dans le phénotype des jeunes. Cet exemple est en relation avec le problème de l'investissement dans la production d'individus d'un sexe ou d'un autre qui sera développé au chapitre 11.

La question de savoir si ces divers phénotypes ont effectivement des aptitudes différentes est très peu documentée. En effet, en dépit de nombreuses études sur les effets maternels en relation avec la plasticité

phénotypique, peu d'études ont exploré la signification adaptative de ces effets. La plupart des études sur ce sujet ont été effectuées dans le cadre de plans cliniques contrôlés, où les effets maternels sont appliqués expérimentalement et ne résultent pas de la variabilité environnementale. En effet, un éloignement de ce qui est considéré comme optimal, comme par exemple une réduction du comportement exploratoire, la peur d'une nouvelle ressource alimentaire ou bien une réactivité accrue de l'axe HHS, est typiquement perçue comme pathologique. Cependant, comme nous l'avons vu dans le cas de la métamorphose du pelobate de Hammond, le comportement optimal dépend fortement du contexte. Les têtards qui accélèrent leur taux de métamorphose lorsque le niveau de la mare diminue seront peut-être petits une fois adultes, mais au moins ils atteindront l'âge adulte. Des têtards qui opteraient pour la voie de développement considéré comme « optimale », c'est-à-dire qui maximise la croissance larvaire avant de commencer la métamorphose, auraient en fait beaucoup plus de chances de mourir sans parvenir à l'état adulte avant que la mare ne se dessèche complètement. Donc, d'un point de vue évolutionniste, des réponses comme la peur d'une nouvelle source de nourriture ou une sensibilité accrue de l'axe HHS peuvent être de nature adaptative et non pathologique, car ces réponses peuvent en fait préparer l'individu à survivre dans l'environnement naturel actuel, comme cela est anticipé par les effets maternels auxquels il a été exposé tôt dans la vie. L'aptitude de différents phénotypes peut varier grandement, et cette variation est due, au moins en partie, aux conditions environnementales. Des arguments empiriques supplémentaires seraient nécessaires pour comprendre en quoi les effets maternels sont adaptatifs.

4.4 LES GRANDES TRANSITIONS DANS LES STRATÉGIES BIODÉMOGRAPHIQUES

Le développement du phénotype d'un organisme est marqué par plusieurs points de transition, par lesquels ils changent morphologiquement, physiologiquement et comportementalement. Ces points de transition ont un fort effet potentiel sur l'aptitude du phénotype qui en résulte. Beaucoup de ces transitions, si ce n'est toutes, sont régulées par des changements hormonaux. Nous avons déjà discuté d'un de ces points de transition, quand nous avons parlé du passage de l'état immature à l'état d'adulte sexuellement mature. Nous avons vu comment les hormones auxquelles

l'individu est exposé tôt dans le développement agissent pour façonner le comportement propre à chaque sexe qui sont eux-mêmes déclenchés par l'augmentation de la sécrétion d'hormones à la puberté. La métamorphose du têtard en adulte du pelobate de Hammond est un autre exemple de transition impliquant les hormones. D'autres exemples seraient le comportement d'émancipation des jeunes oiseaux lorsqu'ils quittent le nid, en augmentant leur activité locomotrice en conjonction avec l'acquisition de leur indépendance, ou bien le comportement de dispersion de naissance par lequel le jeune animal quitte son lieu de naissance pour aller vers un lieu où il s'établira pour se reproduire.

Certaines de ces transitions ne se produisent qu'une seule fois dans la vie d'un individu : la métamorphose des amphibiens, et la dispersion de naissance par exemple. Cependant, d'autres transitions sont récurrentes et marquent le passage régulier d'un stade du cycle de vie naturel à un autre (Jacobs et Wingfield 2000). Par exemple, les animaux à reproduction saisonnière atteignent l'état de reproducteur tous les ans, les espèces migratrices changent de physiologie et de comportement en conjonction avec les mouvements vers et depuis les zones de reproduction, etc. Nous allons explorer certaines de ces transitions d'une façon plus détaillée et examiner la manière dont le développement de ces comportements est affecté par les facteurs environnementaux.

4.4.1 La première transition : la naissance

Chez les humains, et plus généralement chez les mammifères, la première transition est peut-être la plus importante dans le cycle de vie. C'est la transition par laquelle l'individu passe de l'environnement protecteur que constitue l'utérus vers le « monde extérieur ». Les changements endocriniens associés avec la parturition sont bien connus et impliquent des chutes dramatiques des niveaux de progestérone et d'œstradiol plasmatiques, ainsi qu'une augmentation de l'ocytocine qui stimule la contraction de l'utérus et propulse le fœtus lors de la naissance (voir une revue dans Nelson 2000).

Le synchronisme temporel de la parturition est crucial car cette dernière ne doit pas se produire avant que les systèmes physiologiques du fœtus ne soient suffisamment développés pour que celui-ci puisse survivre en dehors de la matrice. Le mécanisme de déclenchement du début de la parturition est centré autour des niveaux de corticolibérine (CRH) dans le sang (McLean *et al.* 1995, Wadhwa *et al.* 1998). Cette

hormone est sécrétée par le placenta, de même que par l'hypothalamus de la mère, et les taux plasmatiques augmentent à la parturition. Des glucocorticoïdes comme le cortisol (le principal glucocorticoïde chez les humains) sont libérés en réponse à l'élévation de la CRH et ont habituellement un effet de rétroaction négative sur la sécrétion de CRH hypothalamique. Cependant, le cortisol stimule la sécrétion de CRH par le placenta. De plus, il faut se rappeler que les hormones stéroïdes sont transportées dans le sang par des protéines de liaison et que c'est seulement la fraction libre des hormones qui est biologiquement active. La principale protéine de liaison du cortisol est appelée la globuline de liaison des corticostéroïdes (CBG). Les niveaux de CBG diminuent à l'approche de la parturition, ce qui a pour effet d'augmenter encore la fraction biologiquement active du cortisol dans le sang. Le résultat final est une augmentation de la CRH produit par le placenta, ce qui participe au déclenchement de la parturition. Cette cascade d'effets explique pourquoi un stress maternel, qui a aussi pour effet d'augmenter la production de cortisol, peut déclencher un début prématuré de la parturition (Majzoub *et al.* 1999).

4.4.2 L'émancipation

Chez les oiseaux altriciels, qui dépendent entièrement de leurs parents pour la nourriture et la protection jusqu'à ce qu'ils soient suffisamment développés pour s'occuper d'eux-mêmes, la transition de cette phase de poussin sédentaire à celle de jeune capable de se déplacer indépendamment peut être relativement abrupte, car le départ du nid est un événement de type « tout ou rien » et les juvéniles le plus souvent ne reviennent plus au nid une fois envolés. On connaît peu de choses sur les bases endocrines de cette transition. Heath (1997) a trouvé que les niveaux de base en corticostérone augmentent chez la jeune crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*) quand l'envol approche. Sims et Holberton (2000) ont trouvé une augmentation liée à l'âge de la réponse en corticostérone suite à un stress chez le jeune de moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*), bien que l'on ne sache pas si ces changements sont en relation avec l'envol. La question des bases endocrines de l'envol reste clairement un domaine à explorer.

4.4.3 La dispersion de naissance : un processus condition-dépendant

Pratiquement tous les jeunes animaux quittent à un moment ou à un autre leur lieu d'origine pour chercher

un endroit favorable où se reproduire (Stenseth et Lidicker 1992, Zera et Denno 1997). C'est ce que l'on appelle la **dispersion de naissance** (Clobert *et al.* 2001). La signification évolutive de ce comportement sera abordée dans le chapitre 8. Il existe une grande variation tant inter qu'intraspécifique dans le comportement de dispersion, et nous verrons au chapitre 8 qu'il existe des raisons ultimes et proximales variées au fait que tous les individus ne se dispersent pas au même moment ou sur des distances équivalentes.

Comme pour beaucoup d'autres comportements, il y a des corrélats hormonaux au comportement de dispersion de naissance. Vu que les mammifères montrent généralement une dispersion plus forte chez les mâles que chez les femelles (Greenwood 1980, Pusey 1987), la plupart des recherches sur les mécanismes proximaux de dispersion des mammifères se sont focalisées sur les changements de sécrétion d'androgènes. Par exemple, les femelles de campagnol grisâtre (*Clethrionomys rufocanus*) issues de portées ayant une forte proportion de mâles peuvent être exposées à des taux prénataux élevés de testostérone (vom Saal 1984). Davantage de femelles issues de ces portées tendent à disperser (Ims 1989, 1990), et lorsqu'elles dispersent, cela se produit plus tôt que chez des femelles de portées contrôles (Andreassen et Ims 1990). Cependant, ni l'exposition à des portées ayant beaucoup de mâles ni l'exposition à des applications de testostérone n'induisent des comportements de dispersion de type mâle chez les femelles de campagnols du genre *Microtus* (Bondrup-Nielsen 1992, Lambin 1994, Nichols et Bondrup-Nielsen 1995).

a) L'importance de la condition corporelle

Chez les écureuils terrestres (*Spermophilus beldingi*), les androgènes semblent avoir des effets organisationnels mais pas activationnels sur le comportement de dispersion de naissance (Holekamp *et al.* 1984, Holekamp et Sherman 1989). Les jeunes femelles d'écureuils terrestres traitées avec de la testostérone adoptent des patrons de dispersion de type mâles. Cependant, la castration de juvéniles des deux sexes avant la dispersion n'a que peu d'effet sur la dispersion de naissance, ce qui suggère que la testostérone n'aurait pas vraiment d'effet activationnel. À la place, il semble que la condition corporelle, et plus précisément le taux de lipides corporels joue un rôle de « déclencheur ontogénétique » pour le comportement de dispersion de naissance (Nunes et Holekamp 1996, Nunes *et al.* 1998). D'après ces auteurs, le seuil du

pourcentage de lipide corporel nécessaire à l'initiation de la dispersion de naissance changerait à l'approche de l'hibernation. Les juvéniles actifs tôt en saison disperseraient avec un taux de lipide corporel faible parce qu'ils auraient, après la dispersion, tout le temps de constituer des réserves lipidiques supplémentaires avant l'hibernation. Plus tard en saison, la dispersion est probablement retardée ou même inhibée parce que de plus en plus de réserves lipidiques sont dirigées vers la survie pendant l'hibernation. Donc, la plasticité phénotypique du comportement de dispersion de naissance représente un compromis entre les besoins énergétiques nécessaires à la dispersion et ceux nécessaires à l'hibernation.

Le mécanisme par lequel la réalisation d'un taux de réserve lipidique donné déclenche le comportement de dispersion de naissance est encore inconnu, mais des études récentes suggèrent qu'un autre messager hormonal est peut-être impliqué. La leptine, une hormone protéique découverte en 1994, est libérée principalement par les cellules adipeuses (pour une revue, voir Ahima et Flier 2000). Cette hormone agit essentiellement sur la balance énergétique, en inhibant la prise alimentaire et augmentant la dépense énergétique (Friedman et Halaas 1998, Ahima et Flier 2000). Une augmentation de la sécrétion de leptine a été mise en relation avec le début de la puberté chez les mammifères (Ahima *et al.* 1997), et les taux de leptine sont corrélés aux niveaux des réserves lipidiques (Considine *et al.* 1996). Elle signale peut-être le fait que les réserves lipidiques ont atteint un niveau suffisant pour supporter la reproduction. Il n'est donc pas déraisonnable de soupçonner que la leptine joue aussi un rôle dans la dispersion de naissance. Elle pourrait signaler la présence de réserves suffisantes, et de ce fait stimuler le comportement de dispersion chez les mâles d'écureuil terrestre (*Spermophilus beldingi*) dont le cerveau avait été auparavant organisé par des androgènes pour être réceptifs à l'effet activationnel de la leptine.

b) Des interactions entre divers facteurs

Il faut remarquer que le modèle de Holekamp et ses collègues (1984 et 1989) présenté ci-dessus pour l'écureuil terrestre repose sur une *inter-relation entre les signaux endocriniens, la condition corporelle et les facteurs écologiques*. Le taux de lipides corporels est évalué, à travers la leptine ou tout autre mécanisme, en comparaison avec un niveau de base pour cette étape du cycle annuel. Un taux de réserves lipidiques qui déclenche la dispersion de naissance tôt dans la

saison active est insuffisant pour déclencher ce même comportement plus tard dans la saison. Donc, des variations phénotypiques de composition corporelle ainsi que des variations dans la mise en route de la saison d'activité peuvent affecter l'expression ultime de la dispersion.

D'autres taxa peuvent utiliser différentes combinaisons d'hormones et/ou d'indices environnementaux pour déclencher la transition comportementale que représente la dispersion de naissance. Par exemple, Belthoff et Dufty (1998) suggèrent que des changements de sécrétion des corticostéroïdes, en conjonction avec la réalisation d'une masse corporelle suffisante, peuvent stimuler le comportement de dispersion de naissance chez le petit duc des montagnes (*Otus ken-nicottii*; figure 4.9). Des arguments en faveur d'un tel modèle proviennent de données corrélationnelles qui montrent qu'il existe une augmentation endogène de la corticostérone plasmatique chez les jeunes de cette espèce élevés en captivité, au moment précis où leurs frères de couvée laissés libres dispersent effectivement (Belthoff et Dufty 1995, Dufty et Belthoff 2001). De plus, Silverin (1997) a montré que les jeunes de mésange boréale (*Parus montanus*) se dispersent s'ils ont reçu des implants de corticostérone au moment de la formation des groupes hivernaux, c'est-à-dire au moment où se produit naturellement la dispersion de naissance. Cependant, les mêmes implants mis au même moment sur des adultes ou sur des juvéniles après stabilisation des groupes hivernaux n'ont pas d'effet sur le mouvement, ce qui met encore en lumière l'importance des facteurs environnementaux (ici le cycle annuel) sur le développement du comportement.

Comme dernier exemple de la manière avec laquelle les changements hormonaux interagissent avec les facteurs maternels et d'autres facteurs environnementaux pour développer le comportement de dispersion de naissance, on peut considérer le travail du chercheur franco-belge Jean Clobert et de ses collaborateurs sur le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*). Bien que cette espèce pondre des œufs, les femelles gardent les œufs pendant la plus grande partie de l'incubation de 2 mois et demi, les jeunes éclosant dans l'heure qui suit l'oviposition. Chez cette espèce, il n'y a pas de soin parental, et la dispersion de naissance se produit dans les 10 jours après la naissance. Dans la mesure où les opportunités d'effets maternels postnataux sont relativement limitées chez cette espèce, les caractéristiques prénatales des femelles affectent les attributs de la progéniture, en particulier la dispersion. Par exemple, les jeunes lézards nés



Figure 4.9 Le petit duc des montagnes.
Photo gracieusement fournie par Alfred Dufty.

de femelles bien nourries montrent un plus fort taux de dispersion que ceux nés de femelles peu nourries (Massot et Clobert 1995). De même, Ophélie Ronce et ses collaborateurs (1998) ont analysé théoriquement comment l'état de la mère peut en soit influencer le phénotype de dispersion de sa progéniture : on s'attend à ce que les vieilles femelles fassent des filles moins dispersantes que les jeunes femelles. Cela est dû au fait que les jeunes mères seront probablement encore en vie lorsque leurs descendantes deviendront matures, ce qui aurait pour effet d'augmenter les risques de compétition entre apparentés (voir le chapitre 8). De ce fait, les jeunes femelles, mais non pas les jeunes mâles, devraient disperser plus loin quand elles sont nées de jeunes mères, une prédiction soutenue par les données du lézard vivipare. Chez cette espèce, les stress prénataux, tels que simulés par l'application de corticostérone sur la peau des femelles gestantes, interagissent avec la condition maternelle pour affecter la dispersion de naissance de la descendance de telle sorte que cela semble avoir pour effet majeur de limiter la compétition entre apparentés (de Fraipont *et al.* 2000; Meylan *et al.* 2001). De même, la charge parasitaire de la mère influence les traits d'histoire de vie de la descendance (Sorci *et al.* 1994, Sorci et Clobert 1995), et des stress environnementaux comme un haut niveau d'interaction agonistique, ont pour effet d'augmenter la charge parasitaire et le niveau de corticostérone chez les adultes (Oppliger *et al.* 1998). Ainsi, la charge parasitaire, à travers ses effets sur la condition maternelle et/ou sur les taux de corticostérone, peut avoir un effet sur la dispersion de naissance chez le lézard vivipare.

4.4.4 La migration

La **migration**, c'est-à-dire le mouvement régulier d'animaux entre une zone de reproduction et une zone d'hivernage, est un exemple de transition récurrente dans les histoires de vie. C'est un comportement qui conduit un individu depuis un environnement écologique et comportemental donné vers un autre. Ce comportement est plus facile à étudier chez les oiseaux chez lesquels il existe des mouvements spectaculaires au printemps et à l'automne (Able 1999), bien que ce soit aussi un trait de l'histoire de vie de nombreux autres animaux (Dingle 1997).

a) Une composante génétique

Le comportement de migration, comme d'autres événements du cycle annuel des oiseaux, peut avoir une forte composante génétique (Berthold 1990). Par exemple, des fauvettes à tête noire (*Sylvia atricapilla*) originaires de populations différentes montrent des patrons d'orientation différents lorsqu'ils sont maintenus en captivité pendant la période de migration, et ils adoptent ces patrons pour des durées différentes correspondant à la longueur des trajets à parcourir par les individus de ces diverses populations. L'héritabilité de ces comportements est élevée, et les hybrides entre parents de différentes populations adoptent des caractéristiques intermédiaires entre celles de leurs parents en termes de durée et d'orientation (Berthold 1990). La mise en route précise et la durée de la migration peuvent être modifiées par des indices environnementaux, comme la photopériode, le climat, l'intensité de la lumière, et la disponibilité en nourriture, mais ceux-ci n'altèrent pas le patron global de migration (Gwinner 1996). Des changements saisonniers de régime alimentaire sont aussi régulés par des programmes circa-annuels (Bairlein 1990), comme par exemple la sélection de la direction de la migration (Gwinner et Wiltschko 1980).

b) Une cascade de changements profonds

La migration implique des ajustements comportementaux et physiologiques majeurs chez les oiseaux. Les demandes énergétiques sont élevées lorsque de grandes distances sont parcourues, souvent sans arrêt pour se nourrir en route. Les oiseaux en train de se préparer pour la migration peuvent descendre leur température corporelle pour réduire le métabolisme basal, ce qui facilite l'accumulation de réserves lipidiques supplémentaires qui seront utilisées plus tard, pendant le vol de migration (Butler et Woakes 2001).

Les organes de nutrition diminuent juste avant et pendant la migration, et cela particulièrement chez les individus ne pouvant pas se nourrir en route (Piersma 1998). En effet, des changements de morphologie et d'efficacité des organes digestifs peuvent influencer les patrons d'activité migratoire que différentes espèces peuvent supporter (McWilliams et Karasov 2001). Une flexibilité phénotypique supplémentaire est observée sur les muscles, qui augmentent en masse avant la migration (Piersma *et al.* 1999) en l'absence d'une quelconque augmentation de l'activité musculaire (Dietz *et al.* 1999).

► Migration d'automne et migration de printemps

Que sait-on de la relation entre les hormones et le développement du phénotype migratoire ? Aujourd'hui, la réponse est : « pas grand-chose ». Les changements de durée du jour sont connus comme affectant les sécrétions hormonales (Farner et Follett 1979, Nicholls *et al.* 1988), et dans une certaine mesure, on peut suivre les changements endocriniens qui se produisent pendant la migration. De plus, la migration saisonnière des oiseaux se produit simultanément avec des changements importants de stratégie biodémographique. D'une part, les migrants de l'automne sont des non-reproducteurs qui s'éloignent de zones qui, bien que procurant encore une nourriture abondante, deviendront rapidement inhospitalières. Ils se déplacent vers des zones d'hivernage qui diffèrent des zones de reproduction aussi bien en termes d'écologie qu'en termes sociaux. D'autre part, les migrants du printemps se déplacent vers les zones de reproduction qui risquent d'être moins prévisibles sur le plan climatique et alimentaire, mais où les individus doivent rapidement trouver un partenaire sexuel et commencer la reproduction. Les oiseaux reproducteurs et non-reproducteurs ont des profils endocriniens différents. Certains des changements endocriniens impliqués surviennent avant l'arrivée à destination. C'est particulièrement le cas lors de la migration de printemps. Ces changements se produisent donc pendant la migration elle-même. Ainsi, les phénotypes migratoires du printemps et de l'automne diffèrent profondément et ne représentent pas simplement le même phénomène dirigé dans deux directions opposées (O'Reilly et Wingfield 1995).

► L'hyperphagie préparatoire

Bien que les changements endocriniens associés au développement du phénotype migratoire soient encore à élucider, il existe tout de même quelques infor-

mations. La plupart des espèces d'oiseaux migrateurs s'engagent dans une phase d'hyperphagie prémigratoire, et consomment de grandes quantités de nourriture qui sont stockées sous forme de lipides utilisés ensuite comme carburant pendant le voyage. La régulation des réserves alimentaires et de leur utilisation est un processus complexe (Blem 1990, Ramenofsky 1990), et pour le moment, aucun patron endocrinien général n'a été décrit pour la migration. En dehors de la période migratoire, l'hyperphagie et la lipogenèse ont été liées à la sécrétion de prolactine et de corticostérone (Buntin 1989, Berdanier 1989). Ces hormones sont peut-être aussi impliquées dans la réponse physiologique et comportementale liée à l'hyperphagie et à l'engraissement qui intervient chez les migrateurs automnaux et printaniers. Ces deux hormones agissent peut-être en synergie, bien que les différences de photopériode puissent modifier les relations synergiques entre ces deux saisons (Meier et Farner 1964, Meier et Martin 1971, Holberton 1999; voir aussi Boswell *et al.* 1995).

► Les hormones gonadiques

Les hormones gonadiques sont aussi importantes au printemps pour l'engraissement chez les migrateurs dont les gonades deviennent actives alors qu'ils rejoignent leur aire de reproduction (Wingfield *et al.* 1990b, Deviche 1995). Par exemple, il a été montré qu'une ovariectomie modifie l'engraissement au printemps, mais pas en automne (Schwabl *et al.* 1988). Pour les migrateurs automnaux, chez qui les taux d'hormones gonadiques sont très bas, le glucagon et l'insuline sont impliqués dans la régulation de la constitution des réserves adipeuses (Totzke *et al.* 1997, Hintz 2000). Ces hormones qui sont intimement liées à la régulation générale des processus alimentaires (Hadley 1996), sont probablement aussi impliquées dans ces processus lors de la migration de printemps. Les niveaux de base de corticostérone sont élevés chez les oiseaux en migration (Schwabl *et al.* 1991, Holberton *et al.* 1996), et cette hormone intervient probablement dans la régulation du métabolisme de constitution des réserves lipidiques et protéiques servant de carburant (Jenni *et al.* 2000). Comme nous le verrons en détail plus loin, la réponse au stress impliquant les glucocorticostéroïdes est réduite chez les oiseaux en migration (Holberton *et al.* 1996, Mizrahi *et al.* 2001), cela ayant probablement pour effet d'éviter le catabolisme des protéines des muscles du vol. Cependant, la nature de la réponse des corticosurrénales doit aussi dépendre de la condition corporelle (Jenni *et al.* 2000).

Enfin, d'autres hormones et neuropeptides, *a priori* moins liés au comportement migratoire, méritent plus d'attention dans ce domaine. Par exemple, les hormones thyroïdiennes sont connues comme étant importantes dans le développement du comportement migratoire chez certaines espèces (Nair *et al.* 1994), et sont peut-être responsables de l'augmentation sélective de la capacité aérobie des muscles du vol (Bishop *et al.* 1995). De plus, la sensibilité au neuropeptide Y, un puissant stimulant de l'appétit, est augmentée pendant la période d'engraissement prémigratoire chez le moineau domestique (*Passer domesticus*; Richardson *et al.* 1995).

La plupart des informations disponibles sur les bases endocrines de la migration portent sur les ajustements physiologiques et morphologiques, plutôt que sur les changements comportementaux eux-mêmes. Des questions aussi fondamentales que celles concernant les changements endocriniens qui influencent le début, la direction et la durée de la migration restent sans réponse. Il est très probable que de telles régulations hormonales existent, mais elles demandent à être étudiées.

4.5 LA PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE CHEZ L'ADULTE

La pensée conventionnelle suggère que lorsqu'un individu a atteint la maturité sexuelle, alors son phénotype comportemental est fixé et donc non susceptible de changer, c'est-à-dire que lorsque la transition vers l'état adulte s'est produite, il ne se produit plus de changements importants. Nous avons déjà vu que ce n'est pas le cas; par exemple, les mâles adultes de lézards sont connus pour passer d'un phénotype morphologique et comportemental à un autre (Moore *et al.* 1998, Sinervo 2000). Nous allons discuter maintenant d'autres exemples de plasticité comportementale chez l'adulte et leurs corrélats endocriniens.

4.5.1 Le chant des oiseaux

De nombreux animaux ne se reproduisent qu'à des périodes précises de l'année, ce qui induit une expression saisonnière de certains comportements. Par exemple, le chant des passereaux mâles s'accroît fortement au printemps lorsque les mâles établissent agressivement leurs territoires et attirent les femelles (Kroodsmas et Byers 1991). L'augmentation de la durée des jours au printemps stimule le comportement de chant par

l'intermédiaire de l'activation de l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique qui conduit à une augmentation de la sécrétion de testostérone et des autres androgènes (Farner et Wingfield 1980). La testostérone stimule les comportements de chant, et de cour, alors que la castration a pour effet de diminuer grandement ces comportements (Arnold 1975).

Les zones cérébrales qui contrôlent l'apprentissage et la production du chant ont été cartographiées chez les oiseaux (Nottebohm *et al.* 1976). Elles impliquent la connexion entre plusieurs noyaux cérébraux. Chez les espèces où les femelles ne chantent pas ou chantent très peu, les noyaux contrôlant le chant montrent un dimorphisme sexuel, avec un développement plus important chez les mâles que chez les femelles (Nottebohm et Arnold 1976). En revanche, chez les espèces où les femelles chantent régulièrement (comme par exemple dans des duos avec les mâles) leurs zones cérébrales de contrôle du chant montrent un développement notoire (MacDougall-Shackleton et Ball 1999).

Ces régions cérébrales montrent un développement saisonnier, devenant plus grandes au printemps et se rétrécissant à la fin de la saison de reproduction (Nottebohm 1981). La testostérone semble responsable de ces changements morphologiques saison-

niers (Bottjer *et al.* 1986), bien qu'elle semble tout d'abord convertie en œstradiol au niveau des tissus cibles (voir une revue dans Schlinger 1997). Il est intéressant de noter que des facteurs indépendants de la testostérone influencent aussi les changements de taille des zones de contrôles du chant chez les oiseaux. Par exemple, des facteurs environnementaux, comme l'état photopériodique de l'individu, jouent un rôle dans la régulation de l'intensité de la croissance des zones cérébrales en réponse à la testostérone (Bernard *et al.* 1997, Bernard et Ball 1997). Des étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) photosensibles (c'est-à-dire répondant aux jours longs par une augmentation des aires cérébrales du chant) ou photoréfractaires (c'est-à-dire ne répondant pas aux jours longs par une augmentation du volume des aires cérébrales de contrôle du chant) ont été implantés avec de la testostérone exogène et la taille d'une des aires de contrôle a été ensuite mesurée. Le groupe photosensible a montré un taux de croissance neural plus fort que le groupe photoréfractaire, ce qui indique que des effets indépendants de la testostérone associés à la photopériode jouent aussi un rôle dans le déterminisme du volume des noyaux de contrôle du chant (Figure 4.10). De plus, Tramontin *et al.*

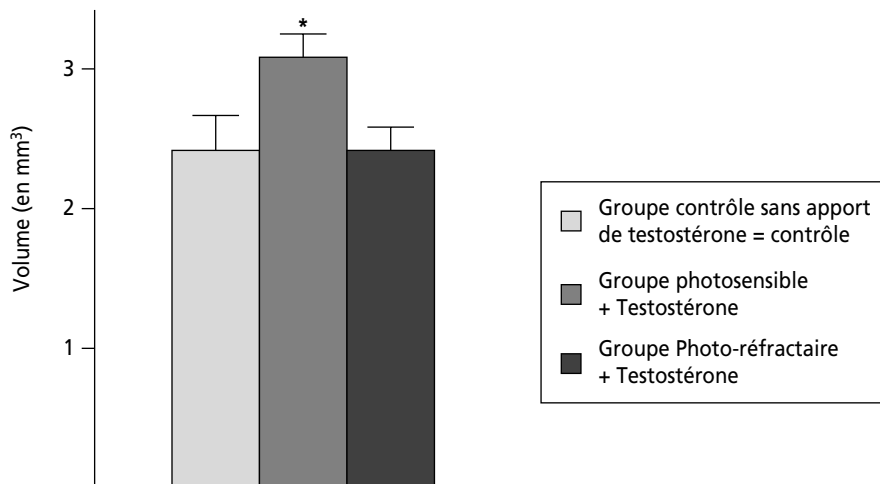


Figure 4.10 Existence de facteurs indépendants de la testostérone dans le développement des aires cérébrales de contrôle du chant chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*).

Volume moyen (+ écart type) du « centre de haute activité vocale » dans le cerveau d'étourneaux sansonnets mâles appartenant à trois traitements différents : les individus photosensibles, les individus photoréfractaires et les individus témoins. Les oiseaux étaient rendus photoréfractaires en les élevant en jour long (16 heures de jours pour 8 heures de nuit) pendant 9 à 16 semaines. Les oiseaux photoréfractaires montraient une régression de leurs gonades et restaient dans cet état jusqu'à ce qu'ils rencontrent des conditions de jours courts. Les oiseaux du groupe photosensibles étaient eux exposés à 7 semaines de jours courts (8 heures de jours pour 16 heures de nuit), ce qui a pour effet de les rendre photosensibles, c'est-à-dire que leurs gonades grossissaient s'ils étaient de nouveau exposés à un régime de jours longs. Les résultats montrent que l'état photopériodique peut, en soi, activer la réponse des noyaux de contrôle du chant à une stimulation par la testostérone, car les oiseaux photosensibles répondaient plus fortement que les individus du groupe photoréfractaire ou ceux du groupe témoin à des implants de testostérone.

Les moyennes des volumes des noyaux des différents groupes ont été comparées par une ANOVA à un seul facteur ($F_{2,15} = 5,13$, $P < 0,02$) et par des tests de Fisher *post-hoc*. Le symbole * signifie que les moyennes sont significativement différentes entre groupes à $P < 0,05$. D'après Bernard et Ball (1997).

(1999) ont démontré qu'un indice social, l'exposition à une femelle, augmente la taille de certains noyaux de contrôle du chant et le taux de chant, bien que les niveaux de testostérone étaient comparables entre le groupe expérimental et le groupe témoin. D'autre part, Hamilton *et al.* (1998) ont trouvé que le succès de parade des mâles du vacher à tête brune (*Molothrus ater*) est corrélé à la taille de deux aires cérébrales : une aire de contrôle du chant et une aire de contrôle visuel. Les mâles de vacher répondent vocalement à des comportements subtils émis par les femelles (West et King 1988), et les effets de ces indices visuels font partie intégrante des mécanismes de développement et de production du chant.

La compréhension de la manière avec laquelle les hormones interagissent avec les signaux non endocriniens pour réguler les variations saisonnières et individuelles des noyaux cérébraux chez les oiseaux et chez d'autres taxa est loin d'être complète et ce domaine offre un certain nombre d'opportunités de recherches intéressantes. Par exemple, il a été montré que le neuropeptide arginine vasotocine (AVT) affecte le comportement agressif et de chant chez les crapauds mâles (Semsar *et al.* 1998). Des crapauds mâles supplémentés en AVT chantent plus et ont un plus grand succès d'acquisition de portions de territoires de mâles voisins que des mâles contrôles. Donc, l'AVT pourrait être importante dans la régulation fine de comportements traditionnellement considérés comme principalement affectés par la testostérone.

4.5.2 Les comportements de soins parentaux

Les vertébrés ont acquis une grande variété de comportements de soins aux jeunes. Les soins parentaux sont, de toute évidence, très importants pour les espèces chez lesquelles les jeunes dépendent de leurs parents pour la protection et/ou la nourriture, et pourtant, c'est une activité à laquelle la plupart des jeunes parents participent sans avoir aucune expérience réelle de la chose. Cela n'empêche pas que ces parents inexpérimentés sont remarquablement doués pour prendre soin de leur progéniture, et adoptent des comportements souvent aussi complexes que la construction du nid, l'agression maternelle envers des intrus, les comportements de soins ou les comportements de récupération des œufs ou des jeunes. Comme on peut s'y attendre, le comportement parental a une forte base hormonale, bien que, comme nous l'avons vu tout au long de ce chapitre, des variables non endocrines affectent aussi son expression.

a) Chez les mammifères

Chez les mammifères, les soins parentaux impliquent des changements physiologiques remarquables, mais aussi l'activation de comportements spécifiques de soin à la progéniture, principalement chez les femelles. Les femelles de mammifères produisent du lait par les glandes mammaires en réponse à l'effet combiné de deux hormones protéiques, la prolactine et l'ocytocine. La concentration plasmatique de ces deux hormones est élevée dans le sang à l'approche de la parturition (Rosenblatt *et al.* 1979, Fuchs et Dawood 1980). Ces deux hormones sont aussi impliquées dans l'induction du comportement maternel. La prolactine qui est produite par l'hypophyse antérieure induit la mise en place rapide du comportement maternel lorsqu'elle est donnée à des rates nullipares (Bridges et Mann 1994). Cependant, pour que cet effet ait lieu, il faut tout d'abord que ces individus aient été stimulés par l'œstradiol et la progestérone, comme lors de la gestation naturelle. En d'autres termes, l'œstradiol et la progestérone seuls n'induisent pas le comportement maternel, mais si les animaux ne sont pas tout d'abord exposés à ces hormones, la prolactine ne le fera pas non plus. L'œstradiol et la progestérone ont un effet permissif dans ce cas. Le lactogène, une hormone semblable à la prolactine qui est produite par le placenta, induit aussi le comportement parental chez les femelles (Bridges *et al.* 1997). Dans la mesure où le placenta se développe à partir de cellules fœtales (et aussi de cellules maternelles), cela suggère que le fœtus lui-même, agissant par le truchement des sécrétions placentaires, puisse participer à la régulation de la mise en route du comportement parental en sa propre faveur (Bridges *et al.* 1997). De ce fait, cette production placentaire de lactogène peut être vue comme une « arme physiologique » utilisée par la progéniture dans les conflits parents enfants qui se produisent pendant la gestation chez les mammifères : c'est dans l'intérêt de la progéniture de détourner autant de ressources maternelles que possible, même si cela se fait aux dépens des perspectives de survie et de reproduction de la mère. L'ocytocine, une hormone libérée par l'hypophyse antérieure, joue aussi un rôle dans l'induction du comportement parental chez les femelles, de nouveau en association à une préparation par les hormones stéroïdes (Keverne et Kendrick 1994). Lorsque le comportement parental a commencé, sa maintenance implique des interactions tactiles entre la mère et le jeune (Stern 1996), de même que des changements hormonaux additionnels

chez la femelle (Fleming et Anderson 1987; revue dans Nelson 2000).

Bien que les hormones soient importantes dans l'induction des comportements parentaux chez les femelles inexpérimentées, elles sont beaucoup moins importantes chez les animaux expérimentés (revue dans Bridges 1996). En d'autres termes, les femelles ayant déjà donné naissance et ayant expérimenté la maternité semblent se reposer plus sur la mémoire de ces expériences précédentes lors des maternités ultérieures que sur de nouveaux changements endocriniens.

Bien que l'intérêt historique dans les études sur le soin aux jeunes chez les mammifères ait surtout porté sur les femelles, les mâles de certaines espèces de mammifères prennent aussi soin de leurs jeunes (Gubernick et Teferi 2000, Jones et Wynne-Edwards 2000). Les corrélats hormonaux des soins paternels sont actuellement en cours d'étude chez plusieurs espèces de mammifères (Wynne-Edwards et Reburn 2000), en particulier chez l'homme (Storey *et al.* 2000). À ce jour, les résultats suggèrent que certains mécanismes endocriniens sont communs entre les mâles et les femelles (par exemple avec une augmentation de la prolactine), et que la testostérone, qui interfère avec les soins paternels dans d'autres taxa (voir ci-dessus), diminue à la parturition chez les mâles d'espèces de mammifères s'impliquant dans les soins aux jeunes (Wynne-Edwards et Reburn 2000).

b) Chez les oiseaux

Au contraire de la situation des mammifères, les soins parentaux chez les oiseaux impliquent le plus souvent les deux sexes. Cependant, de nombreux exemples peuvent être trouvés où seules les femelles prennent soin des jeunes, et même chez les espèces avec soin parental des deux sexes, les femelles peuvent fournir la majorité de ces soins. Chez certaines espèces où les rôles sont inversés, seuls des soins paternels sont procurés aux jeunes, et chez les parasites de ponte, qui pondent leurs œufs dans le nid d'autres oiseaux, il peut n'y avoir aucun soin parental par les parents génétiques.

► Les espèces où les femelles investissent le plus

Les soins parentaux chez les oiseaux présentent à la fois des similitudes et des différences avec ceux des mammifères. Chez les oiseaux, les mâles sont plus à même de participer à ces activités que chez les mammifères à cause de différences physiologiques évidentes

entre ces deux taxa : la gestation et l'allaitement relèvent exclusivement des femelles chez pratiquement tous les mammifères (pour une exception, voir Francis *et al.* 1994). Chez les espèces altricielles, les adultes construisent typiquement un nid, incubent les œufs et les poussins, et nourrissent et protègent les jeunes.

Comme nous l'avons vu chez les mammifères, la prolactine joue un rôle majeur dans le comportement parental chez les oiseaux (revue dans Goldsmith 1983, Ball 1991). Les espèces d'oiseaux où les femelles apportent la majorité des soins parentaux ont des taux élevés de prolactine plasmatique en fin de ponte (Goldsmith 1982). Les patrons de prolactine sont moins clairement liés au comportement parental mâle (Silverin et Goldsmith 1983). Seiler *et al.* (1992) ont constaté que la prolactine augmente pendant l'incubation chez les mâles et les femelles d'un pinson à reproduction saisonnière et à soins bi-parentaux, ce qui indique que des indices environnementaux non photopériodiques, comme ceux procurés par les œufs eux-mêmes, peuvent stimuler l'augmentation de la prolactine. Les indices provenant des œufs, et/ou des jeunes affectent aussi le patron temporel de sécrétion de prolactine. Silverin et Goldsmith (1990) ont augmenté expérimentalement (ou diminué) la durée de la période précoce d'élevage des jeunes chez le gobe-mouches noir (*Ficedula hypoleuca*) en échangeant des jeunes entre des nids, de telle sorte que les femelles étaient en contact avec de très jeunes poussins pendant une période plus longue (ou plus courte) que la normale. Les femelles incubent naturellement les jeunes poussins pendant les premiers jours de leur vie de façon à les maintenir chauds, et les manipulations effectuées ont eu l'effet attendu de prolonger (ou diminuer) la période de forte sécrétion de prolactine chez les femelles.

Bien que les indices environnementaux affectent les différences individuelles dans la sécrétion de prolactine et dans les soins parentaux chez certaines espèces, d'autres sont moins sensibles à ces changements. Par exemple, les deux partenaires du couple chez le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) incubent les œufs et incubent et nourrissent les jeunes poussins, et les niveaux de prolactine sont élevés chez les deux sexes pendant l'incubation et l'élevage des jeunes (Vleck *et al.* 1999). La manipulation de la période d'incubation chez ces manchots a cependant eu peu d'effets sur les niveaux de prolactine, ce qui suggère que le maintien de niveaux élevés puisse participer à maintenir le comportement parental des adultes qui ont, de plus, à rechercher de la nourriture au loin

pendant de longues périodes (Vleck *et al.* 2000). D'autre part, comme nous l'avons vu avec les mammifères, l'expérience individuelle modifie les effets de la prolactine sur le comportement parental. Chez la tourterelle *Streptopelia risoria*, non seulement les femelles expérimentées non reproductrices présentent plus de comportement de soin parental que les femelles non expérimentées lorsqu'on leur présente des jeunes, mais encore, des injections de prolactine augmentent plus le niveau de soins parentaux chez les femelles expérimentées que chez les femelles non expérimentées (Wang et Buntin 1999).

► Les espèces à rôles inversés

Les espèces d'oiseaux avec un rôle inversé des sexes, où ce sont les mâles qui assument le gros des soins parentaux, offrent une opportunité intéressante pour étudier si ces mâles ont un pattern de sécrétion en prolactine modifié par rapport aux autres espèces (Oring *et al.* 1986, 1988). Les mâles de ces espèces tendent effectivement à avoir des niveaux de prolactine plus élevés que les femelles, spécialement pendant l'incubation. De plus, certaines aires cérébrales de ces mâles peuvent devenir plus sensibles à la prolactine pendant l'incubation (Buntin *et al.* 1998), ce qui pourrait permettre d'expliquer les différences de comportement parental. Cependant, toutes les espèces ayant un mode de reproduction atypique n'ont pas les patrons de sécrétion de prolactine correspondant. En tant que parasite de ponte, le vacher à tête brune (*Molothrus ater*) ne donne aucun soin parental, et l'on ne s'attendrait pas à ce que les niveaux de prolactine augmentent au cours de la saison. Cependant, les deux sexes montrent une telle augmentation de la sécrétion de prolactine (Dufty *et al.* 1987). La prolactine a d'autres fonctions que la stimulation des soins parentaux, comme un effet inhibiteur de la sécrétion des hormones de reproduction (Buntin *et al.* 1999) et la stimulation du développement de l'état photoréfractaire (Sharp *et al.* 1998), de telle sorte qu'un changement saisonnier de la prolactine indépendant du comportement parental ne doit pas être surprenant.

► Raisons évolutives et mécanismes proximaux

Nous verrons au chapitre 10 les raisons évolutives responsables du fait que les mâles de tant d'espèces d'oiseaux choisissent de participer aux soins parentaux plutôt que de chercher à augmenter leur aptitude en s'appariant avec de nouvelles femelles. Une de ces raisons est que le fait d'élever une couvée de

poussins sans défense est un travail exigeant et des femelles non aidées élèveraient sensiblement moins de jeunes ou bien produiraient des jeunes en mauvais état comparé à ce que peut faire un couple d'adultes partageant le travail (Meek et Robertson 1994).

Les mécanismes impliquent la testostérone, dont les niveaux élevés facilitent tout d'abord les comportements de chant et de cour par les mâles, mais qui chutent ensuite quand les mâles s'occupent des jeunes. Par exemple, les mâles de bruants chanteurs (*Melospiza melodia*) ont un niveau élevé de testostérone lorsqu'ils établissent leur territoire et pendant la cour, et la testostérone décline ensuite et devient basse lorsque les mâles aident à l'élevage des jeunes (Wingfield 1984a). Cependant, les mâles supplémentés en testostérone endogène pendant la période d'élevage des jeunes cherchent à attirer une deuxième femelle dans leur territoire, et cela a pour effet de réduire leur taux de nourrissage des jeunes (Wingfield 1984b). Même s'ils réussissent à attirer une deuxième femelle, globalement, le succès de reproduction des mâles décroît parce que leurs femelles ont des difficultés à élever les jeunes toutes seules. À l'inverse, une réduction de succès reproductifs de mâles de junco ardoisé (*Junco hyemalis*) supplémentés en testostérone est compensée par une augmentation du nombre de copulations hors couple de ces mâles (Raouf *et al.* 1997). Il pourrait cependant y avoir d'autres désavantages à maintenir des taux élevés de testostérone, désavantages qui n'ont pas encore été étudiés en détail (Ketterson et Nolan 1999). Chez les espèces ayant une saison de reproduction courte, comme le bruant lapon (*Calcarius lapponicus*), le soin parental est originellement affecté par de la testostérone endogène, mais le niveau de soin parental normal est retrouvé ensuite (Hunt *et al.* 1999). Cela résulte peut-être de l'avantage limité qu'il y aurait à continuer à se reproduire tard à la fin de la courte saison arctique de reproduction.

Les mâles de gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* montrent des variations dans leurs patrons de sécrétion de testostérone qui corréleront avec des différences d'investissement paternel. De nombreux mâles de gobe-mouches noir ont de forts niveaux de testostérone pendant l'établissement des territoires et l'attraction des partenaires, mais subissent une chute de testostérone lorsqu'ils s'occupent des poussins (Silverin et Wingfield 1982). Cependant, après avoir produit une ponte avec une femelle, certains mâles établissent alors un autre territoire ailleurs et s'appariaient avec une deuxième femelle. Les niveaux de testostérone des mâles polygynes ne déclinent pas autant qu'ils le font chez les mâles monogames. Au

contraire, les niveaux de testostérone restent élevés jusqu'à ce que la deuxième femelle ait produit des œufs, moment à partir duquel la testostérone diminue, et les mâles retournent alors vers la première femelle pour l'aider à élever les jeunes (Silverin et Wingfield 1982). D'autres patrons de sécrétion de la testostérone ont été décrits chez les mâles, mais il semble y avoir une relation constante entre la sécrétion de testostérone, la quantité de soins parentaux fournis



Figure 4.11 Testostérone et conflit comportemental chez les mâles du poisson *Porichthys notatus*.

Niveau moyen (+ écart type) de la 11-ketotestostérone, le principal androgène chez cette espèce, lors de trois stades des soins parentaux. Les mâles dont les nids contiennent des œufs continuent à sécréter des androgènes au même niveau que des mâles ayant des nids vides. Cela suggère que les premiers continuent à faire la cour aux femelles. Cependant, les niveaux d'androgènes diminuent lorsque apparaissent les embryons, ce qui suggère que les mâles abandonnent alors la cour pour effectuer uniquement des soins parentaux. La significativité des différences dans les niveaux d'androgène a été déterminée par des tests de Kruskal-Wallis ($H = 12,07$, ddl = 2, $P = 0,002$). Les moyennes de chaque catégorie ont alors été comparées par des tests de comparaison multiple de Dunn. Le symbole * signifie que la moyenne est significativement différente de celle des autres groupes qui ne le sont pas entre eux (embryon versus œufs: $Q = 2,52$, $P < 0,05$; embryon versus pas d'œuf: $Q = 3,40$, $P < 0,002$). D'après Knapp *et al.* (1999).

par les mâles et le régime d'appariement (Wingfield *et al.* 1990a). Par exemple, les mâles de parasites de ponte ou d'espèces fortement polygynes apportent peu ou même aucun soin aux jeunes, et ces mâles maintiennent des niveaux élevés de testostérone pendant bien plus longtemps que ne le font les mâles d'espèces qui prennent soin de leurs poussins (Dufty et Wingfield 1986a, Beletsky *et al.* 1995).

c) Chez les poissons

Chez les poissons téléostéens, les soins paternels constituent le type le plus courant de soin à la descendance. Nous verrons dans le chapitre 10 l'explication évolutive d'un tel patron, mais nous allons ici parler des mécanismes impliqués. Comme chez les autres taxa, les mâles voient leurs niveaux d'androgène diminuer lorsqu'ils s'engagent dans des soins paternels. Par exemple, les mâles de tilapia lagunaire (*Sarotherodon melanotheron*) incubent leurs œufs fertilisés dans la bouche pendant plus de deux semaines, au cours desquelles les niveaux d'androgène déclinent sensiblement. Si les œufs sont enlevés rapidement après le début de l'incubation buccale, alors le déclin des androgènes est reporté, ce qui indique que des signaux provenant des œufs déclenchent la réduction de la sécrétion de ces hormones (Specker et Kishida 2000). Certains mâles de *Porichthys notatus* construisent un nid et gardent les œufs que les femelles y déposent (DeMartini 1988, Bass 1996). Les mâles accumulent séquentiellement les œufs de plusieurs femelles, ce qui conduit à un conflit pour les mâles. En d'autres termes, les mâles continuent de défendre un territoire et à courtiser de nouvelles femelles, en même temps que les œufs des femelles précédentes se développent et nécessitent un certain niveau de soin. Comme nous avons vu, le premier type de comportement est facilité par les androgènes, alors que le second type est contrecarré par les androgènes. Les *Porichthys notatus* adoptent un compromis hormonal qui n'est contradictoire avec aucun de ces comportements (Knapp *et al.* 1999). Les mâles ayant seulement des œufs dans leur nid ont des niveaux d'androgène aussi élevés que ceux des mâles ayant un nid vide, ce qui suggère que les mâles continuent à rechercher des femelles en même temps qu'ils ont les comportements de garde des œufs. Cependant, lorsque les mâles ont des embryons dans leur nid, les androgènes déclinent, ce qui semble refléter un changement comportemental depuis des comportements de cour vers des comportements de soin paternel (Figure 4.11 ; Knapp *et al.* 1999).

4.5.3 La réponse des corticosurrénales

Des stress ou des stimuli adverses peuvent rompre l'homéostasie chez les animaux et affecter ainsi le comportement, la physiologie et en fin de compte l'aptitude phénotypique (*e.g.* Sapolsky 1987, Hofer et East 1998). Les stress peuvent être dus à une augmentation de la densité de la population, des conditions climatiques défavorables, une diminution de nourriture disponible, une température basse, etc. (Christian *et al.* 1965, Wingfield 1984, Bronson 1989, Akana *et al.* 1999). La réponse au stress implique généralement l'augmentation de la sécrétion par les surrénales de corticostéroïdes comme le cortisol et la corticostérone, hormones qui facilitent des changements physiologiques et comportementaux modifiant la régulation de la demande énergétique jusqu'à ce que le stress soit surmonté (Wingfield 1983, 1988, Silverin 1998). Les réponses comportementales incluent des changements d'activité locomotrice (qui peuvent conduire à des mouvements temporaires en dehors de la zone de vie habituelle) et d'approvisionnement, changements pouvant être accompagnés d'une réduction ou même d'une annulation de comportements coûteux en énergie comme le comportement parental ou territorial (Wingfield *et al.* 1998). Il existe une grande variabilité individuelle et saisonnière dans la réponse à des stimuli adverses, et cette variabilité a été l'objet d'intérêts croissants pour ce qui concerne l'interaction entre les hormones liées au stress et le comportement.

Les adultes peuvent répondre à des stress potentiels par différents patrons de sécrétion de glucocorticoïdes, en fonction, par exemple, du stade du cycle de reproduction. Chez les oiseaux à reproduction saisonnière, les individus vivant dans l'arctique ont à faire face à une saison de reproduction courte et sont souvent exposés à des conditions climatiques défavorables comme des chutes de neiges tardives au printemps en pleine période de reproduction. Ces espèces d'oiseaux ont été sélectionnées pour diminuer leur réponse surrénalienne pendant la saison de reproduction (Wingfield *et al.* 1995), c'est-à-dire qu'un stress qui en dehors de la saison de reproduction induirait une forte libération de corticostérone peut n'avoir qu'un effet très faible voire nul sur la libération de corticostérone pendant la saison de reproduction (Wingfield *et al.* 1992). Cela a pour effet de réduire les changements comportementaux induits par la corticostérone (comme la réduction de la territorialité et les soins parentaux) et d'interrompre la reproduction, ce qui compromettrait l'effort de reproduction

dans un habitat où il n'y a pas de possibilité de recommencer à nicher dans la même saison.

Il existe une variation géographique dans la force de la réponse surrénalienne aux perturbations (Silverin *et al.* 1997). Aux latitudes basses, où les longues saisons de reproduction permettent de re-nicher et où la sélection pour maintenir l'effort de reproduction dans des conditions adverses est faible, les oiseaux ont une réponse surrénalienne plus forte que ceux se reproduisant sous des latitudes plus élevées. Il peut même exister des variations phénotypiques au sein d'une même saison de reproduction dans un même lieu dans l'activité surrénalienne. Chez des espèces vivant dans des habitats rudes et où un seul sexe dispense des soins parentaux, les membres de ce sexe modulent leur réponse surrénalienne à des stress, alors que les membres de l'autre sexe ne le font pas, ce qui a pour effet d'éviter une réduction de comportement parental induite par la corticostérone chez le sexe dispensant les soins (Wingfield *et al.* 1992).

D'autre part, un autre patron de réponse surrénalienne se produit pendant la migration automnale. Comme discuté plus haut, la corticostérone joue un rôle dans l'hyperphagie prémigratoire et dans la régulation de l'utilisation de l'énergie pendant les mouvements à longue distance (Meier et Farner 1964, Jenni *et al.* 2000). Holberton *et al.* (1996) ont trouvé qu'en automne, les oiseaux chanteurs migrateurs ont un niveau basal de corticostérone circulante plus élevé pendant la migration que pendant les phases non migratoires, et que les niveaux de corticostérone chez les migrateurs n'augmentent plus quand les oiseaux sont sujets aux stress d'une manipulation. De tels niveaux élevés chez les migrateurs pourraient faciliter l'activation de réponses métaboliques et de comportements qui aideraient les oiseaux à surpasser les rigueurs de la migration (Holberton 1999, Holberton *et al.* 1999, Piersma *et al.* 2000). Le fait d'amortir la réponse des surrénales au stress prévient probablement les effets cataboliques de niveaux élevés soutenus en corticostérone sur les muscles à un moment où de telles protéines sont nécessaires pour le vol (Holberton *et al.* 1996, 1999). On ne sait pas si ces changements de réceptivité endocrine sont accompagnés par des changements dans le type et le nombre des récepteurs dans les cellules des tissus cible.

Bien que travaillant sur des juvéniles plutôt que sur des adultes, Heath et Dufty (1998) ont trouvé que la condition corporelle affecte aussi la réponse des surrénales. Les individus en mauvaise condition maintiennent des niveaux élevés de corticostérone pendant une plus longue période que les individus

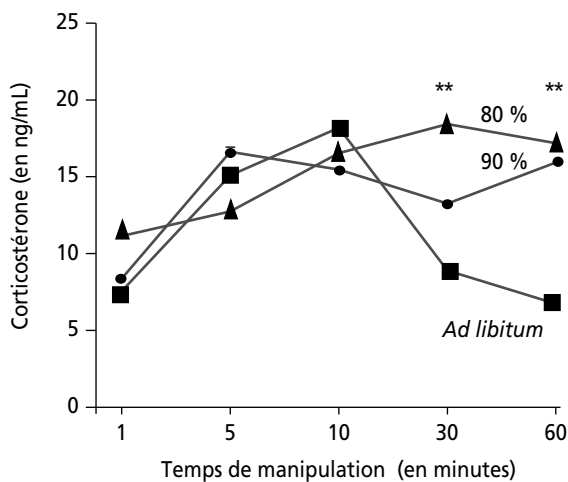


Figure 4.12 Condition corporelle et réponse des surrénales à un stress.

La condition corporelle affecte la réponse des surrénales à un stress chez des crécerelles d'Amérique (*Falco sparverius*) juvéniles en captivité. Les individus appartenaient à trois traitements : les individus du premier groupe étaient nourris *ad libitum*; ceux du deuxième étaient nourris avec 90 %, et ceux du troisième avec 80 % des besoins estimés. Un stress de manipulation était appliqué en empêchant les individus de bouger pendant une heure. Des échantillons de sang étaient pris à intervalles réguliers. Les oiseaux nourris *ad libitum* se sont adaptés à la manipulation en 30 minutes alors que les oiseaux sous-alimentés ne se sont pas adaptés durant ce délai et avaient encore des niveaux élevés en corticostérone à la fin de la manipulation. Les patrons de sécrétion de corticostérone différaient significativement (ANOVA à deux facteurs (régime alimentaire et temps) pour mesures répétées : $F_{8,98} = 3,03$; $P = 0,0045$, après transformation logarithmique des données). Le symbole ** indique que les moyennes différaient significativement au seuil de 0,001. D'après Heath et Dufty (1998).

en bonne condition (Figure 4.12). Le comportement adulte est aussi affecté par l'interrelation entre les sécrétions des surrénales et la condition corporelle. Par exemple, la paruline flamboyante (*Setophaga ruticilla*), une espèce qui passe l'hiver soit dans des habitats à forte densité de mâles soit à forte densité de femelles, ne montre pas de différence dans la réponse des surrénales lors de l'arrivée dans les zones d'hivernage en automne (Marra et Holberton 1998). En revanche, au printemps, les individus ayant hiverné dans des habitats à forte densité de mâles sont en meilleure condition et montrent une réponse des surrénales à la manipulation supérieure à celle des individus ayant passé l'hiver dans les habitats à forte densité de femelle et en moins bonne condition. Ces derniers maintiennent un niveau de base en corticostérone élevé

avec peu de changements additionnels lors d'une manipulation. Ces différences de condition corporelle liées à l'habitat se traduisent par des différences migratoires et dans les dates d'arrivée sur les zones de reproduction au printemps (Marra *et al.* 1998), ce qui peut influencer sur le succès de reproduction et plus généralement sur ce que l'on appelle la qualité phénotypique. Ainsi de telles mesures endocriniennes pourraient s'avérer utiles en termes de biologie de la conservation.

De même, les mâles de manchots royaux (*Aptenodytes patagonica*) et empereurs (*A. forsteri*) jeûnent pendant des semaines alors qu'ils incubent leur œuf (Cherel *et al.* 1988). Pendant cette phase, les réserves lipidiques fondent, puis les protéines commencent à être métabolisées. Ce changement métabolique s'accompagne d'une augmentation de la sécrétion de corticostérone, ce qui constitue un signal stimulant le retour des comportements d'alimentation. Ce signal de réalimentation empêche l'animal de réduire sa masse corporelle au point de mettre en cause sa survie. Il déclenche une augmentation de l'activité locomotrice en association avec la remise en route des comportements d'approvisionnement, de même qu'une augmentation des comportements vocaux habituellement impliqués dans la relève par la femelle (Robin *et al.* 1998). Ainsi, la réponse comportementale des adultes à des conditions adverses a une base endocrine plastique et varie en fonction de l'intégration de plusieurs facteurs écologiques et physiologiques. Enfin, il existe des variations individuelles dans la réceptivité des surrénales qui sont fonction de l'âge, du sexe, de l'heure de la journée et de facteurs génétiques (Schwabl 1995, Romero et Remage-Healey 2000, Sims et Holberton 2000).

La variation de la réceptivité des surrénales n'est en aucun cas limitée aux seuls oiseaux (Moore *et al.* 1991, Dunlap et Wingfield 1995, Wendelaar Bonga 1997). Par exemple, la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*) pond souvent dans des nids collectifs. Les femelles reproductrices montrent une faible sensibilité à la présence de congénères, et ce changement de comportement de base est dû à une réduction temporaire de réceptivité des surrénales (Valverde *et al.* 1999). Les mâles et les femelles non reproductrices ne montrent pas cette réduction de réponse des surrénales, ce qui suggère que cela fait partie du mécanisme permettant la reproduction collective. Chez les mâles de babouin (*Papio anubis*), le rang social affecte à la fois le niveau de base de corticostérone et la force de la réponse au stress. Les mâles subordonnés ont des niveaux chroniquement élevés

de corticostérone comparés aux individus dominants, et la réponse des surrénales à des stress est aussi différente (Sapolsky 1982). La sécrétion chronique de corticostérone comme celle des individus subordonnés a de sérieux effets négatifs sur le bien-être de l'organisme (Sapolsky 1992, 1996). Cependant, il existe des différences claires de réceptivité parmi les mâles, et celles-ci sont en relation avec les trajectoires sociales des individus (Virgin et Sapolsky 1997). C'est-à-dire que les mâles montant dans la hiérarchie sociale et atteignant des positions plus élevées montrent alors une réponse corticale de type dominant, alors que ceux restant en bas de la hiérarchie sociale maintiennent des réponses de type subordonné. De nouveau, cette interrelation entre les hormones, le comportement et l'environnement (social) est frappante.

CONCLUSION ET DIRECTIONS FUTURES

Deux grandes conclusions

L'état du phénotype est hautement condition-dépendant

Un résultat récurrent de l'étude du développement du phénotype (que nous avons considéré ici dans son sens le plus large, en incluant la phase adulte) est que l'état du phénotype est hautement condition-dépendant : pour un génotype donné, le phénotype observé peut fortement varier en fonction des conditions rencontrées par l'individu. *Cela signifie que la plupart des traits morphologiques et comportementaux sont très probablement fortement condition-dépendant et reflètent donc l'état actuel de l'individu.* Cette caractéristique a d'importantes conséquences pour l'évolution. En effet, la plupart des modèles de communication, de choix de l'habitat ou de choix du partenaire sexuel montrent une supériorité évolutive des signaux et stratégie tenant compte de la condition phénotypique et du génotype de l'individu (par exemple en sélection sexuelle, voir Andersson 1994 ; nous en verrons beaucoup d'exemples tout au long de cet ouvrage). Si l'on généralise cette conclusion à l'ensemble des êtres vivants (ce qui est probablement le cas), on peut en conclure qu'un présupposé fondamental de la communication, des processus de choix de l'habitat et de la sélection sexuelle, et plus généralement de l'évolution, chez les plantes et les animaux est probablement satisfait dans la plupart des cas.

Une grande stabilité des structures mais une grande plasticité des fonctions entre les espèces

Une autre importante conclusion s'impose : les mécanismes physiologiques montrent une impressionnante cohérence structurelle et fonctionnelle entre les taxa de vertébrés pour de nombreuses hormones. L'exemple le plus évident est celui des stéroïdes sexuels qui sont trouvés inchangés tant en termes de structure qu'en termes de fonction chez tous les vertébrés. D'autres, comme les hormones protéiques, changent dans leur composition en acides aminés entre les embranchements, mais ces changements sont beaucoup moins importants que ceux de leur fonction. Par exemple, l'hormone protéique qu'est la prolactine a, entre autres choses, une fonction dans la croissance et la sécrétion des vésicules séminales chez les poissons, dans la stimulation du comportement de recherche du milieu aquatique chez les amphibiens avant la reproduction, dans l'inhibition de la croissance gonadique chez les reptiles, dans la stimulation de la formation de la plaque incubatrice chez les oiseaux, et dans la stimulation de la production de lait chez les mammifères ! De même, l'insuline, autre hormone protéique, est trouvée chez un grand nombre d'espèces, depuis les bactéries jusqu'aux mammifères (Norman et Litwack 1987). Sa fonction varie grandement, mais sa structure est quasi inchangée. Il semble que l'évolution porte plus sur les sous-produits que sur les mécanismes. L'évolution est contrainte par la matière première disponible. C'est-à-dire qu'il est plus probable que des structures préexistantes, comme les hormones, sont utilisées pour produire un nouveau comportement ou une nouvelle réponse physiologique plutôt qu'une structure entièrement nouvelle puisse apparaître du néant et accomplisse cette nouvelle fonction. En ce sens, l'endocrinologie comportementale comparative peut apporter beaucoup dans la compréhension des processus évolutifs et de la relation taxonomique entre les espèces et les taxa.

Quel avenir pour la physiologie évolutive ?

Ce chapitre se limite à l'étude des processus endocriniens de développement chez les vertébrés. Mais il y a fort à parier que des processus aussi complexes et variés se produisent chez les invertébrés. On peut en prendre pour preuve la découverte régulière chez les invertébrés de nouvelles hormones ou de nouvelles fonctions pour des hormones déjà connues. Il n'y a, *a priori*, aucune raison que les processus de

développement du phénotype soient plus simples chez les invertébrés. L'impression d'une plus grande simplicité ne résulte en fait que de notre plus grande ignorance de l'endocrinologie des invertébrés.

Plus généralement, il est clair que la physiologie évolutive se trouve actuellement dans son enfance. Dans le monde, il n'existe que quelques laboratoires dont l'approche se situe à la frontière entre la physiologie pure et l'approche évolutive pure. Avec l'accroissement de la communauté scientifique mondiale dans ce domaine, on peut s'attendre à ce que nos connaissances des mécanismes sous-tendant le comportement s'améliorent grandement dans les années à venir. Nous avons déjà précisé dans le chapitre 1 en quoi c'est là un des défis majeurs du développement de l'écologie comportementale aujourd'hui. Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre de conclusion.

Globalement, la recherche sur les bases hormonales du développement du phénotype va probablement devenir à la fois plus étroite et plus large, en dépit de la contradiction apparente d'une telle affirmation. Plus étroite en ce sens que, les techniques devenant de plus en plus raffinées, nous deviendrons capables de nous concentrer sur les effets d'événements se produisant à l'échelle moléculaire sur le comportement. Par exemple, nous serons bientôt capables d'analyser la différence dans le nombre et le type de récepteurs chez des animaux adoptant tel ou tel comportement (Steckler et Holsboer 1999). Il est notable que nous ne connaissions encore que très peu de choses sur les variations de densité des récepteurs, bien que nous sachions que cela peut constituer un mécanisme puissant de régulation des réponses hormonales. D'autre part, la possibilité de manipuler l'information génétique pour produire des animaux chimériques adoptant des comportements précis, soit par inhibition, soit par ajout au patron de l'espèce, peut constituer un outil de recherche ayant un potentiel important dans les études comportementales (Le Douarin 1993). De plus, nous commençons à apprécier plus en détail comment la stimulation neuronale peut avoir des effets subtils sur la synthèse hormonale (Balthazart et Ball 1998). En effet, les mécanismes endocriniens et neuronaux, autrefois considérés comme des entités séparées, sont maintenant connus pour s'influencer réciproquement d'une manière intimement intriquée et significative (Ader 2000). Une connaissance supplémentaire de leurs interactions est nécessaire pour avancer dans notre compréhension des processus comportementaux.

Le domaine va aussi devenir plus large au fur et à mesure de l'étude des bases endocriniennes du com-

portement. Par exemple, les femelles des oiseaux chanteurs préfèrent souvent s'apparier avec des mâles ayant un grand répertoire de chant (Searcy 1984), et un grand répertoire semble caractériser de grands mâles qui ont une bonne qualité phénotypique (Doutrelant *et al.* 2000). Les aires cérébrales associées à la production du chant se développent tôt dans la vie et semblent sensibles à la nutrition au nid (Nowicki *et al.* 2000). Il apparaît donc que les femelles peuvent choisir les mâles sur la base de la taille du répertoire, car cela reflète la condition corporelle des mâles pendant le développement. Vue l'association entre les hormones et le chant chez les oiseaux, et entre les événements pré et périnataux et le développement phénotypique sous contrôle hormonal, quel rôle peuvent bien jouer les sécrétions hormonales dans ces phénomènes? Un autre exemple est celui de la plasticité de l'hippocampe, une zone cérébrale liée à la mémoire spatiale. La taille de l'hippocampe augmente au cours du temps chez les chauffeurs de taxis londoniens, qui mémorisent un grand nombre de positions de rues et de routes alternatives vers des destinations variées (Maguire *et al.* 2000). Des facteurs environnementaux semblent clairement impliqués dans ce développement (par exemple le fait que les chauffeurs de taxis naviguent continuellement parmi les rues de Londres), mais quels sont les facteurs endocriniens impliqués dans une telle plasticité du cerveau adulte?

Enfin, bien que nous ayons discuté les facteurs hormonaux, et dans une moindre mesure, environnementaux, qui façonnent le développement comportemental du phénotype, nous voulons insister, comme nous l'avons fait au début de ce chapitre, sur l'importance de tenir compte du rôle des gènes dans le développement du comportement. Alors que le génotype détermine le type de protéines que l'individu est capable de produire, la relation entre les gènes et le comportement est bidirectionnelle. C'est-à-dire que non seulement les gènes affectent le comportement, mais aussi, le comportement peut affecter l'expression des gènes. Par exemple, des gènes normalement inactifs chez les jeunes rats de 12 jours peuvent être mis en action si les jeunes sont privés du contact maternel (Smith *et al.* 1997). De même, Honkaniemi *et al.* (1994) ont trouvé que les rats dans un environnement riche en contact sociaux montrent une activité accrue de certains gènes en comparaison avec des rats contrôles. Chez les oiseaux, les mâles qui entendent des vocalisations de congénères pendant la phase d'apprentissage du chant, ou en cours de développement des activités motrices de vocalisation,

augmentent leur niveau d'expression d'un gène appelé « zenk » associé à la consolidation de la mémoire (Mello *et al.* 1992, Jin et Clayton 1997). L'apprentissage et la production du chant impliquent tous les deux des hormones (Marler *et al.* 1988), bien que la relation précise entre le gène zenk, les hormones, et le comportement vocal soit toujours en cours d'étude. Des interactions nouvellement décrites de ce type liant les gènes à l'apprentissage du chant ont déjà conduit à de nouvelles théories sur le maintien du comportement d'apprentissage en général (Lachlan et Slater 1999).

De plus en plus de recherches visent à comprendre les mécanismes hormonaux sous-tendant le comportement, et les recherches que l'on peut mener ne sont en fait limitées que par notre imagination et notre connaissance du comportement, une fois les techniques nécessaires disponibles. Avec une compréhension fondamentale du comportement en question, et avec des expériences contrôlées soigneusement conçues, l'exploration des changements endocriniens associés au développement du phénotype peuvent être à la fois source de bénéfice en eux-mêmes et éclairer notre compréhension de l'évolution du comportement. Nous espérons que ce chapitre aura convaincu le lecteur que les liens étroits et incontournables entre

la physiologie et le comportement lient étroitement la dimension physiologique à l'étude de l'évolution du comportement.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Le lecteur intéressé pourra trouver des informations complémentaires dans les divers articles et ouvrages suivants :

KAWATA M. – 1995, Roles of steroid hormones and their receptors in structural organization in the nervous system. *Neurosci. Research*, n° 24, p. 1-46.

EMLÉN D.J. et NIJHOUT H.F. – 2000, The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, n° 45, p. 661-708.

NELSON B.S. – 2000, Avian dependence on sound pressure level as an auditory distance cue. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 57-67.

BASS A.H. et GROBERB M.S. – 2001, Social and neural modulation of sexual plasticity in teleost fish. *Brain Behav. Evol.*, n° 57, p. 293-300.

AGRAWAL A.A. – 2001, Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, n° 294, p. 321-326.

QUESTION

Ce chapitre traite essentiellement de la relation entre hormone, développement du phénotype et comportement. À votre avis cela couvre-t-il l'entièreté de la question du développement de la partie comportementale du phénotype?

Stratégies d'approvisionnement solitaire

Un tamia rayé (*Tamias striatus*), petit rongeur diurne d'Amérique du Nord, cherche au sol parmi les feuilles mortes des samares, glands et faines qu'il entasse dans ses bajoues extensibles. Vient un moment où il cesse sa recherche et retourne vers son terrier pour y déposer sa charge. Après quelques secondes, il réapparaît à la surface et se remet à chercher des graines. Ce comportement d'approvisionnement soulève un certain nombre de questions. Par exemple, le tamia ramasse-t-il toutes les graines qu'il trouve ou, au contraire, se montre-t-il plus sélectif? Choisit-il l'endroit où il cherche ses graines ou bien se dirige-t-il au hasard? Choisit-il de retourner au terrier lorsque ses bajoues sont pleines ou bien lorsque la densité des graines à un endroit est trop faible? Pourquoi transporte-t-il ses graines au terrier au lieu de les consommer sur place? Toutes ces questions se rapportent au comportement d'approvisionnement, le thème du présent chapitre. On s'attardera avant tout à l'approvisionnement d'individus qui, comme le tamia, sont solitaires laissant les cas d'approvisionnement social pour le chapitre suivant. Cette distinction est nécessaire car les techniques de modélisation utilisées pour les deux situations sont passablement différentes. L'approvisionnement individuel s'appuie davantage sur des calculs d'optimisation simple alors que nous verrons dans le prochain chapitre que l'approvisionnement social nécessite l'utilisation de la théorie des jeux et du concept de la stratégie évolutivement stable (voir par exemple le chapitre 3).

5.1 LA NOTION DE RESSOURCE

La survie et la reproduction nécessitent l'exploitation d'une variété d'éléments dont certains, comme la nourriture, l'eau et l'espace peuvent venir à manquer. Puisque l'exploitation de ces éléments entraîne leur

épuisement nous les désignons comme étant des **ressources**, les distinguant ainsi d'éléments qui, malgré leur utilité, demeurent inépuisables, comme le vent, l'air ou la température. La notion de ressource englobe une grande variété d'éléments qui contribuent directement à l'aptitude d'un individu. Begon *et al.* (1990) reconnaissent trois grandes catégories de ressources pour les vivants : les éléments qui servent à les construire, l'énergie dont ils ont besoin pour leur activité, et les espaces qui leur sont nécessaires pour compléter leur cycle vital. Les écologistes du comportement en reconnaissent une quatrième : les partenaires sexuels et leurs gamètes. C'est ainsi que les œufs non fertilisés d'une femelle sont pour les mâles des ressources dont l'exploitation (*i.e.* leur fertilisation) en réduit la disponibilité pour les autres mâles. De même, les territoires défendus au printemps par les mâles de plusieurs espèces de passereaux monogames sont autant de ressources pour les femelles qui en verront la disponibilité décroître à chaque fois que l'une d'entre elles choisira de s'accoupler avec l'un des mâles encore disponibles.

Par **approvisionnement**, on entend l'ensemble des activités liées à la recherche et à l'exploitation des ressources. Cependant, bien que le premier modèle d'optimisation de l'exploitation de ressources parcellaires était appliqué à la durée de copulation optimale des mouches scatophages (*Scatophaga stercoraria*, Parker 1978), généralement, on entend aujourd'hui par approvisionnement uniquement l'exploitation des ressources alimentaires. Il est important de se rappeler cependant que les modèles que nous considérerons pourraient avec assez peu de modifications s'appliquer facilement à l'exploitation des autres types de ressources. Mais pour des raisons autant historiques que d'usage, on se penchera dans les deux chapitres qui suivent exclusivement sur l'exploitation de ressources alimentaires.

5.2 L'APPROCHE DE MODÉLISATION

Confronté aux comportements d'approvisionnement, l'écologiste comportemental cherche à comprendre les forces sélectives qui ont donné lieu aux formes observées. Par exemple, pourquoi le tamia accepte-il certaines sortes de faines et pas d'autres? Pour répondre à cette question, étant donné que les ressources alimentaires contribuent directement à l'aptitude biologique d'un organisme, on présuppose que les décisions d'approvisionnement qui ne maximisent pas l'aptitude de l'animal n'ont tout simplement pas été retenues et sont donc absentes de la population. Ne peuvent donc être observés que les comportements qui maximisent l'aptitude de l'animal. C'est donc dire que nous envisageons les stratégies d'approvisionnement comme des **adaptations** (voir chapitre 1).

Ce présupposé fondamental implique que la tâche principale de l'écologiste comportemental est de découvrir la manière par laquelle ce comportement (dans l'exemple ci-dessus, le choix des graines) maximise l'aptitude de l'animal qui l'utilise. Pour ce faire, il ou elle devra explorer la relation entre les diverses stratégies d'approvisionnement et leurs conséquences pour l'aptitude. Les théories économiques se prêtent assez facilement à ce genre d'analyse. Ces théories supposent des consommateurs rationnels qui choisissent entre les options disponibles afin d'en maximiser l'**utilité**. En théorie économique, cette notion d'utilité pose un problème important dans la mesure où elle peut varier selon la sensibilité des individus. Mais ce problème ne se pose plus en évolution car l'utilité d'un comportement se traduit nécessairement par son effet sur l'aptitude. Il devient donc possible d'analyser l'effet d'un comportement sur l'aptitude de l'animal en empruntant des modèles mathématiques issus des sciences économiques.

L'analyse économique traditionnelle de l'approvisionnement partage le cycle d'approvisionnement alimentaire en une suite de **décisions** (voir définition ci-dessous). L'individu choisit où chercher ses proies. Lorsqu'il les détecte, il choisit de les attaquer ou non. S'il en capture une, il décide du temps pendant lequel il l'exploite avant d'en rechercher une autre. Deux de ces décisions ont été la cible de la plupart des avancées aussi bien théoriques qu'empiriques (Stephens et Krebs 1986, Cézilly et Benhamou 1996). Il s'agit du choix des proies à attaquer et du temps optimal d'exploitation d'une **parcelle**.

Par **décision** nous n'entendons pas un choix conscient. Cependant, un animal confronté à une série d'options exclusives doit bien adhérer à l'une d'elles. En écologie comportementale, on suppose que l'animal est équipé de mécanismes, sensoriels, perceptifs ou cognitifs qui lui permettent de « choisir » l'option qui a le plus grand effet positif sur son aptitude.

Par **proie** nous entendons l'ensemble des ressources, ici organismes ou leurs produits, qui sont exploitables. De même nous nommerons **prédateurs** tous les consommateurs, qu'ils soient carnivores ou herbivores.

Par **parcelle** (en anglais *patch*) nous entendons une zone homogène de ressources qui est séparée des autres agrégats par des espaces où les ressources sont nettement plus rares. On parle de distributions parcellaires.

5.3 LE MODÈLE DE SÉLECTION OPTIMALE DES PROIES

Deux espèces de prédateurs exploitant les mêmes proies sont en compétition et généralement une espèce exclut l'autre de l'environnement. Plusieurs facteurs peuvent contribuer à déterminer laquelle des espèces sera la plus susceptible d'être exclue. Par exemple, MacArthur et Pianka (1966) proposèrent que certaines espèces plus flexibles dans leur approvisionnement seraient plus aptes à persister dans un habitat variable. Ainsi, certaines espèces dont l'alimentation est particulièrement stéréotypée ou **spécialisée** (c'est le cas par exemple du koala qui ne consomme que des feuilles d'eucalyptus ou du panda qui, lui, ne mange que les feuilles de bambou) seront très affectées par la réduction, voire la disparition, de leurs proies alors que d'autres (les goélands ou les grizzlis, largement omnivores) dont l'alimentation est plus **généralisée** pourront plus facilement s'ajuster à la baisse de disponibilité d'une proie en exploitant des proies alternatives. Afin de comprendre les facteurs écologiques susceptibles d'influencer la diversité des types de proies exploitées par les individus d'une espèce, MacArthur et Pianka furent les premiers à modéliser le problème de la sélection des proies. Leur modèle pose les premiers jalons d'une analyse économique fondée sur le principe d'optimalité. L'approche d'optimalité implique des fonctionnements et des structures de modèles particuliers (voir l'encart 5.1).

Fonctionnement de l'approche d'optimalité et structure des modèles qu'elle génère

Un modèle d'optimalité se compose d'une décision, d'une **devise de conversion** et de présupposés de contrainte. La décision spécifie de manière explicite le choix analysé, la devise de conversion permet d'exprimer la conséquence d'une décision en fonction de l'aptitude de l'animal alors que les **présupposés de contrainte** fournissent un cadre physique à l'intérieur duquel les solutions sont possibles.

La décision

La décision du modèle de sélection optimale des proies est : *attaquer une proie rencontrée ou bien l'ignorer pour en rechercher une autre*. La décision optimale dépend du rendement de chacune de ces alternatives. C'est la **devise de conversion** qui nous permet d'exprimer le rendement des alternatives.

La devise de conversion

Nous supposons que lorsqu'ils sont confrontés à un choix, les animaux optent pour l'alternative

qui maximise l'aptitude. La devise de conversion est une représentation quantitative et hypothétique de l'aptitude qui correspond à une décision. Par exemple, le taux net d'acquisition d'énergie peut être une devise de conversion utile dans un contexte d'approvisionnement (Figure 5.1). C'est d'ailleurs la devise de conversion la plus souvent retenue dans les modèles d'approvisionnement.

Les présupposés de contrainte

Ces derniers forment la troisième et dernière composante d'un modèle d'optimalité. Les présupposés de contrainte sont une suite de circonstances précises dans lesquelles le modèle s'applique. Il existe habituellement deux ordres de présupposés de contrainte, d'abord ceux liés aux caractéristiques du modèle biologique, par exemple son écologie, son anatomie et ses capacités cognitives, puis ceux dus aux formalisations mathématiques utilisées pour l'analyse du problème.

L'objectif du modèle de sélection des proies consiste à établir le choix de proies qui maximise la devise de conversion et donc l'aptitude. La plupart des prédateurs, pendant leurs activités d'approvisionnement, rencontrent un ensemble de proies de valeurs inégales. Prenons l'exemple fictif d'un couple de mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) qui nourrit sa couvée avec deux espèces de chenilles. Une espèce est assez imposante et donc de ce fait offre plus d'énergie que l'autre qui est plus petite. Le modèle de sélection des proies établira laquelle des stratégies de choix des proies maximisera la devise de conversion et donc aussi l'aptitude.

5.3.1 Esquisse d'une analyse économique

Notre présupposé principal est *que la devise de conversion est le taux d'acquisition énergétique à long terme*, c'est-à-dire que nous supposons qu'il existe un lien direct entre ce taux et l'aptitude biologique de l'animal (Figure 5.1). Dans ce contexte, on s'intéresse aux facteurs écologiques qui sont susceptibles d'affecter le taux d'acquisition d'énergie d'un animal engagé dans la sélection de ses proies. Ainsi, le contenu énergétique des proies, le temps requis pour les trouver,

les capturer et les consommer sont autant de composantes de notre analyse.

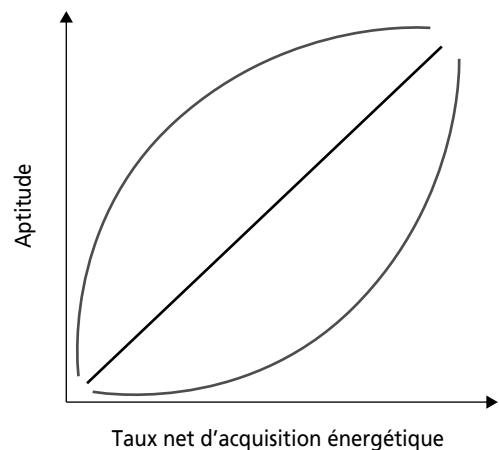


Figure 5.1 Trois relations hypothétiques entre la devise de conversion, ici le taux net d'acquisition énergétique et l'aptitude de l'animal.

La forme présumée de cette relation, linéaire, concave ou convexe fait partie des présupposés de contrainte d'un modèle. Les premiers modèles que nous aborderons présupposent une relation linéaire. Les modèles de risque que nous verrons plus loin, eux, supposent une relation courbe plus complexe entre l'aptitude et le taux d'acquisition énergétique.

La **profitabilité** des proies est le premier élément de l'analyse du choix des proies. On la définit comme étant le rapport entre leurs contenus énergétiques (E en joules) et leurs temps de manipulation (h en secondes) qui inclut la durée de capture et de consommation de la proie. Un présupposé de contrainte important qui simplifie de beaucoup l'analyse est que pendant la manipulation le prédateur ne peut pas détecter, poursuivre ou capturer toute autre proie. La profitabilité d'une proie représente donc le taux d'acquisition énergétique réalisé pendant sa consommation. L'abondance de chaque espèce de proie influence la durée de l'intervalle de rencontre entre le prédateur et chacune de ses proies. Le second élément de cette analyse est donc le **taux de rencontre** (λ exprimé en proies par unité de temps). Un présupposé important requiert que les rencontres avec les proies soient séquentielles et jamais simultanées.

Supposons, pour les besoins de cette analyse, que l'espèce de chenille de taille plus imposante est aussi la plus profitable mais que la chenille plus petite, elle, est plus abondante. Lequel des choix de proie possibles dans ces conditions est optimal en ce sens qu'il maximise le taux d'acquisition énergétique à long terme?

Trois régimes sont possibles *a priori* :

1. Attaquer seulement les proies les plus profitables.
2. Attaquer toutes les proies rencontrées.
3. N'attaquer que les proies les moins profitables.

Le premier régime (n'attaquer que les proies les plus profitables) maximise la profitabilité des proies consommées et donc le taux d'acquisition énergétique pendant la consommation, mais il a le désavantage d'imposer de longs intervalles entre la rencontre de proies acceptables. Le deuxième régime (attaquer toutes les proies rencontrées) a l'avantage de réduire la durée de l'intervalle de recherche mais il a le désavantage de réduire le taux moyen d'acquisition énergétique pendant la consommation car les prédateurs doivent consommer un plus grand nombre de proies de moindre profitabilité. Le troisième régime (n'attaquer que les proies les moins profitables) n'est pas rationnel dans la mesure où il ne peut en aucun cas être avantageux d'ignorer la proie la plus profitable lorsqu'elle est rencontrée. Nous ne le considérerons pas par la suite. On peut aussi ignorer les situations où un type de proie n'est qu'occasionnellement attaqué. Cette situation, connue sous le vocable de *préférence partielle*, n'est pas non plus une stratégie rationnelle dans la mesure où s'il est profitable d'attaquer un type

de proie, il devrait toujours en être ainsi, d'où l'origine de la *règle du tout ou rien* qui caractérise le modèle de choix optimal des proies.

L'animal a donc le choix entre les deux premiers régimes ci-dessus. La solution optimale sera un compromis entre la maximisation du taux d'acquisition pendant la consommation et la minimisation de l'intervalle de recherche. Cet argument verbal illustre le conflit interne implicite dans le modèle du choix optimal des proies. Bien qu'il soit facile à saisir, ce modèle verbal a aussi le défaut de tous les raisonnements verbaux : il a une logique implicite qui est difficile à analyser et à critiquer parce qu'elle est cachée, et il ne fait que des prédictions qualitatives qui sont difficiles à rejeter parce que compatibles avec plusieurs hypothèses alternatives. Ce n'est qu'en poussant encore plus loin le formalisme jusqu'à l'analyse algébrique que l'on peut faire une analyse complète, car ce formalisme offre une structure logique explicite et publique et donc soumise aux critiques de tous. D'autre part, ce formalisme conduit à des prédictions quantitatives précises qui de ce fait sont plus facilement sujettes à la réfutation par l'expérimentation. Mais avant d'aborder une analyse plus formelle, il est utile d'énumérer un certain nombre de présupposés de contraintes qui caractérisent l'analyse classique du problème du choix des proies tel que présenté dans l'encart 5.2.

Le taux d'acquisition énergétique d'un prédateur qui attaque systématiquement toutes les proies qu'il rencontre dépend du contenu énergétique de ces proies, de leur temps de manipulation et du temps passé à les chercher. Dans un cas où l'habitat n'a que deux types de proies, comme dans l'exemple des mélanges décrit ci-dessus, l'acquisition énergétique E pendant une période T_s de recherche est donc donnée par l'expression :

$$E = T_s(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)$$

où λ_i ($i = 1, 2$) est la fréquence de rencontre avec les proies 1 et 2, et E_i ($i = 1, 2$) la quantité d'énergie extraite de chacune. Le temps total T , que ce prédateur passera en approvisionnement est la somme du temps de recherche T_s et la somme des temps de manipulation, soit :

$$T = T_s + T_s(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2)$$

Le temps de manipulation total dépend du temps de manipulation h_i ($i = 1, 2$) requis pour la consommation de chaque type de proies et du nombre total de chaque type qui est exploité ($T_s(\lambda_i)$). Ce nombre, lui, est fonction du temps de recherche et du taux de rencontre qui caractérise chaque type de proie. Plus

Les présupposés de contrainte les plus communément invoqués dans le cas du modèle de régime optimal

Liés au modèle biologique

1. La recherche des proies et leur manipulation sont des activités mutuellement exclusives.
2. Les proies sont rencontrées de manière séquentielle, jamais simultanément.
3. L'animal a toute l'information nécessaire à propos des proies à sa disposition, son taux de rencontre avec chacune d'elles ainsi que leurs profitabilités respectives.

Liés aux formalisations mathématiques

4. Le taux de rencontre avec les proies est constant et aléatoire.

5. L'énergie contenue dans chaque type de proie et le temps nécessaire à la manipulation de celles-ci sont les mêmes pour chaque proie d'un type donné.
6. La rencontre d'une proie non suivie d'une attaque n'implique aucun coût.
7. Chaque type de proie est reconnu instantanément.
8. Les types de proies sont des catégories discontinues et chaque proie d'un même type est identique à toutes les autres de ce type.

une proie est abondante, plus elle est rencontrée et consommée, augmentant de ce fait le temps total passé en manipulation de ce type de proie. Le taux d'acquisition énergétique est donc le rapport de ces deux équations, soit :

$$\frac{E}{T} = \frac{T_s(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)}{\{T_s + T_s(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2)\}}$$

Cette expression peut être simplifiée :

$$\frac{E}{T} = \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}$$

exprimant ainsi dans notre devise de conversion (E/T) le rendement obtenu par la **stratégie généraliste** qui consiste à attaquer toutes les proies rencontrées. La seule alternative rationnelle à cette règle est de ne jamais attaquer les proies de moindre profitabilité. Cette stratégie plus spécialisée peut être la plus rentable si la condition suivante est vérifiée (en attribuant le numéro 1 à la proie la plus profitable) :

$$\frac{\lambda_1 E_1}{1 + \lambda_1 h_1} > \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}$$

Le premier terme de l'inégalité représente le taux attendu pour une règle d'attaque dirigée exclusivement vers les proies les plus profitables. Le second terme correspond au taux attendu pour une attaque systématique des deux types de proies. Cette inégalité se simplifie pour devenir :

$$\frac{1}{\lambda_1} < \frac{E_1}{E_2} h_1 - h_2$$

Lorsque cette inégalité tient, la stratégie optimale consiste à n'attaquer que la proie la plus profitable. Lorsqu'elle est fautive cependant, la stratégie optimale est de se généraliser, c'est-à-dire d'attaquer les deux types de proies¹.

Cette simplification algébrique mène à une prédiction assez contre-intuitive. En fait, la diversité des proies acceptées par un prédateur ne dépend pas des abondances relatives de ses proies les unes par rapport aux autres mais *uniquement de l'abondance absolue de la proie la plus profitable*, c'est ce que signifie la disparition de λ_2 lors de la simplification algébrique. Ce qui revient à dire que lorsque la spécialisation exclusive sur la proie la plus profitable représente la stratégie optimale, ce régime demeurera optimal quelle que soit l'abondance absolue des proies de moindre profitabilité. Voilà justement le genre de prédiction contre-intuitive qu'il est impossible de générer à partir d'un modèle verbal. De plus, le modèle présenté ci-dessus a une logique explicite. Le raisonnement qu'il tient est accessible à tous et donc ouvert au regard critique de tous.

5.3.2 Tests du modèle : deux exemples classiques

Avant d'aborder les tests du modèle, il convient de rappeler ce que, d'une manière générale, on peut

1. Il convient de noter que T_s et λ_2 ne font plus partie de l'inéquation, ils ont disparu lors des simplifications algébriques.

Prédictions principales du modèle

1. L'inclusion d'une proie dans le régime ne dépend pas de sa propre abondance, mais bien de celle de la proie qui la précède immédiatement dans la hiérarchie de profitabilité.
2. Un accroissement de l'abondance absolue des proies d'un habitat induira un rétrécissement du régime optimal de proies car les proies plus profitables seront plus nombreuses.
3. Il ne peut exister de préférences partielles pour une proie. Un type de proie est soit toujours inclus dans le régime soit toujours exclu : c'est la règle du tout ou rien.

apprendre d'un éventuel échec lorsque l'on teste les prédictions d'un modèle. Il serait faux, par exemple, de conclure que la sélection naturelle n'a pas contribué à façonner le comportement d'approvisionnement lorsque les résultats des tests ne correspondent pas aux prédictions d'un modèle. De même, il serait erroné d'en conclure que l'animal n'est pas optimal. Le postulat de toute approche économique est justement que l'animal est optimal car il a été façonné par la sélection naturelle. Il ne s'agit donc pas de tester cela. Une observation qui contredirait notre modèle nous apprendrait soit que le modèle utilise une devise de conversion inappropriée, soit que certains des présupposés de contrainte sont violés. De manière courante, une prédiction réfutée mène généralement à un examen plus poussé de la pertinence des présupposés de contrainte, car pour réfuter une devise de conversion il faut avant tout être certain que tous les présupposés de contrainte sont applicables au système biologique dans lequel le modèle est testé.

Deux exemples d'études expérimentales sont le plus souvent cités à titre de tests du modèle. Ces exemples ne sont pas très récents mais ils ont l'avantage d'être simples et d'illustrer l'approche expérimentale telle qu'elle fut appliquée aux premières moutures du modèle du choix optimal des proies.

a) Les crabes et les moules

Elnor et Hughes (1978) furent parmi les premiers à mettre à l'épreuve le modèle du choix optimal des proies. Ils construisirent une expérience pour voir si les crabes (*Carcinus maenas*) présentés à un assortiment de moules (*Mytilus edulis*) de différentes tailles préféraient consommer les moules les plus profitables. Ils notaient le choix des crabes prenant soin de remplacer par une moule d'une taille équivalente chaque moule consommée par les crabes. Pour consommer une moule, un crabe doit avant tout briser sa coquille. La quantité de chair disponible ainsi que le temps de

manipulation nécessaire pour briser les valves et manger la chair dépendent de la taille de la moule et aussi de la taille du crabe. Cependant, des effets non linéaires font en sorte que la profitabilité, c'est-à-dire la quantité de chair extraite par unité de temps passé à consommer la moule (E/T_h), est maximisée pour les moules de taille intermédiaire. Les observations d'Elnor et Hughes démontrent que les crabes préfèrent justement les moules de taille intermédiaire, c'est-à-dire que leur représentation dans le régime alimentaire des crabes est plus forte que leur représentation dans l'environnement (Figure 5.2 a).

Ils notent aussi le choix des crabes confrontés à des habitats offrant des densités de moules différentes sur une période de trois jours remplaçant au fur et à mesure les moules mangées afin de maintenir fixe le ratio des tailles. Chaque habitat offrait les trois catégories (I, II et III) de moules selon leur profitabilité, dans les mêmes proportions. Dans l'environnement de faible densité, les crabes n'étaient pas sélectifs et attaquaient les moules des trois catégories dans un ratio semblable à celui de leur disponibilité dans l'environnement (Figure 5.2 b). En revanche, dans les environnements intermédiaire et riche, ils refusaient d'attaquer les moins profitables (II, et III) ce qui est en accord avec les attentes du modèle. Dans l'environnement le plus riche, Elnor et Hughes prédisaient que les crabes n'attaqueraient plus que les moules les plus grosses. Bien que les grosses moules se retrouvaient surreprésentées dans le régime, les crabes ont tout de même continué à manger les moules de taille intermédiaire ce qui est en désaccord avec ce que le modèle calcule comme étant la stratégie la plus profitable dans cette condition (Figure 5.2 b).

Doit-on pour autant rejeter le modèle? Non, car un examen des conditions dans lesquelles Elnor et Hughes observèrent le choix des crabes montre qu'elles ne correspondent pas à tous les présupposés de contrainte utilisés pour faire la prédiction de la règle du tout ou rien. Par exemple, les conditions du test permettent

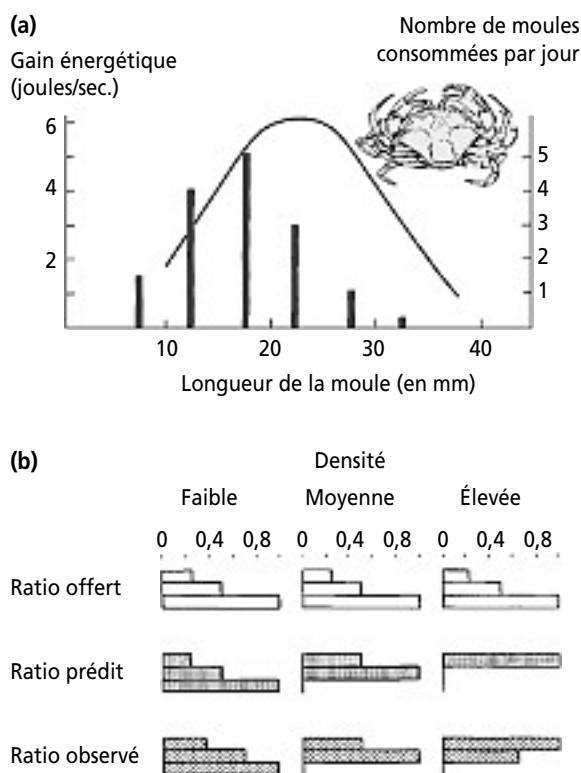
Figure 5.2 Les résultats de l'expérience de Elner et Hughes (1978).

La courbe présente la profitabilité (E/T_h) des moules de différentes tailles alors que les histogrammes montrent le nombre de moules de chaque taille consommées par le crabe. Les résultats démontrent en (a) que les crabes *Carcinus maenas* préfèrent se nourrir de moules dont la longueur maximise la profitabilité c'est-à-dire la quantité d'énergie (E) par unité de temps passé en manipulation (T_h). En (b) les histogrammes montrent les proportions de moules de profitabilité maximale (catégorie I) intermédiaire (catégorie II) et faible (catégorie III) présentées aux crabes ainsi que les fréquences de chaque taille prédites et observées dans la diète des crabes. Les histogrammes de gauche sont pour des environnements à faible densité de moules alors que ceux du centre sont pour une densité intermédiaire et ceux de droite pour une densité élevée. Il est à noter que dans l'environnement à densité élevée, le modèle prédit une spécialisation sur les moules les plus profitables alors que les crabes persistent à inclure les moules de profitabilité intermédiaire. Elner et Hughes (1978) attribuent cette préférence partielle à l'adoption par les crabes d'une stratégie par laquelle ils acceptent une proie de profitabilité inférieure lors de la seconde rencontre de suite avec une telle proie. Il s'agirait selon les auteurs d'une stratégie qui est adaptée à l'épuisement possible du stock des proies profitables.

la rencontre simultanée de plusieurs proies ce qui est contraire au présupposé de rencontres séquentielles des proies (voir encart 5.3). De plus, il est difficile de mesurer exactement le taux de rencontre avec les différentes tailles de moules. Par exemple, une moule qui n'est pas touchée a-t-elle été rencontrée par un animal qui a tout simplement décidé de ne pas l'attaquer? Le test d'Elner et Hughes a le mérite de confirmer que la profitabilité d'une proie est un facteur important dans les préférences de l'animal. Il faudrait un test capable de contrôler de manière plus précise les taux de rencontre avec chaque type de proie pour évaluer la valeur du modèle à prédire la stratégie de choix des proies. C'est justement ce que proposèrent Krebs *et al.* (1977).

b) Les mésanges et le ténébrion

La prédiction la plus forte du modèle des proies est certainement celle qui stipule que l'abondance de la proie la moins profitable n'a aucune incidence sur sa probabilité d'être attaquée par le prédateur. Pour tester cette prédiction, il est essentiel de pouvoir manipuler le taux de rencontre du prédateur avec ses proies. Cette nécessité pose un problème technique important, particulièrement sur le terrain dans la mesure où il est toujours assez difficile de détermi-



ner avec certitude le moment précis où un prédateur rencontre une proie.

C'est à l'université d'Oxford qu'un dispositif expérimental capable de manipuler le taux de rencontre d'un prédateur et de ses proies a été développé. Le dispositif expérimental est composé d'une cage et d'un tapis roulant (Figure 5.3). Le prédateur (une mésange charbonnière *Parus major*) qui veut manger doit se présenter à une fenêtre qui surplombe le tapis roulant. En contrôlant la vitesse du tapis roulant et l'espacement des proies qu'on y place, l'expérimentateur peut manipuler le taux de rencontre entre un prédateur et deux types de proies de profitabilités différentes (des morceaux de larves de ténébrion *Tenebrio molitor* de 4 ou 8 segments). Pour consommer cette proie, une mésange doit se percher, tenant la larve entre une patte et le perchoir. La mésange retire ensuite le contenu de l'exosquelette en insérant son bec dans l'extrémité ouverte de la larve.

Les résultats de l'étude de Krebs *et al.* (1977) démontrent que l'ajout de proies moins profitables n'a que peu d'effet sur le choix de la mésange, à condition que la proie la plus profitable soit suffisamment abondante. Seule l'abondance absolue de la proie la plus profitable, et non pas son abondance relative, détermine l'inclusion de la proie la moins profitable (Figure 5.3). En revanche, comme ce fut aussi le cas des

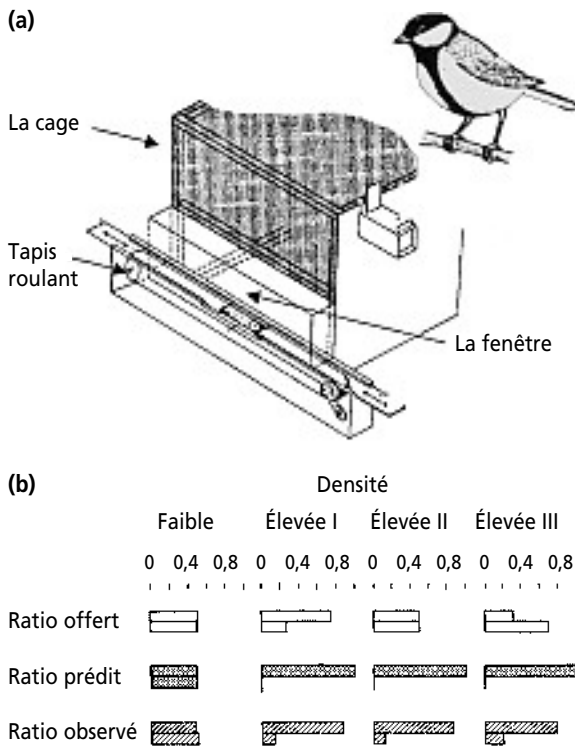


Figure 5.3 L'expérience de Krebs et al. (1977).

(a) Le diagramme du haut (modifié de Krebs et Davies 1987) montre un croquis en plan du dispositif expérimental. Les mésanges charbonnières (*Parus major*) sont placées une à une dans la cage d'où elles peuvent, en se perchent devant la fenêtre de recherche surplombant un tapis roulant, observer le passage des proies. Un assistant assis à un bout du tapis roulant y dépose les deux types de proies selon un ordre et un intervalle temporel préétabli. Il s'agit de larves de ténébrion qui ont été préalablement coupées en longueur de quatre ou de huit anneaux. Les proies non attaquées retombent du tapis roulant en bout de course. L'oiseau qui attaque une proie doit ensuite se déplacer vers le fond de la cage où un perchoir de manipulation permet de consommer la larve en la tenant sous une patte. Ce dispositif rencontre deux présupposés de contrainte importants : pendant la manipulation de la proie sur le perchoir la mésange ne peut plus chercher à la fenêtre, de plus, la largeur de la fenêtre au-dessus du tapis roulant fait en sorte que la mésange ne peut voir qu'un type de proie à la fois.

(b) Le panneau du bas illustre les résultats (tiré de Krebs et Davies 1978). Dans l'environnement à faible densité (les histogrammes de gauche) les mésanges se montrent peu sélectives, attaquant les deux types de proies proportionnellement à leur disponibilité dans l'environnement. Le modèle prédit une sélection exclusive des proies les plus profitables dans les trois environnements à densité élevée. Cependant, comme ce fut le cas pour les crabes, les oiseaux continuent d'attaquer les proies les moins profitables, bien qu'à une fréquence faible. Cette inclusion des proies moins profitables est un manquement à la règle du tout ou rien. Ce que les résultats rejettent très clairement, cependant, c'est l'hypothèse selon laquelle les oiseaux devraient accepter les proies en fonction de leur disponibilité relative. Dans les conditions de densité élevées, les mésanges continuent de favoriser les proies plus profitables même si les proies moins profitables sont : soient aussi abondantes (Élevée II) ou même beaucoup plus abondantes (Élevée III) que les proies plus profitables.

travaux d'Elner et Hughes, les mésanges ne suivirent pas la règle du tout ou rien (Figure 5.3) consommant quelquefois, mais peu souvent tout de même, des proies moins profitables même lorsque les conditions prédisent une préférence absolue pour la proie la plus profitable.

Alors, devons-nous cette fois renoncer à notre modèle des proies ? Après tout, nous avons maintenant un contrôle certain sur le taux de rencontre des proies et nous connaissons leurs profitabilités et, malgré cette précision, le modèle n'a pas prédit de manière tout à fait exacte le comportement des mésanges. Les spéculations abondent à propos de l'origine des préférences partielles observées chez les mésanges. Par exemple, la devise de conversion est peut-être fautive. En effet, l'énergie n'est pas le seul élément utile dans les aliments. Mais cette interprétation est peu probable dans la mesure où les deux types de proies ont la même composition, variant seulement dans les temps de

manipulation nécessaires pour vider l'exosquelette. La plupart des critiques se sont donc tournées vers des présupposés de contrainte. Il est possible, par exemple, que les préférences partielles résultent d'erreurs d'identification des proies sur le tapis roulant, ce qui suppose une violation du présupposé 7, c'est-à-dire la reconnaissance parfaite et instantanée d'un type de proie. L'hypothèse de l'erreur peut être sévèrement critiquée d'un point de vue purement épistémologique dans la mesure où l'erreur peut toujours être invoquée *a posteriori* afin d'expliquer n'importe lequel des écarts aux prédictions d'un modèle. Une approche plus productive serait de formuler des hypothèses sur les causes de ces erreurs et de prédire l'étendue des manquements au modèle à partir d'une compréhension des facteurs qui influencent l'efficacité de l'animal. Tout d'abord, si les préférences partielles résultent vraiment d'un problème d'identification des types de proies, il doit exister des conditions qui rendent ces erreurs

moins fréquentes, par exemple en accentuant les différences visuelles entre les différents types de proie. De même, il est aussi possible d'accroître la ressemblance entre les proies et de prédire qu'il doit exister une ressemblance critique au-delà de laquelle il ne sera plus profitable de discriminer entre elles (Getty et Krebs 1985).

Une autre hypothèse pour expliquer les préférences partielles propose que les individus doivent échantillonner les différents types de proies disponibles afin de mettre à jour l'information au sujet de leur profitabilité. Encore une fois, cette hypothèse n'est utile que dans la mesure où elle génère de nouvelles prédictions sur l'intensité des préférences partielles. Dans ce cas, on s'attend par exemple à ce que l'échantillonnage soit plus fréquent dans les circonstances où la profitabilité des proies est plus variable dans le temps. De plus, l'échantillonnage ne serait profitable que dans la mesure où l'animal dispose d'une longue plage temporelle pendant laquelle récupérer les coûts de l'échantillonnage. On appelle ce temps l'**horizon temporel** de l'animal. En variant l'horizon temporel, il serait alors possible de modifier l'intensité des préférences partielles attribuables à l'échantillonnage. Nous reviendrons sur l'importante question de l'échantillonnage plus loin dans ce chapitre.

5.4 LE MODÈLE D'EXPLOITATION OPTIMALE DES PARCELLES

Généralement, les proies se distribuent de manière hétérogène dans l'environnement de sorte qu'elles se retrouvent agrégées dans des parcelles, séparées par des zones plus ou moins vides (Figure 5.4). Lorsque l'exploitation entraîne l'épuisement d'une parcelle, il arrive un moment où il devient profitable d'abandonner la parcelle pour en chercher une autre. C'est le cas d'un étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) qui, exploitant les lombrics d'une pelouse, doit choisir le moment où il serait préférable de partir à la recherche d'une nouvelle pelouse plutôt que de continuer à sonder celle qui est peut-être épuisée ou bien près de l'être. De tout le domaine de l'approvisionnement c'est sans aucun doute cette décision qui a été le sujet du plus grand nombre de modèles et de tests expérimentaux. Seule est présentée ici la première version du modèle qui porte aussi le nom de *théorème de la valeur marginale* (Charnov 1976, voir Cézilly et Benhamou 1996 pour une synthèse en français).

5.4.1 Le modèle

Comme tous les modèles d'optimalité, celui de l'exploitation des parcelles est tripartite. La *décision* se résume à : *continuer d'exploiter une parcelle ou l'abandonner pour en chercher une autre*. La devise de conversion est la même que celle proposée pour le modèle des proies, c'est-à-dire le taux net d'acquisition énergétique à long terme. Les principaux présupposés de contrainte sont énoncés plus bas. Ces présupposés sont assez exigeants mais ils seront relativisés plus loin.

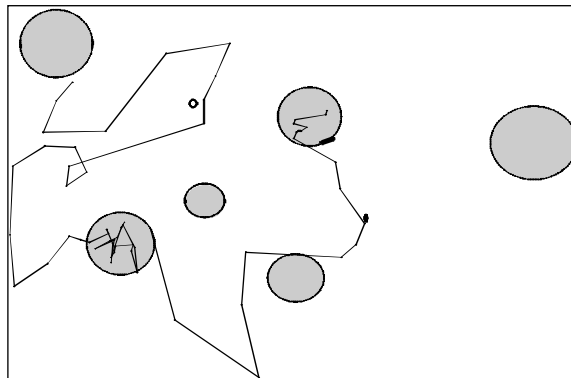


Figure 5.4 Représentation d'un habitat parcellaire hypothétique.

Les proies se retrouvent uniquement dans les parcelles (cercles) et les espaces entre ces parcelles sont vides. La flèche brisée indique la trajectoire d'un prédateur qui cherche les parcelles au hasard. La taille des cercles indique la richesse des parcelles. Ce schéma représente le monde simplifié qui est modélisé par le modèle d'exploitation optimale des parcelles.

a) Contraintes liées au modèle biologique

Le modèle suppose que le prédateur a toute l'information nécessaire à une décision rationnelle. Cela implique qu'il puisse reconnaître une parcelle instantanément, qu'il connaisse le temps moyen de transition entre les parcelles de l'habitat exploité et l'espérance de la qualité des parcelles. De plus, le modèle suppose que les proies sont distribuées au hasard dans les parcelles et que le prédateur ne peut faire mieux que de chercher ses proies au hasard.

b) Contraintes liées aux formalisations mathématiques

Le modèle stipule que les proies se retrouvent concentrées dans des parcelles. Le taux de rencontre entre les proies et le prédateur dans une parcelle est une fonction exponentielle et décroissante de la densité des proies dans la parcelle. À mesure qu'un prédateur

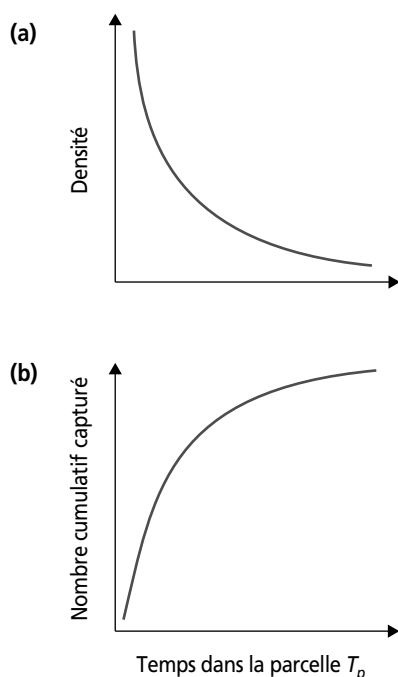


Figure 5.5 Le présupposé de contrainte principal du modèle d'exploitation optimale des parcelles. **(a)** La densité des proies dans une parcelle décroît de manière exponentielle à mesure que le prédateur l'exploite car les proies sont distribuées aléatoirement et le prédateur les cherche au hasard. Le graphique **(b)** est la conséquence de celui du haut et montre que le nombre cumulé de proies capturées par le prédateur augmente rapidement au début, puis plus lentement à mesure que la densité des proies baisse. Il s'agit dans ce cas d'une fonction d'exploitation décélérée.

capture et consomme les proies d'une parcelle, il en réduit la densité et donc du même coup son taux de rencontre avec les proies restantes (Figure 5.5). Les gains cumulés exprimés en fonction du temps d'exploitation de la parcelle sont donc une fonction décélérée appelée **courbe d'exploitation**.

Le modèle suppose aussi que le temps passé à se déplacer d'une parcelle à l'autre, c'est-à-dire le **temps de transit**, est fonction uniquement de la distance entre les parcelles. La vitesse de déplacement du prédateur est donc fixe et fait partie des présupposés de contrainte et non de la décision.

5.4.2 Analyses du modèle des parcelles

a) Une analyse verbale

L'analyse du modèle des parcelles fait état d'un compromis entre le taux énergétique immédiat résultant

de l'exploitation d'une parcelle qui s'épuise et le taux anticipé à la prochaine parcelle, incluant le temps de transit nécessaire pour la rejoindre. En l'absence d'information précise, l'animal ne peut qu'utiliser l'espérance de la qualité des parcelles et du temps de transit nécessaire pour les rejoindre. Pendant qu'il exploite une parcelle, elle s'épuise et son rendement diminue. Il arrive un point où le rendement est inférieur à l'espérance du rendement de la parcelle suivante, même en tenant compte du temps de transit nécessaire pour la rejoindre. Dès que le rendement d'une parcelle atteint l'espérance pour cet habitat, il devient plus profitable au prédateur de l'abandonner pour rechercher la prochaine. En suivant une telle stratégie d'exploitation, l'individu s'assure un rendement qui n'est jamais inférieur à l'espérance pour l'environnement dans lequel il s'approvisionne (Charnov 1976, Parker et Stuart 1976).

Le modèle des parcelles permet d'explorer l'effet de la qualité de l'habitat sur le temps optimal d'exploitation des parcelles qu'il contient. Un accroissement de l'espérance de l'espacement entre les parcelles et donc une augmentation de la durée des transits réduit d'autant l'espérance du rendement de la parcelle suivante. En conséquence, le moment où il devient profitable d'abandonner l'exploitation d'une parcelle est retardé par l'accroissement de l'espacement des parcelles, ce qui entraîne des durées d'exploitation plus longues et des niveaux d'épuisement des parcelles plus accentués.

L'effet que pourrait avoir l'espérance de la richesse des parcelles d'un habitat n'est pas aussi aisé à prévoir par un raisonnement verbal car il dépend de la forme précise des courbes d'exploitation. C'est à partir d'une analyse géométrique plus quantitative que nous pourrions aborder directement cet effet.

b) Une analyse géométrique

Pour l'analyse géométrique nous supposons que l'habitat se compose de cinq types de parcelles de qualités différentes (Figure 5.6). Chaque parcelle respecte les présupposés de contrainte du modèle et se caractérise par une courbe d'exploitation décélérée. De ces courbes, nous pouvons estimer l'espérance de la fonction d'exploitation pour les parcelles de cet habitat (Figure 5.6).

Le modèle des parcelles prédit que pour chaque temps de transit (T_t) il existe un temps d'exploitation qui maximise le taux net d'acquisition énergétique ($E/[T_p + T_t]$). La figure 5.7 illustre comment estimer ce temps optimal d'exploitation par la

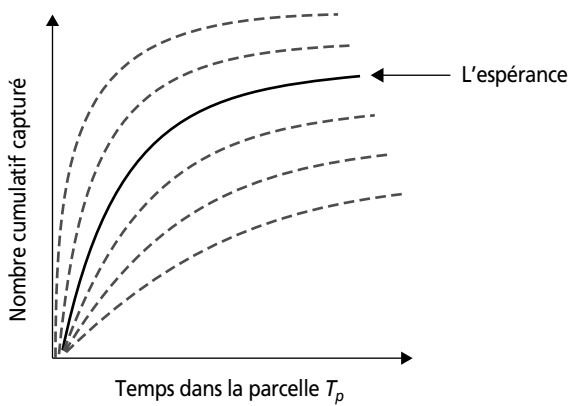


Figure 5.6 L'espérance (trait gras) qui caractérise l'exploitation des cinq types de parcelles (pointillées) de cet habitat.

méthode de la tangente. Cette méthode est utilisée à la figure 5.8 pour le cas où l'espérance des temps de transit varie d'un habitat à l'autre. Nous confirmons donc le raisonnement verbal tenu plus haut : un accroissement du temps de transit entraîne une augmentation du temps optimal d'exploitation et un épuisement plus important des parcelles. L'analyse géométrique nous permet d'aller un peu plus loin et de prédire que cet accroissement doit être décéléré (Figure 5.8).

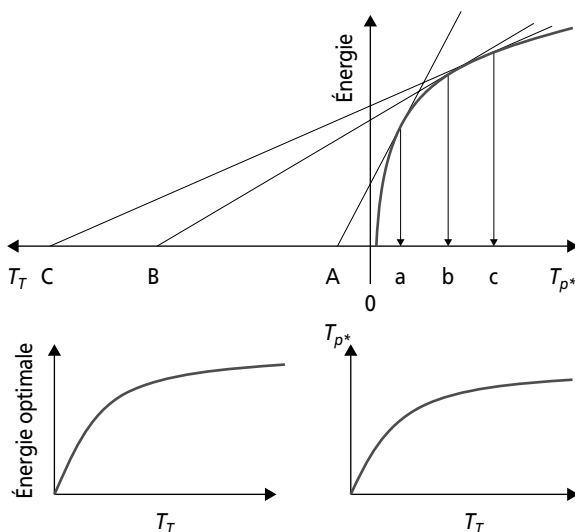


Figure 5.8 Les conséquences sur la valeur marginale d'une augmentation de l'espérance des temps de transit d'un habitat.

À chaque espérance des temps de transit (A, B, et C) correspond un point de tangence distinct qui détermine des temps optimaux d'exploitation de la parcelle différents (a, b, et c) et donc aussi des valeurs marginales différentes. À mesure que l'espérance du temps de transit augmente, la valeur marginale de l'habitat décroît. Les graphiques du bas montrent que pour des habitats composés de parcelles identiques la quantité d'énergie retirée et le temps optimal d'exploitation d'une parcelle (T_p^*) augmenteraient avec la distance espérée entre les parcelles.

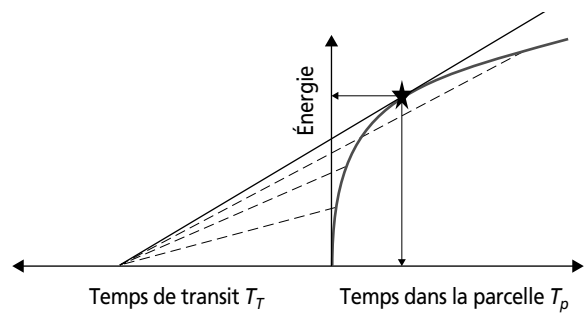


Figure 5.7 Illustration graphique de la méthode de la tangente.

L'abscisse à droite de l'ordonnée représente le temps d'exploitation dans la parcelle. L'abscisse à gauche de l'ordonnée représente le temps de transit croissant vers la gauche. L'espérance du temps de transit (T_T) dans cet habitat se retrouve au point de convergence des quatre droites. La courbe dans la partie de droite du graphique représente l'espérance de la courbe d'exploitation pour cet habitat. La décision qui est modélisée concerne le temps optimal d'exploitation dans la parcelle pour cet habitat, c'est-à-dire celui qui maximisera la pente d'une droite reliant l'espérance du temps de transit de cet habitat et un point sur sa courbe d'exploitation. Les trois droites en pointillé relient le temps de transit à trois temps de parcelles possibles mais dont le rendement n'est pas optimal. C'est la droite qui est tangente à la courbe d'exploitation qui correspond à la solution optimale car sa pente (Énergie/s) est la plus élevée et correspond donc au taux d'exploitation maximal qui peut être obtenu pour les parcelles de cet habitat. Ce taux caractérise l'habitat et se nomme la « valeur marginale ». Le modèle prédit qu'un animal devrait abandonner toutes les parcelles qu'il exploite dans cet habitat dès que son taux instantané d'exploitation chute au niveau de la valeur marginale de l'habitat. Si toutes les parcelles de cet habitat sont identiques, elles seraient toutes exploitées pendant le même temps optimal de parcelle T_p^* .

Cependant, l'effet de la richesse modale des parcelles sur le temps optimal d'exploitation dépend de la forme précise des fonctions d'exploitation. Ainsi, il est possible qu'une réduction de l'espérance de la qualité des parcelles d'un habitat prédise aussi bien l'augmentation que la réduction du temps optimal d'exploitation (Figure 5.9). Il est donc nécessaire, pour tester l'effet de la richesse des parcelles, de mesurer précisément les fonctions d'exploitation des animaux testés. Il est tout aussi nécessaire de mesurer ces fonctions afin de tester de manière quantitative les prédictions tirées à partir de la variation du temps de transit.

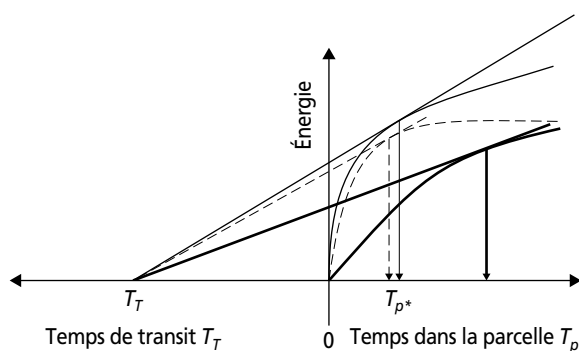


Figure 5.9 L'effet d'une réduction de la richesse modale des parcelles sur la valeur marginale d'un habitat et le temps optimal d'exploitation des parcelles.

La richesse de référence est représentée par la courbe d'exploitation la plus élevée (trait fin). Dans le premier cas la réduction de la richesse modale des parcelles (traits pointillés) réduit la valeur marginale de l'habitat et a pour conséquence de prédire des temps d'exploitation optimale plus courts pour les parcelles de l'habitat appauvri. Dans l'autre cas, la réduction de la richesse des parcelles réduit aussi la valeur marginale de l'habitat, mais cette fois la courbe d'exploitation (traits pointillés) fait en sorte que les parcelles de l'habitat appauvri seront exploitées plus longtemps que celles de l'habitat de référence.

5.4.3 Tests du modèle d'exploitation optimale des parcelles

Il existe plusieurs tests du modèle d'exploitation des parcelles. Nous présenterons ici un exemple illustrant l'**approvisionnement à partir d'un lieu central** (ALC, Oriens et Pearson 1979). L'ALC est une adaptation du modèle d'exploitation des parcelles à des situations où les proies sont transportées vers un lieu plus ou moins central (par exemple un nid ou un gîte) au lieu d'être consommées sur place. Ces proies peuvent alors être mangées ou servir à nourrir les jeunes, ou bien elles peuvent être engrangées pour une utilisation ultérieure. L'ALC se rapporte au transport de charges simples comme c'est le cas, par exemple, d'une fourmi qui rapporte une seule graine à la fois à son nid, et aussi au transport de charges composites, comme c'est le cas, par exemple, d'un étourneau sansonnet qui rapporte plusieurs larves d'insectes à la fois à sa couvée (Kacelnik 1984). Nous développerons le cas de charges composites.

Dans un cas de charges composites, la fonction d'exploitation du modèle des parcelles se transforme en fonction de chargement. La décélération du taux de chargement sera probablement attribuable à l'encombrement du dispositif de transport plutôt qu'à l'épuisement

de la parcelle mais les conséquences pour l'exploitation d'une parcelle restent les mêmes. Le temps de transit est maintenant la durée d'un aller-retour entre la parcelle et le lieu central. Quand la richesse d'une parcelle est telle que l'animal effectue plusieurs allers-retours à la même parcelle, l'ensemble de ces allers-retours correspond à l'ensemble des parcelles d'un habitat dans le modèle conventionnel d'exploitation des parcelles. Dans ce cas, comparer deux habitats avec des espérances de temps de transit différents revient à comparer les allers-retours d'un animal exploitant deux parcelles placées à des distances différentes du lieu central et nécessitant chacune plusieurs allers-retours. Le modèle prédit un accroissement du temps de chargement aux parcelles et donc aussi de la taille de la charge transportée avec l'augmentation de la distance entre la parcelle et le lieu central. Cette prédiction a été testée à plusieurs reprises. Un seul exemple est détaillé ici.

Le tamia, comme nous le disions plus haut, est un petit écureuil terrestre et diurne de l'est de l'Amérique du Nord. Rongeur solitaire, il passe une bonne partie de son temps en automne à remplir ses bajoues extensibles de samares, de glands et de faines qu'il transporte à son terrier afin de les engranger. Il les mange l'hiver, lors des brèves périodes d'activité qui ponctuent des phases de torpeur de quatre à cinq jours où sa température corporelle baisse jusqu'à près de zéro degré Celsius.

En plaçant des plateaux de graines de tournesol à différentes distances du terrier d'un tamia, il est possible de tester de façon quantitative les prédictions du modèle de l'ALC (Kramer et Nowell 1980, Giraldeau et Kramer 1982; Giraldeau *et al.* 1994, Lair *et al.* 1994). Le tamia se laissant facilement approcher, il est aisé d'observer l'animal en train de constituer une charge et de noter le moment où chaque graine est prise. À partir de ces observations, il devient possible de reconstruire les fonctions de chargement pour ces graines et de vérifier qu'elles sont curvilignes et décélérées, comme le modèle le suppose (Figure 5.10a). À partir de telles fonctions, le modèle prédit que la taille des charges transportées au terrier augmentera avec la distance de la parcelle. C'est effectivement le résultat observé (Figure 5.10b). Il est à noter, cependant, que malgré cet accord qualitatif avec le modèle (en ce sens que les tendances observées correspondent bien aux tendances prédites par le modèle), sur le plan quantitatif, la taille des charges observées est bien inférieure à celle prédite par le modèle.

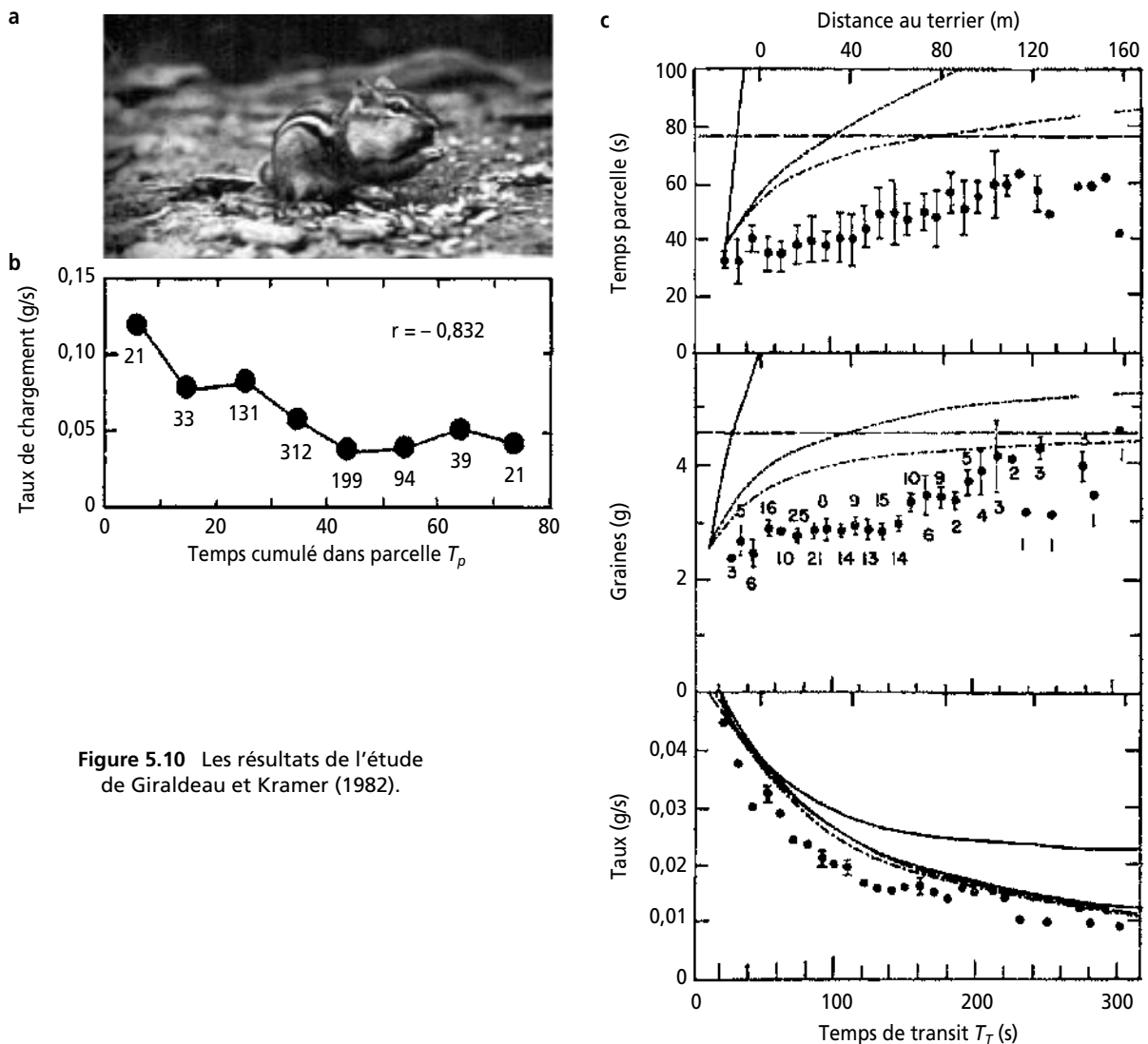


Figure 5.10 Les résultats de l'étude de Giraldeau et Kramer (1982).

5.4.4 Et lorsque le modèle ne marche pas tout à fait?

Ce genre de résultat, un accord qualitatif mais une différence quantitative entre le modèle et ses prédictions, est typique de la plupart des tests de modèles d'approvisionnement et nous l'avons déjà rencontré à deux reprises dans le modèle du choix des proies. Que

pouvons-nous conclure dans ces cas? Il est convenu d'interpréter ce type de résultat comme étant l'indication que l'approche économique est satisfaisante dans ses grandes lignes mais que certains raffinements du modèle demeurent nécessaires. Ces raffinements peuvent se rapporter aussi bien aux présupposés de contrainte qu'à la devise de conversion elle-même.

Dans le cas du tamia, il existe plusieurs explications possibles aux manquements du modèle. Par exemple, le modèle utilise une devise de conversion exprimée en taux brut, c'est-à-dire en termes de grammes de graines par seconde, sans tenir compte des dépenses énergétiques encourues pendant les diverses activités : transit, chargement, temps dans le terrier, temps de déchargement, etc. De plus, le modèle ignore totalement l'exposition aux prédateurs. Il est possible, par exemple, que le tamia soit plus exposé aux prédateurs pendant le chargement de la graine que pendant le transit. Cela voudrait dire que le temps passé dans la parcelle est plus coûteux que le temps de transit et cela serait compatible avec une réduction du temps passé à charger les graines. Il est possible aussi que les tamias soient affectés par la présence de compétiteurs de sorte qu'ils quittent prématurément les parcelles lorsqu'un compétiteur est présent, probablement pour défendre les caches de graines de leur terrier contre d'éventuelles intrusions (Ydenberg *et al.* 1986; Giraldeau *et al.* 1994). Il est évident qu'aucun modèle économique simple ne peut saisir toute la richesse biologique des animaux sur lesquels ils sont testés. Compte tenu de la simplicité des modèles que nous avons présentés jusqu'ici, il n'est pas très surprenant de constater que leurs prédictions quantitatives ne sont pas observées à l'identique dans les expériences impliquant des animaux.

Il faut cependant noter que, malgré leur simplicité, ils ont eu une importance heuristique indéniable. Ils nous ont fait basculer d'une vision où les animaux sont à peu près dépourvus de processus décisionnels, mangeant leurs proies plus ou moins au hasard de leurs rencontres à une vision où il est permis de les considérer comme capables de discriminations de plus en plus subtiles. Reste à voir cependant si les raffinements que nous explorons ci-dessous suffiront à réduire le fossé quantitatif entre les modèles et les observations. Il s'agit maintenant d'aller vers un peu plus de réalisme en relâchant certains présupposés de contrainte. Il faut savoir doser cependant, car plus nous relâchons ces présupposés pour atteindre un plus grand réalisme, plus nous perdons en généralité. À l'extrême, nous pourrions nous retrouver avec un modèle hyperréaliste qui prédit avec exactitude l'exploitation des parcelles de l'espèce X dans un environnement précis, mais qui n'aurait alors plus de valeur en termes de généralité. Il faut donc aussi savoir accepter l'imprécision d'un modèle sachant que cette relative imprécision lui permet d'être applicable dans un plus grand nombre de situations. Nous présentons les raffinements les plus couramment invoqués dans les paragraphes qui suivent.

5.4.5 Un raffinement à propos de l'information

Les modèles présentés précédemment tiennent pour acquis que les individus confrontés à un choix fondent leur décision sur un nombre de paramètres explicites. Par exemple, prenons le cas des tamias amassant des graines de tournesol. Le modèle des parcelles suppose que la décision du tamia tient compte de l'espérance du temps de transit pour rejoindre la parcelle suivante. Comment le tamia connaît-il ce temps ? Le modèle suppose aussi que le tamia connaît l'espérance de la qualité des parcelles de cet habitat. Mais comment a-t-il obtenu cette information ? Enfin, le modèle suppose aussi que le tamia ne dispose pas de certaines informations. Par exemple, il présume qu'un tamia est incapable d'évaluer la qualité d'une parcelle en cours d'exploitation et c'est pourquoi il ne peut faire mieux que de fonder sa décision sur les espérances de la valeur et de l'espacement des parcelles de l'habitat qu'il exploite.

Il est bien évident que les animaux ne seront pas toujours en possession de toute l'information supposée par les modèles. Dans ces cas ils devront, soit prendre des décisions plus approximatives et donc commettre des erreurs, soit consentir un certain effort pour acquérir l'information manquante, c'est-à-dire échantillonner leur environnement et, au moins en partie, sacrifier pendant ce temps le rendement de leur approvisionnement.

a) Comment sait-on qu'un animal échantillonne ?

Les règles qui gouvernent le comportement d'un animal qui doit échantillonner sont forcément différentes de celles d'un animal qui a déjà toute l'information disponible. Une efficacité d'approvisionnement en deçà de l'efficacité optimale pourrait donc être le signe d'un comportement d'échantillonnage mais elle n'est pas suffisante car plusieurs autres facteurs, comme l'erreur par exemple, pourraient aussi occasionner une baisse de l'efficacité de l'approvisionnement. Pour reconnaître une activité d'échantillonnage, il faudrait avant tout pouvoir en prévoir les caractéristiques. Nous pourrions même générer *a priori* ces caractères à partir d'une analyse économique. C'est exactement l'approche adoptée par le tout premier test d'un modèle d'échantillonnage proposé par Krebs *et al.* (1977).

Krebs et ses collègues offrirent à quelques mésanges charbonnières (*P. major*) le choix entre deux parcelles présentant des taux d'approvisionnement différents mais fixes. Naturellement, les mésanges ignoraient

laquelle des deux parcelles offrait le taux le plus élevé. Pour le savoir, elles devaient forcément investir un effort d'échantillonnage. Mais quelle forme l'échantillonnage prendrait-il ? À partir de calculs que nous n'aborderons pas ici, Krebs et ses collègues en arrivèrent à prédire l'aspect d'une stratégie d'échantillonnage optimale dans ce dispositif expérimental connu sous le vocable de **brigand à deux bras**¹.

Si nous définissons le comportement d'échantillonnage comme toute alternance entre les parcelles, alors le taux d'alternance devrait être plus élevé en début de session puis, une fois l'information acquise, s'estomper pour laisser place à une phase d'exploitation optimale de la parcelle jugée la plus profitable. La durée de la période d'échantillonnage devrait dépendre d'une part, du temps total disponible à l'animal pour s'alimenter dans l'appareil, c'est-à-dire son horizon temporel, et d'autre part, de l'étendue de la différence de rendement des parcelles. L'effet de l'horizon temporel s'explique du fait que l'échantillonnage n'est profitable que si son coût initial peut ensuite être récupéré pendant l'exploitation. Dans un horizon temporel long, la mésange aura un temps d'exploitation plus long pendant lequel amortir le coût de son échantillonnage. À l'opposé, un horizon temporel court laisse peu de place à la récupération des coûts d'échantillonnage. Un accroissement de la similitude des rendements nécessite plus d'échantillons et donc plus de temps pour différencier les parcelles.

Placées dans un dispositif analogue au **brigand à deux bras** les mésanges échantillonnent tel que prédit par le modèle : l'alternance est plus importante en début d'essai, décroît avec une réduction de l'horizon temporel et augmente avec la similitude des taux de rendements (Krebs *et al.* 1977). Ainsi, lorsqu'ils sont placés dans une situation qui leur est inconnue, les oiseaux sont capables d'échantillonnage, et cela selon certaines règles bien établies. En conséquence, les modèles d'approvisionnement devront tenir compte de la nécessité pour l'animal, dans certaines conditions, d'investir une partie de son temps en échantillonnage avant d'aborder la période d'exploitation. Les manquements à la règle du tout ou rien que nous

évoquions lors de la présentation des tests du modèle des proies pourraient très bien être dus à un tel processus d'échantillonnage.

b) L'ajout de considérations stochastiques

Il existe aussi d'autres problèmes avec la représentation « Charnovienne » du théorème de la valeur marginale : elle repose sur des espérances déterministes calculées à partir de courbes d'exploitation continues. Il est probablement plus réaliste de s'attendre à ce que les parcelles rencontrées soient de qualités variables et que les proies consommées soient plus fidèlement représentées par des fonctions en paliers que par une courbe continue. Par exemple, une parcelle pourrait être vide. Ce serait le cas d'une pelouse où tous les vers de terre sont si profondément enfouis qu'ils ne peuvent être atteints par le bec d'un étourneau. Dans le modèle conventionnel, la prédiction est que l'animal quitte une parcelle lorsque son taux d'acquisition baisse en dessous d'un niveau critique. Mais si l'étourneau ne rencontre pas de lombrics, il est difficile d'utiliser cette règle. C'est l'Américain Steve Lima (1984) qui le premier s'attaqua à ce problème d'exploitation d'environnement contenant des parcelles vides et des courbes en paliers.

Lima explora ce problème sur le terrain en observant l'approvisionnement des pics mineurs (*Picoides pubescens*). Il perça 24 trous dans chacun des 60 rondins (parcelles) qu'il suspendait aux arbres d'un bois. Après avoir ou non placé une proie dans chacun de ces trous, il les recouvrit tous d'un masque. Les pics devaient percer le masque d'un coup de bec pour voir si une proie s'y trouvait. Il composa ainsi trois types d'habitats qu'il présenta successivement aux pics, chacun offrant des parcelles vides et des riches. Dans tous les cas, les 24 trous de chaque parcelle vide étaient vides. La répartition des proies dans la parcelle riche différenciait les habitats. Dans le premier habitat, les 24 trous de chaque parcelle riche contenaient une proie. Dans le deuxième, la moitié des trous de chaque parcelle riche (12/24) contenait une proie. Enfin, dans le troisième, un quart seulement des trous de chaque parcelle riche contenait des proies (6/24).

Dans le premier habitat, il est facile de distinguer une parcelle riche d'une parcelle vide ; il suffit de sonder un seul trou. Un trou vide identifie sans erreur une parcelle vide. Dans les deuxième et troisième habitats, la tâche est un peu plus difficile car les deux types de parcelles contiennent des trous vides. Bien qu'un trou avec une proie indique avec certitude que la parcelle est riche, un seul trou vide

1. Ce nom est emprunté aux machines à sous des casinos américains. Pour faire fonctionner une machine à sous, on dépose une pièce et on tire sur une manette (un bras) dans l'espoir de gagner le gros lot. La plupart du temps on perd la pièce (et donc le rapprochement au voleur). Certaines de ces machines offrent deux manettes (deux bras). On ne sait jamais laquelle est sur le point de livrer un gros lot, on a donc deux façons d'être « volé » !

ne permet pas de distinguer la qualité d'une parcelle. En fait, d'après les calculs de Lima, un pic pourrait maximiser son taux d'acquisition énergétique en quittant une parcelle après la rencontre de 3 trous vides consécutifs dans l'habitat 12/24, et 6 dans l'habitat 6/24. Ces nombres de trous maximisent la probabilité de reconnaître correctement la qualité de la parcelle tout en économisant le nombre de trous vides explorés.

Les observations confirment l'hypothèse selon laquelle les pics sont capables de distinguer la qualité des parcelles qu'ils exploitent (Figure 5.11). Les oiseaux ayant eu plusieurs jours pour apprendre à distinguer les différents types de rondins, et après avoir présenté séquentiellement les trois types d'habitats, Lima nota le nombre de trous percés avant d'abandonner un rondin jugé vide. Dans l'habitat 24/24 *versus* 0/24 présenté en premier, les pics ont sondé en moyenne 1,7 trou vide avant d'abandonner un rondin, soit un peu plus que le nombre prédit par le modèle (1,0). Dans l'habitat 12/24 *versus* 0/24 présenté en deuxième, le nombre de trous vides toléré avant le départ était

de 4 à 5, alors que le modèle en prédit 3,0. Enfin dans l'habitat 6/24 *versus* 0/24 présenté en dernier, le nombre de trous vides consécutifs tolérés avant le départ atteint 6,3, soit assez près des 6,0 prédit par le modèle (Figure 5.11). Ces résultats démontrent qu'une approche économique peut aussi s'appliquer dans un cas où l'environnement plus stochastique que le monde des premiers modèles établis par Charnov. Dans le cas du pic mineur, l'exploitation d'une parcelle entièrement vide, situation exclue d'une approche classique de type Charnov, est prédite avec un certain succès par une approche économique similaire dans la mesure où elle calcule la stratégie qui maximise le rendement énergétique. Les pics mineurs se comportent donc comme s'ils sondaient les parcelles afin de déterminer avec une certitude acceptable son état : vide ou non.

Le comportement des pics est assez extraordinaire dans la mesure où il démontre que ces oiseaux sont capables d'évaluer et de mémoriser rapidement la qualité des parcelles qu'ils exploitent. De plus, chaque fois que les conditions ont été changées, ils s'y sont

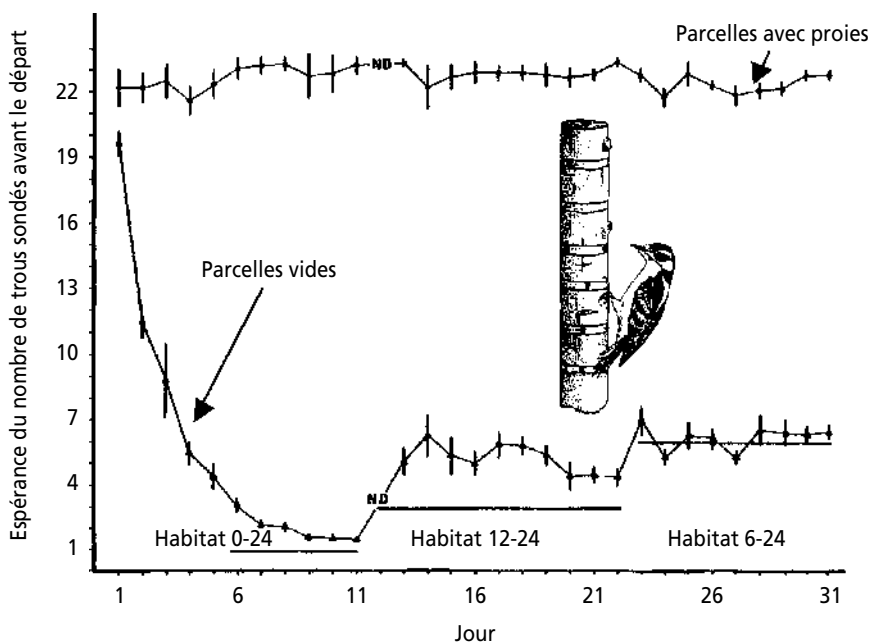


Figure 5.11 Le nombre de trous sondés par les pics *Picoides pubescens* au cours des trois phases de l'étude de Lima (1984).

Les pics sondent plus de trous vides avant d'abandonner un rondin dans lequel ils ont trouvé une proie (ligne du haut) qu'un rondin où ils n'en trouvent pas (ligne du bas). Le nombre de trous sondés sans succès avant d'abandonner un rondin dépend de l'expérience de l'animal. Des jours 1 à 31 les pics ont été exposés à 3 types d'habitats. Tous les habitats contenaient des rondins entièrement vides, mais les rondins qui contenaient des proies pouvaient avoir 0, 12 ou 6 trous de vides. Les lignes droites horizontales indiquent la durée d'exposition en jours à chaque type d'habitat ainsi que le nombre optimal de trous à sonder sans succès avant d'abandonner un rondin. On voit que les pics ajustent rapidement leur tolérance à l'insuccès lorsque le nombre de trous vides dans un rondin contenant des proies change. Au tout début de l'expérience, les pics toléraient de longues séquences de trous vides avant d'abandonner. Déjà, après 6 jours, ils ont appris qu'un rondin avec des trous vides était sûrement entièrement vide et ils l'abandonnent après seulement quelques sondages infructueux. Vers la fin de l'expérience, les pics semblent avoir appris que les rondins avec des proies avaient aussi plusieurs trous vides. Ils ont donc développé une tolérance pour des séquences de sondages infructueux plus longues, tel que prédit par le modèle. (Tiré de Lima 1984).

adaptés quasi immédiatement. Le phénomène est d'autant plus remarquable qu'il suppose que le même événement peut avoir, dans des habitats différents, des contenus informationnels différents. En effet, l'expérience d'un *trou vide* se combine à une information préalable : *il existe dans cet habitat deux qualités de parcelles, soit partiellement pleine ou soit entièrement vide* pour permettre à l'animal de décider si la parcelle en cours d'exploitation est riche ou pauvre. Dans un jargon plus technique, on dit que l'animal a combiné de l'**information courante** (ce trou est vide) à une **information préalable** (les parcelles sont, soit toutes vides, soit partiellement pleines) afin d'obtenir une estimation de la qualité de la parcelle, c'est-à-dire qu'il est peut-être capable d'un processus d'estimation **bayésien** (la combinaison de deux types d'informations, préalable et courante, afin d'obtenir une estimation de la valeur de l'habitat au fur et à mesure qu'il utilise le milieu ; Giraldeau 1997).

5.4.6 Un raffinement de la devise de conversion : l'effet du risque

Jusqu'ici, nous avons supposé que l'aptitude d'un animal est une fonction directe de son taux moyen d'approvisionnement : plus ce taux est élevé et plus l'aptitude phénotypique augmente. Au début des années 1980, l'Américain Thomas Caraco envisagea que cette vision puisse être incomplète pour deux raisons : d'abord elle suppose une relation linéaire entre l'aptitude et le taux d'acquisition énergétique, ensuite elle ne tient pas compte de l'effet que pourrait avoir la variabilité d'une alternative sur l'aptitude. Il est possible que l'aptitude augmente de manière non linéaire avec le taux d'acquisition énergétique (contrairement à ce que représente la figure 5.1). Par exemple, un animal dont le bilan énergétique est très négatif n'obtient aucun accroissement d'aptitude par de faibles accroissements de son taux énergétique. Par contre, son aptitude pourra croître très abruptement, passant de zéro (une mort probable) à une valeur élevée (une survie probable) lorsque le taux d'acquisition croise un seuil critique. Il est aussi possible qu'un accroissement supplémentaire au-dessus de ce seuil ne se traduise pas toujours en accroissement de l'aptitude, l'animal ayant assuré sa survie ne pouvant faire mieux, surtout en période non reproductive. Thomas Caraco proposa de plus que la variance du taux énergétique puisse aussi avoir une influence sur l'aptitude d'un individu et que les modèles devaient donc en tenir compte. Selon lui, la même quantité

énergétique pouvait avoir des conséquences différentes sur l'aptitude selon que l'animal est repu ou en disette. Prenons, par exemple, le cas fictif d'une chauve-souris qui doit consommer R insectes avant la fin de la nuit afin d'assurer sa survie jusqu'à la nuit suivante. Imaginons que cet animal ait le choix entre deux endroits qui offrent la même espérance $R/2$ de taux d'approvisionnement. Le premier, près d'un petit ruisseau, offre invariablement $R/2$ insectes. La chauve-souris qui s'y approvisionne mourra avec certitude puisqu'elle n'y trouvera pas les R insectes nécessaires à sa survie jusqu'à la nuit suivante. L'alternative, un petit bois, offre de manière équiprobable mais imprévisible soit R ou soit 0 insectes. Bien que l'espérance du taux soit la même ($R/2$) dans les deux parcelles, la chauve-souris qui choisit de s'approvisionner dans le petit bois aura une chance sur deux d'obtenir les R insectes nécessaires à assurer sa survie jusqu'à la nuit suivante, une probabilité de survie qui est nettement meilleure que celle offerte par le site du petit ruisseau. L'animal devrait donc être sensible à cette variabilité des taux et, dans ce cas précis, préférer l'alternative variable à celle qui ne l'est pas (Figure 5.12). Évidemment, ce n'est là qu'un cas extrême pour illustrer l'impact de la variance de la ressource sur l'aptitude d'un animal. À plus long terme, la chauve-souris devrait chercher un meilleur endroit car même au petit bois elle court un grave risque. Mais, à court terme, c'est le petit bois qui offre les meilleures perspectives d'avenir.

La variance du taux d'approvisionnement peut donc avoir un effet positif sur l'aptitude. Ce ne sera pas toujours le cas cependant. Imaginons le même scénario que celui de la chauve-souris que nous venons de décrire, mais cette fois supposons que, pour survivre, l'animal n'ait besoin que de $R/2$ insectes. Le site invariable du petit ruisseau assure maintenant une survie certaine mais le bois, qui offre pourtant le même taux d'approvisionnement moyen, entraînera cette fois la mort une fois sur deux. La variance introduit maintenant un danger et a donc un effet défavorable sur l'aptitude de l'animal (Figure 5.12). Caraco remarqua donc que la variance pouvait affecter l'aptitude phénotypique de l'animal et cela en fonction du rapport entre le taux requis et le taux courant. Il proposa la *théorie de l'approvisionnement sensible au risque* où le mot « risque » est synonyme de « variabilité ».

L'utilisation du mot *risque* au lieu de *variabilité* est un emprunt aux théories microéconomiques d'où nous viennent ces idées de sensibilité au risque. L'essentiel des prédictions de cette théorie peut se résumer par la règle du bilan énergétique.

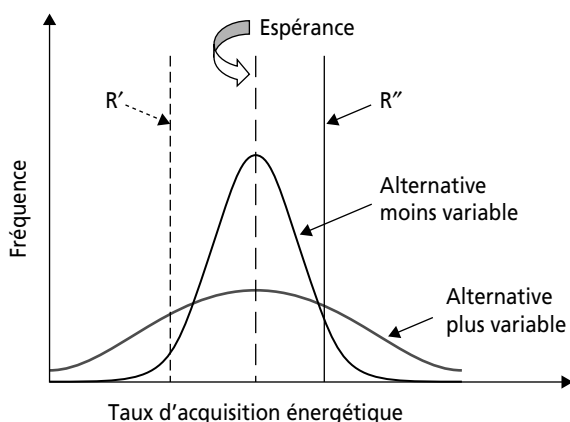


Figure 5.12 Les distributions de fréquence des taux d'acquisition énergétique offerts par deux alternatives.

Les deux alternatives offrent la même espérance (moyenne) de taux d'acquisition énergétique. Cependant, une distribution offre des taux plus variables que l'autre. Les surfaces sous les courbes sont égales. Les valeurs R représentent des taux minimums d'acquisition énergétique nécessaires pour assurer la survie : cette valeur peut être faible R' ou élevée R'' . Il s'agit de choisir, pour une valeur de R , la distribution qui présente la plus petite surface dans la région qui menace la survie de l'animal. Dans le cas R' , où le seuil critique est inférieur à la valeur espérée, c'est l'alternative la moins variable qui présente la plus faible surface sous le seuil critique. L'animal qui opte pour l'alternative moins variable est aversif au risque et maximise de ce fait sa probabilité de survie. Dans l'autre cas R'' , où le seuil critique est supérieur à l'espérance, l'inverse est vrai. Dans ce cas c'est l'alternative la moins variable qui présente la plus grande surface sous le seuil critique. L'animal qui choisit dans ce cas l'alternative la plus variable est enclin au risque et maximise ses chances de survie. Ces deux cas de figure illustrent la règle du bilan énergétique.

La règle du bilan énergétique : lorsque le taux requis R excède le taux courant, il est avantageux de préférer l'alternative la plus variable : l'animal est enclin au risque (en anglais *risk-prone*). En revanche, lorsque le taux requis R est égal ou inférieur au taux courant il est avantageux de préférer l'alternative la moins variable : l'animal montre une aversion au risque (en anglais *risk-averse*).

5.4.7 Une étude de la sensibilité au risque chez la musaraigne

C'est de l'université de Nottingham au Royaume-Uni que nous vient un exemple de test de cette prédiction de sensibilité au risque chez la musaraigne commune (*Sorex araneus*). Christopher Barnard et C.A.J. Brown

(1985) présentèrent à sept musaraignes captives un choix entre deux sources offrant le même taux d'approvisionnement en morceaux de ténébrions mais l'une offrant un taux variable et l'autre un taux fixe. Dans un premier temps, ils calibrèrent le nombre de morceaux de ténébrions requis par chaque individu pour maintenir leur poids corporel constant et donc garder un budget énergétique équilibré. Ainsi ils montrèrent l'existence de différences individuelles importantes dans le nombre (R) de morceaux requis par jour par individu. Ils soumirent ensuite chaque individu à des conditions où les parcelles offraient tantôt des taux d'acquisition énergétique inférieurs à R tantôt supérieurs à R . La relation entre la proportion des choix dirigés vers l'alternative la plus variable dépendait du taux moyen offert par les deux sources (Figure 5.13).

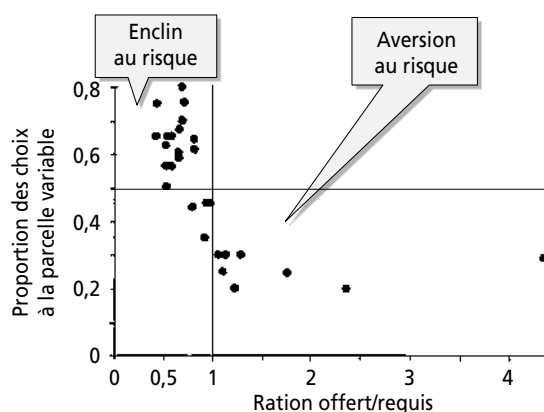


Figure 5.13 Les résultats de l'étude de Barnard et Brown (1985).

La proportion des visites à la parcelle variable observée pour sept musaraignes *Sorex araneus* confrontés à un choix entre deux parcelles offrant le même taux moyen d'acquisition énergétique en fonction du ratio entre le taux d'acquisition et le taux requis pour maintenir un bilan énergétique positif. La ligne verticale sépare le graphique en deux zones : à gauche le taux obtenu dans les parcelles est inférieur au taux requis pour maintenir un bilan énergétique positif alors qu'à droite l'inverse est vrai. La ligne horizontale, elle, correspond à l'indifférence : les points au-dessus de cette ligne indiquent une préférence pour l'alternative variable, ceux en bas une préférence pour l'alternative invariable. Le modèle de la sensibilité au risque prédit que les musaraignes devraient être enclines au risque lorsqu'elles se trouvent dans la zone de gauche, mais faire preuve d'aversion au risque dans la zone de droite. Les points dans la zone de gauche sont plus élevés que dans la zone de droite ce qui indique que les musaraignes préféraient l'alternative plus variable lorsque leur taux d'acquisition était inférieur au taux requis. Les résultats sont en accord avec la règle du bilan énergétique. Graphique modifié à partir de Barnard et Brown (1985).

La règle du bilan énergétique expliquait le comportement des musaraignes : elles montraient une aversion au risque lorsque leur taux courant excédait R , mais étaient beaucoup plus enclines au risque lorsque le taux courant était inférieur à R (Figure 5.13).

Les musaraignes se sont révélées sensibles au risque. Cette aptitude a aussi été démontrée chez les mésanges à tête noire (*P. atricapillus*), chez le junco aux yeux jaunes (*Junco phaeotus*), et les bourdons (*Bombus spp.*)¹.

5.4.8 De l'approvisionnement solitaire...

Les premiers modèles d'approvisionnement étaient donc trop déterministes et supposaient des mondes continus plutôt que discrets. Chaque stratégie offrait un taux *déterminé* et fixe. Lima nous a amenés dans un monde plus stochastique où certaines parcelles étaient vides mais devaient être sondées afin de s'en assurer. Caraco nous a amenés à comprendre que la variabilité, caractéristique pourtant inhérente à tous les phénomènes biologiques, a aussi un impact sur l'aptitude des individus. Mais, de manière encore plus importante, ces travaux nous ont permis de découvrir que les animaux eux-mêmes ne sont pas indifférents à la variabilité. En conséquence, pour augmenter le réalisme des modèles d'approvisionnement, leur devise de conversion doit prendre en compte la forme de distributions stochastiques plutôt que simplement une espérance fixe. Cependant, la présentation formelle de tels modèles stochastiques dépasse le cadre d'un ouvrage d'introduction². Dans l'ensemble, l'approche stochastique permet d'intégrer l'effet de la variance sur les décisions d'approvisionnement. De plus, puisque ces modèles se fondent sur des probabilités de survie, il devient aussi possible d'intégrer plus facilement l'effet du danger de prédation dans les modèles.

5.4.9 ... à l'approvisionnement social

Nous avons jusqu'ici ignoré complètement l'effet de la compétition entre individus et, de ce fait, nous nous sommes cantonnés à des situations d'approvisionne-

ment en solitaire. Cependant la présence de compétiteurs change tout. Prenons, par exemple, le modèle du choix optimal des proies. Dans le modèle présenté, il était possible de spécifier le taux de rencontre avec les proies et la profitabilité des proies et, de là, de prédire la stratégie d'attaque qui maximise la devise de conversion. Mais si le prédateur a un compétiteur, il devient plus difficile de spécifier le taux de rencontre avec les proies sans connaître la stratégie d'attaque du compétiteur. Si un des prédateurs se spécialise dans l'attaque des proies les plus profitables, par exemple, le taux de rencontre avec ces proies sera réduit pour tous les autres compétiteurs. La stratégie d'un des compétiteurs influence donc le rendement des stratégies disponibles aux autres. Ces situations se caractérisent par la *fréquence-dépendance* des rendements et ne peuvent être analysées par les méthodes d'optimalité simple que nous avons utilisées jusqu'ici, elles requièrent une approche économique différente, celle de la théorie des jeux. Nous aborderons ces problèmes dans le chapitre suivant.

RÉSUMÉ

Les animaux exploitent des ressources et, ce faisant, sont confrontés à une multitude de décisions. Nous avons pris le parti de postuler que la sélection naturelle a dû doter les animaux de stratégies de choix qui conduisent au plus haut rendement en terme d'aptitude. Ce postulat étant posé, en tant qu'écologiste du comportement, nous cherchons à comprendre la manière avec laquelle la décision que nous observons maximise l'aptitude de l'animal. Pour y arriver, nous appliquons une approche d'optimalité simple qui génère des modèles composés d'une décision (c'est-à-dire l'option précise qui se pose à l'animal), d'une devise de conversion qui représente le lien entre la conséquence d'une décision et l'aptitude, et de pré-supposés de contrainte qui délimitent le cadre d'applicabilité du modèle. Le modèle prédit alors la stratégie qui maximise l'aptitude, et cette prédiction est confrontée aux observations empiriques.

Deux modèles ont été présentés : celui du choix optimal des proies, puis celui qui se rapporte à l'exploitation des parcelles. Il en est sorti quelques prédictions qui, pour la plupart, ont eu un bon succès empirique sur le plan qualitatif, mais un moins bon succès sur le plan quantitatif. Ce dernier point conduit à remettre en cause certains des pré-supposés de contrainte et ensuite à modifier la devise de conversion

1. Une synthèse plus exhaustive peut être obtenue dans l'article de Real et Caraco (1986), « Risk and foraging in stochastic environments ».

2. Ceux qui désirent en lire plus sur ce genre de modèles peuvent consulter Stephens et Krebs (1986), *Foraging Theory*, ainsi que Giraldeau et Caraco (2000), *Social Foraging Theory*.

pour tenir davantage compte de la variabilité des taux d'acquisition énergétique. Le processus de révision lui-même illustre la richesse heuristique de l'approche de l'écologie comportementale. Il suffit de constater le chemin parcouru depuis la vision du comportement comme de simples *sorties motrices unitaires* (Richard 1975) à la vision extrêmement plastique et étonnamment complexe que l'écologie comportementale met en évidence. En bref, l'ensemble de notre démarche nous a fait passer d'une vision où l'animal est dépourvu de toute capacité cognitive et de tout pouvoir de décision, à une vision où l'animal est capable d'intégrer en permanence l'information subtile qu'il peut extraire de chacune de ses activités au sujet de l'environnement pour prendre la décision qui, dans ces circonstances, s'avère effectivement maximiser sa propre aptitude.

Cela nous a aussi permis de parcourir l'essentiel des premiers modèles d'approvisionnement optimal et de prendre connaissance de la forme tripartite de ces modèles. L'objet premier d'une approche d'optimalité n'est pas de vérifier que l'animal est optimal mais bien de tester une hypothèse à propos de la valeur adaptative d'une décision. Alors, si l'on pose que les présupposés de contrainte sont corrects, le rejet d'un modèle devient avant tout le rejet de sa devise

de conversion, une indication que l'effet de la décision sur l'aptitude de l'animal n'est pas celle que l'on croyait.

Dans le chapitre suivant nous poursuivrons notre exploration du comportement d'approvisionnement, mais cette fois dans des conditions de compétition. La compétition nous mènera à changer la forme des modèles, passant de l'optimalité simple à la théorie des jeux.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

BEGON M., HARPER J.L. et TOWNSEND C.R. – 1990, *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2^e édition, Blackwell Scientific Publications, Boston.

CHARNOV E. – 1976, Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, n° 9, p. 129-136.

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

MACARTHUR R.H. et PIANKA E.R. – 1966, On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, n° 100, p. 603-609.

STEPHENS D.W. et KREBS J.R. – 1986, *Foraging Theory*. Princeton University Press.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Dans le modèle de sélection optimale des proies, essayez de refaire par vous-même le raisonnement et les calculs conduisant aux résultats présentés dans ce chapitre.
 2. Pouvez-vous imaginer ce qu'il adviendrait du taux d'exploitation d'une parcelle si ses proies, au lieu d'être distribuées au hasard, se répartissaient de façon régulière et prévisible permettant ainsi au prédateur de les rechercher de manière systématique?
 3. Bien qu'il soit sans doute raisonnable de supposer que l'animal puisse adapter sa vitesse de déplacement aux conditions qui prévalent, nous avons jusqu'ici supposé que cette vitesse était une contrainte inaltérable. Détaillez les contraintes que vous voudriez inclure dans un modèle d'optimisation qui aurait pour décision, cette fois, la vitesse des déplacements entre les parcelles.
 4. Vous aurez sans doute noté que bien que la devise de conversion était le taux net d'acquisition énergétique, les fonctions d'exploitation utilisées jusqu'ici dans les figures illustrent l'acquisition brute d'énergie. Pouvez-vous deviner l'aspect que ces courbes prendraient si elles exprimaient le taux net, c'est-à-dire si on en soustrayait les coûts d'exploitation?
-

Approvisionnement social

6.1 INTRODUCTION

Neuf étourneaux s'approvisionnent sur une pelouse. Vous les observez tour à tour enfoncer leur bec entrouvert dans la terre humide ici et là, le retirant en tenant quelquefois un vers de terre ou une larve d'insecte qu'ils avalent sans hésiter. Vous notez qu'ils lèvent la tête fréquemment et semblent porter attention aux autres. Parfois, un étourneau s'approche à toute vitesse d'un compagnon qui vient de dénicher une proie et se met à sonder les alentours, ou même tente de dérober sa proie. Il y a un instant à peine, tous avaient l'air alerté de quelque danger invisible et sur le point de s'envoler. Puis, ils se sont remis à chercher des proies. Après quelques instants pendant lesquels aucun d'entre eux ne semble avoir trouvé quelque chose, ils se sont tous envolés vers un autre jardin à quelques mètres de là où quatre autres étourneaux mangeaient.

La scène que je viens de décrire n'est pas particulièrement originale. Chacun d'entre nous l'a vu des dizaines de fois. Malgré cela, elle illustre assez bien l'ensemble des décisions qui caractérisent l'approvisionnement social. Dans un premier temps, on peut se demander pourquoi il y a neuf étourneaux sur la pelouse que l'on observe au lieu de quatre ou quinze. On peut se demander si les étourneaux qui lèvent la tête portent effectivement attention aux compagnons, et si oui, pourquoi? Se servaient-ils des compagnons comme sentinelles afin d'être avertis tôt d'un danger potentiel? Se peut-il qu'ils observent le succès des compagnons afin d'évaluer la qualité de la parcelle plus efficacement? Décident-ils de quitter la parcelle pour en chercher une autre en tenant compte des autres? Toutes ces questions se rapportent à un domaine émergent de l'écologie comportementale : l'**approvisionnement social**. Contrairement à l'approvisionnement solitaire décrit dans le chapitre précédent, ce domaine est relativement nouveau et par conséquent

les travaux qui l'illustrent sont moins nombreux et souvent plus récents. La question de l'approvisionnement social développée dans le présent chapitre est étroitement liée à celle de l'évolution de la vie en groupe qui sera détaillée dans le chapitre 12.

6.1.1 Une approche distincte : la théorie évolutive des jeux

Dans le chapitre précédent, il était possible de calculer le rendement d'une stratégie d'approvisionnement sans tenir compte des stratégies adoptées par les autres membres de la population. Par exemple, à partir de la profitabilité d'un ensemble de proies et du taux de rencontre avec chacune d'entre elles, nous pouvions comparer le rendement des stratégies spécialiste et généraliste et établir laquelle serait la plus profitable. Mais l'approvisionnement social ne permet plus ce genre de calcul car la présence de compétiteurs et les stratégies qu'ils utilisent viennent modifier le rendement d'une stratégie donnée. Par exemple, pour calculer le rendement de la stratégie qui consiste à exploiter les découvertes faites par les autres membres du groupe, il faut avant tout savoir combien d'individus au sein du groupe comptent utiliser la même stratégie. Si peu d'individus choisissent d'exploiter les découvertes de compagnons, alors le rendement de cette stratégie sera élevé. En revanche, si tous les membres du groupe comptent utiliser cette stratégie, son rendement sera très faible.

Cette interdépendance des rendements associés aux stratégies est précisément le genre de situation qui requiert l'utilisation de la théorie évolutive des jeux. Dans la théorie des jeux classique (Davis 1970) les économistes peuvent fixer les critères par lesquels les stratégies sont analysées. Par exemple, la stratégie gagnante pourrait être celle qui maximise les pertes de l'adversaire, ou bien celle qui maximise les gains des deux joueurs, etc. En théorie évolutive des jeux,

nous n'avons pas le loisir de choisir les critères de sélection d'une stratégie (Maynard Smith 1982, Sigmond 1993). Du point de vue de la sélection naturelle, la stratégie gagnante, et donc celle attendue, sera la stratégie qui, lorsqu'elle est adoptée par l'ensemble d'une population, ne peut être envahie par des alternatives plausibles. Ce sera alors une stratégie stable du point de vue évolutif, (en anglais *Evolutionarily Stable Strategy*, ESS) autrement dit une **stratégie évolutivement stable** ou SÉS selon Maynard Smith (1982 ; voir chapitre 3).

Le passage de l'optimisation à la théorie évolutive des jeux n'est pas une simple modification technique. Il nous entraîne vers une nouvelle façon d'appréhender les conséquences de l'évolution. L'association entre l'optimisation et l'approvisionnement est remplacée par celle entre la théorie des jeux et les SÉS. Il faut se rappeler que contrairement aux solutions optimales qui existent parce qu'elles maximisent les rendements compte tenu d'un ensemble précis de contraintes, les SÉS, elles, existent parce qu'aucune stratégie alternative ne peut faire mieux. Le changement de principe de recherche de la solution favorisée par la sélection introduit donc une nuance importante au principe d'optimisation dont les conséquences peuvent être multiples. Par exemple, la sélection naturelle mènera souvent à des états moins avantageux pour la population tout simplement parce que ces états sont les plus stables du point de vue de l'évolution que d'autres plus avantageux, mais instables. Nous aurons plusieurs fois l'occasion de revenir sur ce point au cours de ce chapitre.

Nous nous attardons dans le présent chapitre aux conséquences de l'approvisionnement en groupe. Comme dans le chapitre précédent, nous divisons le comportement en une série de décisions et nous les analysons afin de comprendre les facteurs écologiques qui les gouvernent. Nous divisons le cycle d'approvisionnement selon une hiérarchie logique de décisions : d'abord la décision de se joindre à un groupe ou non, ensuite à décider entre chercher sa nourriture ou exploiter celle produite par les autres, puis le choix des proies, et enfin le temps d'exploitation des parcelles.

6.2 SE JOINDRE À UN GROUPE : OÙ ET AVEC QUI MANGER ?

En début de chapitre, nous décrivions neuf étourneaux qui cherchaient à se nourrir sur la pelouse d'un jardin. Pourquoi neuf ? Étaient-ils ensemble par hasard, parce

qu'il n'y a pas assez de pelouses ou parce qu'ils profitent à être ensemble ? En approvisionnement solitaire, choisir où manger c'est avant tout choisir un lieu ou une parcelle. Mais dans le cas de l'approvisionnement social, c'est aussi souvent choisir les individus avec qui co-exister, au moins pendant un moment. Cette décision dépendra de l'effet de la présence de congénères sur l'appétit de chacun : cette présence peut être néfaste ou bénéfique.

6.2.1 Les effets néfastes du groupe

La présence des autres sera néfaste, et donc aura une influence négative sur le rendement d'une parcelle, lorsque par exemple les individus déjà présents constituent autant de compétiteurs qui, par leur consommation de la ressource, en réduisent la disponibilité. On peut catégoriser les effets compétitifs en deux classes : la **compétition par exploitation** et par **interférence** (Smith et Smith 1998, p. 178 ; Begon *et al.* 1990, p. 198).

a) La compétition par exploitation

Les compétiteurs peuvent réduire le rendement d'un habitat en réduisant par leur exploitation la disponibilité des ressources : c'est alors de la **compétition par exploitation** (en anglais *scramble*). Ce serait le cas pour les étourneaux décrits en début de chapitre si la consommation des proies par les uns réduisait le nombre disponible pour les autres. L'effet négatif sur le taux d'ingestion de cette forme de compétition est persistant. Nous entendons par là que le départ des compétiteurs ne permet pas au taux d'ingestion des individus qui restent de revenir au niveau d'avant la compétition. L'effet est persistant parce que la densité des proies disponibles n'augmente pas lorsque les compétiteurs disparaissent.

b) La compétition par interférence

Il est aussi courant que les interactions entre compétiteurs réduisent leurs taux d'ingestion menant alors à de la **compétition par interférence** (en anglais *contest* ou *interference*). Ce serait le cas, par exemple, si la présence d'individus socialement dominants imposait aux subordonnés une activité de surveillance afin d'éviter les attaques. Ce pourrait être le cas aussi si la présence de compétiteurs faisait fuir les proies plus rapidement, réduisant d'autant le taux d'ingestion des individus. La compétition par interférence peut donc provenir de mécanismes assez divers mais la plupart du temps

elle aura un effet moins persistant que la compétition par exploitation. Par exemple, le départ d'individus agressifs du groupe réduit la nécessité de surveillance et permet donc aux individus qui restent une reprise du taux d'ingestion à des niveaux précompétitifs.

La compétition, qu'elle se fasse par exploitation ou par interférence, réduit la valeur d'une parcelle. Pour deux parcelles offrant des ressources de qualités égales, on s'attend à ce que les individus préfèrent celle qui présente le moins de compétiteurs. La compétition a alors un effet dispersif sur les individus : nous dirons dans ce cas que le choix des individus se fait dans une **économie de type dispersive**.

6.2.2 Les effets bénéfiques du groupe

À l'opposé, il est possible que la présence d'individus soit avantageuse, un effet qu'on nomme souvent l'**effet Allee**, en l'honneur de l'États-unien Warder Clyde Allee qui le proposa comme explication de l'agrégation animale. Il existe plusieurs hypothèses sur les avantages du gréganisme et elles se divisent en deux classes : les avantages liés à la réduction des menaces¹ de prédation et ceux liés à l'augmentation de l'efficacité de l'exploitation des ressources. Nous ne les décrivons ici que succinctement dans la mesure où ils seront détaillés et illustrés dans le chapitre 12.

a) La réduction des menaces de prédation

La présence de congénères peut offrir plusieurs avantages pour contrer les prédateurs. Avant tout, elle offre des cibles alternatives au prédateur et peut donc réduire la probabilité d'être victime d'une attaque. C'est l'effet de **dilution** (Hamilton 1971). Les congénères peuvent aussi servir de bouclier lors d'une attaque donnant naissance, selon Hamilton (1971), à un **troupeau égoïste** (*selfish herd* en anglais) formé d'individus qui tentent de fuir l'attaque d'un prédateur en se plaçant derrière un compagnon. Un groupe de proies peut aussi s'activer lorsqu'un prédateur approche semant ainsi une certaine **confusion** qui réduit l'efficacité de son attaque (Bertram 1978).

La présence de congénères augmente aussi à chaque instant la probabilité qu'un des membres du groupe soit en position de détecter l'approche d'un prédateur et de fournir une **alerte précoce** (en anglais *early*

warning) permettant aux proies de s'échapper avec plus de succès (Pulliam 1973). Les groupes peuvent aussi s'adonner au **houspillage** (en anglais *mobbing*), et même à la **défense concertée** contre l'attaque du prédateur (Bertram 1978).

b) Les avantages liés à l'exploitation des ressources

Dans la section précédente, nous envisagions comment le gréganisme pouvait aider les proies à échapper à leurs prédateurs. Maintenant, passons du côté des prédateurs et analysons comment le gréganisme peut les aider à capturer leurs proies plus efficacement.

La présence de compagnons permet aux prédateurs d'entreprendre une **attaque concertée**. Ce genre d'attaque peut donner accès à des proies plus difficiles ou dangereuses que celles envisageables lors d'une attaque individuelle. Cet avantage est invoqué, par exemple, pour expliquer la taille démesurée des proies de lions (*Panthera leo*), d'hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*), de loups (*Canis lupus*) (Pulliam et Caraco 1985) et d'araignées sociales (Vollrath 1982) par rapport à celles capturées par des prédateurs solitaires proches phylogénétiquement et de taille comparable.

Lorsque les découvertes de nourriture sont partagées entre les membres d'un groupe, chaque individu a accès aux découvertes de tous les autres. Il découle de ce **partage d'information** (en anglais *information sharing*) que le taux de rencontre avec les parcelles d'un individu dans un groupe est décuplé comparativement à ce qu'il pourrait envisager s'il cherchait ses proies seul. Le rehaussement du taux de rencontre avec les parcelles de nourriture peut avoir deux conséquences sur l'efficacité de l'approvisionnement : une réduction du risque de ne rien trouver et un possible accroissement du taux d'ingestion alimentaire.

Le taux plus élevé de rencontre avec les parcelles de nourriture qui découle du partage d'information a pour première conséquence une probabilité accrue de trouver une parcelle de nourriture pour chaque membre du groupe. En effet, le partage d'information réduit les risques de chacun de se retrouver sans nourriture. Le groupe fournit une option moins risquée et donc avantageuse dans les conditions qui favorisent l'**aversion au risque** (voir chapitre 5). La seconde conséquence est une augmentation du taux d'ingestion, mais cet accroissement n'est pas automatique. En effet, si la recherche à trois permet de trouver trois fois plus de parcelles, la compétition par exploitation fait en sorte que chacune de ces parcelles se partage à trois. Il faudra donc trouver et consommer trois fois

1. Nous utilisons « menace » afin d'éviter toute confusion avec le mot « risque » qui a un sens technique précis en rapport avec l'approvisionnement (voir chapitre 5).

plus de parcelles dans un groupe de trois qu'un individu solitaire pour arriver au même repas. Au mieux donc, en absence de compétition par interférence, le taux d'ingestion global n'est pas affecté par l'accroissement du taux de rencontre avec les parcelles. En revanche, si une seule parcelle contient suffisamment de ressources pour satisfaire les besoins de tous, alors l'accroissement de la vitesse à laquelle cette parcelle est découverte se traduit aussi par une réelle augmentation du taux d'ingestion. Pour qu'un groupe qui s'adonne au partage d'information augmente le taux d'ingestion de ses membres, il faut donc que les parcelles soient extrêmement riches, ou bien extrêmement éphémères de sorte que la part obtenue de chaque parcelle demeure indépendante du nombre d'individus qui l'exploitent. En dernière analyse, le partage d'information a plus de chance de mener à une réduction des risques qu'une augmentation du taux d'ingestion.

Que le bénéfice d'être en groupe découle d'avantages à contrer les prédateurs ou d'accroissement de l'efficacité d'exploitation des ressources, la présence d'individus exerce alors un effet attractif. Pour deux parcelles offrant la même qualité de ressources, on s'attend à ce que les individus préfèrent celle qui est occupée par le plus grand nombre de congénères. L'effet de l'avantage est donc agrégatif et nous dirons que les animaux choisissent leur parcelle en **économie agrégative**. Compte tenu que la présence des autres peut avoir un effet répulsif ou attractif, nous considérerons le choix des parcelles en fonction du type d'économie sous lequel il se déroule.

6.2.3 Où manger en situation d'économie dispersive ?

Dans une économie dispersive les individus cherchent à se disperser le plus possible sur l'ensemble des parcelles disponibles afin de minimiser la compétition. L'agrégation dans certaines parcelles serait dans ce cas attribuable au trop petit nombre de parcelles disponibles et non pas à un quelconque avantage à la vie en groupe (ce type de raisonnement sera repris dans le chapitre 12). C'est en pensant à ce problème de distribution dans l'espace appliqué aux passereaux que les États-Uniens Stephen Fretwell et Henry Lucas (1970) ont proposé la théorie de la **distribution libre idéale**, (en anglais *ideal free distribution*), théorie qui est présentée de manière plus élaborée par Fretwell (1972). Cette théorie a été développée pour expliquer la distribution des animaux parmi leurs habitats. Cependant, en écologie comportementale elle a sou-

vent été appliquée au problème de la distribution d'une population de consommateurs à une série de parcelles. C'est donc dans le contexte de l'exploitation de parcelles de proies que nous abordons ici le modèle de la distribution libre et idéale.

a) La distribution libre idéale

➤ Présupposés

Ce modèle présuppose que toutes les parcelles disponibles peuvent être caractérisées par une **qualité intrinsèque** qui correspond à son taux d'exploitation lorsque la densité de ses exploitants approche de zéro. Le modèle présuppose aussi que tous les animaux se dirigeront toujours sans entrave vers la parcelle qui a la plus grande valeur, ils sont **libres**, et qu'ils ont une connaissance de la valeur de chaque parcelle, ils sont **idéaux**, d'où le nom de **distribution libre idéale** donné à ce modèle. De plus, puisque nous sommes toujours en économie dispersive, nous supposons que l'ajout d'individus à une parcelle a toujours pour effet d'en réduire la valeur, soit par compétition par exploitation ou par interférence, ou les deux. Finalement, on suppose que les individus sont égaux, c'est-à-dire qu'ils ont tous la même habileté à exploiter les parcelles.

➤ Les prédictions

Considérons une population d'individus qui satisfont aux critères énoncés ci-dessus et qui doivent se distribuer entre deux parcelles de valeurs intrinsèques égales. La théorie de la distribution libre idéale (DLI) prédit alors que les individus se distribueront également entre les deux alternatives (Figure 6.1). Toute inégalité dans la distribution des individus ne pourrait être que transitoire dans la mesure où un membre de la parcelle surexploitée gagnera à émigrer vers l'alternative. Cet avantage à l'émigration existe tant et aussi longtemps qu'une des parcelles demeure surexploitée par rapport aux ressources qu'elle offre. Ce n'est que lorsque les deux parcelles contiennent un nombre d'individus proportionnel à leur contenu de ressources (dans ce cas un nombre égal puisque les ressources sont égales) que l'émigration est sans avantage et que les individus se retrouvent donc dans un **équilibre de Nash** : c'est-à-dire dans une situation où toute modification unilatérale du choix d'un individu ne peut que lui être désavantageuse. C'est dans ce sens que la distribution libre idéale est une **SÉS** (voir chapitre 3).

Le même principe s'applique à des parcelles offrant des valeurs intrinsèques **inégaux** (Figure 6.2). Les

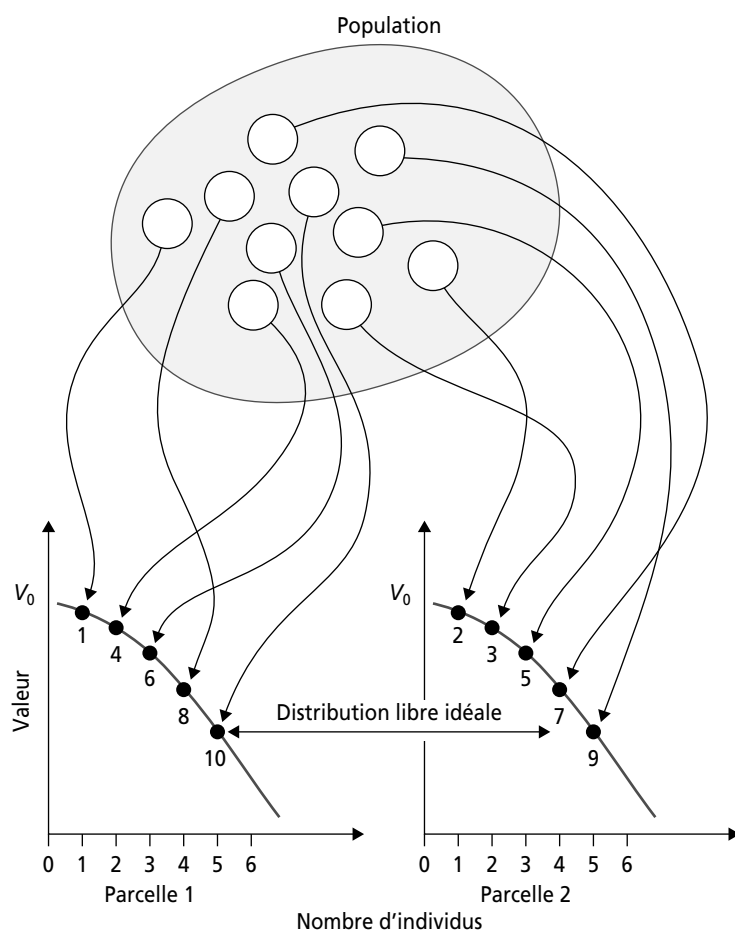
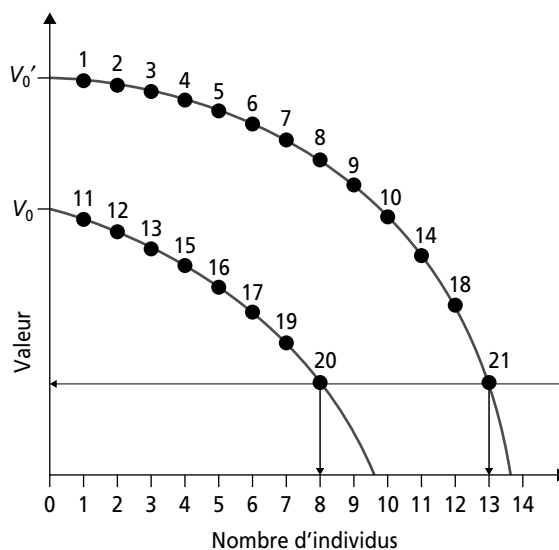


Figure 6.1 Distribution des membres d'une population de 10 individus qui doit se distribuer parmi deux parcelles d'égales valeurs.

Les flèches indiquent la décision de chaque membre de la population et le nombre indique la séquence de chacune des décisions. À chaque fois, l'individu choisi la parcelle qui, au moment de son choix, offre la meilleure perspective. La distribution adoptée par la population une fois à l'équilibre correspond à une distribution libre idéale. Le nombre d'individus dans chaque parcelle fait en sorte qu'il n'est avantageux pour aucun des individus de migrer vers l'autre parcelle. La population a atteint un équilibre de Nash où tous les individus obtiennent des bénéfices égaux.

Figure 6.2 Séquence de distribution des membres d'une population de 21 individus dans deux parcelles de valeurs inégales.

Les 10 premiers individus se rendent tous à la parcelle la plus riche. Il s'ensuit une distribution dans les deux parcelles jusqu'à épuisement de la population. Une fois distribuée, la population atteint une distribution libre et idéale avec 8 individus à la parcelle la moins riche et 13 individus à la parcelle la plus riche. Malgré l'inégalité du nombre de compétiteurs dans chaque parcelle, lorsque l'équilibre de Nash est atteint, tous les membres de la population jouissent des mêmes bénéfices et aucun n'a avantage à émigrer vers la parcelle alternative.



La distribution libre idéale

Supposons qu'un environnement contient Z parcelles et que la valeur intrinsèque de chacune peut être exprimée par un taux d'arrivée des proies k_i ($i = 1, 2, \dots, Z$) qui est constant pour chacune. Le taux d'ingestion espéré à la parcelle i , (W_i) augmente avec un accroissement du taux d'arrivée des proies dans la parcelle k_i et varie inversement avec le nombre de compétiteurs dans la parcelle G_i :

$$W_i = \frac{k_i}{G_i}$$

La distribution libre idéale (DLI) présuppose qu'à l'équilibre tous les consommateurs ont le même taux d'ingestion. Donc :

$$W_i(G_i) = C$$

pour tous les individus et C est une constante. À l'équilibre les taux d'ingestion seront :

$$\frac{k_i}{G_i} = C$$

et, à l'équilibre de Nash, le rapport du nombre des compétiteurs dans les parcelles i et j devra être :

$$\frac{G_i}{G_j} = \frac{k_i}{k_j}$$

Il est possible de prédire la proportion de la population dans chaque parcelle :

$$\frac{G_i}{\sum G_i} = \frac{k_i}{\sum k_i}$$

De sorte que :

$$G_i = k_i \left(\frac{\sum G_i}{\sum k_i} \right)$$

premiers individus à coloniser les parcelles préféreront celle qui a une valeur intrinsèque supérieure à l'autre. Ils choisiront d'exploiter cette parcelle jusqu'à ce que sa valeur décroisse à un point tel que l'alternative est maintenant plus avantageuse. Les individus se dirigeront alors vers cette deuxième parcelle réduisant d'autant sa valeur pour les individus qui n'ont pas encore choisi. Les individus libres et idéaux se répartiront dans les deux parcelles, migrant toujours vers l'alternative la plus profitable. Avec cette règle de décision la population, une fois entièrement distribuée entre les deux parcelles atteindra un point d'équilibre de Nash qui correspond à une distribution des individus proportionnelle à la disponibilité des ressources. Lorsque le rapport des individus aux parcelles disponibles correspond au rapport des ressources disponibles dans ces parcelles, la population aura atteint sa DLI par la règle de l'**ajustement aux habitats** (en anglais *habitat matching*, cf. figure 6.2). Le lecteur trouvera une présentation plus formelle de cet argument dans l'encart 6.1. Ainsi, malgré les différences dans les valeurs intrinsèques des parcelles une fois la DLI atteinte, tous les individus de la population auront le même taux d'ingestion.

► Tests de la distribution libre idéale

• Les épinoches

C'est l'Allemand Manfred Milinski (1979) qui le pre-

mier publie un test du modèle de la DLI exécuté sur de petits groupes d'épinoches (*Gasterosteus aculeatus*). Des assistants dissimulés derrière des caches laissent tomber des daphnies (*Daphnia magna*) à la surface de l'eau à chaque extrémité d'un aquarium de $43,5 \times 20 \times 23$ centimètres pendant qu'une caméra enregistre la position des six épinoches. Dans une première expérience, les deux parcelles offrent des taux d'arrivée de daphnies de 0,5/s et 0,1/s puis dans une seconde expérience les taux d'arrivée furent changés pour donner 0,5/s et 0,25/s. Les résultats (Figure 6.3) montrent que les épinoches sont capables de se distribuer dans les deux parcelles selon les prédictions de la DLI. Les résultats montrent aussi que cette distribution n'est pas atteinte instantanément. Au contraire, les épinoches semblent échantillonner les deux parcelles un certain nombre de fois avant de choisir d'exploiter une des parcelles. Et, même lorsqu'ils ont décidé d'exploiter une parcelle, ils persistent à échantillonner l'alternative de manière ponctuelle. En portant une attention particulière aux résultats de Milinski, on se rend compte qu'il existe une légère différence entre les prédictions de la DLI et les distributions observées. En effet, il semble qu'il y ait légèrement trop de poissons dans la parcelle la moins profitable et un manque dans la parcelle la plus riche. Nous retrouvons cette différence dans à peu près tous les tests de la DLI qu'ils aient été effectués

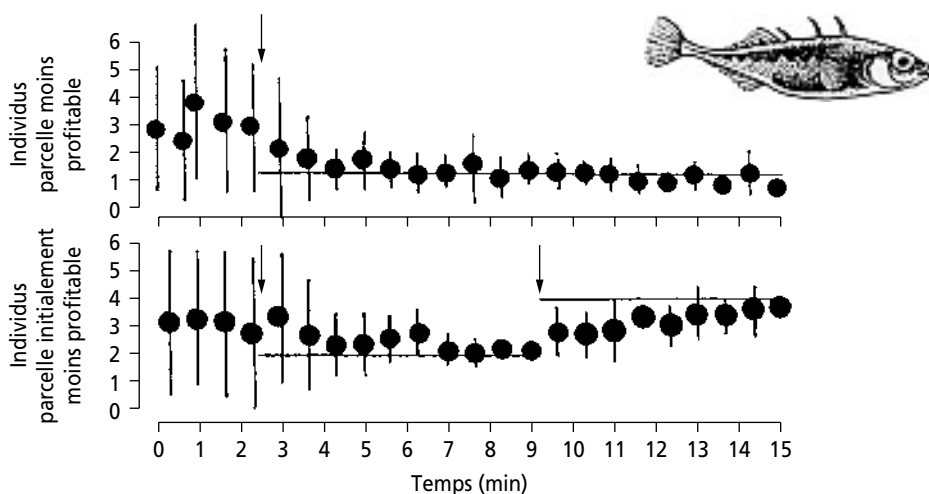


Figure 6.3 Les expériences de Milinski (1979) faites sur des groupes de 6 épinoches *Gasterosteus aculeatus*.

Chaque point représente la moyenne de huit essais et la ligne verticale donne l'écart type de la moyenne et les lignes horizontales donnent le nombre d'individus prédit par la distribution libre idéale. Dans le graphe du haut les parcelles offrent un rapport de profitabilité de 5:1 et les résultats montrent le nombre de poissons observés dans la parcelle la plus pauvre. La flèche indique le moment où la nourriture commence à être distribuée dans les parcelles. Dans le graphe du bas, le rapport de profitabilité des parcelles est de 2:1. Dans ce cas, la même parcelle commence par être celle qui est la moins profitable, puis après cinq minutes, elle devient la plus profitable. Les flèches indiquent le moment où les conditions de nourriture changent. Modifié à partir de Milinski (1979).

sur des insectes, des poissons ou des oiseaux (Kennedy et Gray 1993, Tregenza 1995). Cette différence persistante entre prédictions et observation a donné lieu à plusieurs hypothèses visant à modifier les présupposés initiaux du modèle.

- *Les cichlidés*

Dans une répétition de l'expérience de Milinski, cette fois avec des poissons cichlidés *Aegidens curviceps*, les Canadiens Jean-Guy Godin et Miles Keenleyside (1984) explorent les conséquences d'un manquement au présupposé d'égalité des compétiteurs pour la DLI. Ils placent six poissons dans des bassins rectangulaires et créent deux parcelles de proies en laissant s'écouler à chaque extrémité du bassin des larves de *Herotilapia multispinosa*, un autre poisson cichlidé est filmé avec une caméra vidéo placée au-dessus du bassin pour déterminer la position des prédateurs. La valeur intrinsèque des parcelles était modifiée en changeant le taux d'écoulement aux deux parcelles. Godin et Keenleyside présentent ainsi aux poissons trois rapports de profitabilité entre les parcelles : 1:1, 2:1 et 5:1. La parcelle la plus riche offre toujours une larve par intervalle de 6 secondes. Les parcelles pauvres offrent une larve toutes les 6, 12 et 30 secondes selon le traitement. Pendant les essais, les observateurs notent

la position de chaque poisson à des intervalles de 15 secondes, comptent le nombre de tentatives de prédation, ainsi que le nombre d'interactions agressives entre les poissons.

Les résultats de leur expérience montrent que, comme les épinoches de Milinski (1979), les cichlidés sont capables de se redistribuer dans les parcelles assez rapidement et que la distribution tend vers les prédictions de la DLI (Figure 6.4 a). Godin et Keenleyside remarquent que comme pour Milinski (1979) la DLI est atteinte alors que chaque poisson alterne d'une parcelle à l'autre allouant son temps à chaque parcelle en fonction du taux d'arrivée des proies (Figure 6.4 b).

En comparant le taux d'ingestion des individus dans les deux parcelles, ils notent que comme le suppose le modèle de la DLI, les taux d'ingestion ne diffèrent pas d'une parcelle à l'autre pour les conditions 1:1 et 2:1. Cependant, dans la condition 5:1, les individus dans la parcelle riche ingèrent plus rapidement que ceux de la parcelle pauvre ce qui n'est pas une situation d'équilibre de Nash et donc pas une DLI. De plus, ils notent une variance importante entre les taux d'ingestion des individus à l'intérieur de la même parcelle, ce qui constitue aussi un manquement à la DLI.

Godin et Keenleyside concluent que les différences entre les individus ne sont pas reliées à la hiérarchie

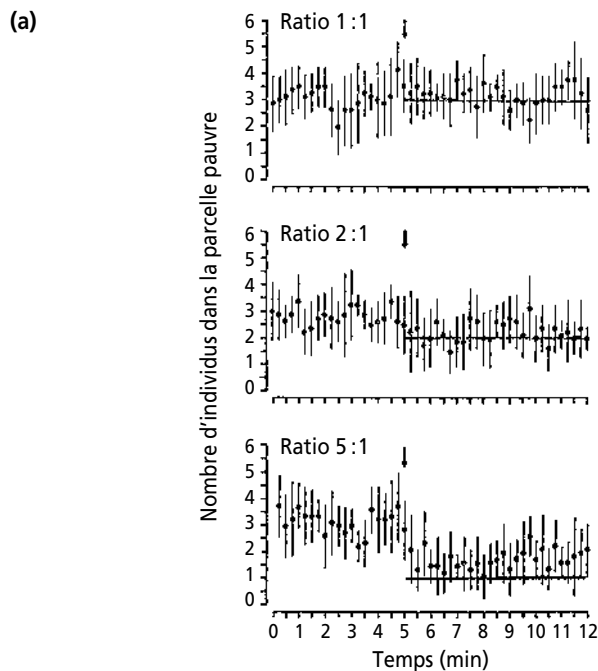
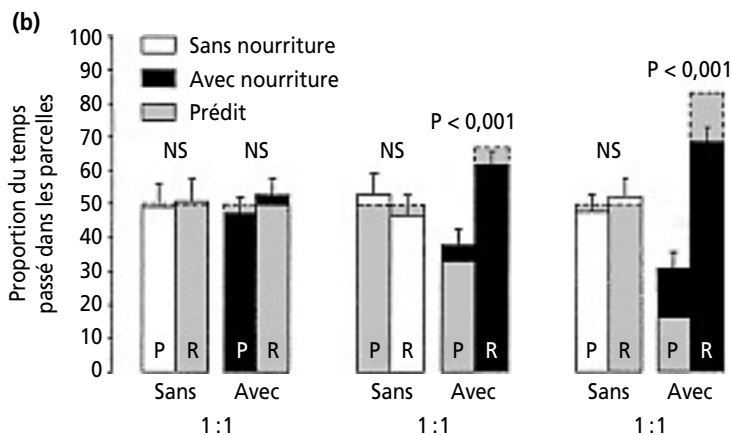


Figure 6.4 L'expérience de Godin et Keenleyside (1984).



L'expérience est effectuée sur des groupes de six poissons cichlidés *Aequidens curviceps* s'alimentant dans deux parcelles fournissant des larves de poissons comme nourriture. **(a)** Nombre moyen (et l'intervalle de confiance à 95 %) d'individus observés à intervalles de 15 secondes dans la parcelle la moins profitable pour trois rapports de profitabilité entre les deux parcelles (1:1, 2:1, 5:1). **(b)** Proportion de temps total passé à la parcelle pauvre (P) et à la parcelle riche (R) pour chacun des rapports de profitabilité des deux parcelles. Pour chacun de ces rapports de profitabilité, le temps passé dans les parcelles est donné pour le temps « sans » nourriture (avant l'ajout des proies) et « avec » nourriture. Modifiés à partir de Godin et Keenleyside (1984).

de dominance sociale. Ils trouvent plutôt que les taux d'ingestions des individus dépendent principalement de leur taux d'alternance entre les parcelles. Plus les individus passent souvent d'une parcelle à l'autre et plus ils passent de temps en transit, ce qui réduit d'autant leurs temps d'ingestion. Godin et Keenleyside proposent que les individus qui alternent le plus ont peut-être le plus de difficulté à discerner les valeurs respectives des parcelles. Les différences compétitives dans ce cas seraient rattachées aux différences dans

les capacités sensorielles et peut-être cognitives des individus.

Ces manquements aux présupposés et l'observation d'un manque d'individus dans les parcelles riches deviennent monnaie courante dans les tests de la DLI. Il s'ensuit un courant de modification des présupposés qui ont tous comme objectif de rendre le modèle de la DLI plus réaliste et fidèle aux observations. Nous présentons les principales modifications dans la section qui suit.

► Modifications des présupposés de contrainte

Les modifications proposées aux présupposés de la DLI ont toutes le même objectif, tenter d'expliquer pourquoi il y a un déficit d'individus dans les parcelles les plus riches et un surplus aux parcelles plus pauvres. Il est tout d'abord important de comprendre pourquoi une dérogation aux présupposés initiaux a toujours la même conséquence sur l'adéquation entre prédiction et observation. Pour ce faire, imaginons un cas extrême où les individus n'ont aucune capacité à choisir les parcelles à partir de leur valeur intrinsèque. Ces individus seront indifférents au choix et la population se répartira également dans les deux parcelles. Sachant qu'un des sites est plus riche que l'autre, nous observerons qu'il y a moins d'individus que le nombre prédit par la DLI dans la parcelle la plus riche et par conséquent il y en aura trop dans la parcelle la moins riche. Toutes déviations au hasard dans le nombre d'individus dans les parcelles ne peuvent alors qu'aller dans la direction d'une surabondance dans la parcelle pauvre et un manque dans la parcelle riche. Voyons maintenant les hypothèses les plus couramment invoquées pour expliquer les déviations observées¹.

• *Différences compétitives*

Dans des cas plus réalistes, on s'attend à une certaine hétérogénéité compétitive entre les membres d'une population : il est probable que certains individus seront de meilleurs compétiteurs que d'autres comme ce fut le cas des cichlidés de l'exemple ci-dessus. Ces différences compétitives peuvent être constantes d'une parcelle à l'autre ou bien se modifier en fonction de la parcelle. Nous pouvons envisager, par exemple, qu'une femelle de telle espèce de poisson mange 1,7 fois plus rapidement qu'un mâle parce que son appareil buccal est plus efficace. Cette différence de 1,7 peut se retrouver dans toutes les parcelles exploitables, mais il est aussi possible que cette différence soit variable d'une parcelle à l'autre. Les différences compétitives peuvent être discontinues et discrètes, comme c'est le cas entre mâles et femelles, ou continues comme l'âge, l'expérience ou la taille. La constance ou non des différences compétitives et le fait qu'elles soient fondées sur des classes discrètes ou des variables continues a des conséquences importantes sur les prédictions de la DLI. L'encart 6.2 présente un exemple simplifié

1. Les lecteurs qui désirent en savoir plus peuvent lire Giraldeau et Caraco (2000).

pour le cas de différences compétitives constantes qui découlent de différences phénotypiques discrètes.

• *Information incomplète*

La DLI suppose que les individus connaissent parfaitement la valeur des parcelles disponibles et qu'ils se dirigent toujours vers celle qui est la plus avantageuse. Mais le modèle ne dit pas comment les individus arrivent à connaître la valeur des alternatives. Dès l'expérience de Milinski (1979) décrite ci-dessus, il devint évident que les individus doivent investir un effort à échantillonner les alternatives. L'échantillonnage implique qu'un individu se retrouvera plus souvent que prédit par la DLI dans la parcelle pauvre simplement pour arriver à en estimer la valeur. En corollaire, il sera absent plus souvent de la parcelle riche que prédit par la DLI pour pouvoir obtenir un échantillon de la parcelle pauvre. L'échantillonnage mènera donc nécessairement à une sous-représentation des individus à la parcelle la plus riche.

Il est aussi possible que malgré cet échantillonnage, les individus n'aient accès qu'à une information partielle, biaisée ou même fausse. Dans ce cas aussi, on s'attend à ce que l'habitat le plus riche soit sous-utilisé par rapport aux prédictions de la DLI.

• *Limitations sensorielles*

La théorie originelle suppose que les individus sont capables de détecter toute différence qualitative entre les parcelles disponibles. En réalité, il a fort à parier qu'il existe une limite aux capacités discriminatives des individus d'une population. À la limite, une population sans capacité discriminative se répartira totalement au hasard ce qui mènera à une sous-utilisation des meilleurs habitats. Plus les individus auront une capacité de discrimination fine, plus l'écart à la DLI sera faible.

b) Interférence variable

Dans la plupart des premiers tests de la DLI, les parcelles offrent des taux d'arrivée constants ce qui implique que les ressources de la parcelle se renouvellent de manière continue : il s'agit d'un modèle avec **apport régulier** (*continuous input* en anglais) de ressources. Par exemple, Milinski (1979) ajoute des daphnies qu'il distribue à des taux différents aux extrémités de l'aquarium. Dans ce cas, le modèle présuppose que toutes les ressources sont consommées dès qu'elles apparaissent dans la parcelle. Il n'y a aucune accumulation, aucune perte. Un individu qui consomme

Distribution libre idéale pour des compétiteurs inégaux

Imaginons une population de 12 poissons dont 6 petits et 6 gros. Supposons que les gros sont capables d'ingurgiter leurs proies exactement 2 fois plus rapidement que les petits. Dans ce cas, les gros individus ont exactement 2 fois le poids compétitif des petits. Ajoutons maintenant deux parcelles (1 et 2) de valeurs intrinsèques inégales $k_1 = 2k_2$ et dont les taux d'arrivée de proies demeurent constants. Dans le cas de compétiteurs inégaux, le modèle de la DLI suppose que ce sont les capacités compétitives qui se distribuent en proportion des valeurs des parcelles et non pas les individus. Lorsque les capacités compétitives totales dans les parcelles sont assorties aux valeurs intrinsèques, aucun individu ne peut changer de parcelle sans réduire son taux d'ingestion, nous sommes donc dans un cas de solution de Nash. Dans le cas qui nous intéresse, puisque la valeur intrinsèque de la parcelle 1 (k_1) est exactement le double de celle de la parcelle 2 (k_2), le modèle suppose que la capacité compétitive totale des individus dans la parcelle 1 sera le double de celle dans la parcelle 2 à l'équilibre. Ce serait le cas, par exemple, si on retrouvait 6 gros poissons dans la parcelle 1 ($6 \times 2 = 12$) et 6 ($6 \times 1 = 6$) petits dans la parcelle 2 (Figure 6.5). Mais ce n'est pas la seule façon d'arriver à assortir les capacités compétitives d'une parcelle avec sa valeur intrinsèque. Ce serait aussi le cas si on retrouvait 5 gros poissons et 2 petits dans la parcelle 1 ($(5 \times 2) + (2 \times 1) = 12$) et 1 gros et 4 petits dans la parcelle 2 ($(1 \times 2) + (4 \times 1) = 6$). Il existe aussi d'autres assortiments de poissons qui rencontrent la supposition de l'assortiment des capacités compétitives à la valeur intrinsèque des parcelles (cf. figure 6.5). En fait, bien qu'il existe plusieurs combinaisons possibles qui correspondent à des solutions de Nash, elles ne sont pas toutes équivalentes car la différence dans les taux d'ingestion moyens entre les parcelles et les individus dépend de l'assortiment. Lorsque la population totale est petite ($G < 60$) toutes les combinaisons ne sont pas équiprobables.

En fait, la combinaison la plus probable est celle où les individus de chaque type compétitif s'assortissent selon le modèle de la DLI (la combinaison représentée par la figure 6.5 c). Dans ce

cas, on retrouve 2 fois plus de petits dans la parcelle 1 que dans la parcelle 2, ainsi que 2 fois plus de gros dans la parcelle 1 que dans la parcelle 2. Si on ne fait que compter le nombre d'individus dans les parcelles, on arrive à 8 dans la parcelle 1 et 4 dans la parcelle 2 ce qui est précisément la prédiction du modèle de la DLI, et ce malgré un manquement grave à un présupposé, l'inégalité des compétiteurs. Notez cependant que dans toutes les autres combinaisons qui sont aussi des équilibres de Nash, on se retrouve avec un surplus d'individus dans la parcelle pauvre et un manque dans la parcelle riche. Dans tous les cas, les taux d'ingestion demeurent inégaux entre les individus¹.

Profitabilité des parcelles

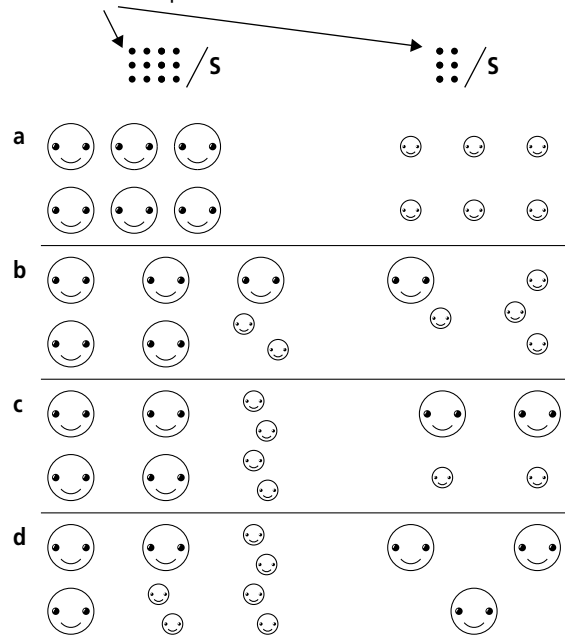


Figure 6.5 Illustration schématisée de la distribution libre idéale dans la situation avec des compétiteurs inégaux, représentés ici par la taille des cercles. Illustration inspirée de Sutherland et Parker (1985).

1. Les lecteurs qui voudraient s'aventurer plus avant dans l'exploration des conséquences de l'asymétrie des compétiteurs pourront consulter Sutherland et Parker (1985).

une proie la rend non disponible pour les compétiteurs. Plus il y a de compétiteurs dans une parcelle et moins il y a de proies disponibles par compétiteur, et donc plus le temps d'attente pour consommer une proie sera long. Il s'agit d'une forme assez intense de compétition par exploitation.

Dans plusieurs cas, le présupposé de l'ajout régulier de ressources ne s'appliquera pas. En fait, il est plus courant que les parcelles à exploiter contiennent déjà la plupart des ressources exploitables, ce qui présuppose que les compétiteurs n'ont qu'à les récolter. Par exemple, un troupeau d'herbivores qui a le choix entre deux pâturages de qualité différente ne fera pas face à des ressources à ajout régulier, mais plutôt à une situation de **ressources récoltables** (*standing crop* en anglais). Une des conséquences avantageuses des parcelles de ressources récoltables est qu'il devient possible de faire varier l'intensité de la compétition entre les individus d'une parcelle. Il est alors possible de considérer un plus large éventail d'intensités de compétition. Avec le présupposé de l'ajout régulier, une parcelle qui offre k proies par unité de temps, en offrira $k/2$ lorsque deux compétiteurs se la partagent, puis $k/3$ lorsque trois compétiteurs se la partagent, etc. Cependant, dans un scénario de **ressources récoltables** il est possible qu'un individu seul, exploitant la parcelle, en retire k unités et qu'il en retire le même nombre lorsqu'il est rejoint par un, puis deux compétiteurs si ces derniers ont peu d'effet d'interférence sur lui et si la ressource est abondante. Parce que les ressources récoltables permettent d'explorer l'effet de l'intensité de la compétition, ces modèles sont connus sous le nom de **distribution d'interférence idéale** (DII) (de l'anglais *ideal interference distribution*).

C'est le Britannique William Sutherland (1983) qui le premier proposa de modifier le modèle de la distribution libre idéale pour en faire une DII. Ce modèle permet de faire des prédictions plutôt qualitatives. En effet, la quantité d'information nécessaire pour pouvoir en tirer des prédictions quantitatives rend son utilisation plutôt onéreuse.

La valeur intrinsèque d'une parcelle s'exprime par le nombre de proie K qui peut y être consommée dans l'intervalle T . La condition de la SÉS veut que le taux d'ingestion soit le même dans toutes les parcelles, ce qui implique que :

$$\frac{K}{T} = c = \kappa_i (G_i)^{-m} \text{ pour tout } i$$

où κ_i est la densité des proies de la parcelle i , et m est un paramètre qui quantifie l'intensité de l'effet de chaque compétiteur sur le taux d'ingestion d'un indi-

vidu donné; c'est donc l'indice de l'interférence entre les individus, et G_i est le nombre d'individus dans la parcelle i . Il en ressort que le nombre de compétiteurs dans l'habitat i est :

$$G_i = \frac{\kappa_i}{c^{1/m}}$$

Et en connaissant le nombre total de compétiteurs dans la population et le nombre total de proies disponibles dans toutes les parcelles, nous pouvons calculer la proportion (g_i) de consommateurs attendus dans la parcelle i :

$$G_i = (\gamma \alpha_i)^{1/m}; 0 < g_i < 1$$

où α_i est la proportion de toutes les proies de l'habitat contenue dans la parcelle i et γ est une constante de normalisation donnée par

$$\gamma = \frac{\sum g_i}{\sum \alpha_i^{1/m}}$$

pour les Z parcelles de l'habitat. Il faut noter qu'il existe une seule valeur de γ par assortiment de proies dans les Z parcelles, ce qui implique qu'il n'existe pas de prédiction quantitative générale de distributions de consommateurs. Chaque distribution de proies dans l'habitat mène à une prédiction particulière de la distribution des consommateurs. Il va sans dire que malgré le fait que cette approche semble plus réaliste, elle est très certainement moins commode. Cela ne veut pas dire qu'elle est totalement inutile car elle permet de comprendre, au moins à un niveau qualitatif, l'effet que peut avoir l'intensité de l'interférence sur la distribution des consommateurs d'une population.

Dans l'ensemble, il faut savoir que le paramètre m vaut 1 dans la DLI avec ajout régulier de proie. Il s'agit en fait d'interférences assez intenses car à chaque ajout d'un compétiteur tous les autres perdent une part des ressources. Explorons de manière verbale les conséquences d'une interférence si faible qu'elle est presque nulle ($m \rightarrow 0$) et que la population existe dans un habitat avec deux parcelles (1 et 2) de valeurs intrinsèques inégales. Puisque l'ajout de compétiteurs n'a aucun effet sur le taux d'ingestion des individus, la distribution sera totalement indépendante de la densité des consommateurs et se fondera uniquement sur les valeurs intrinsèques des parcelles. La population en entier devrait se retrouver dans la parcelle qui offre la plus haute valeur intrinsèque. Imaginons maintenant le cas contraire : les compétiteurs ont un effet négatif énorme sur leurs taux d'ingestion de sorte que l'interférence est très forte ($m \rightarrow \infty$). La valeur intrinsèque d'une parcelle a alors une influence négligeable sur le taux d'ingestion des individus, le tout étant

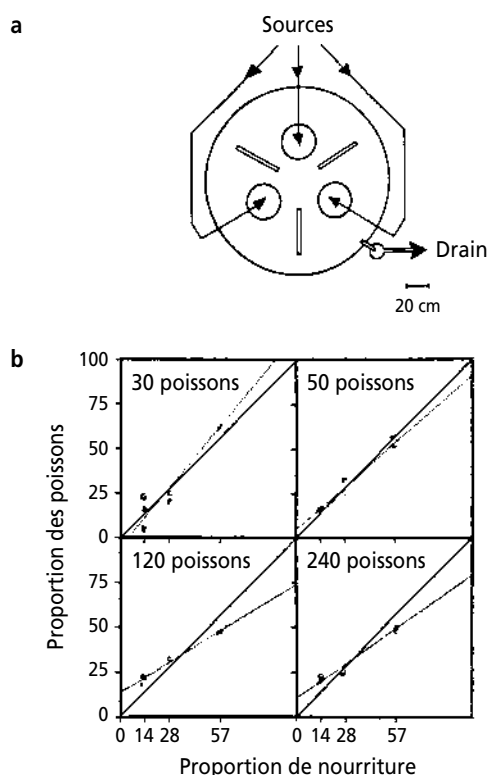


Figure 6.6 L'expérience de Gillis et Kramer (1987) avec des poissons zèbres *Brachydanio rerio*.

(a) Vue en plan du dispositif expérimental qui consiste en un bassin principal contenant trois parcelles chacune partiellement isolée par de petites partitions de végétation simulée. Les proies arrivent au centre de chacune des parcelles via des tuyaux et l'eau s'écoule vers un drain. (b) Proportion de poissons observés vs proportion de nourriture offerte dans les trois parcelles pour quatre densités de populations (30, 60, 120 et 240 poissons). Chaque point représente la moyenne de six réplifications. La ligne pleine représente la prédiction du modèle de la distribution libre idéale alors que les pointillés représentent la régression linéaire calculée à partir des observations. Modifié de Gillis et Kramer (1987).

strictement déterminé par le nombre de compétiteurs à la parcelle. Les individus devraient alors se distribuer de manière à s'éviter le plus possible, une distribution uniforme des compétiteurs est attendue et ce indépendamment de la différence entre les valeurs intrinsèques des parcelles. Naturellement, ces deux extrêmes sont irréalistes. Ils illustrent tout de même l'effet de l'intensité de l'interférence sur la distribution des consommateurs. Plus m est faible et plus il y aura de consommateurs dans la parcelle riche comparativement aux attentes de la DLI. Plus m est élevé, plus il y aura d'individus dans la parcelle pauvre comparativement aux attentes de la DLI. Il devient donc impor-

tant de pouvoir mesurer m . Puisque la plupart des études jusqu'à ce jour trouvent un trop plein d'individus dans les parcelles pauvres, il serait envisageable que les valeurs de m les plus courantes dépassent 1.

Selon Sutherland (1983), on peut mesurer m en mesurant le taux d'ingestion des consommateurs d'une parcelle pour différentes densités de consommateurs. Le m correspond alors à la pente d'une régression linéaire entre le logarithme du taux d'ingestion et le logarithme de la densité de compétiteurs.

► Un exemple avec les poissons zèbres

C'est encore une fois avec des poissons, cette fois des poissons zèbres *Brachydanio rerio*, qu'un des premiers tests de l'idée d'interférence à intensité variable dans le contexte de la DLI fut mis à l'épreuve par les Canadiens Darren Gillis et Donald Kramer (1987). Dans cette expérience, les poissons avaient accès à trois parcelles de proies, des larves nauplii d'*Artemia salina*, qui offraient des rapports de taux d'arrivée de 1:2:4 mais, une nouveauté expérimentale, ils pouvaient aussi occuper l'espace sans nourriture entre les parcelles (Figure 6.6 a). Les expérimentateurs testent les distributions de poissons à quatre densités de compétiteurs, 30, 60, 120 et 240 individus en supposant que plus il y a de compétiteurs plus l'interférence est élevée et plus la distribution des prédateurs dévie de celle prédite par la DLI. C'est exactement ce qu'ils observent (Figure 6.6 b). Plus la densité des compétiteurs est élevée et plus la distribution observée dévie des prédictions de la DLI. Cependant, ils notent que le taux de poursuites agressives entre les individus décroît avec l'augmentation de la densité. Les effets de l'interférence dans ce cas ne sont pas attribuables à de l'agression entre compétiteurs. Le mécanisme précis de cette interférence reste donc à élucider.

► Conclusions intermédiaires

Nous avons vu jusqu'à maintenant que dans une économie dispersive, la distribution attendue des individus sur un ensemble de parcelles de qualités intrinsèques données dépend de la densité des compétiteurs et la qualité des parcelles. Dans un premier temps, la distribution libre idéale prédit que la proportion des consommateurs utilisant une parcelle sera proportionnelle à la proportion des ressources qu'elle offre. Nous avons appris que la plupart des tests de ce modèle trouvent qu'il y a trop d'individus dans les parcelles pauvres et pas assez dans les riches. Ces déviations peuvent être expliquées par des manquements aux présupposés initiaux ainsi que par une

forte interférence entre les compétiteurs. Voyons maintenant la distribution dans les parcelles dans une situation d'économie d'agrégation.

6.2.4 Quand les autres sont avantageux

Nous illustrerons le cas d'une économie d'agrégation à l'aide du problème des épaulards (*Orcinus orca*) chassant diverses proies dans l'océan Pacifique au large des côtes nord-américaines (Baird et Dill 1996). Il existe deux types d'épaulards dans cette partie du Pacifique : les résidents et les transitoires. Les épaulards transitoires forment des troupes matrilineaires (voir chapitre 10) dont la taille se modifie en fonction des naissances et des décès. Lorsque ces petites baleines chassent, elles forment des groupes temporaires de un à quinze individus qui peuvent provenir de plus d'un troupeau. Les baleines sont-elles dans une économie agrégative? Les Canadiens Baird et Dill (1996) répondent par l'affirmative, arguant que les groupes permettent un accroissement du rendement de la chasse (Figure 6.7). Mais il convient de tenir compte du fait que plus le nombre de chasseurs est important, plus la part mangée par chacun est réduite. Alors que la part de chaque proie disponible décroît continuellement avec l'augmentation de la taille du groupe, l'accroissement de l'efficacité d'une chasse plafonne à une taille de groupe intermédiaire car l'ajout de chasseur ne peut pas augmenter l'efficacité indéfiniment. Le gain net augmente donc avec la taille

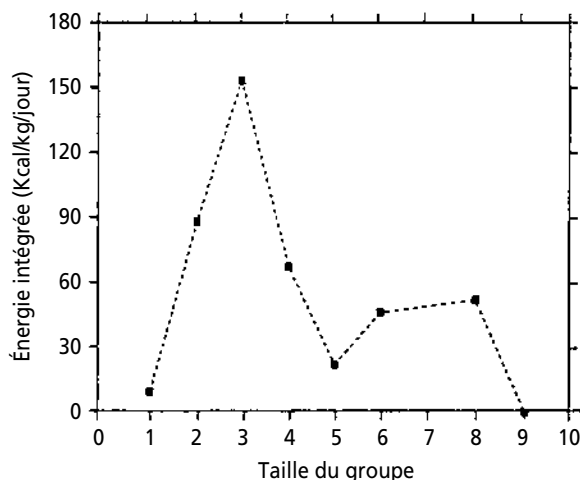


Figure 6.7 Taille de groupe et succès d'alimentation chez des épaulards (*Orcinus orca*).

Quantité d'énergie ingérée quotidiennement en fonction de la taille du groupe de chasse. L'efficacité de l'ingestion est maximisée dans les groupes de trois individus. Tiré de Baird et Dill (1996).

du groupe jusqu'à une taille intermédiaire avant de diminuer (Figure 6.7).

Baird et Dill (1996) testèrent l'hypothèse selon laquelle les épaulards chassent en groupe afin de maximiser le rendement de leur chasse. Ils calculèrent donc le rendement des groupes de chasse de différentes tailles pour trois grandeurs de proies (Figure 6.7). Cependant, tester cette hypothèse suppose de s'entendre préalablement sur la taille du groupe qui résulte d'une tentative de maximisation des rendements de la chasse par les chasseurs.

a) Taille de groupe attendue : groupe de taille optimale ou stable ?

Le genre de graphe liant l'aptitude individuelle à la taille du groupe représenté à la figure 6.7 a longtemps mené les chercheurs à prédire que les animaux devraient se retrouver dans des groupes de taille optimale, c'est-à-dire la taille qui maximise le rendement de tous les membres. L'idée d'appliquer les présupposés de contrainte de la DLI au problème de la taille d'un groupe dans une économie agrégative remonte aux distributions de type Allee déjà élaborées dans Fretwell et Lucas (1970). Cependant, c'est bien plus tard que l'application du concept de l'équilibre de Nash aux situations d'économie d'agrégation mena à la conclusion que les groupes de taille optimale n'étaient pas des solutions stables au problème de la formation des groupes en économie d'agrégation (Caraco et Pulliam 1984, Clark et Mangel 1984, Sibly 1983). En appliquant le concept de l'équilibre de Nash, la taille des groupes attendue est souvent supérieure à la taille optimale.

Imaginons, une courbe de bénéfices idéalisée à partir de l'exemple des épaulards (Figure 6.8). Deux épaulards solitaires chassant le phoque se rencontrent. Ils ont tous deux avantage à unir leurs forces pour chasser (Figure 6.8). Un troisième épaulard rencontre alors les deux premiers et peut demeurer solitaire ou se joindre aux deux autres. Imaginons pour l'instant que les deux qui sont déjà ensemble ne peuvent empêcher le troisième de se joindre à eux. Dans ce cas, le solitaire aura avantage à se joindre aux deux autres (Figure 6.8). Un quatrième épaulard apparaît, lui aussi gagnera à se joindre au groupe car, bien que le rendement des trois premiers s'en voie réduit, le sien est amélioré par rapport à l'alternative de chasser en solitaire. Laissons ce processus se poursuivre aussi longtemps qu'un solitaire aura avantage à se joindre au groupe. Il arrive un équilibre de Nash à la taille de groupe G^* , c'est-à-dire la taille où un solitaire

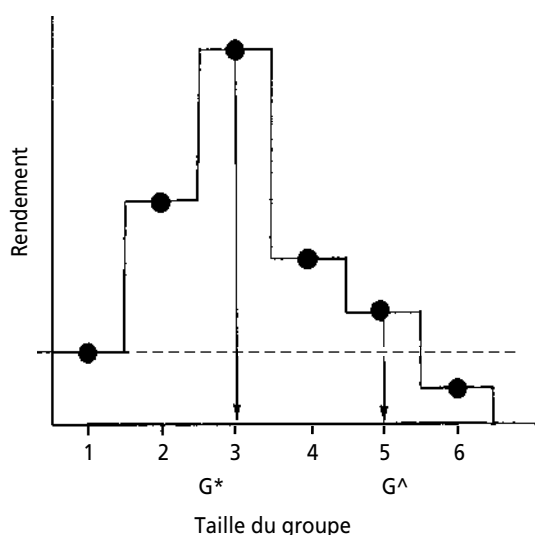


Figure 6.8 Exemple d'instabilité de la taille de groupe optimale (G^*) en faveur de la taille stable (G^A) chez les épaulards.

Le rendement d'un solitaire est amélioré lorsqu'il se joint à un autre individu et il sera donc tenté de se joindre à un autre solitaire. Un solitaire gagnerait aussi à se joindre à ces deux pour former un groupe de trois. Même si le groupe de trois jouit d'un rendement maximal, un solitaire peut toujours gagner à se joindre à ce groupe pour former un groupe de quatre. Les solitaires seront attirés vers le groupe tant et aussi longtemps que le rendement du groupe rejoint par un solitaire donne un rendement supérieur à celui de rester seul (le pointillé horizontal). Pour ce graphique, cette condition se produit lorsque le groupe atteint cinq individus. À cette taille, un sixième membre ferait moins bien qu'un solitaire. Les solitaires ne peuvent donc gagner à se joindre et les individus qui font déjà partie du groupe ne peuvent faire mieux en le quittant. La taille de groupe cinq est donc un équilibre de Nash et représente la taille de groupe stable (G^A).

ne peut faire mieux en se joignant à un groupe et un membre du groupe ne peut faire mieux en le quittant pour la vie solitaire (Figure 6.8). Il s'ensuit le **paradoxe du gréganisme** selon lequel l'avantage sélectif d'être en groupe fait en sorte que la taille du groupe croît jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'avantage à être en groupe. Ce paradoxe illustre bien le point que nous expliquions plus haut : *la sélection naturelle ne mène pas toujours à la maximisation des gains.*

b) À bas le paradoxe du gréganisme

En appliquant le raisonnement décrit plus haut aux données collectées par Baird et Dill (1996), on s'attend à ce que les épaulards se retrouvent dans des groupes d'équilibre de Nash composés de huit à neuf chasseurs

(Figure 6.4), or Baird et Dill observent les épaulards dans des groupes qui se rapprochent davantage de la taille optimale. Il faut donc revoir l'argument ou bien conclure que les groupes de chasse d'épaulards ne sont pas le résultat d'une tentative des individus de maximiser leurs succès de chasse.

Le paradoxe du gréganisme découle d'un certain nombre de présupposés qui ne sont peut-être pas toujours applicables. Par exemple, il est possible que les individus déjà au sein du groupe opposent une résistance à ceux qui veulent s'y joindre. Dans ce cas, la taille du groupe passe un peu plus sous le contrôle du groupe et on peut s'attendre à ce que la taille se rapproche plus des intérêts des membres du groupe, c'est-à-dire de la taille optimale (G^* ; figure 6.8). Bien qu'il semble normal de s'attendre à une forme de résistance aux intrus de la part du groupe, il n'est pas toujours évident de voir comment cette résistance peut s'organiser. En effet, qui au sein du groupe est disposé à payer les coûts inhérents à la défense vis-à-vis des nouveaux arrivants?

Ce problème de la coordination de la résistance aux intrus est illustré avec éloquence chez les lionnes. Robert Heinsohn et Craig Packer (1995) ont fait écouter des rugissements de femelles étrangères aux lionnes d'un territoire. Les lionnes réagissent à ce genre d'expérience en s'approchant agressivement des haut-parleurs. Lors de ces expériences, Heinsohn et Packer (1995) notèrent que certaines lionnes avaient tendance à lésiner sur la défense alors que d'autres prenaient systématiquement le rôle de leader. Il apparaît que toutes les lionnes ne sont pas prêtes à payer les coûts de la défense du groupe et cette dissension au sein d'un groupe peut expliquer que la taille réalisée dépasse la taille optimale.

La défense commune d'un territoire constitue un problème central dans toute l'étude des comportements sociaux : l'exploitation de l'investissement consenti par les congénères. Dans le cas des lionnes, certaines exploitent les comportements défensifs de leurs compagnes. Elles profitent de l'accès à un territoire défendu sans payer en entier le coût défensif nécessaire pour en maintenir l'accès exclusif. Ce problème est récurrent et réapparaît dès qu'un groupe exploite des ressources ou adopte un comportement collectif.

Pour en revenir aux épaulards, nous constatons donc que les groupes prédits par l'équilibre de Nash sont plus grands que ceux observés par Baird et Dill (1996). Notre analyse nous mène donc à conclure que chez les épaulards chassant le phoque, la taille du groupe de chasse semble être contrôlée plus par les individus

qui sont déjà au sein du groupe que par les intrus qui voudraient s'y joindre. Cette conclusion indique qu'il serait intéressant d'explorer plus avant les mécanismes sociaux qui sont responsables de la formation de groupes de chasse, car leur taille suppose un contrôle et donc une certaine coordination des efforts de la part des membres du groupe. Il serait intéressant, par exemple, de savoir si comme chez les lionnes, certains individus tentent d'exploiter les efforts des autres.

6.3 LA RECHERCHE DES PARCELLES AU SEIN DE GROUPES

Dans les sections précédentes, la localisation d'une parcelle de nourriture n'est pas problématique. Nous supposons en effet, par exemple dans le modèle DLI, que les individus connaissent l'emplacement précis des parcelles en plus de leurs valeurs intrinsèques. Maintenant, nous nous tournons vers le cas où les parcelles sont dissimulées de sorte que les individus doivent les chercher pour espérer en trouver. Lorsque les membres d'un groupe cherchent à découvrir de la nourriture, il est fréquent d'observer que les découvertes des uns en nourrissent plusieurs. C'est-à-dire que lorsqu'un individu découvre la nourriture il semble en informer les autres, volontairement ou non, attirant du même coup les compétiteurs. Il s'ensuit alors soit une intense compétition par exploitation où chacun tente de manger plus vite que l'autre, soit une compétition par affrontement où certains individus profitent de leur avantage compétitif pour exclure les autres de la découverte. Nous sommes en droit de nous demander si tous les membres du groupe vont participer à la recherche de nourriture ou bien si certains tentent de se spécialiser dans l'exploitation des découvertes des autres. Nous abordons ici ce problème de la recherche des parcelles au sein de groupes.

6.3.1 Le modèle de base : le partage d'information

Quand l'individu qui découvre une parcelle se voit immédiatement rejoint par tous les autres membres du groupe, on peut dire qu'il y a eu partage d'information entre les membres du groupe. Il est possible, dans le cas le plus simple, que les individus qui sont à la recherche de nourriture soient aussi capables, et ce de manière concurrente, de surveiller les autres

membres du groupe. Ainsi, dès qu'un d'entre eux fait une découverte, il est possible de s'y joindre. Dans ce cas, il est assez aisé de prédire que la seule SÉS possible est que tous les membres du groupe qui détectent une découverte s'y joignent immédiatement. C'est la seule SÉS possible dans la mesure où c'est une solution de Nash : il est impossible de faire mieux lorsque tous les autres membres du groupe usent de la même stratégie. Imaginons, par exemple, un individu qui dans ce genre de groupe déciderait de se joindre à moins de parcelles détectées par les autres, disons 50 % des découvertes détectées. Il n'aurait alors accès qu'à la moitié de la nourriture découverte par les autres membres du groupe alors que ceux-ci auraient tous accès à deux fois plus de découvertes, en plus de s'accaparer d'une part de toutes ses découvertes personnelles. Il ne peut donc y avoir d'avantage à ne pas se joindre aux autres, c'est un équilibre de Nash et une SÉS. Cela veut dire que pour un observateur qui regarde un groupe de taille G et qui note la fréquence du partage d'information, la fréquence attendue sera de $(G-1)/G$, c'est-à-dire le groupe entier moins le découvreur. Plus la taille du groupe sera importante et plus il y aura de partage de nourriture. Nous reviendrons sur le rôle du partage de l'information lorsque nous aborderons l'agrégation au chapitre 12.

6.3.2 Le jeu producteur/chapardeur

Imaginons maintenant le même scénario de recherche de nourriture en groupe, sauf que dans ce cas, il est impossible à un individu de rechercher sa nourriture et de détecter les découvertes de ses compagnons simultanément. Cette incompatibilité peut découler de contraintes environnementales (chercher dans de hautes herbes), sensorielle (les yeux ne peuvent voir de près et de loin en même temps) ou cognitive (il est difficile de se concentrer sur deux tâches à la fois). Quelle que soit la cause de l'incompatibilité, chaque individu fait face à un choix entre chercher sa nourriture ou repérer un compagnon qui en a trouvé. Cette constatation soulève une question : est-il plus profitable d'investir soi-même dans la production de ressources ou est-il plus rentable de s'en remettre à l'investissement de recherche des autres membres du groupe? La réponse dépend de la proportion des membres du groupe qui s'adonnent déjà à la recherche de nourriture. Si cette proportion est faible, alors il devient plus profitable de chercher sa nourriture soi-même. En revanche, si la proportion d'individus qui

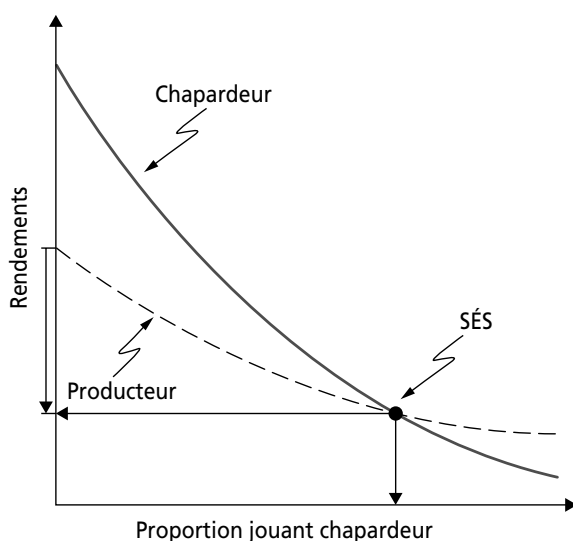


Figure 6.9 Les rendements des stratégies producteur et charardeur en fonction de la proportion de charardeurs.

Les charardeurs font mieux que les producteurs lorsque la proportion de charardeurs est faible. Les charardeurs font pires que les producteurs lorsque les charardeurs sont nombreux. Les courbes de rendement se croisent donc à une fréquence intermédiaire de charardeurs. À cette fréquence, les rendements des deux stratégies sont égaux et la population a atteint une stratégie évolutivement stable (SÉS) composée d'un mélange des deux stratégies car aucune n'est une SÉS. La flèche verticale vers le bas sur l'ordonnée donne une indication de la réduction du rendement de la population qui passe d'un état entièrement producteur vers l'état stable SÉS. L'évolution mène vers le point SÉS même si son rendement est inférieur à celui d'une population composée entièrement d'individus producteurs.

cherchent est élevée, il est plus profitable de s'en remettre à la recherche des autres (Figure 6.9). Cette fréquence-dépendance des récompenses nous amène à nous tourner vers l'analyse d'un jeu, il s'agit ici du jeu des **producteurs/charardeurs** (*producer-scrourger* en anglais) qui fut proposé pour la première fois par les Britanniques Christopher Barnard et Richard Sibly (1981).

Dans le jeu producteur/charardeur deux stratégies s'affrontent. La stratégie **producteur** qui consiste à chercher sa propre nourriture et ne manger que celle-là, et la stratégie **charardeur** qui consiste à chercher, à repérer et ne manger que les découvertes faites par les individus engagés dans la stratégie producteur. Le rendement de ces stratégies est négativement fréquence-dépendant. La stratégie producteur fait mieux que la stratégie charardeur lorsque la stratégie

charardeur est répandue et l'inverse est vrai lorsque la stratégie charardeur est rare (Figure 6.9).

Les courbes de rendement des deux stratégies (Figure 6.9) illustrent assez bien la solution du jeu. D'une part, la stratégie charardeur ne peut jamais se qualifier comme SÉS car tous les individus attendraient la découverte d'une ressource qui ne viendrait jamais. Ils mourraient donc tous de faim! En revanche, la stratégie producteur ne qualifie pas non plus comme SÉS. Une population composée uniquement de producteurs serait vulnérable à l'invasion par la stratégie charardeur car, lorsque les charardeurs sont rares, la stratégie a un rendement supérieur à la stratégie producteur; La fréquence des charardeurs ira donc en augmentant, que ce soit par l'effet de la sélection naturelle opérant sur la succession des générations ou l'effet de la plasticité éthologique de l'animal qui lui permet de s'ajuster aux alternatives les plus rentables. Cet accroissement de la stratégie charardeur se poursuivra tant qu'elle sera plus avantageuse que son alternative. Compte tenu de la fréquence dépendance décrite dans la figure 6.9, il existe nécessairement une fréquence de charardeur qui génère un équilibre stable où les deux stratégies ont exactement le même rendement. L'évolution des fréquences des stratégies se bloque alors à cette fréquence, la population a atteint une SÉS mixte où cohabitent les deux stratégies.

Ce mélange peut prendre plusieurs formes. Il peut être constitué d'individus qui agissent toujours comme producteur ou toujours comme charardeur. La sélection naturelle s'effectuerait alors sur le nombre d'individus de chaque stratégie et l'équilibre serait atteint après un certain nombre de générations. L'équilibre peut aussi être composé d'individus qui alternent tous de manière aléatoire entre des épisodes producteur et charardeur à la fréquence SÉS (comme ce fut le cas des cichlidés de Godin et Keenleyside (1984) décrit ci-dessus comme exemple de la DLI). Dans ce cas, si on prenait un instantané du groupe on observerait que chacun des individus est soit en train de jouer producteur ou soit en train de jouer charardeur. Cependant, en cumulant les épisodes sur une plus longue période, nous constaterions que les individus sont tous semblables, jouant tantôt producteur tantôt charardeur. Il existe aussi une troisième manière d'arriver à la fréquence SÉS de producteur/charardeur. Il est possible par exemple qu'une combinaison de spécialistes qui sont toujours un ou toujours l'autre et des flexibles qui s'ajustent aux conditions locales arrive à la fréquence SÉS, c'est-à-dire un mélange des deux solutions précédentes.

a) Deux conséquences importantes de l'analyse des jeux et de la SÉS

Il est utile d'explorer une conséquence importante qui découle de cette analyse des jeux et des SÉS. On serait en droit de se demander pourquoi les charardeurs existent ? Dans l'analyse d'optimalité simple qui caractérisait le chapitre précédent, on expliquerait l'existence des charardeurs en montrant comment ce comportement profite à celui qui l'utilise. Mais cette explication ne tient plus car, lorsque l'équilibre des stratégies est atteint à la fréquence SÉS, les individus charardeurs n'ont aucun avantage sur les individus de la stratégie producteur. La SÉS se caractérise justement par le fait qu'aucune des deux stratégies n'est plus avantageuse que l'autre. La stratégie charardeur n'existe donc pas parce qu'elle est avantageuse. Mais alors, pourquoi est-elle présente ? Parce que son absence, c'est-à-dire une population composée entièrement d'individus producteurs, n'est pas stable du point de vue évolutif. En fait, dans la plupart des conditions écologiques que nous retrouvons dans la nature, la stratégie charardeur fait toujours partie de la SÉS.

Cette analyse du jeu producteur/charardeur nous enseigne aussi une autre caractéristique propre aux SÉS. Dans le chapitre précédent, nos solutions optimales maximisaient l'aptitude des individus qui les utilisaient. Ainsi une population d'individus qui adoptent tous la stratégie optimale aura une aptitude moyenne supérieure à une population qui serait com-

posée d'individus adoptant des stratégies non optimales. Ce n'est plus le cas ici. Avec la figure 6.9, il est aisé de constater que les individus d'une population sans charardeur auraient une aptitude moyenne supérieure à la population qui a atteint la SÉS. Cela veut dire que la sélection naturelle dans ce cas génère une situation où tous les membres de la population souffrent d'une baisse sensible d'aptitude. Cependant, il devient clair que la stratégie charardeur n'est pas avantageuse puisqu'elle impose un coût à l'ensemble du groupe, y compris ceux qui jouent charardeur. La stratégie charardeur existe malgré le coût qu'elle impose aux autres parce que la stratégie producteur seule n'est pas une SÉS. L'existence des charardeurs au sein d'un groupe est la conséquence historiquement inévitable de la sélection naturelle qui, encore une fois, de par le fait que ce sont les individus et non le groupe qui sont la cible de la sélection, ne génère pas la solution la plus rentable dans le cadre d'un jeu mais bien celle qui est la plus stable.

b) Combien de charardeurs ? Un test du modèle

L'analyse précédente nous prédit qu'il doit y avoir des charardeurs à l'équilibre dans plusieurs groupes, mais pour tester le jeu il faut une prédiction quantitative et donc un modèle. Il existe déjà plusieurs versions de modèles de jeux producteur/charardeur appliqués aux situations d'approvisionnement (Giraldeau et Caraco 2000) mais pour l'instant, la version la plus simple peut faire l'affaire (voir encart 6.3). Cette version

Encart 6.3

Un modèle déterministe du jeu producteur/charardeur

Un modèle se construit à partir d'un scénario plausible qui fixe les présupposés de l'analyse. Nous supposons qu'un groupe de G individus cherchant des parcelles qui contiennent F proies indivisibles. Parmi ces individus, pG s'adonnent à la stratégie producteur et $qG = (G - pG)$ s'adonnent à la stratégie charardeur. Un producteur découvre une parcelle à la fréquence λ . Les pG producteurs génèrent des parcelles à la fréquence totale de $pG\lambda$. Lorsqu'un producteur découvre une parcelle, il réussit à consommer a proies avant l'arrivée des charardeurs : c'est l'**avantage du découvreur**. Le producteur reste dans la parcelle lorsque les charardeurs arrivent et obtient sa juste part des $A = (F - a)$ proies qui restent à être partagées entre le producteur et les qG charardeurs.

Il est possible d'estimer le rendement de la stratégie producteur (Wp) et charardeur (Wc) en tenant compte de la fréquence de l'alternative dans la population. On recherche la fréquence d'équilibre de producteur p^* algébriquement puisqu'elle suppose l'égalité des rendements.

$$Wp = Wc$$

$$\lambda \left(a + \frac{A}{qG} \right) = pG\lambda \left(\frac{A}{1 + qG} \right)$$

$$p^* = \frac{a}{F} + \frac{1}{G}$$

Il découle donc de cette analyse que la proportion des producteurs au sein d'un groupe augmente avec la **part du découvreur** (a/F), cette partie de chaque parcelle qui va à l'usage exclusif du découvreur, et décroît avec la taille du groupe.

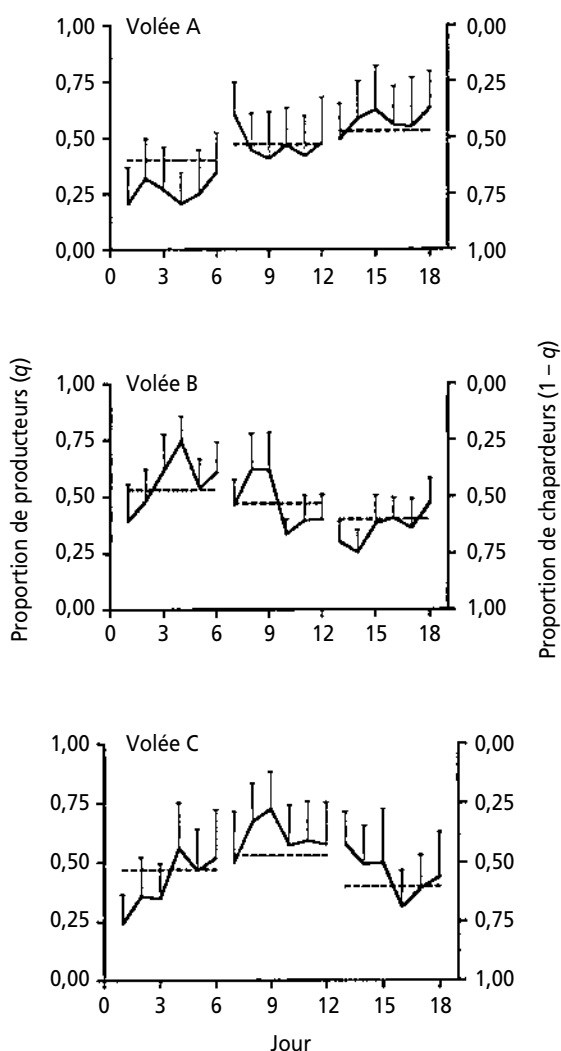


Figure 6.10 Effet de la part du découvreur sur la proportion des parcelles exploitées par le Producteur. Trois volées de cinq capucins damiers (*Lonchura punctulata*) ont été utilisées. Chaque volée a été soumise aux mêmes trois niveaux d'agrégation des parcelles générant des parts au découvreur différentes mais dans une séquence distincte. Les points représentent la moyenne (plus l'écart type) pour les cinq individus du groupe ce jour-là. La ligne pointillée présente la prédiction basée sur la part au découvreur. Modifié de Giraldeau et Caraco (2000).

du modèle prédit que la fréquence des chapardeurs dans un groupe dépend de la taille du groupe G et de a/F , la **part du découvreur** (*finder's share* en anglais) où a est le nombre de proies consommées par le producteur avant l'arrivée des chapardeurs et F le nombre total de proie dans la parcelle. La prédiction que la fréquence des chapardeurs dépend de la part du découvreur a été testée à deux reprises avec des capucins damiers (*Lonchura punctulata*) de petits oiseaux

estrididés du Sud-est asiatique (Giraldeau et Livoreil 1998, Coolen *et al.* 2001).

Ces oiseaux sont particulièrement sociables et vivent naturellement en groupe. Ils ne se livrent que très rarement à des actes agressifs pendant l'alimentation et partagent paisiblement les parcelles de graines qu'ils exploitent. Les capucins damiers sont communément utilisés comme oiseaux de compagnie et sont donc faciles à garder en captivité. Pour pouvoir tester l'effet de la part du découvreur sur la fréquence des chapardeurs dans un groupe, il faut pouvoir manipuler cette variable. La part du découvreur dépend de la richesse des parcelles et de leur nombre. En effet, de nombreuses petites parcelles contenant peu de graines chacune offrent des parts au découvreur plus importantes que des parcelles plus riches et moins nombreuses. C'est donc en faisant varier la taille et le nombre des parcelles disponibles dans des volières que la Française Barbara Livoreil entreprit de mettre le modèle à l'épreuve avec trois volées de cinq capucins damiers s'approvisionnant à partir de trois niveaux d'agrégation de parcelles, élevé (200 graines réparties dans 10 parcelles), moyen (200 graines réparties dans 20 parcelles) et faible (200 graines réparties dans 40 parcelles) (Giraldeau et Livoreil 1998). Chaque volée de capucins s'alimentait cinq fois par jour pendant six jours consécutifs sur un niveau d'agrégation avant de passer au niveau suivant. Chaque volée a été soumise à une séquence différente de niveaux d'agrégation. À chacun des cinq épisodes quotidiens, elle notait les comportements d'un des membres de la volée, comptant le nombre de fois où il s'alimentait à partir d'une parcelle qu'il avait découverte *vs* une parcelle qui avait été découverte par un autre membre de la volée. À la fin, la proportion des parcelles exploitées à titre de producteur *vs* chapardeur avait changé en fonction du niveau d'agrégation des graines (Figure 6.10). En effet, les oiseaux ont investi proportionnellement plus dans la stratégie chapardeur lorsque les parcelles offraient des parts au découvreur plus faibles parce qu'elles étaient plus riches et moins nombreuses.

Il est important de contraster la prédiction du modèle du jeu producteur/chapardeur avec la prédiction du jeu du partage de l'information. En effet, ce dernier prédit toujours la même fréquence de chapardeur soit $(G-1)/G$ ou dans ce cas précis 0,80. Les oiseaux semblent se comporter d'avantage comme le prédit le jeu producteur/chapardeur que le jeu du partage de l'information. Cela veut dire que chez les capucins damiers, l'activité de recherche de sa propre

nourriture n'est probablement pas compatible avec la détection des opportunités de se joindre aux découvertes des autres (Coolen *et al.* 2001).

6.4 EXPLOITATION SOCIALE DES PARCELLES

Les étourneaux décrits au début de ce chapitre ont, à un certain moment, décidé d'abandonner la pelouse qu'ils exploitaient pour en trouver une autre. Cette décision de quitter une parcelle est semblable à celle abordée dans le chapitre 5 pour des animaux solitaires. Voyons maintenant en quoi la présence de compétiteurs sur la pelouse change le problème relié à l'exploitation optimale.

6.4.1 Présence d'information publique

Alors que dans le cas de l'alimentation solitaire, les animaux ne pouvaient avoir accès qu'à l'information qui était disponible à partir de leur propre interaction avec l'environnement, c'est-à-dire à l'**information privée**, dans des situations de groupe il est possible d'avoir accès à l'information qui est produite par les interactions des autres membres du groupe avec l'environnement ce que l'États-unien Thomas Valone appelle **information publique** (Valone 1989) terme utilisé en économie humaine. Par exemple, un étourneau parmi ceux qui cherchent sur la pelouse peut être malchanceux dans ses recherches et conclure que la valeur de cette pelouse est plus faible que sa valeur véritable. Cependant, la vue d'un compagnon qui lui semble plus chanceux peut venir tempérer cette estimation de la valeur de la pelouse. Ce serait alors un cas d'utilisation d'information publique (les succès du compagnon) en combinaison avec l'information privée (succès/insuccès par essai/erreur du sujet) pour en venir à tempérer l'estimation de la valeur de la parcelle exploitée.

La Canadienne Jennifer Templeton fut parmi les premières à démontrer expérimentalement l'utilisation d'information publique, justement avec des étourneaux (Templeton et Giraldeau 1996). S'inspirant du problème que Lima avait posé à ses pics (voir chapitre 5) elle offre à ses étourneaux en volières deux parcelles qui offrent chacune 30 puits qui peuvent contenir une larve de ténébrion ou pas. Les étourneaux sont entraînés dans le dispositif à avoir des parcelles de deux qualités : entièrement vides ou partiellement

vides. Afin de connaître la qualité d'une parcelle, l'étourneau doit sonder les puits un à un. Lors des tests cependant, Templeton change les conditions au moment du test en offrant toujours, à l'insu de ses sujets, deux parcelles totalement vides et compte le nombre de puits sondés avant que l'animal n'abandonne sa parcelle pour explorer l'autre parcelle. Si les étourneaux utilisent de l'information publique pour estimer la qualité d'une parcelle, alors le nombre de puits vides sondés avant le départ devrait être plus élevé pour un étourneau solitaire que pour un étourneau en présence d'un congénère qui sonde sans plus de succès les trous de la parcelle. De plus, elle offre à ses sujets deux qualités de compagnons. Des compagnons qui produisent beaucoup d'information publique parce qu'ils ont été préalablement entraînés à sonder tous les trous d'une parcelle et un compagnon qui produit peu d'information publique ayant été entraîné à ne sonder que quelques trous. Templeton trouve que le nombre de trous sondés est affecté par la présence et la qualité du compagnon, exactement comme on s'y attendrait si les étourneaux utilisaient de l'information publique pour estimer la qualité de la parcelle qu'ils exploitent (Figure 6.11).

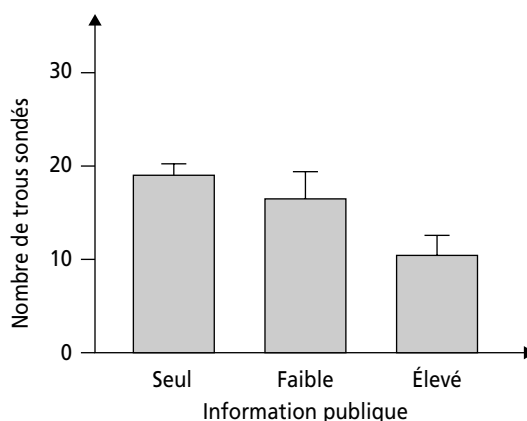


Figure 6.11 Influence de l'information publique sur le nombre de trous sondés avant de partir par un étourneau (*Sturnus vulgaris*) confronté à un problème d'évaluation de la qualité de parcelles.

Nombre moyen (+ erreur standard de la moyenne) de trous vides sondés avant l'abandon d'une parcelle lorsque l'oiseau est testé seul, avec un partenaire qui produit une quantité d'information publique « faible » ou « élevée ». L'animal sonde le plus grand nombre de trous vides avant de quitter une parcelle lorsqu'il est seul. Le nombre de trous sondés avec un partenaire est d'autant plus faible que ce partenaire produit une quantité élevée d'information publique.

Modifié de Templeton et Giraldeau (1996).

6.4.2 Arrivée séquentielle de compétiteurs

Un individu solitaire qui découvre une parcelle peut décider seul de son temps optimal d'exploitation (voir chapitre précédent). En revanche, dans un groupe un individu qui trouve une parcelle est souvent rejoint assez rapidement par un certain nombre d'individus (voir ci-dessus le jeu de partage d'information et le jeu producteur/chapardeur) qui viennent modifier la donne. Ces nouveaux arrivants doivent très probablement avoir un effet sur le taux d'exploitation d'une parcelle et peuvent donc avoir un effet sur le temps d'exploitation de cette parcelle.

C'est le Canadien Guy Beauchamp qui le premier propose un modèle qui examine de manière plus formelle l'effet que pourrait avoir l'arrivée de chapardeurs sur le temps d'exploitation du découvreur (Beauchamp et Giraldeau 1997). Il propose un modèle graphique simplifié du théorème de la valeur marginale (voir chapitre 5) qu'il adapte à l'arrivée des chapardeurs après un bref délai d'exploitation par le découvreur (Figure 6.12). En se fondant sur les principes de l'exploitation opti-

male de la parcelle, il prédit que les découvreurs de parcelles devraient les quitter dès l'arrivée des chapardeurs si l'effet de ces chapardeurs sur le taux d'exploitation de la parcelle est très marqué, ou si le temps de recherche nécessaire à la découverte de la prochaine parcelle est court. Donc, si les milieux sont riches ou l'interférence intense, les découvreurs devraient quitter la parcelle dès l'arrivée des chapardeurs. À l'inverse, si les milieux sont pauvres ou si l'interférence est faible, les découvreurs devraient rester à la parcelle après l'arrivée des chapardeurs. Beauchamp met son modèle à l'épreuve avec des volées de capucins damiers et trouve que les découvreurs se comportent exactement comme son modèle le prédit.

6.4.3 Arrivée simultanée des compétiteurs

Depuis au moins 1978, il existe des modèles qui examinent l'exploitation optimale des parcelles lorsque les compétiteurs arrivent simultanément. C'est le Britannique Geof Parker (1978) qui le premier

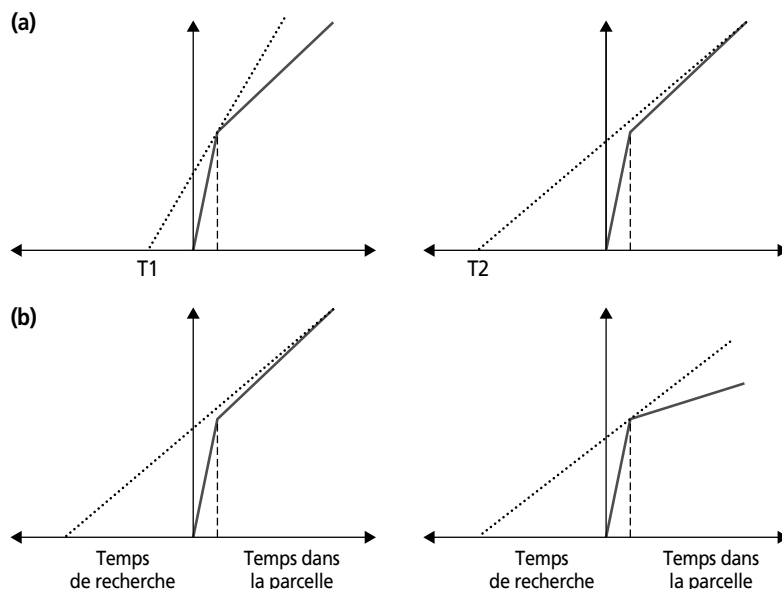


Figure 6.12 Effet de l'arrivée de compétiteurs sur le temps d'exploitation d'une parcelle.

Modèle graphique du temps optimal à passer dans une parcelle lorsqu'un groupe de chapardeurs se joint au découvreur après un bref délai. La ligne verticale pointillée marque le moment de l'arrivée de compétiteurs. Le modèle utilise la méthode de la tangente décrite dans la figure 5.7. Les abscisses sont divisées par l'ordonnée à droite en une portion qui correspond au temps dans la parcelle qui augmente vers la droite et, à gauche, au temps de recherche qui augmente vers la gauche. L'ordonnée représente la quantité de nourriture exploitée dans la parcelle. **(a)** Effet de l'augmentation du temps de recherche des parcelles sur le temps de départ optimal. Lorsque ce temps est court (T_1) le découvreur d'une parcelle devrait quitter dès l'arrivée des compétiteurs. Lorsque ce temps est long (T_2), le découvreur devrait rester après l'arrivée des compétiteurs. **(b)** Effet de l'intensité de l'interférence imposée au découvreur par l'arrivée des compétiteurs. Lorsque cette interférence est faible, le découvreur devrait rester après l'arrivée des compétiteurs. Cette interférence diminue la pente des gains par unité de temps après l'arrivée des compétiteurs. Le découvreur devrait quitter à l'arrivée des compétiteurs lorsque ces derniers imposent une forte interférence (ce cas correspond plus ou moins à la stratégie chapardeur). Tiré de Beauchamp et Giraldeau (1997).

propose un modèle d'exploitation sociale des parcelles, mais dans le contexte de l'insémination des femelles de mouches scatophages (*Scatophaga stercoraria*). Son modèle pour le cas des parcelles avec épuisement se transpose littéralement à l'exploitation de ressources alimentaires (Giraldeau et Caraco 2000). Depuis cette date, les Hollandaises Marianne Sjerps et Patsy Haccou (1994) ont transformé le problème en jeu à proprement parler. Elles analysent le temps de résidence dans une parcelle comme une guerre d'usure entre les compétiteurs, chacun choisissant un temps qui tente d'établir un compromis entre un départ trop hâtif qui a l'avantage de favoriser la prochaine parcelle avec peu de compétiteurs, mais le désavantage de laisser derrière trop de ressources aux compétiteurs, et un départ tardif qui lui a l'avantage de réduire la quantité de ressource laissée aux compétiteurs dans la parcelle exploitée, mais le désavantage d'augmenter la quantité laissée aux compétiteurs dans la parcelle suivante. Le jeu proposé par Sjerps et Haccou est cependant assez technique et dépasse le niveau d'un texte d'introduction.

6.5 LE CHOIX DES PROIES EN SITUATION COMPÉTITIVE

Un animal solitaire qui exploite une parcelle peut choisir ses proies en fonction du rendement que lui procure sa stratégie de choix. Mais lorsque deux individus exploitent la même parcelle simultanément, la stratégie de choix d'un des individus aura une incidence sur le rendement des stratégies de l'autre. Par exemple, le rendement de la spécialisation sur la proie la plus profitable dans une parcelle avec deux types de proies de profitabilités inégales sera affecté de manière différente selon que le compétiteur se spécialise aussi ou utilise une stratégie généraliste.

L'exploitation concurrente d'une parcelle par plus d'un individu a été assez peu modélisée car le problème se révèle mathématiquement complexe, le choix étant affecté à la fois par l'épuisement des parcelles, un effet ignoré par les modèles de proies classiques présentés dans le chapitre précédent, et par le choix des compétiteurs. À ce jour, seuls Heller (1980) et Mitchell (1990) examinent par modélisation dans un contexte de choix alimentaire l'effet que peut avoir l'ajout de compétiteurs sur le choix des proies dans des parcelles qui s'épuisent. La présentation détaillée de ces modèles dépasse encore une fois le niveau d'un ouvrage d'introduction mais il est important de retenir

que les deux modèles prédisent le même effet des compétiteurs, effet qui, quoique relativement contre-intuitif, peut néanmoins se comprendre intuitivement.

Un animal seul a le loisir d'exploiter exclusivement la meilleure proie d'une parcelle jusqu'à ce que sa densité chute, rendant la généralisation sur les deux proies plus profitable. La densité critique de proie profitable où l'animal étend son choix aux deux proies dépend des mêmes principes qui s'appliquent au modèle des proies du chapitre 5. Lorsqu'on ajoute des compétiteurs, Michell (1990) démontre que la densité critique qui marque le passage à la stratégie généraliste sera retardée. La raison est simple : quand l'animal est seul, il peut se permettre de devenir généraliste à une densité plus élevée de proies profitables car en bout de ligne, ces proies restent disponibles à son usage exclusif. Cela n'est plus vrai lorsque l'animal est en compétition. Un individu qui étend son choix aux deux proies passera un certain temps à exploiter des proies de moindre profitabilité, temps pendant lequel son compétiteur pourra continuer à épuiser le stock de proies plus profitables. L'effet des compétiteurs est donc d'allonger le temps où les individus demeurent spécialisés sur la proie la plus profitable. Cette stratégie est stable car bien qu'elle résulte en une efficacité moindre pour les deux compétiteurs, toute stratégie alternative demeure vulnérable à l'exploitation. Nous voici donc encore devant une situation où l'évolution par sélection naturelle ne mène pas vers la stratégie la plus performante mais celle qui est la plus stable et donc la moins sujette au remplacement par une alternative. Pour une parcelle qui offre un assortiment de deux proies de profitabilité distinctes, nous prédisons que l'exploitation en groupe mènera à une surexploitation de la proie la plus profitable comparée à l'exploitation solitaire.

CONCLUSION

Le chapitre 5 marquait notre première tentative d'appliquer le raisonnement évolutif à l'étude du comportement animal. Nous étions partis avec une vision très simple du comportement de recherche alimentaire. Maintenant, au vu de ce que nous avons détaillé dans ces deux chapitres sur l'approvisionnement, nous sommes bien obligés de changer profondément cette vision. La correspondance entre tous les détails du comportement d'approvisionnement et ce que l'on peut prédire sur la base d'un simple raisonnement qui

postule que ces comportements sont le fruit d'un processus de sélection favorisant les individus qui transmettent le mieux leurs gènes (c'est-à-dire ceux qui ont la plus forte aptitude phénotypique) est particulièrement frappante. Il n'est, bien entendu, nul besoin pour ces animaux qui se comportent de la sorte d'effectuer les calculs plus ou moins complexes que nous avons développés. En aucun cas, notre formalisation n'implique que les animaux font effectivement les mêmes raisonnements. Ces raisonnements ne nous servent qu'à faire des prédictions testables. Par contre, ce type d'approche hypothético-déductive nous permet d'affirmer que ces comportements ont été très probablement façonnés au cours de l'évolution par des processus de sélection qui ont conduit à leur optimisation. Ces comportements si sophistiqués ne sont en fait que le fruit de ces processus de sélection. Nous aurons de nouveau très souvent l'occasion au cours de cet ouvrage de constater cet incroyable pouvoir prédictif de l'approche évolutionniste. C'est à notre avis dans ce pouvoir prédictif que réside le principal argument en faveur d'une vision adaptationniste du comportement.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

BARNARD C.J. et SIBLY R.M. – 1981, Producers and scroungers : A general model an dits application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, n° 29, p. 543-555.

CARACO T. et PULLIAM R. – 1984, « Sociality and survivorship in animals exposed to predation », dans PRICE P.W., SLOBODCHIKOFF C.N. et GAUD W.S., *A New Ecology : Novel Approaches to Interactive Systems*, p. 179-309. Wiley Interscience, New York.

CLARK C. C. et MANGEL M. – 1984, Foraging and flocking strategies : Information in an uncertain environment. *American Naturalist*, n° 123, p. 626-641.

FRETWELL S. D. – 1972, *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton.

FRETWELL S.D. et LUCAS H.L. – 1970, On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, n° 19, p. 16-36.

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

HAMILTON W.D. – 1971, Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, n° 31, p. 295-311.

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

PULLIAM R.H. et CARACO T. – 1985, « Living in groups : is there an optimal group size », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, p. 122-147. 2^e éd., Sinauer Associates, Sunderland.

SIBLY R.M. – 1983, Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour*, n° 31, p. 947-948.

TEMPLETON J.J. et GIRALDEAU L.-A. – 1996, Vicarious sampling : The use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 38, p. 105-113.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Si les proies se distribuent de manière libre et idéale dans un environnement où certaines parcelles sont plus riches que d'autres et qu'en plus les prédateurs de ces proies se distribuent aussi de manière libre et idéale en fonction de ces proies, lesquelles des proies dans les parcelles riches ou pauvres subissent le plus haut taux de prédation par individu ?
 2. Dans une situation d'économie d'agrégation qu'arriverait-il à la taille attendue du groupe si le contrôle de la taille était entièrement sous la gouverne des intrus mais que ceux-ci étaient génétiquement apparentés aux membres du groupe ?
 3. D'après vous, lequel du jeu producteur/chapardeur ou du jeu partage d'information permet au groupe d'avoir le plus haut rendement en terme d'approvisionnement ?
 4. Voyez si vous pouvez en raisonnant arriver à prédire si l'exploitation d'une parcelle par des individus qui y arrivent tous en même temps serait plus ou moins intensive que son exploitation par un individu solitaire. Tentez de justifier votre réponse.
 5. Imaginez l'expérience que vous feriez pour tester le modèle graphique de Guy Beauchamp (Figure 6.12).
-

La sélection d'un lieu de reproduction

7.1 INTRODUCTION

Un des présupposés fondamentaux des approches développées dans les deux chapitres précédents est que l'environnement dans lequel vivent les espèces animales est hétérogène à différentes échelles spatiales et temporelles. De ce fait, les individus qui sont capables, pour une raison ou pour une autre, d'occuper les portions de l'environnement les plus favorables à leurs activités ont un avantage sélectif évident. Ainsi, l'hétérogénéité de l'environnement engendre nécessairement une pression de sélection en faveur de l'apparition au cours de l'évolution de stratégies de choix du lieu de vie permettant *in fine* aux individus d'occuper les habitats au sein desquels leur aptitude phénotypique sera la plus élevée possible. Ce raisonnement est valable quelle que soit l'activité à laquelle on s'intéresse. Dans les deux chapitres précédents, nous nous sommes intéressés au choix du lieu d'alimentation. Dans le présent chapitre, nous allons analyser le cas du choix du lieu de reproduction.

7.1.1 En quoi la sélection d'un lieu de reproduction diffère de celle d'un lieu d'approvisionnement ?

Il existe de nombreuses différences entre la sélection d'un lieu de reproduction et celle d'un lieu d'approvisionnement. Ces différences sont telles qu'elles justifient une approche disjointe de ces deux questions. La principale différence réside dans le fait que les échelles de temps impliquées sont très contrastées : une estimation unitaire d'une parcelle d'alimentation prend en général de l'ordre de la seconde ou de la minute selon la biologie des espèces. Donc, chaque individu peut effectuer très rapidement une série d'échantillonnages de la même parcelle d'alimentation sans payer un coût élevé en termes de temps. Effec-

tuer une seule estimation de la qualité d'une parcelle dans le contexte de la reproduction implique de s'y reproduire, et donc de passer l'entièreté du cycle de reproduction dans ce lieu. Pour un animal se reproduisant dans un environnement saisonnier et ne pouvant effectuer qu'une seule reproduction par saison favorable, cela implique donc une durée d'une année. En d'autres termes, chaque estimation directe de la qualité d'une parcelle de reproduction prend une année complète, ce qui est très long relativement à la durée de vie d'un individu.

De plus, même pour des animaux non soumis à des contraintes saisonnières (par exemple des animaux vivant en milieu tropical et pouvant en théorie se reproduire tout au long de l'année) les coûts élevés de la reproduction sont tels que chaque tentative de reproduction hypothèque fortement la capacité future de reproduction de l'individu en question. Une stratégie par essai/erreur ne semble donc pas du tout adaptée au choix d'un lieu de reproduction.

Ce raisonnement simple implique intuitivement que les animaux doivent avoir avantage à s'informer *a priori*, d'une manière ou d'une autre, sur la qualité des parcelles de l'environnement plutôt que d'évaluer par eux-mêmes, avant de s'installer pour se reproduire dans l'une d'elle. Cette question est d'autant plus importante que l'individu reproducteur est contraint spatialement, par la présence d'un nid pour un oiseau, ou bien la nécessité d'être à terre pour un phoque, ou encore parce que l'adulte est sessile comme chez un très grand nombre d'invertébrés marins.

Cela soulève la question du type d'information que les animaux doivent utiliser pour choisir un lieu de reproduction. Cette question n'est pas simple car le succès de reproduction dépend *in fine* d'une multitude de facteurs importants. Une stratégie serait alors d'estimer tous ces paramètres indépendamment. Cependant, certains de ces facteurs agissent en début de saison, d'autres plutôt vers la fin, d'autres encore

pendant toute la durée de la reproduction, ce qui impliquerait de passer une saison entière à s'informer sur un habitat. Cette phase de prospection ne pourrait probablement se faire que dans un seul habitat à la fois car il suffirait de s'absenter pendant quelques heures d'un habitat pour manquer une information importante comme l'attaque d'un prédateur, ou une forte averse ayant détrempé très temporairement le site et exposant les jeunes à des dangers. Donc de nouveau, une stratégie visant à s'informer directement ne semble pas optimale.

7.1.2 Information personnelle ou information publique

Nous avons vu dans les chapitres 5 et 6 que, pour la recherche d'alimentation, de nombreuses stratégies impliquent une prise d'information personnelle par un échantillonnage direct. Pour désigner ce type d'information, les économistes parlent d'**information privée**. Ils l'opposent à l'**information publique** que les économistes définissent comme un échantillonnage vicariant, c'est-à-dire « par les autres » (en anglais : *vicarious sampling*; Valone 1989). Nous reviendrons plusieurs fois dans cet ouvrage sur cette notion et nous en donnerons plus loin une définition légèrement différente, mieux adaptée au cas de la biologie.

Toutes les considérations ci-dessus montrent que, si pour la recherche d'alimentation une stratégie par essai erreur, c'est-à-dire basée sur l'information privée, peut s'avérer tout à fait adaptée, c'est probablement une très mauvaise stratégie pour le choix d'un lieu de reproduction. Dans les faits, la collecte d'information privée dans le cadre du choix du lieu de reproduction s'apparenterait à une stratégie consistant à ne pas choisir du tout et à s'installer au hasard. On peut donc s'attendre à ce que les animaux utilisent beaucoup plus l'information publique dans le cadre de la sélection de l'habitat de reproduction que dans la sélection de l'habitat d'alimentation. C'est en partie l'objet de ce chapitre que de voir si les résultats obtenus soutiennent cette affirmation.

7.1.3 L'importance de choisir un bon site de reproduction

De par ses effets possibles sur les traits d'histoire de vie, sur les flux d'individus et de gènes entre sous-populations, et sur la dynamique des populations, la sélection de l'habitat de reproduction est un processus crucial à considérer. En particulier, chez beaucoup d'espèces les reproducteurs sont fortement limités

dans leurs mouvements pendant leur reproduction. De ce fait, l'habitat de reproduction, même s'il n'est pas permanent, constitue un « point fixe », qui va donc déterminer les conditions auxquelles sera soumis l'individu tout au long de la reproduction.

Bien que l'étude de la sélection de l'habitat de reproduction se soit révélée difficile jusqu'à une époque récente à cause notamment des larges échelles spatiales et temporelles impliquées, c'est actuellement un domaine en plein essor.

7.1.4 Habitats et parcelles

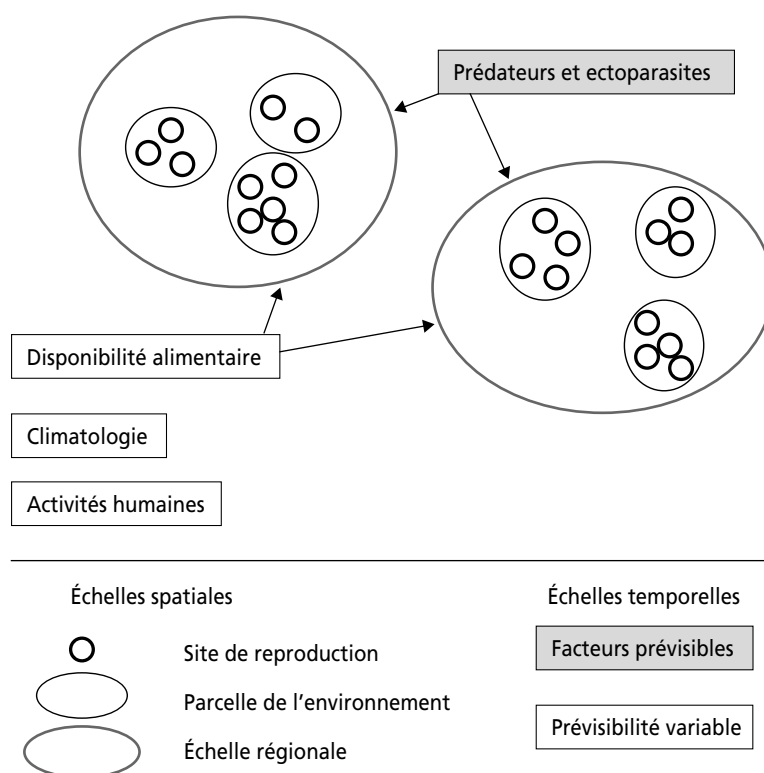
Par « **habitat** » nous entendons un type de milieu ayant des caractéristiques plus ou moins favorables à la reproduction des organismes qui nous intéressent. Pour un même organisme, la notion d'habitat peut revêtir différentes significations. Elle peut en particulier s'appliquer à différents niveaux d'organisation des activités des individus (Figure 7.1). À une échelle relativement vaste, on peut considérer *le type de milieu caractéristique pour une espèce donnée*, par exemple, une rivière ou un lac pour des poissons de rivière et de lacs, ou bien une prairie ou une forêt pour des oiseaux de prairies ou de forêts. À une échelle plus fine, on peut considérer *l'habitat dévolu à une activité particulière*, par exemple, les individus d'une espèce peuvent se reproduire dans une zone de végétation dense, et s'alimenter dans des zones plus ouvertes où le risque de prédation est cependant plus élevé.

On parle de **parcelle d'habitat** pour désigner une portion relativement continue et homogène d'un habitat donné. Ces parcelles vont souvent différer par leurs caractéristiques intrinsèques. Par exemple, des individus peuvent tous s'alimenter dans un même habitat mais dans des parcelles de cet habitat qui peuvent avoir des caractéristiques différentes en terme d'abondance de nourriture, de densité de compétiteurs, de risque d'exposition à la prédation, etc.

7.1.5 Qu'entend-on réellement par choix ?

Les animaux ont donc souvent plusieurs alternatives possibles qui chacune implique différents gains en termes d'aptitude phénotypique. Lorsque dans une telle situation, les individus tendent à adopter, de par leur comportement, l'alternative qui maximise leur aptitude, on dit qu'ils ont effectué un **choix**. Le terme de choix n'implique pas un mécanisme conscient. Dans le contexte de l'installation dans un lieu pour se reproduire, l'hétérogénéité de l'environnement

Figure 7.1 Échelles spatiale et temporelle de variation des facteurs environnementaux pouvant affecter le succès de reproduction.



La prédation et l'infestation des nids par des ectoparasites ont des chances d'être temporellement autocorrélés à l'échelle de la colonie ou de la sous-colonie, mais la prévisibilité temporelle des autres facteurs peut être variable. Adapté de Boulinier et Lemel (1996).

implique que la reproduction dans une parcelle ou une autre entraîne des perspectives différentes en termes de succès de reproduction. Il y a choix si l'individu n'est pas arrivé dans telle ou telle parcelle par hasard, c'est-à-dire si, d'une manière ou d'une autre, il a acquis de l'information sur l'environnement avant de s'installer. *Le terme de choix désigne donc le processus par lequel l'individu acquiert de l'information sur les alternatives qui s'offrent à lui et décide d'opter pour celle d'entre elles qui, compte tenu d'un certain nombre de paramètres, lui permet de maximiser son aptitude.*

Il faut bien distinguer un processus de choix d'un simple processus de sélection favorisant les individus occupant, par hasard, les parcelles les plus favorables, les autres ayant été contre-sélectionnés. Par exemple, la distribution de la descendance d'une plante qui dissémine ses graines au hasard, ne sera bien évidemment pas le fruit du hasard : il existe une relation entre les paramètres de l'environnement et la distribution de la descendance. Mais cela n'est que le fruit d'une sélection par l'environnement : les graines tombées dans des habitats favorables ont germé et donné une plante adulte, alors que

celles tombées dans les habitats défavorables n'ont pas conduit à une plante adulte. Dans un tel cas, bien que le pattern obtenu soit le même que celui qui aurait résulté d'un véritable choix, on ne parle pas de choix, car ce pattern n'est que le fruit d'un processus de sélection par l'environnement. En revanche, si, selon les conditions qu'elle rencontre, la plante mère tend à faire des graines plus ou moins adaptées à la dispersion (production de graines ailées par exemple) quand les conditions sont défavorables, alors on peut commencer à regarder cela comme un choix, par la plante mère et non par les graines, car d'une manière ou d'une autre, il y a eu prise d'information sur l'environnement.

La sélection de l'habitat va impliquer différentes **stratégies**, selon qu'il s'agit du choix d'une zone d'alimentation (et donc relève des questions abordées dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal; voir chapitres 5 et 6), d'un site d'oviposition pour un insecte, d'un hôte pour un parasite (voir chapitre 15), d'un lieu de construction du terrier, d'un site de reproduction pour un oiseau ou d'un site de fixation pour une larve d'invertébré marin.

Concernant les échelles spatiales, les processus de choix de l'habitat vont opérer à des échelles très variées, à la fois en termes absolus (l'unité de distance peut aller du millimètre pour certains parasites, à des centaines de kilomètres pour un oiseau migrateur), mais aussi en termes relatifs, vis-à-vis notamment de l'étendue des zones d'activité d'un individu d'une espèce donnée (Wiens 1976).

Ce chapitre traite de la sélection de l'habitat de reproduction. Nous allons tout d'abord discuter des sources de variabilité spatiale et temporelle de l'environnement en relation avec l'aptitude des individus, favorisant ainsi l'existence de comportements de sélection de l'habitat de reproduction. Nous précisons les conditions dans lesquelles on peut dire qu'un organisme choisit son habitat et comment il est possible de mettre en évidence un tel choix. Nous verrons ensuite quelles sources d'information peuvent être utilisées par les individus pour effectuer leur choix d'habitat, et enfin nous discuterons rapidement des conséquences des mécanismes de sélection de l'habitat de reproduction sur la dynamique de la distribution des individus dans l'environnement.

7.2 DES HABITATS VARIABLES DANS L'ESPACE ET DANS LE TEMPS : CONTEXTE POUR LA SÉLECTION DE L'HABITAT

7.2.1 Hétérogénéité spatiale et prévisibilité temporelle, notion d'échelle

L'hétérogénéité spatiale et la prévisibilité temporelle sont des conditions indispensables à l'existence d'un choix du lieu de reproduction. Dans un milieu spatialement homogène, il n'y a pas lieu pour les individus de choisir : où qu'ils aillent, l'aptitude attendue sera la même (Orians et Wittenberger 1991). D'autre part, si le milieu est imprévisible dans le temps, il est également vain de choisir car les caractéristiques sur lesquelles a reposé le choix d'un site auront changé aléatoirement au moment de l'occuper.

a) Un problème d'échelle

La notion d'hétérogénéité spatiale et temporelle est étroitement liée à l'échelle à laquelle on se place. Pour que les organismes puissent détecter l'hétérogénéité

spatiale, il faut notamment que leur capacité de déplacement soit au moins égale à l'échelle à laquelle l'hétérogénéité des facteurs de l'environnement est observée. C'est donc la capacité de déplacement qui va définir la plus grande échelle à laquelle peut s'opérer la sélection de l'habitat. On peut considérer que le milieu est hétérogène, et donc qu'un choix est possible, si dans son périmètre de déplacement, l'individu peut rencontrer des sites de différentes qualités.

Il est important aussi de noter que le processus de choix d'un lieu de vie implique souvent une cascade d'échelles à laquelle s'exerce le choix : les individus peuvent choisir un type d'habitat, puis à l'intérieur de celui-ci une région, elle-même contenant diverses parcelles potentielles, elles-mêmes contenant de nombreux sites potentiels de reproduction (Orians et Wittenberger 1991). Il faut donc se placer à une échelle de temps et d'espace pertinente pour l'organisme et le phénomène étudié. Enfin, notons brièvement que la prise en compte de l'hétérogénéité du milieu dépend de la capacité des individus à la détecter d'après les informations dont ils disposent, questions abordées dans les paragraphes 7.4 et 7.5 de ce chapitre.

b) Quels facteurs sont-ils pertinents ?

Les facteurs de l'environnement étudiés doivent également être **pertinents**, c'est-à-dire qu'ils doivent avoir une influence sur l'aptitude des individus ou être corrélés à un facteur susceptible d'avoir un tel effet. Sinon ils n'exercent aucune pression de sélection en faveur d'un choix. L'environnement est hétérogène à différentes échelles spatiales et temporelles en termes de **caractéristiques physiques, biologiques et sociales**. Ces différents facteurs vont avoir des conséquences différentes sur l'aptitude des individus. Pour décrire et considérer la variabilité de l'environnement en relation avec les processus de sélection de l'habitat, il faut donc préciser pour quelle(s) composante(s) de l'aptitude des individus (survie, reproduction...) cette variabilité est susceptible d'agir.

C'est pour cette raison que dans le cadre de la sélection du lieu de reproduction, la **qualité des habitats** est évaluée en termes de succès de reproduction et plus rarement en termes de survie. Autrement dit, lorsque dans un habitat A, les individus d'une espèce ont un succès reproductif plus élevé que dans un habitat B, on dira que l'habitat A est de meilleure qualité que l'habitat B.

Les caractéristiques physiques du milieu à prendre en considération peuvent être aussi variées que les conditions climatiques (qu'il s'agisse de la nature et

de la quantité des précipitations, du vent ou de la température), la nature du sol (par exemple pour les espèces qui creusent un terrier), la stabilité du terrain (quand celui-ci est pentu), la salinité (pour les espèces marines ou d'eau saumâtre), etc. Bien sûr, ces facteurs influencent l'aptitude de façons très différentes selon les espèces et tous ne sont pas toujours à prendre en considération. Par exemple, la température n'aura que peu d'influence sur le succès de reproduction d'un animal à sang chaud, alors qu'elle déterminera le sexe de la progéniture de certaines tortues marines (voir chapitre 4).

En plus de ses conséquences possibles sur l'aptitude, l'importance d'un facteur repose aussi sur sa **variabilité temporelle** et **spatiale**. Par exemple, lorsqu'une marmotte sélectionne son habitat, il est peu probable que la hauteur des précipitations intervienne dans son choix entre deux sites situés à un kilomètre l'un de l'autre, simplement parce que ce critère risque d'être homogène à cette échelle. Cependant, dans un environnement de montagne, il pourrait neiger sur le premier site alors qu'il pleuvrait dans le deuxième, situé un kilomètre plus bas dans la vallée. Dans ce cas, les précipitations pourraient intervenir dans le choix de l'habitat de la marmotte car elles seraient spatialement hétérogènes à l'échelle considérée. Cependant, même si c'est effectivement différent, le fait qu'il neige plutôt qu'il ne pleuve pourrait n'avoir aucune influence sur l'aptitude phénotypique de la marmotte et ce critère ne devrait pas être pris en compte dans la sélection de l'habitat. Par contre, si la neige offrait une isolation thermique pendant l'hibernation, cette caractéristique de l'environnement devrait directement ou indirectement intervenir dans le choix de l'habitat.

c) Caractéristiques biologiques

► Quantité et qualité des ressources

Certaines ressources, qu'il s'agisse d'un item alimentaire, de matériel de construction mais également d'un site de nidification, d'oviposition, de parade ou encore de fixation (animaux sessiles), sont indispensables à la survie et/ou à la reproduction des individus. Un site, en tant qu'objet, peut être considéré comme une ressource parce qu'il peut être une composante de la qualité d'un territoire et que son utilisation par un individu le rend indisponible pour un autre (voir chapitre 5). Par exemple, une forêt pourrait contenir des ressources alimentaires en abondance mais être délaissée par les chouettes effraies *Tito alba* parce

qu'elle ne comporterait pas d'arbres creux dans lesquels nicher.

Pour ce qui est de l'alimentation, les ressources doivent être suffisantes non seulement en quantité mais également en qualité. Certains nutriments sont indispensables et ne sont trouvés que dans certaines sources de nourriture. Chez certaines espèces, on observe qu'une partie des individus se spécialise sur un certain type d'aliment. Cela a notamment été montré chez le goéland argenté *Larus argentatus* dans l'est du Canada, où une partie des individus se nourrit de ressources directement issues du milieu marin, alors qu'une autre partie de la population s'alimente principalement de déchets trouvés sur des décharges (Pierotti et Annett 1991). Ces ressources peuvent différer, outre par leurs qualités nutritionnelles, par leur prévisibilité et leur difficulté d'accès. La distribution des ressources peut également être liée à la spécificité du régime alimentaire. En effet, une espèce généraliste exploite des ressources sans doute plus homogènes qu'une espèce spécialiste. Par exemple, le gnou (*Connochaetes taurinus*) qui mange tout type d'herbacées, exploite de vastes prairies homogènes alors que, dans le même endroit, la gazelle dik-dik *Rhynchotragus kirkii*, qui se nourrit des jeunes pousses de certaines plantes, est confrontée à des ressources réparties en parcelles. Enfin, l'abondance des ressources est plus ou moins prévisible dans le temps. Notamment pour les espèces herbivores, les sources d'aliments sont souvent saisonnières mais toutes ne sont pas prévisibles d'une année sur l'autre. Par exemple, les oiseaux frugivores sont soumis à des ressources très variables selon les années liées à la production irrégulière des arbres fruitiers (Ortiz-Pulido et Rico-Gray 2000).

► Risques d'exposition aux prédateurs ou parasites

Deux autres caractéristiques biologiques susceptibles d'être réparties de façon hétérogène dans l'espace sont l'abondance de prédateurs et de parasites. La pression de prédation peut être spatialement hétérogène lorsque les prédateurs sont territoriaux. Cependant, si les prédateurs sont nombreux et/ou variés ou si leur territoire est plus grand que l'échelle de déplacement de leurs proies, il peut alors être impossible de s'installer en dehors de leur « champ d'action » et la pression de prédation est alors homogène (Clark et Shutler 1999). En outre, la prédation peut être également homogène et surtout imprévisible (intervenir n'importe où, n'importe quand) lorsque les prédateurs ne sont pas limités à un territoire particulier.

Chez les oiseaux, le rôle de la prédation comme facteur de qualité de l'habitat a été relativement négligé jusqu'à une époque récente. Il a néanmoins été montré que ce facteur pouvait être très important pour façonner les stratégies biodémographiques (en anglais, *life histories*; Martin 1992).

L'hétérogénéité de l'abondance des parasites est liée à leur mode de dispersion qui lui-même peut être lié au mode de dispersion des hôtes (Combes 2001). Par exemple, chez la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*, un oiseau marin se reproduisant sur des falaises marines, il a été montré qu'un taux de parasitisme élevé avait un effet négatif sur l'aptitude de l'oiseau et que ce taux pouvait varier sensiblement d'un nid à l'autre. Le taux d'infestation d'une falaise de reproduction étant prévisible temporellement, il est probable que les oiseaux prennent ce critère en compte au moment de la sélection d'un site de nidification directement ou indirectement (Danchin *et al.* 1998a).

d) Caractéristiques sociales

► Densité de congénères : des congénères compétiteurs

Les congénères sont souvent considérés comme des compétiteurs parce que leur présence limite l'aptitude phénotypique d'un individu donné. Dans la mesure où les congénères doivent eux aussi sélectionner leur habitat, ils sont susceptibles d'être répartis de façon hétérogène entre les parcelles disponibles. On voit bien là le fait qu'il s'agit d'un processus dynamique. La compétition entre congénères peut être directe, par exemple pour l'exploitation d'une ressource limitante (nourriture, sites de nidification, partenaires sexuels, etc.), ou indirecte, par l'intermédiaire de l'attraction de prédateurs à cause d'une densité locale de proies élevée. Du fait de cette compétition, les individus ne sont pas tous concentrés dans les meilleures parcelles d'habitat, et sont répartis entre les sites selon l'abondance des ressources et des congénères. Cependant, la compétition peut parfois être négligeable notamment dans le cas d'animaux filtreurs, tels que les moules, pour qui le gain ne dépend que de la concentration en plancton et n'est pas diminué significativement par la présence de congénères. Pour une espèce donnée, la compétition peut varier dans le temps et dans l'espace notamment parce qu'elle dépend des conditions environnementales. Par exemple, lorsque les ressources sont abondantes, chaque individu défend un territoire et, une fois celui-ci clairement établi, ne rentre plus en compétition avec ses voisins. En revanche, quand les ressources deviennent plus

rare, les animaux peuvent être amenés à étendre leur champ de prospection et ils peuvent se retrouver en compétition directe pour un item alimentaire (ou toute autre ressource), la compétition est alors très élevée. Il ne faut pas oublier que la compétition ne se limite pas aux seuls congénères, mais qu'elle peut survenir avec tout être vivant exploitant la même ressource (Petit et Petit 1996).

► Des congénères source d'information ou collaborateurs

D'un autre côté, les congénères peuvent aussi avoir un effet positif sur l'aptitude phénotypique d'un individu. Par exemple, chez certaines espèces, les individus interagissent entre eux pour détecter et capturer leurs proies, se défendre vis-à-vis des prédateurs, construire leur nid, etc., si bien qu'à faible densité, leur aptitude peut être diminuée. Ce phénomène est connu sous le nom d'effet Allee, d'après Warder Clyde Allee qui, en 1931, proposa qu'il puisse exister un effet positif de la densité sur l'aptitude phénotypique, au moins à basse densité. Cet effet ne se limite pas aux espèces coopératrices ou sociales. Par exemple, pour une espèce solitaire, une densité minimale peut être requise pour que la rencontre des partenaires sexuels soit possible. Au-delà de l'effet Allee, la qualité des partenaires potentiels peut varier et ainsi affecter – et faire partie de – la qualité d'un habitat. De même, les congénères peuvent différer dans leur habilité à détecter et éloigner les prédateurs. Enfin, la présence de congénères peut être bénéfique parce qu'elle augmente l'aptitude phénotypique des individus pendant le processus d'installation lui-même et non pas une fois qu'ils sont installés. En effet, elle peut être un critère unique et facile à évaluer qui permet aux prospecteurs de distinguer les sites appropriés des sites non appropriés.

Il est donc possible que la présence, mais également la qualité, des congénères fassent partie intégrante de la qualité d'un site et que ces deux composantes soient prises en compte d'une manière ou d'une autre dans le processus de sélection de l'habitat.

► Les relations d'apparentement

La compétition entre congénères non apparentés est certes coûteuse, mais celle survenant entre individus apparentés l'est encore plus car elle entraîne un double coût : celui de la compétition entre les individus impliqués, augmenté du coût de la compétition entre les gènes identiques par descendance que les individus apparentés portent par définition. En quelque sorte, la compétition entre non apparentés n'affecte que la

composante directe de l'**aptitude inclusive**, alors que la compétition entre apparentés affecte les deux composantes de l'**aptitude inclusive** : à la fois la *composante directe* (par la diminution de la descendance d'un individu donné), et la *composante indirecte* (par la diminution de la descendance de l'individu apparenté qui, de ce fait, porte des gènes issus de la copie des mêmes gènes ancestraux récents). La compétition entre apparentés affecte donc fortement le nombre de copies des mêmes gènes transmis aux générations suivantes. De ce fait, on doit s'attendre à ce que les animaux prennent en compte la structure d'apparentement, relativement à eux, de la population dans leurs décisions d'installation. Cette structure d'apparentement fait donc partie intégrante de la composante sociale de la qualité de l'environnement.

Les mécanismes impliqués pour éviter la compétition entre apparentés peuvent être de nature très variée. Ils peuvent par exemple impliquer la reconnaissance entre apparentés, ce qui met en jeu des mécanismes cognitifs relativement complexes. Ils peuvent cependant être beaucoup plus simples et indirects. En effet, chez de nombreuses espèces, du fait de la relative **viscosité** de l'environnement, la probabilité d'interagir avec des apparentés diminue rapidement avec la distance entre le lieu de naissance et le lieu d'installation. Nous reviendrons sur ces importantes considérations dans le chapitre 8 consacré à l'évolution de la dispersion.

e) Interactions entre facteurs (disposition spatiale, contraintes temporelles...)

On a vu que la qualité d'un site pouvait reposer sur de très nombreux facteurs. Cependant, il est très peu probable que tous ces facteurs suivent des patterns exactement identiques ni même qu'ils varient à une échelle comparable. Il va donc être question pour les organismes de faire des **compromis** (en anglais *trade-off*) entre les différents facteurs car tous les critères ne peuvent pas être optimaux au même endroit, ne serait-ce que parce que certains facteurs peuvent être négativement corrélés entre eux. Par exemple, la stabilité du substrat pour un site de nidification est souvent négativement corrélée à la vulnérabilité face aux prédateurs. De même, des oiseaux peuvent choisir de nicher dans des falaises très abruptes ou sur les plus hautes branches d'un arbre pour échapper aux prédateurs terrestres mais ils courent alors le risque de voir leur nid s'écrouler.

Les facteurs influençant l'aptitude sont également susceptibles de varier différemment dans le temps. Par exemple, le taux d'infestation d'un habitat par des

parasites peut suivre des cycles d'une dizaine d'années alors que la présence d'un prédateur peut être prévisible sur seulement quelques années. Selon l'impact respectif que ces deux facteurs ont sur l'aptitude phénotypique, les individus peuvent décider de quitter une parcelle dès que l'abondance de prédateurs augmente ou y rester tant que les parasites ne sont pas trop abondants.

L'interaction entre les facteurs du milieu peut être mise en évidence en comparant des habitats où plusieurs facteurs sont susceptibles d'interagir entre eux avec des habitats où, l'un des facteurs étant absent, l'interaction n'est pas observée. Pour reprendre l'exemple des oiseaux nichant dans des endroits inaccessibles, un tel comportement est sans doute avantageux sur le continent, où les prédateurs sont nombreux. Sur une île océanique isolée, le facteur prédation est souvent absent. Il peut alors être préférable de nicher dans des endroits stables, à même le sol, les individus nichant dans des endroits instables ayant alors une aptitude moindre.

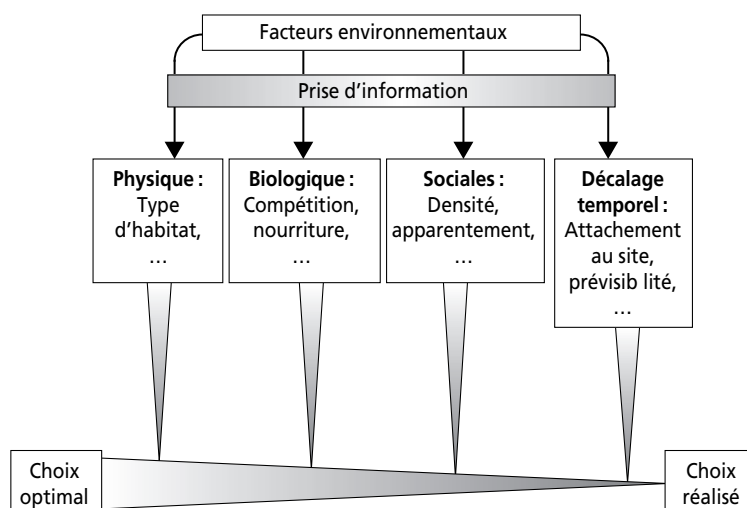
7.2.2 Contraintes sur la sélection de l'habitat – du modèle général au processus de choix

Nous avons vu comment, dans un milieu hétérogène et prévisible, les individus capables de choisir leur site de reproduction peuvent avoir un avantage sélectif important. Le processus de choix peut inclure deux étapes importantes.

Dans un premier temps, les individus doivent décider de quitter ou de rester dans la parcelle qu'ils occupent au moment du choix. Ce choix intervient au moins une fois dans la vie des organismes, au moment de quitter (ou de rester dans) le territoire parental. Ce processus est connu sous le nom de dispersion de naissance (voir chapitre 8). Ensuite, cette décision peut intervenir à nouveau chez les espèces **itéropares** (c'est-à-dire pouvant se reproduire plusieurs fois) qui peuvent changer de site d'une reproduction à l'autre. On parle alors de **dispersion de reproduction**.

Dans un second temps, s'ils décident de partir, les individus doivent choisir où s'installer. Nous verrons que ces deux décisions peuvent reposer sur des critères différents de qualité des habitats. Les individus peuvent évaluer activement cette qualité par le biais du comportement de prospection qui consiste à visiter des lieux de reproduction potentiels, comportement permettant d'acquérir diverses sources d'information.

Figure 7.2 Une vision complète et idéale du processus de sélection de l'habitat.



Ce schéma retrace l'influence plus ou moins séquentielle des différents facteurs environnementaux qui agissent sur la sélection de l'habitat. Ce schéma fait le lien entre le « choix optimal » que désirerait faire un individu compte tenu des informations dont il dispose, et le choix qu'il est effectivement en mesure de réaliser compte tenu des contraintes variées qui agissent tout au long de ce processus. Inspiré de Wiens (1985).

Le choix de l'habitat est donc un processus relativement complexe qui est contraint par de nombreux paramètres (Figure 7.2). Ces contraintes peuvent être liées (1) aux caractéristiques mêmes de l'espèce telles que ses capacités cognitives et de déplacement, sa morphologie, etc.; (2) aux **stratégies biodémographiques** de l'espèce et aux différents compromis que les individus sont amenés à faire; (3) aux caractéristiques de l'individu qui se reflètent dans la variabilité interindividuelle; et (4) aux spécificités de l'environnement.

a) Contraintes liées aux caractéristiques de l'espèce

Comme il a été mentionné précédemment, la sélection de l'habitat se fait dans la limite des capacités de déplacement de l'espèce considérée : s'il existe des habitats de bonne qualité à une certaine distance d'un individu, celui-ci ne pourra y accéder que si cette distance n'excède pas ses capacités de déplacement. Cet aspect est d'autant plus important que l'habitat est fragmenté.

La sélection de l'habitat nécessite certaines **capacités cognitives** particulières (Klopfer et Ganzhorn 1985). En premier lieu, l'orientation dans l'espace est indispensable non seulement pour les espèces migratrices mais aussi pour les espèces sédentaires chez lesquels les individus visitent régulièrement des territoires occupés en attendant que l'un d'eux se libère. De même, les organismes doivent avoir une notion du temps qui s'écoule ne serait-ce que pour savoir com-

bien de temps ils peuvent continuer à prospecter une parcelle avant de la quitter pour aller évaluer la qualité potentielle d'autres sites. La mémoire est également importante et en particulier la mémoire spatiale. Un individu doit être capable de savoir quels sites il a déjà visités, quels sont les sites libres ou occupés, quelles sont les parcelles où telle ou telle ressource est abondante à telle époque de l'année, etc. Également dans le cas de philopatrie, l'individu doit pouvoir se souvenir de l'emplacement de son territoire de naissance ou de reproduction. Toutes ces caractéristiques sont autant de facteurs pour lesquels les individus peuvent être biologiquement limités. Par exemple, la mémoire spatiale est associée à l'hippocampe, une région du télencéphale connue pour son rôle dans la mémoire spatiale. Il a été démontré que les oiseaux qui cachaient de la nourriture avaient un développement de l'hippocampe supérieur à celui des espèces qui n'ont pas recours à cette stratégie. De même chez l'homme, les individus faisant professionnellement appel à leur mémoire spatiale (comme les chauffeurs de taxis) ont un plus fort développement de l'hippocampe. Cependant, la taille du cerveau n'augmente pas pour autant, ce qui implique que ce développement doit se faire au détriment d'autres structures cérébrales. Enfin, nous verrons plus loin que pour effectuer un choix, les animaux doivent acquérir et utiliser de l'information sur les diverses alternatives qui s'offrent à eux. Là aussi, la limitation des capacités cognitives est probablement un important facteur de limitation de la capacité de choix de l'habitat.

C'est probablement un des domaines où les recherches devront se développer dans l'avenir.

b) Contraintes liées aux traits d'histoire de vie

Le choix de l'habitat est susceptible de tenir une place très importante dans la vie des organismes car il peut influencer profondément l'aptitude des individus, et, au-delà, l'évolution des stratégies biodémographiques. Cependant, les individus doivent faire des **compromis** entre la sélection d'un habitat et d'autres activités. L'importance du choix d'un site peut notamment dépendre de la **mobilité** des individus. En effet, la nécessité d'effectuer un bon choix est d'autant plus critique que la mobilité est réduite pendant la reproduction. Par exemple, la grande majorité des invertébrés marins étant sessiles à l'état adulte, ont une grande mobilité à l'état larvaire pélagique grâce aux courants marins mais ont une mobilité quasiment nulle pendant la reproduction. Une erreur de choix du lieu de fixation réduit tout simplement l'aptitude à zéro.

Le choix d'un site de reproduction est également limité par les **coûts de déplacement** et de **prospection**. Il peut s'agir de coûts directs liés à une plus forte pression de prédation sur les prospecteurs qui se risquent dans des milieux ouverts et non familiers. Des coûts résultent aussi de la non-disponibilité pour d'autres activités (telles que l'alimentation, la reproduction, le toilettage, etc.) du temps et de l'énergie consacrés à la prospection. Les individus sont ainsi contraints par le temps dont ils disposent pour prospecter. Un individu peut alors être amené à s'installer dans un habitat sub-optimal même s'il en existe de meilleurs qu'il n'a pas eu le temps de visiter. Les coûts en temps sont très différents selon que l'espèce est plus ou moins longévive, les espèces les plus longévives étant susceptibles de passer plus de temps à prospecter que les espèces qui vivent moins longtemps. Les individus d'espèces longévives peuvent consacrer plusieurs années à choisir leur site de reproduction alors qu'ils sont sexuellement matures, tandis que les espèces à faible durée de vie tendent à se reproduire dès la maturité sexuelle, leur horizon temporel étant plus court. Chez les espèces qui prospectent en fin de période de reproduction, les individus doivent faire un compromis entre l'investissement dans la reproduction en cours et dans l'éventuelle sélection d'un site de reproduction pour l'année suivante. Si la prospection a lieu en début de saison de reproduction, le compromis se fait alors entre la durée de prospection

et la date de ponte, les pontes tardives ayant généralement un plus faible succès.

Enfin, le choix d'un site peut être contraint par les fonctions que ce dernier doit remplir. En effet, certaines espèces se reproduisent sur un territoire qu'elles défendent toute l'année et qui leur fournit toutes les ressources alimentaires nécessaires tandis que d'autres occupent, pendant une partie de l'année seulement, un site de reproduction ne fournissant aucune autre ressource qu'un emplacement de nid. Or, on a vu que de par leurs interactions, tous les facteurs peuvent difficilement être favorables au même endroit. Ainsi, plus un habitat cumule de fonctions, plus il faut trouver un compromis entre les différentes caractéristiques qu'il doit présenter et donc on peut s'attendre à ce qu'il soit moins adapté pour une activité donnée. Les individus peuvent alors chercher à optimiser leur aptitude globale et pas seulement leur aptitude pour une activité particulière. Ce problème est important à considérer dans l'étude des corrélations entre composantes de l'aptitude et caractéristiques de l'environnement.

c) Contraintes liées aux caractéristiques de l'individu : interactions phénotype-environnement

Les modèles de sélection de l'habitat supposent que tous les individus d'une espèce classent les habitats selon leur qualité dans le même ordre. Cependant, des études de plus en plus nombreuses suggèrent qu'un habitat donné n'a pas la même valeur pour tous les individus (Stamps 2001). Ces différences interindividuelles peuvent parfois limiter la compétition car tous les individus ne convoitent alors pas les mêmes sites en priorité.

En particulier, l'hypothèse de « l'entraînement à l'habitat » (ou *habitat training*) suggère que toute expérience avec un habitat donné augmente l'adaptation de l'animal à cet habitat en modifiant aussi bien son comportement que sa physiologie ou sa morphologie au point qu'il a intérêt, s'il change de lieu, à choisir une parcelle similaire à celle où il s'est développé (Stamps 2001). Par exemple, un individu peut développer une résistance à certains parasites présents dans l'habitat de naissance si bien qu'il a un avantage dans ce type d'habitat comparé à un deuxième individu n'ayant pas été sensibilisé à ces parasites. La présence de ces parasites plutôt que d'autres dans une parcelle est alors un critère à prendre en compte, et cette parcelle a alors plus de valeur pour le premier individu que pour le second. Cette plasticité phénotypique

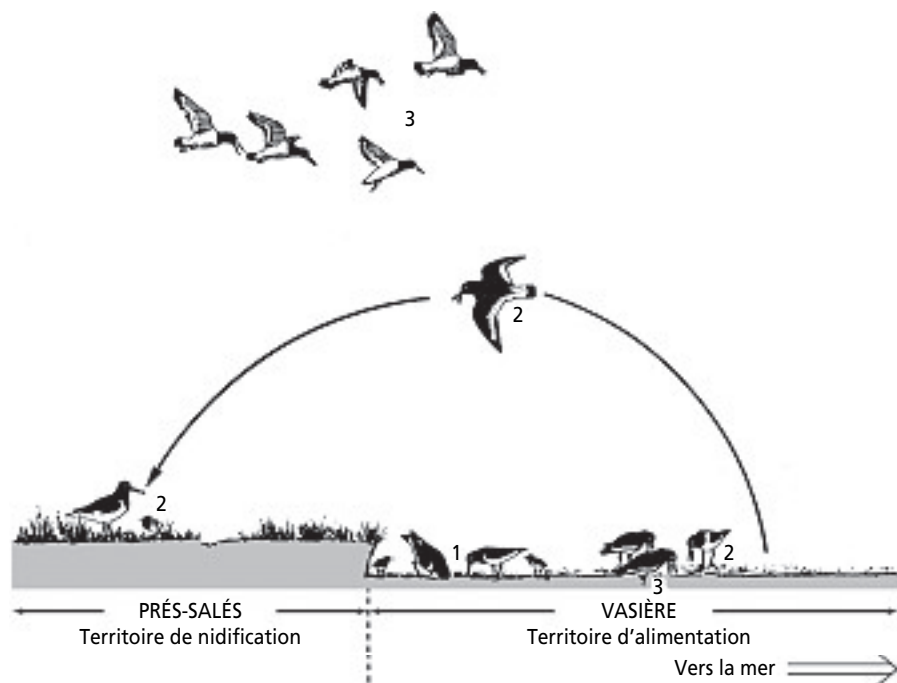


Figure 7.3 Deux stratégies d'accession à un territoire de reproduction chez l'huîtrier-pie *Haematopus ostralegus*.



Territoire d'alimentation des individus :

■ Résidents (1) □ Faisant la navette entre prés-salés et vasière (2) ▨ Non-reproducteurs (3)

Chez cette espèce, il existe deux types de territoires de reproduction de qualité très différente sur le site de Schiermonnikoog, aux Pays-Bas. Ceux situés en bordure de la vasière sont les plus favorables car les reproducteurs peuvent défendre sans réellement se déplacer à la fois un territoire de reproduction (prés-salé en bordure de la vasière) et un territoire d'alimentation contigu sur la vasière (territoires allongés en gris foncé). Cela diminue les coûts de déplacement et de défense du territoire, tout en continuant à protéger la nichée. Les territoires plus éloignés de la vasière sont moins favorables car ils impliquent la défense de deux territoires éloignés (en gris clair sur la vasière) et une perte de temps et d'énergie conséquente en déplacement. De ce fait, les territoires de la bordure produisent sensiblement plus de poussins chaque année. Ces deux types de territoire sont utilisés par deux parties bien distinctes de la population. Cependant, Bruno Ens et Dick Heg ont montré que le succès global sur l'ensemble de la vie des individus se reproduisant sur ces deux sites n'est pas significativement différent. Cela est dû au fait que l'accès aux territoires de moins bonne qualité est plus facile, les individus se reproduisant plusieurs années plus tôt, alors que l'accès aux territoires de bonne qualité peut demander de « faire la queue » pendant de nombreuses années. Les individus vont donc devoir choisir entre différentes stratégies alternatives d'acquisition de site en fonction de leurs capacités propres. D'après Ens *et al.*, 1995.

permet une meilleure utilisation de cet habitat-là, mais limite cependant les possibilités d'adaptation à d'autres habitats et ainsi réduit le nombre de sites potentiellement utilisables. Cette contrainte peut être importante si l'habitat de naissance est peu représenté dans l'environnement. De la même façon, les individus peuvent utiliser les caractéristiques de leur site de naissance pour reconnaître une parcelle qui leur est favorable (hypothèse de l'*habitat cueing* en anglais). Cependant, ce processus peut mener à la négligence d'habitats de bonne qualité ne présentant pas exactement les mêmes indices que celui de naissance. Néanmoins, les organismes font preuve d'une certaine plasticité dans leur comportement de sélection de l'habitat, notamment en fonction de l'information disponible. Cela peut parfois se traduire par l'observation de plusieurs stratégies de choix du site de reproduction au sein d'une même population.

Les individus diffèrent également par leur témérité face aux prédateurs, par leur capacité à défendre un territoire, par leur **motivation** à se reproduire ou à se nourrir, etc., de telle sorte que les critères fondamentaux sur lesquels repose le choix d'un site peuvent varier d'un individu à l'autre. Par exemple, selon leur capacité de compétition, certains individus s'installent au cœur des zones les plus attractives alors que d'autres s'installent sur des sites moins bons, mais moins convoités. Par ailleurs, en particulier s'il s'agit d'un territoire multifonctions, selon leurs compétences propres, les individus peuvent donner la priorité à l'une ou l'autre de ces fonctions et donc classer les sites différemment. De même, les différences interindividuelles peuvent mener à des préférences d'habitat divergentes. Un bel exemple est celui de l'huîtrier-pie, où les individus suivent deux de stratégies : certains individus convoitent les meilleurs territoires de reproduction, c'est-à-dire ceux qui sont adjacents aux zones d'alimentation alors que d'autres se reproduisent sur des territoires plus éloignés des ressources alimentaires. Les premiers peuvent être contraints d'attendre plusieurs années avant d'accéder aux bons territoires alors que les seconds peuvent se reproduire dès leur maturité, mais sur des territoires de moindre qualité (Ens *et al.* 1995, Heg 1999 ; figure 7.3).

d) Contraintes liées à l'environnement et aux congénères

Enfin, les individus sont contraints simplement dans les différents choix qui s'offrent à eux. En effet, la nécessité de l'hétérogénéité spatiale a été soulignée

en début de chapitre pour que les individus puissent faire un choix entre différents types d'habitat. Cependant, il est important de souligner que ce choix ne peut concerner que les habitats disponibles et non pas ceux qui sont déjà occupés, à moins de déplacer le propriétaire. Plus le temps de prospection est long, moins il reste d'habitats disponibles (Reed *et al.* 1999).

7.3 MONTRER L'EXISTENCE D'UN CHOIX

La qualité des habitats variant à différentes échelles spatiales et temporelles et les individus ayant potentiellement différents besoins, la sélection de l'habitat va pouvoir revêtir différentes formes. Avant toute chose, il est important de distinguer les **processus de choix** et les **patterns d'utilisation** de l'habitat qui en résultent. Les patterns d'occupation de l'espace sont la conséquence des décisions individuelles, décisions soumises à des contraintes (Wiens 1985 ; figure 7.2). Les processus ont quant à eux trait aux mécanismes de la sélection de l'habitat, c'est-à-dire comment, par quelles stratégies, les individus choisissent la zone qu'ils vont occuper.

7.3.1 Étude des patterns de distribution : la « distribution libre idéale » et ses limites

Déterminer s'il y a choix d'un lieu de reproduction par les individus n'est pas chose facile. Une grande part des travaux sur la sélection de l'habitat ne portait pas sur les processus comportementaux de choix, mais soit sur la distribution des individus dans l'habitat, soit, parfois, sur la distribution de composantes mesurables de leur aptitude. Ces éléments étaient ensuite utilisés pour en inférer l'existence ou non d'un choix. Nous avons vu déjà plusieurs fois dans cet ouvrage qu'il est le plus souvent très risqué, voire impossible, d'utiliser les patterns pour en inférer les processus. Cependant, en écologie, on est souvent contraint d'essayer d'inférer les processus à partir des patterns observés. Ce type d'approche a tout particulièrement été illustré par le concept de la « distribution libre idéale » (déjà explicité en détail dans le chapitre 6), proposé par Fretwell et Lucas (1970). Bien que ce concept n'ait pas été proposé dans le contexte de l'approvisionnement, pour les raisons pratiques développées en introduction de ce chapitre, c'est principalement dans ce contexte qu'il a fait l'objet

de travaux importants (Milinski et Parker 1991, Tregenza 1995, Giraldeau 1997). Les résultats obtenus ont néanmoins été repris pour discuter la sélection de tous les types d'habitat (voir par exemple Bernstein *et al.* 1991). Bien que ce concept ait déjà été discuté dans le chapitre 6, nous résumons ici brièvement les grandes lignes de ces travaux.

a) Un concept théorique

La distribution libre idéale (DLI) est la distribution des individus entre zones d'habitat que l'on peut attendre si les individus (1) se distribuent de façon à optimiser leur aptitude, (2) sont libres de se déplacer, sans coût ni contrainte, entre les parcelles d'habitat et (3) ont une connaissance parfaite de la qualité relative des différentes parcelles et des fonctions locales de densité-dépendance (voir l'encart 6.1 pour une formalisation). À l'équilibre, (1) l'aptitude moyenne est la même dans toutes les parcelles et (2) les individus ne pourraient pas augmenter leur aptitude en changeant de parcelle. La version la plus simple de la distribution libre idéale présuppose que la fonction de densité-dépendance est négative : l'aptitude diminue lorsque la densité locale augmente. Une version intégrant un effet Allee (c'est-à-dire avec une fonction de densité-dépendance non monotone, l'aptitude des individus étant tout d'abord positivement, puis, au-delà d'un certain seuil, négativement reliée à la densité) avait été proposé dès les premiers travaux (Fretwell et Lucas 1970). Quelle que soit la version de la DLI considérée, si tous les individus ont la même compétitivité pour accéder aux ressources, le gain de chacun est égal au taux d'approvisionnement divisé par le nombre de compétiteurs dans la parcelle (voir le chapitre 6). Des modèles moins simplistes ont également été proposés pour intégrer les inégalités compétitives entre individus, allant jusqu'à la possibilité pour certains de monopoliser l'accès à une ressource et/ou un territoire. Cela a abouti au concept de **distribution idéale despotique** (*Ideal Depostic Distribution*; Milinski et Parker 1991).

b) Les limites et les points forts du concept de la DLI

La limite la plus importante de la DLI est que les individus ne sont pas omniscients, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas, à chaque instant, une connaissance parfaite de la qualité relative des différentes zones d'habitat. Par exemple, l'arrivée d'un prédateur peut localement augmenter le risque de prédation de façon drastique. De ce fait, dans la réalité, le choix ne sera sans doute

pas « idéal ». De plus, la distribution n'est pas non plus « libre » du fait que les mouvements sont toujours soumis à des contraintes et à des coûts. Par exemple, dans le cas de la sélection de l'habitat de reproduction, la nécessité pour les individus ayant quitté leur lieu d'acquérir un nouveau site peut constituer un coût important (Switzer 1993). Enfin, la détermination des fonctions de densité-dépendance au sein des habitats peut se révéler difficile (Wiens 1985) étant donné l'interaction des différents facteurs dans la détermination de la qualité des habitats et les interactions phénotype-environnement (voir paragraphe 7.2.2). Les limites de l'utilisation de la DLI pour prédire la distribution des individus dans l'environnement peuvent notamment être illustrées par l'observation de parcelles de bonne qualité non occupées ou occupées à de faibles densités.

Nous reviendrons sur cette question dans les chapitres 8 et 12. Ce que l'on doit retenir ici, c'est que la DLI constitue une référence théorique très utile car décrivant la distribution que l'on devrait obtenir si les êtres vivants parvenaient à maximiser leur aptitude compte tenu de la distribution des ressources et de la taille de la population existante. De ce fait, la distribution libre idéale peut permettre une comparaison intéressante avec les distributions générées par des processus de choix d'habitat incorporant des contraintes d'information et des coûts potentiels au changement de parcelle (Bernstein *et al.* 1988, Doligez *et al.* 2003).

c) Que peut-on réellement tirer de l'observation des patterns ?

En parallèle des travaux utilisant directement le concept de distribution libre idéale, beaucoup d'études ont entrepris de démontrer empiriquement qu'il existe effectivement une sélection de l'habitat en comparant les patrons d'utilisation des sites dans différents types d'habitat. Selon les auteurs, la comparaison a concerné (1) tous les sites libres (indépendamment de leur capacité à recevoir une population) et ceux occupés ; ou (2) les sites disponibles (c'est-à-dire favorables à l'espèce) et ceux occupés (Johnson 1980). Ce dernier cas est beaucoup plus approprié car il ne considère que les sites potentiellement utilisables. Dans ces études, un problème quant à l'indépendance des données peut se poser lorsque la préférence pour différents habitats est testée simultanément. Par ailleurs, il est souvent difficile de déterminer objectivement la disponibilité, et surtout l'accessibilité d'un site donné. L'étude de la sélection de l'habitat à partir de l'obser-

vation des patterns de distribution peut induire en erreur lorsque l'on observe des populations dans des habitats de mauvaise qualité, mais qui peuvent dans certains cas tout de même atteindre des densités élevées. En effet, les individus n'occupent pas systématiquement et exclusivement les meilleures zones. Des individus peuvent se trouver dans des milieux sub-optimaux, soit en relation avec les contraintes liées à la prospection et la sélection de l'habitat en général (voir paragraphe 7.2.2), soit parce qu'ils n'ont pas d'intérêt particulier à occuper en permanence les meilleures parcelles (Van Horne 1983). Par exemple, une espèce pourrait ne consacrer que quelques heures par jour à se nourrir dans des zones riches et passer tout le reste de son temps dans des habitats ne contenant que très peu de nourriture tout en étant favorables à d'autres fonctions.

L'occupation de zones sub-optimales est en particulier abordée dans le cadre du modèle source-puits (Pulliam 1988). Selon ce modèle, il existerait des parcelles de qualité très variable. Certaines parcelles appelées sources seraient favorables, la reproduction y dépassant la mortalité. L'excédent d'individu ainsi produit émigrerait vers des parcelles de moindre qualité, appelées puits, où le taux de natalité ne compense pas le taux de mortalité. Les populations puits ne seraient pas viables sans ces apports venant des populations sources. Cela souligne bien que dans certains cas, une part importante de la population peut être présente dans un habitat défavorable, si bien que la densité d'individus n'est pas toujours un bon indicateur de qualité du milieu (Van Horne 1983). De plus, ces travaux ont trop souvent négligé l'importance de la variabilité temporelle de la qualité des zones d'habitat (Arthur *et al.* 1996) : les habitats sources peuvent devenir des puits, et inversement (Pulliam 2000).

Plutôt que de ne considérer que la présence ou la densité des individus, certains auteurs ont proposé de comparer les succès de reproduction obtenus dans les diverses parcelles de l'habitat. En effet, *in fine*, ce qui révèle effectivement la **qualité d'un habitat** pour une espèce donnée et pour une activité donnée, c'est bien le succès que les individus y obtiennent dans cette activité. Si des étourneaux obtiennent deux fois plus de nourriture par unité de temps dans la parcelle A que dans la parcelle B, on dira que la parcelle A est deux fois meilleure que la parcelle B pour l'alimentation.

Il est par conséquent important de *considérer avec précaution* les conclusions issues de l'observation des patterns de distribution des individus pour en inférer les processus. Comme nous l'avons vu, les mêmes pat-

terns peuvent être produits par des processus de choix très différents. Notamment, la composante temporelle ne devrait pas être négligée aussi bien en termes de temps d'observation que de variabilité ou d'instabilité du milieu. Des travaux sont actuellement menés dans le contexte de l'écologie du paysage qui donnent une part importante à l'identification de **stratégies** individuelles ayant pu évoluer dans des environnements variables et sous différentes contraintes (Lima et Zollner 1996).

7.3.2 L'étude du comportement d'échantillonnage : la prospection

Une autre manière d'étudier la réalité d'un processus de choix consiste à étudier le processus d'échantillonnage de l'environnement qu'il implique nécessairement : on ne peut choisir qu'entre des alternatives dont on connaît l'existence. C'est ce que l'on appelle le comportement de **prospection**, qui correspond à la visite de sites de reproduction par des individus qui ne se reproduisent pas dans ce lieu-là cette saison-là.

Un **prospecteur** est donc un individu présent sur un site de reproduction potentiel de son espèce dans lequel il ne se reproduit pas pendant la saison en cours.

Ce comportement, qui est décrit chez de nombreuses espèces dans différents taxa, est susceptible de permettre une récolte efficace d'informations sur la qualité relative des zones de reproduction (Danchin *et al.* 2001). Les individus prospectant peuvent être vus visitant différentes zones où leurs congénères se reproduisent, comme des falaises de reproduction chez les oiseaux de mer ou des parcelles de forêt chez des passereaux. Ils peuvent aller jusqu'à se poser sur les nids, comme chez la mouette tridactyle (Cadiou *et al.* 1994), ou visiter les nichoirs, comme chez les gobe-mouches (Doligez *et al.* 2002).

Ces comportements de prospection sont surtout décrits chez les espèces où les adultes sont fixés d'une manière ou d'une autre à un endroit précis pendant la période de reproduction. C'est le cas de très nombreux invertébrés marins où les larves ont, avant fixation, une phase de visite de divers sites de fixation potentiels. De même, de par leur oviparité, les oiseaux sont fortement contraints pendant la reproduction par la nécessité de rester à une distance de leur nid telle qu'ils peuvent fréquemment revenir nourrir leur couvée. Bien que les oiseaux soient parmi les groupes d'animaux ayant les plus grandes capacités de déplacement, pendant leur reproduction ils sont un peu comme une chèvre attachée par une corde à un piquet :

si le piquet a été mis dans un endroit entouré de rares herbes, la chèvre aura peu de chances de survie. Appliquée aux oiseaux, cette image peut se traduire de la sorte : le rôle du piquet est joué par le nid, et celui de la corde correspond à la distance maximale à laquelle ils peuvent aller s'approvisionner dans un temps acceptable. Chez de telles espèces, le choix d'un lieu de reproduction a donc un impact important sur l'aptitude : une fois installés, les adultes ne peuvent plus corriger leur choix. Il s'agit là d'une situation bien différente de celle d'un mammifère par exemple où la viviparité permet en théorie aux femelles de se déplacer au cours de leur reproduction.

C'est sans aucun doute chez les oiseaux que ces comportements de prospection sont les mieux connus. Cependant, les observations réalisées sur ce comportement restent encore des plus fragmentaires (Danchin *et al.* 1991, Reed et Oring 1992, Boulinier *et al.* 1996, voir Reed *et al.* 1999 pour une synthèse). Dans l'avenir, il sera nécessaire de l'étudier en détail si l'on veut en comprendre les implications. Une seule étude a par exemple clairement identifié le statut des prospecteurs : c'est l'étude de Monnat *et al.* (1990) et Cadiou *et al.* (1994) chez la mouette tridactyle. Cette étude a montré que les prospecteurs appartiennent à trois catégories d'individus :

1. les jeunes immatures dans les années qui précèdent leur recrutement dans la fraction reproductrice de la population ;
2. des adultes (c'est-à-dire des individus s'étant déjà reproduits) qui ne se reproduisent pas du tout pendant la saison en cours ;
3. des adultes qui se sont reproduits pendant la saison en cours mais qui, après avoir subi un échec de reproduction, visitent d'autres lieux de reproduction de leur espèce.

Ces trois catégories d'individus sont ceux qui sont les plus susceptibles d'être à la recherche d'un site de reproduction (Monnat *et al.* 1990). L'étude de ce comportement reste encore quasiment embryonnaire, bien qu'un intérêt croissant se soit manifesté dans les dernières années.

7.3.3 L'étude des processus de choix

Plutôt que des approches fondées sur l'analyse de pattern, il est préférable d'étudier directement les processus de choix de l'habitat en eux-mêmes. Cette deuxième approche vise à déterminer quels indices sont utilisés par les individus pour faire leur choix et dans quelle mesure les stratégies de choix de l'habitat

adoptées influencent l'aptitude des individus (Jones 2001). Une telle approche permet ainsi d'aborder de concert les relations entre les **facteurs proximaux** et **ultimes** susceptibles d'être impliqués. Les facteurs proximaux sont des éléments de l'environnement qui vont directement être pris en compte par les individus au sein du processus de décisions qui conduit au choix de l'habitat. Il pourrait s'agir par exemple de la présence d'une ressource (nourriture, site de construction d'un nid) ou d'indices produits par les congénères. Les facteurs ultimes sont les raisons évolutives des choix réalisés par les individus, c'est-à-dire les effets des diverses stratégies sur l'aptitude. Par exemple, les individus peuvent choisir un territoire disposant d'un certain type de ressource alimentaire, indispensable à leur survie. Ils peuvent d'autre part sélectionner une zone d'après le succès de leurs congénères déjà installés, car comme nous l'avons vu, cet indice constitue probablement le meilleur critère d'évaluation de l'adéquation des habitats aux besoins des individus.

Jusqu'à présent, l'étude des processus comportementaux de sélection de l'habitat s'est surtout intéressée à la **récolte d'informations**, puis à l'utilisation de ces informations dans la **prise de décision**. Qu'elle soit **personnelle** (obtenue par l'échantillonnage direct de l'individu) ou **publique** (obtenue grâce à l'échantillonnage effectué par les congénères), l'information permet d'évaluer la qualité d'un site.

a) Des modèles...

Certaines **approches théoriques**, comme la modélisation bayésienne ou l'utilisation d'opérateurs linéaires, ont essayé d'expliquer les règles et mécanismes impliqués dans l'évaluation de la qualité d'un site et, par là même, dans la décision d'en partir ou d'y rester (Giraldeau 1997). Par exemple, pour ce qui est de la récolte d'informations dans la sélection de l'habitat d'alimentation, les animaux peuvent échantillonner le milieu, c'est-à-dire utiliser l'information privée pour estimer le nombre de proies dans une zone d'habitat et ensuite décider s'ils doivent partir (voir le chapitre 5, Giraldeau 1997). Ils peuvent aussi utiliser, de façon complémentaire ou non, de l'information publique (Valone 1989). Il peut s'agir par exemple de la performance des congénères présents sur la même zone (Valone et Templeton 2002). Les principaux travaux théoriques sur l'information ont été menés dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal (Valone et Templeton 2002).

Nous avons vu au début de ce chapitre pourquoi, dans le contexte du choix de l'habitat de reproduction, nous devons nous attendre à ce que les animaux utilisent moins l'information personnelle que l'information publique comme principale source d'information sur la qualité des habitats. Cependant, il a été montré que les individus ayant subi un échec de reproduction sont beaucoup plus souvent infidèles à leur site de reproduction, ce qui indique que cette source d'information n'est certainement pas négligée quand elle existe. En effet, un échec est un indicateur potentiel d'une mauvaise qualité du site de reproduction actuel, si bien qu'il peut être préférable pour l'individu d'en changer, surtout si la qualité des sites de reproduction est prévisible d'une saison sur l'autre (Switzer 1993, 1997).

b) ... des observations...

Ce type de travaux théoriques a permis d'étudier les conditions environnementales et d'histoire de vie pour lesquelles les diverses stratégies possibles peuvent être sélectionnées. Cela a permis de préciser les **présupposés** et les **prédictions** à tester pour déterminer quelle stratégie de choix de l'habitat est effectivement utilisée dans tel ou tel cas. Il est alors possible d'utiliser des *données d'observation sur des populations naturelles pour tester ces prédictions faites a priori*. De plus, l'observation directe du comportement des individus peut être utilisée pour démontrer le bien fondé du processus de choix en tant que tel. Par exemple, l'étude du comportement de prospection de zones potentielles de reproduction puis finalement d'installation d'individus marqués dans le milieu naturel devrait venir apporter d'importantes informations (Reed *et al.* 1999). De plus, des prédictions précises peuvent être faites quant aux patterns de distribution des individus qui peuvent être générés par les diverses stratégies considérées. Par exemple, une stratégie de choix basée sur la présence de congénères a tendance à agréger les individus sur quelques zones, tout en laissant certaines parcelles vides par manque d'information.

c) ...et des expériences

Pour déterminer sans ambiguïté les indices de qualité de l'habitat pris en compte par les animaux dans leur choix et la relation de cause à effet entre les variations de ces indices et le choix effectivement réalisé par les animaux, il faut à un moment ou un autre utiliser une **approche expérimentale**. Celle-ci permet, par une manipulation contrôlée des critères de choix, de

tester si ce sont bien ces indices-là ou non qui sont effectivement pris en compte par les individus. De telles expériences peuvent être menées au laboratoire (p. ex. Templeton et Giraldeau 1996, Schuck-Paim et Alonso 2001) ou sur le terrain (p. ex. Boulinier *et al.* 2002, Doligez *et al.* 2002). Nous reviendrons plus loin sur les résultats apportés par de telles expérimentations (voir le paragraphe 7.5.3).

7.4 QUELLES SOURCES D'INFORMATION POUR SÉLECTIONNER SON HABITAT ?

Avant d'aller plus loin, il nous faut discuter plus en détail des critères dont disposent les animaux pour évaluer la qualité des diverses parcelles de l'environnement dans lequel ils vivent. Ces critères sont de nature très variée. Ils peuvent être directs ou indirects, être issus de la présence ou bien de l'activité des congénères, ou bien impliquer des paramètres physiques de l'environnement.

7.4.1 Critères de choix directs et indirects

a) Critères directs

Les animaux peuvent tout d'abord évaluer chacune des ressources ou des contraintes influençant l'activité pour laquelle ils choisissent un habitat. Parmi les qualités que doit présenter un site, certaines telles que **l'abondance de nourriture** et **l'absence de prédateur** sont de première importance. L'évaluation de la qualité des habitats pourrait donc reposer directement sur ces critères. Cependant, ces critères risquent d'être nombreux et interconnectés et aussi parfois difficilement décelables (par exemple les prédateurs manifestent rarement leur présence) si bien que leur effet sur l'aptitude globale peut être difficile à évaluer. De plus, l'information peut ne pas être présente au moment où l'individu prospecte et l'information serait alors erronée.

b) Critères indirects

L'évaluation de la qualité des sites peut aussi reposer sur l'estimation des effets des variations des ressources ou contraintes plutôt que sur les ressources ou contraintes elles-mêmes. Dans certaines conditions, ces effets peuvent être plus faciles à évaluer, comme des *indices révélant la présence des ressources et des prédateurs*

(marquage olfactif, terrier ou nid...). Cependant, l'intégration de tous ces paramètres et l'évaluation de leur effet sur l'aptitude restent difficiles.

► Information personnelle

Les individus peuvent aussi se baser sur *leur propre performance (information personnelle)* pour évaluer la qualité des sites qu'ils ont occupés. Les individus n'ont alors qu'un seul paramètre à estimer. Dans les chapitres 5 et 6, nous avons vu que les animaux semblent utiliser une telle stratégie. Ils pourraient ainsi utiliser leur expérience pour développer une **image de recherche** (*search image* en anglais) leur permettant de reconnaître une parcelle favorable d'après ses caractéristiques globales. Cependant, nous avons vu que dans le contexte du choix du lieu de reproduction, une telle stratégie par essai/erreur revient quasiment à une stratégie de non-choix, les individus suivant cette stratégie s'installant au hasard sur un site et, selon leur performance, décidant de partir ou de rester.

► Attraction sociale

Une autre stratégie consiste à utiliser les congénères comme source d'information. Tout d'abord, la simple présence des congénères révèle que la parcelle en question a permis le développement et le maintien d'une population locale. C'est ce que l'on a appelé l'**attraction sociale**. Cependant, nous avons vu plusieurs fois déjà que la présence de congénères peut être trompeuse (par exemple dans les situations de source-puits). Il a également été suggéré que la présence de membres d'autres espèces partageant les mêmes besoins écologiques pourrait être utilisée de la même façon dans une attraction sociale interspécifique.

Cependant, la réalité du phénomène d'attraction sociale a été remise en cause sur la base d'arguments théoriques (Doligez *et al.* 2003). Il semble que certaines des expériences effectuées aient en fait confondu la présence et le succès. En effet dans de nombreuses situations, la présence est synonyme de succès, et dans ce cas, nous verrons plus loin que c'est probablement l'information sur le succès qui est importante plutôt que la présence en tant que telle.

► L'information publique

Selon qu'il s'agit d'un habitat multifonctions ou d'un habitat plus spécialisé, il peut être intéressant d'évaluer des paramètres plus précis que la simple présence de congénères. Notamment, il est possible d'évaluer la quantité et la qualité des ressources pré-

sentes dans une zone en observant l'**activité d'alimentation des congénères**. Par exemple, un écureuil terrestre observant un individu qui fait des allers-retours entre une parcelle contenant des graines et son nid aura tôt fait de repérer la source de nourriture. De la même façon, lorsqu'il s'agit de choisir un habitat de reproduction, le **succès reproducteur des congénères** peut être évalué.

En fait, au plan évolutif, un animal choisissant un lieu de reproduction est face à une question du type : « dans quelle parcelle peut-on espérer le plus fort succès de reproduction ? ». Une réponse simple est de regarder la performance de reproduction des congénères, c'est-à-dire de prendre en compte l'information publique (Valone 1989). Puisqu'ils partagent globalement les mêmes besoins, une parcelle qui permet aux congénères de se reproduire avec succès a toutes les chances de répondre également aux exigences de l'individu qui observe le résultat de leur échantillonnage.

Ce critère a une haute valeur informative car il intègre à la fois les effets de la qualité intrinsèque de l'habitat mais également les effets de la compétition et de la qualité des partenaires potentiels. Qu'il s'agisse d'un habitat de reproduction ou d'alimentation, l'information publique a l'avantage non seulement d'être moins coûteuse mais également d'être plus juste car elle repose sur un échantillon bien plus grand que l'information personnelle. Elle peut toutefois être limitée s'il existe une interaction phénotype-environnement marquée (c'est-à-dire le fait qu'un milieu donné convienne différemment à différents individus selon leurs caractéristiques propres) ou si la performance des individus s'explique plus par leur propre qualité que par celle du site qu'ils occupent ou si, pour des raisons biologiques, il est difficile d'obtenir cette information.

Dans la littérature biologique, on peut trouver deux définitions de la notion d'information publique. La première fut proposée par un chercheur États-Unien, Thomas Valone, en 1989. Selon cet auteur, c'est l'information extraite de l'**échantillonnage vicariant**. Plus tard, une autre définition a été proposée qui s'intéresse plus au résultat de cet échantillonnage (Danchin *et al.* 2001) : c'est de l'*information sur la qualité de l'habitat extraite de la performance des congénères* (c'est-à-dire des composantes de l'aptitude des congénères). Cette deuxième définition insiste sur le fait que ce qui informe vraiment, ce n'est pas tant le fait que l'échantillonnage soit effectué par d'autres, mais bien le résultat de cet échantillonnage. C'est cette dernière définition qui est utilisée dans

le présent ouvrage, mais ces deux définitions sont probablement équivalentes.

► Un mélange d'information

En réalité, il est probable que les organismes combinent plusieurs sources d'information. L'importance relative de ces diverses sources dépendra aussi fortement de leur accessibilité. Il est par exemple relativement difficile d'estimer le succès de reproduction d'espèces nichant dans des terriers et ne venant nourrir leurs petits que la nuit.

► Une stratégie de choix qui s'apparente à un apprentissage de l'environnement

Dans tous les cas, ce comportement par lequel les individus échantillonnent leur environnement et acquièrent ainsi de l'information permettant de décider du lieu d'installation dans le futur, s'apparente fortement à l'apprentissage. À travers le comportement de prospection, les animaux apprennent à connaître leur environnement. Nous verrons plus loin que cette comparaison n'est pas seulement superficielle car les modèles dans le domaine de l'apprentissage et dans celui du choix de l'habitat de reproduction conduisent à souligner l'importance de facteurs tels que la prévisibilité de l'environnement comme étant déterminants pour arrêter une stratégie.

7.4.2 Comparaison de stratégies basées sur différentes sources d'information

Il existe beaucoup d'approches théoriques qui ont considéré l'utilisation de différents types d'information pour le choix d'une zone d'alimentation ou d'un partenaire, mais jusqu'à une époque récente, très peu de travaux ont étudié les stratégies d'utilisation de l'information dans le contexte du choix de l'habitat de reproduction. Cela est étonnant au regard des nombreux modèles qui existent sur l'évolution de la dispersion des individus et sur les implications de la dispersion sur la dynamique des populations (Clobert *et al.* 2001). Cet état de fait s'explique cependant par les grandes différences d'échelle spatiale et temporelle impliquées dans l'étude des processus de choix de l'habitat de reproduction comparé au contexte de l'approvisionnement.

Il est quelquefois possible d'inférer certains processus à partir des modèles développés dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal. Néanmoins, une modélisation spécifique se révèle néces-

saire pour prendre en compte les échelles spatiales et temporelles impliquées dans la sélection de l'habitat de reproduction ainsi que les traits d'histoire de vie des individus. Chez les espèces se reproduisant plusieurs fois au cours de leur vie (espèces **itéropares**), il peut être utile de considérer séparément les stratégies de sélection d'un habitat de première reproduction, de dispersion ou de fidélité au site (Switzer 1993, Boulinier et Danchin 1997). Une telle approche a permis d'aborder de façon intéressante le rôle potentiel de l'évolution des stratégies de choix de l'habitat dans le cadre classique de l'étude de l'évolution des traits d'histoires de vie (Stearns 1992). Les différentes caractéristiques du comportement de choix de l'habitat telles que le temps consacré à la prospection, ou bien les sources d'informations utilisées, peuvent en effet être vues comme des **composantes biodémographiques**, au même titre que l'âge de première reproduction, la taille de ponte, la longévité, etc.

► Un modèle d'optimalité...

Dans ce contexte, un des premiers modèles a permis de souligner le compromis qui peut exister entre une reproduction précoce et une reproduction dans un site dont l'individu aura pris le temps d'évaluer la qualité en prospectant au moment le plus favorable pour estimer la qualité relative des zones de reproduction (Boulinier et Danchin 1997). Ce modèle a montré qu'une stratégie de prospection avant reproduction était susceptible de permettre une meilleure aptitude dans des environnements où les parcelles favorables sont relativement rares et ont une prévisibilité temporelle suffisamment élevée. Un résultat très semblable a été obtenu dans le domaine de l'apprentissage (Stephens 1989).

Ces présupposés et prédictions sont testables dans la nature. Il est par exemple prédit que des comportements qui peuvent être associés à l'utilisation de la performance des congénères dans le choix de l'habitat, comme la prospection de sites de reproduction l'année précédent le recrutement local ou la dispersion, ne devraient être observés que dans un environnement suffisamment hétérogène dans l'espace et prévisible dans le temps. Dans un modèle très proche de celui de Boulinier et Danchin (1997), Schjørring (2002) a spécifiquement étudié l'évolution de l'âge à la première reproduction en relation avec la possibilité de prospecter et la variabilité de l'environnement. Ces différents modèles n'ont toutefois pas considéré explicitement la compétition entre individus. Or nous avons vu dans le chapitre 3 et dans les chapitres 5 et 6

que dans des situations où les bénéfices des stratégies ne sont pas indépendants de celles adoptées par les autres membres de la population, on pouvait obtenir des résultats très différents selon que l'on ignore ou prend en compte les interactions entre les diverses stratégies. Dans le cas présent, la qualité de l'information collectée par un individu se basant d'une manière ou d'une autre sur les congénères dépend directement de la stratégie adoptée par le reste de la population. Dans un modèle qui ignore ce type d'interaction entre stratégies, les résultats risquent fortement de ne pas décrire le fonctionnement réel des populations naturelles.

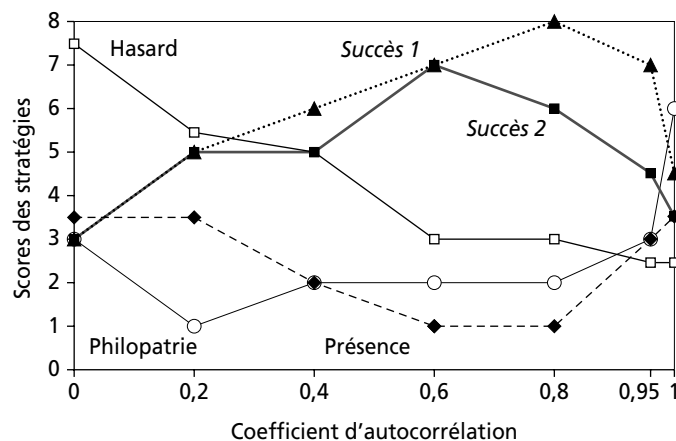
► ... suivi d'un modèle de stratégie des jeux

Dans ce contexte, une chercheuse française, Blaindine Doligez, et ses collaborateurs (2003) ont utilisé une approche théorique de théorie des jeux pour comparer les performances relatives de cinq types de stratégies de choix de l'habitat différentes en les mettant en présence deux à deux dans un environnement

contenant deux parcelles dont la qualité pouvait varier de façon plus ou moins prévisible, mais indépendante pour les deux parcelles (Figure 7.4). Le modèle compare le succès de deux stratégies basées sur la performance des congénères à trois autres stratégies : (1) choix aléatoire de la zone, (2) philopatrie, (3) choix basé sur la présence relative d'individus l'année précédente (attraction sociale; Stamps 1991). Les deux stratégies basées sur l'information publique différaient par le fait que l'information utilisée prenait ou non en compte l'effet de la densité dépendance : (4) choix basé sur le succès de reproduction estimé par le pourcentage de couples subissant un échec de reproduction (cette stratégie ne prenait pas en compte l'effet de la densité locale d'individus), et (5) choix en fonction du nombre relatif moyen de petits produits par couple des congénères des diverses parcelles de l'environnement (cette stratégie prenait en compte la densité-dépendance).

Les résultats illustrent comment l'efficacité des stratégies à suivre les variations de la qualité des zones

Figure 7.4 Stratégie de choix de l'habitat de reproduction évolutivement stable et autocorrélation temporelle de l'environnement.



Performance d'invasion de cinq stratégies de choix de l'habitat en fonction de la prévisibilité de l'environnement lorsqu'elles sont confrontées deux à deux en fonction de l'autocorrélation temporelle de l'environnement. Lorsque le coefficient d'autocorrélation est de zéro, l'environnement varie aléatoirement. Lorsqu'il est égal à un, l'environnement est constant. Entre les deux, l'environnement varie de façon plus ou moins prévisible selon la valeur de ce coefficient. L'échelle verticale quantifie la capacité d'invasion d'une stratégie par rapport aux quatre autres stratégies : le score quantifie l'importance numérique de chaque stratégie à la fin des confrontations, calculé à partir de 100 simulations répétant les mêmes conditions. Ce score peut varier de 0 à 8. Les simulations sont faites en utilisant un modèle matriciel, deux zones d'habitat de reproduction de qualité variable et une fonction de densité dépendance locale négative. Les résultats présentés correspondent à une espèce d'oiseau peu longévive (e.g. petit passereau), mais des résultats qualitativement similaires sont obtenus lorsque l'on considère le cas d'une espèce à cycle de vie long. Les cinq stratégies de choix de l'habitat confrontées sont : Hasard : les animaux ne choisissent par leur habitat de reproduction. Philopatrie : retour au lieu de naissance et de reproduction pour se reproduire. Présence : choix en fonction des densités relatives dans les parcelles de l'environnement. Succès 1 : choix en fonction du succès de reproduction estimé en pourcentage de couple subissant un échec de reproduction. Succès 2 : choix en fonction du nombre relatif moyen de petits produits par couple des congénères des diverses parcelles de l'environnement.

Nota bene : les deux stratégies succès sont basées sur l'information publique. Mais, pour des raisons liées au mode de modélisation, la stratégie Succès 1 se basait sur le pourcentage de reproducteurs en échec (ce pourcentage était indépendant de la densité dans ce modèle). En revanche, l'information utilisée par la stratégie Succès 2, était influencée, elle, par la densité dépendance. D'après Doligez et al. 2003.

d'habitat dépend de la prévisibilité de l'environnement et des coûts payés en densité-dépendance (ces derniers étant dus à la dynamique de l'agrégation des individus entre les deux zones). En particulier, les stratégies fondées sur une mesure du succès de reproduction ont les meilleures performances dès lors que l'environnement n'est ni constant, ni totalement aléatoire, c'est-à-dire lorsque l'environnement varie avec une certaine autocorrélation (Figure 7.4). En d'autres termes, le modèle prédit qu'à l'exception des deux extrémités du gradient possible de prévisibilité de l'environnement, ce sont des stratégies basées sur l'information publique qui sont sélectionnées. Quand l'environnement est constant, alors c'est la philopatrie qui est sélectionnée (nous verrons au chapitre 8 que c'est un résultat classique des modèles de l'évolution de la dispersion). Lorsque l'environnement varie de façon totalement aléatoire, c'est une stratégie de non-choix qui est sélectionnée (Figure 7.4).

Un autre résultat important est que lorsqu'elle est mise en compétition avec une autre stratégie efficace pour collecter de l'information, la stratégie d'attraction sociale (stratégie « présence » de la figure 7.4) coexiste à faible fréquence en parasitant l'information véhiculée par les individus de l'autre stratégie, mais elle ne peut envahir la population. Un tel résultat est important car il permet de relativiser les résultats des études suggérant la forte aptitude potentielle de stratégies basées sur la seule présence de congénères (Stamps 1988, 1991).

► Des implications sur la dynamique de l'occupation de l'espace

D'autre part, les approches théoriques ont permis de résoudre un paradoxe intéressant : le fait que chez certaines espèces il existe une concentration des individus reproducteurs sur une fraction seulement des zones disponibles et que dans ces zones l'on constate par ailleurs une abondance d'individus ne semblant pas pouvoir se reproduire à cause d'un manque de disponibilité de sites (Forbes et Kaiser 1994). La présence d'individus empêchés de se reproduire localement peut être démontrée en retirant expérimentalement certains individus et en constatant qu'ils sont immédiatement remplacés (Manuwal 1974). Forbes et Kaiser expliquent ce paradoxe par le fait que si les individus utilisent leurs congénères comme source d'information sur la qualité des zones de reproduction, ils ne vont pas coloniser des zones vides mais ils vont tendre à s'agréger dans des zones où la densité va devenir tellement forte que les individus peuvent avoir

à faire la queue. La compétition pour l'accès à des territoires de qualité différente va intervenir directement dans les stratégies de choix de site, comme il a été clairement montré chez l'huître-pie (Figure 7.3) et il est intéressant de comprendre dans quelles conditions des stratégies d'attente (*queueing* en anglais) peuvent avoir évolué à cause de telles contraintes (Forbes et Kaiser 1994, Kokko et Sutherland 1998).

Les approches théoriques comparant la performance et les conditions dans lesquelles des stratégies fondées sur différents types d'informations sont susceptibles d'être sélectionnées ont permis de définir les conditions dans lesquelles on peut envisager l'existence des diverses stratégies. Clairement, en ce qui concerne la prévisibilité de l'environnement, la plupart des environnements naturels doivent se situer dans la zone où ce sont les stratégies basées sur l'information publique qui sont sélectionnées. Ce résultat souligne l'importance du type de variabilité environnementale pour déterminer la valeur réelle de l'information, tout en tenant compte des interactions entre congénères telles que la densité-dépendance, la fréquence dépendance et la compétition locale pour les sites.

7.5 QUELLES SOURCES D'INFORMATION SONT EFFECTIVEMENT UTILISÉES ?

Les études théoriques permettent de prévoir quelles sources d'information devraient être utilisées dans un environnement donné, et quelle stratégie est optimale considérant la variabilité temporelle et spatiale des milieux. Cependant, comme nous l'avons vu dans le paragraphe 7.2.2, la récolte d'information peut être soumise à des contraintes non prises en compte dans les modèles. Il faut alors vérifier si les prédictions des modèles sont vérifiées dans la réalité. Pour cela, une approche observationnelle et expérimentale est nécessaire.

7.5.1 Contraintes sur les critères d'information

Parmi les sources d'informations disponibles, toutes ne vont pas pouvoir être utilisées par toutes les espèces ou tous les individus d'une population. Comme nous l'avons vu, pour être informatif, un critère doit permettre de *prédire et de comparer l'aptitude phénotypique attendue* dans tel ou tel lieu. De tels critères permettent donc d'évaluer la qualité d'un habitat, c'est-à-dire les potentialités de succès de reproduction

qu'il offre. Cela revient à dire que le critère doit être corrélé, soit directement soit indirectement par l'intermédiaire d'un autre facteur, à l'aptitude de l'individu sur ce site.

Dans le cas de la sélection de l'habitat de reproduction, l'installation sur un site n'a en général pas lieu immédiatement après la collecte d'information (c'est d'ailleurs une des différences fondamentales entre la sélection d'un lieu de reproduction et d'un lieu d'approvisionnement). Le critère peut être disponible à une certaine période, et n'être utilisé que plus tard, voir l'année suivante. L'environnement doit alors être suffisamment stable dans le temps pour que sa qualité ne change pas pendant le délai entre la prospection et l'installation (s'il existe). De plus, si la qualité de l'environnement varie dans le temps, il est important que le critère utilisé pour prédire l'aptitude varie *simultanément* de sorte qu'il n'existe pas de décalage entre le niveau de qualité indiqué par le critère et la qualité actuelle du site. Enfin, qu'elle précède immédiatement l'installation ou pas, la fenêtre de disponibilité du critère doit être suffisamment longue et prévisible dans le temps pour qu'il puisse être évalué efficacement (Boulinier *et al.* 1996).

En ce qui concerne la sélection de l'habitat de reproduction, en fonction des composantes biodémographiques et de la variabilité du milieu, une stratégie de collecte d'informations peut se révéler plus ou moins efficace [voir le paragraphe 7.2.2 (b)]. De même, selon les caractéristiques de la biologie de reproduction (durée de la période de reproduction, synchronisation au sein et entre les parcelles, mobilité des reproducteurs, etc.), mais aussi la variabilité interannuelle de l'environnement et les sources d'information utilisées, il peut être préférable de prospecter au début ou à la fin de la période de reproduction. Les individus doivent à la fois prendre en compte leur disponibilité pour prospecter et la disponibilité de l'information. Notamment, si la qualité des sites est prévisible d'une année sur l'autre, les reproducteurs qui ont échoué étant libérés de toute charge de reproduction peuvent prospecter en fin de saison plutôt que d'attendre le début de la saison suivante.

7.5.2 Sources d'information déduites des patterns de distribution et de performance des individus

De nombreuses études ont pu mettre en évidence une corrélation entre différents facteurs du milieu et la présence ou le succès reproducteur des individus

de l'espèce étudiée. Par exemple, Petit et Petit (1996) ont montré que chez la paruline orangée (*Protonotaria citrea*), en accord avec les prédictions de la distribution libre idéale, les meilleurs habitats d'après l'abondance de nourriture, étaient occupés en priorité et présentaient une plus forte densité d'individus. Cependant, cette étude, en ne s'intéressant qu'aux patterns, ignore totalement les processus de récolte d'information qui pourraient mener à de telles distributions. Un tel patron peut, en effet, être obtenu si les animaux mesurent effectivement la nourriture disponible ou s'ils mesurent des paramètres environnementaux directement corrélés à la disponibilité de la nourriture. La plupart des études n'abordent pas le choix de l'habitat comme un processus décisionnel suite à la collecte d'information mais montrent simplement que les individus peuvent utiliser l'espace selon un pattern optimal, occupant prioritairement les zones les plus favorables.

D'autres études cependant mentionnent la nécessité de collecter des informations pour choisir où s'installer sans toutefois en expliquer les processus. Par exemple, Orians et Wittenberger (1991) suggèrent que les femelles de carouge à tête jaune (*Xanthocephalus xanthocephalus*) choisissent leur mare de nidification en fonction de l'abondance de proies, et qu'elles choisissent un territoire au sein de cette mare en fonction de la végétation qui offre une protection contre les prédateurs. Ces hypothèses reposent sur des corrélations observées entre les facteurs du milieu et la densité d'individus à différentes échelles. Même si les auteurs mentionnent que les facteurs de qualité, tels que l'abondance de proies, peuvent être difficiles à évaluer, ils supposent implicitement que la préférence pour certains types d'habitats repose directement sur les critères du milieu auxquels les densités d'individus sont corrélées. Cependant, de telles corrélations entre composantes de l'aptitude ou densité d'individus et facteurs du milieu n'impliquent pas que l'évaluation de la qualité des sites repose sur ces critères-là directement. En effet, dans beaucoup de cas, il est possible que le choix repose sur d'autres critères plus indirects qui seraient eux-mêmes corrélés aux facteurs du milieu. En d'autres termes, corrélation ne signifie pas relation de cause à effet (voir le chapitre 2). D'autre part, outre la nécessité de considérer plusieurs échelles spatiales, l'étude de Orians et Wittenberger (1991) permet de souligner l'importance de prendre en compte le comportement des individus pour établir quels facteurs du milieu peuvent être pertinents pour la sélection de l'habitat. En effet, il est probable que le choix du

site de nidification des oiseaux ne dépend pas des ressources en nourriture du territoire car les individus ne se nourrissent pas seulement dans leur propre territoire mais dans toute la mare.

De la même manière, la corrélation entre succès de reproduction et fidélité au site a été illustrée abondamment, suggérant que les individus utilisent l'information privée pour décider de quitter ou de rester sur leur site. Cependant, il est tout à fait possible que d'autres facteurs non considérés dans ces études interviennent dans cette décision.

L'étude des patterns spatiaux de l'aptitude et de la distribution des individus peut donc donner quelques indications quant aux sources d'information utilisées, notamment concernant la variabilité à différentes échelles. Cependant, elle n'est pas suffisante pour en déduire les mécanismes de prise d'information et doit de toute façon être complétée par des observations détaillées des comportements de prise d'information, ainsi que d'expérimentations abordant de façon explicite le processus de choix de l'habitat.

7.5.3 L'utilisation de l'information publique

Depuis le début de ce chapitre, nous avons vu différents arguments suggérant que la performance de reproduction des congénères peut être utilisée, en complément du succès personnel, comme source d'information publique dans le choix d'un habitat de reproduction (Valone et Templeton 2002). Dans cette partie, nous allons présenter certains des arguments indiquant que les animaux prennent effectivement en compte l'information publique dans leur choix d'un lieu de reproduction.

a) La prospection a lieu dans la fenêtre temporelle favorable à l'estimation de la performance des congénères

Le comportement de prospection a très généralement lieu vers la fin de la saison de reproduction, quand l'information la plus fiable est disponible sur la qualité relative des zones de reproduction (Boulinier *et al.* 1996, revue dans Reed *et al.* 1999). En effet, à ce moment la proportion de nids contenant des poussins, ou un corrélat social, donne une très bonne indication de la qualité relative des zones l'année considérée. Chez la mouette tridactyle par exemple, c'est à ce moment que, comme prédit, l'on observe la plus grande activité de prospection (Boulinier *et al.* 1996). De plus, Schjørring *et al.* (1999) ont montré que le comportement de prospection peut être direc-

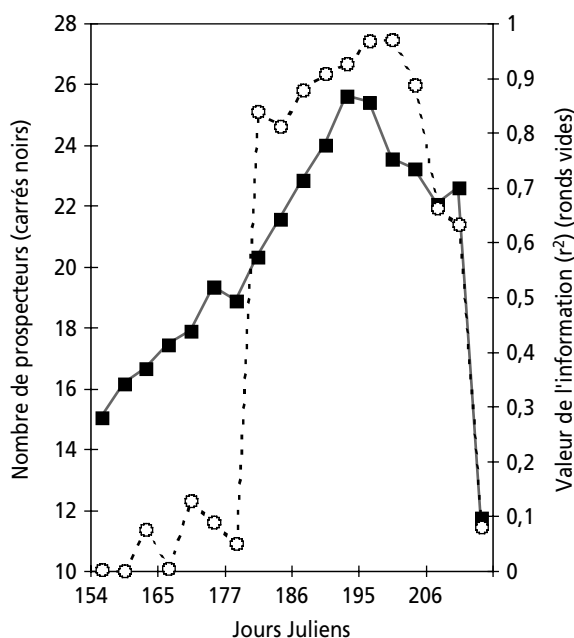


Figure 7.5 Qualité de l'estimation de l'information publique et dynamique de l'activité de prospection.

Chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), l'essentiel des visites de prospection ou d'exploration des lieux de reproduction (carrés noirs) a lieu quand l'information qui peut être obtenue lors d'une visite (ronds vides) est la plus fiable. La fiabilité de l'information sur la qualité relative des zones de reproduction est ici mesurée par le coefficient de corrélation entre la proportion de nids apparemment en succès à une date donnée et la proportion de nids effectivement en succès l'année considérée. On voit clairement que le gros de l'activité de prospection (mesuré par la proportion de la surface en dessous de la courbe qui se situe dans la période favorable à la collecte de l'information publique) a lieu pendant la période où le succès de reproduction local peut être estimé de la manière la plus précise. Ce résultat avait été prédit par l'hypothèse de copiage d'habitat (*Habitat copying*). D'après Boulinier *et al.* (1996).

tement lié au succès futur des individus : les grands cormorans *Phalacrocorax carbo* se reproduisant pour la première fois et ayant prospecté activement l'année précédente ont un succès reproductif plus élevé que des individus n'ayant pas été vus prospecter activement. Chez cette espèce aussi, la prospection intervient entre la période d'éclosion des œufs et l'envol des poussins (Schjørring *et al.* 1999).

Ce pattern dans la dynamique de la prospection au cours de la saison est attendu si les oiseaux utilisent la prospection pour acquérir de l'information publique sur les lieux visités (Boulinier *et al.* 1996). La fonction du comportement de prospection pourrait

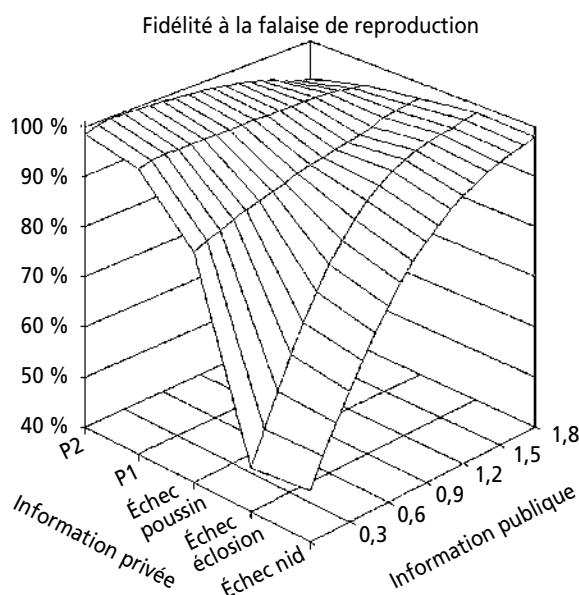


Figure 7.6 Fidélité au site de reproduction et information privée et publique.

Chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), la proportion d'individus fidèles à leur falaise de reproduction l'année t est fonction de leur performance individuelle de reproduction (information personnelle) et du nombre moyen de poussin produit par couple dans la falaise (information publique) l'année $t - 1$. La significativité de ces effets a été testée par régression logistique multiple. Pour une même performance individuelle de reproduction (par exemple, un échec au stade de l'œuf), la proportion d'individus fidèles à leur site de reproduction est beaucoup plus forte quand le succès des voisins de la même falaise a été fort. Ce résultat suggère que les individus utilisent l'information publique dans leurs décisions de fidélité à leur lieu de reproduction.

Performance individuelle de reproduction : P2 : individus ayant produit 2 ou 3 poussins; P1 : individus ayant produit 1 poussin; échec poussin : individus ayant subi un échec au stade des poussins (aucun des poussins éclos ne s'est envolé); échec éclosion : individus ayant subi un échec au stade de l'œuf (aucun des œufs n'a éclos); échec nid : individus ayant subi un échec au stade du nid (ayant seulement construit un nid mais n'ayant pas eu d'œuf). L'interaction entre les effets de l'information publique et de l'information privée était significative ($P = 0,0056$), indiquant que l'effet de l'une de ces variables sur la fidélité au site de reproduction différait selon les valeurs de l'autre (cette interaction se visualise par la torsion de la surface). D'après Danchin *et al.* (1998a).

donc bien être de récolter de l'information sur la performance moyenne des congénères dans les différentes zones de reproduction (c'est-à-dire de l'information publique) pour décider d'où s'installer dans le futur (Boulinier *et al.* 1996, Boulinier et Danchin 1997, Reed *et al.* 1999).

b) Des présupposés et prédictions sont soutenus par des corrélations...

Des arguments plus directs en faveur de l'utilisation de l'information publique proviennent d'études ayant explicitement testé l'utilisation d'information publique pour la sélection de l'habitat de reproduction. Chez la mouette tridactyle, une série de présupposés et de prédictions de cette hypothèse ont été testés avec des données d'observation issues d'un suivi à long terme du comportement d'oiseaux bagués et de paramètres démographiques (Danchin *et al.* 1998a). Chez cette espèce, la performance moyenne de reproduction varie bien entre les falaises de reproduction et est prévisible dans le temps d'une année à l'autre. On dit que l'environnement est autocorrélé positivement dans le temps sur un pas de un an, ce qui veut dire que le succès moyen une année donnée dans une parcelle permet de prédire avec une certaine marge d'erreur le succès moyen dans cette même parcelle l'année suivante. Ce sont là deux conditions nécessaires pour que la performance locale des congénères puisse potentiellement être prise en compte par les individus dans le choix de l'habitat. Ces auteurs ont ensuite considéré l'action simultanée de l'information privée et de l'information publique sur la fidélité des reproducteurs à leur site de reproduction d'une année à l'autre (Figure 7.6). Il est typiquement accepté que les individus ayant subi un échec de reproduction une année (information personnelle) sont plus enclins à abandonner leur site de reproduction pour aller s'établir ailleurs à la saison suivante (Switzer 1993, 1997), et cela a souvent été considéré comme une règle absolue. Cependant, si les individus utilisent le succès de reproduction de leurs voisins comme une information complémentaire sur la qualité de la zone de reproduction, on peut attendre qu'un individu en échec reste quand même fidèle à son site de reproduction l'année suivante si le succès de ses voisins immédiats a été élevé (Boulinier et Danchin 1997). C'est ce qui a été trouvé chez la mouette tridactyle (Figure 7.6) : des individus ayant eu un échec précoce (par exemple au stade de l'œuf) restent fidèles à leur parcelle de reproduction si leurs voisins ont eu un fort succès de reproduction. Ces mêmes individus ont une probabilité plus faible de revenir se reproduire sur le même site si leurs voisins sont aussi en échec.

Une prédiction d'ordre démographique de l'hypothèse de l'utilisation d'une information publique dans le choix de l'habitat a également pu être testée chez la mouette tridactyle. Comme attendu, le taux d'accroissement local du nombre de reproducteurs

était plus élevé les années faisant suite à un fort succès de reproduction local relativement aux années où le succès local était faible. Comme dans cette espèce les jeunes ne se reproduisent en moyenne qu'à l'âge de quatre ans, les variations locales d'effectifs de reproducteurs d'une année à l'autre ne peuvent pas être simplement expliquées par le recrutement des jeunes nés localement qui reviendraient se reproduire dans leur colonie de naissance (Danchin *et al.* 1998a). Si c'était la philopatrie qui régissait les dynamiques locales, il aurait dû y avoir une relation positive entre la production locale de poussins une année donnée et le taux d'accroissement de la population dans cette même localité quatre ans plus tard. Cette relation n'était pas observée (Danchin *et al.* 1998a).

Une série d'études ont testé ce type de prédictions chez d'autres espèces coloniales (Erwin *et al.* 1998, Brown *et al.* 2000, Schjørring *et al.* 1999, Frederiksen et Bregnballe 2001, Suryan et Irons 2001, Oro et Ruxton 2001) et non coloniales (Doligez *et al.* 1999). D'une façon globale, ces études sont en accord avec une utilisation d'une information publique dans les choix de sélection de l'habitat à des échelles où une hétérogénéité de la qualité des zones de reproduction et une autocorrélation temporelle de la qualité des zones de reproduction ont été mises en évidence. Néanmoins, dans l'ensemble de ces études, les analyses ont utilisé des données d'observations et il n'est donc pas possible d'en inférer de façon sûre la nature causale des relations testées. Si un facteur, tel que l'activité d'un prédateur, est fortement corrélé avec la performance locale d'un site de reproduction, les deux facteurs sont confondus et il est impossible de savoir si c'est le succès local ou l'activité du prédateur qui ont affecté la réponse des individus.

c) ...et par des expérimentations

Seules des approches expérimentales, avec une manipulation des critères de choix d'habitat soupçonnés d'être utilisés par les individus, peuvent réellement déterminer si l'information publique est bien utilisée par les individus (Valone et Templeton 2002). Une première approche de ce type a été conduite par un chercheur français, Thierry Boulinier, et ses collaborateurs dans des colonies norvégiennes de mouettes tridactyles. Ces auteurs ont utilisé neuf paires de falaises de reproduction qu'ils ont divisées chacune en deux portions : l'une où ils ont systématiquement retiré tous les œufs pondus, provoquant ainsi un échec apparent massif. L'autre moitié de ces falai-

ses a subi un autre traitement : elle était dérangée de la même manière que la moitié où l'ensemble des nids avait été mis en échec, mais les œufs n'étaient enlevés que pour un nombre limité de nids mis en échec afin de suivre le comportement d'individus mis en échec au sein de groupes en succès. Cela a permis de montrer que les oiseaux étaient effectivement sensibles au succès de reproduction local dans la mesure où l'assiduité des reproducteurs mis en échec était plus faible dans les portions où le succès local avait été réduit que dans les portions où leurs voisins avaient du succès ; par ailleurs, la prospection ne se produisit que dans les portions où le succès n'avait pas été réduit pour l'ensemble des oiseaux (Boulinier *et al.* 2002).

D'autre part, un autre chercheur français, Blandine Doligez, et ses collaborateurs (2002) ont pratiqué une expérience similaire chez le gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*) nichant dans les bois sur l'île de Gotland en Suède. Ce dispositif expérimental impliquait douze bois répartis en quatre traitements : le traitement diminué (D) impliquait trois parcelles où tous les poussins de 30 % des nids étaient enlevés pour être répartis par moitié dans 60 % des nids de trois autres parcelles correspondant au traitement augmenté (A). Il y avait aussi deux types de contrôle : un contrôle manipulé (CM) impliquant trois parcelles dans lesquelles vingt des nids étaient mis en échec par le transfert de tous leurs poussins dans 40 % des nids de ces mêmes parcelles, et un contrôle non manipulé (CC). Cette manipulation a été reproduite à l'identique trois années de suite. Cette manipulation s'est révélée efficace à changer le nombre moyen de jeunes produits par nichoir (Figure 7.7 a). On note en particulier que le nombre de poussins produits dans les deux types de contrôles n'était pas différent. Cette manipulation a aussi eu pour effet de modifier la condition corporelle des poussins lors de l'envol : ceux des échantillons augmentés étaient en moyenne plus maigres que ceux des contrôles et des échantillons diminués (Figure 7.7 b). Ce résultat était intéressant car la qualité et la quantité des poussins produits sont deux critères révélateurs du succès de reproduction local. Si les oiseaux n'utilisent que le nombre de poussins produits, on s'attend à ce qu'ils évaluent les parcelles A comme étant meilleures que les parcelles CC et CM, elles-mêmes étant évaluées comme meilleures que les parcelles D. En revanche, si les oiseaux utilisent les deux composantes de l'information publique qualité et quantité des poussins produits pour estimer la qualité des habitats, on s'attend à ce qu'ils considèrent

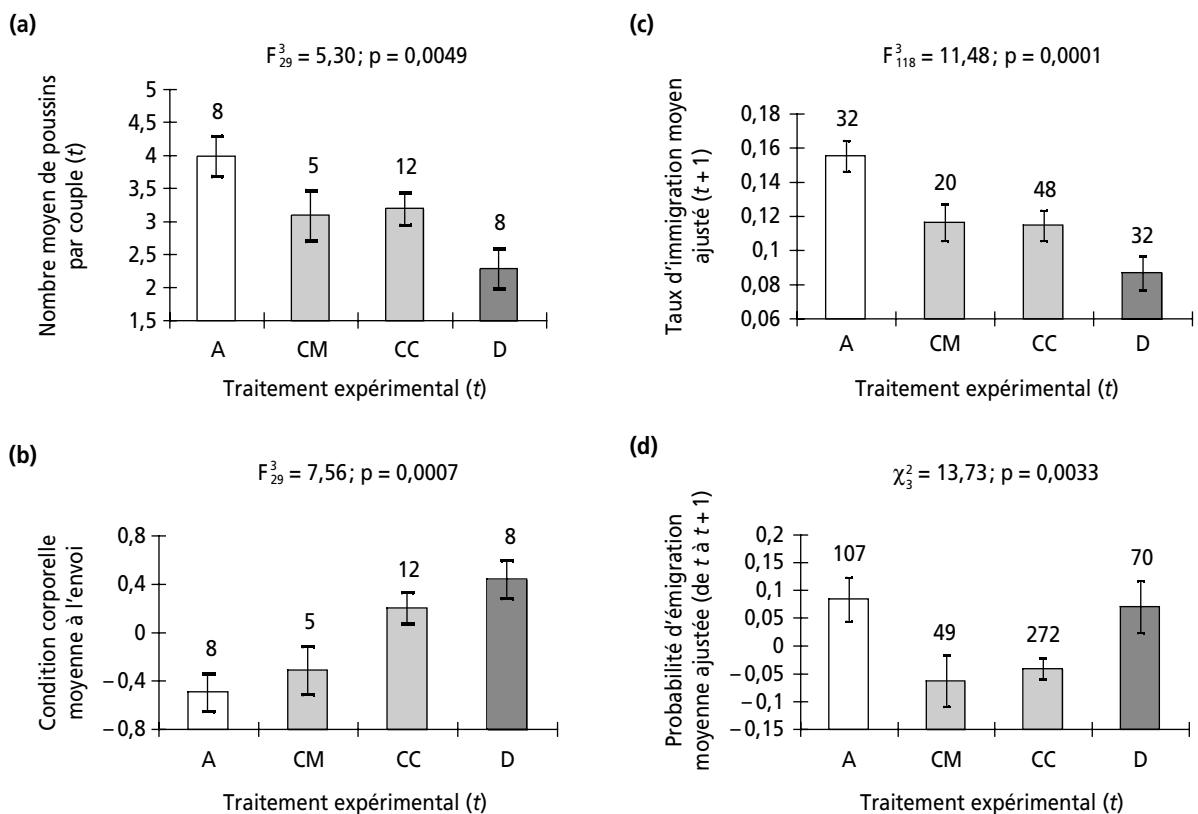


Figure 7.7 Manipulation de l'information publique et choix de l'habitat de reproduction chez le gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*).

D : échantillons où le nombre de poussins a été diminué; A : échantillons où le nombre de poussins a été augmenté; CM : échantillons où des transferts de poussins ont été faits en interne (sans changer la moyenne); CC : échantillons où aucune manipulation n'a été effectuée. **(a)** Le nombre moyen ($\pm$ erreur standard) de poussins produits par couple selon les traitements était significativement différents ($P = 0,0049$). **(b)** La condition corporelle moyenne ($\pm$ erreur standard) des poussins produits différait significativement selon les traitements ($P = 0,0007$). Les manipulations du nombre de poussins par nid ont donc affecté de manière opposée deux composantes de l'information publique : la quantité de poussins produit, et la qualité de ces mêmes poussins. **(c)** Le taux d'immigration ($\pm$ erreur standard) observé l'année suivant la manipulation selon la manipulation différait significativement entre les traitements ($P = 0,0001$). L'axe des Y représente des valeurs corrigées pour différents effets (sexe des individus...). Ce pattern correspond à celui prédit si les oiseaux ne prenaient en compte que le nombre de poussins produits par couple. **(d)** Le taux de d'émigration ($\pm$ erreur standard) variait significativement selon les traitements ($P = 0,0033$). L'axe des Y représente des valeurs corrigées pour différents effets (sexe des individus...). Ce pattern correspond à celui prédit si les oiseaux prenaient en compte à la fois le nombre et la qualité des poussins produits. D'après Doli-gez et al. (2002).

les parcelles A et D comme étant moins bonnes que les parcelles contrôles. En effet, dans les parcelles D et A, une des composantes de l'information publique révèle l'existence d'un problème.

Les résultats obtenus concernant la décision de s'installer dans une parcelle (immigration) sont conformes aux prédictions si les oiseaux n'utilisent que le nombre de poussins produits comme information publique sur la qualité des environnements (Figure 7.7 c). Les résultats obtenus concernant la décision de quitter une parcelle, eux, correspondent à ceux attendus si

les oiseaux utilisent à la fois la quantité et la qualité des poussins comme indice révélateur de la qualité de l'habitat (Figure 7.7 d).

La différence entre les résultats de la décision d'installation et celle de quitter une parcelle peut s'expliquer par le fait que pour prendre la décision de quitter une parcelle, les individus n'ont besoin d'information que sur la parcelle où ils se sont reproduits. De ce fait, on peut imaginer qu'ils ont eu toute la saison de reproduction pour accumuler de l'information et ils auraient donc eu la possibilité d'évaluer à

la fois le nombre et la condition des poussins produits localement. En revanche, pour choisir un nouveau lieu de reproduction, il s'agit cette fois d'acquérir et de comparer des informations obtenues dans plusieurs parcelles. Tous les individus ne peuvent pas le faire. En particulier, les reproducteurs en succès n'ont probablement pas le temps de visiter d'autres parcelles pendant la période favorable pour obtenir de l'information publique et ils disposent donc de beaucoup moins d'information pour prendre cette décision. On peut imaginer que dans de telles conditions, il soit plus facile d'estimer le nombre que la condition des poussins à l'envol.

Quoi qu'il en soit, ces deux expériences démontrent très clairement que ces animaux utilisent effectivement le succès de leurs congénères, c'est-à-dire l'information publique, collectée en fin de saison de reproduction, pour choisir leur lieu de reproduction lors de la saison suivante. Ce type d'approche constitue en fait une étape importante pour la compréhension des processus de choix du lieu de reproduction. En effet, elle s'intéresse aux sources d'information potentiellement utilisables par les animaux pour choisir leur lieu de reproduction, plutôt qu'aux patterns de distribution des animaux. Comme nous l'avons vu, l'information publique offre l'avantage d'intégrer à toutes les échelles spatiales et temporelles, en un seul paramètre, les effets de tous les facteurs de l'environnement qui affecte la composante reproduction de l'aptitude phénotypique. Ces résultats doivent maintenant être reproduits et ce même phénomène doit être exploré dans d'autres groupes zoologiques que les oiseaux, pour estimer son degré de généralité. Les approches théoriques ont souligné que la prise en compte d'une information publique dans ce type de décision dépend du type de variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, mais aussi des composantes biodémographiques des espèces, de l'hétérogénéité de la qualité des individus et des formes de densité-dépendance susceptibles d'affecter différents paramètres. Une perception plus complète de l'évolution des processus de choix de l'habitat nécessitera de réelles approches comparatives, mais aussi des études expérimentales spécifiques afin de préciser dans quelles conditions les individus utilisent effectivement la performance de leurs congénères dans leurs décisions. C'est là un domaine en pleine expansion en écologie comportementale.

7.6 CONSÉQUENCES DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT : LA DYNAMIQUE DE LA DISTRIBUTION DES INDIVIDUS

7.6.1 Des stratégies individuelles générant différentes distributions

Les comportements de choix d'habitat (c'est-à-dire les processus) vont affecter directement la distribution des individus dans l'environnement (c'est-à-dire les patterns) par leurs effets sur la dispersion (voir le chapitre 8) et sur la répartition des individus dans des zones plus ou moins productives. Ils vont ainsi affecter des patterns à l'échelle de la population.

a) Effet de régulation des populations

D'une manière générale, un bon moyen d'étudier les effets des processus de choix de l'habitat sur la distribution des individus dans l'espace consiste à utiliser des approches modélisatrices. Cependant, on peut dire que ces approches sont encore relativement en retard par rapport à ce que l'on sait des processus de sélection de l'habitat. Par exemple, une telle problématique a été abordée dans des cas fortement simplifiés où les individus sont considérés comme ayant une connaissance parfaite de la qualité des différents sites et que du fait de ce présupposé, les sites sont alors occupés dans un ordre décroissant de qualité (Pulliam et Danielson 1991). Rodenhouse *et al.* (1997) ont d'autre part montré comment une « sélection de l'habitat » selon de telles règles pouvait participer à la régulation des populations selon un processus de « régulation dépendant du site » (*site-dependent regulation* en anglais). Ils ont considéré un système constitué par un ensemble d'habitats dont la qualité varie de façon graduelle. Quand la population augmente du fait d'une aptitude élevée des premiers individus installés sur les bons sites, des individus vont commencer à occuper des sites de moindre qualité où leur aptitude sera plus faible, ce qui va limiter la croissance de la population. Si la population vient à diminuer à nouveau, seuls les meilleurs sites restent occupés induisant un succès de reproduction élevé et donc de nouveau une augmentation de la population. Cet effet de régulation ne requiert pas l'existence de densité-dépendance : la croissance de la population est limitée sans que l'aptitude des individus sur les meilleurs sites ne diminue lorsqu'ils sont remplis. Par ce mécanisme simple, la sélection de l'habitat

conditionne donc non seulement la distribution des organismes mais également la régulation de leurs populations.

b) Sélection de l'habitat et probabilité d'extinction locale

Comme nous l'avons vu précédemment, les choix des individus vont néanmoins pouvoir être fortement contraints par la nécessité d'avoir une information fiable sur la qualité relative des sites de reproduction potentiels. Les stratégies de choix de l'habitat fondées sur différentes sources d'information vont alors générer des distributions et des dynamiques temporelles sensiblement différentes. En particulier, à cause d'effets de délais (*lag effect*, en anglais) et d'amplification, des stratégies fondées sur la présence ou la performance des congénères sont susceptibles de produire des agrégations d'individus plus fortes que celles générées sous les hypothèses de la distribution libre idéale. Dans une métapopulation (c'est-à-dire une population de populations liées par des événements de dispersion), l'agrégation des individus dans certaines zones pourrait augmenter la probabilité d'extinction de la population globale à cause d'une augmentation de la probabilité d'avoir une extinction simultanée de l'ensemble des sous-populations (Ray *et al.* 1991). Un tel effet est cependant limité par le fait que, les stratégies de choix de l'habitat de reproduction étant soumises à la sélection naturelle, elles devraient entraîner une distribution préférentielle des individus dans les meilleures zones, c'est-à-dire dans celles où la probabilité d'extinction locale est la plus faible. Par ailleurs, de telles distributions vont en retour affecter la dynamique des populations si l'aptitude est fonction de la densité locale en congénères.

La dynamique des petites populations est fortement affectée par les probabilités d'extinction locale. De ce fait, les comportements de choix de l'habitat jouent un rôle particulièrement sensible dans les petites populations et doivent donc avoir des implications importantes dans le domaine de la conservation.

c) Sélection de l'habitat et évolution de la colonialité

Nous verrons dans le chapitre 12 en quoi l'utilisation d'indices de qualité de l'habitat extraits depuis les congénères peut mener à la vie en groupe. Qu'ils se basent sur la simple présence ou sur le succès de reproduction de leurs congénères pour détecter les sites de qualité, les individus doivent d'une manière ou d'une autre tendre à s'installer dans les habitats

déjà occupés, ce qui intuitivement devrait générer l'agrégation des sites de reproduction.

C'est parce que l'étude des processus de choix de l'habitat va tenter d'identifier les facteurs proximaux et ultimes qui affectent les choix individuels afin d'en déduire les conséquences possibles sur la dynamique de la distribution des individus entre parcelles, que ce type d'approche s'est révélé intéressant pour expliquer un phénomène tel que l'évolution de la colonialité. Ce lien existant entre les stratégies de choix de l'habitat et la distribution des animaux dans l'espace permet dès maintenant d'entrevoir l'existence de liens étroits entre les processus de sélection de l'habitat et l'évolution de la vie en groupe. Cela souligne l'importance de considérer les conséquences à l'échelle des populations des stratégies comportementales individuelles (Sutherland 1996).

7.6.2 Sélection de l'habitat et biologie de la conservation

La biologie de la conservation propose des approches scientifiques pour la conservation de la biodiversité, et donc tout particulièrement des populations menacées d'extinction. Le rôle de l'écologie comportementale dans ce contexte est spécifiquement abordé dans le chapitre 17, mais ici nous mentionnons quelques points concernant les comportements de sélection de l'habitat.

a) Des petites populations

Les populations menacées d'extinction sont généralement des populations de faibles effectifs, souvent subdivisées en sous-populations occupant des paysages fragmentés. Alors, les comportements de choix d'habitat affectent fortement la tendance des individus à prospecter et/ou disperser entre les zones d'habitat favorable et la distribution des individus entre les zones d'habitat favorable. Lors des mouvements entre zones d'habitat, les individus subissent probablement des taux de mortalité élevés. Par ailleurs, la distribution des individus entre zones de qualité variable affecte directement la dynamique des populations locales.

Une bonne compréhension des processus de sélection de l'habitat va donc être importante pour le suivi et la gestion des populations menacées, mais aussi dans le cadre de programmes de réintroduction ou de renforcement de populations. En effet, dans les deux cas, le fait de pouvoir déterminer pourquoi les individus choisissent de quitter ou de rester sur une

zone d'habitat de reproduction a des implications directes. Dans un contexte de métapopulation, les stratégies de choix de l'habitat vont être utiles pour déterminer la viabilité de populations subdivisées (Smith et Peacock 1992, Reed et Dobson 1993). Comme mentionné précédemment, à cause de contraintes de mobilité et d'une information incomplète, les animaux risquent de s'installer dans des habitats de moindre qualité relativement aux habitats effectivement disponibles. De même, les organismes peuvent s'installer sur des sites dont la qualité se dégrade, entre autres sous l'action de l'homme, s'ils sont trompés par de fortes densités normalement indicatrices de sites de bonne qualité. En particulier, des organismes se basant sur la seule présence de congénères pour estimer la qualité des sites seraient susceptibles d'aller dans des habitats sub-optimaux tout en ignorant des sites vides qui conviendraient mieux.

b) Des environnements modifiés de manière non naturelle

Lorsque l'environnement a subi des altérations au niveau de sa structure et de la qualité des zones habituellement favorables, comme lors de la fragmentation des paysages par les activités humaines, les comportements de sélection de l'habitat vont avoir des conséquences quelquefois négatives. Une situation particulièrement dangereuse pour une population survient quand les individus qui la constituent suivent des stratégies de sélection de l'habitat qui les entraînent à tenter de se distribuer sur les zones qui, à cause de modifications récentes, sont devenues défavorables. Cela est en particulier le cas lorsque certaines caractéristiques des habitats ont changé, mais pas celles utilisées comme indices de qualité : un tel découplage entre les critères de choix de l'habitat et la qualité réelle des habitats représente un « piège écologique » dans lequel les individus peuvent tomber, conduisant les populations à l'extinction (Delibes *et al.* 2001, Kokko et Sutherland 2001). En relation avec ce phénomène, la connaissance des comportements de dispersion en fonction des changements plus ou moins naturels de la qualité des zones d'habitat est importante pour la gestion des réserves naturelles : pour certaines espèces, une large proportion des zones susceptibles d'être occupées seront inoccupées une part du temps, mais doivent rester accessibles pour permettre un déplacement possible de la population. Il faut alors peut-être raisonner en terme de méta-réserve.

c) Des populations réintroduites

Finalement, une compréhension fine des comportements de sélection d'habitat est utile dans le cadre de programme de réintroduction ou de renforcement de populations. Si les individus sont élevés dans des conditions totalement différentes de l'habitat dans lequel on souhaite les réintroduire à l'âge adulte, ils pourraient être incapables de faire les bons choix d'habitat et donc de s'adapter à leur environnement de réintroduction, par manque d'apprentissage. L'apprentissage social peut aussi intervenir dans les stratégies de sélection de l'habitat notamment par l'intermédiaire « d'imitation de lieu » (*area copying* en anglais). Cette stratégie est une forme d'attraction sociale dans laquelle les individus sont attirés par des congénères actifs. Le succès de la réintroduction de vautours fauves *Gyps fulvus* dans les Cévennes a par exemple été lié à la constitution d'un noyau d'individus qui ont permis de « fixer » localement les individus relâchés ultérieurement (Sarrazin *et al.* 1996). Dans certains cas, l'utilisation de leurres visuels et/ou sonores permet d'attirer des individus dans un site dont le gestionnaire a jugé que la qualité était bonne pour que les individus viennent s'y installer. Cela peut être utilisé en combinaison avec une transplantation locale de jeunes qui vont tendre à revenir dans leur site de lâcher par simple philopatrie. De tels leurres ont été utilisés chez des oiseaux de mer pour créer de nouvelles colonies (Kress 1998). Des leurres peuvent aussi être utilisés pour empêcher les individus de s'installer dans certaines zones non contrôlables par les gestionnaires.

CONCLUSION

Nous avons vu en quoi la sélection de l'habitat est un processus très important au plan évolutif, non seulement par tous les effets, directs ou indirects, qu'elle a sur l'aptitude des individus mais également parce qu'elle est liée à de nombreux aspects du comportement et des histoires de vie. Outre son effet potentiel sur la régulation des populations, elle influence la distribution et les structures sociales des espèces. De plus, plusieurs indices laissent à penser qu'elle ne débute pas seulement au moment de quitter son territoire natal mais dès le début de la vie d'un individu.

Dans le chapitre suivant, consacré au comportement de dispersion, nous allons rester dans le domaine des conséquences directes de la sélection de l'habitat. En effet, les processus de sélection de l'habitat induisent

par essence des mouvements d'individus entre portions de l'environnement. Si ces individus se reproduisent dans leur lieu d'arrivée, ces mouvements d'individus vont impliquer des flux de gènes, flux qui jouent un rôle majeur dans les processus d'adaptation à différentes échelles spatiales et temporelles et donc dans la spéciation.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- BERNSTEIN C., KREBS J.R. et KACELNIK A. – 1991, « Distribution of birds amongst habitat : theory and relevance to conservation », dans PERRINS C.M., LEBRETON J.-D. et HIRONS G.J.M., *Bird Population Studies* p. 317-345. Oxford University Press, Oxford.
- CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A. et NICHOLS J.D. – 2001, *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, R.U.
- COMBES C. – 2001, *Parasitism : The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. 1^{re} éd., University of Chicago Press, Chicago.
- DOLIGEZ B., DANCHIN E. et CLOBERT J. – 2002, Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, n° 297, p. 1168-1170.
- DOLIGEZ B., CADET C., DANCHIN E. et BOULINIER T. – 2003, When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, n° 66, p. 973-988.
- FRETWELL S.D. et LUCAS Jr. H.L. – 1970, On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, n° 19, p. 16-36.
- KOKKO H. et SUTHERLAND W.J. – 2001, Ecological traps in changing environments : ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research*, n° 3, p. 537-551.
- REED J.M., BOULINIER T., DANCHIN E. et ORING L. – 1999, Informed dispersal : prospecting by birds for breeding sites. *Current Ornithology*, n° 15, p. 189-259.
- STEPHENS D.W. – 1989, Variance and the value of information. *American Naturalist*, n° 134, p. 128-140.
- SWITZER P.V. – 1997, Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 40, p. 307-312.
- VALONE T.J. et TEMPLETON J.J. – 2002, Public information for the assessment of quality : a widespread phenomenon. *Philosophical Transaction of the Royal Society, London B*, n° 357, p. 1549-1557.

QUESTIONS

1. Imaginez des expériences permettant de tester l'existence de tel ou tel mécanisme de choix de l'habitat de reproduction.
 2. En quoi l'étude des patterns de distribution des reproducteurs dans l'espace nous renseigne sur les mécanismes à l'origine de ces patterns?
 3. Quel est à votre avis l'apport de l'approche corrélative (basée sur l'étude de corrélations) dans la démarche visant à étudier les choix des animaux?
 4. Est-ce qu'une distribution très biaisée des individus de telle ou telle espèce en faveur de tel ou tel type d'habitat permet de conclure à l'existence d'un véritable processus de choix de la part de ces individus? Pensez au cas des plantes par exemple.
-

L'évolution de la dispersion

8.1 INTRODUCTION

Toute espèce, à un moment ou à un autre de son cycle de vie, présente une phase de mouvement. Cette phase peut être courte, comme chez bon nombre de plantes et organismes sessiles, ou longue, comme chez la plupart des herbivores et des espèces nomades. Le mouvement est lié essentiellement à des problèmes locaux. La question évolutive qu'a, à tout moment, à résoudre un individu est : « *Ai-je ce qu'il me faut à cet endroit et à ce moment ?* » En posant la question de cette façon, on voit qu'il y a deux types de réponses : une qui concerne l'espace et une qui concerne le temps.

8.1.1 Mouvement dans le temps comme alternative au mouvement dans l'espace

Du point de vue temporel, on peut échapper à une pénurie en un endroit en adaptant son corps à cette pénurie : la banque de graines dans le sol, l'hibernation, la dormance des stades larvaires, ou bien encore les spores sont autant de tactiques qui sont apparues pour échapper à une pénurie temporaire, ici le plus souvent alimentaire. Il existe d'autres tactiques, plus comportementales, pour attendre que certaines ressources deviennent disponibles. Les plus connues concernent l'accession à la reproduction. Par exemple, chez l'huître-pie (*Haematopus ostralegus*; voir la figure 7.3), certains individus n'hésitent pas à retarder leur propre reproduction afin d'accéder à un territoire de meilleure qualité. Deux chercheurs hollandais, Bruno Ens et Dik Heg (Ens *et al.* 1995, Heg 1999) ont montré que chez cette espèce, les territoires situés en bordure immédiate de la vasière sont de meilleure qualité car ils incluent une zone de nidification et une zone d'alimentation (voir la figure 7.3). La compétition pour les bons territoires est très forte et il se produit un véritable phénomène de « file d'attente », certains jeunes attendant plusieurs années

avant de d'accéder à un bon territoire. D'autres individus ne tentent pas d'occuper les bons territoires et se reproduisent plus jeunes mais dans les mauvais territoires. Il existe donc dans la même population deux tactiques temporelles différentes pour accéder à la reproduction et Bruno Ens et Dik Heg (Ens *et al.* 1995, Heg 1999) ont montré que l'aptitude de ces deux tactiques était quasiment égale.

8.1.2 Mouvement dans le temps ou dans l'espace

Bien qu'un mouvement de type temporel puisse toujours être vu comme une alternative à un mouvement de type spatial en réponse à un problème local, nous ne le traiterons pas vraiment dans ce chapitre pour plusieurs raisons. Tout d'abord beaucoup de ces mouvements présupposent une adaptation de type morphologique ou physiologique, ce qui n'est pas à proprement parler l'objet de ce livre. Ensuite, même les espèces qui ont développé des tactiques de mouvement temporel sont capables de mouvements dans l'espace. Cela peut suggérer qu'une contrainte spatiale locale ne peut pas toujours être résolue par un mouvement temporel, alors qu'une contrainte temporelle locale peut, elle, toujours être résolue par un mouvement spatial. L'évolution de l'une ou l'autre de ces réponses est conditionnée par le coût de construction et de maintien des systèmes morphologiques, physiologiques et/ou comportementaux nécessaires à ces deux types de réponse. Dans le présent chapitre, nous ne traitons donc du mouvement temporel que dans les cas où cela sera nécessaire à la compréhension du mouvement spatial.

8.1.3 Qu'entend-on par dispersion ?

Un individu peut chercher à échapper aux conditions locales pour beaucoup de raisons. Il fait froid et il ne trouve pas assez de nourriture, les prédateurs sont

trop nombreux et il n'a pas d'endroits où se cacher, ils sont trop nombreux et ne trouvent pas de site de reproduction, etc. Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser à un seul type de mouvement : *ceux qui concernent la reproduction*.

La raison de ce choix est double : tout d'abord, certains types de mouvements font l'objet d'un champ de recherche particulier comme, par exemple, ceux liés à l'alimentation stricte, où le problème à résoudre est comment s'alimenter de manière optimale dans un milieu hétérogène rempli de concurrents, de prédateurs, de parasites, le tout avec une connaissance imparfaite de l'abondance et de la localisation des ressources. Ces problèmes ont été traités dans les chapitres 5 et 6. Ensuite, les mouvements liés à la reproduction sont les seuls, par définition, qui résultent en un flux de gènes, ou d'individus entre groupes ou **populations** (c'est-à-dire une unité de reproduction constituée d'un ensemble d'individus ayant une plus grande probabilité de se reproduire entre eux qu'avec des membres d'autres unités de reproduction). Cela ne veut pas dire que les autres types de mouvement ne sont pas corrélés au mouvement de reproduction. Ainsi les espèces nomades, comme bon nombre d'insectes, se reproduisent tout en recherchant

leur nourriture. Toutefois, le choix d'un partenaire adéquat impose toujours un mouvement qui ne peut être optimisé seulement par la recherche de nourriture ou l'évitement de prédateurs. Cela est souvent attesté par l'existence de phéromones sexuelles qui permettent à un individu de détecter depuis des distances parfois considérables des partenaires sexuels compatibles.

On appelle **dispersion de reproduction** le comportement de mouvement entre deux sites de reproduction, et **dispersion de naissance** le mouvement entre le site de naissance et le site de première reproduction. La distinction entre ces deux types de dispersion est importante car ils semblent répondre à des pressions de sélection différentes.

Sur le plan comportemental, un événement de dispersion implique plusieurs étapes distinctes mettant en jeu des comportements différents (Figure 8.1). Tout d'abord, le mouvement est initié par une **décision de partir**. Suit la phase de mouvement proprement dite qui se termine par la **décision d'installation** dans le nouveau lieu de reproduction. Pendant le mouvement, l'individu est le plus souvent amené à prendre un grand nombre des décisions successives. À la fin d'un tel processus, un individu se reproduit dans un

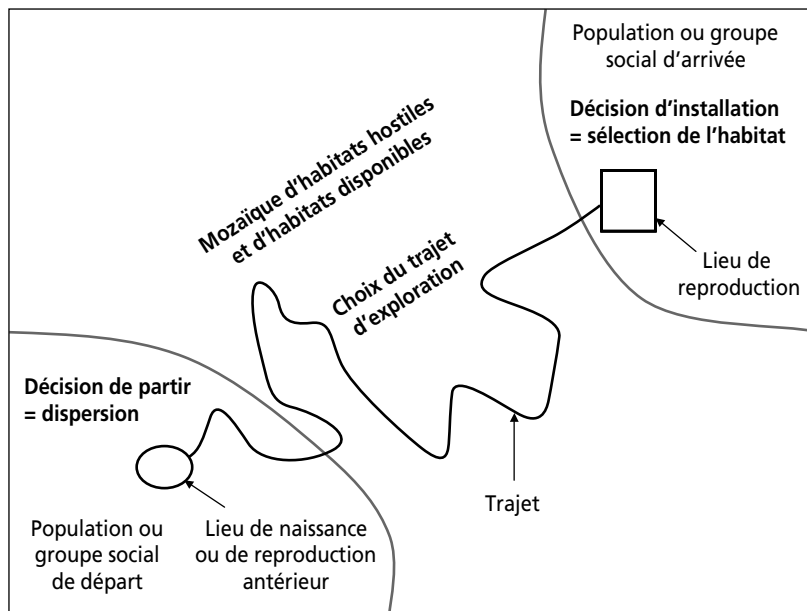


Figure 8.1 Les grandes étapes d'un événement de dispersion.

Le plus souvent chez les animaux, un événement de dispersion commence par une décision de quitter le lieu soit de naissance (dispersion de naissance) soit de reproduction précédent (dispersion de reproduction). C'est la décision de départ. À l'autre extrémité, cet événement est borné par une décision d'installation dans un nouveau lieu. C'est la décision d'installation. Entre ces deux décisions, se situe la phase de mouvement proprement dite pendant laquelle l'individu est amené à prendre une série de décisions successives. Cette figure représente les phases de la dispersion, mais ne sous-entend bien entendu pas que le mouvement pendant la dispersion soit rectiligne. En général, lorsque l'on s'intéresse à la décision de partir, on parle de dispersion ; lorsque l'on s'intéresse à la décision d'installation, on tend à parler de choix de l'habitat.

autre lieu que celui où il se trouvait avant dispersion. On dit que l'animal « s'est dispersé » ou plus couramment « qu'il a dispersé ». Il faut apporter des nuances à ce schéma.

Tout d'abord, lorsqu'il s'agit d'une plante, la phase dispersante est la graine elle-même ou le fruit, et l'on ne peut pas à proprement parler de « décision de partir ». Cependant, certaines plantes font des graines adaptées à la dispersion et des graines non adaptées à la dispersion. On peut alors considérer que dans un tel cas, lorsque la plante produit une forte proportion de graines adaptées à la dispersion, c'est la plante qui « prend la décision » de faire des graines dispersantes, et cette décision constitue la décision de départ.

La même remarque vaut pour la décision d'installation chaque fois que la dispersion est en grande partie passive, comme par exemple pour les graines transportées par le vent ou les animaux.

Une autre remarque est que ces différents types de décision relèvent des comportements de choix de l'habitat. On peut, chez les animaux, considérer que la dispersion est produite par des comportements de choix de l'habitat. Bien qu'un tel point de vue puisse être discuté dans un certain nombre de cas, c'est du moins le parti que nous prendrons dans ce chapitre car nous voulons insister sur ce qui relève du comportement dans la dispersion. Nous recommandons donc fortement la lecture des chapitres 5 à 7 avant de lire le présent chapitre.

8.2 CAUSES DE LA DISPERSION

Ce sont les généticiens des populations qui les premiers ont réalisé l'importance de ces types de mouvements pour expliquer la structuration génétique et plus généralement l'évolution, c'est-à-dire le changement de fréquence de gènes au sein des populations. Le terme utilisé par les généticiens est « **migration** », ce qui est un peu malheureux car le terme migration est utilisé par les écologistes pour décrire les mouvements saisonniers ou de nature répétitive entre deux ou plusieurs habitats qui n'impliquent, la plupart du temps, justement pas d'épisode de reproduction dans chacun d'entre eux et donc aucun flux de gène. Le fait de traiter de gènes plutôt que d'individus a conduit les généticiens à peu s'intéresser au pourquoi du mouvement, ignorant en particulier le comportement, la dispersion (migration pour les généticiens) étant vue comme un facteur de correction ou de variation des phénomènes étudiés (Wright 1932).

La prise en compte des différentes contraintes liées à l'environnement dans l'évolution de la dispersion n'a débuté que bien plus tardivement. Cette constatation vaut aussi pour les aspects dynamiques des populations de l'étude de la dispersion : pendant longtemps les dynamiciens des populations n'ont pas vraiment abordé la question du pourquoi de l'existence du comportement de dispersion et ont donc ignoré les contraintes environnementales. Il est frappant en particulier de constater à quel point la littérature sur la dispersion et celle sur la sélection de l'habitat se sont ignorées pendant très longtemps et s'ignorent encore en grande partie aujourd'hui (Figure 8.2). La raison de cette situation peut être due à la difficulté d'acquérir les données concernant ce comportement et à l'hypothèse classiquement faite de l'égalité du nombre d'entrants et de sortants d'une population. L'essor des techniques génétiques ou de suivi télémétrique et des approches de capture-marquage-recapture (voir Encart 8.1), ainsi que le choix d'espèce à mobilité restreinte ou vivant en colonies facilement localisables dans l'espace ont, sans doute, été à l'origine du renouveau de l'intérêt accordé à ce comportement. Il a fallu attendre le milieu des années 1960, et le début des années 1970, pour voir apparaître les premiers travaux théoriques, et la fin des années 1970 et le début des années 1980 pour voir des travaux expérimentaux strictement consacrés à cette question.

Des premiers travaux théoriques, trois types de causes principales ont été avancés pour expliquer l'évolution de ce trait : elles concernent la qualité de l'**environnement physique**, la qualité de l'**environnement social** et la qualité de l'**environnement génétique** (Encart 8.2). Nous allons les voir successivement.

8.2.1 Le rôle de la qualité de l'environnement physique

La prise en compte de l'espace et de sa nature hétérogène s'est faite relativement tardivement (Levins et MacArthur 1966, Van Valen 1971). Les premiers modèles prenaient en compte la possibilité que des petites populations locales puissent s'éteindre pour diverses raisons liées en particulier à la **stochasticité** (c'est-à-dire à l'effet de processus aléatoires) démographique et environnementale. Ces modèles soulignaient l'importance du taux de dispersion, *via* la colonisation, et le taux d'extinction dans le maintien des populations à long terme et l'évolution de la dispersion. Ils ont été à la base des deux concepts

Encart 8.1

Les différentes techniques utilisées pour mesurer la dispersion, et les informations que l'on peut en tirer

Cette mini-revue est très loin d'être exhaustive, en particulier sur les aspects techniques. Elle se focalise essentiellement sur la nature des informations recueillies. Les lecteurs sont encouragés à compléter par eux-mêmes.

Les **méthodes génétiques** dites méthodes **indirectes**, permettent, grâce à un nombre important de marqueurs génétiques (allozymes, ADN nucléaire et mitochondrial...), une identification partielle ou totale d'un individu ou d'un groupe d'individu. Elles permettent de mesurer une dispersion efficace (c'est-à-dire suivie d'une reproduction ayant donné lieu à des individus ayant survécu pour créer une lignée).

Les **méthodes télémétriques** permettent, grâce à la détection d'un signal émis par une sonde embarquée (balise Argos, transpondeur, etc.) ou

à la déformation d'un signal envoyé (radar, écholocation, etc.), de détecter un individu et/ou un groupe d'individu.

Les **méthodes de marquage** dites **méthodes directes** permettent, grâce à la pose d'un identificateur individuel externe ou interne sur l'individu, de réobserver, lors d'une recapture physique ou visuelle, permettant alors la réalisation d'un suivi individuel dans la nature.

Les extensions récentes, en particulier des méthodes indirectes et télémétriques, permettent souvent l'acquisition de données aussi précises, et souvent plus riches, que celles obtenues par le marquage classique (Tableau 8.1). Outre la question scientifique, le coût de la méthode, la quantité de données souhaitée et le temps nécessaire au suivi, orientent le plus souvent le choix de la méthode.

TABLEAU 8.1 AVANTAGES ET DÉSAVANTAGES DES DIVERSES MÉTHODES D'ÉTUDES DE LA DISPERSION SUR LE TERRAIN.

Type de méthode	Identification individuelle	Suivi spatial	Suivi temporel	Autres avantages	Autres limitations
Par les marqueurs génétiques					
Généalogie des gènes	Non	Limité	Non	Accès à des événements très anciens	Peu approprié pour les aspects dynamiques
Fréquences alléliques et déséquilibre de liaison	Non	Limité	Limité	Accès à des événements historiques récents (colonisation, extinction, etc.)	Confusion entre sélection et migration
Génotypage	Oui	Oui	Oui	Permet de mesurer la parenté entre individus	Très coûteux
Par des suivis individuels					
Radar, écholocation	Non	Difficile	Oui	Possible dans des milieux inaccessibles	Nécessite une reconnaissance de forme
Émetteur, balise	Oui	Oui	Limité	Autres paramètres, en particulier physiologiques transmis	Peut affecter le devenir ou le comportement de l'individu
Marques numérotées, ou colorées	Oui	Limité	Oui	Identification facile pour des suivis comportementaux fins	

Encart 8.2

Les grandes causes de la dispersion

Trois grands groupes de causes ont été évoqués dans la littérature pour expliquer l'évolution de la dispersion.

La variation de l'environnement physique : la qualité de l'habitat peut varier soit dans l'espace, soit dans le temps.

La variation de l'environnement social : celle-ci peut être de deux grands types :

- variation liée à la compétition entre individus (interâge, intrasexe et intersexe) ;
- variation due à la compétition entre apparentés, c'est-à-dire à l'intérieur d'une fratrie, ou bien entre parents et enfants.

Variations de l'environnement génétique : celles-ci peuvent avoir deux sources différentes dont l'effet est contraire.

- D'une part, l'évitement de la consanguinité pousse à la dispersion de façon à éviter les appariements consanguins.
- D'autre part, l'existence de gènes coadaptés pousse à éviter de disperser sur de trop grandes distances car cela pourrait conduire à casser les associations entre gènes coadaptés.

Multiplés causes : nous verrons que, le plus souvent, c'est probablement une conjonction de ces diverses contraintes qui a été impliquée dans l'évolution du comportement de dispersion.

importants que sont la notion de **métapopulation** et celle d'**étalement du risque**.

La **métapopulation** est un ensemble de populations (c'est-à-dire des unités de reproduction constituées d'un ensemble d'individus ayant une plus grande probabilité de se reproduire entre eux qu'avec des membres d'autres unités de reproduction) plus ou moins connectées entre elles par la dispersion, soumises à extinction récurrente et pouvant être colonisées par des propagules venant d'autres populations appartenant à cette métapopulation. En d'autres termes, une métapopulation est un ensemble de populations connectées entre elles par de la dispersion.

Dans un système de ce genre, il est immédiatement évident que, si une espèce ne garde pas la possibilité de disperser, elle s'éteindra tôt ou tard car toutes les populations constituant cette métapopulation connaîtront avec une probabilité égale l'extinction à un moment ou à un autre. Donc, disperser sa progéniture dans plusieurs populations revient à assurer la survie d'au moins un de ses descendants en minimisant la probabilité qu'ils disparaissent tous dans l'extinction d'une seule et même population. Cela est bien entendu d'autant plus vrai que les probabilités d'extinction des différentes populations sont indépendantes entre elles. En d'autres termes, la dispersion permet à une lignée d'*étalement des risques d'extinction* en envoyant des descendants dans plusieurs parcelles de l'environnement. C'est une notion importante en biologie de la conservation (voir le chapitre 16).

a) Deux grands types d'approche historique quelquefois contradictoires

À partir de ces modèles, beaucoup de situations différentes ont été explorées en prenant en compte la structure d'âge, la dynamique locale, la structure et l'éloignement des populations, la qualité des sites, etc. En fait, deux grands types de modèles différant par leurs objectifs ont été développés en parallèles.

Le premier type s'attache aux conséquences **démographiques** (type de dynamique de populations à l'échelle locale et globale, persistance de la métapopulation, etc.) d'une variation des taux de dispersion, d'extinction, et de la qualité des sites, etc. C'est l'approche démographique de la dispersion.

Le deuxième type s'intéresse à l'évolution du taux de dispersion en milieu hétérogène et aux conséquences sur l'évolution de la probabilité d'extinction, en fonction de la qualité des sites, etc. C'est l'approche évolutive de la dispersion.

À ces deux types de modèles, on peut opposer les modèles centrés sur le comportement dont nous avons vu plusieurs exemples dans le chapitre 7.

L'approche démographique et l'approche évolutive ont donné des prédictions souvent contradictoires. L'exemple le plus connu est celui de la dispersion dans les systèmes **source-puits**. Un système source-puits est constitué de deux types de populations : les unes, appelées populations sources, produisent des individus en excès par rapport au nombre d'individus à remplacer (taux de croissance positif) ; les autres, appelées populations puits, ont au contraire

un bilan démographique déficitaire (taux de croissance négatif). Dans une telle situation, les modèles démographiques prédisent un système viable si les individus excédentaires des sources dispersent vers les puits sans que des mouvements dans l'autre sens soient nécessaires (à condition bien évidemment que ces individus dispersants permettent de compenser le manque de production des populations puits). En revanche, les modèles évolutifs prédisent un taux de dispersion nul dans ce cas de figure : au plan évolutif, pour qu'un tel système puisse fonctionner, il faut nécessairement qu'il y ait des retours vers les populations sources des individus des lignées parties des populations sources vers les populations puits.

Cela peut se comprendre facilement si l'on compare l'aptitude des individus adoptant la stratégie philopatrice (Wp) et la stratégie dispersante (Wd). Imaginons pour simplifier un système à deux parcelles, l'une est de type source (population 1), l'autre de type puits (population 2). Alors :

$$Wp = f_1 - m_1$$

et :

$$Wd = (1 - d)(f_1 - m_1) + d(f_2 - m_2)$$

où f_1 et f_2 sont le nombre de nouveaux reproducteurs produits par un individu dans les populations 1 et 2, m_1 et m_2 le nombre de reproducteurs décédant dans les populations 1 et 2, et d le taux de dispersion.

Par définition $f_2 - m_2$ est négatif (la population puits) et $f_1 - m_1$ est positif (la population source). On voit rapidement que Wp est supérieur à Wd pour toute valeur de $d > 0$. En effet :

$$Wd = (f_1 - m_1) - d(f_1 - m_1) + d(f_2 - m_2)$$

où les deux derniers termes sont négatifs.

Cette constatation a conduit de nombreux auteurs à affirmer que, dans les environnements variables dans l'espace, la dispersion était contre-sélectionnée et ne devait donc pas être observée. Cela se comprend aisément parce que la dispersion, si elle est fixe, va résulter en moyenne en un flux d'individus plus important vers les habitats défavorables que vers les habitats favorables, ces derniers ayant un taux d'occupation supérieur. Certains chercheurs (Anderson 1989 pour une revue) ont même développé la théorie selon laquelle la philopatrie était la seule stratégie gagnante, la dispersion constituant toujours une stratégie de moindre mal et donc adoptée par des individus de moindre qualité.

En revanche, une variation temporelle de la qualité de l'habitat, dont la forme la plus extrême peut se refléter dans le taux d'extinction local, sélectionne-

rait pour un plus grand taux de dispersion, la dégradation de l'habitat d'origine étant certaine à terme, ce qui entraînerait inmanquablement l'extinction ou la diminution de la valeur sélective d'un génotype strictement philopatric. La clef de ce processus réside dans un environnement variant dans le temps, il existe toujours à un certain point de l'espace et du temps un habitat, pas toujours le même, qui est favorable, et qui peut être atteint par dispersion. Il en découle que l'évolution du taux de dispersion en milieu temporellement variable dépend de manière importante de la nature de la variabilité temporelle des habitats disponibles. En particulier, si tous les habitats disponibles subissent la même variation temporelle (autocorrélation spatiale de 100 %), il existe une différence constante entre les habitats : autrement dit les habitats favorables restent totalement prédictibles dans l'espace. D'autre part, des travaux récents (que nous ne présenterons pas ici) démontrent qu'une variation temporelle trop importante (en particulier des taux d'extinction forts) peut amener à une contre-sélection de la dispersion.

b) Des modèles qui ignorent en fait la dimension comportementale

Pourquoi ne pas détailler ces résultats plus avant ? La raison principale est que tous ces modèles ne voient pas la dispersion comme un comportement (en négligeant l'aspect plastique ou cognitif) et présupposent que le taux de dispersion est quelque chose d'inné, de génétiquement fixé, c'est-à-dire d'indépendant des conditions rencontrées, tout du moins à l'échelle de temps à laquelle ces modèles sont censés se placer.

Cependant, il existe de très nombreuses raisons de remettre en cause ce présupposé d'une dispersion indépendante des conditions rencontrées. En effet, la dispersion est constituée de trois étapes où le comportement (prises de décision) intervient de manière prépondérante (Figure 8.1) : la décision de partir, le tracé et la durée du mouvement, le choix du lieu final de reproduction. Chacune de ces étapes répond à des problèmes de nature le plus souvent différente, et nécessite des prises d'information concernant des variables différentes, ce qui implique la mise en place et/ou le recours à des circuits physiologiques ou comportementaux très vraisemblablement variés. Nous avons vu maints exemples de ces processus de choix condition-dépendants dans les trois chapitres qui précèdent. De plus, l'existence de mécanismes relativement simples comme les tropismes négatifs ou positifs (Encart 8.3) montre à l'évidence que,

Les tropismes, un mécanisme simple de choix de l'habitat

Les tropismes sont des réactions souvent innées (c'est-à-dire sous un déterminisme génétique fort), d'attraction ou de répulsion vis-à-vis d'éléments grossiers de l'habitat. Les tropismes sont soit positifs quand les individus sont attirés par une caractéristique précise de l'habitat, soit négatifs lorsque les individus sont au contraire repoussés par cette caractéristique. Par exemple, on parle de phototropisme positif pour les animaux qui se dirigent vers la lumière, et de phototropisme négatif pour les animaux qui se dirigent vers l'ombre. On parle aussi de géotropisme quand la composante de l'habitat en cause est la gravité terrestre.

Un exemple plus subtil est celui des espèces vivant en plaine (milieu typiquement ouvert) qui montrent une répulsion pour tous les habitats fermés, en particulier les habitats forestiers. Lors de leurs déplacements, ces espèces évitent systématiquement

de pénétrer dans ces habitats, même si leur traversée leur épargnait du temps et de l'énergie. Pour ces espèces, les lisières forestières constituent de véritables barrières réfléchissantes. Si l'on ignore ce tropisme, on peut avoir l'impression d'un trajet de dispersion de type marche aléatoire alors qu'une connaissance plus précise des tropismes, une fois replacés dans la matrice de l'environnement, permet de réduire de manière importante la part de l'aléatoire dans le choix du trajet. Les contraintes générées par la structure des paysages peuvent modifier de manière significative (voir figure 8.2) les distances de dispersion et, par conséquent, en modifiant les coûts du trajet, la décision de disperser. Ces mécanismes sont particulièrement importants à déterminer si l'on veut prédire l'expansion des aires de répartition, en particulier en biologie de la conservation.

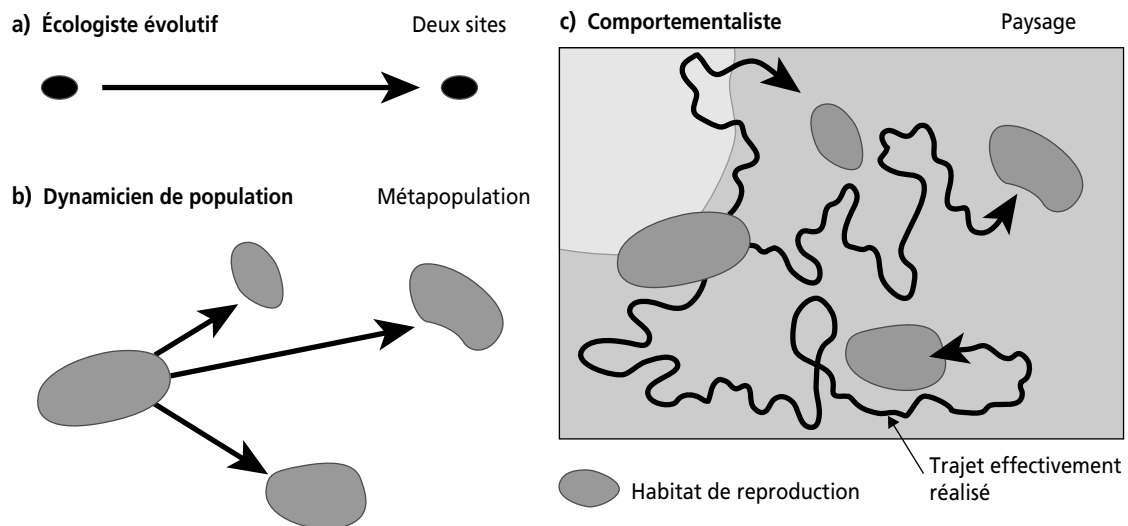


Figure 8.2 Les trois conceptions de la dispersion, ou la vision qu'ont les chercheurs du processus de dispersion selon leur spécialité et les époques.

(a) Les écologistes évolutifs s'intéressent surtout au fait que des individus changent de population. C'est cela qui va influencer la structuration génétique, et donc l'évolution des populations. (b) Les dynamiciens des populations ont ensuite introduit l'espace : ils conçoivent ces mouvements toujours sous une forme linéaire, mais au sein d'une matrice d'habitat, c'est-à-dire au sein d'une métapopulation. (c) Les comportementalistes, eux, s'intéressent aux prises de décision ayant lieu tout au long du processus, en interaction avec la mosaïque d'habitat qui constitue l'environnement.

même s'il existe des différences intrinsèques de qualité de l'habitat, la plupart des organismes semblent être à même de les percevoir et d'en tenir compte dans leurs déplacements. Enfin, il ne faut pas oublier

que la qualité d'un habitat est de toute façon dynamique parce qu'elle dépend fortement du nombre de congénères l'utilisant. Cela veut dire que, même si la qualité intrinsèque des diverses parcelles de

l'habitat est constante, le simple mouvement des individus au sein de cet habitat produit une variation de qualité réelle au cours du temps par le seul effet de la dépendance vis-à-vis de la densité. C'est d'ailleurs sur ce fait fondamental que repose le modèle de la distribution libre idéale que nous avons explicité dans le chapitre 6.

Il n'est donc pas possible aujourd'hui de continuer à concevoir la dispersion comme un trait fixé génétiquement et donc indépendant des conditions rencontrées. Nous avons vu dans le chapitre 7 en quoi la prise en compte des conditions environnementales influence fortement la stratégie de choix de l'habitat qui sera retenue au cours de l'évolution. En d'autres termes, il faut regarder la dispersion comme un véritable comportement. D'où la place de ce chapitre dans cet ouvrage.

8.2.2 Le rôle de l'environnement social

a) *Distribution libre idéale et compétition intraspécifique*

Au début des années 1970, Fretwell et Lucas (Fretwell et Lucas 1970) proposent le modèle de la distribution libre idéale, afin d'expliquer la distribution d'abondance des individus au sein d'habitats de qualités variées (voir le chapitre 6, paragraphe 6.2.3 (a) pour les détails de ce modèle). Sous certaines hypothèses (comme la connaissance par les individus de la qualité de toutes les parcelles de l'habitat), ce modèle montre que la distribution optimale est celle qui permet d'égaler l'aptitude des individus au travers des habitats. Comme nous avons vu que l'on doit s'attendre à ce que les individus optimisent leur aptitude (chapitre 3), on s'attend à ce qu'ils se distribuent de manière libre idéale. Ce modèle sous-tend de nombreux travaux en écologie comportementale et en particulier dans le domaine de l'approvisionnement optimal (voir chapitres 5 et 6) et dans le domaine de la sélection de l'habitat (chapitre 7).

► Un modèle oublié dans l'étude de la dispersion

Étonnamment, la notion de distribution libre idéale (DLI) n'a été reprise que relativement récemment pour l'étude de l'évolution du taux de dispersion. Cela est étonnant car (i) le mouvement est au cœur du processus par lequel les individus arrivent à se distribuer de manière libre idéale et (ii) le modèle original de Fretwell et Lucas concernait la distribution

des reproducteurs au sein des habitats potentiels de reproduction. Une des raisons de ce retard est peut-être que, paradoxalement, ce sont les recherches sur l'approvisionnement qui se sont emparées les premières du modèle de la distribution libre idéale. Une autre raison est que l'approvisionnement étudie des mouvements impliquant de faibles amplitudes de temps et d'espace alors que la dispersion implique des temps de l'ordre de l'intergénération et des distances qui peuvent être beaucoup plus grandes. Sur le plan pratique, il était donc infiniment plus facile de tester les prédictions de la distribution libre idéale dans le cadre de l'approvisionnement que dans le cadre de la dispersion. De ce fait, c'est seulement au début des années 1990, par l'étude de l'évolution du taux de dispersion dans un environnement spatialement hétérogène qu'est revenue l'idée que la dispersion pouvait égaliser les aptitudes dans toutes les parcelles. Ce sont les travaux de Mark A. McPeck et Robert D. Holt (McPeck et Holt 1992), travaux généralisés par les Français Jean-Yves Lemel et ses collaborateurs (Lemel *et al.* 1997) qui ont été les premiers à réintroduire ce concept dans l'étude de la dispersion. Ils ont montré que pour une large gamme de types de variation de l'environnement, un génotype tenant compte des conditions rencontrées envahissait et résistait à n'importe quelle combinaison de génotypes codant pour un taux de dispersion fixe (et donc non condition-dépendant). Bien qu'en fait l'évolution du taux de dispersion ne mène à une égalité des aptitudes au travers des habitats que dans des cas spécifiques – le plus souvent obtenus lorsque la dispersion varie en fonction de la qualité des habitats –, cette confrontation a permis d'attirer l'attention sur des phénomènes importants agissant sur la dispersion que sont sa plasticité (la dispersion d'un individu peut dépendre des conditions locales), la variabilité des conditions locales, et en particulier la densité de congénères et les sources d'information disponibles (voir le chapitre 7). En d'autres termes, à partir de ce moment-là, la dispersion est redevenue un comportement.

► Peut-on trouver des populations reproductrices distribuées de manière libre idéale ?

Une question récurrente dans la littérature a consisté à rechercher des populations naturelles dont la distribution corresponde (au moins en partie) à la DLI. Dans le contexte de l'approvisionnement, nous en avons vu plusieurs exemples dans le chapitre 6. Nous

avons vu que les prédictions sont souvent globalement remplies, mais que des désaccords récurrents existent dans le détail. Ces désaccords ont d'ailleurs servi à élaborer des modifications de la DLI. Dans le contexte de l'habitat de reproduction, la recherche d'une distribution libre idéale est beaucoup plus compliquée à réaliser et les exemples sont peu nombreux. En effet, les échelles de temps impliquées sont de l'ordre de l'année minimum et non pas de la minute comme dans le cas de l'approvisionnement. D'autre part, les échelles spatiales peuvent être beaucoup plus importantes dans le cas de l'habitat de reproduction. Enfin, il est beaucoup plus difficile, dans le contexte de l'habitat de reproduction, de manipuler la qualité intrinsèque des parcelles de l'environnement.

- *Une histoire de guichetiers rapides et de guichetiers lents*

Pour bien comprendre la question de la DLI, prenons un exemple simple. Imaginons des guichets, par exemple dans une gare, où des individus viennent chercher des billets. Imaginons qu'il y ait des guichetiers travaillant à deux vitesses différentes : les uns sont lents et traitent deux fois moins de clients à la minute que les rapides. Dans un tel système, on peut considérer que le coût en temps et en énergie pour se déplacer d'une file d'attente à l'autre est quasiment inexistant aux vues de la très faible distance entre les files parallèles. Cela correspond au présupposé de liberté de mouvement de la DLI.

Dans une telle situation, la grandeur que chaque client cherche à optimiser est le temps d'attente pour obtenir un billet. Le temps d'attente correspond en biologie à la **devise de conversion** (voir le chapitre 2) supposée reliée à l'aptitude phénotypique. Si l'on présuppose de plus que les clients sont informés d'une manière ou d'une autre de la différence de rapidité des guichets (c'est ce présupposé qui conduit à qualifier d'idéale la DLI), alors on s'attend à ce que très rapidement les files d'attente aux guichets rapides soient deux fois plus longues (en nombre de clients attendant) qu'aux guichets lents.

Une fois atteint ce régime (c'est-à-dire une fois à l'équilibre), on peut faire un certain nombre de prédictions sur le fonctionnement de ce système.

1. Tout d'abord, le temps moyen pris par les clients pour obtenir un billet est le même pour les clients ayant fait la queue aux guichets lents et aux guichets rapides. C'est une des prédictions fondamentales de la DLI.

2. Si, à l'équilibre, des individus changent de file parce qu'ils ont l'impression que la leur est plus lente, pour que la distribution reste libre idéale, il faut que chaque fois qu'un individu quitte une file pour aller vers une autre, il y ait un autre individu qui fasse le trajet inverse. Cela veut dire qu'à l'équilibre, le nombre d'individus entrant dans une file doit être égal à celui des sortants.
3. Cela implique aussi que pour un couple de file donné, le nombre d'individus allant de la file d'attente i vers la file d'attente j doit être égal au nombre d'individus faisant le trajet inverse.
4. Un corollaire immédiat de la prédiction précédente est que le taux de renouvellement des individus (c'est-à-dire le nombre d'individus nouveaux dans la queue d'attente divisé par le nombre total d'individus dans la file en question) dans les files d'attente doit diminuer avec la longueur de la file d'attente.

Maintenant, dans la nature, il y a peu de chance que les animaux soient informés de la qualité relative de toutes les parcelles de l'environnement. Cela correspond dans notre cas à une situation identique mais sans le présupposé que les clients sont informés de la différence entre les types de guichet. Que devrait-il se passer alors ? Dans notre système de guichets et de clients, on sait par expérience personnelle que les files d'attente vont petit à petit avoir des longueurs différentes, les plus longues se formant en face des guichets rapides. Dans le cas des populations naturelles, la situation s'éloigne fortement de celle de la DLI et de nombreux auteurs s'attendent à ce qu'il soit impossible d'atteindre la DLI. Nous allons voir que cela n'est pas toujours vrai.

- *Des gobe-mouches reproducteurs distribués selon une DLI ?*

Un moyen de tester si une métapopulation se distribue de manière libre idéale, consiste donc à tester sur cette population l'ensemble des prédictions énoncées dans le paragraphe précédent. Cela a été fait par l'Anglais Patrick Doncaster et ses collaborateurs (Doncaster *et al.* 1997), à partir d'un jeu de données récoltées en Suède sur l'île de Gotland sur une population de gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*). La métapopulation étudiée comportait onze bois dans lesquels ces petits passereaux nichaient dans des nichoirs posés par les chercheurs suédois. Doncaster *et al.* (1997) ont utilisé les données concernant les mouvements entre ces divers bois pendant une période de six années consécutives. Leurs

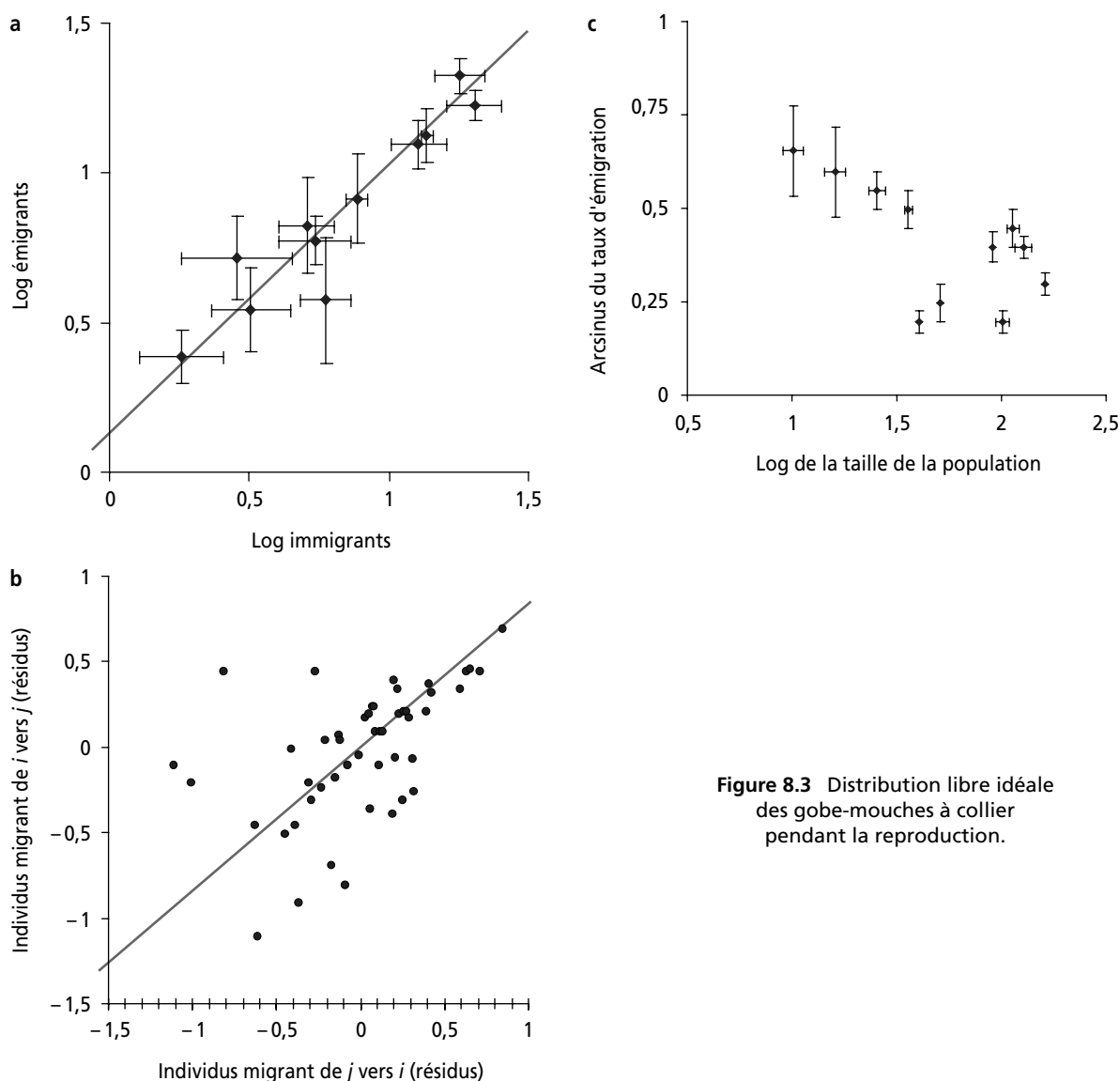


Figure 8.3 Distribution libre idéale des gobe-mouches à collier pendant la reproduction.

(a) Le nombre d'individus immigrant dans un bois donné est fortement corrélé au nombre d'émigrants sortant de ce même bois ($P < 0,0001$). C'est le résultat attendu selon la deuxième prédiction de la DLI.

(b) Pour un couple de bois i, j le nombre de migrants de i vers j est sensiblement égal à celui allant de j vers i ($P < 0,0001$). Notez que ce résultat est corrigé par la distance entre les bois. En effet, un simple effet de la distance entre les bois pourrait expliquer un tel résultat, sans avoir besoin d'invoquer les présupposés de la DLI. Ce résultat de nouveau est conforme à la troisième prédiction que nous avons faite à partir de la DLI.

(c) Le taux d'émigration (nombre d'individus émigrant divisé par le nombre total d'individus dans le bois) diminue avec la taille de la population ($P < 0,004$). Ce résultat correspond à la quatrième prédiction de la DLI. D'après Doncaster *et al.* 1997.

résultats vérifient les quatre prédictions ci-dessus (Figure 8.3). Tout d'abord, la fécondité moyenne des onze bois étudiés variait d'une année sur l'autre de telle sorte qu'il y avait une interaction entre l'effet lié au bois et l'effet année. Cela indique que chaque année, certains bois montraient une performance moyenne meilleure que d'autres, mais que les meilleurs

bois n'étaient pas toujours les mêmes. Variant fortement d'un bois à l'autre une année donnée, la fécondité des individus, sur les six années de l'étude, n'était en moyenne pas différente entre les bois. De plus, bien qu'il y ait des variations de fécondité entre bois et année, les fécondités moyennes ne différaient pas entre les bois comme attendu selon la première

prédiction de la DLI. Les nombres d'individus immigrant et émigrant d'un bois étaient fortement corrélés entre eux (Figure 8.3 a). D'autre part, les nombres d'individus dispersant dans un sens ou dans l'autre entre deux bois étaient fortement corrélés (Figure 8.3 b); Enfin, le taux d'émigration pour un bois donné était négativement corrélé à la taille du bois (Figure 8.3 c). Les auteurs ont donc conclu que les gobe-mouches reproducteurs de l'île de Gotland sont distribués d'une manière libre idéale parmi les divers bois où se trouvent des nichoirs.

- À quelle échelle doit-on tester la DLI?

L'exemple des gobe-mouches illustre un fait important : les auteurs ont obtenu des résultats significatifs car ils ont utilisé les données récoltées sur une certaine période de temps. Le cas de la fécondité illustre bien ce problème. Si les auteurs avaient juste étudié une année, ils auraient conclu que les aptitudes réalisées dans les différents bois sont significativement différentes ce qui les aurait conduits à rejeter la DLI. En effet, vu les présupposés de la DLI, il y a très peu de chance que les populations puissent se trouver exactement à la DLI à chaque instant. Il peut alors paraître surprenant de constater que si l'on regarde sur une certaine période de temps, alors la distribution remplit les prédictions de la DLI. Dans l'exemple des guichets développés précédemment, si l'on regardait par période de cinq minutes seulement, il y a de grandes chances que l'on trouve des différences significatives de durée d'attente entre les deux types de guichets. En revanche, si l'on regarde sur une journée entière, alors on ne devrait pas trouver de différence significative de durée d'attente entre les deux types de guichets. Par contre, les guichets rapides auront délivré deux fois plus de billets que les guichets lents. Il ne faut donc pas espérer qu'à chaque moment les populations suivent la DLI, mais à moyen terme, cela peut être effectivement le cas. En effet, les cas où une déviation significative par rapport à la DLI est attendue sont nombreux (Holt et Barfield 2001, Leturque et Rousset 2002). Nous verrons d'autres points importants sur la DLI au paragraphe 8.2.2 (a) « Pourquoi doit-on s'attendre à observer des métapopulations à la DLI? ».

► Le rôle majeur de la compétition intraspécifique

Si les écologistes évolutifs ont tardé à reconnaître cette dépendance vis-à-vis des conditions locales, les dynamiciens des populations avaient depuis long-

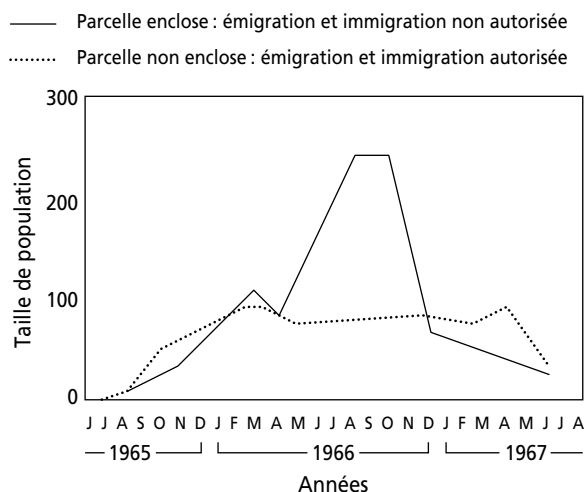


Figure 8.4 Effet de la prévention des mouvements sur l'évolution numérique des populations.

Évolution des tailles de population du campagnol (*Microtus pennsylvanicus*) dans deux parcelles : l'une enclose pour prévenir tout mouvement d'immigration ou d'émigration, et l'autre non enclose et permettant ces mouvements. La parcelle enclose voit les populations de rongeurs augmenter de manière importante, puis s'écrouler rapidement ensuite. La parcelle non enclose voit ces populations augmenter de manière raisonnable, puis rester un long moment dans une phase de plateau. La prévention des mouvements d'immigration et d'émigration semble augmenter l'instabilité numérique des populations. Simplifié d'après Krebs *et al.* (1969). Voir aussi Boonstra et Krebs (1977).

temps constaté l'importance des processus d'émigration/immigration sur l'évolution des effectifs d'une population. L'exemple le plus convaincant vient de Krebs *et al.* (1969) et Boonstra et Krebs (1977) où des populations de rongeurs ont été isolées par une barrière des autres populations naturelles. Dans un premier temps, les effectifs de ces populations se sont accrus de manière très importante jusqu'à des valeurs non rencontrées dans les populations naturelles adjacentes (Figure 8.4). Dans un second temps, ils se sont écroulés jusqu'à l'extinction des populations encloses. Bien que ce phénomène ne soit pas trouvé chez toutes les espèces et que les mécanismes impliqués soient toujours mal compris à ce jour, ces expériences démontrent le rôle important, voir déterminant, des processus d'émigration et d'immigration dans la régulation des populations. Il n'est donc pas surprenant que, depuis ces travaux pionniers, de nombreux auteurs se soient attachés à démontrer le lien étroit qui existe entre dispersion et densité en congénères et cela pour des organismes appartenant à des taxons très éloignés (Encart 8.4).

Dispersion et compétition avec les congénères

Chez beaucoup d'insectes qui présentent un dimorphisme pour la présence d'ailes (macroptères), le pourcentage d'ailés dans la population est fonction de la densité en congénères. Des exemples existent chez les sauterelles, les grillons et les pucerons.

Une belle expérience est celle de Herzig (1995) qui crée expérimentalement des populations larvaires à haute et basse densité chez le coléoptère *Trirhabda virgata*. Ces manipulations de densité affectaient fortement le pourcentage de plantes défoliées et, donc, la compétition intraspécifique différait entre les divers traitements. Les résultats ont montré que les mouvements à longue distance et utilisant le vol sont accrus en populations de haute densité.

De même, le puceron *Aphis fabae* dans sa forme aptère produit des descendants ailés lorsqu'il est placé en condition de surpopulation (estimée entre autres par le nombre de contacts avec des congénères). Toutefois, la descendance ailée ne dispersera que si elle rencontre elle-même des conditions de forte densité, ce qui montre que les conditions agissent à plusieurs moments différents : lors du développement conduisant les individus vers des morphotypes différents ; puis sur l'individu adulte ailé, en déclenchant ou non la dispersion selon que la densité effectivement rencontrée par l'individu ayant la capacité morphologique de disperser est forte ou faible (Roff 2001).

Toutefois, la réponse à la densité semble dépendre du sexe, le sexe le plus philopatrique étant généralement le plus sensible à l'effet de la densité (exemples chez les mésanges, revue par Lambin *et al.* 2001). Chez certaines espèces, la réponse à la densité semble même inverse (exemple chez les campagnols, Lambin 1994) sans que les raisons en soient très claires. L'explication qui a été proposée à ces différences entre études est que la mesure de la dispersion utilisée dans les diverses études n'était pas la même : certaines études utilisaient la dispersion effective (c'est-à-dire accompagnée de reproduction) comme réponse comportementale à la manipulation de densité ; d'autres utilisaient seulement les tentatives de dispersion sans tenir compte de leur efficacité réelle comme mesure de l'effet de la densité sur le comportement de dispersion. En milieu fortement dense, les tentatives de dispersion sont plus nombreuses, mais celles qui réussissent sont celles faites sur de courtes distances. Toutefois, il existe d'autres explications alternatives à ces différences de comportement. Par exemple, la structure du paysage (présence et connaissance d'autres populations), la structure d'apparement, la signification de la densité pour l'espèce (si la densité est considérée comme reflétant la qualité de l'habitat) sont autant d'autres causes potentielles pouvant expliquer ces différences dans les résultats (Lambin *et al.* 2001, Clobert *et al.* 2003).

► Pourquoi doit-on s'attendre à observer des métapopulations à la DLI ?

Il a fallu néanmoins attendre la fin des années 1990 pour voir la confirmation théorique du lien, démontré de manière empirique, entre l'évolution du taux de dispersion et la compétition intraspécifique. La raison principale de cette différence de temps entre approche empirique et théorique vient curieusement du moment où le paradigme de la distribution libre idéale a été appliqué à l'évolution du taux de dispersion. En effet, pendant longtemps les chercheurs en écologie de l'approvisionnement ont pensé que la distribution libre idéale ne pouvait être atteinte que lorsque l'individu avait une parfaite connaissance de la qualité de tous les habitats dans le paysage (voir chapitre 6). Pour les individus dispersants, en parti-

culier ceux qui quittent leur site de naissance pour la première fois, cette hypothèse n'est guère envisageable. N'ayant dès lors aucune information sur le degré de compétition intraspécifique qu'ils sont susceptibles de rencontrer ailleurs, il a été conclu à l'impossibilité d'atteindre la distribution libre idéale. En fait, ces conclusions faisaient abstraction de plusieurs faits importants.

Par exemple, si la distribution n'est pas libre idéale, alors, des parcelles de l'environnement sont surexploitées et d'autres sous-exploitées. Cela signifie que tout individu d'une parcelle surexploitée capable de détecter qu'il est dans une parcelle défavorable et de se déplacer ensuite vers une parcelle plus favorable sera favorisé par la sélection naturelle. Chacun de ces mouvements aura pour effet de faire tendre la distribution

vers la DLI. Donc, on doit s'attendre à observer une distribution s'approchant de la DLI dès lors que des perturbations de l'environnement ne se sont pas produites récemment, que l'hétérogénéité de l'environnement n'est pas trop forte ou que la dispersion n'a pas que pour objet la recherche d'un habitat de qualité.

D'autre part, la densité a pour effet de maintenir les populations dans des fourchettes d'effectif où la stochasticité démographique a encore une action, en d'autres termes où de la variation temporelle et spatiale peuvent être créées par le jeu du hasard des morts et des naissances (Figure 8.5). Ainsi, Travis *et al.* (1999) et Cadet *et al.* (2003) ont démontré théoriquement que la compétition intraspécifique pouvait causer l'évolution d'un taux de dispersion non nul sous l'action de la stochasticité démographique seule. En effet, une même parcelle a très peu de chances d'avoir le même nombre de survivants d'une année sur l'autre, entraînant dès lors une hétérogénéité temporelle, et deux parcelles proches ont très peu de chances d'avoir le même nombre de survivants même si elles sont de même capacité de charge, entraînant *ipso facto* une hétérogénéité spatiale (Figure 8.5). Comme nous l'avons vu précédemment, ces deux sources d'hétérogénéité combinées sélectionnent pour une évolution de la dispersion. Bien que la relation entre densité et dispersion ait été connue empiriquement depuis de nombreuses années déjà, la démonstration théorique de la possibilité évolutive d'une telle relation était importante car cela permettait de voir la dispersion causée par la compétition intraspécifique non plus comme un comportement seulement d'exclusion compétitive, avec la conclusion que les dispersants sont des individus de moindre qualité, mais au contraire comme une stratégie de réponse à un environnement compétitif, et dès lors la possibilité que ces dispersants soient des individus de qualité au moins égale à celle des philopatriques.

Enfin, la densité de congénères véhicule en elle-même des informations complexes qui peuvent être utilisées de manière très différente selon l'individu et la situation. En particulier, la présence d'individus dans un milieu peut témoigner à la fois de la possibilité d'interaction compétitive entre individus mais aussi de la qualité de ce milieu. Ainsi, chez le lézard vivipare, *Lacerta vivipara*, les jeunes de l'année, lorsqu'ils sont mis en présence de femelles adultes, ont tendance à disperser, alors que lorsqu'ils sont mis en présence de mâles adultes ils ont tendance à rester (Figure 8.6). Chez cette espèce, les femelles qui viennent de mettre bas doivent reconstituer leurs réserves rapidement avant l'entrée en hibernation.

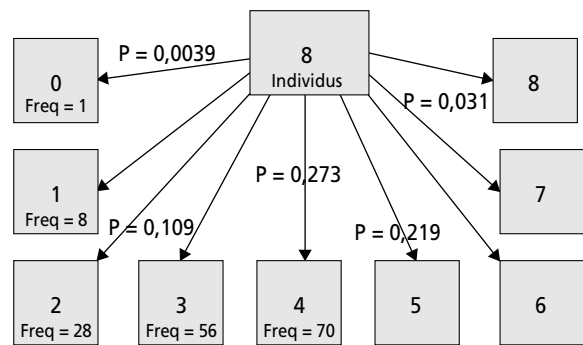


Figure 8.5 Stochasticité démographique.

Soit une population où le nombre de territoires est de 8 au maximum. La chance individuelle de survivre d'une saison de reproduction à l'autre est de $p = 0,5$. La probabilité que x individus parmi y restent est égale à :

$$\left[\frac{y!}{x!(y-x)!} \right] p^x (1-p)^{y-x}$$

On voit que, si l'on effectue plusieurs réalisations de ce tirage, la probabilité d'avoir 3, 4 ou 5 individus qui survivent une année donnée est quasi égale, entraînant *de facto* une variation temporelle des effectifs si l'on effectue plusieurs tirages successivement, et donc des places libérées. La chance que deux parcelles proches aient le même nombre d'individus survivant, 4 par exemple, est de 0,075, ou simplement le même nombre de survivants n'est seulement que de 0,135 dans cet exemple. Cela entraîne *de facto* une hétérogénéité spatiale du nombre de territoires disponibles. Dans notre cas, la dépendance de la densité accentue cet effet, car elle a pour résultat de garder la taille de la population à 8 individus au maximum et dès lors de garder les mêmes probabilités au cours du temps d'avoir 3, 4, 5, etc., individus restant en vie. Les probabilités d'observer 0 ou 8, 1 ou 7, 2 ou 6 et 3 ou 5 sont quasiment identiques. Statistiquement, pour une observation de 0 individu survivant l'on observera 70 fois 4 individus survivants (c'est ce qu'indique les termes « freq = »).

Elles vont donc constituer des compétitrices redoutables vis-à-vis des jeunes individus, car elles ont l'avantage de la taille. Pour les juvéniles, un nombre important de femelles adultes signifie donc une limitation de l'accès à la nourriture. Par contre, les mâles adultes ont eu tout le temps, durant les deux mois que dure la gestation des femelles adultes, de reconstituer toutes leurs réserves. Bien qu'occupant la position supérieure dans la hiérarchie compétitive chez cette espèce, ils sont à ce moment de l'année peu agressifs, et dès lors ne constituent pas pour les jeunes des compétiteurs importants. En revanche, la densité à laquelle ils sont présents dans un habitat en atteste la qualité. Cette relation négative entre densité et dispersion se retrouve également lors du choix du site de reproduction. Ainsi, chez une autre espèce

de lézard, *Anolis* sp., le choix du site d'arrêt se fait sur la base de la présence et de la densité du nombre de congénères (Stamps 1987), confirmant la double information véhiculée par la densité. Cela peut expliquer en partie pourquoi, chez de nombreuses espèces de rongeurs, l'on trouve tantôt des relations positives, tantôt négatives, entre dispersion et densité.

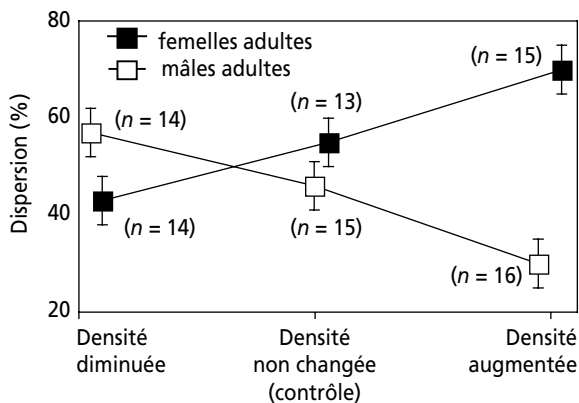


Figure 8.6 Densité des adultes et dispersion de naissance chez le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*). La dispersion des juvéniles de lézard vivipare est positivement influencée par la densité des femelles adultes (carrés noirs), et négativement par la densité des mâles adultes (carrés blancs; interaction significative). D'après Léna et al. (1998).

b) Recherche de partenaire, compétition intra et intersexuelle et la dépression de consanguinité

➤ Les conflits sexuels peuvent générer des biais de dispersion selon les sexes

La nature des congénères présents peut aussi constituer une source d'information pour l'individu qui doit prendre la décision de rester dans un milieu ou d'en choisir un autre. Ainsi, l'obligation chez les

espèces sexuées de rechercher un partenaire de reproduction rend mâles et femelles positivement sensibles à la densité de l'autre sexe et négativement sensibles à la densité des individus de leur propre sexe. On peut donc prédire que la dispersion motivée par la quête d'un partenaire doit dépendre du rapport mâles/femelles dans les populations. Toutefois, mâles et femelles ont des intérêts divergents. Les femelles sont limitées dans leur aptitude par le nombre de zygotes qu'elles peuvent produire. Elles vont donc maximiser la qualité en terme de gènes, de soins parentaux et/ou de position sociale, du ou de leurs partenaires. Les mâles eux, sauf lorsqu'ils assument seuls les soins parentaux comme chez l'hippocampe ou dans une moindre mesure chez l'épinoche, ne sont potentiellement limités que par le nombre de femelles qu'ils peuvent féconder (voir chapitre 9). Nous verrons dans le chapitre 9 que ces conflits d'intérêt poussent mâles et femelles vers une spécialisation morphologique, physiologique et comportementale qui très souvent résulte en une ségrégation partielle de niche écologique, ou en un développement de liens entre les partenaires qui varient selon le milieu. Ce sont en partie ces faits qui ont été à la base de la théorie proposée pour expliquer les biais de dispersion entre les sexes.

Les biais de dispersion entre les sexes ont été communément observés chez les mammifères et les oiseaux, peu documentés pour les autres groupes taxonomiques, comme les reptiles et les amphibiens et plus généralement les invertébrés (si l'on excepte les fourmis, voir encart 8.5).

Chez un grand nombre d'espèces de mammifères, les mâles dispersent plus que les femelles, alors que l'inverse se produit chez les oiseaux où ce sont les femelles qui le plus souvent dispersent en nombre plus important que les mâles. Les oiseaux et mammifères

Encart 8.5

Biais de dispersion en fonction du sexe chez les fourmis

Chez la fourmi *Diacamma cyaneiventre* (Doums et al. 2002), les futures reines ne sont pas ailées et sont donc condamnées à rester dans le nid natal. Pour être fécondées, elles doivent attendre qu'un mâle ailé produit dans une autre colonie, trouve et pénètre leur colonie. Les flux de gènes entre colonies ne se font sur des distances significatives que par la voie mâle, alors que l'essaimage des colonies ne se fait que par bouturage (divisions

des colonies par creusement de nouvelles galeries et établissement d'une des reines dans ce nouveau réseau de galeries). Ces deux processus se produisent sur des échelles spatiales clairement différentes. Pour d'autres espèces, comme la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*), il y a production d'ailés chez les deux sexes ce qui facilite grandement la dispersion, et peut être à l'origine de ses caractéristiques d'espèce invasive (Ross 2001).

se distinguent également par leurs systèmes de reproduction et la manière dont les ressources sont monopolisées. Les mammifères mâles typiques sont polygames, monopolisent les femelles mais ne sont pas territoriaux, en d'autres termes ne monopolisent pas les ressources. Ce dernier rôle est dévolu à la femelle. Chez les oiseaux, les mâles typiquement sont socialement monogames, monopolisent les ressources alors que les femelles n'évaluent les ressources qu'au travers de ce que les mâles ont pu monopoliser (Encart 8.6).

Ces différences de systèmes de reproduction et de relation aux ressources entre mâles et femelles ont conduit Greenwood (1980) et Greenwood et Harvey (1982) à proposer l'idée que ce serait le sexe qui monopolise les ressources alimentaires qui serait le sexe philopatrique, alors que le sexe qui monopoliserait les ressources reproductrices (c'est-à-dire l'autre sexe) serait le sexe dispersant. L'idée derrière cette hypothèse est que le degré de familiarité avec le site devrait pouvoir permettre un succès plus grand dans la monopolisation des ressources alimentaires et donc la philopatrie serait alors sélectionnée pour le sexe monopolisant celle-ci. Le sexe ne monopolisant pas les ressources alimentaires n'est plus préoccupé que par la recherche de partenaires et est donc plus libre de ces mouvements. Toutefois, ce qui va réellement provoquer le biais de dispersion entre les sexes (en effet le sexe libre pourrait également rester sur place) est que le sexe le plus libre vis-à-vis du milieu va être confronté, s'il reste aussi sur place, avec le fait qu'il pourrait choisir comme partenaire un proche génétique et encourir dès lors une perte d'adaptabilité par l'effet de la dépression de consanguinité. C'est donc la combinaison de la monopolisation des ressources et de l'évitement de la consanguinité qui expliquerait le biais de dispersion entre sexes. Un certain nombre d'exceptions (Encart 8.6) à ce schéma général telles que les canards chez les oiseaux et les picas, blaireaux ou certaines musaraignes chez les mammifères, vient d'ailleurs renforcer la crédibilité de cette théorie.

► **L'évitement de la consanguinité
une cause souvent mise en avant
mais peu souvent démontrée**

Bien que l'évitement de la consanguinité ait été démontré théoriquement comme pouvant à lui seul expliquer l'évolution du taux de dispersion (Bengtsson 1978, Motro 1991, Gandon 1999), les arguments expérimentaux ou empiriques disponibles sont en fait très limités et contestables dans leur interprétation.

La plupart des études se contentent de mesurer la dépression de consanguinité, et, de l'existence de ce coût apparent, et concluent à l'importance de cette cause pour la dispersion. Par exemple, l'habitat des papillons (Hanski et Thomas 1994) vivant en Finlande s'est fortement fragmenté récemment, et certains de ces fragments sont de très petite taille. En comparant plusieurs caractéristiques des papillons vivant dans des populations variant dans leur degré d'isolation, Saccheri *et al.* (1998) ont pu démontrer que les populations vivant dans les fragments de petite taille souffraient de nombreuses malformations induisant une réduction de l'aptitude. Un exemple comparable se retrouve chez les daphnies (*Daphnia sp.*, Haag *et al.* 2002) où les petites mares colonisées par un seul clone au printemps souffrent de dépression de consanguinité lorsque la reproduction sexuée à lieu au début de l'hiver. D'autres études tentent de corréler le degré de proximité génétique et de le relier au taux de dispersion locale. Par exemple, chez le moineau chanteur (*Melospiza melodia*), la dispersion ne semble pas du tout résulter d'un évitement de reproduction consanguine, d'autres facteurs comme la défense de territoire (Arcese 1989a, 1989b) étant probablement impliqués. Cela résulte en un nombre important d'individus présentant de forts taux de consanguinité accompagné d'une perte importante en aptitude (Keller *et al.* 1994).

Cependant, la plupart de ces études sont corrélationnelles et les résultats obtenus pourraient la plupart du temps trouver d'autres explications. Très peu d'expériences ont été menées pour étudier le rôle de la dépression de consanguinité dans un dispositif permettant d'être sûr de l'interprétation des résultats en termes de consanguinité. L'une des plus convaincantes est celle de Wolff (1992). Ce dernier démontre expérimentalement que, chez la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*), chaque parent expulse de son domaine vital les enfants du sexe opposé avec d'autant plus de force que ces derniers sont nombreux. Ce résultat est interprété comme un évitement actif de la part des parents du risque de choisir comme partenaire l'un de ses propres enfants. Si c'était la compétition intrasexuelle qui avait motivé la dispersion on attendrait le résultat inverse, c'est-à-dire une expulsion des enfants de même sexe que le parent qui expulse. Toutefois, des informations importantes manquent. Tout d'abord, on ne sait pas clairement si le risque de croisements consanguins est réellement effectif. De plus, on ne sait pas si cette expulsion n'est pas motivée par une réduction active de la compétition intrasexe menée par le sexe non

Encart 8.6

Explications possibles de l'existence de biais de dispersion entre les sexes

Dans deux synthèses sur les taux de dispersion de naissance et de reproduction chez les mammifères et les oiseaux, Paul J. Greenwood (Greenwood 1980, Greenwood et Harvey 1982) montre que chez les oiseaux, les femelles dispersent plus que les mâles pour une majorité d'espèces et de familles, alors que c'est l'inverse chez les mammifères (Tableau 8.2).

Globalement, les systèmes de reproduction diffèrent fortement entre les mammifères et les oiseaux (Tableau 8.3). À l'intérieur de chaque groupe, il existe des exceptions. Cependant, ces exceptions sont en fait expliquées par des particularités biologiques des espèces concernées, ce qui a pour effet de renforcer le pattern général. Pour les oiseaux par exemple, beaucoup d'anatidés font exception. Dans ce groupe, le couple se forme sur les quartiers d'hivernage, et le mâle suit la femelle qui retourne près de son lieu de naissance. Chez ces

espèces, le choix du territoire se fait après le choix du partenaire, ce qui permet aux mâles de seulement défendre la ressource sexuelle et explique leur plus fort taux de dispersion comme prédit par Greenwood. Chez les mammifères, c'est chez les espèces territoriales que se rencontrent le plus souvent les exceptions au pattern général de ce groupe. Chez le pica (*Ochotona princeps*), un lagomorphe américain vivant dans les massifs montagneux, les mâles et les femelles ont un territoire, mais la compétition pour les territoires est plus intense chez les mâles où les jeunes mâles restent près de leur site de naissance (meilleure connaissance du site) et attendent qu'un territoire soit accessible (Peacock et Ray 2001). Les femelles ne s'apparient qu'avec des mâles territoriaux et cherchent donc ceux-ci sur une surface plus large entraînant par là même une plus grande dispersion de naissance.

Tableau 8.2 Biais de dispersion liée au sexe chez les oiseaux et les mammifères.

	Oiseaux						Mammifères					
	Dispersion de naissance			Dispersion de reproduction			Dispersion de naissance			Dispersion de reproduction		
	Mâle	Femelle	Les deux	Mâle	Femelle	Les deux	Mâle	Femelle	Les deux	Mâle	Femelle	Les deux
Espèces	3	21	6	3	25	1	45	5	15	21	2	2
Famille	1	11	5	1	14	1	23	4	7	6	2	2

TABLEAU 8.3 RELATION ENTRE SYSTÈME DE REPRODUCTION ET DISPERSION.

Résumé des différences des systèmes de reproduction entre mammifères et oiseaux, en fonction de la défense des ressources et de la défense des partenaires sexuels, le tout en relation avec la dispersion chez les deux sexes. D'après Greenwood (1980).

Oiseaux	Mammifères
Défense des ressources par les mâles	Défense des femelles par les mâles
Fort investissement mâle dans les ressources en absence ou en présence du partenaire	Faible investissement mâle dans les ressources particulièrement en absence du partenaire
Faible investissement des femelles dans les ressources	Fort investissement des femelles dans les ressources
Compétition entre mâles pour les ressources	Compétition entre mâles pour les femelles
Monogamie sociale principalement	Polygamie principalement
Philopatrie des mâles	Philopatrie des femelles
Plus grande dispersion de naissance et de reproduction des femelles expliquées par : 1) Évitement de la consanguinité 2) Accroissement du succès de reproduction par un choix des mâles basés sur les ressources qu'ils défendent	Plus grande dispersion de naissance et de reproduction des mâles expliquées par : 1) Évitement de la consanguinité 2) Accroissement du succès de reproduction par une mobilisation d'un plus grand nombre de femelles
Évolution vers un système patriarcal	Évolution vers un système matriarcal

directement concerné par cette compétition : il se pourrait que les individus du sexe qui chasse activement soient en fait affectés indirectement par la compétition dans l'autre sexe au travers par exemple d'une réduction des soins et de l'effort parental du partenaire.

Des travaux de modélisation récents (Perrin et Mazalov 2000, Perrin et Goudet 2001) ont montré que le biais de dispersion entre les sexes résultant du seul effet de la consanguinité ne peut être qu'extrêmement contrasté entre les sexes (voisin de 0 % pour au moins l'un des sexes). Seule l'intervention d'autres causes de dispersion peut mener à un taux de dispersion non nul pour les deux sexes. L'évitement de la consanguinité comme raison évolutive de la dispersion ne se trouverait donc que dans des cas où les taux de dispersion entre sexes sont très contrastés. C'est le cas chez bon nombre d'espèces sociales comme certaines fourmis sans reine (Peeters et Ito 2001), et bon nombre de singes (Pusey 1987). Néanmoins, l'existence d'un effet de l'habitat sur à la fois la sex-ratio et la dispersion, peuvent conduire à des biais de dispersion importants entre sexes si l'on n'étudie qu'un seul habitat. De tels biais ne sont pas nécessairement motivés par l'évitement de la consanguinité (Julliard 2000) mais peuvent résulter de coûts liés à la dispersion différents entre les sexes, et ce de manière variable en fonction de l'habitat. De manière générale, les biais de dispersion entre sexes observés en conditions naturelles sont bien plus modérés que ceux prédits par les modèles où seul l'évitement de la consanguinité génère la dispersion. Cet important résultat laisse à penser que d'autres facteurs jouent en fait un rôle prépondérant.

Pour aller plus loin dans ce débat, il est indispensable de passer en revue tous les problèmes qui se posent aux membres d'un groupe lorsque leur probabilité d'être proches génétiquement n'est pas nulle. C'est l'objet du paragraphe suivant.

8.2.3 Le rôle de l'environnement génétique. Interactions entre proches génétiques et évolution de la reconnaissance individuelle

En fait, plusieurs forces antagonistes agissent sur les mouvements des membres d'un groupe dont certains sont proches génétiquement (Tableau 8.4). L'évitement de la consanguinité constitue une force centrifuge, mais pourrait se réaliser par des mécanismes autres que le mouvement. Par exemple, une reconnaissance des proches génétiques permettrait de les éviter en tant que partenaire de reproduction tout en vivant près d'eux.

a) L'entraide devrait favoriser l'évolution de mécanismes de reconnaissance des proches génétiques

La reconnaissance de proches génétiques a beaucoup été étudiée dans le cadre de l'évolution de l'eusocialité (voir chapitre 13). En effet, la constitution de sociétés où certains membres sont spécialisés dans des tâches de nourrissage, de défense ou d'entretien au détriment total de leur propre reproduction ne peut évoluer que dans certaines conditions, en particulier lorsque les individus qui ne se reproduisent pas (qualifiés d'**altruistes**) aident des proches génétiques (sélection de parentèle, voir chapitre 2). Dans ce cadre, il est particulièrement important de détecter tout tricheur et de disposer d'un mécanisme efficace de reconnaissance de la proximité génétique. Pour des raisons historiques liées au fait que la sélection de parentèle a été la première solution avancée pour expliquer l'apparition de comportements altruistes, beaucoup de théoriciens ont subordonné l'évolution de comportement d'entraide à l'existence d'une proximité génétique (nous verrons dans le chapitre 13 que cette condition est moins nécessaire qu'on ne le pensait auparavant), et dès lors, invoqué l'existence de mécanismes

TABLEAU 8.4 COÛTS ET BÉNÉFICES DE LA VIE DANS UN GROUPE D'APPARENTÉS.

Bénéfices de la philopatrie	Coûts de la philopatrie
+ Connaissance de l'habitat	+ Choix de l'habitat réduit
+ Possibilité d'obtenir de l'aptitude indirecte	+ Possibilité de manipulation parentale ou familiale : – Suppression reproductive – Entraide forcée
+ Baisse des interactions compétitives dues à la familiarité	+ Occupation d'un niveau hiérarchique bas
+ Partenaire de qualité génétique proche et connue	+ Choix du partenaire réduit : – Dépression de consanguinité – Partenaire assorti

de reconnaissance entre apparentés permettant d'éviter que l'entraide ne constitue une perte d'aptitude. C'est ainsi que ces mécanismes de reconnaissance ont été classiquement recherchés et trouvés chez les espèces qui montraient des divisions des tâches ou des comportements d'entraide : par exemple chez l'isopode *Hemilepistus reaumuri* qui est un arthropode sub-social (Linsenmair 1987), chez les jeunes iguanes verts *Iguana iguana* (Werner *et al.* 1987), et de nombreux anoues (Blaustein et Waldman 1992, synthèse dans Fletcher et Michener 1987 et Hepper 1991).

b) Mais la reconnaissance des apparentés devrait apparaître dans de nombreux autres contextes

Des mécanismes fins de reconnaissance entre proches génétiques ont cependant été trouvés chez des espèces où n'existent ni comportement d'entraide ni division des tâches, ce qui laisse à penser que ce comportement a une utilité qui dépasse le seul contexte de l'entraide. Nous avons vu, par exemple, qu'il pourrait théoriquement servir à la reconnaissance de partenaires compatibles génétiquement (bien que peu d'exemples ne viennent étayer cette possibilité). Le cas du comportement de défense collective de certains têtards (Encart 8.7) suggère aussi que l'existence de mécanismes de reconnaissance de la parenté génétique pourrait jouer un rôle dans le contrôle de la répartition spatiale des individus proches génétiquement.

Ainsi, Hamilton et May (1977) démontrent que, même en milieu homogène, il existe une force, la compétition entre apparentés ou proches génétiques, qui engendre l'évolution d'un taux de disper-

sion non nul. Dans la situation qu'ils étudient, cette force conduit souvent plus de la moitié des enfants à disperser même en présence d'un coût à la dispersion substantiel. Des modèles plus récents (Perrin et Goudet 2001, Gandon et Michalakis 2001) démontrent d'ailleurs le rôle potentiel de la compétition entre apparentés dans l'évolution de la dispersion dans beaucoup de situations différentes. Toutefois, malgré l'importance prédite de ce facteur, aucun exemple empirique, et cela jusqu'à très récemment, n'est venu étayer cette hypothèse. Les premiers éléments sont venus *a contrario* d'espèces qui présentaient de la rétention spatiale de proches génétiques. Chez certaines espèces de rongeurs (voir Lambin et Yoccoz 1998), les enfants s'établissent dans le territoire parental où une tolérance due à la familiarité ou à une reconnaissance active des liens de parenté permettrait aux individus de perdre moins de temps en comportements agonistiques, voir de développer une certaine entraide. Chez certaines espèces d'oiseaux, les enfants restent dans le territoire parental et contribuent à l'élevage de la nouvelle nichée de leurs parents (geai des arbustes *Aphelocoma coerulescens*, Woolfenden et Fitzpatrick 1990, rousserolle des Seychelles *Acrocephalus sechellensis*, Komdeur 1996). Dans ce dernier cas, le manque de territoires disponibles contraint un certain nombre d'enfants à rester dans le territoire parental, et l'aide offerte aux parents permettrait alors de gagner indirectement de l'aptitude (en aidant à élever ses demi-frères ou sœurs), d'acquérir de l'expérience pour les reproductions futures et/ou d'hériter du territoire parental lors de la mort du parent de même sexe (voir le chapitre 11, paragraphe 11.5.4 pour des informations complémentaires). Ces derniers

Encart 8.7

Des têtards se rassemblant selon leur parenté génétique

Les têtards de nombreuses espèces forment des groupes compacts en présence de prédateurs. En présence d'un prédateur, ces têtards tendent à former des groupes très denses, ce qui, par un simple effet de dilution, a pour effet de rendre chaque individu moins vulnérable. Il a été constaté que les individus formant ces groupes sont des proches génétiques. Comme dans une même mare, peuvent cohabiter des individus provenant de différentes pontes (donc non proches génétiquement), le comportement d'entraide contre la prédation que constitue ce regroupement spatial des

individus d'une même ponte pourrait être envahi par des individus tricheurs venant d'une autre ponte. En effet, ces derniers pourraient profiter de la protection du regroupement d'individus appartenant à un type génétique différent sans que leur propre type ne paye le coût associé au regroupement comme la nécessité de rester proche, etc. La reconnaissance des proches génétiques est un des mécanismes qui peut permettre d'éviter d'être « parasite » et donc envahi par de tels génotypes égoïstes. Des exemples de ce type ont été trouvés chez de nombreuses espèces.

exemples ont d'ailleurs conduit à l'hypothèse d'un antagonisme entre l'évolution de la dispersion et l'évolution de l'altruisme. Comme on pourra le voir au chapitre 13, la relation altruisme/dispersion est plus complexe qu'il n'était supposé jusqu'à récemment.

► **Dispersion de naissance,
âge des parents
et influence des apparentés**

La probabilité d'hériter du territoire parental dépend bien évidemment de l'espérance de vie de ces derniers. Si les parents sont jeunes, il n'y a guère d'espoir pour l'enfant d'hériter du territoire. Si les parents sont vieux et sénescents, cet espoir est plus grand. Les parents plus âgés devraient donc produire plus d'enfants philopatriques que les jeunes parents. C'est en utilisant cette prédiction qu'Ophélie Ronce et ses collaborateurs (Ronce *et al.* 2001) ont examiné la relation entre l'apparition de la sénescence (diminution de la survie parentale à partir d'un certain âge; figure 8.7 a) et le taux de dispersion des enfants (Figure 8.7 b) chez le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*). Ces auteurs ont trouvé que leur prédiction était vérifiée chez les femelles : il existait une relation négative entre l'âge des mères et le taux de dispersion des filles (Figure 8.7). Bien que ce résultat n'était pas retrouvé chez les mâles, des expériences complémentaires ont démontré la causalité de cette relation, ainsi que le rôle de la reconnaissance de parentèle dans le processus de dispersion.

On pourrait penser que, parce que les forces promouvant l'entraide entre apparentés sont antagonistes des forces promouvant la compétition entre apparentés, avec comme corollaire une réponse différente du taux de dispersion engendrant une répartition spatiale opposée des proches génétiques, l'évolution ne conduise qu'à l'une ou l'autre des formes de réponse chez chacune des espèces en fonction de l'équilibre de ces forces antagonistes. Un exemple récent démontre qu'au contraire les deux formes de réponse peuvent coexister au sein de la même espèce et au sein de la même population (Encart 8.8). Ces découvertes récentes permettent dès lors d'émettre l'hypothèse que, à l'image d'autres traits d'histoire de vie comme la taille, le sexe, l'âge à maturité sexuelle, etc., altruisme, reconnaissance entre apparentés et dispersion sont trois comportements, trois traits d'histoire de vie qui peuvent faire l'objet d'un investissement parental et que cet investissement peut résulter en différents compromis en fonction des conditions internes et externes aux parents.

a

Taux de survie \ Âge	2 à 3 ans	plus que 3 ans	différence
Femelles	53,2 %	31,9 %	significative
Mâles	29,2 %	0 %	marginale significative

b

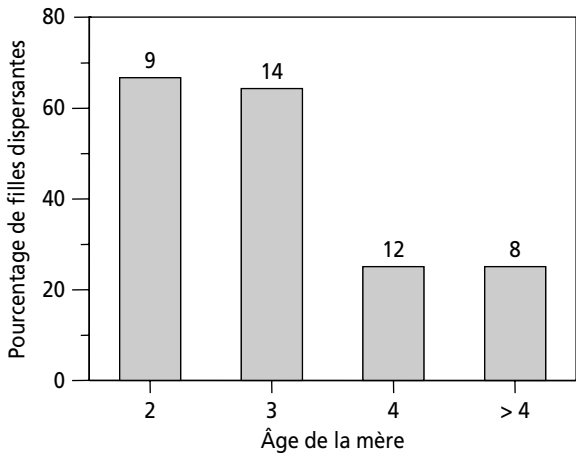


Figure 8.7 Relation entre l'âge des mères et le taux de dispersion de la descendance chez le lézard vivipare (*lacerta vivipara*).

(a) Taux de survie en fonction de l'âge. Une diminution importante de la survie se produit après l'âge de trois ans chez cette espèce. (b) Taux de dispersion des juvéniles en fonction de l'âge de la mère (les nombres au-dessus des histogrammes correspondent au nombre d'individus impliqués). D'après Ronce *et al.* (1998).

8.2.4 La dispersion : un comportement omnibus pour de multiples causes

Comme nous l'avons vu dans les sections précédentes, les raisons théoriques pour l'évolution de la dispersion sont légions et de nombreux exemples accréditent l'existence de l'une ou l'autre de celles-ci. De plus, même s'ils restent encore peu nombreux, les exemples de co-occurrence de différentes causes motivant la dispersion au sein d'une même espèce, commencent à s'accumuler. Par exemple, la même espèce de pucerons augmente la production de formes ailées dans sa descendance lorsque le taux de prédation et la compétition intraspécifique augmentent et lorsque la quantité de nourriture diminue. Chez le lézard vivipare, la dispersion augmente à la fois avec le nombre de congénères et le nombre d'individus apparentés.

Entraide et compétition entre apparentés : ces deux mécanismes peuvent coexister chez une même espèce en relation avec la dispersion

Uta stansburiana, est un petit lézard iguanidé nord-américain. Il vit dans des amas de pierres répartis dans les espaces ouverts. La couleur de la gorge des mâles de cette espèce peut apparaître sous trois formes (voir le chapitre 4) : bleu, orange et jaune. À chacune de ces formes est associée une stratégie de reproduction particulière : les bleus sont monogames, tolérants et défendent un petit territoire, les oranges sont polygames, agressifs et défendent un grand territoire; enfin les jaunes sont des « voleurs de fertilité », furtifs, et ne défendent pas de territoire. De plus, les individus des divers phénotypes ont un comportement de hochement de la tête typique de leur morphotype. Il a été suggéré que ce comportement permet la reconnaissance des génotypes.

De manière générale, les mâles orange dominant les mâles bleus et s'accouplent avec leurs femelles (résultant en une multipaternité), les mâles bleus dominant les mâles jaunes et parviennent à garder leur femelle à l'abri de leur tentative d'accouplement, les mâles jaunes se comportent comme des femelles (beaucoup d'entre elles ont la gorge jaune) et parviennent à tromper la surveillance des mâles orange en s'accouplant avec certaines de leurs femelles. Cette structuration où une stratégie est à la fois dominante et dominée par une autre stratégie et dont le succès d'une stratégie dépend de la fréquence des autres stratégies dans la population, est analogue au fameux jeu caillou-papier-ciseaux (rappelez-vous ce jeu d'écolier où le papier gagne sur le caillou en l'enveloppant, les ciseaux sur le papier en le découpant, et le caillou sur les ciseaux en usant les lames. Les écoliers font le symbole du papier, des ciseaux ou du caillou la main cachée dans le dos, et affichent tous en même temps leur main. On peut démontrer que la tactique optimale est de jouer le caillou, les ciseaux et le papier dans des proportions de 60 %, 25 % et 15 % respectivement).

Chez cette espèce, la dispersion des enfants est influencée par le génotype paternel et on s'attend dès lors à ce que la dispersion des enfants produits par les mâles orange diffère de la dispersion des enfants de mâles bleus. Ainsi, la compétition entre apparentés doit être plus violente chez les mâles orange qu'elle ne l'est chez les mâles bleus du fait de leur plus grande agressivité et de leur système de reproduction de type polygame. En effet, l'on trouve que les enfants de mâles orange ont tendance à s'éloigner l'un de l'autre plus que ce que le hasard ne l'attendrait, alors qu'à l'inverse les enfants de mâles bleus s'attirent plus que ne le laisserait supposer le hasard. De plus, le succès de reproduction des mâles orange diminue lorsque le nombre de proches génétiques augmente dans le voisinage : pour les mâles orange, il existe une compétition forte entre proches génétiques. Au contraire, le succès reproductif des mâles bleus augmente en fonction du nombre de proches génétiques dans le voisinage (Figure 8.8). Pour les mâles bleus, c'est donc l'entraide entre apparentés qui prévaut. Chez cette espèce, la couleur de la gorge sert de signe de reconnaissance (analogue à un gène barbe verte, voir chapitre 2) et le rythme des hochements de tête permet la reconnaissance génotypique. On voit donc que dans cette espèce, la sélection d'habitat est basée en partie sur la présence de proches génétiques, et, selon les stratégies, la dispersion mène à choisir, ou au contraire à éviter, un habitat où la présence de proches génétiques a été détectée. On peut voir que les conséquences sur l'aptitude de se tromper d'environnement sont très importantes. La présence de mécanismes complexes et de polymorphismes des réactions au degré d'apparentement chez une espèce au demeurant peu sociale, suggère que l'évolution de comportements sociaux peut être plus facile qu'on ne le pensait. Pour plus d'information sur ce système, voir Sinervo et Lively 1996, Sinervo *et al.* 2001, Zamudio et Sinervo 2000, Sinervo *et al.* en préparation.

Est-ce à dire qu'une origine polycasus de la dispersion constitue la règle ou au contraire que ce comportement est apparu primitivement pour une seule cause et réorienté ou réorganisé lorsque d'autres causes

sont intervenues? Cette question est sans doute prématurée vu l'état de nos connaissances, mais l'étude de l'évolution du taux de dispersion sous l'influence de multiples causes peut nous aider à progresser dans

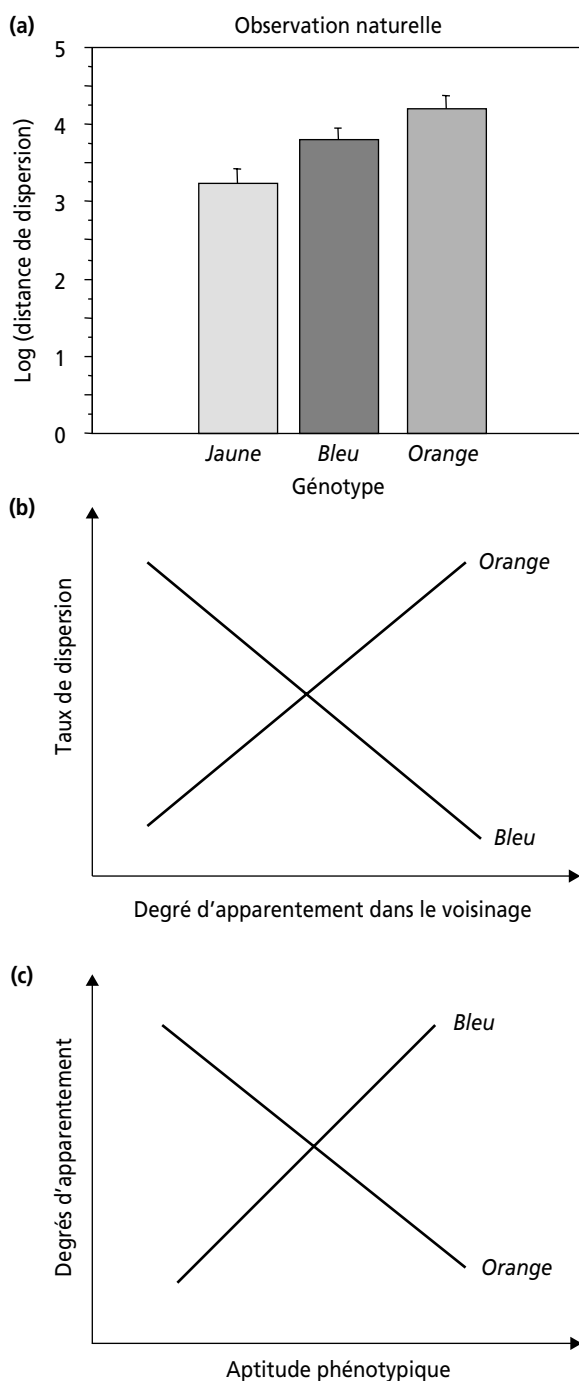


Figure 8.8 Taux de dispersion en fonction du phénotype chez le lézard *Uta stansburiana* **(a)** Dispersion des trois phénotypes dans les conditions naturelles : le phénotype jaune disperse moins que le phénotype bleu qui lui-même disperse moins que le phénotype orange. **(b)** Relation entre dispersion, et taux d'apparentement dans le voisinage pour les jeunes de mâles orange et bleus. **(c)** Aptitude phénotypique et degré de proximité génétique dans le voisinage pour les jeunes de mâles orange et bleus. D'après Sinervo *et al.* en préparation.

cette direction. Ainsi, les Suisses Nicolas Perrin et Jérôme Goudet (Perrin et Goudet 2001) ont construit un modèle où étaient inclus à la fois l'évitement de la consanguinité, la compétition entre apparentés et la compétition locale pour les ressources ou pour les partenaires sexuels. Ils concluent que la dépression de consanguinité ne peut être la seule force derrière l'évolution de la dispersion si les deux sexes dispersent. De la même façon, la compétition entre apparentés ne peut pas causer de déséquilibre entre la dispersion des mâles et des femelles. Seules des asymétries dans les forces sélectives agissant sur les mâles et femelles (qu'elles concernent l'habitat, la reproduction, la qualité du partenaire ou la compétition) sont susceptibles d'induire un biais dans la dispersion entre sexes, et non pas l'évitement de la consanguinité *per se*. Toutefois, les changements induits par un mouvement de dispersion conjointement sur la compétition entre apparentés, entre congénères du même sexe et l'évitement de la consanguinité rendent difficile l'étude séparée de l'effet de chacune de ces causes et en particulier leurs interactions et la hiérarchisation de leurs effets.

De la même façon, le Français Sylvain Gandon et le Franco-Grec Yoannis Michalakis (2001) ont étudié simultanément le rôle de l'évitement de la consanguinité, de la compétition entre apparentés et de la stochasticité environnementale sur l'évolution de la dispersion. Ils concluent à la prédominance de la variabilité temporelle sur les forces sociales dans l'intensité de la dispersion et insistent sur les nombreuses interactions entre ces causes rendant souvent les prédictions difficiles et contre-intuitives.

La plupart de ces résultats théoriques sont obtenus sous des hypothèses simplificatrices importantes qu'il serait trop long de discuter ici, mais qui rendent la qualité de ces prédictions discutables. Néanmoins, elles ont le mérite d'attirer l'attention sur l'aspect inextricable des différentes causes sociales de l'évolution de la dispersion, du rôle de la variabilité temporelle des ressources, et des interactions importantes qui devraient exister entre toutes ces causes. Les quelques rares études expérimentales sur ce sujet semblent donner raison à ces auteurs. Ainsi, chez le collembole *Onychiurus armatus*, le taux de dispersion obtenu pour une même densité est fortement influencé par la qualité de l'habitat (Bengtsson *et al.* 1994, synthèse dans Ims et Hjermann 2001). Chez le lézard vivipare *Lacerta vivipara*, la température et l'humidité dans l'environnement de la femelle gestante ont des effets interactifs sur la dispersion des nouveau-nés (Massot *et al.* 2002).

Ces premiers efforts de recherche semblent donc nous orienter vers une vision intégrée de l'évolution du taux de dispersion plutôt que vers une accumulation de mécanismes indépendants les uns des autres. Pour expliquer ces résultats, il est en fait peu vraisemblable d'imaginer que la dispersion soit le reflet de mécanismes qui auraient évolué indépendamment pour chaque cause, promouvant la dispersion. Toutefois, vu la diversité des facteurs causant la dispersion et le nombre de paramètres de l'habitat biotique et abiotique qu'il est nécessaire d'appréhender pour prendre une unique décision comportementale (quitter son habitat de naissance) on doit s'attendre à ce que cela nécessite la plupart du temps un important processus d'intégration : la multiplicité des informations à acquérir devrait requérir une multiplicité de voies et de mécanismes distincts impliquant la plupart des systèmes d'organisation de l'individu. De la même façon qu'une intégration de l'information disponible dans l'environnement apparaît comme souhaitable à la réussite du mouvement de dispersion, on peut également s'attendre à ce que l'individu dispersant soit doté d'attributs morphologiques, de compétences physiologiques ou comportementales qui l'aident à affronter les risques inhérents à la traversée d'habitats hostiles au cours de son mouvement de dispersion et à son adaptation à un habitat nouveau et/ou son intégration à un nouveau groupe d'individus.

8.3 COMPOSANTES BIODÉMOGRAPHIQUES ET COMPORTEMENTS DE DISPERSION

Bien que peu souvent mesurés, les risques encourus durant le mouvement de dispersion et ceux liés à l'établissement dans un nouvel habitat sont supposés être importants et constituent des coûts de la dispersion. Les prédateurs rencontrés, le manque de familiarité avec le nouvel habitat ou les nouveaux congénères, les habitats hostiles traversés, etc., sont autant de problèmes auxquels le dispersant doit faire face pour avoir une aptitude non nulle suite à son déplacement. Ainsi, chez une araignée *Latrodectus revivensis* vivant dans le désert du Néguev, seuls 40 % d'individus survivent à la traversée entre deux bosquets, seuls endroits où leur toile peut être installée. Les quelques travaux théoriques qui se sont penchés sur l'aptitude comparée des individus philopatriques et dispersants

(Murren *et al.* 2001) concluent que celle-ci devrait être égale pour les deux types de comportement, *i.e.* que si coûts à la dispersion il y a, ils devraient être compensés par l'existence de stratégies ou d'avantages initiaux permettant de les éviter. Le seul cas où l'égalité d'aptitude n'est pas attendue est la dispersion résultant de la compétition entre apparentés.

L'existence, dans une famille ou dans une population, d'individus d'une même espèce possédant des structures morphologiques de dispersion spécialisée est un des témoins les plus probants de l'existence de stratégies adaptées à la dispersion. Chez le chardon *Crepis sancta* (Imbert 1999), les graines disposées dans la partie distale du capitule sont dotées d'ailettes qui leur assurent un pouvoir plus grand de dispersion par le vent, alors que les graines centrales du capitule n'en disposent pas. Chez le puceron *Acyrtosiphon pisum* (Weisser 2001), la proportion d'imagos ailés dans la descendance est fonction de plusieurs facteurs de l'environnement. Bien qu'il ne soit pas clairement démontré que de telles spécialisations morphologiques conduisent effectivement les individus les possédant à se disperser (différence entre avoir les capacités et les utiliser), il est probable que ces spécialisations morphologiques vont de pair avec une dispersion réalisée plus importante. Ainsi, chez le rat taupe, il a été démontré que les dispersants sont plus grands que les individus philopatriques (O'Riain et Braude 2001).

On peut penser que les différenciations morphologiques représentent un cas extrême de spécialisation à la dispersion, et que d'autres types de différenciation, plus subtile, peuvent se développer. Ainsi, chez le chat domestique, les mâles de couleur orange sont plus agressifs et dispersent en proportion plus importante. Chez la mésange charbonnière (*Parus major*), les individus qui quittent relativement tôt la cellule familiale, montrent une capacité à l'exploration plus importante, dominant dans les interactions deux à deux, mais pas dans des groupes plus importants. Chez le lézard vivipare, les individus philopatriques sont attirés par l'odeur de leur mère, et dans une situation stressante, cette odeur familière réduit leur niveau de réaction au stress. Toutefois, chez cette espèce, cette différence comportementale n'est liée à une différence morphologique que dans le cas d'une compétition entre apparentés. Une situation similaire se retrouve chez *Uta stansburiana* (Encart 8.9). Les mâles à gorge orange qui dispersent sont plus grands que les individus philopatriques ; les mâles orange sont ceux qui sont les plus intolérants les uns vis-à-vis des autres. Par contre, dans le cas des mâles à gorge jaune, qui, eux, sont le phénotype le plus tolérant vis-à-vis des

Différences phénotypiques entre individus dispersant et résidents

Chez bon nombre d'espèces, les individus qui dispersent ont des traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux différents des individus philopatriques (Murren *et al.* 2001). Les exemples classiques sont ceux de certains individus pourvus d'ailes chez les insectes, ou de graines pourvues d'ailettes chez les plantes. Cependant, les différences entre individus dispersants et résidents sont souvent plus subtiles, par exemple d'ordre quantitatif. Ainsi, chez le lézard *Uta stansburiana*, les jeunes de mâles oranges qui dispersent sont en moyenne plus grands que les philopatriques, mais la relation est inversée chez les jeunes produits par les mâles jaunes (Figure 8.8 a). Cela est à mettre en relation avec le fait que les individus

orange dispersent en moyenne bien plus que les jaunes (Figure 8.8 a). Pour démontrer le caractère causal de cette relation, une expérience a été entreprise pour modifier la taille du jeune à la naissance. Par ablation folliculaire, on peut réduire la taille de ponte de la femelle et augmenter l'investissement que cette femelle fait dans chaque œuf restant. On fabrique donc des enfants géants. Si le lien entre taille du jeune et dispersion est causal, on doit trouver que les enfants géants de mâles orange dispersent plus, alors que les enfants géants de mâles jaunes devraient disperser moins. C'est bien ce résultat qui est trouvé (Figure 8.9 b). Pour plus de détails sur cette recherche voir Sinervo *et al.* en préparation.

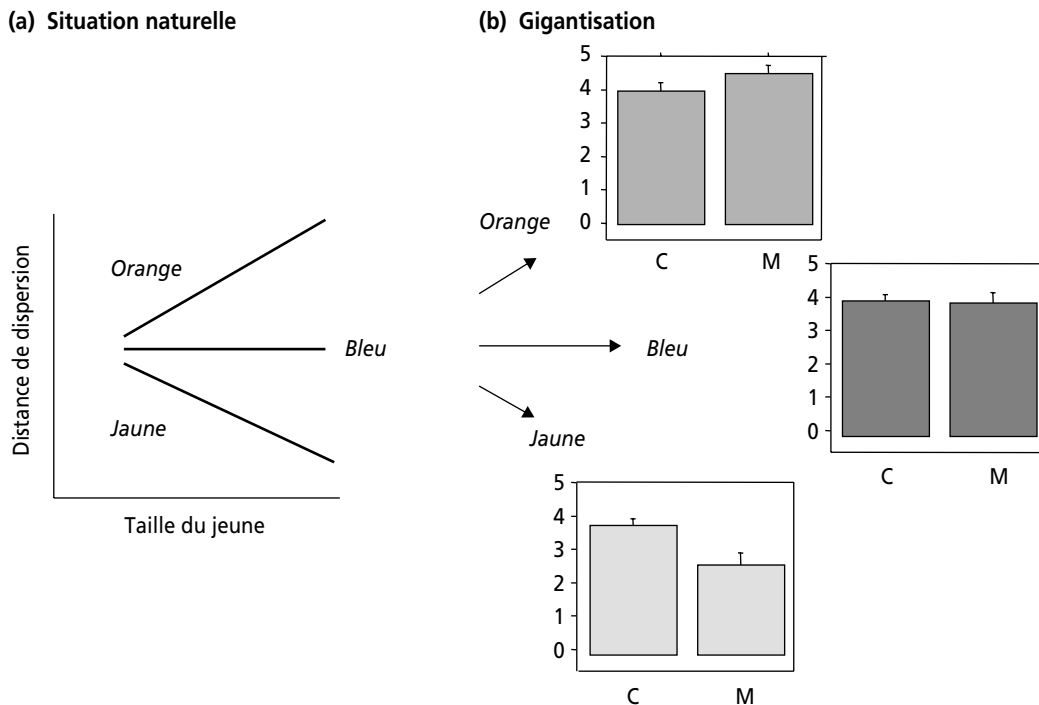


Figure 8.9 Dispersion en fonction de la taille corporelle chez le lézard *Uta stansburiana*.

C : Contrôle ; M : Gigantisation par ablation folliculaire.

(a) Relation entre le phénotype du jeune dispersant (taille corporelle) et la distance de dispersion.

(b) Résultat de l'expérience de gigantisation. L'axe des ordonnées représente la distance, les barres les moyens (+ erreur standard) des divers groupes. Des ablations folliculaires effectuées chez certaines femelles ont pour effet de diminuer la taille de la ponte. Cela produit des jeunes géants car la femelle investit plus dans les quelques œufs restant. Les jeunes géants provenant de mâles jaunes ont moins dispersé, alors que les jeunes géants de mâles orange ont plus dispersé. Cela confirme que la relation entre la taille du jeune et la dispersion, opposée pour les jeunes de mâles orange et jaune, est causale. Cela démontre également que le phénotype des dispersants peut être différent du phénotype des philopatriques. D'après Sinervo *et al.* en préparation.

autres, ce sont les individus philopatrics qui sont les plus grands.

Ces quelques exemples suggèrent l'existence d'une relation entre divers traits morphologiques et comportementaux qui optimiserait les coûts de la stratégie choisie (dispersion ou philopatrie) grâce à des adaptations morphologiques et comportementales. Ainsi, on pourrait esquisser le scénario suivant : les individus dispersants disposeraient d'une réactivité plus grande et auraient un attrait pour l'inconnu plus important. Ils seraient plus doués pour tirer parti des caractéristiques physiques que des caractéristiques sociales de l'habitat. En revanche, les individus philopatrics seraient plus timorés vis-à-vis des environnements non familiers. Ils seraient plus doués pour tirer parti de leur environnement social que de leur environnement physique. La différenciation morphologique entre les individus suivant ces deux stratégies évoluerait en fonction de l'avantage que conférerait une taille plus importante dans les deux types de situation. Comme on peut le retrouver à l'échelle de la comparaison entre espèces où de nombreux travaux théoriques et empiriques ont démontré l'existence de liens entre la dispersion et d'autres traits d'histoire de vie, on peut s'attendre également, en relation avec la dispersion, à une évolution de syndromes morphologiques et/ou comportementaux à l'échelle des individus au sein d'une espèce. L'existence de tels syndromes reste à démontrer plus explicitement, et leurs caractéristiques doivent être étudiées plus en détail. Toutefois, leur nature dépendra des coûts et bénéfices associés à la philopatrie et à la dispersion et nous pouvons déjà prédire qu'il est plus que probable que ces syndromes comportementaux soient différents selon la cause de dispersion.

De manière plus générale, la conséquence directe du maintien, par la nécessité de la dispersion, de cette variation d'origine comportementale de l'aptitude au sein des espèces pourrait être de créer les conditions pour l'évolution récurrente de l'altruisme et de la socialité, ou au contraire, d'un renforcement vers l'individualisme et la territorialité. Cette potentialité évolutive va bien évidemment être conditionnée par le déterminisme (génétique ou plasticité phénotypique) de cette variation.

8.4 MÉCANISMES DE LA DISPERSION

La connaissance des mécanismes par lesquels les espèces s'orientent durant la migration a longtemps fasciné

les chercheurs. Il a été démontré que les déclencheurs du mouvement (souvent liés aux conditions de luminosité), leur amplitude et leur direction sont fortement conditionnés génétiquement comme chez les fauvelles à tête noire ou le papillon monarque (Berthold et Pulido 1994). Plus rarement, comme chez certaines oies, ces paramètres sont appris par imitation, souvent des parents. Les systèmes d'orientation peuvent impliquer de nombreux mécanismes. Pour les longs déplacements, l'utilisation du champ magnétique terrestre ou de la carte stellaire, ainsi que la prise en compte de la position du Soleil a été démontrée. Pour les déplacements à plus faible échelle spatiale, les animaux utilisent des repères géographiques comme les sites remarquables, la configuration du paysage ou des linéaires, ainsi que des repères olfactifs comme chez les tritons qui reconnaissent leur mare de reproduction par le bouquet d'odeurs qui s'en dégage. Dans beaucoup de situations, les **tropismes** vont jouer un rôle important car ils éviteront aux individus de s'aventurer dans des zones d'habitat hostile (Encart 8.3).

8.4.1 L'importance des conditions

Tous ces mécanismes mis en évidence pour la migration interviennent très certainement durant le déplacement entre le site de naissance et le site de reproduction future ou entre deux sites de reproduction (c'est-à-dire durant la dispersion), mais ils ne constituent cependant pas l'essentiel du comportement de dispersion et nous ne nous y attarderons pas plus longtemps. En effet, contrairement à la migration, lors de la dispersion, il existe une forte variabilité individuelle au sein d'une population ou d'une famille dans les conditions qui président au départ, quant à la direction du mouvement et à sa longueur, et quant aux critères de choix du nouvel habitat. Dès lors, les mécanismes par lesquels ces différentes décisions sont prises ont des chances d'être plus compliqués que ceux présidant à la migration.

a) Des arguments empiriques

Ainsi, si la migration apparaît très souvent sous un contrôle génétique direct, il n'en est pas de même de la dispersion. En effet, seules quelques espèces montrent un déterminisme génétique strict de la capacité de dispersion. Par exemple, le grillon *Gryllus firmus* (Roff et Fairbairn 2001) présente deux morphotypes, l'un aptère et l'autre ailé, qui sont sous déterminisme génétique strict. Un autre exemple concerne un singe

macaque *Rhesus sp.*, dont certains mâles se dispersent avant leur première expérience sexuelle alors que d'autres se dispersent bien après (Trefilov *et al.* 2000). Cette différence semble associée à la présence d'un allèle sur le gène codant pour la sérotonine, une hormone liée à la régulation des horloges internes.

Cependant, s'il existe des exemples d'une influence génétique sur les capacités morphologiques ou physiologiques qui sont sollicitées durant la dispersion (Roff et Fairbairn 2001 pour une synthèse), on trouve plus souvent des exemples où la réponse est largement dépendante de l'environnement, y compris lorsque la réponse est morphologique ou physiologique. C'est en particulier le cas chez de nombreux insectes. Ainsi, chez le coléoptère *Tetraopes tetraophthalmus*, les mâles dispersent d'autant plus que leur proportion est importante dans la population. L'exemple le plus convaincant nous vient des drosophiles. Chez cette espèce, de nombreuses expériences ont montré que des traits liés à la dispersion, comme la durée de vol, la puissance de vol, le comportement locomoteur, l'activité ou le type de milieu choisi étaient fortement déterminés génétiquement (synthèse par Roff et Fairbairn 2001). Cependant, lorsque l'on réalise une partition expérimentale des différentes sources de variation (génétique et environnementale) du taux de dispersion, les résultats montrent le plus souvent une forte contribution de l'environnement immédiat

ou d'élevage de la larve, et une contribution apparemment faible de l'origine génétique (Encart 8.10). D'autres expériences du même genre rapportent des résultats contradictoires pour ce qui concerne le rôle de la génétique, allant d'un effet significatif sur la marche, à un effet non significatif sur le vol. Deux expériences factorielles similaires, l'une sur des rongeurs (Ims 1990), l'autre sur des reptiles (Massot *et al.* 2002), concluent également à un rôle dominant de l'environnement avec un rôle potentiel plus faible de la génétique.

Est-ce à dire que le déterminisme génétique de la dispersion est faible? Non, il est plus vraisemblable que celui-ci intervienne dans la détermination des seuils de réponse aux variations de l'environnement à partir desquels les individus décident de disperser. Il peut être également caché par un polymorphisme de stratégies non reconnu. Ainsi, chez le lézard *Uta stansburiana* (Encart 8.9), la couleur de la gorge des mâles est génétiquement déterminée ainsi que leur stratégie de reproduction. Ces différentes stratégies de reproduction imposent des patrons de dispersion différents. Ainsi, quel que soit l'environnement maternel, on trouve que le génotype du mâle influence de manière importante la dispersion de sa progéniture. C'est cette différence qui a permis de mesurer le déterminisme génétique de la dispersion; elle ne l'aurait pas permis si ces mâles n'avaient pu être distingués.

Encart 8.10

Déterminisme génétique ou environnemental de la capacité à disperser chez la drosophile

La question du déterminisme génétique de l'activité locomotrice chez la drosophile est controversée (van Dijken et Scharloo 1980), en partie parce que des effets pré-imaginaux peuvent influencer la mesure de l'héritabilité de ces traits. Dans une expérience multifactorielle, Lefranc (2001) a sélectionné trente lignées iso-femelles (différant génétiquement) et les a fait pondre dans deux types de milieu : un axénique, l'autre contenant un mélange d'éthanol et d'acide acétique en proportion similaire à celle d'un fruit en décomposition (nourriture favorite de la drosophile *Drosophila melanogaster*). Les adultes provenant de ces larves ont eu le choix de pondre sur un des types de milieu utilisés pour l'élevage des larves. L'un des milieux était disposé près du point de lâcher des adultes, l'autre à une certaine distance. Toutes les combinaisons entre milieu d'élevage et milieu de

ponte, près ou loin du point de lâcher, ont été réalisées pour les trente lignées iso-femelles. La contribution génétique est mesurée par l'influence de l'appartenance à une lignée iso-femelle particulière sur le choix du site de ponte des adultes; l'effet prénatal est estimé par l'influence du milieu d'élevage de la larve dont provient l'adulte; le choix de site de ponte par l'effet de la position de celui-ci par rapport au point de lâcher. Les résultats montrent que le choix de l'habitat est déterminé par sa position par rapport au point de lâcher à plus de 70 %, et dans une moindre mesure par le milieu d'élevage des larves en interaction avec le type de milieu et la distance de ce milieu par rapport au point de lâcher. Aucune différence entre lignées iso-femelles n'a été trouvée. Ces résultats ne font donc pas apparaître d'effet génétique.

**b) Des raisons théoriques :
l'importance de la prévisibilité
environnementale**

Il existe, d'autre part, des raisons théoriques pour prédire que la dispersion devrait être dépendante de l'environnement (*i.e.* être plastique) plus que la migration. La migration plus que la dispersion s'exprime dans un milieu très variable mais fortement prévisible (comme la succession des saisons). Dans un tel cas, des stratégies fixes, non conditionnelles, peuvent être développées. La dispersion, même lorsqu'elle confine au nomadisme, s'exprime également dans un milieu très variable spatialement et temporellement, mais dont la prévisibilité des variations est bien plus restreinte, à la fois de par un manque d'autocorrélation de ses variations et de par une multiplicité des facteurs environnementaux qui les gouvernent. Si la réduction de prévisibilité n'est pas trop forte, des stratégies mixtes (coexistence de plusieurs stratégies ou polymorphisme génétique) ou conditionnelles (plasticité phénotypique) sont alors préférables. À ce jour, ce sont les stratégies conditionnelles qui apparaissent comme les plus répandues.

c) Le rôle des hormones

Comment les variations environnementales sont-elles perçues et par quels mécanismes modifient-elles les taux de dispersion ? Chez les pucerons, la production d'ailés dans la descendance dépend du taux de prédation ou de la densité en congénères. C'est par le nombre ou l'odeur des cadavres rencontrés que l'individu perçoit le taux de prédation et ajuste en retour le taux de dispersion dans sa descendance. C'est par le nombre de contacts antennaires que le puceron estime la densité en congénères. La femelle de la tordeuse du bourgeon de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*, lépidoptère tortricidae) produit plus de dispersants lorsqu'elle se reproduit avec un mâle de faible qualité. Dans la plupart des cas, si les facteurs proximaux peuvent être identifiés, les mécanismes **proximaux**, en d'autres termes les cascades physiologiques ou comportementales, sont, elles, encore largement inconnus. Chez les vertébrés, toutefois, la dispersion de naissance arrive souvent en conjonction avec des modifications hormonales, essentiellement des hormones stéroïdes telles que la testostérone et la corticostérone. Nous en avons vu de nombreux exemples dans le chapitre 4 au paragraphe 4.4.3. Nous n'en donnerons que quelques exemples complémentaires ici. Par exemple, les femelles du campagnol à flanc gris (*Clethrionomys rufocanus*) produites dans des portées à

dominante mâle ont des niveaux de testostérone plus importants et dispersent plus que les femelles issues de portées à dominante femelle. Chez le petit duc des montagnes (*Otus kennicottii*), les taux de corticostérone s'élèvent juste avant la dispersion de naissance, et chez la mésange boréale (*Parus montanus*), de jeunes individus dont le taux de corticostérone a été expérimentalement augmenté quittent plus souvent leur groupe hivernal que les individus recevant un placebo. Il serait donc possible que la corticostérone chez les oiseaux et la testostérone chez les mammifères soient directement impliquées dans l'initiation du mouvement de dispersion par le rôle déterminant qu'elles jouent dans la différenciation sexuelle (voir le chapitre 4). En effet, la non-défense du territoire, l'augmentation de l'activité, la mobilisation de réserves sont des fonctions qui sont toutes affectées par une variation des taux sanguins en hormones stéroïdes et qui pourraient également être impliquées dans la dispersion.

Bien que la corticostérone soit plus connue pour être impliquée dans les situations de stress (rôle activationnel), elle joue également un rôle important, avec la testostérone, dans la construction du phénotype (rôle organisationnel, voir chapitre 4). Chez le rat, une exposition de l'embryon à une augmentation du taux plasmatique de corticostérone chez la mère produit des enfants dont la réaction au stress est plus importante, qui tendent à fuir les situations non familières et ont une capacité réduite à l'exploration. Chez la souris, cette même expérience affecte le développement du cerveau au cours de l'embryogenèse, en particulier la région hypothalamique siège, en particulier, des émotions.

Nous avons vu précédemment que la dispersion de naissance pouvait être affectée par l'expérience des parents. Chez le puceron, ce sont les conditions de prédation, de densité en congénères et de quantité de nourriture que rencontrent les parents qui déterminent le nombre de descendants ailés. Chez le lézard vivipare, ce sont le lieu d'origine de la mère, la nourriture reçue, les conditions de température et d'humidité durant la gestation qui affectent la dispersion de naissance des enfants (Figure 8.10). La dispersion de naissance est donc très influencée par des événements survenus au cours du développement du phénotype (il existe même des effets grand-maternels chez le puceron). Sur le plan théorique, cela n'est guère surprenant, si l'on considère que ce comportement entraîne une grande prise de risque et que dès lors, toute capacité d'intégration des informations disponibles dans l'environnement pouvant

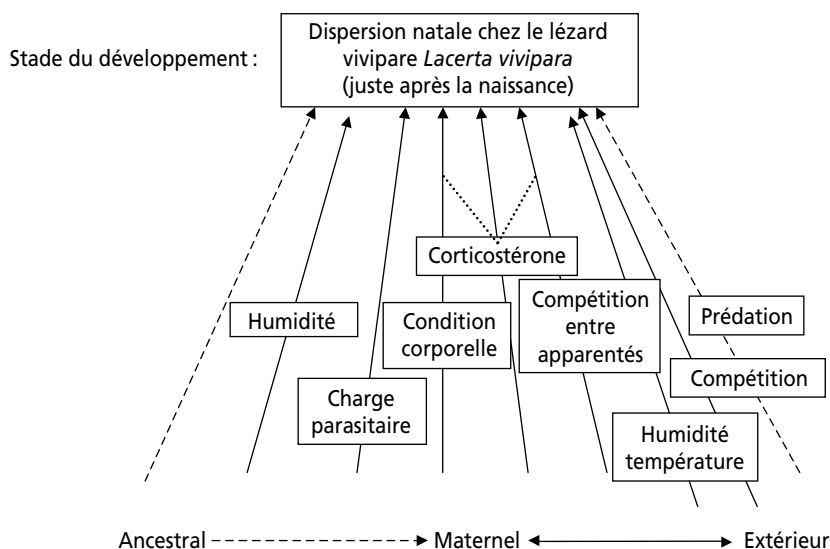


Figure 8.10 Facteurs pré-nataux (maternels) et post-nataux influençant le phénotype dispersant des jeunes lézards vivipares (*Lacerta vivipara*).

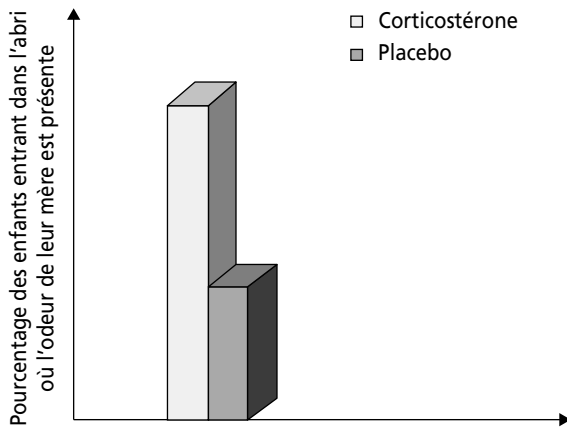
Pour illustrer la complexité des facteurs agissant sur la dispersion, nous avons utilisé l'exemple du lézard vivipare. Il a été démontré chez cette espèce que plusieurs facteurs abiotiques tels que la température, biotiques tels que le parasitisme ou sociaux tels que la densité ou l'apparementement modulaient la dispersion de naissance. Ces facteurs peuvent agir au stade prénatal (humidité, parasitisme, apparementement) ou postnatal (densité, température). Certains facteurs tels que l'humidité agissent sur la dispersion de manière pré- et postnatale mais pas dans la même direction. Comme on le voit ici, le taux de dispersion de naissance est donc le résultat d'une action complexe de plusieurs facteurs entrant en interaction et agissant à différents moments du développement du phénotype comportemental. D'après Dufty et al. (2002).

permettre d'optimiser la décision de disperser devrait être sélectionnée. Puisque les hormones stéroïdes sont connues pour affecter le développement du phénotype (voir le chapitre 4 et la figure 8.11), en particulier celui lié à l'exploration et à la résistance au stress, il était tentant d'imaginer que celles-ci étaient impliquées dans le déterminisme prénatal de la dispersion de naissance. Pour vérifier cette hypothèse, des femelles de lézard vivipare ont reçu durant la deuxième moitié de leur gestation une dose journalière de corticostérone calculée pour augmenter le niveau d'hormone circulante dans des proportions compatibles avec celles relevées dans des situations de stress. Les jeunes issus de mères traitées avec de la corticostérone ont montré une augmentation de l'attrance vers l'odeur de la mère, de la fuite face à des situations inconnues et du degré de philopatrie, en comparaison avec les jeunes de femelles traitées avec un placebo (Figure 8.11). Toutefois, cette réponse dépend fortement des caractéristiques de la mère (taille et poids), ce qui laisse supposer l'intervention d'autres facteurs impliquant éventuellement d'autres hormones. L'interprétation évolutive qui a été donnée de ce résultat est la suivante : une élévation chronique de la corticostérone est associée à un état pathologique comme une

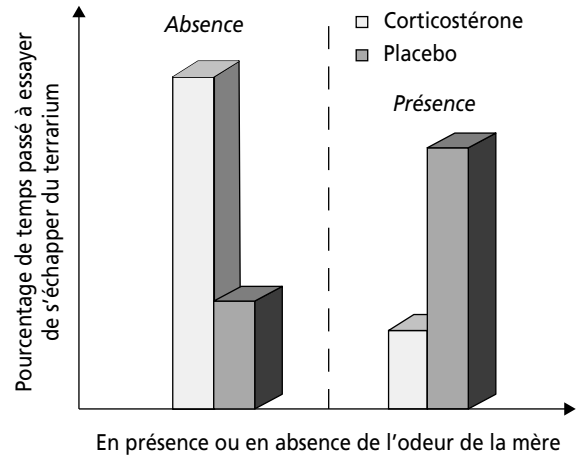
infection parasitaire, un manque de nourriture, etc., et décrirait donc l'état de santé de la mère ; une mère en mauvaise santé a une chance réduite de survivre jusqu'à l'épisode de reproduction suivant, ce qui réduirait dès lors la probabilité que mère et enfants entrent en compétition. Une élévation chronique de la corticostérone serait donc le signal pour l'enfant d'une réduction de l'intensité de la compétition entre apparentés et donc réduirait sa motivation à la dispersion.

L'étude du rôle des hormones dans l'organisation du phénotype (figure 8.12 et chapitre 4) n'en est encore qu'à ses débuts mais le comportement de dispersion, comme tous les autres comportements, n'échappera pas à une étude détaillée de sa mise en place au cours de l'ontogénie, et plus généralement de l'influence de l'interaction entre génotype et environnement dans son déterminisme. Pour en trouver la clef, une étude approfondie de l'influence des patrons d'auto-corrélation temporelle et spatiale dans l'environnement abiotique et biotique, en particulier social, devra être entreprise. En effet, la dispersion étant un comportement ouvert à de nombreuses influences et entraînant également une prise de risque importante, l'on doit s'attendre à ce que la sélection naturelle

(a) Comportement vis-à-vis de l'odeur de la mère



(b) Comportement néophobique



(c) Taux de dispersion en fonction du traitement hormonal de la mère et de sa taille corporelle

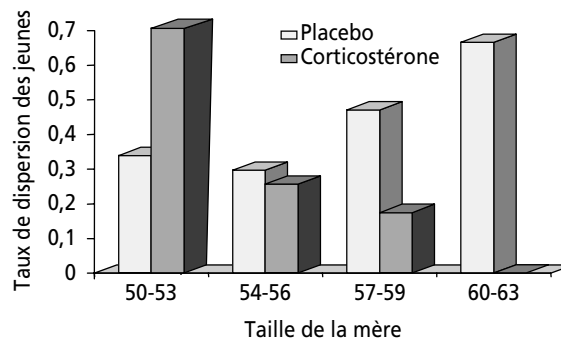


Figure 8.11 Corticostérone et dispersion de naissance chez le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*).

Une expérimentation chez le lézard vivipare a permis de mettre clairement en évidence le rôle de la corticostérone chez la mère sur le phénotype dispersant de sa descendance. Les femelles gestantes traitées à la corticostérone ont des jeunes après la naissance qui sont plus attirés par l'odeur de leur mère (a) et qui sont plus néophobiques c'est-à-dire fuyant les situations inconnues, (b) que les jeunes issus de femelles non traitées à la corticostérone. Les jeunes issus de femelles traitées à la corticostérone sont aussi plus philopatriques que les jeunes issus de femelles non traitées. (c) Cela est surtout vrai pour les grandes (âgées) femelles, alors que cela semble être l'inverse pour les petites femelles (peu âgées). L'interaction entre l'effet de la taille de la mère et le traitement est significative ($P < 0,0001$), indiquant que l'effet du traitement varie significativement selon la taille de la mère. L'interprétation de ce résultat est que la corticostérone serait associée à l'état de santé de la mère seulement lorsque celle-ci est de grande taille – environnement interne –, alors qu'elle serait associée au degré de stress produit par l'environnement dans laquelle vit la mère lorsque celle-ci est jeune – l'environnement externe à la mère. Dans le premier cas, les jeunes resteraient car la mère a peu de chance de survivre jusqu'à l'année suivante, diminuant ainsi la possibilité de compétition entre apparentés. Dans le deuxième cas, les jeunes partiraient car l'environnement dans lequel vit la mère est de pauvre qualité, sans que celui-ci n'affecte réellement l'état de santé de la mère. On pourrait trouver plus d'information sur ces expériences dans de Fraipont *et al.* (2000), Meylan *et al.* (2002) et Meylan *et al.* (soumis). Le lecteur pourra remarquer la similarité des interprétations utilisées pour expliquer ce résultat et celui de la figure 8.7.

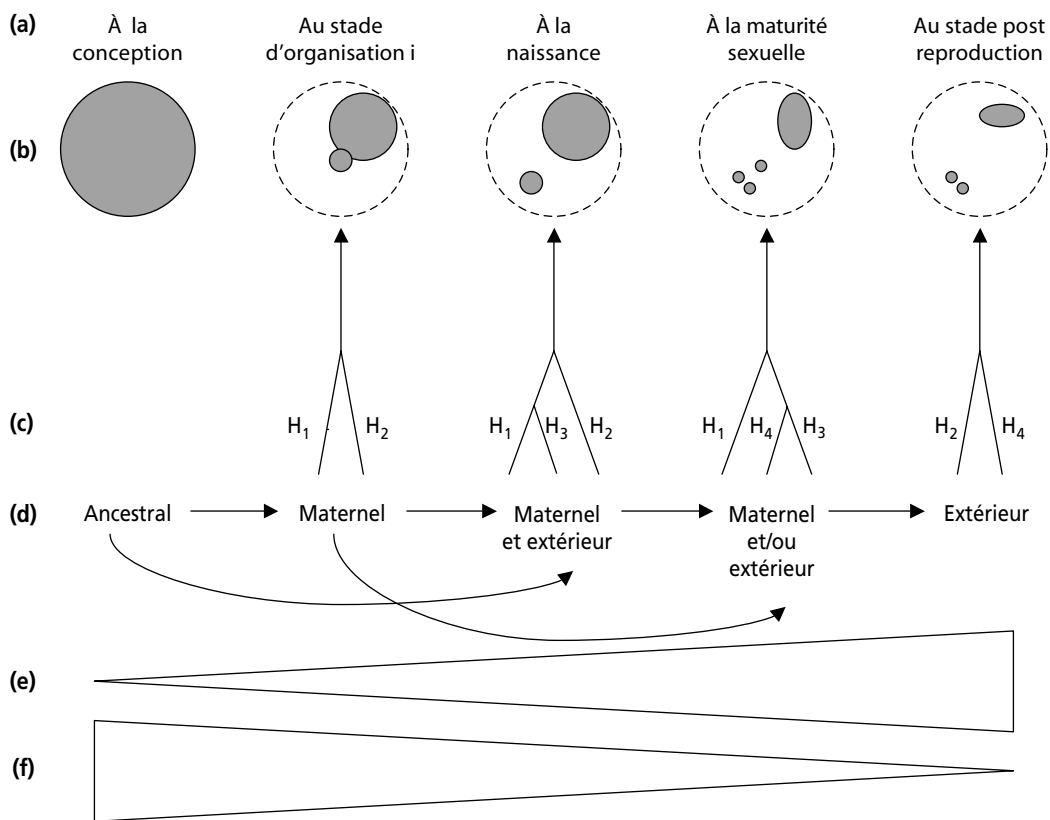


Figure 8.12 Un mécanisme général du développement du phénotype comportemental.

À chaque étape du développement les informations enregistrées par le passé ainsi que celles actuellement disponibles sont susceptibles d'influencer le choix du chemin de développement pris par le phénotype. **(a)** Les étapes importantes du développement. **(b)** Les phénotypes encore possibles (en foncé) pour le génotype j au stade de développement en question. On voit que l'étendue des possibles va en se réduisant au cours du développement et que les phénotypes possibles peuvent devenir discrets (c'est-à-dire être séparés dans l'espace des phénotypes possibles originellement). **(c)** Intégration de l'information environnementale par les hormones. L'environnement interne et externe de la mère ou de l'œuf se traduit par des variations hormonales qui affectent directement le développement de l'embryon. Ces réponses hormonales et leurs effets sur le développement du phénotype peuvent être d'origine adaptative. **(d)** Origine de l'information prise en compte à chaque stade de développement : seule l'information ancestrale transmise au jeune lors de la fécondation est de nature génétique. Les autres informations sont de nature environnementale. **(e)** Contenu informatif de la source d'information. Celui-ci va en augmentant au cours du développement : l'information récente renseigne plus sur l'état actuel de l'environnement que de l'information acquise d'une manière ou d'une autre plus anciennement. L'intégration de ces informations au cours du temps permet également une plus grande précision de l'information. **(f)** Utilité de l'information. Celle-ci va en décroissant au cours du temps, car, la fin de la vie approchant, l'information que l'on va acquérir sera de moins en moins utile, ou plus exactement, maintenir les mécanismes d'acquisition de l'information devient de plus en plus coûteux par rapport aux bénéfices qu'ils peuvent apporter pour la vie future. Pour plus de détail voir *Duffy et al. (2002)*.

conduise les espèces à développer un maximum de mécanismes d'acquisition, par voie maternelle ou par voie directe, de toute information disponible dans l'environnement. Toutefois, pour démontrer le caractère adaptatif de ces mécanismes et des réponses qu'ils apportent, il est nécessaire d'en connaître les conséquences sur l'aptitude des individus et en particulier des rétroactions induites par les conséquences de ces comportements au niveau de la dynamique des populations.

8.5 DISTANCE DE DISPERSION, APTITUDE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Très peu d'études, autres que théoriques, ont été consacrées à l'impact de la dispersion sur la répartition spatiale, l'aptitude phénotypique et, dans une moindre mesure sur la dynamique des populations. La raison en est à la fois le manque de techniques

permettant de suivre un grand nombre d'individus, la surface qu'il faut contrôler pour documenter tous les types de mouvements, et l'identification des causes de la dispersion.

8.5.1 Distances et causes de la dispersion

Il n'existe pour ainsi dire aucune étude reliant distance de dispersion et cause de la dispersion. Le pré-supposé dominant est dérivé d'un raisonnement intuitif concernant la distance qu'il est nécessaire de parcourir pour que le conflit à l'origine du mouvement soit résolu (Figure 8.13). Pour éviter la compétition entre apparentés ou éviter de se reproduire avec un proche génétique, il suffit *a priori* de changer de groupe social, ce qui *a priori* ne nécessite pas d'accomplir de longues distances. Pour éviter la compétition entre congénères, il faut probablement accomplir de plus longues distances si la population est constituée de plusieurs groupes, ou si l'unité d'apparement est de plus petite taille que l'unité sociale. Comme on le voit, cela va probablement fortement dépendre de l'espèce et de son organisation sociale. Enfin, la distance nécessaire pour changer de type d'habitat est *a priori* plus grande que celle nécessaire pour changer d'unité

d'apparement ou d'unité sociale car l'hétérogénéité de l'habitat s'exprime généralement à une échelle plus large que les deux autres.

Cette conception est attrayante car elle semble relever du bon sens. Deux remarques viennent toutefois la mettre en question : le phénotype du dispersant peut changer en fonction de la cause de dispersion, et la sélection de l'habitat d'arrivée peut différer en fonction de la cause de dispersion. Pour donner un exemple, nous savons que le phénotype de l'individu dispersant, tant en termes morphologiques (taille, corpulence, réserve) que comportementaux (résistance au stress, capacité d'exploration, aptitude compétitive), diffère dans un certain nombre de cas du phénotype de l'individu philopatrique. Dans au moins une étude, il a également été montré que cela n'était vrai que pour certaines causes de dispersion, en particulier celle engendrant potentiellement les plus petites distances de dispersion. Bien qu'aucune mesure des distances de dispersion n'ait été faite, il est vraisemblable que les phénotypes les plus adaptés à un mouvement dispersif ne le soient que pour accomplir des distances de faible amplitude. De la même manière, bien que nous manquions d'études empiriques, si différentes causes de dispersion produisent différents phénotypes

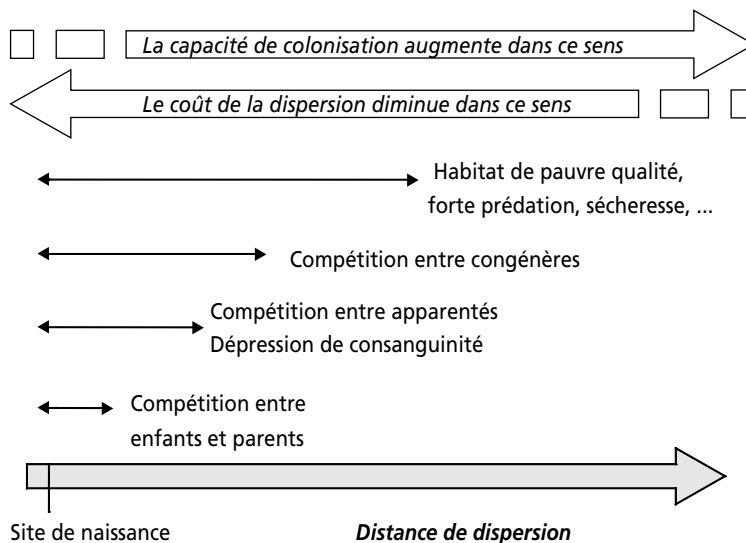


Figure 8.13 Présupposés actuels concernant la relation entre distance et cause de dispersion.

La compétition parents/enfants devrait générer des distances de dispersion faibles dans la mesure où il suffit, pour résoudre ce problème, de quitter le territoire des parents. La compétition entre apparentés, et la dépression de consanguinité devraient générer des distances de dispersion un peu plus longues dans la mesure où il faut quitter le voisinage pour s'en extraire. La compétition entre congénères devrait générer des distances de dispersion encore plus grandes car, cette fois-ci, il faut quitter la population d'origine pour échapper à cette intensité de compétition. Enfin, généralement, pour échapper à l'hétérogénéité de l'environnement, il faut probablement parcourir des distances encore plus grandes car il est nécessaire pour ce faire de quitter la zone où s'expriment les conditions environnementales défavorables; lorsque les conditions impliquées sont d'ordre climatique, les distances peuvent alors de venir très grandes. D'après Ronce *et al.* 2001.

comportementaux quant à leur capacité d'interaction compétitive ou d'exploration, il est possible d'imaginer que cela puisse influencer le choix de l'habitat d'arrivée. En d'autres termes, s'il existe une corrélation entre cause de départ et choix de l'habitat d'arrivée (voir chapitre 7), les patrons de dispersion engendrés par les différentes causes de dispersion pourraient bien s'éloigner de manière radicale de ceux prédits sur la base de la maille d'hétérogénéité spatiale relative à chacune d'entre elles.

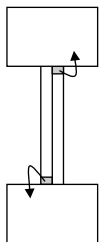
8.5.2 Aptitude des dispersants et des philopatriques

Si l'on excepte la compétition entre apparentés, la plupart des modèles qui se sont intéressés à l'aptitude comparée des individus philopatriques et dispersants selon différentes causes de dispersion concluent à une égalité de celles-ci même en présence d'un coût temporaire (par exemple uniquement ceux induits par le mouvement) à la dispersion. Le coût de la dispersion ne peut être permanent (c'est-à-dire sur l'entièreté de la vie de l'individu), que s'il y a compensation au moins partielle de ce coût. Par exemple, une baisse de la reproduction induite par un manque de familiarité avec le nouvel habitat doit d'une manière ou d'une autre être compensée par une augmentation de la survie. Un certain nombre de travaux empiriques ont ainsi comparé la fécondité et la survie des philopatriques et dispersants une fois ces derniers installés dans leur population d'élection. De manière générale, ces comparaisons ne tenaient pas compte des coûts payés durant la phase de transition entre le site de naissance et le site de première reproduction. La majorité de ces études concluent à une différence d'aptitude, le plus souvent partielle, c'est-à-dire ne considérant qu'une composante biodémographique, entre les deux stratégies. Une fois, c'est la stratégie philopatrie, une autre fois c'est la stratégie dispersion qui montre la meilleure aptitude, le sens de la différence pouvant être variable entre catégories d'individus au sein d'une même population. Quelques-unes seulement de ces études montrent une compensation entre traits, la survie des individus dispersants, lorsqu'ils se sont établis dans leur nouvelle population, étant souvent meilleure et leur reproduction moins bonne que celles des individus philopatriques.

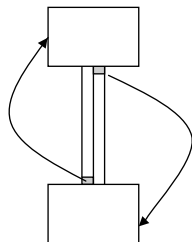
Toutefois, ces comparaisons sont entachées de nombreux problèmes méthodologiques, dont le moindre n'est pas l'estimation du taux de survie qui est le plus souvent assimilé un taux de retour, c'est-

à-dire assimilant les individus quittant la population à de la mortalité. Si le taux d'émigration n'est pas le même pour les deux stratégies, alors la comparaison des taux de survie à partir de données locales n'a plus guère de sens car elle témoigne autant de différence de survie réelle que de différence de taux d'émigration. Quelques rares tentatives expérimentales ont essayé d'utiliser des unités d'habitat volontairement distinctes dans l'espace que les individus pouvaient rejoindre soit en empruntant des corridors entre unités d'habitat soit en traversant une matrice d'habitat hostile (dans lequel l'individu ne peut s'établir). Ces unités d'habitat pouvaient être occupées ou vides. Trop peu de **réplications** de ces expériences ont été tentées pour dégager à ce stade des résultats généraux. Lors de la colonisation d'un site vide, il semble que les dispersants disposent d'une meilleure croissance et d'une meilleure reproduction (rongeur et reptile). Lorsque les habitats de départ et d'arrivée sont occupés, peu ou pas de différence entre les deux stratégies sont trouvées (sauf lors de la prédation durant la phase de transition chez un rongeur, mais ce résultat était peut-être causé par la conception de l'expérience elle-même). Lorsque la dispersion est frustrée (les dispersants sont empêchés de disperser), les résultats sont plus ambigus, deux expériences, l'une sur les rongeurs l'autre sur des reptiles, donnant des résultats contraires. Cela n'est peut-être pas surprenant car ces différentes expériences souffrent d'un problème de conception. Pour vraiment comparer de manière expérimentale l'aptitude des individus dispersants et philopatriques, il faut prendre en compte parallèlement les différences d'habitat (le dispersant se retrouve dans un autre habitat que le philopatrique), et le fait qu'en quittant sa population le dispersant change la nature de celle-ci, en particulier sa densité (ce qui implique que l'aptitude du philopatrique est fortement dépendante des interactions qu'il a avec le dispersant). Pour analyser cela, il faudrait manipuler ou égaliser en temps réel à la fois les différences d'habitat et de densité. Une façon de procéder serait de frustrer à la fois les individus tentant de disperser et ceux tentant de rester, en transplantant ces derniers entre populations (dispersion forcée), et en remettant les dispersants dans leur population d'origine (dispersion frustrée). En construisant toutes les combinaisons entre résidents ou dispersants, frustrés ou non frustrés (Figure 8.14) pour différentes causes de dispersion, nous devrions pouvoir progresser dans la comparaison des aptitudes des deux stratégies.

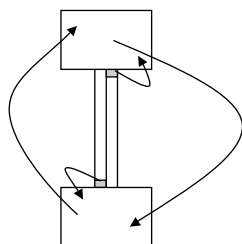
Dispersion non frustrée
Philopatrie non frustrée



Dispersion frustrée
Philopatrie non frustrée



Dispersion non frustrée
Philopatrie frustrée



Dispersion frustrée
Philopatrie frustrée

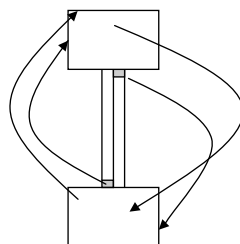


Figure 8.14 Exemples d'expérience permettant de mesurer les coûts et bénéfices de la philopatrie et de la dispersion au niveau individuel.

On utilise des systèmes à deux populations connectées par des corridors de dispersion unidirectionnels au bout desquels se situe un système de trappe (carré noir à la fin des corridors) permettant d'identifier les individus ayant parcouru toute la longueur du corridor (de la population 1 vers la population 2, et de la population 2 vers la population 1). Les corridors doivent avoir des longueurs au moins égales à la distance minimum parcourue par un individu dispersant. En capturant les individus à la fois dans les populations et à la fin des corridors, on peut identifier le statut philopatrick ou dispersant des individus. En empêchant les dispersants de rejoindre la population vers laquelle ils voulaient aller ou en forçant les philopatriques à quitter leur population (et toutes les combinaisons possibles), on peut mesurer la perte (ou gain) d'aptitude des deux stratégies en présence en mesurant la survie et la reproduction des deux catégories d'individus. Voir Lecomte et Clobert (1996) pour un exemple. D'après Clobert et al. (2003).

8.5.3 Dispersion, aptitude et dynamiques de population

Comme nous l'avons vu dans ce chapitre, la dispersion joue un rôle important en dynamique des populations. Que ce soit dans les processus de régulation, dans les processus de colonisation ou au contraire d'isolement, dans les **processus d'échanges d'information génétique, sociale ou culturelle**, elle, joue un rôle central. De même, comme nous l'avons vu précé-

demment, la dispersion peut déstabiliser une population, comme elle peut uniformiser, et donc éroder la biodiversité. Ainsi, son rôle d'augmentation ou de diminution de l'entropie d'un système va dépendre essentiellement de la ou des causes qui vont promouvoir son évolution et donc des pressions de sélection directe ou indirecte (c'est-à-dire sur des traits liés) qui vont l'influencer. Un exemple concernant l'évolution conjointe de l'altruisme et de la dispersion est développé au chapitre 13. Dans ce cadre, il est à noter que l'évolution de la dispersion ne mène pas toujours à une maximisation des effectifs. Ainsi, la compétition entre apparentés peut quelques fois mettre en danger d'extinction une population car elle n'est pas fonction de la quantité mais de la qualité de ses membres. De la même manière, le succès de colonisation peut être supérieur à celui attendu par de la pure stochasticité démographique si le colonisateur est doté d'attributs réduisant les risques encourus lors de la colonisation. De manière plus générale, décrire un immigrant comme une particule tirée aléatoirement au sein d'un ensemble de particules de mêmes caractéristiques, se mouvant au hasard dans l'espace, est une image fallacieusement réductrice quelle que soit l'échelle à laquelle on se place. Plusieurs livres récents ont d'ailleurs focalisé l'attention sur le rôle non négligeable du comportement en biologie de la conservation (voir le chapitre 16). La multiplicité des formes de dispersion, de la nature des dispersants et de leur aptitude une fois installés dans une nouvelle population ou un nouvel habitat devraient nous encourager à abandonner une telle vision réductrice des effets de la dispersion sur la persistance et l'évolution des populations et à en mesurer plus clairement l'importance en tenant compte des caractéristiques réelles et bien documentées des êtres vivants.

CONCLUSION

La dispersion est probablement le comportement le plus important et néanmoins le plus mal compris de tous les traits biodémographiques d'une espèce. Ses liens avec d'autres comportements comme le choix du partenaire et de l'habitat de reproduction sont fondamentaux. Ce comportement est fortement impliqué à la fois dans la diversification des espèces et dans leur persistance. Si une abondante littérature théorique y est consacrée, celle-ci n'est pas toujours adaptée car trop réductrice, et les données empiriques de

qualité (en particulier les approches expérimentales) sont bien plus rares et ne permettent à ce jour que quelques tentatives de généralisation. Les raisons d'un tel manque de données sont purement pratiques, l'étude de la dispersion impliquant des échelles spatiales et temporelles très importantes.

Le comportement de dispersion apparaît de plus en plus comme un **comportement omnibus**, solution à de multiples problèmes : compétition entre apparentés et entre congénères, choix du partenaire et choix de l'habitat. *On peut donc considérer que la dispersion est une réponse à tout facteur qui crée de l'hétérogénéité spatiale ou temporelle, qu'il soit d'origine biotique ou abiotique.*

Deux modèles conceptuels pour l'évolution de la dispersion

Bien qu'une majorité d'espèces montre une multicausalité de la dispersion, il n'est toujours pas clair si l'on doit considérer la dispersion comme un comportement unique ayant de multiples causes ou comme une famille de comportement se ressemblant fortement mais ayant chacun des causalités évolutives différentes. Ainsi, l'on pourrait considérer que la dispersion a d'abord évolué pour éviter la compétition entre apparentés, car ce problème est rencontré par tout être vivant, ou comme une réponse à la variabilité de l'environnement car aussi intrinsèque aux systèmes qu'exploitent les êtres vivants. Au contraire, on pourrait penser que l'origine de la dispersion est polyphylétique c'est-à-dire qu'il existe un (ou plusieurs) type(s) de dispersion pour chaque cause, combinant différents éléments du répertoire comportemental d'une espèce.

La dispersion une famille de comportements ?

En effet, le comportement de dispersion est essentiellement composite : il associe différents comportements plus élémentaires, tels la reconnaissance d'apparentés, la réaction au stress, l'exploration, le choix de l'habitat ou du partenaire sexuel, etc., qui peuvent constituer ou ne pas constituer des syndromes comportementaux. En ce sens, la dispersion pourrait être définie comme un « *super* » **comportement**. L'étude de la dispersion renvoie donc à l'existence de compromis entre différentes composantes de l'aptitude comportementale au niveau des phénotypes (mises en place lors de la phase de développement de

l'individu) et/ou au niveau des génotypes (covariance génétique).

La dispersion est un comportement qui apparaît dans la plupart des cas comme étant *fortement plastique*, en d'autres termes fortement dépendant de l'environnement. Même dans les cas où des spécialisations morphologiques confèrent un pouvoir de dispersion plus grand à une fraction de la population ou de la descendance, l'apparition de ces spécialisations est également très souvent en partie déterminée par l'environnement. Cela ne veut pas dire qu'il n'existe pas de contrôle génétique, mais que ce contrôle est plus à chercher dans les différents éléments morphologiques, physiologiques et/ou comportementaux qui constituent le « méta-comportement » de dispersion et dans les valeurs seuil de réponse aux facteurs environnementaux. *La dispersion apparaît donc comme un comportement dépendant de l'information disponible dans l'environnement.*

Pour la dispersion de naissance au moins, l'information à acquérir doit souvent transiter par la voie parentale sous forme d'apprentissage, d'imitation, ou d'effets prénataux (voir chapitre 10). Cela laisse supposer que le parent peut aisément manipuler l'enfant et que le conflit parent/enfant est ici gagné par le parent. L'évolution d'un taux de dispersion plastique est conditionnée à l'existence d'autocorrélation dans l'environnement et ces patrons d'autocorrélation ont toutes les chances de guider l'évolution d'une sensibilité à l'environnement à un stade donné du développement du phénotype de dispersion.

La dispersion de reproduction : un comportement peut-être moins complexe

La dispersion de reproduction semble répondre à moins de facteurs environnementaux : le choix du partenaire et de l'habitat sont probablement les deux plus importants. Toutefois, l'histoire de l'individu en termes de mouvement interagit au moins en partie avec ces processus de décision. La littérature sur l'évolution des stratégies biodémographiques s'est intéressée à la répartition de la reproduction au cours de la vie. On pourrait aussi généraliser cette question en utilisant une notion élargie de l'investissement reproducteur qui inclurait la répartition temporelle et spatiale de l'effort reproducteur au cours de la vie. Cette définition donnerait ainsi le cadre dans lequel les différentes stratégies de dispersion pourraient être comparées.

Compétition interspécifique, prédation et parasitisme et dispersion

Nous avons peu parlé de l'influence des interactions avec d'autres espèces sur l'évolution de la dispersion, en particulier en fonction du type d'interaction : compétition, prédation ou parasitisme. Pourtant, la dispersion peut sans aucun doute permettre d'échapper aux compétiteurs, aux prédateurs ou aux parasites. Pour ces deux derniers types d'espèces, on doit s'attendre à ce qu'elles réagissent aux mouvements de leur proie ou de leur hôte potentiel. Il y a donc ici un processus de co-évolution potentiel entre les taux de dispersion d'espèces partageant des liens fonctionnels, et l'on peut déjà imaginer que parasites et prédateurs, en fonction de leur stratégie alimentaire (recherche active *versus* chasse à l'affût), vont influencer la dispersion de leur proie ou hôte différemment, et en retour la leur propre. Si la dispersion de chacune des espèces peut être influencée par celles d'autres espèces, on peut également prédire que les comportements de compétition interspécifique, antiprédateurs ou antiparasites devraient également être liés au(x) comportement(s) de dispersion et que des compromis d'investissement dans ces différentes séries de comportements devraient exister.

Le lecteur aura peut-être compris que ce chapitre a été conçu avec l'*a priori* délibéré que la compétition entre apparentés constitue probablement le facteur structurant le plus important de la dispersion. Le lecteur est invité à remettre en question cet *a priori*. En choisissant cet *a priori*, nous espérons qu'une vue critique de l'évolution du comportement de disper-

sion, des méthodes d'études, et des conclusions basées sur des données et expériences encore largement parcellaires générera l'envie de remettre en cause et de dépasser les connaissances que nous avons actuellement dans ce domaine.

La dispersion est donc un champ de recherche en comportement qui reste *largement en devenir*, mais qui est pourtant essentiel si l'on veut comprendre et prédire la réaction des espèces aux changements majeurs qui affectent et/ou vont affecter notre planète comme la fragmentation des habitats et les changements climatiques.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Pour en savoir plus sur l'évolution de la dispersion le mieux est de lire les ouvrages de recherche multi-auteurs :

STENSETH N.C. et LIDICKER Jr. W.Z. – 1992, *Animal Dispersal: Small Mammal as a Model*. Chapman et Hall, Londres;

DINGLE H. – 1996, *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, Oxford;

CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D. – 2001, *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, R.U.;

WOIWOOD I.P., REYNOLDS D.R. et THOMAS C.D. – 2001, *Insect Movement: Mechanisms and Consequences*. CAB Publication, Wallingford;

BULLOCK J.M., KENWARD R.E. et HAILS R.S. – 2002, *Dispersal Ecology*. The British Ecological Society, Blackwell, Oxford, R.U.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Dans ce chapitre et le précédent, nous avons considéré que la dispersion pouvait être considérée comme le simple produit de processus de choix de l'habitat de reproduction. À votre avis est-ce vrai dans tous les cas chez tous les organismes?
 2. Nous avons conclu que le comportement de dispersion peut être regardé comme un « méta-comportement » en ce sens que le même comportement (ici le mouvement) peut avoir des causes et des mécanismes multiples en permanente interaction. À votre avis, est-ce particulier à la dispersion ou d'autres traits classiquement appelés comportements ont-ils aussi cette multiplicité de facettes?
-

TROISIÈME PARTIE

CHOISIR UN PARTENAIRE, LES CONFLITS SEXUELS

L'individu devenu adulte et ayant choisi un lieu de vie doit alors s'engager dans la reproduction. Pour cela il lui faut choisir un lieu de reproduction et un partenaire de reproduction. Le premier processus a été détaillé dans le chapitre 7, mais en fait ces deux processus, choix d'un lieu et d'un partenaire de reproduction, interagissent et ils se déroulent le plus souvent en parallèle. En effet, les partenaires de reproduction constituent une ressource de qualité variable dont les individus des espèces sexuées ont absolument besoin pour se reproduire. Pourquoi différencier alors ces deux types de ressources ? La raison est dans le fait que, contrairement aux autres ressources, les partenaires sexuels ne constituent pas une ressource passive. Le choix est le plus souvent réciproque, les deux sexes cherchant chacun à

optimiser leur propre aptitude phénotypique. De ce fait, la nature même des processus de choix est fondamentalement différente. C'est l'objectif de cette troisième partie de développer les aspects relevant de ce qu'il est convenu d'appeler la sélection sexuelle. Le chapitre 9 présente les principes fondamentaux de la sélection sexuelle. Le chapitre 10 présente les grands types de régimes d'appariement et les principes qui permettent d'en comprendre la signification évolutive. Enfin, le chapitre 11 aborde la question de l'investissement des parents dans le sexe de leur progéniture : nous verrons que dans de nombreuses situations les parents ont intérêt (c'est-à-dire qu'ils augmentent leur aptitude) à faire des descendants d'un sexe ou d'un autre en fonction des conditions.

La sélection sexuelle : un autre processus évolutif

Parmi les espèces problématiques de la classification de Linné en 1758, figurent deux espèces de canard. L'une d'elle présente un plumage brun tacheté et un miroir alaire bleu. Elle est nommée *Anas platyrhynchos*. L'autre, globalement gris clair, avec des marques brun roux sur la poitrine, possède un cou et une tête vert métallique ainsi qu'un miroir alaire bleu. Linné l'avait baptisée *Anas boschas*. Ce n'est que plus tard que l'on réalisa qu'il s'agissait en fait des femelles et des mâles de la même espèce, le canard colvert. De nombreux cas de ce genre existent où même d'éminents taxonomistes n'ont pas su reconnaître les mâles et les femelles de la même espèce, tant leur aspect extérieur diffère. Se pose dès lors la question générale de l'origine évolutive de telles différences morphologiques entre les mâles et les femelles de la même espèce. En particulier, la seule existence de caractères sexuels secondaires constitue un problème évolutif : s'ils sont favorables aux individus d'un sexe, pourquoi les individus de l'autre sexe n'en sont-ils pas eux aussi pourvus ? *A priori*, il est raisonnable de penser que le plus souvent les membres des deux sexes d'une même espèce sont soumis aux mêmes contraintes de l'environnement. Par exemple, si les bois des cerfs servent aux mâles dans la lutte contre les prédateurs, pourquoi les femelles de cette même espèce en sont-elles dépourvues si elles aussi sont exposées au même risque de prédation ?

Dès 1859 Darwin, dans son livre *The Origine of Species*, aborde explicitement ce problème. Il considère que l'existence chez de nombreux êtres vivants de formes bizarres, ou de caractères extravagants tels que des couleurs particulièrement vives, des plumes allongées à l'extrême, des crêtes colorées ou d'autres caractères sexuels secondaires encore, pose un problème pour sa théorie de l'évolution par sélection naturelle (Pomiankowski 1988). En effet, ces carac-

tères, le plus souvent présents chez les mâles, ne semblent pas participer à la survie des individus qui les expriment. Bien au contraire, nombre de ces traits, à l'instar de la queue du paon, semblent plutôt encombrer les mâles et les rendre plus repérables et plus vulnérables face aux prédateurs. Ces caractères ne semblent pas non plus servir à la survie des descendants comme d'autres types de traits limités à un seul des deux sexes (tels que la poitrine chez les humains, les plaques incubatrices des oiseaux, ou le placenta des mammifères). En 1871, avec son livre *The descent of man and selection in relation to sex*, puis dans la deuxième édition de ce même livre en 1874, Darwin expliqua l'évolution des caractères sexuels secondaires par la théorie de la sélection sexuelle. Constituant en quelque sorte le pendant de la sélection naturelle, cette théorie originale propose que les caractères sexuels secondaires ont évolué à travers l'avantage qu'ils confèrent aux mâles lors de la compétition qui les oppose pour féconder les femelles. Selon leur nature, ces caractères se révèlent être déterminants pour sortir vainqueur des confrontations physiques entre mâles, ou pour attirer les femelles et les inciter à s'accoupler.

Dès l'origine, les mécanismes de sélection naturelle et de sélection sexuelle ont été étroitement liés. Cependant, alors que les grands principes de la sélection sexuelle étaient énoncés dès la fin des années 1870, à quelques exceptions près, la recherche dans ce domaine a été quasi inexistante jusque dans les années 1960. Il n'est donc pas étonnant qu'aujourd'hui, alors que le grand public a le plus souvent déjà entendu parler de sélection naturelle, rares sont les personnes, même au sein de la communauté des biologistes, pour qui la sélection sexuelle évoque un concept familier. Le but de ce chapitre est de présenter les principes de base de la sélection sexuelle dans son

acceptation moderne, d'exposer les différentes alternatives théoriques et les travaux empiriques qui s'y rattachent ainsi que d'illustrer ses diverses implications pour la biologie des populations et l'évolution. Un bref aperçu historique, en guise d'introduction, permettra de montrer comment l'état actuel de cette branche de l'écologie comportementale trouve ses origines dans l'histoire de son développement. Nous verrons en quoi la sélection sexuelle constitue un mécanisme fondamental d'évolution. L'étendue des aspects à maîtriser pour comprendre l'importance de la sélection sexuelle conduira ce chapitre à être particulièrement long.

9.1 DE DARWIN À NOS JOURS : HISTORIQUE DES ÉTUDES SUR LA SÉLECTION SEXUELLE

9.1.1 L'opposition entre Darwin et Wallace

Au XIX^e siècle, le débat au sujet de l'importance de la sélection sexuelle a eu principalement lieu entre Charles Darwin et Alfred Russel Wallace. Bien que les deux protagonistes aient été à l'origine tout à fait en accord, leur discussion s'est ensuite polarisée, à partir des années 1870, autour de deux conceptions alternatives apparemment inconciliables (Pomiankowski 1988). Darwin pensait en effet que les ornements extravagants des mâles avaient évolué par sélection sexuelle simplement du fait que les femelles préféraient systématiquement s'apparier aux mâles les plus attractifs et ornementés. De nos jours, cette conception est jugée insatisfaisante pour deux raisons principales. Tout d'abord, le père de la sélection naturelle invoquait l'existence d'un véritable choix esthétique chez les femelles, sans se poser la question de l'origine même de cette préférence arbitraire. Sans doute, Darwin prêtait-il, au moins aux vertébrés supérieurs, des sentiments esthétiques semblables à ceux des êtres humains. D'autre part, dans son enthousiasme, Darwin négligeait de fournir une explication à la large prédominance des colorations vives et des caractères extravagants chez le sexe mâle.

Wallace, de son côté, accordait un rôle prépondérant au processus de sélection naturelle. Pour lui, si les femelles choisissaient certains mâles, c'était uniquement parce qu'ils présentaient des caractères favorisés par la sélection naturelle. Pour Wallace (1891), la sélection sexuelle n'était qu'un processus secon-

daire dont l'effet était tout au plus de renforcer celui de la sélection naturelle. Pour expliquer comment pouvait être apparue la préférence des femelles par sélection naturelle, Wallace considérait que la préférence des femelles servait de façon primordiale à la reconnaissance spécifique. Selon lui, cette préférence avait évolué pour augmenter l'efficacité de l'appariement en permettant de synchroniser la libération des gamètes, et pour choisir les mâles de meilleure qualité et/ou possédant les meilleures ressources. En fait, c'est en partie la prédominance des vues de Wallace qui a conduit à ne considérer la sélection sexuelle que comme un processus mineur pendant près d'un siècle.

9.1.2 La contribution de Fisher

Le débat resta figé en l'état jusqu'à la parution de deux articles fondamentaux de Ronald A. Fisher en 1915 et 1930. Fisher a immédiatement identifié les deux problèmes auxquels Darwin n'avait pas répondu. Les préférences, comme tout autre trait, sont façonnées par les avantages sélectifs qu'elles peuvent procurer. En particulier, Fisher remarqua que de telles préférences peuvent évoluer parce qu'elles modifient le succès de reproduction des descendants mâles. L'avantage s'exprime donc à la deuxième génération. Il proposa donc un processus en deux étapes.

Supposons qu'il apparaisse une variation génétique sur un trait des mâles, comme la longueur de la queue, et que les mâles avec une queue plus longue que la moyenne aient un léger avantage en termes de survie. Supposons aussi que les femelles choisissent les mâles et qu'il existe une variation génétique entre les femelles dans leur tendance à s'apparier avec des mâles de longueur de queue différente. Les femelles préférant les mâles avec une longue queue tendent à avoir des descendants mâles avec une meilleure survie. De ce fait, les allèles codant pour une longue queue chez les mâles vont envahir la population. De même, pour les allèles qui rendent les femelles plus sensibles à la longueur de la queue des mâles. À ce stade, le trait des mâles qui au départ était uniquement favorisé par la sélection naturelle devient aussi favorisé par le choix des femelles. Le poids de cette deuxième composante augmente au fur et à mesure qu'augmente la fréquence de la préférence femelle dans la population. De plus, l'avantage relatif de la préférence des femelles elle-même augmente avec l'avantage de l'ornement mâle en termes d'appariement, c'est-à-dire avec la force de la préférence des femelles. De ce fait,

la préférence des femelles et le trait préféré chez les mâles vont augmenter en fréquence en parallèle à cause de ces effets en retour positifs. On peut aussi formuler le processus en disant que la préférence des femelles conduit à un appariement non aléatoire, qui conduit à une covariance positive entre les gènes codant pour des formes exagérées de préférence chez les femelles et de traits exagérés chez les mâles [une explication plus détaillée et formalisée est introduite au paragraphe 9.4.2 (a)]. Ce **processus d'emballlement** (en anglais *runaway process*) peut alors continuer de s'exercer au-delà du moment où le trait des mâles devient lui-même contre-sélectionné en raison de ses conséquences négatives pour la survie des individus. On entre alors dans une deuxième phase pendant laquelle l'exagération du trait s'accroît sans qu'il soit pour autant favorisé par la sélection naturelle. À ce stade, seul le choix par les femelles continue à entretenir le système. Ce processus d'emballlement peut fonctionner jusqu'à ce que les désavantages en termes de viabilité des mâles dépassent les bénéfices liés à la préférence des femelles. On considère aujourd'hui que le processus d'emballlement fisherien peut non seulement affecter l'évolution des signaux sexuels, mais aussi celle des comportements de copulation chez les mâles, des organes génitaux et des autres organes de contact utilisés lors de la copulation (Eberhard 1993).

Historiquement, dans une première phase, le **processus d'emballlement** fisherien est en grande partie passé inaperçu (Pomiankowski 1988), alors qu'il avait en fait le mérite de : 1) redonner à la sélection sexuelle toute sa place dans le débat sur l'évolution des espèces ; et 2) de réconcilier les vues de Wallace et de Darwin en impliquant aussi bien la sélection naturelle que la sélection sexuelle. Les écrits de Fisher auraient donc dû permettre de quitter plutôt cette longue période pendant laquelle, à la suite des arguments de Wallace, la sélection sexuelle avait été considérée comme un processus mineur. Cependant, il a fallu encore attendre plus de trente années pour que la sélection sexuelle retrouve la place qu'elle n'aurait jamais dû perdre. À cet égard, il est intéressant de noter que même le grand évolutionniste Julian Huxley, un des rares chercheurs de l'époque ayant publié sur la sélection sexuelle, cite le processus d'emballlement dans un premier article paru en 1938 (Huxley 1938a), mais néglige de citer les écrits de Fisher dans sa revue sur la sélection sexuelle publiée la même année (Huxley 1938b), ainsi que dans sa contribution à la nouvelle synthèse fondant le néodarwinisme (Huxley 1942).

9.1.3 La contribution de Lande

La redécouverte du processus d'emballlement fisherien se fit progressivement au cours des années 1960 et se poursuivit jusqu'au début des années 1980 (Pomiankowski 1988, Andersson 1994). Elle impliqua principalement des approches théoriques visant à vérifier quantitativement la réalité des changements de fréquences génétiques suggérées par Fisher. Bien que O'Donald (1962, 1967) ait été le premier à adopter cette démarche théorique, on attribue en général à Lande (1981) le fait d'avoir définitivement démontré la réalité du processus d'emballlement fisherien. O'Donald (1980) avait cependant démontré qu'un allèle de préférence peut envahir une population en même temps qu'un allèle codant pour un trait préféré qui améliore la survie. De plus, quand la préférence est devenue suffisamment commune dans la population, le trait peut continuer à augmenter, même si son exagération réduit la survie. En d'autres termes, les allèles produisant un trait encore plus grand continuent à être favorisés, au-delà du moment où le trait devient désavantageux en termes de sélection naturelle, comme l'avait suggéré Ronald Fisher. D'autre part, Lande (1981) a démontré que les traits de mâles et la préférence des femelles peuvent co-évoluer dans certaines conditions par un processus d'emballlement et que l'état final du système peut dépendre en partie d'événements stochastiques au départ du processus. De tels processus supposés fréquents lors de la fondation de petites populations sujettes à la dérive génétique peuvent expliquer pourquoi des espèces très proches diffèrent principalement (si ce n'est uniquement) par les traits sexuels secondaires des mâles (voir le paragraphe 9.8). De ce fait, la question de l'apparition du trait et de la préférence des femelles ne constitue plus un problème.

9.1.4 Le principe du handicap

Le principal mécanisme alternatif à celui de l'emballlement fisherien propose que la préférence des femelles a évolué parce qu'elle permet aux femelles de s'apparier avec les mâles ayant une aptitude élevée. Selon cette conception, les préférences pour les traits ornementaux handicapants se sont établies parce que ces traits jouent le rôle de marqueur de bonne santé et de vigueur. Le débat sur cette alternative a donné lieu à plusieurs hypothèses complémentaires. Le terme générique proposé par Andersson (1994) pour qualifier l'ensemble de ces mécanismes est celui de « mécanisme

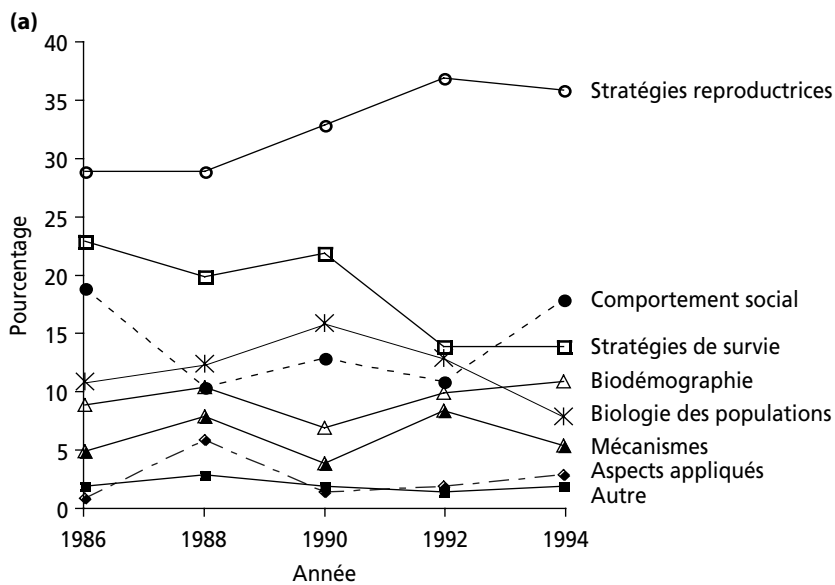
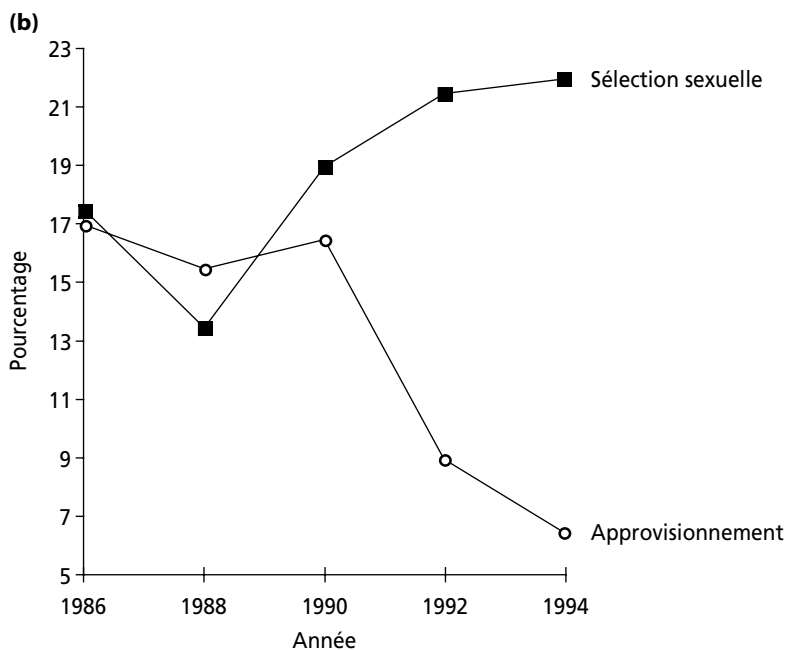


Figure 9.1 L'importance croissante de la sélection sexuelle pendant les années 1980.



Évolution du pourcentage de communication portant sur des thèmes de sélection sexuelle ou d'approvisionnement dans les congrès de l'ISBE (*International Society of Behavioural Ecology*) lors des cinq premiers congrès de cette jeune société. (a) L'augmentation des communications portant sur les stratégies de reproduction est significative ($r = 0,92$; $P = 0,027$). La diminution des communications sur les stratégies de survie est, elle aussi, significative ($r = 0,90$; $P = 0,04$). (b) Ces deux tendances sont surtout dues à l'augmentation des communications portant sur la sélection sexuelle (stratégies de reproduction) et la diminution de celles portant sur l'approvisionnement (stratégies de survie). D'après Gross 1994.

indicateur ». Tous ces mécanismes reposent sur l'existence supposée de gènes conférant une meilleure vigueur (hypothèse des « bons gènes »), révélés par des indices extérieurs handicapants et ne pouvant donc être développés que par les individus de très bonne qualité individuelle.

Ces idées ont été particulièrement défendues par Amotz Zahavi (1975, 1977) dans deux articles provocateurs pour l'époque présentant ce qu'il est convenu d'appeler le **principe du handicap**. Ce principe propose que les femelles préfèrent les mâles avec des ornements réduisant leur survie parce que de tels

handicaps révèlent, sans tricherie possible, la bonne santé et la vigueur des mâles les portant. De ce fait, les femelles choisissant des mâles ornementés sont en fait favorisées parce qu'elles tendent à avoir des descendants avec une viabilité supérieure à la moyenne. Cependant, bien que l'on tende à attribuer la paternité de ces idées à Amotz Zahavi, on en trouve les prémices explicites chez divers auteurs bien antérieurs. En particulier, Ronald Fisher (1915) a très tôt discuté le fait que les ornements puissent être en eux-mêmes des indicateurs de la qualité (c'est-à-dire de la forte aptitude) des mâles. Cet autre aspect de la contribution de Ronald Fisher est encore plus ignoré que sa contribution sur le processus d'emballlement. Ces idées ont ensuite été reprises et développées par George Williams (1966).

Les articles de Zahavi ont provoqué de vives critiques dans la mesure où les premiers modèles génétiques du principe du handicap ont conclu que celui-ci avait peu de chances de fonctionner (*cf.* Dawkins 1990). Cependant, des modèles ultérieurs combinant l'héritabilité des différences de viabilité avec un avantage lors de l'appariement ont ensuite suggéré que les mécanismes indicateurs pourraient en effet contribuer à l'évolution des ornements des mâles. Globalement, les problèmes théoriques soulevés par la formalisation du principe du handicap se sont révélés parmi les plus délicats à résoudre. Il a fallu plus de quinze années avant que la question de savoir si un tel mécanisme pouvait fonctionner commence à être clairement résolue (Pomiankowski 1988, Grafen 1990a et 1990c, Maynard Smith 1991). Parallèlement, l'accumulation de données empiriques diverses et variées en faveur du principe du handicap au cours du temps a donné lieu à une synthèse convaincante au milieu des années 1990 (Johnstone 1995).

9.1.5 Le renouveau : la prédominance actuelle de la sélection sexuelle en écologie comportementale

Alors que la sélection sexuelle avait été considérée comme un processus mineur pendant longtemps, depuis les années 1980, et jusqu'à aujourd'hui, la sélection sexuelle est devenue un des principaux sujets d'étude en écologie comportementale (Figure 9.1). Pendant la même période, la part relative des recherches portant sur l'approvisionnement optimal (voir chapitres 5 et 6) a fortement chuté (Gross 1994). L'attention accordée à la sélection naturelle a dépassé

dans les années 1990 le problème de la vérification empirique des présupposés et des prédictions des modèles de Fisher et de Zahavi. De nouveaux modèles ont vu le jour et ont continué de stimuler la recherche empirique sur l'origine et le maintien des caractères sexuels secondaires.

Aujourd'hui, l'étude de la sélection sexuelle et des stratégies de reproduction constitue sans aucun doute un des thèmes majeurs des recherches conduites en écologie comportementale. Une des raisons de ce développement réside peut-être dans le retard considérable accumulé dans ce domaine par rapport à d'autres branches de l'écologie comportementale. Une autre raison réside dans l'apparition relativement récente de méthodes permettant d'étudier en parallèle les systèmes de reproduction sur le plan social et sur le plan génétique (parenté génétique par empreinte génétique), ce qui a ouvert tout un champ de recherches auparavant inaccessible. Dans le même temps, les préoccupations issues de la demande sociale se sont sensiblement modifiées. Alors que le développement intensif des modèles d'optimisation est contemporain de la crise de l'énergie des années 1970, celui des recherches sur la sélection sexuelle s'élabore dans un contexte dominé par le développement de nouvelles maladies sexuellement transmissibles au premier rang desquelles figure le virus du sida.

9.2 LES FONDEMENTS DU PROCESSUS DE SÉLECTION SEXUELLE

9.2.1 Relation entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle

Chez une espèce à reproduction sexuée, l'aptitude phénotypique des individus dépend de leur capacité à survivre et de leur fécondité, mais aussi de leur capacité à accéder aux partenaires sexuels. Ce dernier aspect est à la base du processus de sélection sexuelle. Considérée aujourd'hui comme une composante de la sélection naturelle et par d'autres comme un processus au même niveau hiérarchique, elle « dépend des avantages que certains individus ont sur d'autres individus du même sexe et de la même espèce, en relation exclusive avec la reproduction » (Darwin 1871, Partie 1, p. 256). Cette définition élimine d'emblée tous les caractères sexuels primaires tels que les organes et tractus génitaux, les plaques incubatrices des oiseaux, ou bien les glandes mammaires des

mammifères dont la fonction est d'assurer le succès de la reproduction sans faire intervenir de relation entre d'autres individus que le parent et ses petits. La sélection sexuelle est invoquée essentiellement pour expliquer l'évolution des caractères sexuels *secondaires*, qu'il s'agisse de caractères morphologiques ou comportementaux. Comme dans le cas de la sélection naturelle, l'expression **sélection sexuelle d'un trait**, est en fait un raccourci pour désigner une *différence héritable de succès de reproduction causée par la compétition pour l'accès aux partenaires sexuels et en relation avec l'expression du trait en question*. On y retrouve bien les trois conditions nécessaires à tout processus de sélection : une variation sur un trait, une relation entre cette variation et l'aptitude phénotypique, une héritabilité de cette variation.

On est ainsi amené à distinguer deux composantes au sein de la **sélection naturelle** : la **sélection utilitaire** (ou sélection naturelle au sens strict) et la **sélection sexuelle**. La seule différence entre les deux processus concerne la nature du tri effectué : les traits qui résultent de la sélection utilitaire ont été retenus au cours de l'évolution parce qu'ils favorisent la survie et/ou la fécondité des individus qui les portent, alors que ceux résultant de la sélection sexuelle ont été retenus parce qu'ils favorisent l'accès aux partenaires sexuels. Cette distinction est importante car, dans de nombreux cas, sélection utilitaire et sélection sexuelle ont des effets antagonistes sur l'expression des traits phénotypiques.

9.2.2 Sélection sexuelle et compétition

L'origine de ce processus de sélection sexuelle réside dans la compétition pour les partenaires de reproduction. Il nous faut donc maintenant expliciter ce que l'on entend par compétition et les conditions qui génèrent cette compétition. La sélection sexuelle ne peut exister que chez les espèces à reproduction sexuée, c'est-à-dire celles où la reproduction nécessite la combinaison de matériel génétique de deux parents pour obtenir une descendance. La question de l'origine de la reproduction sexuée relève d'un autre domaine que celui de la sélection sexuelle. Il existe une importante littérature sur cette question (voir par exemple Hurst et Peck 1996 et les références qui y sont citées), qui dépasse le cadre du présent ouvrage.

a) L'anisogamie et ses conséquences

► Des mâles et des femelles

Quel est le critère qui, quelle que soit l'espèce vivante étudiée, végétale ou animale, permet de distinguer

les mâles des femelles? Le seul critère universel tient au fait que les mâles ont de petits gamètes, généralement mobiles et appelés spermatozoïdes, alors que les femelles ont de gros gamètes généralement immobiles et appelés ovocytes. Le fait qu'il existe une différence de taille des gamètes qui fusionnent pour donner un nouvel individu, est appelé l'**anisogamie**.

► Origine de l'anisogamie

L'origine de l'anisogamie est relativement plus facile à expliquer que celle de la reproduction sexuée. Il semble probable que la reproduction sexuée soit apparue sous la forme d'une reproduction isogame, c'est-à-dire entre cellules semblables en tout point. Toutefois, aujourd'hui, l'isogamie est un phénomène rare, même chez les organismes unicellulaires. La reproduction anisogame ne serait que secondaire. La plupart des modèles d'évolution de l'anisogamie présupposent l'existence de deux pressions de sélection : une pour l'augmentation de la taille des zygotes (dans la mesure où cela augmente leurs chances de survie), et une autre pour augmenter le nombre de gamètes (dans la mesure où cela augmente l'aptitude des parents). Cependant, les ressources étant limitées, ces deux pressions de sélection s'opposent l'une à l'autre. Un compromis réside dans l'évolution de deux sexes différents : un produisant peu de gros zygotes, l'autre produisant de nombreux petits zygotes. Parker et ses collaborateurs (1972) ont suggéré qu'une fois la sexualité apparue, l'anisogamie est hautement probable par sélection diversifiante (voir l'encart 2.2). En effet, s'il existe une variation dans la taille des gamètes (celle-ci a de grandes chances de se produire par simple effet du hasard), et si la survie des gamètes augmente avec leur taille, la sélection devrait favoriser les gamètes qui fusionnent avec les gros gamètes. La forme de la relation entre taille et survie des gamètes influence fortement le système que l'on attend. Pour certaines relations entre la taille et survie des gamètes, la stratégie évolutivement stable est l'anisogamie, avec des gros et des petits gamètes (c'est-à-dire des femelles et des mâles) dans la population (Maynard Smith 1982).

Des tests de ces prédictions ont été proposés, mais il existe de nombreuses exceptions et de nombreux autres aspects restent à tester, en particulier ce qui concerne la relation taille/survie des gamètes (Andersson 1994). Une autre explication serait que l'existence de petits gamètes évite la transmission par ces derniers d'organites cellulaires et/ou celle de parasites cytoplasmiques à la descendance. En effet, il pourrait se

produire d'importants conflits entre les organites provenant des deux parents, le tout conduisant à une perte d'aptitude de la descendance (cf. Andersson 1994 pour une synthèse).

► Des conséquences en cascade

Quelles que soient son origine et les conditions de son maintien, une fois que l'anisogamie existe, apparaissent inévitablement des conflits sexuels, entre individus du même sexe et entre individus de sexe différent. L'anisogamie entraîne de fait une série de conséquences en cascade qui conduisent aux conflits sexuels. Dans ce paragraphe, nous allons raisonner sur le cas d'une *espèce anisogame qui ne pratique aucun soin aux jeunes* une fois les gamètes produits [la prise en compte des soins aux jeunes se fera dans le paragraphe 9.2.2 (b)].

Dans une telle espèce, les femelles produisent donc des gamètes riches en énergie, les ovocytes, alors que les mâles produisent de petits gamètes peu coûteux en énergie, les spermatozoïdes. En conséquence, pour une même quantité de ressource donnée, les mâles peuvent produire beaucoup plus de gamètes que les femelles. De ce fait, à tout moment, la reproduction à l'échelle de la population est limitée par la disponibilité en gamètes femelles, alors qu'il y aura toujours des gamètes mâles gaspillés en ce sens qu'ils ne conduiront pas à une fécondation. On peut donc considérer que les femelles constituent dans cette situation une ressource rare, car limitante pour les mâles. Si l'aptitude des femelles est en grande partie déterminée par l'accès aux ressources énergétiques pour pouvoir fabriquer les ovocytes, celle des mâles dépend majoritairement de l'accès aux femelles fertilisables.

De ce fait, il existe une compétition entre les mâles pour accéder aux femelles. La conséquence directe de cette compétition est que le succès de reproduction des mâles devient plus variable que celui des femelles, dès lors que certains mâles parviennent à féconder plus d'une femelle. Les variations en termes d'aptitude phénotypique seront donc plus importantes au sein des mâles qu'au sein des femelles. Or, comme nous l'avons vu au chapitre 2, c'est la variation qui constitue la matière première de la sélection. Le tri sur la variation phénotypique entre mâles va donc en grande partie s'effectuer d'après les conséquences de cette variation sur la capacité des mâles à monopoliser les femelles fécondables. De leur côté, les femelles peuvent disposer d'un avantage sélectif important si elles sont capables de distinguer et choisir de s'accoupler avec les mâles de meilleure qualité. On s'attend donc à ce que les femelles soient

exigeantes (en anglais *choosy*), et manifestent plus de discernement que les mâles dans leur choix d'un partenaire sexuel. Ce plus grand discernement des femelles n'implique pas forcément qu'elles disposent de capacités cognitives élaborées, mais simplement qu'elles soient plus attirées par certaines caractéristiques des mâles, ou manifestent plus d'intérêt pour les mâles présentant une expression exagérée de tel ou tel caractère, de telle sorte qu'elles auront une probabilité plus élevée de s'accoupler avec certains mâles qu'avec d'autres. À l'inverse, vu la faible disponibilité en femelles fécondables et la forte compétition pour obtenir un partenaire sexuel, les mâles devraient en règle générale être peu sélectifs et tenter de s'accoupler avec toute femelle fécondable qui se présente à eux. Le choix exercé par les femelles peut alors générer une pression de sélection importante pour l'évolution des caractères des mâles, alors que, du fait de l'anisogamie, le contraire est généralement beaucoup moins vrai.

C'est la nature et les conséquences de cette compétition pour les partenaires sexuels qui constituent le sujet de la théorie de la sélection sexuelle.

b) Généralisation à la notion d'investissement

Ce qui compte en fait dans l'anisogamie, c'est la différence d'investissement par les individus de chaque sexe dans chaque descendant. L'anisogamie fait que, par définition, ce sont les femelles qui investissent le plus par descendant. C'est cette différence d'investissement par descendant qui, par des conséquences en cascade, conduit les femelles à être le sexe rare et donc exigeant dans leurs choix de partenaire, exerçant ainsi une sélection sur les membres de l'autre sexe.

Cependant, nous verrons au chapitre suivant que chez de nombreuses espèces, l'investissement dans la descendance ne se limite pas à la seule fabrication des gamètes. De nombreuses espèces apportent aussi des soins souvent très coûteux à leur descendance. Chez de telles espèces, les coûts liés aux soins aux jeunes peuvent être beaucoup plus importants que ceux liés à la seule fabrication des gamètes. Dans un certain nombre d'espèces, ce sont les mâles qui investissent le plus dans les soins aux jeunes. Cela crée alors les circonstances pour :

1. soit équilibrer l'investissement par les deux sexes, dans ce cas-là on parle de sélection sexuelle mutuelle ;
2. soit, si les mâles investissent beaucoup plus que les femelles, conduire à une inversion des effets de la sélection sexuelle, les mâles devenant le sexe

rare et exigeant. On parle alors d'inversion des rôles des sexes (Clutton-Brock et Vincent 1991). Dans un tel cas, ce sont les mâles qui exercent de par leurs choix de partenaire de reproduction une forte pression de sélection sur les femelles. Les caractères sexuels secondaires exagérés se trouvent alors chez les femelles et non chez les mâles (Clutton-Brock et Vincent 1991).

On peut donc généraliser la notion de sélection sexuelle en disant que *c'est le sexe qui investit le plus dans chaque descendant qui constitue le sexe rare*, et donc qui exerce une pression de sélection sur les membres de l'autre sexe au travers de son exigence lors du choix du partenaire sexuel.

c) Les grands types de sélection sexuelle

► Compétition inter- et intrasexuelle

On distingue classiquement deux types de sélection sexuelle : celle qui repose sur les interactions entre individus de même sexe, que l'on nomme la **sélection intrasexuelle**, et celle qui repose sur les interactions entre individus de sexes différents que l'on nomme **sélection intersexuelle**. La compétition entre individus d'un même sexe pour l'accès aux partenaires du sexe opposé peut en effet s'exercer à travers des affrontements physiques entre individus de même sexe ou à travers des mécanismes de choix d'un sexe par l'autre.

Le terme compétition a ici le même sens qu'en écologie : la compétition existe dès lors que l'utilisation d'une ressource (ici les partenaires sexuels) par un individu en limite l'accès à d'autres individus. Le choix d'un partenaire de reproduction par un sexe implique une compétition indirecte pour les partenaires dans l'autre sexe, même si les rivaux ne se rencontrent jamais. Une femelle acceptant de s'apparier avec un mâle pour féconder ses œufs devient non disponible pour les autres mâles, même si ce n'est que temporairement. En écologie, il existe la même distinction. La compétition par interférence (en anglais *contest competition*) implique des disputes pour l'accès à une ressource, chaque compétiteur cherchant à exclure les autres compétiteurs. La compétition par exploitation (en anglais *scramble competition*), elle, n'implique pas la rencontre entre les compétiteurs. Simplement ils exploitent la même ressource, et de ce fait en limitent l'accès aux autres compétiteurs.

Les traits sélectionnés dans le contexte de la sélection intrasexuelle (Tableau 9.1) sont souvent qualifiés d'**armements** car ils servent soit comme des armes ou des boucliers, soit comme des signaux lors des

combats entre mâles. On parle aussi de **badges** ou **étiquettes** révélateurs du statut des individus qui le portent. La sélection intrasexuelle peut aussi impliquer des combats directs qui peuvent être forts violents, comme chez les cervidés, ou fortement ritualisés. Il en va ainsi chez certains insectes comme *Cyrtodiopsis dalmanni* (voir la figure 14.8) une mouche de l'Asie du Sud-Est dont les yeux sont situés à l'extrémité de longs pédoncules. Lorsque les mâles s'affrontent pour l'accès à une femelle, ils se font face « œil à œil », et l'individu pourvu de la plus grande envergure remporte le combat. Les combats n'ont lieu qu'entre mâles de même envergure. La sélection intrasexuelle peut aussi prendre des formes plus subtiles de la part d'individus physiquement incapables de gagner de tels combats mais qui vont utiliser une tactique alternative pour accéder sournoisement à l'autre sexe. C'est notamment le cas de jeunes adultes de nombreuses espèces de poissons qui réussissent à féconder furtivement les œufs d'une femelle même en présence de mâles plus âgés et donc physiquement dominants, la croissance étant continue chez les poissons.

Les traits sélectionnés dans le contexte de la sélection intersexuelle sont souvent qualifiés d'**ornements** car ils servent à attirer les femelles. Cependant, la sélection intersexuelle peut prendre de très nombreuses formes (Tableau 9.1). Elle peut impliquer des parades élaborées comme la danse des grues, le chant des oiseaux chanteurs, ou bien des poursuites acrobatiques. Elle peut aussi impliquer des comportements subtils comme chez l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*), où, avant accouplement, le mâle stimule de son bec le cloaque de la femelle, ce qui a pour effet de lui faire rejeter le sperme de précédents accouplements avec d'autres mâles (nous verrons plus loin que ce type de comportement relève plus de ce que l'on appelle la compétition spermatique).

► Un troisième type de sélection sexuelle : la compétition spermatique

Il existe une troisième forme de compétition sexuelle (Tableau 9.1). En effet, une fois le (ou les) accouplements effectués, les nombreux spermatozoïdes vont entrer en compétition entre eux à l'intérieur du tractus génital femelle pour accéder à la fécondation. De plus, les femelles ont toute une gamme de possibilités de choisir parmi les spermatozoïdes qu'elles ont reçus, soit qu'ils proviennent d'un seul mâle, soit qu'ils proviennent de différents mâles. C'est ce que l'on appelle la **compétition spermatique** (Tableau 9.1).

TABEAU 9.1 LES DIVERS MÉCANISMES DE COMPÉTITION POUR LES PARTENAIRES,
AINSI QUE DES EXEMPLES DE TRAITS SUSCEPTIBLES D'ÊTRE SÉLECTIONNÉS DANS LE SEXE EN COMPÉTITION.

Mécanisme	Domaine	Traits favorisés chez le sexe compétitif
Compétition par exploitation Plus ou moins équivalent à : compétition intersexuelle	Capacités physiques	Recherche précoce et rapidité dans la localisation des partenaires. Organes de locomotion et sensoriels bien développés. Endurance : Capacité à rester reproductivement actif pendant une large partie de la saison.
	Choix du partenaire	Comportements ou traits morphologiques qui attirent et stimulent les partenaires. Offrandes de nourriture, monopolisation de territoires ou sites de nid ou de toute autre ressource de haute qualité nécessaire à la reproduction. Stratégies d'accouplement alternatives comme l'accouplement forcé.
Compétition spermatique		Garde du partenaire, séquestration, copulations fréquentes, production de bouchons d'accouplement ou de spermatozoïdes kamikazes, ou tout autre moyen d'empêcher des rivaux de copuler avec le partenaire. Capacité de surpasser le sperme des rivaux, comme par exemple la production de très nombreux spermatozoïdes, ou stimulation de la femelle pour qu'elle rejette le sperme de concurrents...
Compétition par interférence Plus ou moins équivalent à : Compétition intrasexuelle		Traits qui augmentent les chances de gagner les combats (taille corporelle, force, armement, agilité et signaux de menace imposants). Tactiques alternatives pour les compétiteurs inférieurs de façon à éviter les disputes avec les meilleurs compétiteurs.

Modifié d'après Andersson 1994.

Typiquement, cette forme de compétition ne relève ni de la compétition intrasexuelle, ni de la compétition intersexuelle. Elle a cependant des liens avec ces deux processus, mais dans la mesure où les acteurs ne sont plus les mâles et les femelles mais plutôt les femelles et les spermatozoïdes, et dans la mesure où la nature des mécanismes mis en jeu est fondamentalement différente, on tend aujourd'hui à clairement les séparer des deux autres processus de compétition sexuelle. Historiquement, la compétition spermatique n'a d'ailleurs été identifiée et étudiée en tant que telle que relativement tardivement : le premier livre consacré à ce sujet date de 1984 (Smith 1984b). Il a été suivi par le livre de Birkhead et Møller (1992) sur la compétition spermatique chez les oiseaux et tout récemment par une revue plus générale sur le sujet par les mêmes auteurs (Birkhead et Møller 1998). Nous y reviendrons au paragraphe 9.5.

Le reste de ce chapitre sera construit autour de ces trois types de compétition (résumés dans le tableau 9.1), car ces divers processus agissent probablement séquentiellement au cours de l'évolution et au cours d'une saison de reproduction. Nous commencerons par la compétition intrasexuelle, puis aborderons la compétition spermatique et enfin développerons la compétition intersexuelle. Mais avant d'en arriver là, il nous faut encore discuter deux questions importantes : tout d'abord celle de la relation existant entre la sélection intra- et intersexuelle,

et ensuite la question de la direction de la sélection sexuelle.

d) Armement ou ornement ?

➤ La dualité fonctionnelle des signaux sexuels : une méta-analyse

Bien que la dichotomie entre sélection inter- et intrasexuelle soit relativement commode, il n'est pas toujours aisé de savoir si un trait donné est apparu à cause des avantages qu'il procurait dans la sélection intrasexuelle ou dans la sélection intersexuelle. Il semble que, très souvent, ces deux fonctions soient intimement liées. Dans une revue des études ayant cherché à analyser la fonction intra- ou intersexuelle de caractères sexuels secondaires, Anders Berglund et ses collaborateurs (1996) ont ainsi pu montrer que sur un total de 48 signaux de nature visuelle, acoustique, chimique ou électrique, 37, soit plus des trois quarts (77 %) possédaient les deux fonctions, un résultat statistiquement très significatif. Une telle association entre ces deux fonctions ne peut donc pas être due au hasard. Même en ne retenant que les études soutenues par de bonnes statistiques, l'association entre ces deux fonctions reste significative. Ce résultat est d'autant plus fort que la plupart des études ne se sont intéressées qu'à une seule des fonctions, l'association n'apparaissant que lorsque l'on rapproche les résultats de différentes études. De ce

fait, il est probable qu'on sous-estime la proportion des cas où un même signal remplit les deux fonctions d'armement et d'ornement. Cependant, ce biais d'échantillonnage ne peut pas avoir généré l'association observée : au contraire, il ne peut qu'avoir diminué notre capacité à la détecter. Dans un tel cas, on dit que le résultat est **conservateur**, car les biais soupçonnés ne peuvent qu'avoir diminué la tendance mise en évidence.

De plus, la fonction armement est surreprésentée parmi les situations où une seule des deux fonctions est documentée (dans 9 cas sur les 11 où une seule fonction a été démontrée, il s'agissait d'une fonction de type armement). Cependant ici, plus que dans le précédent cas, les biais d'échantillonnage sont susceptibles de créer des effets statistiques sans fondement biologique. Le fait de trouver qu'un signal n'a pas une fonction donnée peut être dû au fait que soit cette fonction n'avait pas été recherchée, ou bien qu'elle était plus difficile à mettre en évidence que l'autre (Berglund *et al.* 1996).

► Un scénario : d'abord armement, ensuite ornement

À la suite de leur méta-analyse, Berglund et collaborateurs (1996) ont proposé que les caractères sexuels secondaires n'évoluent pas habituellement à travers le choix des femelles, mais trouvent plutôt leur origine dans la compétition entre mâles. L'idée est que les signaux utilisés dans les disputes sont honnêtes car ils sont coûteux à produire pour les mâles de faible condition et parce qu'ils sont constamment testés lors des combats entre mâles. Les femelles bénéficieraient alors de l'utilisation de l'information sur la qualité des mâles véhiculée par ces signaux entre mâles pour sélectionner les mâles de haute qualité. Les présupposés et les arguments en faveur du scénario sont les suivants.

- Le scénario présuppose que les femelles bénéficient d'un appariement avec les meilleurs mâles. Il existe un consensus sur le fait que, toutes choses étant égales par ailleurs, les femelles devraient choisir comme partenaire les mâles ayant un statut élevé. Les bénéfices d'une telle stratégie pour les femelles peuvent être directs : le succès des mâles dans les combats a été montré comme indicateur de leur succès au cours de la vie dans diverses activités comme l'approvisionnement, la résistance aux parasites, et la capacité à éviter les prédateurs et les blessures (Borgia 1979). Les bénéfices peuvent aussi être indirects si le trait est héritable. En quel

cas, des femelles choisissant de s'apparier avec les mâles ayant la plus grande habilité au combat produiront des fils héritant des capacités combatives de leur père (Alexander 1975). Les femelles d'un grand nombre d'espèces préfèrent les mâles gagnant les combats, ou même provoquent de tels combats (Tableau 9.2).

- Comme l'a suggéré la méta-analyse de Berglund et ses collaborateurs (1996), les caractères sexuels secondaires semblent avoir fréquemment évolué à l'origine en tant que statut social : les fonctions ornement et armement sont très souvent associées. De plus, le fait que les signaux n'ayant apparemment qu'une seule fonction soient le plus souvent de type armement suggère que l'origine des caractères sexuels secondaires se produit plus fréquemment dans un contexte agressif que dans celui du choix des femelles.
- Il existe aussi des arguments permettant de penser que les traits ayant une double fonction ne perdent pas leur utilité à cause de l'épuisement de la variance de qualité des mâles (Berglund *et al.* 1996). Tout d'abord, la variance sur les armements semble être substantielle. Chez les drosophiles, le succès dans les compétitions territoriales entre mâles montre une variation génétique considérable (Hoffmann 1988). Chez les ouvrières d'abeille à miel, la dominance est fortement héritable (Moritz et Hilleheim 1985). Chez l'épinoche, l'agressivité et la dominance sont hérissables dans les populations naturelles (Bakker 1986), et chez la blatte *Nauphoeta cinerea*, la dominance sociale montre des niveaux de variance génétique additive modérés à élevés (Moore 1990). D'autre part, les mécanismes proposés pour maintenir la variation des traits sélectionnés intersexuellement (c'est-à-dire de type ornement), comme la mutation ou l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement (Hamilton et Zuk 1982), peuvent aussi participer à maintenir la variance sur les armements. De plus, d'autres modèles ont montré que la variance génétique des mâles peut être maintenue sous l'effet d'une sélection générée par le choix des femelles (Andersson 1994). Il ne semble cependant pas exister de modèle ayant étudié le maintien de la variance génétique sur de traits sélectionnés à la fois par la compétition intra- et intersexuelle.
- Il semble probable que des traits utilisés dans les disputes soient plus honnêtes que des traits utilisés uniquement dans le choix du partenaire. La raison en est que les mâles devraient être meilleurs que les femelles à détecter les tricheurs dans la mesure où

TABEAU 9.2 ARGUMENTS EN FAVEUR DU PRINCIPAL PRÉSUPPOSÉ DU SCÉNARIO « ARMEMENT PUIS ORNEMENT » PROPOSÉ PAR BERGLUND ET AL. 1996 : LES FEMELLES PRÉFÈRENT LES MÂLES GAGNANT LES COMBATS ENTRE MÂLES, ET PROVOQUENT DE TELS COMBATS.

Type d'évidence	Espèce (taxon)	Nom latin	Référence
Les femelles préfèrent les mâles gagnants	Dicranocère (<i>Pronghorn</i>) (mammifère)	<i>Antilocapra americana</i>	Byers et al. 1994
	Coq de roche orange (oiseau)	<i>Rupicola rupicola</i>	Trail 1985
	Poule domestique (oiseau)	<i>Gallus domesticus</i>	Graves et al. 1985
	Gambusie (poisson)	<i>Gambusia holbrooki</i>	Bisazza et Marin 1991
	Combattant (poisson)	<i>Betta splendens</i>	Doutrelant et McGregor 2000
	Mouche (insecte)	<i>Physiphora demandata</i>	Alcock et Pyle 1979
Les femelles sollicitent les combats des mâles	Dicranocère (<i>Pronghorn</i>) (mammifère)	<i>Antilocapra americana</i>	Byers et al. 1994
	Éléphant de mer (mammifère)	<i>Mirounga angustirostris</i>	Cox et LeBoeuf 1977
	Poule domestique (oiseau)	<i>Gallus domesticus</i>	Thornhill 1988
	Poisson	<i>Poecilia latipinna</i>	Farr et Travis 1986
	Poisson	<i>Padogobius martensi</i>	Bisazza et al. 1989a
	Gambusie (poisson)	<i>Gambusia holbrooki</i>	Bisazza et al. 1989b
	Mouche (insecte)	<i>Scatophaga stercoraria</i>	Borgia 1981
	Araignée	<i>Linyphia litigiosa</i>	Watson 1990

Extrait et complété d'après Berglund et al. 1996.

ils peuvent immédiatement tester la qualité de leur rival lors des combats. De plus, on s'attend à ce qu'il soit plus coûteux de falsifier un signal dans les disputes entre mâles (c'est-à-dire par la perte du combat et les risques de blessures) que dans le contexte de la parade (le risque d'être découvert avant l'accouplement et de perdre ainsi l'opportunité d'appariement). Cet argument est soutenu par une expérience chez le vacher à tête brune (*Molothrus ater*) où des mâles induits expérimentalement à émettre des chants puissants ont effectivement attiré plus de femelles mais ont été victimes de plus d'attaques de la part d'autres mâles, cela ayant même conduit quelquefois à la mort du « tri-cheur » (West et King 1980, West et al. 1981).

- Enfin, il semble que la stabilité d'un signal honnête du statut est maintenue même si le badge de statut acquiert un rôle fonctionnel en dehors du contexte de l'évaluation par le combat. Par une approche SÉS, Johnstone et Norris (1993) ont en effet analysé le maintien d'une signalisation honnête de l'agressivité. Dans la mesure où l'individu agressif endure un coût dépendant du contexte, et dans la mesure où ce coût diffère d'un individu à

l'autre, la sélection peut maintenir à la fois la variance sur le trait de signal, et son honnêteté. Ils ont aussi montré que ce résultat n'est pas changé s'il existe un bénéfice lié à la taille du badge en dehors du contexte des combats, en d'autres termes si le badge sert aussi de moyen d'attirer les femelles.

Tous ces arguments corroborent le scénario évolutif proposé par Berglund et al. (1996) : la sélection intrasexuelle doit en général être ancestrale ; la sélection intersexuelle ne serait que secondaire, mais continuerait à promouvoir le développement du trait sexuel secondaire. Dans la mesure où les mâles possèdent déjà des signaux honnêtes signalant leur qualité dans la compétition entre eux, les femelles exploitant cette information plutôt que tout autre trait arbitraire seraient favorisées et l'armement en question continuerait à évoluer alors en tant qu'ornement.

Il est à noter que l'on pourrait aussi interpréter la forte association entre les armements et les ornements dans le sens opposé : les mâles pourraient parasiter l'information des signaux de qualité des rivaux, signaux ayant évolué sous l'influence du choix des femelles. Cependant, les nombreux arguments développés ci-dessus supportent plutôt l'interprétation

de Berglund *et al.* (1996). Enfin, leur hypothèse pourrait par exemple être éprouvée par une approche comparative en utilisant la méthode générale d'analyse comparative pour les variables discrètes de Mark Pagel (1994, 1997; voir chapitre 3). On s'attend, en effet, à une précédence de la transition vers une fonction armement sur la transition vers une fonction ornement des caractères sexuels secondaires.

e) Dans quelle direction s'exerce la sélection intersexuelle ?

À travers le processus de sélection intersexuelle, un des sexes va généralement exercer une forte pression de sélection sur les individus de l'autre sexe. On dit que la sélection intersexuelle s'exerce sur le sexe qui est choisi. Cependant, nous avons vu que ce sens, ou direction de la sélection intersexuelle, peut varier d'une espèce à l'autre, principalement à cause de l'existence de soins parentaux. La plupart du temps, ce sont les femelles qui investissent le plus dans la descendance et la sélection intersexuelle est alors dirigée vers les mâles; mais dans un nombre non négligeable de cas, ce sont les mâles qui investissent le plus par descendant, du fait qu'ils assurent une grande part des soins aux jeunes. La question du sens (ou de la direction) de la sélection intersexuelle fait donc l'objet de nombreux débats toujours en cours. Dans une première étape, ces débats ont eu pour effets d'identifier clairement les facteurs qui influencent le sens de la sélection intersexuelle. Ce n'est que tout récemment qu'un véritable cadre théorique permettant d'analyser formellement le poids respectif de ces divers facteurs a été proposé.

► Facteurs influençant la direction de la sélection intersexuelle

- *Sex-ratio opérationnelle*

Alors que la sex-ratio moyenne dans la population est en général équilibrée, avec un mâle pour une femelle, cela ne veut pas dire qu'il y a toujours autant de femelles que de mâles disponibles pour la reproduction. Le différentiel d'investissement dans la reproduction fait que pendant une grande partie du temps, les représentants du sexe qui investit le plus ne seront pas disponibles pour la reproduction alors que les individus de l'autre sexe seront eux quasiment toujours disponibles. Cette différence va se traduire dans ce que l'on appelle la **sex-ratio opérationnelle** (SRO), c'est-à-dire le ratio des mâles et des femelles sexuellement réceptifs (et donc opérationnels en ter-

mes de reproduction) à un moment donné. Dans la plupart des espèces, celui-ci est fortement biaisé en faveur des mâles ($SRO > 1$). Bien entendu, s'il y a inversion des rôles, la sex-ratio opérationnelle sera biaisée en faveur des femelles ($SRO < 1$). La sex-ratio opérationnelle a donc été proposée comme un des facteurs clés du fonctionnement de la sélection intersexuelle (Emlen et Oring 1977). En effet, il semble résumer en un seul paramètre à la fois les effets de la sex-ratio globale de la population et les effets de l'investissement différentiel des sexes.

- *Taux potentiel de reproduction et temps de non-réceptivité*

Cependant, la sex-ratio opérationnelle est extrêmement difficile à estimer directement. Il a donc été proposé d'utiliser des estimations indirectes. Par exemple, le **taux potentiel de reproduction** (mesuré comme le nombre maximum de descendants indépendants que les parents peuvent produire par unité de temps) des mâles et des femelles a été proposé comme paramètre plus facilement mesurable du niveau d'investissement dans la descendance des mâles et des femelles (Clutton-Brock et Vincent 1991). La période pendant laquelle les individus ne sont pas réceptifs à une nouvelle reproduction à cause de leurs charges de reproduction en cours, période appelée **période de non-réceptivité** (en anglais *time out*), constitue un des principaux déterminants à la fois de la sex-ratio opérationnelle et du taux potentiel de reproduction (Clutton-Brock et Parker 1992). Le reste du temps, les individus sont réceptifs à une nouvelle opportunité de reproduction. C'est la **période de réceptivité** (en anglais *time in*). SRO, taux de reproduction potentiel et temps de non-réceptivité ne sont *a priori* pas indépendants les uns des autres. Par exemple, une augmentation de la période de non-réceptivité chez la femelle aura pour effet de diminuer la SRO.

- *Rôles des traits d'histoire de vie*

Plusieurs études ont insisté sur le fait que d'autres facteurs influencent la direction de la sélection intersexuelle. Par exemple, des **différences de mortalité** entre les sexes vont jouer un rôle important sur le rôle des sexes dans la mesure où elles influencent fortement lequel des deux sexes est le sexe rare (Clutton-Brock et Parker 1992). En effet, imaginons une population dans laquelle ce sont les femelles qui investissent le plus dans la progéniture, mais dans laquelle les mâles sont particulièrement exposés à la

prédation (par exemple durant la période des appariements), conduisant à une faible survie des mâles relativement à celle des femelles. Si ce différentiel de survie est important quantitativement, il se peut que, bien qu'investissant peu dans la reproduction, les mâles deviennent le sexe rare, contraignant ainsi les femelles à accepter le premier mâle venu, les mâles survivants devenant alors le sexe exigeant. Ces différences de mortalité entre les individus des deux sexes sont le plus souvent dues à des différences dans les **coûts de reproduction**, eux-mêmes liés aux différences de rôles des mâles et des femelles.

D'autre part, l'avantage relatif d'obtenir un partenaire de grande qualité, qui lui-même dépend de l'amplitude de la variation en qualité des partenaires potentiels (Clutton-Brock et Parker 1992), va influencer fortement le bilan des coûts et bénéfices (et donc l'évolution) d'une stratégie sélective chez un sexe. Dans une population où la variance en qualité des femelles est importante et celle des mâles faible, la sélection naturelle devrait, toutes choses étant égales par ailleurs, favoriser l'évolution d'un comportement de choix actif chez les mâles car le fait de discriminer entre les différentes femelles peut conférer des bénéfices importants.

Enfin, la sélectivité dans le choix et la compétition ne sont pas nécessairement deux stratégies s'excluant l'une l'autre chez les individus d'un sexe donné (Kokko et Monaghan 2001). Le jeu des autres paramètres peut conduire à des situations où le bilan des coûts et bénéfices des diverses stratégies peut en fait rendre le sexe le plus compétitif plus exigeant.

► Vers une théorie synthétique de la direction de la sélection intersexuelle

Le débat sur la direction de la sélection intersexuelle représente un bon exemple de la limitation de l'argumentation verbale. Un certain nombre de paramètres susceptibles d'influencer la direction de la sélection sexuelle ont été identifiés. L'importance qui leur est accordée varie selon les auteurs, chacun accordant, *a priori*, un rôle privilégié à tel ou tel facteur. En particulier, la plupart des auteurs accordent une importance centrale à la sex-ratio opérationnelle et au taux potentiel de reproduction. D'autre part, le fait que la plupart des facteurs proposés sont fortement liés entre eux, de telle sorte que toute variation de l'un entraîne une variation sur plusieurs autres, rend tout raisonnement verbal particulièrement délicat. On arrive vite à une situation inextricable, dont la seule issue est le recours à la modélisation. En 1992,

Clutton-Brock et Parker ont proposé une première approche théorique. Celle-ci a permis certes de souligner l'importance de la SRO, mais aussi de montrer l'importance des autres facteurs sur la détermination de la direction de la sélection intersexuelle. Ces auteurs avaient en particulier montré l'importance des différences de mortalité entre les sexes.

Plus récemment, cependant, l'approche proposée par Hanna Kokko et Pat Monaghan (2001) fournit une théorie véritablement globale des rôles de chaque sexe. Cette approche inclut les effets combinés de l'investissement parental, de la mortalité, de la sex-ratio à maturité et de la variation de qualité des partenaires potentiels dans un seul cadre théorique. Kokko et Monaghan (2001) utilisent le **succès reproductif total sur l'ensemble de la vie** (en anglais *lifetime reproductive success*) comme mesure de l'aptitude phénotypique. Dans leur modèle, la reproduction se produit en continu et les mâles et les femelles peuvent être dans deux états : réceptifs ou non réceptifs.

L'intérêt de leur formalisation réside dans l'identification préalable des composantes fondamentales qui lient les divers facteurs énumérés dans la littérature comme susceptibles d'agir sur la direction de la sélection intersexuelle (Tableau 9.3). Cela conduit à une réduction du nombre de paramètres au sein du modèle, et, surtout, permet d'exprimer chacun des facteurs en question en fonction d'une combinaison de ces paramètres fondamentaux. Cela évite donc de considérer des relations *a priori* entre sex-ratio opérationnelle et direction de la sélection intersexuelle.

• Facteurs déterminant la direction de la sélection

Kokko et Monaghan (2001) définissent le **ratio des bénéfices attendus de la compétition** (RBAC) comme l'augmentation relative de l'aptitude des mâles *versus* celle des femelles quand le taux d'appariement augmente. Quand $RBAC > 1$, les mâles ont plus à gagner que les femelles à augmenter leur taux d'appariement. La sélection intersexuelle est donc dirigée vers les mâles. Dans le cas inverse, $RBAC < 1$, la sélection est dirigée vers les femelles, le sexe mâle étant alors le sexe rare. Kokko et Monaghan (2001) démontrent ainsi que lorsque la sex-ratio opérationnelle est biaisée en faveur des mâles ($\beta > 1$), les mâles sont le sexe compétitif. Cependant, la valeur seuil de la sex-ratio opérationnelle pour laquelle les mâles deviennent plus compétitifs que les femelles n'est en général pas égale à 1. Si, par exemple, la reproduction est plus coûteuse pour les femelles que pour les mâles, ces derniers peuvent rester le sexe le plus compétitif

TABEAU 9.3 PARAMÈTRES FONDAMENTAUX DU MODÈLE DE KOKKO ET MONAGHAN (2001)
DE DÉTERMINATION DE LA DIRECTION DE LA SÉLECTION INTERSEXUELLE.

Paramètre	Signification	Particularité
α	La sex-ratio à maturité, en nombre total de mâles/nombre total de femelles.	Intègre toute différence de sex-ratio primaire et de mortalité juvénile.
T_F et T_M	Durée des périodes de non-réceptivité des femelles et des mâles.	T_F^{-1} et T_M^{-1} représentent les taux avec lesquels les femelles et les mâles redeviennent réceptifs, c'est-à-dire les taux potentiels de reproduction TPR_F et TPR_M .
β	Sex-ratio opérationnelle (SRO)	
M	Taux de rencontre des partenaires dans une population ayant une SRO équilibrée ($\beta = 1$).	Si la SRO n'est pas équilibrée, le taux de rencontre devient $\frac{M}{\sqrt{\beta}}$ pour les mâles et $M\sqrt{\beta}$ les femelles.
μ_{OF} et μ_{OM}	Taux de mortalité pendant la période de reproduction (c'est-à-dire de non-réceptivité) des femelles et des mâles.	Le coût de reproduction des femelles est $C_F = \mu_{OF}T_F$ (+ $\mu_{OF}T_F$) et la même chose pour les mâles. C correspond à la probabilité de mourir en conséquence de la reproduction en cours.
μ_{IF} et μ_{IM}	Taux de mortalité or reproduction (c'est-à-dire pendant la période de réceptivité) des femelles et des mâles.	
Q_M	En étant sélectives, les femelles peuvent augmenter la qualité de leurs partenaires par un facteur $Q_M > 1$ en n'acceptant qu'une fraction $P_M < 1$ des mâles qu'elles rencontrent.	Le paramètre correspondant pour les mâles est Q_F .
P_M	Fraction des mâles acceptés par les femelles parmi les mâles rencontrés	Le paramètre correspondant pour les mâles est P_F .

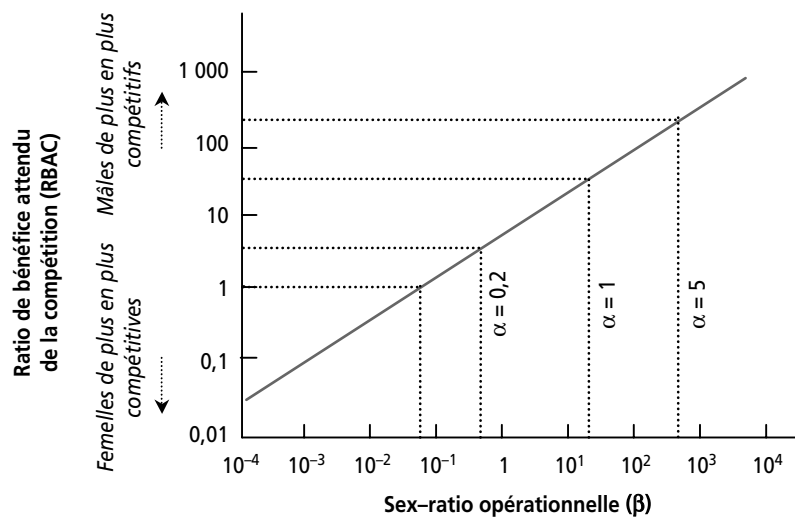


Figure 9.2 Ratio de bénéfice attendu de la compétition (RBAC) en fonction de la sex-ratio opérationnelle (β).

Quand les femelles subissent un coût reproductif fortement supérieur à celui des mâles ($C_F = 0,1$; $C_M = 0,01$), le taux de rencontre M est de 10. La SRO est déterminée par ces paramètres et par la sex-ratio à la maturité, α . Les mâles sont le sexe compétitif (RBAC > 1) quand la mortalité juvénile conduit à une sex-ratio biaisée en faveur des mâles à maturité ($\alpha = 5$), mais aussi quand la sex-ratio à maturité est équilibrée ($\alpha = 1$) ou même sérieusement biaisée en faveur des femelles ($\alpha = 0,2$, soit cinq fois plus de femelles que de mâles). Avec $\alpha = 0,2$, la sex-ratio opérationnelle devient elle aussi biaisée en faveur des femelles ($\beta = 0,43$), mais les mâles restent tout de même le sexe le plus compétitif (RBAC = 4). Avec ces valeurs de paramètres, les mâles restent plus compétitifs que les femelles dès que RBAC > 1, ce qui correspond à une SRO > 0,05 (flèche la plus à gauche). D'après Kokko et Monaghan 2001.

mêmes s'ils sont le sexe limitant numériquement ($SRO < 1$), par exemple à cause d'une plus forte mortalité juvénile des mâles (Figure 9.2). Cela illustre bien le fait que des différences dans le coût de la reproduction peuvent être plus importantes que la sex-ratio opérationnelle dans la détermination de la direction de la sélection intersexuelle (Figure 9.2).

• *Évolution de la sélectivité*

Ensuite, pour étudier l'évolution de la sélectivité, Kokko et Monaghan (2001) comparent deux situations : l'une où les sexes ne discriminent pas entre les partenaires rencontrés (dans ce cas le taux d'appariement est égal au taux de rencontre) et une autre où les individus prennent le temps de choisir les partenaires. La sélectivité dans le choix de partenaire augmente la qualité moyenne des partenaires acceptés, aux dépens d'une réduction du taux d'appariement (Tableau 9.3). Par qualité on entend tout type de bénéfice lié au partenaire, qu'il soit direct ou indirect, qui augmente le gain en aptitude par tentative de reproduction. La sélectivité dans le choix peut envahir la population si l'aptitude des individus exigeants est supérieure à celle des individus non exigeants.

Il apparaît alors que l'évolution de la sélectivité est sous l'influence de quatre facteurs :

a) Tout d'abord, les coûts de reproduction spécifiques à chaque sexe (paramètre C qui dépend des mortalités pendant la période de reproduction). Des coûts élevés favorisent une stratégie sélective chez les individus du sexe qui les paye. Ces coûts augmentent à la fois à travers le taux de mortalité par unité de temps et à travers la durée de la période de non-réceptivité, c'est-à-dire de la période de reproduction (et donc décroissent avec une augmentation du taux potentiel de reproduction).

b) Le taux de rencontre entre les sexes ($\frac{M}{\sqrt{\beta}}$ pour

les mâles et $M\sqrt{\beta}$ les femelles). Un fort taux augmente la sélectivité de choix des deux sexes parce que les individus peuvent rapidement comparer les partenaires potentiels. Des biais dans la sex-ratio opérationnelle ont pour effet de causer des différences de taux de rencontre pour chacun des sexes. Une sex-ratio biaisée en faveur des mâles par exemple (fortes valeurs de β) a pour effet de rendre les mâles moins portés à exprimer un choix car l'évaluation des femelles rencontrées est coûteuse en termes de temps.

c) La mortalité pendant les périodes de réceptivité. Une forte mortalité pendant les périodes de

réceptivité (fort μ_r) a tendance à diminuer la sélectivité dans les choix de partenaire.

d) La variation dans la qualité des partenaires, exprimée comme un compromis entre le degré d'amélioration de la qualité des partenaires (paramètre Q , tableau 9.3), et le taux de rencontre des partenaires de haute qualité (paramètre P , tableau 9.3). Si la qualité des partenaires potentiels est fortement variable, une augmentation significative de la qualité du partenaire peut être obtenue sans trop diminuer le taux d'appariement, ce qui favorise l'évolution de la sélectivité. Lorsque $QP > 1$, la sélectivité est toujours favorisée, indépendamment des taux de mortalité, de la durée de la période de non-réceptivité et des taux de rencontre de partenaires.

• *Quel facteur retenir ?*

L'ensemble des conclusions de Kokko et Monaghan (2001) remettent en cause plusieurs des idées classiquement admises. En particulier, les conclusions ont tendance à mettre en avant d'autres facteurs que la SRO et le taux potentiel de reproduction au profit d'autres facteurs fondamentaux. Par exemple, concernant l'évolution de la sélectivité, Kokko et Monaghan (2001) montrent que dans de nombreux cas, ce ne sont ni la SRO ni le taux potentiel de reproduction qui jouent le rôle majeur, mais plutôt des paramètres comme les coûts différentiels de reproduction des mâles et des femelles. Or, pour de nombreuses raisons pratiques, il existe très peu de mesures séparées de différences entre les sexes dans la survie adulte pendant et en dehors de la reproduction. Ce modèle suggère un rôle plus fondamental de l'investissement parental, estimé par le paramètre m_O , en tant que tel (au sens de Trivers 1972, voir chapitre 10), que ce que les travaux antérieurs tendaient à le faire penser : selon Kokko et Monaghan, si l'on devait vouloir réduire les différents facteurs agissant sur le sens de la sélection sexuelle à un seul paramètre, ce serait le coût de reproduction qui devrait être retenu. Cela montre que la SRO ne détermine pas à elle seule la direction de la sélection sexuelle, et que le taux potentiel de reproduction ne doit pas être vu comme un simple ersatz de la SRO. Au contraire, ces deux paramètres ont des effets indépendants sur la direction de la sélection sexuelle, cela en interaction avec les différences de mortalité liées au sexe pour produire les systèmes d'appariement. Ce résultat explique des situations inexplicables jusqu'alors. Par exemple, chez le poisson cardinal *Apogon notatus*, le taux potentiel de reproduction des femelles est plus du

double de celui des mâles, et pourtant cette espèce ne montre pas une inversion de rôle des sexes (Okuda 1999). Cela est dû à la forte mortalité des femelles, qui peut en partie résulter du plus grand taux de reproduction des femelles. Le modèle de Kokko et Monaghan montre que l'on peut avoir des situations où c'est le sexe ayant le plus fort coût de reproduction qui reste le plus sélectif dans ses choix de partenaire. C'est le cas chez le papillon *Operophtera brumata* où le taux de reproduction des mâles est limité par des coûts importants de production des spermatophores et où ce sont les mâles, et non pas les femelles, qui sont exigeantes, en dépit d'une sex-ratio opérationnelle fortement biaisée en faveur des mâles (Van Dongen *et al.* 1998).

Ce modèle ne nie cependant pas le fait que la sex-ratio opérationnelle et le taux potentiel de reproduction soient de bons prédicteurs de la compétition sexuelle. Mais la raison en est que la plupart des paramètres impliqués covarient. De ce fait, tous les autres facteurs étant égaux par ailleurs, une différence en taux potentiel de reproduction biaise la SRO, et ces deux paramètres « tirent » le système de reproduction dans la même direction. Chez les mammifères par exemple, les différences entre mâles et femelles dans les coûts de reproduction sont si importantes qu'elles entraînent une sex-ratio opérationnelle fortement biaisée en faveur des mâles. Séparer les effets des différents facteurs dans de telles espèces serait alors particulièrement difficile. Un tel objectif est plus facile à atteindre chez des espèces à soins biparentaux, comme beaucoup d'espèces d'oiseaux ou de poissons.

Cependant, cette approche ne permet pas aux divers paramètres d'évoluer dans le temps : les soins parentaux sont fixés de même que les mortalités spécifiques des sexes. Seule une approche par la théorie des jeux appliquée au choix mutuel de partenaires dans laquelle les mortalités dépendraient de la stratégie parentale de l'individu, tout en tenant compte de la possibilité d'appariement par type, pourrait permettre de savoir si les conclusions de ce modèle sont véritablement générales.

9.2.3 Comment mesurer la sélection sexuelle ?

À divers titres, les chercheurs peuvent être intéressés à évaluer quels sont les traits qui contribuent à assurer le succès d'appariement des individus, à quantifier l'intensité de la sélection sexuelle s'exerçant sur chacun de ces traits, et à comparer ces intensités entre populations naturelles. Il n'existe pas de méthode de mesure de la sélection propre aux études de sélection

sexuelle. Il existe en revanche tout un arsenal de méthodes disponibles pour quantifier la sélection naturelle dans les populations (*cf.* Manly 1985, Endler 1986, Brodie *et al.* 1995), méthodes dont l'exposé détaillé dépasserait le cadre du présent ouvrage. Parmi les méthodes régulièrement utilisées, il convient de citer les méthodes développées par Lande (1979), Lande et Arnold (1983) et Arnold et Wade (1984a et b). Ces méthodes permettent notamment de déterminer si une relation existe entre l'aptitude phénotypique (mesurée dans le cadre de la sélection sexuelle d'après l'accès aux partenaires reproducteurs) et le degré d'expression d'un ou plusieurs traits, d'évaluer la forme de cette relation, et de prédire les modifications générées par la sélection dans la distribution des traits d'une génération à la suivante. Ces méthodes sont par essence des méthodes de régression.

Le **différentiel de sélection linéaire** univarié décrit ainsi la composante linéaire de la sélection. Il correspond à la pente moyenne de la régression de l'aptitude sur la valeur du trait considéré. Ce différentiel de sélection est mathématiquement équivalent à la covariance entre l'aptitude et le trait étudié (Endler 1986) et mesure la force de déplacement de la moyenne du trait considéré en une génération sous l'effet de la sélection directionnelle. Le **différentiel de sélection non linéaire** permet quant à lui de décrire la courbure éventuelle de la relation entre l'aptitude et le trait. Il exprime le changement dans la variance du trait qui est produit soit par l'action de la sélection stabilisante, soit par l'action de la sélection diversifiante. En divisant le différentiel de sélection par l'écart type de la distribution du trait avant sélection, on obtient une estimation standardisée de l'**intensité de la sélection** qui peut être comparée entre populations. Les méthodes de sélection univariées ne permettent cependant pas de distinguer entre les effets directs et indirects de la sélection. Cette distinction n'est possible que grâce à l'emploi de techniques de régression multiple qui permettent de calculer des gradients de sélection, linéaires ou quadratiques (Arnold et Lande 1983).

9.3 LA SÉLECTION INTRASEXUELLE

9.3.1 Évolution du dimorphisme de taille

a) Quelques aspects théoriques

Les conflits physiques opposant des individus de même sexe sont fréquents dans la nature et favorisent l'évolution de structures offensives ou défensives, ou

encore de signaux permettant aux individus de menacer leurs rivaux. Le coût en viabilité (lié à l'investissement en énergie, ou à un risque de prédation accru) attaché au développement de telles structures n'est pas un problème en soi dès lors qu'il est compensé par un avantage conséquent dans l'accès aux partenaires reproducteurs. Cependant, la capacité compétitive d'un mâle en situation de compétition par interférence ne dépend pas tant de sa taille absolue (ou de la taille absolue de ses armements) mais plutôt de sa taille relative (ou de la taille relative de ses armements) en regard des autres mâles de la population. Cela peut conduire à une véritable escalade évolutive dans le développement de la taille du corps des mâles ou dans la taille de certains armements et expliquer en partie pourquoi chez certaines espèces les mâles sont largement plus grands et plus lourds que les femelles et disposent d'armements démesurés. Si les armements présentent un certain degré d'héritabilité, une sélection directionnelle va, au fil des générations, favoriser les plus grands mâles, ou ceux disposant des armements les plus redoutables, et, dans le même temps, diminuer la viabilité moyenne des mâles de la population. Un tel processus peut conduire *a priori* à différentes situations (Harvey et Bradbury 1991). La « course aux armements » évolutive engagée entre les mâles peut se perpétuer jusqu'à ce que les mâles deviennent si rares que la population est finalement vouée à l'extinction. La sélection sexuelle a ainsi été invoquée pour rendre compte de la tendance à l'augmentation de la taille du corps au sein de plusieurs lignées fossiles de mammifères, peut-être à l'origine de leur extinction (Ghiselin 1974, Maynard Smith et Brown 1986). Une seconde possibilité consiste en l'apparition au sein des populations de variations cycliques de la taille des mâles. Les plus grands mâles envahiraient dans un premier temps la population jusqu'à ce que les mâles adultes deviennent si rares que des mâles de plus petite taille deviendraient favorisés et pourraient à leur tour envahir, réinitialisant ainsi le processus. Enfin la troisième solution consiste en une distribution de la taille des mâles correspondant à un équilibre entre les coûts et les bénéfices associés à l'exagération de la taille ou des armements.

Différents types de modèles ont été construits pour rendre compte des conditions d'évolution de caractères sexuels secondaires par course aux armements. Ils peuvent être basés sur une approche par la théorie des jeux impliquant une reproduction de type haploïde (Parker 1983a), ou incorporer un déterminisme génétique plus réaliste, de type diploïde (Maynard

Smith et Brown 1986). Ces modèles se rejoignent sur leurs conclusions générales : quand la stabilité est atteinte, on obtient une distribution polymorphique des valeurs du trait mâle, dont la valeur moyenne s'éloigne de l'optimum utilitaire. Cette stabilité a d'autant plus de chances d'être atteinte que les coûts en survie attachés à l'exagération du trait mâle augmentent de manière exponentielle pour chaque accroissement de la valeur du trait, que le coût d'affrontement entre mâles de même taille est important, et qu'il existe une variation d'origine environnementale dans la production du trait. Lorsque ces conditions ne sont pas remplies, on peut alors obtenir des phénomènes d'extinction ou des variations cycliques de la taille des mâles. Cependant, ces dernières ne sont prédites que par le modèle haploïde. Ces résultats théoriques soutiennent donc l'affirmation de Darwin selon laquelle la compétition intrasexuelle peut conduire à l'exagération stable de certains traits mâles en dépit d'une diminution de la viabilité moyenne des mâles.

Parker (1983a) a en outre précisé quels facteurs de l'environnement sont susceptibles d'influencer l'investissement des mâles dans le développement de la taille ou des armements. D'un point de vue évolutif, le niveau stable d'investissement dans la taille ou les armements devrait augmenter avec le nombre relatif de femelles à défendre par rapport au nombre de mâles défendant des femelles. Il devrait en revanche diminuer lorsque la variance phénotypique d'origine environnementale est forte. Enfin, il devrait être plus élevé lorsque la distribution de la valeur du trait est biaisée en faveur des valeurs faibles. Chez les vertébrés, il est fréquent que la taille et le poids des mâles, ainsi que le développement de leurs armements dépendent de l'âge des individus. Les individus âgés étant plus rares que les jeunes, la distribution du trait est alors généralement biaisée vers les valeurs faibles. À l'inverse chez les insectes, la distribution de la taille chez les adultes suit généralement une loi normale. Selon Parker, donc, l'investissement moyen dans la taille et les armements devrait être plus grand chez les vertébrés que chez les insectes.

L'évolution du dimorphisme de taille sous l'effet de la sélection intrasexuelle n'implique cependant pas forcément une course aux armements et peut même, sous certaines conditions, aboutir à une taille moyenne des mâles adultes inférieure à celle des femelles adultes. Il peut en être ainsi lorsqu'il existe une forte compétition par exploitation pour inséminer les femelles. Dans une telle situation, il peut être avantageux pour un mâle de terminer précocement sa croissance

afin de rencontrer et inséminer les femelles avant les plus grands mâles qui investissent un temps plus long dans la croissance. À terme, cet avantage peut induire un phénomène de protandrie, qui survient chez certaines espèces d'invertébrés lorsque les mâles ont un temps de croissance plus court, émergent avant les femelles, et leur sont inférieurs en taille (Wicklund et Fagerström 1977, Singer 1982). Une plus petite taille peut aussi être favorable aux mâles lorsque la compétition pour l'accès aux femelles prend place dans un espace à trois dimensions (eau, air) où les capacités de déplacement, la manœuvrabilité et l'agilité jouent un rôle déterminant (Ghiselin 1974). Enfin, si à forte densité, les interactions entre mâles peuvent être nombreuses et favoriser l'évolution d'une plus grande taille, plus efficace dans les affrontements directs entre mâles, à faible densité, en revanche, la capacité de détecter et localiser précocement les femelles réceptives peut s'avérer être un avantage primordial. Cette situation devrait favoriser l'amplification des organes sensoriels des mâles et de leurs capacités locomotrices. L'avantage d'une plus grande taille serait alors dû à une compétition par exploitation plutôt qu'à une compétition par interférence.

b) Études empiriques

► Avantage d'une plus grande taille chez les vertébrés mâles

L'importance de la compétition entre mâles dans l'évolution du dimorphisme de taille est bien illustrée par certaines espèces de pinnipèdes. Ainsi chez l'éléphant de mer, *Mirounga angustirostris*, la saison de reproduction voit les mâles se disputer le contrôle de groupes de femelles en s'affrontant physiquement. Les femelles se regroupent sur quelques plages peu accessibles aux prédateurs pour s'accoupler et mettre bas, et y séjournent durant les trois mois que dure la saison de reproduction. L'organisation sociale de la reproduction chez cette espèce est de type polygyne, avec un seul mâle pouvant monopoliser l'accès à plusieurs dizaines de femelles. Les combats entre mâles impliquent des heurts violents de la tête et du torse entre adversaires et des morsures, et seuls les plus grands mâles parviennent à prendre le contrôle d'un groupe de femelles. Les mâles les plus petits et les jeunes mâles sont régulièrement chassés par les mâles dominants, et ont peu de chances de parvenir à s'accoupler avec une femelle (LeBœuf 1974, Deutsch *et al.* 1990). Une grande taille procure un second avantage en ce sens qu'elle augmente l'endurance des mâles qui sont ainsi capables de maintenir leur

contrôle sur toute la durée de la saison de reproduction en dépit de sévères pertes d'énergie liées aux combats. En effet, la capacité de stockage de réserves énergétiques augmente plus rapidement avec la taille du corps que les coûts métaboliques (Calder 1984). Moins d'un tiers des mâles présents sur les plages où séjournent les femelles parviennent à s'accoupler au cours d'une saison de reproduction. La compétition entre mâles est si intense qu'il arrive fréquemment que les mâles meurent avant d'avoir eu l'opportunité de se reproduire. À l'inverse, ceux qui parviennent à accéder aux femelles ont généralement un succès reproducteur disproportionné. LeBœuf et Reiter (1988) ont ainsi estimé que 8 mâles avaient fécondé à eux seuls 348 femelles ! Une telle situation entraîne une forte pression de sélection en faveur d'une grande taille chez les mâles. Une taille conséquente n'est atteinte qu'à un certain âge, et la variance dans le succès reproducteur des mâles est nettement supérieure à celle des femelles (Figure 9.3). Chez cette

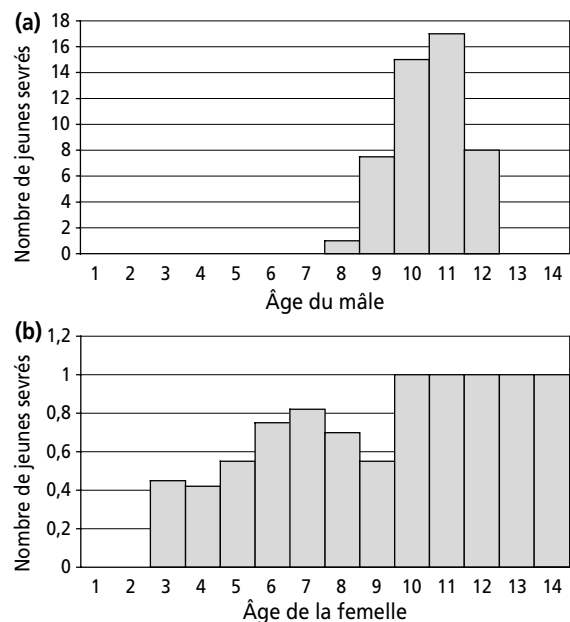


Figure 9.3 Succès reproducteur moyen chez les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*).

Succès reproducteur des mâles (a) et des femelles (b) en fonction de l'âge. Notez la différence des ordonnées dans les deux graphiques. Le succès reproducteur correspond pour un mâle donné au nombre estimé de jeunes sevrés dont la paternité a pu lui être attribuée. Cette même valeur correspond pour chaque femelle au nombre de jeunes sevrés qu'elle a engendrés. Chez les mâles, le succès est concentré dans les classes d'âge les plus âgées et les plus grands individus, alors que chez les femelles, l'effet de l'âge est nettement moins prononcé. D'après Le Bœuf et Reiter 1988.

espèce, le dimorphisme de taille entre mâles et femelles est particulièrement prononcé, un mâle adulte étant en moyenne trois fois plus lourd qu'une femelle adulte. Cependant la même corrélation entre succès dans l'accès aux partenaires sexuels et taille corporelle se retrouve chez les mâles de plusieurs autres espèces de vertébrés présentant un dimorphisme sexuel de taille moins impressionnant (Clutton-Brock *et al.* 1982, Poole 1989, Madsen *et al.* 1993, Fisher et Lara 1999).

➤ Taille du corps ou taille des armements ? L'exemple des forficules

En pratique, il n'est pas toujours facile de juger si l'avantage observé d'une plus grande taille est directement lié à la taille du corps en elle-même ou à la taille d'un trait en particulier. En effet, une sélection directionnelle et positive sur la taille du corps aura généralement pour effet d'entraîner une augmentation corrélée de la taille des caractères morphologiques. De ce fait, la relation entre la taille du corps et celle des armements est souvent allométrique (Gould 1974, Harvey et Pagel 1991 ; cf. chapitre 3). Cette situation se rencontre par exemple chez la forficule européenne, *Forficula auricularia*, ou perce-oreille. Chez cet arthropode, la taille des adultes est déterminée par la taille à l'émergence. L'espèce est sexuellement dimorphique, les mâles possédant des forceps plus grands et de forme différente de ceux des femelles (Radesäter et Halldorsdottir 1993, Tomkins et Simmon 1996). Qui plus est, il existe chez les mâles un dimorphisme, avec des petits mâles munis de petits forceps et de grands mâles pourvus de grands forceps. Des affrontements sérieux ont lieu entre mâles pour l'accès aux femelles chez les différentes espèces de forficules, et l'issue de ces affrontements semble être influencée à la fois par la taille des forceps et celle du corps (Moore et Wilson 1993, Radesäter et Halldorsdottir 1993, Briceno et Eberhard 1995). Or, la part relative de la taille du corps et de celle des forceps dans la détermination de la capacité compétitive des mâles n'est pas facile à établir car les deux caractères sont fortement corrélés (Eberhard et Gutierrez 1991, Radesäter et Halldorsdottir 1993). Pär Forslund (2000) s'est attaqué à ce problème en réalisant une série d'expériences au laboratoire, mettant en présence une femelle et deux mâles et enregistrant lequel des deux mâles sortait vainqueur de la confrontation, c'est-à-dire obtenait de copuler le plus longtemps avec la femelle. Dans une première expérience (l'expérience « forceps »), les mâles étaient appariés selon leurs poids (qui est étroitement corrélé à la taille du corps), mais différaient par

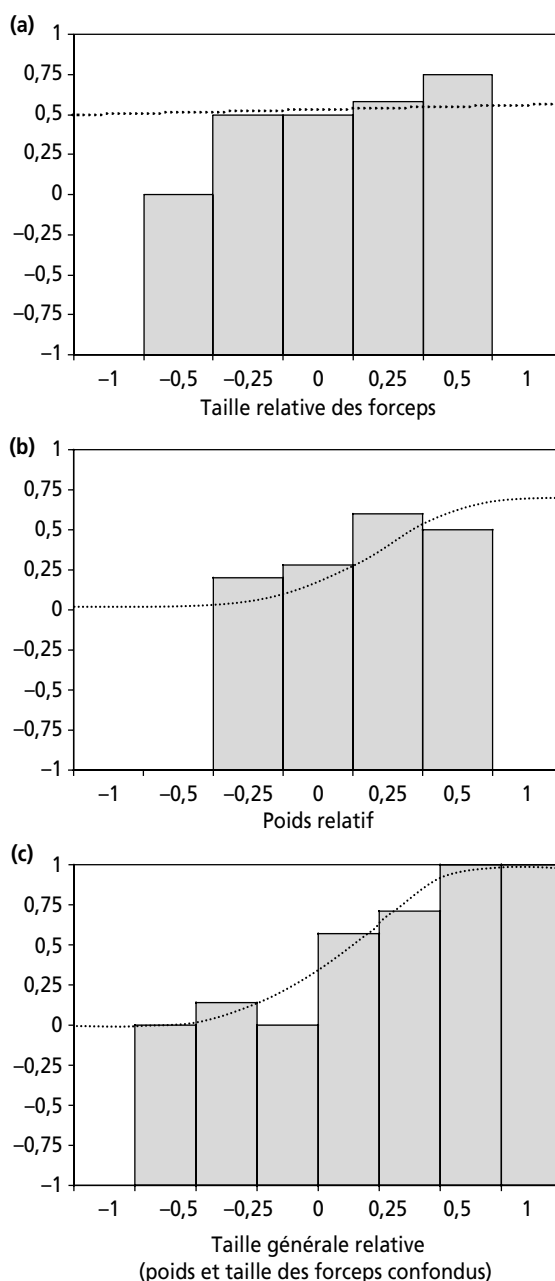


Figure 9.4 Taille du corps et taille de l'armement et issue des combats chez la perce-oreille *Forficula auricularia*.

Résultats des expériences de compétition pour l'accès à une femelle chez les forficules mâles. Les trois graphiques représentent la probabilité de victoire en fonction (a) de la taille relative des forceps, (b) du poids relatif, (c) de la taille générale relative (poids et taille des forceps confondus). Pour chaque graphique, les histogrammes correspondent aux observations (pourcentages de victoire par tranche de 0,25 de la taille relative des forceps) et la ligne pointillée représente la probabilité de victoire estimée par une régression logistique. Modifié d'après Forslund (2000).

la taille de leurs forceps. Dans une seconde série d'expériences (l'expérience « poids »), les mâles avaient sensiblement la même taille de forceps mais différaient par leur poids. Enfin, dans une troisième série d'expériences (l'expérience « taille »), des petits mâles (de faible poids et de faible taille de forceps) entraient en compétition avec des grands mâles (de poids élevé et possédant des forceps de grande taille, figure 9.4). Au cours de l'expérience « forceps », les individus aux forceps les plus longs n'ont pas été plus efficaces que les mâles possédant des forceps courts pour copuler avec la femelle. Dans l'expérience « poids », les mâles les plus lourds étaient significativement plus efficaces. Au sein de l'expérience « taille », pour laquelle un mâle était à la fois plus lourd et pourvu de plus grands forceps que son concurrent, la probabilité de vaincre était significativement et positivement liée au poids mais pas à la taille des forceps. En fin de compte, ces résultats indiquent que c'est le poids relatif, bien plus que la taille des armements qui est crucial pour l'issue de la compétition.

► **Avantage aux petits mâles :
le cas de l'araignée *Misumena vatia***

Chez différentes espèces d'araignées, il existe un fort dimorphisme sexuel de taille, certaines femelles chez les genres *Misumena* et *Misumenoides* pouvant être deux fois plus grandes que les mâles et près de cent fois plus lourdes. Legrand et Morse (2000) ont étudié les facteurs impliqués dans le maintien de ce dimorphisme chez l'espèce *M. vatia*. Les mâles adultes remarquablement plus petits que les femelles sont pourvus de pattes relativement plus longues et sont plus actifs. Cette différence relève en fait d'un phénomène de protandrie, le développement nymphal étant plus rapide chez les mâles et impliquant un nombre plus réduit de stades. Cette protandrie est avantageuse du fait du très faible effectif et de la très faible densité des populations. Bien que lors des oppositions directes entre mâles, les individus les plus grands sont favorisés, de telles rencontres sont très rares. Qui plus est, les femelles sont très peu mobiles, très dispersées et ne signalent pas leur présence. Dans ce contexte, les pattes relativement plus longues des mâles, qui leur confèrent une plus grande rapidité de déplacement, constituent un avantage déterminant pour localiser les femelles. De fait, Legrand et Morse (2000) ont établi que chez *M. vatia* les mâles sont capables de parcourir jusqu'à 13,5 mètres en 30 minutes, une distance que les femelles mettraient plusieurs jours à couvrir.

► **Évolution du dimorphisme de taille
en l'absence de sélection intrasexuelle**

Si la compétition entre mâles est régulièrement invoquée pour rendre compte des différences de taille entre mâles et femelles chez différentes espèces, il faut se garder de conclure que tout dimorphisme sexuel de taille implique forcément la sélection intrasexuelle. Le dimorphisme sexuel s'accroissant d'autant plus qu'un sexe est grand et l'autre petit, il en résulte qu'une sélection rendant les femelles plus petites contribue à augmenter le dimorphisme sexuel de taille. C'est ce qu'ont récemment mis en évidence Karubian et Swaddle (2001) à partir d'une analyse comparative effectuée sur un clade d'espèces d'oiseaux. Ils ont montré, à partir de la reconstruction des caractères ancestraux (*cf.* chapitre 3) que le dimorphisme de taille pouvait en fait être attribué à une sélection pour une diminution de la taille des femelles.

Par ailleurs, il est aussi nécessaire de s'interroger sur l'origine du dimorphisme sexuel de taille du point de vue des mécanismes impliqués. Le dimorphisme de taille résulte d'une combinaison entre des patterns de croissance différents entre les sexes et une sélection s'exerçant sur les individus pendant leur croissance. Cependant, la vaste majorité des études se concentre sur l'étude du dimorphisme sexuel chez les adultes. Une étude originale a cependant été récemment menée sur l'ontogenèse du dimorphisme de taille chez un passereau nord-américain, le roselin familier *Carpodacus mexicanus* (Badyaev *et al.* 2001). Chez cette espèce, l'allure de la croissance diffère entre mâles et femelles selon les traits considérés. D'une manière globale, les femelles ont pour la plupart des traits une croissance plus rapide, mais la croissance des mâles s'effectue sur une plus longue période de temps. Par ailleurs, le dimorphisme sexuel de différents traits se développe à différentes périodes de l'ontogenèse. La sélection naturelle opérant sur les traits morphologiques à la fin de la période de croissance était importante et capable d'annuler ou de renverser les dimorphismes résultant d'asymétries de croissance entre les sexes. En conséquence, le dimorphisme observé au stade adulte était dû, pour une très large part, à la sélection opérant sur les stades juvéniles. Cette étude est intéressante car elle suggère que des différences entre populations distinctes dans le degré de dimorphisme mesuré au stade adulte pourraient être en partie produites par des conditions environnementales contrastées opérant pendant la croissance des organismes.

Ces deux études nous engagent donc à une certaine prudence dans l'interprétation des facteurs responsables du dimorphisme sexuel de taille. Les forces sélectives susceptibles de conduire à un tel dimorphisme sont certainement multiples et susceptibles de varier entre les espèces. Pour importante qu'elle soit, la sélection intrasexuelle ne s'exerce pas indépendamment d'autres forces sélectives et des contraintes de développement.

9.3.2 Évolution et conséquences du gardiennage précopulatoire

Chez de nombreuses espèces animales, les mâles cherchent à rester autant que possible aux alentours immédiats de leurs femelles lors que celles-ci sont fécondes. C'est ce que l'on appelle le comportement de **gardiennage du partenaire** (en anglais *mate guarding*). Selon les groupes zoologiques, ce comportement peut prendre des formes très variées. Chez les oiseaux monogames par exemple, pendant la période précédant la ponte complète, le mâle tente de rester auprès de sa femelle quelle que soit son activité. Certains mâles arrivent ainsi à passer quasiment 100 % de leur temps à côté de leur femelle. Ce faisant, ils peuvent empêcher tout accouplement de leur femelle avec un autre mâle et éviter ainsi d'élever ensuite des poussins qui ne sont pas génétiquement les leurs. Chez certains insectes comme les libellules, où il y a un avantage en termes de chance de féconder des œufs au mâle qui a copulé le dernier avec une femelle, les mâles peuvent après l'accouplement, s'accrocher par le bout de leur abdomen au niveau du cou de la femelle qu'ils viennent de féconder et la maintenir ainsi tant que celle-ci n'a pas fini de pondre. Ils s'assurent ainsi de leur paternité sur les œufs pondus. Chez d'autres invertébrés, les mâles pratiquent avant la ponte un gardiennage précopulatoire en s'accrochant au dos de la femelle. Nous reviendrons en détail sur ce comportement dans le chapitre 10, mais nous allons parler ici de ce dernier cas.

Le **gardiennage précopulatoire**, ou **amplexus**, consiste pour un mâle à demeurer à proximité ou à s'accrocher temporairement à une femelle jusqu'au moment où celle-ci sera fécondable. Une fois l'accouplement réalisé, le mâle abandonne la femelle. Observée chez différentes espèces de vertébrés et d'invertébrés, cette stratégie compétitive semble répondre à des conditions particulières (Parker 1974, Grafen et Ridley 1983, Ridley 1983). Elle est, en effet, caractéristique des espèces chez lesquelles i) la période de réceptivité des femelles est cyclique et limitée dans le temps, ii) les périodes de réceptivité des différentes femelles

ne sont pas synchrones, et iii) les mâles sont disponibles pour se reproduire de manière quasi continue. Lorsqu'il existe autant de mâles sexuellement matures que de femelles sexuellement matures dans la population, il en résulte une asymétrie entre mâles et femelles, asymétrie entraînant un biais de la sex-ratio opérationnelle en faveur des mâles, et donc une forte compétition intrasexuelle. Si les mâles sont capables d'estimer la distance à laquelle une femelle se trouve de sa phase de réceptivité, il leur devient possible, à travers le gardiennage précopulatoire, de monopoliser les femelles les plus proches de cette phase, et donc d'optimiser leur recherche de partenaires sexuels (voir les figures 2.1 et 2.2).

Chez différentes espèces d'invertébrés, le gardiennage précopulatoire s'accompagne souvent d'une forte corrélation entre la taille des mâles et des femelles en amplexus (voir la figure 2.1). Même si différents facteurs peuvent *a priori* rendre compte de cette corrélation (cf. chapitre 2), il semble qu'elle résulte essentiellement de la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles les plus fécondes. En effet, chez plusieurs espèces où est observé un gardiennage précopulatoire, la fécondité des femelles tend à augmenter de manière exponentielle avec leur taille. Les mâles s'accouplant avec les plus grandes femelles laissent donc plus de descendants. Deux types de compétition peuvent opposer les mâles. Par exemple chez les amphipodes, les petits mâles en amplexus peuvent être évincés par des mâles plus gros (Ward 1983) : il s'agit d'une compétition par interférence. Cependant, chez cette même espèce, la compétition entre mâles peut aussi s'effectuer par exploitation. Certaines études ont en effet démontré qu'il existait un coût physiologique lié à l'amplexus chez les amphipodes et que ce coût augmentait avec la taille des femelles (Robinson et Doyle 1985, Plaistow *et al.* 2003). Elwood et Dick (1990) ont émis l'hypothèse que ce coût augmente avec la durée du gardiennage et que seuls les grands mâles disposeraient de ressources énergétiques suffisantes pour entrer en amplexus avec de grandes femelles lorsque celles-ci sont loin de la mue. Ce faisant, les grands mâles monopoliseraient les grandes femelles, ne laissant d'autre possibilité aux plus petits mâles de s'accoupler avec les petites femelles. Cette forme de compétition ne suppose pas d'affrontement direct entre les mâles mais peut produire, à terme, les mêmes patterns d'appariement. Quelle forme de compétition entre mâles prédomine dans les populations dépend vraisemblablement de la sex-ratio opérationnelle et de la densité des populations.

9.4 LA SÉLECTION INTERSEXUELLE

Nous avons vu dans le paragraphe 9.2.2 (e) que la direction de la sélection intersexuelle est sous le contrôle de plusieurs facteurs tant et si bien que le sexe susceptible d'influencer l'évolution des caractères du sexe opposé peut varier selon les traits d'histoire de vie des espèces et les circonstances écologiques. Reste que, en moyenne, on observe, à travers les espèces, une certaine prépondérance du choix des femelles. Cette prépondérance sera largement reflétée dans les exemples qui suivent, ce qui ne doit pas faire oublier que la sélection intersexuelle peut tout aussi bien entraîner une évolution des caractéristiques des femelles en conséquence des préférences exprimées par les mâles.

Par ailleurs, il serait faux de penser que la sélection intersexuelle implique forcément un **choix actif** de la part d'un des deux sexes. Dans certains cas, la saison de reproduction est si courte qu'il devient impossible de consacrer du temps à évaluer différents partenaires potentiels. Dans de tels cas, une stratégie optimale pour les femelles pourra consister à s'apparier avec le premier mâle venu. Cela n'empêche pas la sélection intersexuelle d'opérer. En effet, les caractères mâles qui faciliteront les rencontres avec les femelles seront favorisés, que ces caractères permettent aux mâles eux-mêmes de repérer les femelles (organes sensoriels) ou qu'ils permettent aux femelles de plus rapidement détecter les mâles (couleurs vives des mâles, émissions sonores). L'**attraction passive** des femelles peut alors produire les mêmes effets que générerait un choix actif de leur part, à savoir que les femelles tendront à s'apparier plus souvent avec certains phénotypes mâles qu'avec d'autres (Parker 1983b, Arak 1988). En pratique, il n'est pas forcément aisé de distinguer entre choix actif et attraction passive. Néanmoins, dans de nombreux cas, il est possible de mettre en évidence une forme de choix actif de la part des femelles. Comme dans le cas du choix des proies décrit dans le chapitre 5, nous considérerons que s'il y a choix, une certaine valeur doit être maximisée à travers ce processus. De façon ultime, la valeur maximisée doit être l'aptitude phénotypique de l'individu qui exerce ce choix. La maximisation de l'aptitude phénotypique dans le contexte de la sélection d'un partenaire reproducteur peut prendre des formes variées et subtiles, notamment à travers l'obtention de **bénéfices directs** ou **indirects**.

9.4.1 Obtention de bénéfices directs

Nous verrons dans la section 9.4.2 que d'une manière générale, les modèles ayant abordé la question de l'évolution des stratégies de choix du partenaire sexuel ont postulé l'existence d'une héritabilité des caractères sexuels secondaires et des préférences. Une telle approche revient à présupposer l'existence de **bénéfices indirects**, c'est-à-dire s'exprimant dans les générations à venir. Cependant, nous verrons dans cette même section que les arguments empiriques en faveur de l'existence réelle de tels bénéfices indirects restent encore peu nombreux. Une des raisons du manque de cas documentés peut être dû à la relative difficulté de montrer l'existence de bénéfices indirects.

Quoi qu'il en soit, l'accent mis dans les divers modèles sur la nécessaire héritabilité des caractères sexuels secondaires et des préférences tend à occulter l'importance des bénéfices que les individus peuvent obtenir **directement** (c'est-à-dire lors de la reproduction en cours) à travers leur choix d'un partenaire sexuel (Andersson 1994). Pourtant, les conséquences directes du choix des individus sur la production d'une descendance sont nombreuses et variées, en termes de fécondité accrue, de qualité des soins parentaux, d'accès aux ressources (nourriture, territoire), ou encore de protection vis-à-vis de différentes formes d'agression (prédateurs, harcèlement sexuel).

a) Capacité d'insémination des mâles et fécondité des femelles

Si la fonction essentielle de l'accouplement est la procréation, les femelles ont intérêt à s'assurer que leurs partenaires disposent d'assez de sperme pour fertiliser tous les œufs qu'elles produisent. En effet, chez différentes espèces, les mâles ne peuvent pas produire du sperme en quantité illimitée et doivent, à certains moments, faire face à un épuisement de leurs réserves (Dewsbury 1982, Birkhead et Møller 1992). Il a été suggéré que le risque de fertilisation incomplète pourrait influencer les décisions d'appariement des femelles, mais les arguments empiriques en faveur de cette hypothèse restent encore ténus (Andersson 1994). Quelques expériences ont cependant permis d'établir un lien entre le choix des femelles et un accroissement de la fertilité et de la fécondité. Chez une espèce de coléoptère, *Stator limbatus*, les femelles préfèrent s'accoupler avec les plus gros mâles et ce choix résulte en une fécondité accrue (Savalli et Fox 1998). Chez la punaise *Nezara viridula*, les femelles à qui on a laissé l'opportunité de choisir leurs partenaires sexuels

ont produit plus d'œufs fertiles au cours de leur vie que celles à qui on avait alloué un partenaire reproducteur au hasard (McLain 1998). L'incertitude sur les capacités d'insémination des mâles devrait en outre conduire les femelles à s'accoupler avec plusieurs mâles pour éviter les accouplements stériles. L'accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles, ou **polyandrie**, se produit chez beaucoup d'espèces, et un grand nombre d'hypothèses ont été avancées pour rendre compte de ce phénomène (Andersson 1994, Arnquist et Nilsson 2000). Récemment, Baker *et al.* (2001) ont conclu que la principale fonction des accouplements multiples chez les femelles de *Cyrtodiopsis dalmanni*, une espèce de mouche à yeux pédonculés, était d'assurer à la femelle une quantité suffisante de sperme pour fertiliser ses œufs. Cela peut être dû à la taille réduite de l'éjaculat des mâles en regard de la capacité de stockage du sperme de la femelle. Cette asymétrie ne semble pas être un phénomène isolé (Eberhard 1996) chez les insectes où il a été par ailleurs démontré qu'une seule copulation est souvent insuffisante pour maximiser la fécondité des femelles (Arnquist et Nilsson 2000).

En revanche, il existe de nombreux travaux qui démontrent l'existence d'une préférence chez les mâles pour les femelles les plus fécondes. Dès lors qu'il existe des différences sensibles de fécondité entre les femelles et que les opportunités d'accouplement sont limitées (dues à une faible capacité d'insémination des mâles, à une faible densité de femelles, à un temps d'accouplement considérable, ou encore à un risque accru de prédation pendant l'accouplement), les mâles devraient se montrer plus discriminants dans leur comportement sexuel (Trivers 1972). Cela est particulièrement vrai chez les arthropodes, les poissons et les amphibiens, où la fécondité des femelles tend à augmenter avec leur taille selon une progression exponentielle, de telle sorte qu'une faible différence de taille se traduit par une différence conséquente en termes de fécondité. De fait, chez ces espèces les mâles ont une préférence marquée pour les plus grandes femelles (Gwynne 1981, McLain et Boromisa 1987, Côté et Hunte 1989, Olsson 1993).

b) Protection et sécurité

Le choix d'un partenaire disposant de qualités particulières peut permettre de réduire le risque de prédation. Chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, ce risque est accru lorsque l'attention visuelle doit être partagée entre l'exécution d'une tâche particulière (picorer le sol, se toiletter) et la surveillance de l'environnement.

Diminuer le risque de prédation en investissant plus de temps dans la surveillance de l'environnement implique alors une diminution de l'efficacité de la tâche en cours (voir le chapitre 12). Ce dilemme peut être en partie résolu au sein des couples lorsque la surveillance est partagée, chaque sexe bénéficiant de l'effort de surveillance de son partenaire. S'associer à un mâle particulièrement vigilant peut donc permettre à une femelle de consacrer plus de temps à la quête alimentaire et d'obtenir ainsi une plus grande quantité de ressources. Ce gain aura alors des conséquences directes en termes de fécondité à travers la production d'une plus grande ponte ou un investissement plus conséquent dans chaque œuf. On s'attend alors à ce que chez certaines espèces, les femelles se montrent particulièrement attirées vers les mâles les plus vigilants. Cette prédiction a été vérifiée chez la perdrix grise, *Perdix perdix*. Cette espèce de galliforme est monogame et présente un dimorphisme sexuel réduit. Une tâche rousse en forme de fer à cheval, présente uniquement sur le poitrail des mâles, constitue le seul caractère morphologique saillant sexuellement dimorphique. Cependant, ce trait a peu d'influence sur la préférence des femelles lors de la sélection d'un partenaire (Beani et Dessi-Fulgheri 1995) qui apparaissent plus sensibles au niveau de vigilance des mâles. Le comportement de vigilance consiste chez cette espèce en une position d'alerte stéréotypée, tête relevée, cou tendu et ailes plaquées le long du corps. Il est plus fréquemment employé par les mâles qui peuvent allouer jusqu'à 65 % de leur temps à la surveillance de l'environnement (Dahlgren 1990). Au sein d'expériences conduites en conditions contrôlées, Dahlgren (1990) a démontré que les femelles de perdrix grise exprimaient une forte préférence pour les mâles les plus vigilants.

La protection conférée par un mâle possédant certaines qualités ne s'exerce pas uniquement vis-à-vis des prédateurs, mais peut aussi concerner les interactions avec les congénères. Pendant la saison de reproduction, les femelles de certaines espèces peuvent être soumises à un véritable harcèlement sexuel de la part des mâles cherchant à forcer les copulations ou les sollicitant avec une ardeur démesurée. Un tel harcèlement peut se poursuivre après que les femelles ont formé un couple stable avec un mâle. Les accouplements au sein du couple peuvent alors être violemment interrompus par des mâles rivaux, avec des risques de blessure pour les femelles. Le choix d'un mâle socialement dominant (Trail 1985) ou d'un mâle de grande taille moins exposé aux assauts

des autres mâles (Borgia 1981) protège les femelles du risque de harcèlement.

c) Accès aux ressources

► Apports nutritifs par les cadeaux nuptiaux

Le choix des femelles peut être guidé par l'obtention de nourriture ou de substances nutritives directement transmises par les mâles. En effet, chez différentes espèces, les mâles fournissent aux femelles des « cadeaux nuptiaux » sous la forme de substances nutritives avant, pendant, ou après l'accouplement (Thornhill et Alcock 1983). Cet apport alimentaire peut prendre différentes formes et se retrouve chez une large gamme d'espèces. Chez les oiseaux et les insectes et chez au moins une espèce d'araignée, les mâles offrent aux femelles des proies capturées ou une autre sorte de nourriture. Chez certaines espèces d'insectes, les mâles offrent en cadeau nuptial des parties de leur anatomie, tandis que chez d'autres espèces, la femelle cannibale dévore le mâle au cours de l'accouplement. Ce phénomène, célèbre chez les mantes religieuses, se retrouve aussi chez diverses espèces d'araignées, de scorpions ou de copépodes. Les cadeaux nuptiaux peuvent aussi correspondre à différentes sécrétions produites par les mâles, éventuellement liées au transfert du sperme (Andersson 1994, Vahed 1998).

• Deux hypothèses alternatives

Différentes fonctions adaptatives des cadeaux nuptiaux ont été proposées. Les mâles pourraient ainsi contribuer à augmenter l'aptitude phénotypique de leurs descendants, ce qui représenterait une sorte d'**investissement parental** de leur part. Alternative-ment, les mâles pourraient utiliser les cadeaux nuptiaux pour stimuler la femelle et prolonger l'accouplement, permettant peut-être de transférer de plus grandes quantités de sperme et donc de limiter les effets de la compétition spermatique. Dans ce cas, le cadeau nuptial représente un **effort supplémentaire pour l'accouplement** « consenti » par le mâle. Vahed (1998), à travers une synthèse de la littérature, montre qu'il existe chez les insectes de nombreux arguments soutenant cette seconde hypothèse, mais très peu d'arguments empiriques en faveur de la première.

• Divers tests empiriques de la signification des cadeaux nuptiaux

Une étude expérimentale a récemment confronté ces deux hypothèses chez *Pisaura mirabilis*, la seule espèce

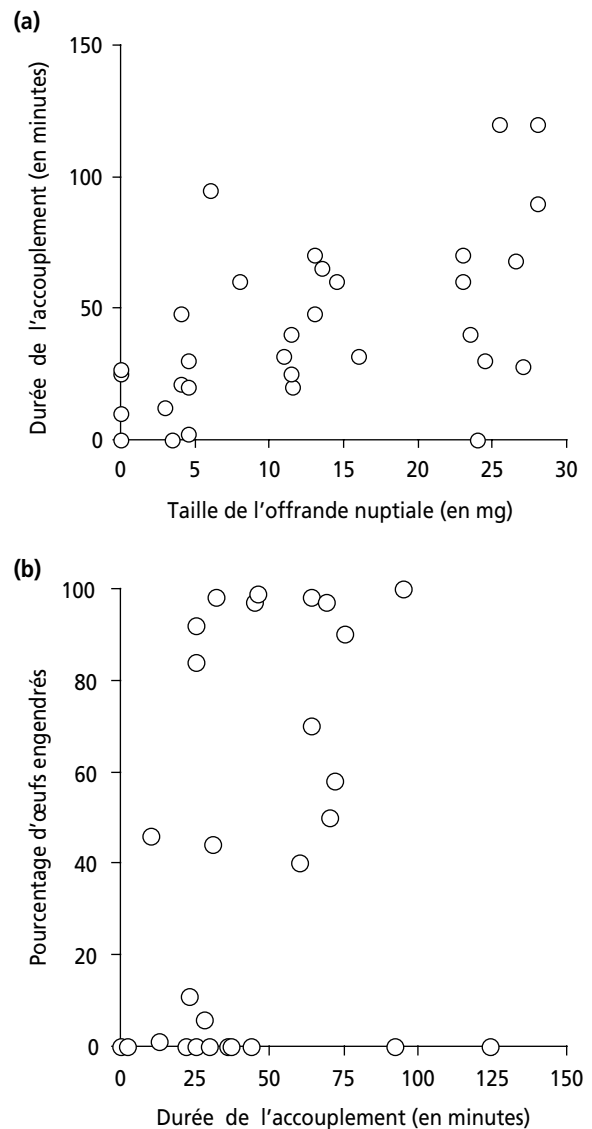


Figure 9.5 Sélection sexuelle chez l'araignée *Pisaura mirabilis*.

(a) Relation entre la taille de l'offrande nuptiale et la durée de l'accouplement (corrélation de Spearman, $r = 0,63$, $n = 34$, $p = 0,0003$). (b) Relation entre la durée de l'accouplement et le pourcentage d'œufs fertilisés (corrélation de Spearman, $r = 0,37$, $n = 33$, $p = 0,035$). D'après Stålhandske (2001).

d'araignée où les mâles offrent des cadeaux nuptiaux aux femelles (Stålhandske 2001). Chez cette espèce, le cadeau nuptial consiste en une proie enroulée dans de la soie. Le mâle offre son cadeau durant la parade sexuelle. La saisie de la proie par la femelle indique son consentement à copuler. Pendant que la femelle mange la proie, le mâle introduit son organe copulatoire et le sperme est transféré. L'interruption de l'accouplement reste sous le contrôle de la femelle

qui peut s'en aller avec le cadeau. Stålhandske (2001) a observé le succès d'accouplement des mâles avec et sans cadeaux nuptiaux et a manipulé expérimentalement la taille des cadeaux offerts par les mâles. Le pourcentage de tentatives d'accouplement couronnées de succès est passé de 40 % en l'absence de cadeau nuptial à 90 % lorsqu'un cadeau était offert.

Cependant, le transfert d'une proie à la femelle n'a eu aucun effet sur le nombre ou la taille des jeunes, réfutant l'hypothèse d'investissement paternel. En revanche, la taille du cadeau a eu une influence directe sur la durée d'accouplement et sur le nombre d'œufs fertilisés par le mâle (Figure 9.5), ce qui corrobore l'hypothèse d'effort copulatoire chez les mâles. L'absence d'effet sur la fécondité des femelles amène à s'interroger sur le bénéfice qu'elle retire du cadeau nuptial. En fait, les femelles de cette espèce sont polyandres et multiplient les accouplements. Le bénéfice d'un cadeau nuptial peut être négligeable, mais le bénéfice cumulé de plusieurs cadeaux offerts par différents mâles peut être important pour la fécondité de la femelle ou sa survie. En contrôlant la durée de l'accouplement en fonction de la taille du cadeau offert, les femelles exercent une forte pression de sélection sur les mâles.

Le nourrissage nuptial concerne aussi plusieurs espèces d'oiseaux, telle la sterne pierregarin, *Sterna hirundo*, dont le mâle nourrit sa partenaire avant la ponte des œufs. Chez cette espèce, le taux d'apport de nourriture à la femelle est un bon indice du futur taux d'approvisionnement des jeunes par le mâle (Nisbet 1973, Wiggins et Morris 1986). Les femelles les mieux nourries tendent à pondre plus tôt dans la saison et produisent de plus grandes pontes. Cependant, il n'a pas été directement démontré que les femelles de sterne sélectionnent les mâles sur la base du nourrissage nuptial. Chez une autre espèce d'oiseau marin, la mouette argentée, *Larus novaehollandiae scopulinus*, le nourrissage nuptial pendant la cour augmente la probabilité de copulation (Tasker et Mills 1981).

- *Autres apports nutritifs*

Chez différentes espèces d'insectes, le liquide séminal des mâles contient des substances nutritives qui constituent un supplément nourricier pour la femelle avant la ponte des œufs (Markow 1988). Chez les orthoptères, par exemple, les femelles obtiennent des mâles du sperme et des substances nutritives sous la forme d'un spermatophore appliqué sur leur ouverture génitale (Gwynne 1984, Butlin et al. 1987, Wedell 1994). Les femelles qui choisissent les mâles capables

de produire des spermatophores de meilleure qualité ou en plus grandes quantités ont une fécondité augmentée.

La forme la plus spectaculaire d'apport nourricier se produit lorsque les mâles sont dévorés par les femelles au cours de l'accouplement. Cet apport pouvant augmenter la fécondité de la femelle, il a été suggéré qu'un tel « suicide » pourrait être adaptatif pour les mâles dans le cas où leurs chances de trouver par la suite d'autres partenaires sont extrêmement réduites, ou lorsqu'il leur est impossible d'apporter des soins paternels (Buskirk *et al.* 1984). Dans le cas des mantes religieuses, il a même été proposé (Roeder 1935) que la décapitation du mâle par la femelle est nécessaire au succès de l'insémination. Cette dernière proposition a depuis été réfutée (Liske et Davis 1987), et il semble que, d'une manière générale, les mâles des différentes espèces concernées s'approchent des femelles cannibales avec beaucoup de précautions et tentent de s'enfuir dès que la copulation est achevée (Elgar 1992), ce qui est contradictoire avec l'hypothèse. Qui plus est, chez certaines espèces d'araignées, les femelles peuvent dévorer les mâles avant qu'ils aient une chance d'engager la copulation. Ce comportement est bénéfique pour la femelle si elle possède de grandes chances de s'accoupler rapidement avec un autre mâle (Elgar et Nash 1988).

► Qualité du territoire

Chez les espèces territoriales, les femelles peuvent exercer une discrimination entre les mâles sur la base de la taille ou de la qualité du territoire qu'ils défendent. Dans certains cas, les caractéristiques du territoire peuvent être plus déterminantes que les traits des mâles dans le choix des femelles (Alatalo *et al.* 1986). La qualité du territoire ne dépend pas forcément des ressources alimentaires qu'il contient. Ainsi, chez le poisson *Pseudolabrus celidotus*, les femelles préfèrent les mâles dont les territoires sont situés en eau profonde où les œufs sont à l'abri des prédateurs (Jones 1981). Chez l'amphibien *Rana catesbeiana*, les femelles préfèrent les mâles qui occupent des territoires présentant une température d'eau assurant un taux optimal de développement des œufs et une relative absence de sangsues prédatrices (Howard 1978).

d) Soins parentaux

Chez beaucoup d'espèces présentant des soins biparentaux (*cf.* chapitre 10), les femelles « veuves » ou abandonnées par leur partenaire ont souvent un succès reproducteur diminué (Sasvari 1986), ce qui suggère

que la contribution du mâle est particulièrement cruciale pour le succès du couple. En conséquence, les femelles pourraient préférer s'accoupler avec les mâles prodiguant les meilleurs soins parentaux, favorisant du même coup l'évolution chez les mâles de caractères signalant leur qualité parentale (Hoelzer 1989). De fait, différentes études chez plusieurs espèces d'oiseaux ont montré que certains caractères des mâles, tels que par exemple l'intensité de la couleur du plumage, sont de bons indices de leur performance parentale et que ces mêmes caractères sont préférés par les femelles (Norris 1990, Hill 1991, Palokangas *et al.* 1994, Wiehn 1997, Linville *et al.* 1998, Keyser et Hill 2000).

9.4.2 Obtention de bénéfices indirects

Les bénéfices directs peuvent expliquer la préférence des femelles pour de nombreux traits mâles. Cependant, l'évolution de caractères sexuels secondaires des mâles se prête difficilement à une interprétation en ces termes. Particulièrement extravagants, ils influencent fortement le choix des femelles sans pour autant signaler la qualité des soins parentaux fournis par les mâles, ni leur capacité compétitive, ni même la qualité de leur territoire. Qui plus est, ces caractères extravagants sont souvent présents chez des espèces polygynes (*cf.* chapitre 10) chez lesquels, au sein d'une population donnée, les femelles ne s'accouplent qu'avec quelques mâles, régulièrement ceux présentant le degré le plus élevé de développement des mêmes caractères extravagants. Chez de nombreuses espèces polygynes, les mâles ne fournissent aucun soin parental, et dans les cas les plus extrêmes, les femelles n'obtiennent aucune ressource des mâles, hormis le sperme qui est transféré pendant l'accouplement. Difficile alors d'expliquer l'évolution des caractères extravagants des mâles à travers l'obtention de bénéfices directs. Difficile aussi d'expliquer l'évolution de la préférence des femelles pour de tels traits.

Un premier scénario pour l'évolution conjointe de la préférence des femelles et des traits des mâles correspond au processus dit de Fisher-Lande, introduit aux paragraphes 9.1.2 et 9.1.3. La contribution initiale de Fisher reposait sur un « modèle verbal », une argumentation apparemment logique, mais dont la cohérence ne pouvait être directement évaluée. C'est, depuis O'Donald (1962, 1967), le recours aux modèles mathématiques qui a permis des avancées véritablement décisives dans l'étude du processus de sélection sexuelle. Les modèles mathématiques pos-

sèdent de nombreuses vertus que nous avons développées dans le chapitre 3. Leur développement dans le domaine de la sélection sexuelle est particulièrement crucial car le nombre de paramètres susceptibles d'influencer l'évolution des traits et des préférences est tel que les raisonnements intuitifs sont peu fiables. Les modèles présentés ici visent avant tout à rester généraux et relativement simples. Ce sont des outils logiques pour l'aide à la réflexion, et leurs différentes prédictions ne sont pas forcément directement testables sur le terrain. Des modèles plus complexes existent, mais tendent à devenir rapidement obsolètes au fur et à mesure que les techniques de modélisation progressent. C'est pourquoi nous ne présenterons ici que l'essentiel des modèles génétiques de sélection sexuelle.

a) Le processus de Fisher-Lande

Les modèles construits par Lande (1981) et Kirkpatrick (1982) possèdent plusieurs caractéristiques en commun. Ils considèrent deux traits : un caractère sexuel secondaire uniquement exprimé chez les mâles et un trait représentant une préférence pour ce caractère mâle uniquement exprimé chez les femelles. Les gènes influençant ces caractères sont censés être situés sur des autosomes, leur transmission n'est donc pas liée au sexe. Les mâles sont censés se reproduire aussi souvent qu'ils en ont l'occasion, ne pas fournir de soins parentaux et n'exercer aucune discrimination vis-à-vis des femelles. On suppose qu'il n'existe aucune sélection directe sur le trait femelle et que toutes les femelles ont la même fertilité et la même viabilité. Au sein de ces deux modèles, l'évolution de la préférence des femelles constitue une réponse corrélée à la sélection sur le trait mâle. Les deux modèles se distinguent cependant d'après le déterminisme génétique considéré. Lande (1981) considère un modèle polygénique (c'est-à-dire faisant intervenir plusieurs gènes dans le déterminisme des traits), tandis que Kirkpatrick (1982) a développé un modèle haploïde à deux locus. C'est ce modèle que nous développerons ici en premier, en raison de sa simplicité et de son caractère didactique, même s'il n'est certainement pas le plus réaliste.

► Modèle à deux locus

Au sein du modèle de Kirkpatrick (1982), la variation sur le trait mâle est déterminée par un locus T avec deux allèles. L'hypothèse d'un déterminisme haploïde simplifie extrêmement les formalisations mais n'affecte

pas les conclusions du modèle. Les mêmes prédictions sont obtenues avec un modèle diploïde (Kirkpatrick 1982, Gomulkiewicz et Hastings 1990).

Les mâles possédant l'allèle T_1 n'expriment pas le trait, ceux possédant l'allèle T_2 l'expriment, ce qui réduit leur survie à $1 - s$ par rapport à 1 pour les mâles T_1 . La préférence des femelles dépend d'un locus P avec deux allèles. Les femelles portant l'allèle P_1 s'apparient au hasard, tandis que les femelles portant l'allèle P_2 expriment une préférence pour les mâles T_2 . L'intensité de cette préférence vaut a_2 , ce qui signifie qu'en cas de choix entre un mâle T_1 et un mâle T_2 , les femelles P_2 s'accoupleront avec un mâle T_2 a_2 fois plus souvent qu'avec un mâle T_1 . Soient t_1 et t_2 , les fréquences des deux types de mâles dans la population, les mâles T_2 obtiennent une proportion $a_2 t_2 / (t_1 + a_2 t_2)$ des accouplements des femelles P_2 . Il est important de noter qu'il n'existe aucune sélection directe sur les allèles de préférence : ils n'ont aucune conséquence sur la survie ou la fécondité des femelles.

L'élément central du modèle (qui se retrouve dans les autres formalisations du processus d'emballement), réside dans l'émergence d'un déséquilibre de liaison entre l'allèle codant pour la préférence des femelles et celui codant pour le trait mâle. Au départ, les deux allèles ne présentent aucune association, ils sont distribués au sein des individus mâles et femelles indépendamment les uns des autres. Mais, alors que le locus codant pour la préférence des femelles ne s'exprime que dans le comportement des femelles, il est néanmoins aussi présent chez les mâles qui peuvent donc posséder l'un ou l'autre allèle. De même, le locus codant pour le trait mâle est présent chez les femelles, et chacune d'entre elles aussi possède forcément un des deux allèles (le modèle de Kirkpatrick est un modèle haploïde).

Remarque L'idée qu'un gène ne s'exprime pas chez un individu n'a rien d'iconoclaste. Chez l'espèce humaine, une femme disposant d'une poitrine volumineuse transmettra les gènes codant pour une telle morphologie aussi bien à ses fils qu'à ses filles. Ses fils n'exprimeront pas le trait mais pourront à leur tour transmettre ces mêmes gènes à leurs filles. Celles-ci auront donc hérité de la poitrine volumineuse de leur grand-mère, à travers leur père. Les gènes peuvent donc être présents au sein d'un organisme sans être exprimés.

Revenons au processus d'emballement. Au fur et à mesure que la préférence et le trait augmentent en fréquence, les deux allèles correspondants vont être

de plus en plus souvent associés au sein des individus. Et cela pour une raison simple. Dès que le processus est enclenché, tout mâle portant le trait aura une forte probabilité d'être issu d'un père possédant le même trait et d'une mère possédant l'allèle pour la préférence dont il aura aussi pu hériter. De la même manière, toute femelle possédant l'allèle de préférence aura vraisemblablement une mère de même génotype qui se sera accouplée à un mâle exprimant le trait. Au bout d'un certain temps, l'allèle codant pour la préférence et celui codant pour le trait se retrouvent plus souvent ensemble au sein des individus que si ces deux allèles étaient distribués au hasard parmi les membres de la population. C'est ce qu'on appelle un **déséquilibre de liaison**.

Au sein du modèle de Kirkpatrick (1982), le changement de fréquence de l'allèle codant pour le trait entre deux générations est donné par la formule :

$$\Delta t_2 = \frac{1}{2} \beta^T$$

où β^T représente une mesure de la direction et de l'intensité de la sélection qui s'exerce sur le locus T (correspondant formellement à un différentiel de sélection, défini comme la différence entre la fréquence de l'allèle T_2 après sélection, t'_2 , et celle avant sélection ; $\beta^T = t'_2 - t_2$). L'intensité et la direction de la sélection est la résultante de l'action combinée de la sélection naturelle, qui pénalise l'expression du trait, et de la sélection sexuelle, qui la favorise : $\beta^T = \beta_{SN}^T + \beta_{SS}^T$.

Le changement de fréquence de l'allèle codant pour la préférence entre deux générations est donné par la formule :

$$\Delta p_2 = \left[\frac{D_{TP}}{t_1 t_2} \right] \beta^T$$

où D_{TP} représente le déséquilibre de liaison entre les locus T et P , avec $D_{TP} = \text{fréquence}(T_2 P_2) - t_2 p_2$. Le déséquilibre de liaison est toujours positif puisque les femelles P_2 tendent à s'accoupler avec les mâles T_2 , ce qui rend le génotype $T_2 P_2$ plus fréquent dans la population qu'attendu sous l'hypothèse d'appariement aléatoire des individus. En conséquence, si $\beta^T > 0$, à la fois la préférence des femelles et le trait mâle augmentent en fréquence dans la population, alors que si $\beta^T < 0$, la préférence des femelles et le trait mâle diminuent en fréquence dans la population. Un équilibre est atteint lorsque la sélection naturelle et la sélection sexuelle sur le trait mâle s'équilibrent, c'est-à-dire pour $\beta^T = 0$. Cette condition spécifie une **ligne d'équilibre** (Figure 9.6) le long de laquelle pour une

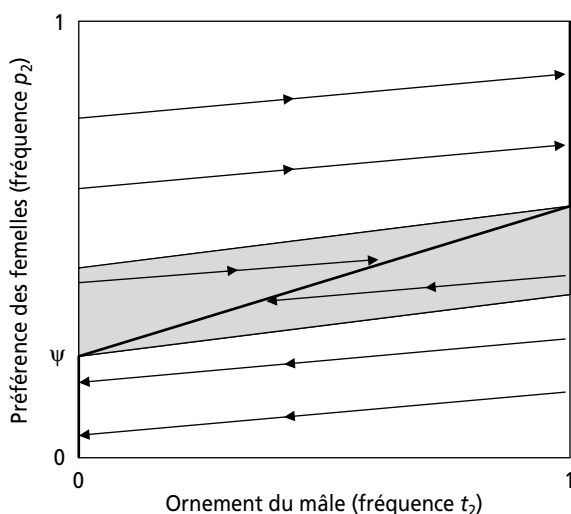


Figure 9.6 Représentation graphique du modèle de Kirkpatrick (1982) à deux locus.

L'axe des abscisses représente les valeurs prises par la fréquence de l'allèle T_2 codant pour l'expression du trait chez les mâles. Celui des ordonnées représente les valeurs prises par la fréquence de l'allèle P_2 codant pour la préférence des femelles envers le trait des mâles. Dans la zone grisée, toute déviation depuis la ligne d'équilibre retourne à un autre point sur la même ligne. Hors de cette zone, toute déviation amène à la fixation ou à la disparition du trait. Ψ représente la valeur seuil de fréquence de la préférence femelle nécessaire pour que le processus s'enclenche. D'après Pomiankowski (1988).

intensité p_2 de la préférence, il existe une fréquence t_2 correspondante pour le trait mâle, telle que

$$p_2 = \left[\frac{s}{(1-s)(a_2-1)} \right] (1 + Vt_2)$$

avec $V = a_2(1-s) - 1$

Dès lors que la préférence est assez forte pour contrer la sélection utilitaire, c'est-à-dire lorsque $s < (1 - 1/a_2)$, la fréquence du trait mâle est différente de zéro. Si les fréquences des allèles sont déplacées hors de cette ligne, elles tendent à retourner vers une valeur d'équilibre située sur cette même ligne, sans pour autant retrouver leurs positions d'origine (cela est figuré par le sens des flèches sur la figure 9.6). Si ce déplacement est trop important, les fréquences peuvent alors atteindre une des deux limites où le trait T_2 est soit fixé ($t_2 = 1$) ou perdu ($t_2 = 0$).

► Modèles polygéniques

Les modèles faisant intervenir un nombre réduit de locus sont très peu réalistes car, très probablement, les caractères sexuels secondaires et les préférences

sont influencés par plusieurs locus. Le modèle de Lande (1981) considère qu'à la fois le trait mâle et la préférence des femelles sont influencés par une infinité de gènes, chacun ayant un effet modéré, de telle sorte que l'hérédité du trait est de nature polygénique. Contrairement au modèle de Kirkpatrick, la variation sur le trait est cette fois-ci continue (l'étude de l'évolution des traits à variation continue impliquant les effets cumulés de plusieurs gènes relève de la génétique quantitative). Dans le modèle de Lande, les mâles peuvent exprimer le trait à un degré plus ou moins important (la taille du caractère par exemple varie entre les mâles) et les femelles peuvent préférer différents degrés de développement du trait (différentes femelles peuvent préférer différentes valeurs du trait). On considère au départ que le trait mâle et la préférence des femelles suivent deux distributions normales, de moyennes $\bar{z}$ et $\bar{y}$ respectivement, et possèdent respectivement des variances génétiques additives G et H .

Le trait mâle est considéré comme étant soumis à une sélection stabilisante de faible intensité. Soit θ , la valeur de l'optimum utilitaire pour le trait mâle (c'est-à-dire la valeur optimale du trait vis-à-vis de la seule action de la sélection naturelle), le risque de mortalité augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne de cette valeur. On peut donc représenter la distribution des valeurs de survie en fonction de la valeur du trait mâle par une distribution normale (ou encore appelée Gaussienne) de moyenne θ et de variance w (Figure 9.7 a). Plus w est petit, plus la sélection naturelle contraint le trait. La préférence des femelles peut aussi être représentée par une distribution normale centrée sur la moyenne $\bar{y}$ et de variance v (Figure 9.7 d). Une faible valeur de v signifie que la préférence des femelles tend à être très marquée. Dès lors que θ et $\bar{y}$ diffèrent, le processus de sélection sexuelle peut s'enclencher.

Comme dans la figure 9.7 considérons $\bar{y} > \theta$ (la préférence des femelles tend à faire augmenter la valeur du trait; l'inverse serait possible et la taille du trait serait alors réduite par sélection sexuelle). À l'équilibre, la valeur génotypique moyenne du trait mâle après l'action cumulée de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle, $\bar{z}$, est supérieure à θ (Figure 9.7 b). À chaque génération, il se produit en quelque sorte une compensation. Dans un premier temps, la sélection naturelle « tire » la valeur moyenne du trait vers la valeur θ . Soit $\bar{z}^*$, la nouvelle valeur du trait après l'action de la sélection naturelle (Figure 9.1 c). Tant que $\bar{y} > \bar{z}^*$, la préférence des femelles « tire » le trait mâle vers une valeur supérieure. Si la population est

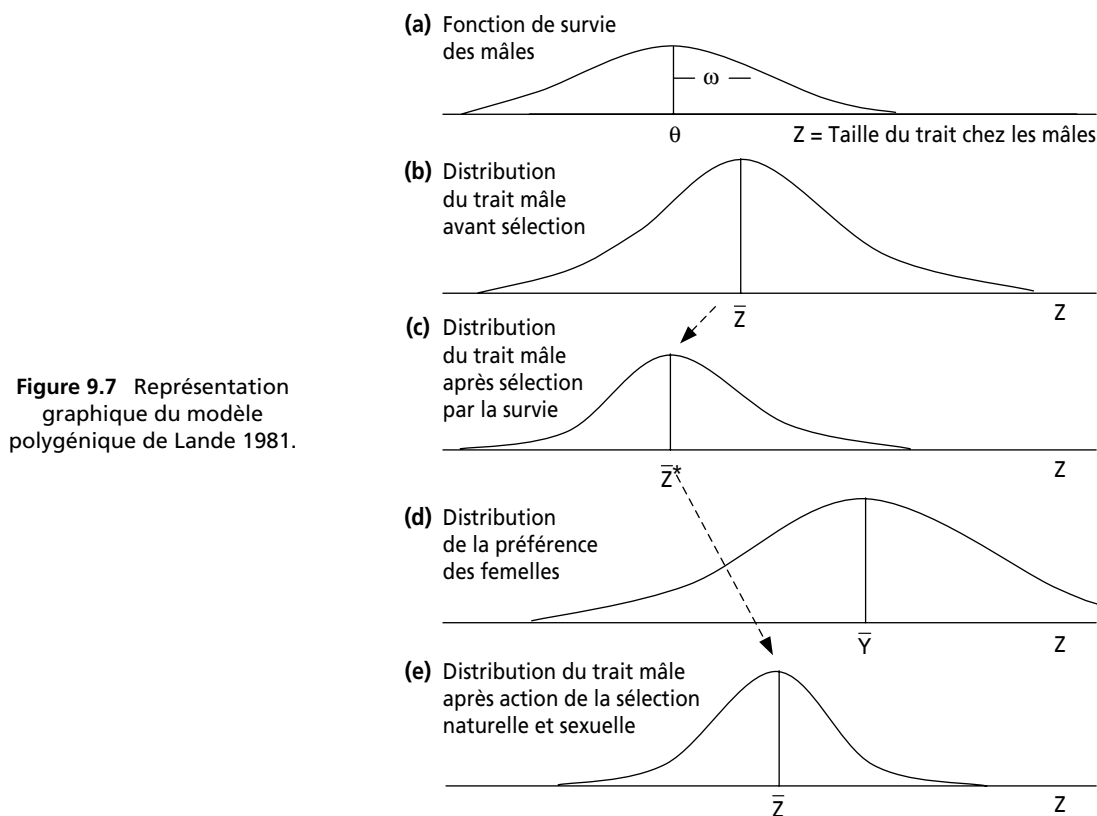


Figure 9.7 Représentation graphique du modèle polygénique de Lande 1981.

La taille du trait mâle (Z) est maintenue à une valeur d'équilibre entre l'action de la sélection naturelle et celle de la sélection sexuelle. (a) Distribution des survies des mâles en fonction de la taille de leur trait. (b) Distribution de la taille du trait des mâles dans la population avant l'action de la sélection. (c) Distribution de ce même trait après action de la sélection par la survie. (d) Distribution des préférences au sein de la population de femelles. (e) Distribution de la taille du trait chez les mâles après l'action de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle, c'est-à-dire chez les mâles qui se reproduisent. D'après Lande (1981).

effectivement à l'équilibre, la préférence des femelles « ramène » la valeur du trait à sa valeur originale $\bar{z}$, mais avec une variance plus faible en conséquence de l'élimination des valeurs extrêmes par l'action conjuguée de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle (Figure 9.7 e). Une hypothèse cruciale du modèle de Lande (O'Donald 1983) est cependant que les variances géniques des deux traits restent constantes au cours de l'évolution, ce qui revient à considérer que la perte de variance due à la sélection est contrebalancée par les mutations affectant les différents gènes impliqués et par la recombinaison. Le modèle de Lande conclut lui aussi à l'existence d'une ligne d'équilibre joignant tous les points pour lesquels, pour un niveau donné d'expression du trait mâle, correspond un niveau de préférence des femelles qui contrebalance la sélection utilitaire (Figure 9.8). La stabilité de la ligne d'équilibre dépend de la valeur de sa pente, $(v^2/w^2) + 1$.

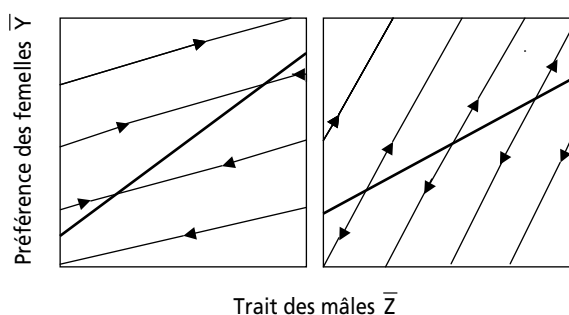


Figure 9.8 Évolution conjointe de la taille moyenne d'un trait mâle et de la valeur moyenne de la préférence des femelles d'après le modèle de Lande (1981).

Les trajectoires évolutives sont représentées par les lignes fines fléchées. La direction des flèches indique dans quel sens s'exerce l'évolution. La pente des trajectoires correspond au rapport B/G . La pente de ligne en gras vaut $(v^2/w^2) + 1$.

(a) Lorsque $B/G < (v^2/w^2) + 1$, l'équilibre est stable.
(b) Lorsque $B/G > (v^2/w^2) + 1$, l'équilibre est instable et conduit à un processus d'emballement. D'après Lande (1981).

Si le processus n'a pas atteint un point d'équilibre, la taille moyenne du trait mâle, $\bar{z}$, et la valeur moyenne de la préférence des femelles, $\bar{y}$, changent entre deux générations. Au cours du temps se développe un couplage génétique entre le trait des mâles et la préférence des femelles. Ce couplage résulte ici aussi du fait que les femelles ayant les préférences les plus extrêmes (dans un sens ou dans l'autre) se reproduisent préférentiellement avec les mâles ayant développé la valeur du trait correspondante et se traduit par un déséquilibre de liaison entre les différents gènes impliqués dans la préférence des femelles et dans le trait mâle. L'appariement des individus selon leur degré de préférence et leur degré d'expression du trait se traduit donc par une corrélation génétique entre le degré de préférence des sœurs et le degré de développement du trait chez les frères issus d'un même couple. Cette corrélation correspond à la covariance génétique additive, B (Figure 9.8). Lande (1981) montre que tant que l'inégalité $B/G < (v^2/w^2) + 1$ est vérifiée, le système atteint un équilibre (Figure 9.8 a). Dans le cas contraire (Figure 9.8 b), le système suit un processus d'emballement conforme aux prédictions de Fisher (1930). Cela tend à se produire d'autant plus que les femelles ont une préférence très marquée et stéréotypée (faible valeur de v^2) et que la force de la sélection utilitaire est faible (forte valeur de w^2). Les taux d'évolution du trait et de la préférence suivent alors une progression géométrique (Lande 1981).

b) Où commence et où s'arrête le processus d'emballement ?

Le modèle de Kirkpatrick (1982) réussit à prédire un processus d'emballement sur la base de quelques hypothèses et d'un déterminisme génétique simple. Mais il stipule aussi que tant que la préférence des femelles reste rare (donc pour de faibles valeurs de p_2), la fréquence d'équilibre du trait reste égale à zéro. Aucun emballement ne se produit, et le trait mâle ne diffuse pas. De même, le modèle de Lande (1981) suppose l'existence d'une valeur seuil de la préférence des femelles pour que le processus s'enclenche. L'existence d'une telle valeur seuil assez élevée pose le problème de savoir comment une préférence assez forte peut s'établir en premier lieu (Pomiankowski 1988).

► Sélection utilitaire

Fisher (1930, 1958) a lui-même proposé une solution à ce problème : il suppose qu'à l'origine, le trait mâle est en fait favorisé par la sélection naturelle. Au départ

la préférence des femelles s'explique donc simplement par le fait que leur descendance mâle profitera du trait favorisé par la sélection naturelle. Une fois qu'une telle préférence est établie chez les femelles, des variants plus attractifs mais souffrant d'une réduction de viabilité pourraient être sélectionnés. Certains arguments empiriques existent en faveur de cette hypothèse.

• Un test empirique : de nouveau les hirondelles rustiques

Le caractère sexuel secondaire que constituent les filets de la queue des hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*) a été le sujet de nombreuses publications dans le domaine de la sélection sexuelle, au point de devenir un exemple classique. Chez cette espèce, les mâles et les femelles ont les plumes externes de la queue beaucoup plus longues que les autres rectrices (se reporter aux figures 3.1 et 3.3). On appelle ces plumes externes des filets. Ceux-ci sont sensiblement plus longs chez les mâles que chez les femelles. Nous avons vu au chapitre 3 quelques expériences ayant permis de conclure que cette différence peut résulter du choix des femelles lors de l'appariement. De nombreux arguments de ce type ont conduit plusieurs auteurs à proposer que ce trait ait en fait évolué principalement par sélection sexuelle.

Cependant, Rowe et ses collaborateurs (2001) ont étudié l'effet d'une manipulation de la longueur des filets chez les mâles et les femelles sur la manœuvrabilité des individus. La manœuvrabilité était testée en relâchant après manipulation les oiseaux dans un labyrinthe constitué par un tunnel ouvert sur l'air libre et avec une partie finale entravée par des fils fins tendus en travers du tunnel. Cette expérience a confirmé que les filets avec leur taille naturelle constituent effectivement un handicap pour le vol : une réduction d'environ 12 millimètres de la longueur des filets améliore les performances de vol. Les filets, à leur taille naturelle, réduisent donc les capacités de vol des hirondelles. Cependant, cette expérience a aussi montré que cet effet est semblable chez les mâles et les femelles, ce qui indiquerait une sélection sexuelle réciproque entre les mâles et les femelles, un phénomène courant chez des espèces monogames comme l'hirondelle. D'autre part, Rowe et ses collaborateurs ont constaté que lorsque l'on diminue les filets au-delà de 12 millimètres, les oiseaux prennent de plus en plus de temps pour traverser le labyrinthe (Figure 9.9) indiquant une perte de manœuvrabilité. De ce fait, lorsque les filets ont été réduits jusqu'à avoir la même

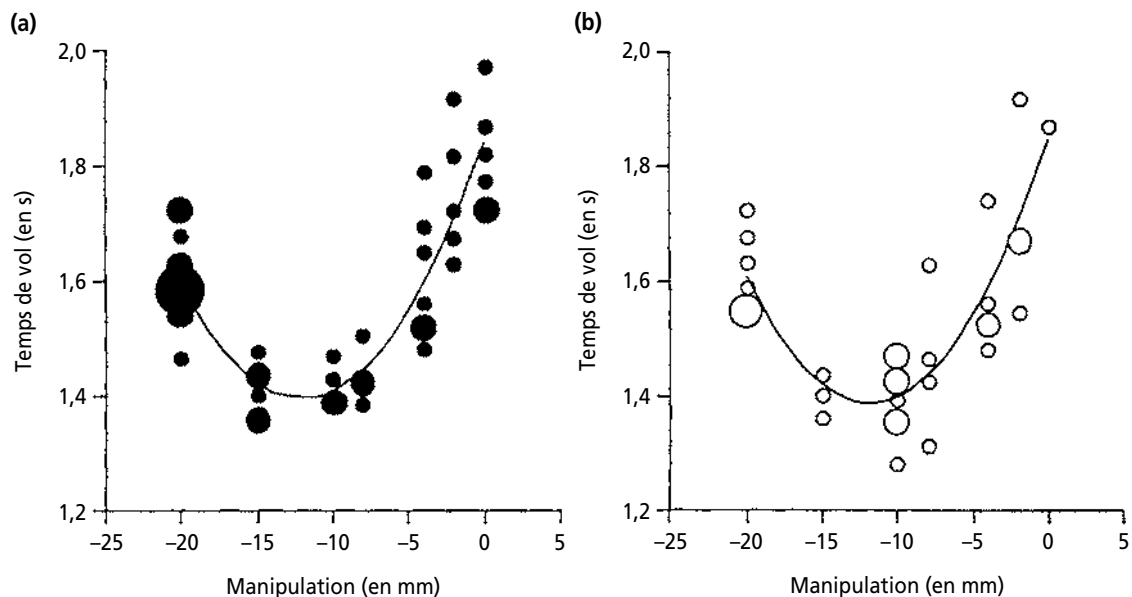


Figure 9.9 Manœuvrabilité et longueur des filets de la queue chez les hirondelles.

(a) Effet de la manipulation de la longueur de la queue de mâles d'hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*) sur la manœuvrabilité du vol (mesuré ici en temps pour parcourir le labyrinthe). (b) Effet de la même manipulation chez les femelles d'hirondelles rustiques. Les individus après manipulation étaient libérés à l'entrée d'un labyrinthe constitué de cordes fines tendues en travers d'un tunnel dont l'ouverture opposée donnait sur l'air libre. L'axe des ordonnées représente le temps mis par les individus pour sortir du labyrinthe. Un accroissement du temps de traversée du labyrinthe indique une perte de la manœuvrabilité. Les résultats ne montraient pas de différence entre les mâles et les femelles : dans les deux cas, le temps de sortie du tunnel était minimal lorsque la longueur des filets était réduite d'environ 12 millimètres. Cela montre que dans les deux sexes, la longueur naturelle des filets était réduite d'environ 12 millimètres. Cela montre que dans les deux sexes, la longueur naturelle des filets est supérieure à l'optimum en termes de manœuvrabilité. Cet excès de longueur peut donc être expliqué par une sélection sexuelle réciproque. Cependant, on constate aussi que lorsque les filets sont diminués au-delà de cet optimum, le temps de vol à travers le labyrinthe augmente de nouveau, suggérant qu'à l'origine, les filets sont apparus parce qu'ils amélioraient le vol. D'après Rowe *et al.* (2001).

longueur que les autres rectrices, les oiseaux volent beaucoup moins bien qu'avec leurs filets. Cela montre que la présence de filets facilite le vol des hirondelles rustiques.

Ce résultat est confirmé par une expérience complémentaire : Rowe *et al.* (2001) ont mis des filets à des hirondelles de rivage (*Riparia riparia*), espèce voisine, mais normalement dépourvue de filet. Ils ont alors constaté que l'ajout de filets améliore les capacités de vol. De ce fait, Rowe *et al.* (2001) proposent que contrairement à ce que l'on pensait auparavant, dans une première phase, les filets soient apparus sous l'effet de la sélection naturelle, et que la sélection sexuelle soit ensuite intervenue dans l'allongement au-delà de l'optimum de ces filets. Dans cette deuxième phase, le choix des femelles aurait été le seul facteur favorisant l'allongement des filets. L'évolution de longs filets chez l'hirondelle rustique serait donc le résultat d'un processus d'emballage fisherien typique.

➤ Deux autres mécanismes possibles

Alternativement, d'autres mécanismes génétiques peuvent cependant rendre la préférence des femelles plus fréquente sans qu'il soit nécessaire de supposer un avantage sélectif initial. Un premier phénomène est la **dérive génétique** : au sein de petites populations, le hasard peut conduire à une fréquence élevée de l'allèle de préférence, ce qui peut éventuellement suffire à initier le processus. Un second phénomène fait appel aux effets **pléiotropes** des gènes. L'allèle de préférence peut éventuellement coder pour d'autres traits phénotypiques que la seule préférence. Si ces traits augmentent l'aptitude phénotypique des femelles, ils permettront une augmentation de fréquence de la préférence, ce qui peut aussi, sous certaines conditions, permettre au processus d'emballage de s'enclencher. Nous verrons au paragraphe 9.4.4 un mécanisme plus comportemental par lequel une telle préférence peut avoir été acquise dans la population

parce qu'elle conférerait un avantage sélectif dans le cadre d'une autre fonction comme par exemple l'approvisionnement.

► Quand s'achève le processus d'emballlement ?

Si différents scénarios sont possibles pour l'origine du processus d'emballlement, les modèles de Lande (1981) et Kirkpatrick (1982) ne stipulent pas en revanche dans quelles conditions le processus d'emballlement peut s'achever ou s'interrompre. On peut imaginer que l'extravagance du trait mâle atteigne de telles valeurs que l'intensité de la contre-sélection utilitaire augmente alors brusquement (Fisher 1930, 1958). Une autre possibilité est que le coût en viabilité lié à l'exagération du trait mâle devienne à terme si important que les femelles avec les préférences les plus extrêmes n'arrivent plus à trouver un partenaire pour se reproduire (Fisher 1958).

Il faut reconnaître que ces propositions restent très spéculatives. Un frein au processus d'emballlement peut cependant résulter de contraintes psychophysiques. En effet, l'évolution de caractères sexuels extravagants implique que les femelles sont capables de parfaitement discerner des différences de taille ou d'intensité d'une couleur. Or, les systèmes sensoriels répondent à certaines contraintes qui peuvent limiter le processus de sélection sexuelle (voir le chapitre 14). Il est ainsi bien établi dans le domaine de la psychophysique que la relation entre l'augmentation d'intensité de la stimulation et l'augmentation d'intensité de la sensation suit une progression logarithmique.

Prenons un exemple simple. Imaginons que l'on pose dans chacune de vos mains deux poids, l'un de 1 kilogramme et l'autre de 1,1 kilogramme. Vous serez vraisemblablement capable de déterminer lequel des deux est le plus lourd : vous percevez une différence de 100 grammes entre deux poids d'environ 1 kilogramme. Imaginons maintenant que les deux poids pèsent respectivement 10 et 10,1 kilogrammes. Vous ne serez alors plus capable de différencier aisément entre les deux poids pour déterminer lequel est le plus lourd. La différence entre les deux poids est toujours de 100 grammes, mais le niveau de base sur lequel doit s'établir la comparaison est maintenant 10 fois plus important. Il faudrait une différence entre les deux poids bien supérieure à 100 grammes pour que vous soyez à même d'affirmer lequel des deux pèse le plus lourd. Cohen (1984) a proposé que cette simple contrainte perceptive puisse suffire à freiner le processus d'emballlement. En effet, au fur et à mesure que le trait mâle augmente, le niveau de base à partir

duquel les femelles doivent établir leurs comparaisons évolue. Considérons, par exemple, une espèce d'oiseau chez laquelle les femelles sélectionnent les mâles sur le niveau d'allongement de leurs plumes caudales. Au départ du processus, la queue des mâles mesure 5 centimètres. Une différence de longueur doit atteindre au moins 10 %, soit 0,5 centimètre, pour être perçue par les femelles. Produire un allongement de 0,5 centimètre réduit la viabilité des mâles d'une valeur s . Une fois que le processus d'emballlement est enclenché, la queue des mâles s'allonge pour, à un certain point, atteindre, par exemple, 30 centimètres. À ce stade, un accroissement de 0,5 centimètre passera inaperçu. Il devient alors nécessaire de produire un allongement de 3 centimètres pour être favorisé par le choix des femelles. Si chaque pas d'accroissement est également coûteux, le coût de l'allongement sera alors de $6s$. Ce qui signifie qu'au cours du temps, le bénéfice relatif d'une toujours plus grande extravagance ne cesse de diminuer puisque le bénéfice en termes d'accès aux femelles ne change pas, alors que le coût de production d'un plus grand ornement augmente. Ce phénomène peut donc formellement limiter l'élaboration des traits. Malheureusement, il n'existe pas à ce jour d'étude ayant entrepris une analyse détaillée des capacités de perception des femelles et de la variation de développement des caractères sexuels secondaires des mâles dans les populations naturelles.

Enfin, jusqu'à présent, nous avons considéré que choisir entre différents partenaires potentiels n'impliquait aucun coût pour les femelles. Cette hypothèse est sans doute irréaliste. Dans la nature, la recherche d'un partenaire peut exposer les femelles à un risque accru de prédation, ou entraîner des pertes de temps et d'énergie. Pour les femelles, le fait de privilégier chez les mâles certaines caractéristiques peut donc rendre la recherche d'un partenaire sexuel plus longue et plus coûteuse. Mais il est également possible d'envisager que l'évolution de traits extravagants chez les mâles facilite en fait leur repérage par les femelles et de ce fait diminue les coûts associés à la recherche d'un partenaire chez les femelles (Kirkpatrick 1987). Les conséquences de ces coûts pour la dynamique du processus d'emballlement ont été considérées par plusieurs auteurs (Kirkpatrick 1987, Pomiankowski *et al.* 1991), mais restent incertaines.

c) Les tests du processus de Fisher-Lande

Les modèles génétiques évoqués précédemment ne prouvent aucunement que les caractères sexuels extra-

vagants rencontrés dans la nature sont effectivement le résultat d'une évolution par sélection sexuelle à travers un processus d'emballlement fisherien. Ils se bornent à établir que, *sous certaines conditions*, une telle évolution est théoriquement possible. Ces modèles, à l'inverse des modèles d'approvisionnement décrits au chapitre 5, sont extrêmement difficiles à tester de façon empirique car ils incorporent généralement un très grand nombre de présupposés *a priori* plausibles, mais dont il n'est pas forcément aisé de vérifier la pertinence dans la nature; de plus, ils ne sont testables qu'entre générations, ce qui complique fortement la tâche. Qui plus est, certaines prédictions ou présupposés des modèles fisheriens sont aussi compatibles avec d'autres hypothèses sur l'évolution des caractères sexuels secondaires (Andersson 1994).

► Héritabilités du trait et de la préférence

Il existe cependant deux points sur lesquels il est possible d'évaluer la pertinence du modèle d'emballlement. Quel que soit le modèle considéré, nous avons vu qu'il est nécessaire de maintenir une variabilité génétique sur le trait et sur la préférence pour que le processus puisse se dérouler. Nous avons aussi constaté que les modèles prédisent une covariance génétique entre le trait et la préférence et que les deux traits sont supposés co-évoluer. Différents travaux ont montré qu'à la fois la variation observée dans les caractères sexuels secondaires et celle observée dans les préférences possèdent une base génétique (Bakker 1990, Moore 1990, Ritchie 1992). Les analyses génétiques tendent à établir que, généralement, les caractères sexuels secondaires sont influencés par plusieurs locus (Andersson 1994), et possèdent souvent des niveaux d'héritabilité substantiels (Andersson 1994, Piomankowski et Møller 1995). Ce maintien d'une forte héritabilité a intrigué plusieurs auteurs (Taylor et Williams 1982, Kirkpatrick et Ryan 1991), car une sélection sexuelle directionnelle devrait à terme éroder la variance génétique additive des traits sélectionnés et des préférences. Certains travaux récents ont cependant proposé quelques mécanismes par lesquels il est possible de maintenir une variance génétique additive sur un caractère sexuel secondaire soumis à une forte sélection (Rowe et Houle 1996, Moore et Moore 1999).

► Existence de corrélations génétiques

Mais qu'en est-il au juste des corrélations génétiques entre les traits mâles et les préférences des femelles? C'est là une prédiction importante du processus de

Fisher-Lande. À ce niveau, différentes analyses sont possibles.

• *Sélection au laboratoire*

Une première approche du problème consiste à former une population source au laboratoire composée de mâles sélectionnés sur la base de l'expression d'un trait et de femelles choisies de manière aléatoire. La descendance mâle issue des premiers croisements est à nouveau mesurée et l'expérience est reconduite. Après plusieurs générations, les femelles sont testées afin de déterminer si leur préférence diffère de celle de la population d'origine, d'une lignée sélectionnée dans une direction opposée ou d'une lignée contrôle. De telles expériences ont conduit à l'existence de corrélations génétiques chez différentes espèces (Houle 1994, Wilkinson et Reillo 1994; voir Bakker et Pomiankowski 1995 pour une synthèse des résultats). Malheureusement, la procédure n'est pas exempte de reproches, car les expérimentateurs ne contrôlent pas réellement les appariements des individus et l'investissement des femelles dans la reproduction (Gray et Cade 1999a), ce qui tend à invalider ce genre d'expériences.

• *Distribution du trait et de la préférence au sein des fratries...*

Une approche alternative consiste à examiner directement le degré de préférence des femelles et le degré de développement du trait sélectionné chez les mâles au sein de fratries et de vérifier si l'on observe bien une corrélation génétique entre les deux traits. Cette procédure a été employée par Bakker (1993) chez l'épinoche à trois épines, *Gasterosteus aculeatus*. Pendant la saison de reproduction, les mâles d'épinoche arborent un ventre plus ou moins intensément coloré en rouge. Ce caractère influence le choix des femelles lors des appariements. À cette même époque, la sensibilité du système visuel des épinoches à la couleur rouge augmente chez les femelles mais pas chez les mâles (Cronly-Dillon et Sharma 1968), ce qui suggère que la préférence des femelles a évolué en relation directe avec le trait mâle. Bakker (1993) a croisé des mâles au ventre plus ou moins vivement coloré avec des femelles issues de la même population d'origine et a obtenu, pour six familles, une corrélation positive entre la préférence moyenne des sœurs et la valeur moyenne du trait des frères issus de ces croisements. Un résultat similaire a été obtenu chez le criquet, *Gryllus integer* (Gray et Cade 1999b). Enfin, Blows (1999) a conduit une expérience d'hybridation entre

deux espèces de mouches drosophiles afin de rompre les systèmes naturels de reconnaissance du partenaire sexuel et a ensuite étudié l'évolution conjointe des systèmes de reconnaissance. Une corrélation génétique entre les composantes mâles et femelles des systèmes de reproduction a effectivement rapidement évolué. Néanmoins, cette étude porte sur les systèmes de reconnaissance et pas spécifiquement sur l'évolution d'un caractère mâle exagéré contre-sélectionné par la sélection utilitaire.

- ... ou entre populations

Une autre approche consiste à étudier la covariation entre un caractère sexuel secondaire mâle et la préférence des femelles pour ce trait à travers plusieurs populations. L'avantage par rapport aux méthodes de sélection artificielle est de pouvoir examiner l'évolution du trait et de la préférence sur des bases de temps plus longues et dans des conditions naturelles. La mise en évidence d'une corrélation à travers les populations (Houde et Endler 1990) ne constitue pas une preuve absolue de l'existence d'une corrélation génétique (Houde 1994). Cependant, l'obtention de résultats négatifs permet de démontrer qu'une corrélation génétique n'existe pas. Morris *et al.* (1996) ont étudié le degré de variation dans la préférence des femelles en regard de la variation dans les traits des mâles chez le poisson *Xiphophorus pygmaeus*. Chez cette espèce, les mâles adultes sont de taille particulièrement réduite par rapport aux autres espèces du même genre. Les femelles sont cependant attirées vers de plus gros mâles, allant même jusqu'à préférer en conditions expérimentales les mâles d'une espèce congénérique. Cependant, un phénotype rare de grands mâles semble être récemment apparu et avoir diffusé chez certaines populations de *X. pygmaeus*. Cette opportunité unique a permis de tester l'évolution conjointe de la préférence des femelles et du trait mâle. Sur une période d'étude de cinq ans, les auteurs ont en fait trouvé une corrélation négative au sein des populations entre la préférence des femelles et la fréquence du trait mâle. Là où le phénotype « grand mâle » devenait fréquent, la préférence des femelles pour les grands mâles tendait à s'atténuer ou à disparaître.

Compte tenu du rôle central joué par la prédiction d'une covariance génétique entre les caractères sexuels secondaires des mâles et les préférences des femelles, il est surprenant que si peu d'études aient directement abordé la question. Il en résulte que, en dépit de

l'enthousiasme provoqué par les modèles développés dans les années 1980, les arguments empiriques en faveur du processus d'emballlement restent limités à ce jour.

9.4.3 Le principe du handicap

Le principe du handicap, formulé par Zahavi (1975), propose une interprétation particulière du choix des femelles. Selon Zahavi, la sélection tend à favoriser le choix des femelles lorsqu'il se porte sur des caractères qui « handicapent » le mâle, c'est-à-dire qui *a priori* diminuent de manière substantielle les chances de survie du mâle ayant ce trait. Les femelles pourraient directement évaluer la viabilité des mâles à travers le degré de développement du handicap car seuls les mâles de meilleure qualité seraient capables de supporter le coût du handicap. Aucun individu de qualité médiocre ne pourrait se permettre de développer un caractère sexuel secondaire qui handicaperait trop sa survie, ce qui scelle la fiabilité du signal. Les caractères sexuels secondaires extravagants fonctionneraient donc comme des signaux honnêtes (voir chapitre 14), permettant aux femelles d'évaluer la qualité génétique des mâles. Depuis Zahavi, l'idée s'est répandue que la logique du choix des femelles réside dans l'obtention de la meilleure contribution génétique possible pour leur descendance. La pertinence de cette hypothèse, dite des « bons gènes », continue de diviser les chercheurs.

Le principe du handicap a stimulé un nombre considérable de modèles théoriques. Certains auteurs (Eshel 1978, Andersson 1982, Pomiankowski 1987a) ont ainsi affirmé que le raisonnement est logiquement valide et peut expliquer l'évolution de préférences coûteuses (Andersson 1986, Pomiankowski 1987b, Heywood 1989, Grafen 1990c, Iwasa *et al.* 1991), tandis que plusieurs autres prétendent que le principe général du handicap ne fonctionne pas ou n'a que des effets modérés (Maynard Smith 1976, Bell 1978, Kirkpatrick 1986, Tomlinson 1988). Certains auteurs, d'abord sceptiques, ont ensuite reconnu la validité potentielle de ce principe. Le débat sur la validité du principe du handicap est compliqué, si ce n'est confus, et il est encore une fois difficile de déterminer si les prédictions qui émergent des différents modèles doivent être considérées comme générales ou restent étroitement dépendantes de certains présupposés. Afin de clarifier la situation, il est utile de préciser exactement ce que l'on entend par handicap, car, selon les auteurs et les modèles, la notion varie.

a) Types de handicaps

Il existe dans la littérature trois variantes du principe du handicap. La version la plus simple est connue sous le nom de **handicap fixe** (Maynard Smith 1985), encore dénommé **handicap épistatique**. Dans ce modèle, tous les mâles possédant un certain allèle *h* expriment le handicap, mais les mâles de faible viabilité sont plus pénalisés que les mâles de forte viabilité. Une fois que la sélection a opéré, il existe une plus grande proportion de mâles possédant une forte viabilité parmi ceux présentant le handicap que parmi les autres mâles de la population qui ne possèdent pas l'allèle *h*. Les femelles choisissant un mâle présentant le handicap ont ainsi une plus grande chance d'obtenir des « bons gènes » pour leur descendance. Il n'existe donc aucune corrélation entre le développement du handicap et la qualité des mâles. L'expression du handicap ne dépend que de la présence de l'allèle *h* (d'où le nom de « handicap épistatique »). L'appellation « handicap de Zahavi » donné par Maynard Smith (1985) à cette variante est peu appropriée car elle simplifie abusivement l'idée originale de Zahavi (Iwasa *et al.* 1991, Collins 1993).

En effet, dans ses propositions initiales, Zahavi (1975, 1977) considérait que les mâles de meilleure qualité (c'est-à-dire de viabilité élevée) investissaient plus dans le développement du handicap afin de mieux attirer les femelles. Cette version a été reprise sous le nom de **handicap dépendant de la condition** (Iwasa *et al.* 1991, Collins 1993). Elle suppose que le degré d'expression du handicap augmente avec la condition de l'individu qui est corrélée à sa viabilité, elle-même dépendante de sa constitution génétique (Kodric-Brown et Brown 1984, Andersson 1986, Zeh et Zeh 1988). Les mâles de plus faible condition ne développent pas le handicap même s'ils possèdent l'allèle correspondant.

La troisième variante est connue sous le nom d'**handicap révélateur** (Hamilton et Zuk 1982, Hasson 1991). Tous les mâles développent le trait initialement, quelle que soit leur qualité génétique. Mais au cours de la vie des mâles, l'ornement fonctionnant comme un handicap signale la plus ou moins bonne condition des mâles. Par exemple, les mâles malades ou affaiblis auront plus de mal à entretenir leur plumage. Cette propension à tomber malade dépend de leur qualité génétique. Les femelles choisissant les mâles aux ornements intacts obtiennent ainsi un bénéfice indirect sous forme de bons gènes pour leur progéniture.

Différentes formalisations ont été développées pour vérifier la cohérence logique de ces trois types de handi-

caps. Il en ressort que le handicap condition-dépendant et le handicap révélateur sont théoriquement valides et constituent donc deux processus pouvant conduire à l'exagération du trait et de la préférence (Maynard Smith 1985, Pomiankowski 1987a, Hasson 1989, Iwasa *et al.* 1991). Les conditions dans lesquelles ces deux variantes ont été modélisées et les conclusions des modèles diffèrent peu, si bien que l'utilité de maintenir une distinction entre ces deux versions du principe du handicap peut sembler discutable (Collins 1993). Cependant, il convient de souligner que le terme handicap est utilisé dans un sens très large à la fois pour définir des structures très labiles, telles que des comportements, ou des structures morpho-anatomiques complexes dont la biologie du développement reste très peu documentée. Les notions de handicap condition-dépendant ou de handicap révélateur, même si elles sont proches, peuvent être utiles pour différencier entre traits dont le développement obéit à différents types de contraintes. Cette voie n'a pour l'heure pas été explorée. Quant au handicap fixe, il a initialement été rejeté, car les premiers modèles développés (Maynard Smith 1985, Pomiankowski 1987a, Iwasa *et al.* 1991) ont conclu que la préférence des femelles ne pouvait s'exacerber au cours du temps de l'absence d'une relation directe entre le degré d'expression du trait et la viabilité des mâles. Cependant, plus récemment, Siller (1998) à partir de différents modèles faisant appel à la théorie des jeux ou à la génétique quantitative, a redonné un certain crédit au handicap fixe. Il est donc difficile de se prononcer définitivement quant à la validité de cette variante du principe du handicap, d'autant que le débat s'articule autour du problème de l'origine et du maintien de la variance génétique additive sur le trait et la préférence dans les conditions naturelles, problème qui ne semble pas près d'être résolu [cf. paragraphe 9.4.2 (c)].

b) Les traits des mâles fonctionnent-ils comme des handicaps ?

Le présupposé central des modèles de handicap est qu'un ornement est coûteux (à produire ou à maintenir) et que ce coût est mieux supporté par un individu de forte viabilité que par un individu de faible viabilité. Qu'en est-il dans la nature ? Les caractères sexuels secondaires des mâles sont-ils coûteux et ce coût dépend-il effectivement de la condition des individus ? Différents types de coûts associés à l'exagération des traits mâles ont été mesurés. Ils peuvent être rangés en deux grandes catégories.

► Les coûts liés à la prédation

Des couleurs vives, des vocalisations stridentes, des signaux odorants permettent aux mâles d'être plus facilement repérés par les femelles. Mais ils les exposent aussi aux prédateurs capables d'exploiter ces indices pour localiser leurs proies. Différents travaux conduits sur une très large gamme d'espèces présentant un dimorphisme sexuel ont permis de mettre en évidence une prédation différentielle entre les sexes, généralement au désavantage des mâles (cf. Andersson 1994). Ces études sont toutefois difficiles à analyser. En effet, il n'est pas forcément aisé de déterminer quel trait, ou combinaison de traits, rend les mâles plus vulnérables à la prédation. Le poids des caractères sexuels secondaires peut être facilement surestimé car les mâles et les femelles peuvent aussi différer par leur régime alimentaire ou leur mode d'approvisionnement, différents traits pouvant impliquer un risque de prédation plus ou moins important. Cependant, certaines études ont établi une relation de causalité directe entre l'activité de recherche d'un partenaire sexuel et un risque accru de prédation. Par exemple, l'aigrette bleue *Florida caerulea*, est capable de localiser les criquets mâles de l'espèce *Anurogryllus celerenictus* grâce à leurs stridulations (Bell 1979). Une étude encore plus démonstrative a été réalisée par John Endler (1980, 1983, 1987) chez le guppie, *Poecilia reticulata*. Les mâles de cette espèce présentent un fort polymorphisme. Le nombre de taches de couleur qui ornent leurs corps varie largement d'un individu à l'autre et entre populations. Endler a cherché à comprendre dans quelle mesure cette variation pouvait résulter de pressions de sélection antagonistes. D'une part, les femelles préfèrent les mâles les plus colorés (Houde 1997), et d'autre part les taches de couleur exposent les mâles à la prédation par d'autres espèces de poissons (Endler 1978). En combinant des études sur des populations naturelles et d'autres sur des populations expérimentales soumises à un risque plus ou moins grand de prédation sur plusieurs générations, Endler (1980, 1983) a montré que le nombre de taches de couleur diminuait dans les populations les plus exposées à la prédation. Il y avait donc bien un coût à l'expression des signaux sexuels en termes de prédation.

► Les coûts physiologiques

Le développement de caractères sexuels extravagants ou de comportements de cour particulièrement intenses peut aussi impliquer des coûts physiologiques. En effet, l'énergie dont disposent les organismes est en

quantité limitée, de même que plusieurs composés indispensables à l'élaboration de certains traits, mais aussi impliqués dans des fonctions physiologiques essentielles. La mise en évidence de ces coûts nécessite le plus souvent des techniques sophistiquées. Ainsi l'emploi de la technique dite de « l'eau doublement marquée » chez les mâles de tétras des armoises *Centrocercus urophasianus* a permis de mettre en évidence un coût énergétique important lié à la parade (Vehrenkamp *et al.* 1989). Cette technique permet d'estimer la production journalière de CO₂ d'animaux sauvages laissés libres pendant une période couvrant plusieurs jours, et à partir de cette mesure de déterminer leurs dépenses énergétiques. Les pertes énergétiques journalières des mâles paradant avec le plus de vigueur étaient deux fois supérieures à celles des mâles ne paradant pas et quatre fois supérieures au taux métabolique de base. La perte d'énergie au moment même de la parade était, selon les individus, de 13,5 à 17,5 fois supérieure au taux métabolique de base. D'autres études ont démontré un coût énergétique du comportement de cour, notamment un coût substantiel des vocalisations chez les mâles de certaines espèces d'anoures (Taigen et Wells 1985).

Si les traits des mâles soumis à sélection sexuelle semblent bien impliquer un coût pour l'individu qui les exprime, la relation entre le coût et la qualité des individus est moins facile à mettre en évidence. Cependant, si l'investissement des mâles dans le développement de leurs caractères sexuels secondaires ne varie pas selon leur capacité à en supporter le coût, on devrait observer de manière générale une relation négative entre la capacité des mâles à survivre et le degré d'expression de leurs caractères sexuels secondaires. Récemment, Jennions *et al.* (2001) ont effectué une méta-analyse à partir de 122 échantillons issus de 69 études portant sur 40 espèces différentes d'oiseaux, d'arachnides, d'insectes et de poissons. Quel que soit le niveau d'analyse retenu (échantillon, étude, espèce), les auteurs ont obtenu une corrélation significative et positive, ce qui signifie qu'en général, les mâles développant les plus grands ornements ou effectuant les parades les plus vigoureuses étaient aussi ceux ayant la meilleure capacité à survivre et la plus grande longévité. Ce résultat suggère que de manière générale, le degré de développement des caractères sexuels tend à dépendre de la condition des mâles. Cependant, les mécanismes biologiques qui sous-tendent ce phénomène restent inconnus. Le développement des études portant sur la biologie du développement des caractères sexuels secondaires

devrait dans l'avenir apporter des éléments essentiels à notre compréhension de la relation entre qualité individuelle et handicap.

c) Le paradoxe des « bons gènes »

L'hypothèse du handicap est fort séduisante car elle permet *a priori* d'expliquer l'existence d'un choix chez les femelles même lorsqu'elles ne semblent obtenir aucun bénéfice direct de la part des mâles. Cette situation est typique des espèces formant des **leks**.

Les **leks** sont des rassemblements de mâles sur des zones plus ou moins vastes qui ne contiennent aucune ressource d'aucune sorte. Chaque mâle y défend un territoire restreint, dit de parade, et s'engage dans des parades mêlant, selon les espèces, des signaux visuels, acoustiques ou olfactifs. Les femelles se rendent sur les lek et visitent le plus souvent plusieurs mâles avant de s'accoupler avec l'un d'entre eux. Les femelles semblent ne pas choisir leurs partenaires sexuels au hasard et la majorité des copulations est généralement l'apanage de seulement quelques-uns des mâles présents sur le lek.

Les femelles quittent ensuite le lek et procèdent à la ponte et à l'élevage des poussins sans le concours des mâles (Bradbury et Gibson 1983, Davies 1991, Høglund et Alatalo 1995; cf. chapitre 10). La question se pose donc de savoir ce que peuvent obtenir les femelles à travers un tel choix si les mâles ne sont d'aucun secours dans la reproduction, si ce n'est l'insémination. Précisément, le principe du handicap considère que les femelles obtiennent à travers leur choix les meilleurs gènes pour leur progéniture. Pour qu'il soit valide, cet argument nécessite cependant que l'aptitude phénotypique des mâles soit héritable. Or, les calculs théoriques réalisés par Fisher (1930) ont démontré que l'héritabilité des traits qui contribuent fortement à l'aptitude est forcément faible. Et il est facile de comprendre pourquoi. Au fil des générations, au fur et à mesure que se répand le choix des femelles pour des caractères indicateurs d'une meilleure viabilité, les individus mâles devraient être de plus en plus nombreux à posséder les allèles déterminant la meilleure qualité. À terme, ces allèles devraient se fixer dans la population. Dès lors, tous les mâles sont équivalents et il n'existe plus aucune pression de sélection pour maintenir la préférence des femelles. Si l'exercice d'un choix s'avère coûteux, par exemple en temps ou en énergie passée à examiner les mâles, la préférence aura tôt fait d'être contre-sélectionnée et de disparaître. D'où le **paradoxe des bons gènes**

(encore appelé **paradoxe du lek**; Kirkpatrick et Ryan 1991, Andersson 1994).

Résoudre le paradoxe des bons gènes revient à établir de quelle manière l'héritabilité de l'aptitude phénotypique peut être maintenue dans les populations naturelles. De fait, l'analyse des données empiriques tend à établir qu'il subsiste souvent un niveau élevé d'héritabilité dans les caractères sexuels secondaires des mâles de différentes espèces (Piomankowski et Møller 1995) et dans les préférences des femelles (Bakker et Pomiankowski 1995). Une première solution consiste à invoquer l'accumulation de mutations délétères au cours du temps qui tendrait à restaurer de la variance additive génétique sur les traits indicateurs de la qualité des mâles. L'importance réelle de ce phénomène reste encore floue (Andersson 1994; Kirkpatrick 1996). Une solution alternative consiste à supposer que les pressions de sélection peuvent varier assez largement dans le temps et dans l'espace et que cette variation suffit à restaurer une variance additive génétique sur les traits soumis à sélection sexuelle (Andersson 1994).

d) L'hypothèse d'Hamilton-Zuk

En 1982, Bill Hamilton et Marlene Zuk ont proposé un nouveau mécanisme pour résoudre le paradoxe des bons gènes. Leur hypothèse (Hamilton et Zuk 1982) s'appuie sur l'existence de cycles de co-évolution entre les parasites (au sens large) et leurs espèces hôtes. Parasites, virus et autres pathogènes doivent régulièrement faire face aux défenses immunitaires des hôtes. Des mutations favorables se produisent régulièrement qui permettent aux parasites de contourner ou de résister aux défenses élaborées par les hôtes. À leur tour, les hôtes sont soumis à une forte pression de sélection pour se défendre face aux pathogènes. Il s'ensuit une véritable course aux armements évolutive, capable selon Hamilton et Zuk (1982) de maintenir une variance additive génétique sur les traits soumis à sélection sexuelle. Parce que le degré de développement des traits extravagants des mâles ainsi que leur maintien vont le plus souvent dépendre de la condition des individus, ces traits signalent la capacité de résistance aux agents pathogènes présents dans l'environnement. Les parasites et les virus mutant régulièrement, les allèles conférant une meilleure résistance sont susceptibles de varier dans le temps, ce qui maintient une héritabilité sur la qualité génétique des mâles. La préférence pour des caractères extravagants aurait en quelque sorte évolué, car elle permettrait aux femelles d'identifier

les mâles en bonne santé et de transmettre à leur descendance les allèles de résistance aux pathogènes.

Dès sa publication, l'hypothèse d'Hamilton-Zuk a été très favorablement accueillie et a stimulé un très grand nombre de travaux. Ces travaux peuvent être divisés en deux grands groupes. Un certain nombre d'études ont consisté en une analyse comparative du degré d'extravagance des caractères sexuels mâles en relation avec le risque d'infestation parasitaire subi par les espèces (Read 1987, 1991, Read et Harvey 1989, Clayton 1991, Johnson 1991, Weatherhead *et al.* 1991, Pruett-Jones *et al.* 1991). Ces études ont produit des résultats ambigus, voire contradictoires. L'autre groupe de travaux consiste en des études de cas. Là aussi, les résultats sont ambivalents (voir Andersson 1994 pour une synthèse). Certaines études ont observé une corrélation négative entre le degré de développement d'un caractère sexuel secondaire et la charge parasitaire des mâles, d'autres ont conclu à une absence de relation. Qui plus est, certaines études mettant en évidence une préférence des femelles pour les mâles les moins parasités sont aussi compatibles avec l'hypothèse plus parcimonieuse d'un évitement actif de la contagion par les femelles (voir Loehle 1997).

e) L'hypothèse du handicap d'immunocompétence

Le relatif échec des tentatives de validation de l'hypothèse de Hamilton-Zuk n'a pas conduit à délaisser cette hypothèse, mais plutôt à la reformuler. Les organismes vivants sont rarement exposés à un seul type de parasite ou de pathogène. Ils doivent au contraire affronter, successivement ou simultanément, différents agents infectieux. Dans cette lutte, le système immunitaire des individus joue un rôle déterminant. Une meilleure manière d'évaluer la pertinence de l'hypothèse d'Hamilton-Zuk consiste donc peut-être à étudier la relation entre le développement des caractères sexuels secondaires des mâles et la capacité de leur système immunitaire à lutter contre les infections. L'existence d'une relation indirecte entre l'**immunocompétence** des individus et l'extravagance des caractères sexuels secondaires a été proposée par Folstad et Karter (1992). Selon l'hypothèse du handicap d'immunocompétence, la testostérone, hormone impliquée dans le développement des caractères sexuels secondaires des mâles, entraîne ordinairement une diminution de l'efficacité du système immunitaire. En conséquence, seuls les individus pourvus d'un système immunitaire particulièrement performant

seraient capables de payer le prix associé au développement de caractères sexuels secondaires dont l'expression dépend du niveau de testostérone de l'organisme.

Cette hypothèse a reçu au cours des dix dernières années une attention croissante et un certain soutien empirique (Zuk *et al.* 1995, Saino et Møller 1996, Saino *et al.* 1997a et b, 1999, Zuk et Johnsen 1998, Gonzalez *et al.* 1999, Verhulst *et al.* 1999, Owen et Wilson 1999, Duffy *et al.* 2000, Faivre *et al.* 2003 ; pour une revue voir Møller *et al.* 2000). Mais force est de constater que les résultats sont encore une fois difficiles à interpréter dans leur ensemble. Certaines études, telle que celle menée par Zuk *et al.* (1995) chez le coq bankiva, *Gallus gallus*, ont trouvé une corrélation négative entre la taille d'un caractère sexuel secondaire et une mesure de l'immunocompétence. À l'inverse, d'autres études telles que celle menée par Gonzalez *et al.* (1999) chez le moineau domestique, ont observé une relation opposée.

Une difficulté à comparer les différents résultats est que la mesure même de l'immunocompétence est sujette à caution, particulièrement chez les vertébrés (Siva-Jothy 1995, Norris et Evans 2000). Chez ces derniers, il existe en effet une immunité humorale et une immunité à médiation cellulaire. La première composante est responsable de la détection et de l'élimination d'agents pathogènes spécifiques par des molécules spécialisées, les anticorps. La seconde composante est non spécifique et fait intervenir les lymphocytes T. Norris et Evans (2000) ont insisté sur la nécessité d'évaluer simultanément la performance des deux composantes de l'immunité.

Récemment, Faivre *et al.* (2003), ont procédé à une telle investigation chez le merle noir, *Turdus merula*. Cette espèce présente un fort dimorphisme sexuel. Les femelles sont brunâtres et possèdent un bec peu coloré. À l'inverse, les mâles ont un plumage entièrement noir et arborent un bec d'une teinte jaune orangée dont la saturation varie entre individus au sein des populations. Les mâles dont les becs sont les plus vivement colorés se reproduisent les premiers dans la saison avec les femelles en meilleure condition (Faivre *et al.* 2001), ce qui suggère que les femelles préfèrent les mâles aux becs les plus colorés. Les résultats obtenus par Faivre *et al.* (2003) sont tout à fait démonstratifs. Les mâles aux becs les plus oranges montraient une réponse humorale plus faible que les mâles aux becs les plus jaunes, alors que la relation inverse était observée pour la réponse cellulaire. La relation entre immunocompétence et degré d'expression d'un caractère sexuel secondaire semble donc variable selon la composante de l'immunité prise en compte

(voir aussi Zuk et Johnsen 1998). Qui plus est, l'influence négative de la testostérone sur l'immuno-compétence affirmée par Folstad et Karter (1992) n'est pas forcément vérifiée en pratique (Hasselquist *et al.* 1999; voir cependant Duffy *et al.* 2000). Ces résultats ambigus invitent donc à une certaine prudence. Il est fort probable que le degré de complexité du fonctionnement du système immunitaire des vertébrés ait été sous-estimé par plusieurs chercheurs en écologie comportementale. L'emploi de techniques plus sophistiquées devrait permettre dans l'avenir de mieux préciser la pertinence de l'hypothèse du handicap d'immunocompétence.

9.4.4 Le principe d'exploitation sensorielle

À la fois le processus fisherien et le principe du handicap présupposent que le trait mâle précède chronologiquement l'apparition de la préférence chez les femelles. Sous cette condition, ces deux processus ne peuvent être facilement invoqués pour rendre compte de l'existence de préférences hétérospécifiques. En effet, plusieurs travaux ont montré que, chez différentes espèces, les individus expriment de nettes préférences envers des traits qui ne sont pas naturellement exprimés chez leur propre espèce (Ryan et Wagner 1987, Jones et Hunter 1998). Ces observations ont conduit au développement d'un nouveau principe expliquant l'origine et le maintien des caractères sexuels dans le cadre de la sélection intersexuelle.

Le **principe d'exploitation sensorielle** a été introduit au cours des années 1990 (Basolo 1990, Ryan 1990, Ryan et Rand 1990, Ryan *et al.* 1990, Endler et Basolo 1998). Il considère que l'évolution des caractères sexuels secondaires des mâles est influencée par des biais sensoriels préexistants chez les femelles. Par exemple, considérons que, pour diverses raisons, les femelles d'une espèce possèdent un équipement sensoriel particulièrement sensible pour détecter une couleur particulière. Une mutation apparaissant chez les mâles et leur permettant de développer une tache de la même couleur serait favorisée en facilitant la détection de ces mâles par les femelles ou en augmentant leur pouvoir de séduction. En quelque sorte, les mâles « exploitent » un biais sensoriel déjà présent chez les femelles. Dans ce scénario, la préférence des femelles précède historiquement l'apparition du trait chez les mâles, alors que le scénario inverse est attendu selon le modèle d'emballlement ou l'hypothèse des bons gènes. Le principe d'exploitation sen-

sorielle se distingue aussi des autres modèles théoriques de sélection sexuelle en considérant qu'il n'existe pas nécessairement de couplage entre le trait et la préférence au sein des populations (Shaw 1995).

a) Quatre critères pour détecter une exploitation sensorielle

Basolo (1990, 1995a et b) a proposé quatre critères permettant de juger chez une espèce si un caractère sexuel secondaire mâle a évolué à travers un phénomène d'exploitation sensorielle :

1. L'espèce possède à la fois le trait et la préférence, et le trait est utilisé dans le choix du partenaire.
2. Le trait est absent (ou sous forme d'ébauche) chez les espèces ancestrales.
3. La préférence pour le trait est ancestrale.
4. Il existe un biais dans le système sensoriel ou le cerveau qui permet de prédire précisément la direction de la préférence des femelles.

La vérification des points 2 et 3 nécessite d'avoir recours à une approche phylogénétique (voir chapitre 3).

b) Des exemples d'exploitation sensorielle

Les premiers travaux sur le phénomène d'exploitation sensorielle ont initialement privilégié deux grands modèles : les grenouilles du complexe d'espèces *Physalaemus pustulosus* (Ryan 1997) et les poissons porte-glaives (ou xiphos) du genre *Xiphophorus* (Basolo 1990, 1995a et b). Dans le premier cas, un trait commun à tous les mâles des différentes espèces de grenouille du groupe *Physalaemus* est un signal vocal qualifié de « gémissement ». Chez certaines espèces, ce signal vocal de base s'est enrichi de gloussements qui semblent contribuer à augmenter la stimulation des femelles. Chez l'espèce *P. coloradorum*, les mâles n'émettent pas de gloussement, mais lorsque des gloussements sont digitalisés et rajoutés de façon artificielle au gémissement de base, les femelles préfèrent ce signal modifié au signal naturel des mâles de leur espèce. À partir d'une phylogénie du groupe, il a été établi que l'hypothèse la plus parcimonieuse pour expliquer cette préférence consiste à supposer qu'elle dérive d'un ancêtre commun qui existait avant la divergence des deux espèces (Ryan 1997).

Une caractéristique morphologique des xiphos consiste en un allongement de la nageoire caudale qui donne l'apparence d'une épée (d'où le nom de « porte-glaive »). Les femelles de l'espèce *X. helleri* préfèrent des mâles dont la nageoire caudale est plus allongée. Les *platys* sont des poissons du même genre

qui ne présentent pas d'allongement de la nageoire caudale. Lorsqu'on allonge artificiellement la nageoire des mâles *platys* des espèces *X. maculatus* et *X. variatus*, ceux-ci sont préférés par les femelles de leur espèce plutôt que des mâles normaux (Basolo 1990, 1995a). Là encore, l'information phylogénétique soutient l'hypothèse d'évolution du caractère par exploitation sensorielle.

c) L'origine du biais sensoriel : une question ouverte

Un problème d'importance réside dans l'identification de l'origine du biais sensoriel des femelles. Peu de travaux ont été conduits à ce sujet. Néanmoins, une étude récente (Rodd *et al.* 2002) suggère que des contraintes écologiques peuvent contribuer à modéliser les préférences des femelles et influencer par là même l'évolution des caractères des mâles. Les guppies femelles préfèrent les mâles présentant des taches les plus grandes et les plus oranges. À partir d'une série d'expériences et d'études menées sur le terrain, Rodd *et al.* (2002) ont obtenu plusieurs résultats suggérant que la préférence des femelles est en fait un sous-produit d'un biais sensoriel pour la couleur orange dont l'origine pourrait être liée aux mécanismes impliqués dans la détection de la nourriture. En effet, ces mêmes auteurs ont observé que dans la nature, les guppies mâles et femelles sont fortement attirés et consomment avec voracité les aliments de couleur orange, notamment certains fruits. Ces fruits sont une bonne source de protéines, de sucres et de carotènes.

Deux résultats majeurs de leur étude pointent en faveur d'un phénomène de biais sensoriel. Premièrement, à la fois sur le terrain et au laboratoire, les guppies mâles et femelles répondaient plus à des objets de couleur orange qu'à des objets identiques mais de couleur différente, et ce en dehors de tout contexte sexuel. Cette attirance pour la couleur orange apparaît être innée. Deuxièmement, la variation entre populations dans le degré d'attraction des individus mâles et femelles vers des objets de couleur orange expliquait plus de 70 % de la variation entre les mêmes populations dans l'intensité de la préférence des femelles confrontées à des mâles nourris avec des régimes alimentaires plus ou moins riches en carotènes, et exprimant donc différentes intensités de couleur orange. Étant donné l'ubiquité des caractères sexuels secondaires basés sur des carotènes dans le règne animal, des tests similaires pourraient être conduits chez des

oiseaux ou d'autres espèces de poissons pour mieux juger de la généralité du phénomène.

d) Quelle place pour l'exploitation sensorielle ?

L'importance réelle du phénomène d'exploitation sensorielle dans l'évolution des caractères sexuels secondaires reste cependant à établir. Certains auteurs ont par exemple considéré que la préférence des femelles pour des caractères hétérospécifiques ne relevait pas forcément d'un biais sensoriel particulier, mais d'une propriété générale des mécanismes d'apprentissage qui conduit à préférer des stimuli inconnus (Enquist et Arak 1993, Weary *et al.* 1993), ou de taille apparente plus importante (Rosenthal et Evans 1998). Par ailleurs, la solidité des interprétations reste dépendante d'une identification correcte des relations phylogénétiques. Il est possible aussi d'envisager que, dans certains cas, le trait mâle n'est pas apparu après la préférence des femelles mais est apparu avant et a été à plusieurs reprises perdu. Dans plusieurs cas, ce scénario n'est pas le plus parcimonieux et est écarté. Néanmoins des pressions de sélection, par exemple liées à la prédation, ont pu à plusieurs reprises contribuer à faire disparaître le trait mâle sans pour autant que le biais sensoriel ayant évolué chez les femelles régresse à la même vitesse. L'importance de la disparition des traits mâles soumis à sélection sexuelle a longtemps été ignorée (Wiens 2001). Pourtant, une évaluation attentive des données disponibles révèle qu'en fait dans certains clades, la fréquence de disparition des caractères sexuels extravagants peut être cinq fois supérieure à leur fréquence d'apparition (Burns 1998). Ces résultats suggèrent que d'autres forces sélectives sont régulièrement capables de contrer la sélection sexuelle ou que l'intensité de celle-ci n'est par forcément stable au cours du temps. Les conséquences de ces observations pour notre conception de l'évolution des caractères sexuels secondaires restent à explorer.

9.4.5 Conclusion : la sélection intersexuelle est-elle un processus pluraliste ?

Depuis Darwin et Fisher, l'attention portée à la sélection intersexuelle s'est largement amplifiée. Des hypothèses initialement considérées comme contradictoires tendent aujourd'hui à se rejoindre et il semble qu'une synthèse globale pourrait bientôt émerger. La sélection intersexuelle ne serait plus limitée à un unique processus, mais il devient communément admis que différents processus ont pu agir de concert dans l'évolution

des traits et des préférences. Certains développements récents témoignent de cette nouvelle attitude.

a) Processus fisherien versus hypothèse des bons gènes : vers une réconciliation ?

À lire l'abondante littérature traitant de l'évolution des caractères sexuels secondaires, il est facile de conclure que le processus fisherien d'emballlement et l'hypothèse des bons gènes constituent deux hypothèses alternatives et irréconciliables. L'observation d'une corrélation positive entre le « pouvoir de séduction » d'un mâle et l'aptitude phénotypique de sa descendance est généralement interprétée comme un argument en faveur de l'hypothèse des bons gènes (Norris 1993, Petrie 1994, Møller et Alatalo 1999, Jennions *et al.* 2001). Une relation opposée entre ces deux paramètres, couplée à une héritabilité suffisante du pouvoir de séduction des mâles, est en revanche présentée comme un soutien empirique au processus d'emballlement fisherien (Egtes 1996, Wedell et Tregenza 1999, Brooks 2000). Néanmoins, il est possible de concevoir qu'une préférence des femelles pour des traits extravagants qui diminuent la survie des mâles peut leur permettre d'obtenir des bénéfices indirects à travers une meilleure aptitude phénotypique de leur descendance. Un modèle récemment développé par Kokko *et al.* (2002) a permis de vérifier la cohérence logique de cet argument. Il suggère que l'augmentation du succès d'appariement et l'augmentation des capacités de survie de la descendance constituent l'une autant que l'autre des bénéfices indirects valides, mais dont l'importance varie selon les coûts associés au choix exercé par les femelles. Les bénéfices indirects obtenus par les femelles en conséquence de leurs préférences pour certains traits des mâles doivent donc être rangés sur un continuum. Une conséquence de ce modèle est qu'il n'apparaît plus valide ni pertinent de considérer une seule composante de l'aptitude telle que le pouvoir de séduction ou la capacité de survie lorsque l'on cherche à établir si la préférence des femelles peut évoluer à travers l'obtention de bénéfices indirects. L'aptitude est un tout et pour certaines questions, il n'est pas possible de ne s'intéresser qu'à une seule de ses composantes. Qui plus est, une relation négative entre la survie et le pouvoir de séduction ne constitue pas une réfutation de l'hypothèse des bons gènes. Kokko et Monaghan (2001) concluent qu'il n'est peut-être plus utile de continuer à distinguer entre processus fisherien et hypothèse des bons gènes. Seul l'avenir dira si cette position est appelée à devenir prédominante.

b) Peut-on séparer l'importance relative des bénéfices directs et indirects ?

Les bénéfices directs sont souvent considérés comme les plus importants et les plus évidents dans le processus de sélection du partenaire sexuel. De fait, comparés aux bénéfices indirects, leur effet est immédiat et ne dépend pas d'un mécanisme de maintien de la variabilité génétique. D'une certaine manière, expliquer le choix des individus par l'obtention de bénéfices directs peut donc paraître trivial, et c'est sans doute ce qui explique qu'il existe peu de formalisations expliquant l'évolution des préférences à travers l'obtention de bénéfices directs (voir cependant Grafen 1990a, Price *et al.* 1993, Kirkpatrick 1996).

Est-il cependant possible de comparer globalement l'importance relative des bénéfices directs et indirects ? Selon le modèle théorique développé par Kirkpatrick et Barton (1997), la force de la sélection s'exerçant sur les préférences à travers l'obtention de bénéfices indirects devait être faible. Mais une analyse récente de la littérature (Møller et Jennions 2001) suggère que la force de la sélection opérant à travers l'obtention de bénéfices directs n'est pas forcément plus élevée, voire moindre. Cependant, il n'est pas forcément indispensable pour expliquer l'évolution conjointe des caractères sexuels secondaires extravagants et des préférences de considérer que les bénéfices retirés par les femelles sont soit directs soit indirects. Ils peuvent être les deux à la fois. De nombreux travaux ont établi que les femelles ne basent pas nécessairement leur choix d'un partenaire sexuel sur un seul caractère. Très souvent, les femelles peuvent utiliser différents traits ou différents indices pour guider leur choix (Iwasa et Pomiankowski 1994, Johnstone 1996). Ces traits peuvent être indicateurs de bénéfices directs ou indirects. Candolin et Reynolds (2001) ont étudié le choix des femelles chez un poisson cyprinidé d'eau douce, la bouvière, *Rhodeus sericeus*. Chez cette espèce, les femelles déposent leurs œufs à l'intérieur du corps d'un mollusque bivalve vivant au sein duquel les œufs, une fois fécondés par le mâle, se développent. Les femelles peuvent effectuer plusieurs pontes et plusieurs femelles peuvent pondre dans le même bivalve. La survie des œufs varie selon l'espèce de bivalve et selon le nombre d'œufs déjà présents. Les mâles courtisent activement les femelles en exhibant leur couleur rouge et les poussent à pondre leurs œufs dans le ou les bivalves qu'ils défendent activement. La décision initiale des femelles d'approcher un mâle est liée à son comportement et à sa coloration rouge mais la décision finale de pondre est liée à la qualité

des sites de ponte défendus par le mâle. La coloration du mâle reflète vraisemblablement sa qualité génétique ou sa condition corporelle, mais les mâles les plus colorés cherchent parfois à faire pondre les femelles dans des bivalves de moindre qualité. Les femelles se montrent cependant particulièrement exigeantes sur la qualité des sites de ponte qu'elles inspectent soigneusement avant d'y déposer leurs œufs. Le processus de sélection de la femelle dépend donc chez cette espèce de différents critères qui sont utilisés de manière séquentielle, avec cependant une importance plus grande accordée aux indices liés à l'obtention d'un bénéfice direct en terme de survie des œufs.

Enfin, un même signal peut tout à la fois informer la femelle sur l'obtention de bénéfices directs et indirects. Par exemple, les colorations basées sur des carotènes peuvent à la fois signaler l'efficacité d'un mâle dans sa recherche de nourriture et la qualité de son système immunitaire (cf. 9.4.3.3). Chercher à opposer bénéfices directs et indirects peut donc être une attitude stérile dans de nombreux cas.

9.5 COMPÉTITION SPERMATIQUE ET CHOIX CRYPTIQUE DES FEMELLES

Entre l'accouplement et la production de descendants viables se déroule toute une série de processus pendant lesquels peuvent se produire une sélection parmi les innombrables possibles. Tout d'abord, les spermatozoïdes, quelle que soit leur origine entrent en compétition entre eux. D'autre part, les conditions rencontrées à l'intérieur de la femelle, ou ensuite lorsque celle-ci élève les jeunes peuvent continuer à favoriser certaines options parmi les possibles.

On définit donc classiquement deux grands types de processus : la **compétition spermatique** (terme proposé par Parker 1970) qui implique la compétition entre les spermatozoïdes, et le **choix cryptique des femelles** (terme proposé par Thornhill 1983, 1984) qui implique l'action directe ou indirecte de la femelle. Aujourd'hui, le thème de la compétition spermatique justifierait à lui seul un ouvrage complet. Nous n'allons donc présenter que quelques aspects généraux de la compétition spermatique, sans rechercher aucune exhaustivité. Les arguments en faveur d'un choix cryptique des femelles sont aujourd'hui beaucoup plus ténus. Nous nous contenterons d'énumérer les divers mécanismes qui pourraient conduire à un tel choix actif ou passif des femelles.

9.5.1 Compétition spermatique

a) Définition

Par compétition spermatique, on entend toute forme de compétition, à l'intérieur des tractus génitaux de la femelle, entre le sperme de deux ou plus de deux mâles pour la fertilisation des œufs d'une seule femelle pendant un cycle de reproduction donné (Birkhead et Møller 1992).

C'est un processus courant chez les animaux (Smith 1984b) qui se produit dès lors qu'une même femelle copule avec plus d'un mâle lors d'un seul événement de reproduction. Dans son sens restreint, la compétition spermatique ne considère que les processus physiologiques qui se produisent à l'intérieur du tractus génital de la femelle à la suite d'accouplements multiples. Dans son sens large, la compétition spermatique inclut un large panel d'attributs morphologiques, comportementaux et physiologiques comprenant la taille, le nombre et la structure des spermatozoïdes, la morphologie de l'appareil reproducteur mâle et femelle, les processus et structures de stockage du sperme, les comportements de cour, de copulation et toutes les dimensions sociales de la reproduction. Nous utiliserons un sens intermédiaire qui ne considère que les processus se déroulant pendant ou après l'accouplement proprement dit. Cette définition élimine tout ce qui concerne les comportements de cour qui sont traités dans le reste de ce chapitre et dans le chapitre 11.

La première description d'un processus typique de compétition spermatique a été faite par Marler (1956) à propos du comportement du pinson des arbres (*Fringilla coelebs*). À cette époque, seuls les aspects physiologiques d'un tel comportement étaient étudiés, alors qu'aujourd'hui, c'est principalement par le biais de leur fonction adaptative que l'on aborde l'étude de ces comportements.

b) Quel type de compétition ?

Une part du débat sur la compétition spermatique a porté sur le type de compétition impliquée. S'agit-il d'une compétition par interférence ou par exploitation ? Dans le cadre de la compétition spermatique, une compétition par exploitation impliquerait que les spermatozoïdes n'interagissent pas directement entre eux pour accéder à la ressource (les œufs de la femelle). Le gagnant est tout simplement celui qui arrive le premier. On peut alors identifier le processus à une tombola ou un pari lors d'une course. Dans les deux cas, plus le nombre de tickets ou de concurrents

est grand, toutes choses égales par ailleurs, plus grande est la chance de gagner, c'est-à-dire de féconder le ou les œufs. Les ressources étant limitées pour le mâle, la seule façon d'augmenter le nombre de spermatozoïdes est d'en diminuer la taille. Cependant, il existe de fortes variations de taille des spermatozoïdes tant entre espèces qu'intra-espèce et intra-individu et l'on est en droit de se demander la raison de ce polymorphisme.

Une compétition par interférence, impliquerait que les (ou seulement certains) spermatozoïdes provenant de divers mâles luttent directement les uns contre les autres pour accéder le premier aux ovules à féconder. Pour que ce soit le cas, il faut 1) que la ressource soit défendable, 2) que les spermatozoïdes de différents mâles entrent régulièrement en contact et se reconnaissent comme tels, et 3) si la compétition entraîne la mort des combattants, il faut que les conditions soient remplies pour qu'un tel comportement altruiste se développe. Ce dernier point revient à dire qu'il faut que ce comportement soit régulé au niveau de l'organisme diploïde, c'est-à-dire du mâle et non pas de l'individu haploïde que constitue le spermatozoïde. La compétition sera de type exploitation si aucune de ces conditions n'est remplie.

La plupart des auteurs considèrent que la compétition spermatique est de type compétition par exploitation plutôt que par interférence. Il faut cependant expliquer le polymorphisme récurrent des spermatozoïdes observé chez de très nombreuses espèces. En fait, la possibilité d'une compétition par interférence a été surtout avancée par Baker et Bellis (1988, 1995) qui ont proposé l'existence de spermatozoïdes kamikazes dont la seule fonction serait de repérer et détruire les spermatozoïdes d'autres mâles. Cependant, l'argument, développé principalement chez l'homme par Baker et Bellis (1988, 1995), repose sur une série de constatations qui peuvent toutes être interprétées en dehors d'une compétition par interférence (Gomendio *et al.* 1998). Par exemple, de nombreux spermatozoïdes apparaissent comme mal formés. Leurs malformations les rendent incapables de se déplacer efficacement. Baker et Bellis ont proposé que ce soient des spermatozoïdes kamikazes. Cependant, du fait de leur malformation, ils tendent à s'agglutiner et forment un véritable bouchon obstruant les tractus génitaux femelles, et ayant donc pour effet de fortement ralentir les spermatozoïdes de mâles concurrents. On peut donc comprendre l'évolution de ce type de spermatozoïdes sans faire intervenir un comportement altruiste de type kamikaze proprement dit. Mais l'existence de bouchons d'appariement relève

bien d'une compétition par interférence. Le débat reste donc toujours ouvert.

c) Quelques exemples d'adaptations des mâles

Les mâles ont tout à gagner d'adaptations qui augmentent le succès compétitif de leurs spermatozoïdes et la production par la femelle à court terme d'œufs fécondés par eux, de même que des adaptations ayant pour effet de diminuer le taux de réappariement des femelles, même si ces bénéfices sont obtenus aux dépens de l'aptitude de la femelle. Beaucoup de ces conflits impliquent l'intervention de structures morphologiques spécifiques et divers composants transmis à la femelle par les fluides séminaux du mâle et par la réceptivité des femelles à ces substances.

Nous allons illustrer le problème de la capacité des mâles à produire des spermatozoïdes capables de gagner la compétition avec les spermatozoïdes d'autres mâles à l'aide de deux exemples.

► Des pénis goupillons, capables d'induire chez les femelles l'éjection du sperme des concurrents

Les insectes odonates constituent un excellent modèle d'étude de la compétition spermatique. Les femelles copulent régulièrement avec plusieurs mâles successivement, et les mâles ont développé toute une série d'adaptations morphologiques et comportementales augmentant leurs chances de féconder les œufs des femelles avec lesquelles ils copulent. Chez les femelles odonates, les spermatozoïdes sont stockés dans deux organes spécialisés, la bourse copulatoire et la spermathèque. Il a été montré que lors de l'accouplement, le pénis et les appendices (appelés *Aedeagus*) qu'il porte retirent mécaniquement le sperme déjà stocké dans ces organes femelles. La tête du pénis retire le sperme des bourses copulatrices et les *Aedeagus* retirent celui des spermathèques.

Lorsqu'une femelle d'odonate pond, l'œuf distend le tractus femelle. En particulier, cela affecte deux plaques vaginales scléreuses qui chacune contiennent des papilles sensorielles. Le passage de l'œuf est ainsi détecté, déclenchant une série de réflexes conduisant au rejet d'un peu de sperme dans l'oviducte, ce qui assure la fécondation de l'œuf. Si le sperme est ainsi éjecté dans le tractus génital en dehors du moment précis de la ponte, celui-ci est perdu pour la fécondation.

Plus récemment, Alex Córdoba-Aguilar (1999) a apporté des arguments suggérant que chez *Calopteryx maculata*, le mâle exploite ces mécanismes sensoriels

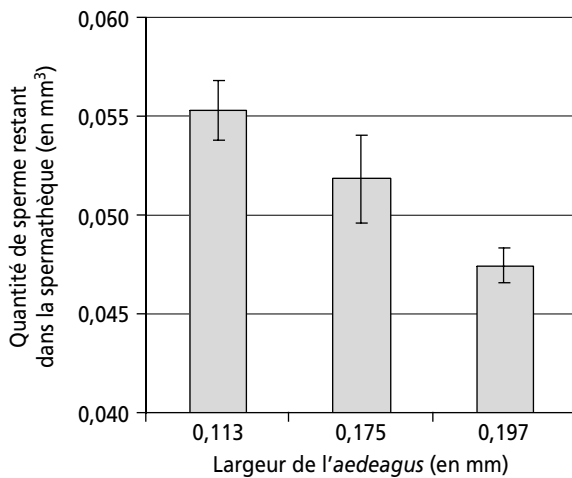


Figure 9.10 Taille de l'aedeagus porté par le pénis et éjection de sperme chez l'odonate *Calopteryx maculata*.

Les appariements ont été choisis par l'observateur. Les accouplements ont été interrompus juste après la cinquantième flexion abdominale, c'est-à-dire au moment où il reste le moins de sperme dans les spermatheques. Il restait à ce moment-là d'autant moins de sperme dans les spermatheques de la femelle que le pénis du mâle était gros. Ce résultat était attendu si l'Aedeagus sur le pénis stimule le rejet par les femelles du sperme déjà présent dans la spermatheque, en exploitant leur réflexe classique d'éjection de sperme au moment de la ponte pour assurer la fertilisation des œufs. D'après Córdoba-Aguilar (1999).

normalement associés chez la femelle à la fertilisation des œufs pour lui faire éjecter une fraction importante du sperme déjà emmagasiné. Chez cette espèce, pour des raisons mécaniques, le retrait du sperme stocké dans les spermatheques a peu de chance de se faire directement par pénétration des Aedeagus dans les spermatheques. Córdoba-Aguilar (1999) propose que pendant l'accouplement chez cette espèce, les Aedeagus stimulent les plaques vaginales, mimant la stimulation effectuée par un œuf en cours de ponte, et déclenchant ainsi le rejet d'un peu du sperme emmagasiné lors des accouplements précédents. Chez cette espèce, un accouplement classiquement implique jusqu'à 80 flexions abdominales régulières, chacune produisant une stimulation des réflexes de rejet de sperme chez la femelle. Córdoba-Aguilar (1999) apporte une série d'arguments en faveur de ce mécanisme. Tout d'abord, il montre qu'au cours du déroulement d'un accouplement, la quantité de sperme en réserve dans les spermatheques et dans les bourses copulatoires diminue jusque vers la cinquantième flexion abdominale. À ce moment, il ne

reste que très peu de sperme provenant d'accouplements antérieurs. Ensuite, la quantité réaugmente suite à l'emmagasinement du sperme issu de l'accouplement en cours. D'autre part, en partant du principe que plus le pénis est gros, plus il stimule les plaques vaginales, et donc plus la femelle doit rejeter de sperme depuis ses spermatheques, il montre qu'il existe effectivement une relation négative entre la quantité de sperme restant dans les spermatheques et la taille du pénis (Figure 9.10). Córdoba-Aguilar (1999) montre aussi qu'il semble exister une relation positive entre des dissymétries dans le nombre de papilles sensorielles entre les plaques vaginales gauche et droite et les dissymétries dans le rejet de sperme : lorsqu'il y a plus de papilles sensorielles à gauche, la spermatheque gauche contient moins de sperme après la cinquantième flexion abdominale, et inversement.

Cet exemple illustre bien le problème de l'interprétation d'un résultat. Córdoba-Aguilar (1999) propose que l'ensemble des résultats obtenus étaient attendus sous l'hypothèse d'une exploitation par les mâles des réflexes de ponte de la femelle. Cependant, il est clair que chacun d'entre eux peut être prédit par d'autres mécanismes n'impliquant pas nécessairement une exploitation sensorielle. Les résultats de la figure 9.10 peuvent, par exemple, être le fruit de bien d'autres mécanismes plus simples. Ils peuvent simplement être dus au fait que plus le pénis est gros, plus il exerce une forte tension sur les organes femelles, forçant ainsi le rejet de sperme par simple compression. Cependant, la relation entre les dissymétries dans les rejets de sperme et dans le nombre de papilles sensorielles constitue un argument fort.

D'autre part, le mécanisme proposé se place délibérément du point de vue des mâles : l'interprétation de Córdoba-Aguilar (1999) revient à dire que les mâles leurrent les femelles, indépendamment des intérêts de celles-ci. Bien que cette interprétation puisse être correcte, on peut aussi regarder ce résultat d'une autre manière en disant que les femelles utilisent leurs capacités sensorielles pour sélectionner les meilleurs mâles (ceux ayant développé les plus gros pénis et les Aedeagus les plus efficaces à les stimuler), et favoriser ainsi leur sperme (Pitnick et Brown 2000). Si cette capacité des mâles est héritable, alors les femelles favorisant ces mâles auront une meilleure aptitude. Ces deux interprétations conduisent quasiment aux mêmes prédictions. Cependant, les chemins évolutifs à l'origine de la situation observée diffèrent fortement.

► Du sperme toxique pour les femelles

Le comportement des femelles est fortement modifié par les accouplements. En particulier, celles ayant des taux d'accouplement élevés, soit pour des raisons génétiques soit pour des raisons environnementales, sont moins attractives et moins réceptives envers les mâles, elles ont un taux de ponte élevé et meurent plus jeunes que des femelles avec un taux d'accouplement plus faible (Wolfner 1997). Un groupe de chercheurs britanniques a montré expérimentalement chez la mouche des fruits (*Drosophila melanogaster*) que cette mortalité accrue était directement due au fait de s'accoupler et non pas à des conséquences liées fait de se reproduire (Chapman *et al.* 1995). Leur protocole expérimental permettait de maintenir constante la taille de ponte des femelles, ainsi que l'exposition des femelles aux mâles en dehors de l'appariement, et de maintenir constant le taux d'appariement tout en faisant varier l'exposition des femelles aux liquides séminaux. Ces auteurs démontrent ainsi que ce coût de l'accouplement n'est pas dû à la présence des spermatozoïdes eux-mêmes mais à des molécules contenues dans les liquides séminaux, fabriquées par les cellules principales des glandes accessoires mâles. Ces mêmes facteurs ont pour effet d'augmenter le taux de ponte par les femelles en ce sens qu'ils réduisent la réceptivité des femelles à d'autres appariements. Enfin, ils ont pour effet de détruire les spermatozoïdes des mâles ayant précédemment copulé avec la femelle. De ce fait, le coût en termes de survie pour la femelle est peut-être un effet secondaire de la compétition entre mâles. Quoi qu'il en soit, cet exemple montre bien la subtilité des effets que peuvent induire les conflits d'intérêts entre les mâles et les femelles.

9.5.2 Possibilités de choix cryptique par les femelles

Suite à un ou plusieurs accouplements, les femelles ont un grand nombre d'opportunités de choisir les spermatozoïdes qui vont féconder leur(s) œuf(s), puis les embryons qui vont être menés à terme (Wedekind 1994, Birkhead 1998). Ces processus sont qualifiés de **cryptique** parce qu'ils se déroulent à l'intérieur de la femelle et ne peuvent être étudiés directement. Eberhard (1996) a identifié au moins vingt manières différentes par lesquelles les femelles peuvent effectuer un tel choix.

L'existence d'un choix effectué par les femelles est démontrée par le fait que les accouplements inter-

spécifiques conduisent le plus souvent à une diminution de la fécondité des femelles. Nous y reviendrons dans le paragraphe 9.8. Cependant, des mécanismes semblables se produisent entre les spermatozoïdes de mâles congénères. C'est le sujet de la présente section.

Parmi les mécanismes de choix cryptique des femelles, on distingue ceux intervenant entre l'accouplement et la fécondation et ceux intervenant après la fécondation (Birkhead 1998). Ces mécanismes sont en fait beaucoup moins documentés car (i) ils étaient souvent considérés comme moins puissants que la compétition spermatique, et (ii) leur étude demande des connaissances sur les mécanismes associés à l'insémination, le stockage du sperme et la fertilisation, domaines qui sont en général mal connus des évolutionnistes. De ce fait, bien que ces choix cryptiques puissent jouer un rôle important dans la compétition entre les spermatozoïdes de divers mâles, et aussi dans la compétition entre spermatozoïdes produits par un même mâle, ils ont été trop souvent ignorés dans le contexte de la sélection sexuelle. De plus, ces mécanismes sont probablement aussi impliqués dans le choix du sexe de la descendance, problème dont nous verrons l'importance évolutive au chapitre 11. Il est donc important d'au moins lister les divers types de moyens dont disposent les femelles pour effectuer un choix cryptique du génotype de leur descendance.

Une telle sélection n'a de sens au plan évolutif que si elle procure un avantage en termes d'aptitude aux femelles qui le pratiquent. Un des domaines qui a été particulièrement étudié concerne les génotypes définis d'après le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) chez les mammifères (Wedekind 1994). Il s'agit de groupes de gènes présentant un fort polymorphisme au sein des populations. Ils interviennent entre autres dans la défense immunitaire et par là même dans la résistance aux parasites. Dans la mesure où c'est chez les animaux vivipares que les femelles ont le plus de possibilités d'exercer un choix cryptique, nous utiliserons le cas des mammifères pour illustrer les divers mécanismes par lesquels les femelles peuvent exercer un tel choix. Chez les animaux non vivipares, certains de ces mécanismes ne peuvent, par définition, pas exister.

a) Choix cryptique de préfécondation

► Éjection du sperme de certains mâles, juste après l'accouplement

Une femelle peut tout d'abord effectuer un tri en rejetant immédiatement après l'accouplement tout ou partie du sperme qu'elle vient de recevoir d'un

mâle donné. Dans un tel cas, si les femelles éjectent une proportion significative du sperme d'un mâle, il n'y a plus réellement de compétition spermatique possible impliquant ce mâle. L'existence de ce comportement offre toutes les possibilités de choix si les femelles discriminent systématiquement le sperme de certains types de mâles.

Ce comportement n'a été décrit que chez quelques espèces pour le moment : la poule domestique (*Gallus domesticus*; Pizzari et Birkhead 2000), l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*; Davies 1983), et quelques mammifères et insectes (revue dans Eberhard 1996), espèces chez lesquelles les femelles s'accouplent avec plus d'un mâle. Cependant, récemment ce comportement a été aussi décrit chez une troisième espèce, la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*, Wagner *et al.* 2004), espèce chez laquelle, sauf très rares exceptions, les femelles ne s'accouplent qu'avec un seul mâle. Les résultats de ces derniers auteurs les conduisent à proposer que chez cette espèce, ce comportement soit plus à mettre en relation avec des problèmes de viabilité du sperme qu'avec des problèmes de compétition spermatique. Ce comportement est probablement plus répandu qu'on ne pourrait le penser sur la base des arguments empiriques existants.

► Choix des spermatozoïdes (*sperm choice* en anglais) dans les tractus génitaux de la femelle

Une femelle ayant reçu des spermatozoïdes peut tout d'abord exercer un choix entre les spermatozoïdes à l'intérieur de ses tractus génitaux. Le tractus reproductif de la femelle constitue un environnement très hostile pour les spermatozoïdes. Des facteurs physico-chimiques et immunologiques dans le vagin et le col de l'utérus influencent le transport et la survie des spermatozoïdes. Chez de nombreux mammifères, la plupart des spermatozoïdes d'un éjaculat ne passent même pas le col de l'utérus. Pour atteindre l'utérus, les spermatozoïdes doivent survivre à une forte sélection par des barrières physiques et chimiques, par la phagocytose par des leucocytes et par une forte concentration en anticorps antisperme qui entourent la majorité des spermatozoïdes éjaculés. De ce fait, des sécrétions maternelles favorisant certains haplotypes sont possibles par divers moyens depuis le vagin jusqu'à l'oviducte. Cela présuppose que les spermatozoïdes signalent leur haplotype à leur surface.

Divers mécanismes permettant une telle signalisation ont été mis en évidence chez les mammifères. Ils permettent entre autres de signaler le CMH des

individus. Il a ainsi été montré qu'il existe une très forte influence du génotype de la femelle sur le transport des spermatozoïdes dans deux lignées de souris (Wedekind 1994), suggérant que les femelles peuvent favoriser certains génotypes de spermatozoïdes selon leur propre génotype CMH. En effet, le génotype CMH est détectable sur la membrane des spermatozoïdes. Étant donné l'augmentation d'aptitude en relation avec la défense contre les parasites que peut procurer à la descendance une forte hétérozygotie du CMH, une telle sélection prend un sens évolutif évident. Cela se traduit par des distorsions dans la ségrégation des gènes impliqués telle que révélée par le génotype de la descendance. Globalement, cela ressemble beaucoup au système de reconnaissance impliqué dans l'auto-incompatibilité qui évite, chez les plantes angiospermes, qu'un pistil ne soit fécondé par un pollen trop semblable génétiquement.

► Choix par l'œuf d'un spermatozoïde donné

Une fois qu'un spermatozoïde a atteint un ovocyte, d'autres processus importants de choix peuvent se produire (Wedekind 1994). Les ovocytes sont normalement entourés d'une enveloppe comme la zone pellucide chez les mammifères ou bien l'enveloppe vitelline chez les amphibiens, les reptiles et de nombreux invertébrés. Ces deux types d'enveloppe semblent contenir des récepteurs spécifiques pour se lier aux spermatozoïdes. C'est donc une étape où de nombreux processus de sélection peuvent se produire.

La zone pellucide des mammifères est importante pour les phases initiales de la fécondation : elle joue un rôle de blocage de la polyspermie, et, chez certaines espèces, elle participe à la capacitation du spermatozoïde, c'est-à-dire aux changements qui rendent le spermatozoïde capable de fertiliser l'œuf. De plus, le spermatozoïde doit se lier à la zone pellucide et la pénétrer avant de fusionner avec la membrane de l'ovocyte. Plusieurs zones antigènes sont importantes dans l'interaction entre le spermatozoïde et l'œuf. Bien que ces mécanismes ne soient toujours pas bien compris, il est clair qu'il y a une possibilité pour la femelle d'effectuer un choix parmi les spermatozoïdes ayant atteint l'ovocyte.

Les gamètes de nombreux autres organismes unicellulaires (des algues, des levures, des protozoaires) semblent choisir leur partenaire sur la base de phéromones. Chez les organismes plus complexes, cependant, les ovocytes sont peut-être même capables de choisir un haplotype donné. Certains tuniciers coloniaux comme les botrylles (*Botryllus* sp.) sont parfois

sujets à des transplantations de tissus naturelles. La fusibilité des botrylles est contrôlée par un locus polymorphique aux propriétés très semblables à celles du CMH des vertébrés. Il a été montré que ce locus ne contrôle pas seulement l'allo-reconnaissance mais aussi la fusion des gamètes : les œufs de botrylles résistent à la fertilisation par des spermatozoïdes de la même colonie pendant plus longtemps qu'à des spermatozoïdes ayant des allèles étrangers à ce même locus. Ainsi, il semble bien que les ovocytes puissent effectivement choisir des spermatozoïdes hétérozygotes à ce locus-là.

**b) Choix au moment de la fécondation :
la fin de la méiose influencée par
l'haplotype du spermatozoïde**

Les ovocytes de la plupart des vertébrés et des invertébrés n'ont pas achevé leur méiose au moment de la fertilisation. Chez les mammifères, la seconde division de maturation n'est complétée que lorsque le spermatozoïde s'est frayé un chemin à travers la zone pellucide et a pénétré la membrane vitelline de l'ovocyte. C'est alors seulement que le premier ou deuxième corps polaire est éjecté dans l'espace de la membrane vitelline et l'autre conservé. La signification de cette suspension de la méiose n'est pas claire, mais on peut émettre une supposition dans le contexte de la possibilité pour la femelle de continuer à faire un choix entre les diverses options qui se présentent à elle après un accouplement. Le choix par l'ovocyte de l'haplotype qui va effectivement devenir le zygote et de celui qui sera perdu lors de la complétion de la méiose pourrait très bien être influencé par l'haplotype du spermatozoïde ayant réussi à entrer dans l'ovocyte. Ce choix pourrait avoir un impact sur l'aptitude du futur individu, en particulier à travers son niveau d'hétérozygotie.

c) Choix cryptique postfécondation

➤ **Le clivage du zygote et son implantation**

S'il peut être avantageux pour la femelle d'effectuer une sélection après fécondation, elle devrait avoir lieu le plus tôt possible et en particulier avant qu'elle ne commence à nourrir l'embryon, de façon à minimiser les coûts associés. Cependant, la formation du zygote marque aussi le début d'un conflit entre ce dernier et sa mère. En d'autres termes, le zygote peut très bien développer des mécanismes d'autoprotection. L'épithélium de l'oviducte est en contact étroit avec le jeune embryon. L'oviducte semble produire des

sécrétions qui supportent le métabolisme du jeune embryon, dont la descente est elle-même fortement sous le contrôle de l'oviducte. Une arrivée prématurée de l'embryon dans l'utérus conduit souvent à sa dégénérescence. Après l'entrée du blastocyste dans l'utérus, il doit s'implanter dans les tissus de l'utérus pour établir les contacts nécessaires avec sa mère pendant la gestation. De très nombreux embryons sont perdus pendant ces divers stades. Il n'est pas clair aujourd'hui si une des raisons de ces pertes ne réside pas dans un choix par la mère du génotype de sa descendance, mais la possibilité est là. De plus, l'embryon reste entouré de la zone pellucide jusqu'à son arrivée dans l'utérus. Cela peut, en fait, constituer une autoprotection de la part de l'embryon vis-à-vis de sa mère, car si le génotype CMH du spermatozoïde peut être identifié sur la membrane de l'embryon dès le stade de huit cellules, aucune des molécules impliquées n'est détectable dans la zone pellucide.

➤ **Croissance embryonnaire, avortement
et résorption spontanés**

La sélection maternelle peut encore s'exprimer plus tard pendant la croissance embryonnaire, avec pour effet de choisir les descendants ayant certains génotypes à des loci qui par exemple confèrent des avantages en termes de lutte contre les parasites, ce qui est le cas des gènes codant pour le CMH. Chez l'homme, de 10 à 25 % des grossesses identifiées conduisent à des avortements spontanés. Certains de ces avortements semblent dus à des facteurs immunologiques. Il a été montré que les couples qui souffrent de fausses couches récurrentes partagent en moyenne une plus grande proportion de fragments des complexes d'histocompatibilité que des familles contrôles (Wedekind 1994). De plus, les bébés nés de couples ayant des CMH similaires sont plus légers à la naissance. Cependant, il ne faut pas oublier que l'hétérozygotie du CMH est probablement corrélée à l'hétérozygotie aux autres loci, ce qui peut procurer un avantage général aux enfants autres que dans le contexte seul de la lutte contre les pathogènes.

➤ **Infanticide sélectif**

Enfin, les mères peuvent continuer à sélectionner leur descendance pendant toute la phase d'élevage des jeunes. De mauvais soins parentaux ou du cannibalisme sont bien documentés chez de nombreuses espèces de rongeurs par exemple. Un tel cannibalisme maternel peut avoir une valeur sélective en tuant les jeunes les moins vigoureux, ce qui arrête tout

investissement supplémentaire dans un enfant qui de toute façon ne serait pas viable. Plus indirectement, les femelles peuvent aussi allouer leurs ressources sélectivement envers certains de leurs jeunes. Lorsque l'environnement est défavorable, les mères tuent et mangent souvent le plus jeune nouveau-né d'une portée, ce qui minimise l'investissement et permet aux plus vigoureux des jeunes de bénéficier de plus de ressources.

Il apparaît donc que les mères ont énormément de possibilités de continuer à effectuer un choix parmi leurs descendants, bien après l'accouplement lui-même. C'est une des formes que peuvent prendre les conflits entre les mâles et les femelles. Ces choix cryptiques permettent aux femelles de réagir en temps réel aux variations constantes des pressions environnementales. C'est d'ailleurs un des bénéfices majeurs de la reproduction sexuée que de permettre aux organismes de réagir rapidement aux variations incessantes du milieu en permettant de réassocier les différents allèles présents dans la population. Nous verrons au paragraphe 9.8 que ces processus de choix post-accouplement, en incluant la compétition spermatique, peuvent jouer un rôle plus important qu'on ne le pensait auparavant dans la spéciation.

9.5.3 Lien entre compétition spermatique et choix cryptique des femelles

Il est clair que pendant le transfert des spermatozoïdes dans les tractus génitaux de la femelle, la **compétition spermatique** en tant que telle est fortement influencée par les *conditions rencontrées dans ces mêmes tractus*, conditions que la femelle peut influencer, activement ou passivement, exerçant ainsi un choix cryptique. Le comportement et la physiologie des femelles sont façonnés par la sélection pour réduire leurs coûts en aptitude liés aux adaptations des mâles pour la compétition spermatique et pour augmenter leurs bénéfices d'avoir leurs œufs fécondés par tel ou tel mâle. Ces deux mécanismes, compétition spermatique et choix cryptique femelle préfécondation, sont donc fortement intermêlés, et la seule observation du résultat final (par exemple les proportions de descendants engendrés par tel ou tel mâle) ne permet pas réellement d'en inférer les mécanismes ayant conduit à ce pattern. Il est donc très difficile de distinguer ce qui relève clairement de la compétition spermatique proprement dite, de ce qui relève de l'action même de la femelle (Birkhead 1998). En effet, ces deux processus se déroulent en fait toujours simultanément

et en parallèle, les conditions à l'intérieur des tractus de la femelle constituant de toute façon le contexte environnemental dans lequel se déroule la compétition spermatique (Eberhard 2000). Seuls des protocoles fins et soigneusement pensés pour remplir des critères spécifiques permettent de conclure à l'existence d'un choix cryptique des femelles. De ce fait, les arguments en faveur de l'existence réelle d'un choix cryptique des femelles restent ténus (Birkhead 1998).

Le débat récent a aussi porté sur la question de savoir si le choix cryptique des femelles relève de la sélection sexuelle ou de la sélection naturelle (Birkhead 1998, Eberhard 2000). En effet, les quelques résultats montrant l'existence d'un choix cryptique n'ont pas montré que le choix favorisait les spermatozoïdes de mâles attractifs, mais que le critère de sélection favorisait des génotypes particuliers afin d'éviter la proximité génétique ou bien d'autres types d'incompatibilités génétiques. La question est donc encore ouverte.

9.6 CONFLIT SEXUEL : CAUSES ET CONSÉQUENCES

La forte asymétrie entre les intérêts évolutifs des mâles et des femelles à propos du mode et du tempo de la reproduction (Trivers 1972) amène inéluctablement à une forme de « conflit » entre les sexes. L'importance du conflit intersexuel pour l'évolution des caractères mâles et femelles a été évoquée à plusieurs reprises d'un point de vue théorique (Parker 1979, 1983b), mais ce n'est que récemment que des études empiriques ont permis d'en démontrer la réalité. Par exemple, chez les espèces à fécondation interne, les mâles déposent avec leur sperme dans le tractus génital des femelles un liquide séminal comportant des protéines qui sont toxiques en ce sens qu'elles réduisent la survie des femelles (Chapman *et al.* 1995). Ces protéines sont cependant utiles aux mâles car en migrant dans le cerveau des femelles et dans d'autres tissus, elles inhibent la tendance des femelles à copuler avec un autre mâle (Eberhard 1996, Wolfner 1997). La multiplication des accouplements peut donc se révéler extrêmement dangereuse pour les femelles, alors que les mâles cherchent précisément à obtenir le plus grand nombre de copulations possible. Une diminution de la quantité de substances toxiques du liquide séminal, ou de leur nocivité, serait à l'avantage des femelles, mais réduirait le potentiel compétiteur des mâles. La même asymétrie existe pour

d'autres éléments du comportement reproducteur qui impliquent un coût pour l'un des sexes ou pour les deux sexes à la fois. Le seuil de réceptivité des femelles détermine, par exemple, l'effort de parade nécessaire pour qu'un mâle parvienne à copuler. Une moindre valeur du seuil de réceptivité des femelles serait directement bénéfique aux mâles en leur permettant d'économiser l'énergie et le temps investis dans les parades. La valeur optimale des traits reproducteurs diffère donc entre mâles et femelles et cet écart est d'autant plus grand que le degré de promiscuité sexuelle de l'espèce est important (Figure 9.11).

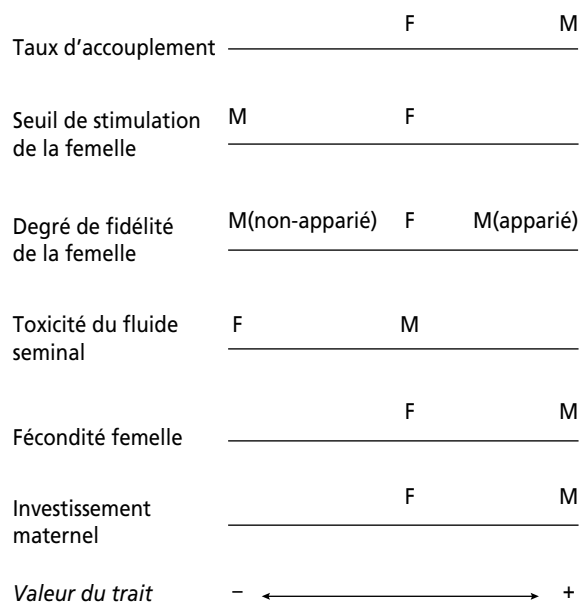


Figure 9.11 Conflits entre mâle et femelle chez les espèces non monogames.

La valeur optimale d'un trait n'est pas forcément la même pour les mâles et les femelles. Pour chacun des cas, ce qui compte, c'est la position relative de l'optimum pour les mâles et les femelles. La distance horizontale quantifie l'intensité du conflit d'intérêt : à gauche le trait est peu développé, à droite il est fortement développé. Par exemple, pour le cas du seuil de stimulation des femelles (c'est-à-dire le niveau de sollicitation dont elles ont besoin pour devenir réceptives), les mâles ont intérêt à ce que ce seuil soit bas ce qui leur faciliterait l'accès à de nombreux accouplements, alors que les femelles, elles, ont intérêt à être sélective, et donc à avoir un seuil plus élevé. À l'inverse, les femelles ont intérêt à ce que la toxicité du sperme soit faible voire nulle, alors que les mâles ont intérêt à ce que celle-ci soit relativement forte pour détruire le sperme de concurrents. Le même genre de graphe peut être fait pour les espèces monogames. D'après Holland et Rice (1998).

9.6.1 Arguments empiriques

Plusieurs démonstrations directes d'un conflit intersexuel ont été récemment obtenues chez différents diptères (Rice 1996, Holland et Rice 1999, Hosken *et al.* 2001, Pitnick *et al.* 2001a et b). Au cours de ces expériences, la même méthodologie a été employée. Chez des espèces ordinairement polygames, des lignées d'individus mâles et femelles ont été maintenues sur plusieurs générations dans un régime de reproduction strictement monogame (chaque femelle ne s'accouplant qu'avec un seul mâle et réciproquement), avec appariement aléatoire des individus. Dans un tel régime de reproduction, n'importe quel trait présent chez un sexe qui diminue le succès reproducteur du sexe opposé diminue d'autant le succès du sexe possédant le trait. Une monogamie génétique stricte doit donc conduire à une absence, ou pour le moins à une réduction du conflit intersexuel. Holland et Rice (1999) ont observé chez la mouche drosophile qu'après 47 générations de monogamie forcée, les mâles devenaient moins nocifs pour les femelles et les femelles moins résistantes aux substances toxiques produites par les mâles. En effet, des femelles issues d'une lignée contrôle maintenue en régime polygame pondaient plus lorsqu'elles étaient accouplées avec des mâles issus de la lignée monogame que lorsqu'elles étaient accouplées avec des mâles issus de la lignée contrôle. Par ailleurs, les femelles issues des lignées monogames avaient une survie fortement diminuée si elles étaient accouplées avec les mâles d'une lignée contrôle maintenue en régime polygame. Enfin, lorsque les mâles étaient placés avec des femelles de même lignée qu'eux-mêmes, ceux issus de la lignée monogame courtoisaient moins fréquemment que ceux issus de la lignée contrôle. Toujours chez la drosophile, Pitnick *et al.* (2001b) ont observé qu'au sein de lignées maintenues en régime monogame, les mâles évoluaient vers une plus petite taille et la taille de leurs testicules ainsi que la quantité de sperme produite diminuaient fortement. Malgré cela, la descendance des femelles appariées à des mâles issus de lignées monogames était plus nombreuse et avait une meilleure viabilité que celle de femelles appariées à des mâles de lignées contrôles. Ces résultats indiquent que la sélection sexuelle favorise d'une part la production d'une plus grande quantité de sperme chez les mâles et d'autre part favorise des traits qui entraînent un coût direct sur la fécondité des femelles.

L'importance du conflit intersexuel n'est pas limitée aux seules drosophiles. Hosken *et al.* (2001) ont réussi à mettre en évidence l'importance de ce conflit en

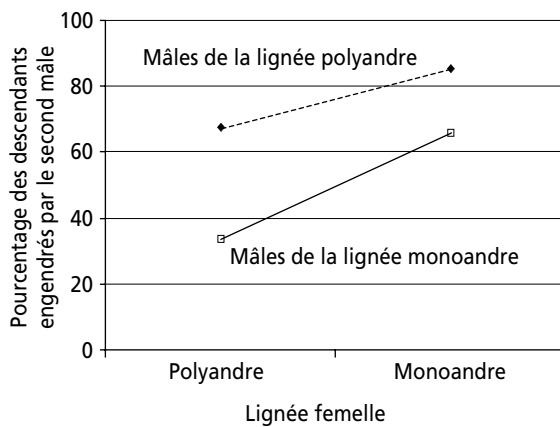


Figure 9.12 Conflits sexuels chez la mouche coprophage *Scatophaga stercoraria*.

Après une sélection sur dix générations d'une lignée où les femelles peuvent s'accoupler avec plusieurs mâles (lignée polyandre) et d'une lignée où les femelles ne peuvent s'accoupler qu'avec un seul mâle (lignée monoandre), la capacité des mâles à féconder les œufs et celle des femelles à choisir parmi les spermatozoïdes des mâles ont été testées en regardant le pourcentage de descendants engendrés par le deuxième mâle. Dans tous les cas, le premier mâle fécondant les femelles était un mâle de la lignée monoandre. Tous les cas de figure possible ont été testés : femelle de la lignée monoandre accouplée à un mâle de la lignée monoandre ou polyandre, et réciproquement. Les résultats sont en pourcentage de la descendance (moyenne $\pm$ écart type) engendrés par le second mâle quand des mâles des lignées polyandres (pointillés et losanges pleins) et ceux de la lignée monoandre (ligne continue et carrés vides) étaient en compétition avec des mâles des lignées monoandres pour fertiliser les femelles des deux lignées. Pour les analyses statistiques, les pourcentages ont été transformés. Les effets lignées mâle et femelle étaient tous les deux significatifs. L'effet mâle indique que les mâles polyandres sont plus compétitifs que ceux de la lignée monoandre ; l'effet femelle indique que les femelles polyandres exercent un choix cryptique plus fort que les femelles de la lignée monoandre. D'après Hosken *et al.* (2001).

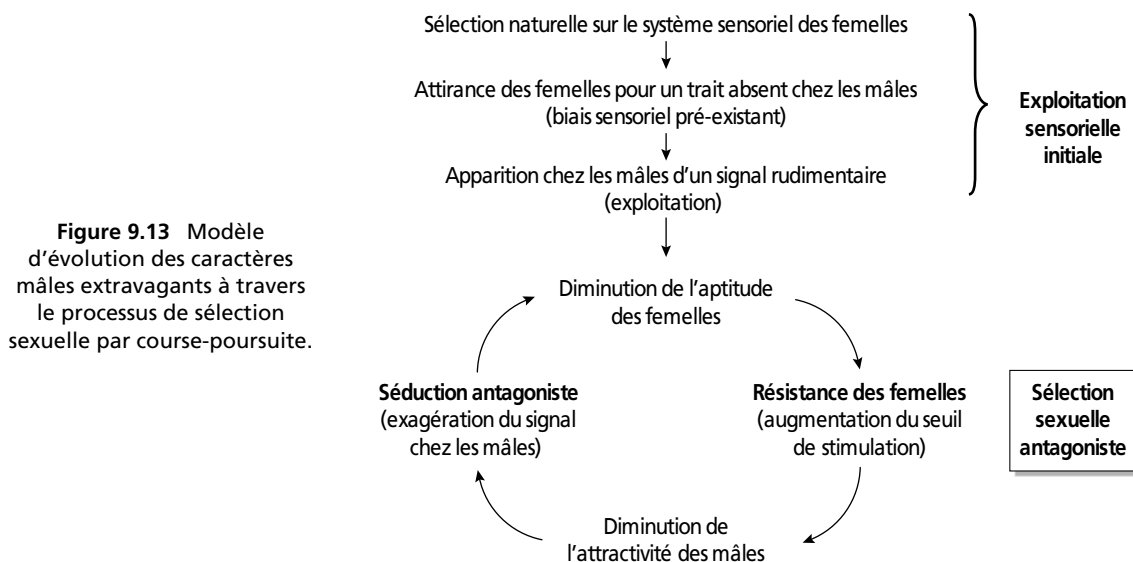
relation avec la compétition spermatique chez la mouche coprophage *Scatophaga stercoraria*. Ces auteurs ont étudié expérimentalement les effets de la compétition spermatique en sélectionnant des lignées polyandres (chaque femelle étant accouplée à plusieurs mâles) ou monogames sur dix générations. Au cours des générations successives, une augmentation de la taille des testicules s'est produite chez les mâles des lignées polyandres. Chez les femelles issues de la lignée polyandre, la taille des glandes sexuelles accessoires a aussi augmenté. Ces glandes servent à produire une substance spermicide. Une plus grande taille de glandes permettait donc aux femelles d'exercer

un meilleur contrôle sur la paternité de leurs œufs. De fait, lors d'un second accouplement, le succès des mâles comme second partenaire sexuel est réduit lorsqu'ils copulent avec les femelles issues de la lignée polyandre (Figure 9.12). En revanche, les mâles issus de la lignée polyandre sont plus performants lorsqu'ils sont en compétition spermatique avec les mâles issus de la lignée monogame.

9.6.2 Conflit intersexuel et sélection sexuelle par course-poursuite

Holland et Rice (1998) ont proposé un nouveau modèle pour rendre compte de l'évolution des caractères sexuels secondaires extravagants qui fait appel à la fois aux conflits intersexuels, au processus d'exploitation sensorielle et à la résistance des femelles. Le modèle considère que l'évolution du conflit sexuel amène à un équilibre relatif au sein duquel le niveau de parade et de développement des caractères sexuels secondaires des mâles est en quelque sorte « ajusté » au niveau de résistance des femelles. Cependant, la possibilité pour les mâles d'exploiter un éventuel biais sensoriel chez les femelles peut venir rompre cet équilibre. Suite à l'apparition d'un nouveau caractère mâle coïncidant avec le biais sensoriel des femelles, ces dernières vont devenir plus vulnérables aux avances des mâles et copuler à un taux qui leur est sub-optimal (trop souvent, ou pour des durées trop longues). Cette nouvelle situation implique une forte pression de sélection pour qu'évolue chez les femelles une résistance (sous la forme d'une moindre attirance pour le trait), plutôt qu'une préférence pour le trait. À son tour, un seuil de réceptivité plus élevé chez les femelles induit une pression de sélection favorisant une plus grande amplification du trait chez les mâles. Le processus peut se maintenir en boucles répétitives. Mâles et femelles sont alors entraînés dans une **sélection sexuelle par course-poursuite** (*chase-away sexual selection*; figure 9.13).

Les arguments empiriques montrant l'existence de conflits sexuels, de biais sensoriels chez les femelles, et d'une résistance des femelles à certains traits des mâles se sont accumulés au cours des dernières années (Andersson 1994, Eberhard 1996, Holland et Rice 1998). Cependant, il est encore difficile de juger de la pertinence de l'hypothèse de sélection sexuelle par course-poursuite. Pitnick *et al.* (2001b) ont testé cette hypothèse chez *Drosophila melanogaster*. La sélection de lignées monogames et polyandres sur 84 générations a permis de comparer les niveaux de divergence



La sélection naturelle agit sur le système sensoriel des femelles pour les rendre plus sensibles à telle ou telle particularité de leur environnement (par exemple dans le contexte de la recherche de la nourriture). Cela crée un biais sensoriel femelle pour un trait pouvant même être absent chez les mâles. Si pour une raison ou une autre ce trait apparaît chez des mâles (par mutation par exemple), ceux-ci seront alors préférés par les femelles. C'est le mécanisme de l'exploitation sensorielle (voir le chapitre 14). Cependant, il y a peu de chance que l'apparition de ce trait soit liée à la qualité génétique des mâles. De ce fait, les femelles en choisissant des mâles ayant le trait en question ne choisissent pas les meilleurs mâles et leur aptitude diminue. Cela crée les conditions pour une pression de sélection en faveur des femelles qui ignorent ce trait (ces femelles sont dites résistantes à ce trait). Cela diminue l'attractivité des mâles, chez qui la sélection va alors continuer à exagérer le trait en question. Une fois mis en route un tel processus de sélection sexuelle antagoniste, il n'a pas de raison de s'arrêter tant que les conditions ne changent pas de manière importante, par exemple quand le trait devient tellement exagéré chez les mâles qu'ils sont contre-sélectionnés. D'après Holland et Rice (1998).

entre lignées dans l'intervalle de temps séparant deux accouplements consécutifs chez les femelles, et dans les effets relatifs des fluides séminaux et de la parade des mâles sur la réceptivité des femelles. Aucun argument en faveur d'une co-évolution antagoniste entre le signal de parade et le seuil de réceptivité des femelles n'a pu être mis en évidence, les résultats accréditant par contre l'hypothèse d'une diminution de la nocivité du liquide séminal chez les mâles issus des lignées monogames. D'autres études sont encore nécessaires afin de déterminer si la sélection sexuelle par course-poursuite est à même de rendre compte de la co-évolution des signaux sexuels et des préférences.

9.7 INFLUENCES SOCIOCULTURELLES SUR LE PROCESSUS DE SÉLECTION SEXUELLE

Jusqu'à présent, le choix d'un partenaire sexuel a été considéré dans ce chapitre comme un processus individuel, indépendant du contexte social. Cependant,

chez de nombreuses espèces, un degré de gréganisme plus ou moins important existe, si bien que les individus sont souvent en situation d'observer et éventuellement de « copier » les choix réalisés par leurs congénères. Se conformer aux décisions prises par les autres individus peut être adaptatif si l'évaluation de la qualité des partenaires potentiels implique un coût et/ou si certaines femelles sont moins efficaces que d'autres dans cette tâche. Qui plus est, le recouvrement des générations permet souvent à l'apprentissage social de jouer un rôle dans la transmission des préférences d'une génération à l'autre. Ce n'est que récemment que l'influence du contexte socioculturel sur les choix d'appariement a été l'objet de recherches approfondies (Avital et Jablonka 2000, Freeberg 2000, Galef et White 2000).

9.7.1 Influences directe et indirecte de l'environnement social

L'environnement social peut exercer une influence directe ou indirecte sur les décisions prises par les animaux lors des interactions sexuelles (Galef et White 2000). L'influence directe est restreinte au phénomène

d'**imitation sexuelle** (*mate choice copying*). On conclut à l'existence d'un tel phénomène lorsque la probabilité qu'un mâle donné soit choisi par une femelle augmente ou diminue après que cette même femelle a obtenu **par observation directe** une information, totale ou partielle, sur l'historique du succès d'appariement du mâle (Pruett-Jones 1992, Dugatkin 1996a et b).

Cette définition exclut d'autres formes plus indirectes d'influence sociale qui peuvent biaiser le choix d'un partenaire sexuel. Par exemple, il peut exister au sein de certaines espèces un certain degré d'interattraction entre femelles. Si tel est le cas, la présence d'une femelle sur le territoire d'un mâle peut suffire à en attirer d'autres, augmentant ainsi le succès d'appariement du mâle. Un tel phénomène a été observé chez le daim, *Dama dama* (Clutton-Brock et McComb 1993). Une autre possibilité est qu'une femelle introduise dans le territoire d'un mâle certains éléments qui attirent d'autres femelles. Par exemple, chez certaines espèces de poissons à fécondation externe chez lesquelles les soins parentaux sont exclusivement assurés par les mâles, la présence d'œufs dans le nid d'un mâle augmente ses chances d'être choisi comme partenaire reproducteur par d'autres femelles (Pruett-Jones 1992). Cependant une femelle peut préférer de pondre ses œufs dans des nids en contenant déjà non pas parce que la présence d'œufs signale le succès d'appariement du mâle dans un passé récent, mais parce que la présence d'œufs augmente la qualité du nid comme site de fraye (Jamieson 1995). En effet, un simple « effet de dilution » (*cf.* chapitre 12) peut suffire à protéger les œufs pondus par la femelle dans le cas où le nid serait visité par un prédateur. De tels effets indirects restent importants car ils sont susceptibles d'augmenter la variance dans le succès reproducteur des mâles, et donc de faciliter l'évolution de certains caractères par sélection sexuelle.

Démontrer une influence directe de l'environnement social sur le choix du partenaire sexuel nécessite de pratiquer des expériences en conditions contrôlées. Cependant, la mise en évidence de certains phénomènes au laboratoire ne constitue pas en soi une preuve que ces mêmes phénomènes se produisent dans la nature. Dans le même temps, étudier le rôle de l'expérience dans les processus de prise de décision dans la nature n'est pas forcément facile (Galef et White 2000). De fait, les quelques études menées sur le terrain qui concluent à l'existence d'une forme d'imitation sexuelle (Sikkel 1989, Gibson *et al.* 1991, Høglund et Alatalo 1995) ne permettent pas de conclure sans ambiguïté à une influence sociale directe. Ces études

ont cependant eu le mérite de stimuler d'autres études menées au laboratoire.

L'étude la plus complète menée au laboratoire est celle réalisée par Dugatkin et ses collaborateurs chez les guppys. Le dispositif expérimental utilisé au cours de ces expériences est assez simple. Il consiste en un aquarium de dix litres de contenance aux extrémités duquel sont placés deux compartiments aux parois translucides. Un mâle est placé dans chacun de ces compartiments. Une femelle « focale » est introduite dans un cylindre translucide placé au centre de l'aquarium. Des partitions en verre sont disposées de chaque côté de l'aquarium pour délimiter deux sections de l'aquarium dans laquelle une femelle « tutrice » peut être placée face aux mâles. Les expériences consistent à laisser la femelle focale observer deux mâles dont seulement l'un d'entre eux a l'opportunité de courtiser la femelle tutrice. Les résultats d'une première série d'expériences (Dugatkin 1992) ont permis d'établir que les femelles préféraient s'associer à des mâles qu'elles avaient précédemment observés en train de courtiser une femelle. Des travaux supplémentaires ont permis d'établir que ce phénomène dépendait en fait de l'âge des femelles. Les jeunes femelles imitaient le choix des plus âgées, mais l'inverse n'était pas vrai (Dugatkin et Godin 1993). Par ailleurs, il a été aussi démontré (Dugatkin et Godin 1992) qu'un mâle préalablement jugé moins attractif qu'un autre par une femelle focale pouvait compenser ultérieurement son handicap s'il avait été observé entre-temps en train de courtiser la femelle tutrice. Qui plus est, le degré de compensation du désavantage initial dépendait de la durée d'observation (Dugatkin 1996a, 1998). Les travaux de Dugatkin et ses collaborateurs ont largement contribué à valider le processus d'imitation sexuelle. Cependant, il convient de rester prudent car d'autres travaux réalisés sur la même espèce n'ont pas réussi à dupliquer les résultats (Brooks 1998).

Des résultats semblables ont aussi été obtenus chez une espèce d'oiseaux, la caille japonaise, *Coturnix japonica* qui présente l'avantage de conserver un comportement sexuel particulièrement actif dans les conditions du laboratoire. Galef et White ont réalisé une série d'expériences très ingénieuses afin de mettre en évidence le phénomène d'imitation sexuelle chez la caille japonaise. Leur dispositif expérimental s'inspire de celui de Dugatkin. Chaque expérience était divisée en trois phases successives de dix minutes chacune. La première phase consistait en un test préliminaire permettant de déterminer la préférence d'une femelle focale vis-à-vis de deux mâles. Au cours de la deuxième phase, la femelle focale maintenue

dans une cage avait la possibilité d'observer les deux mâles. L'un d'entre eux était laissé seul, l'autre était en compagnie d'une femelle tutrice avec laquelle il pouvait interagir. Enfin, pendant la troisième phase, la femelle focale avait de nouveau la possibilité de choisir entre les deux mâles cibles dans les mêmes conditions que lors de la première phase. L'objet de la première expérience menée par Galef et White (1998) était de déterminer si une femelle focale augmentait sa préférence pour un mâle cible qu'elle avait observé en train de courtiser une femelle tutrice. Pendant la deuxième phase du test, la moitié des femelles observaient le mâle cible qu'elles avaient initialement délaissé (déterminé d'après le temps passé à proximité lors de la première phase) en compagnie d'une femelle tutrice qu'il pouvait courtiser et avec laquelle il pouvait copuler. L'autre moitié du lot de femelles suivait le même protocole, excepté que durant la deuxième phase, le mâle cible initialement délaissé restait seul. Les résultats furent tout à fait clairs. Lorsque le mâle initialement délaissé avait le loisir de courtiser et de copuler avec une femelle tutrice pendant la phase d'observation, les femelles focales augmentaient le temps passé à proximité de celui-ci entre la première et la troisième phase. À l'inverse, aucune différence n'était observée lorsque le mâle initialement délaissé était laissé seul au cours de la phase d'observation (Galef et White 1998). Afin de vérifier que le simple fait d'interagir avec la femelle tutrice au cours de la deuxième phase ne modifiait pas le comportement ou l'allure du mâle cible entre la première et la troisième phase, White et Galef (1999) ont reconduit l'expérience en empêchant la femelle de voir le mâle cible interagir avec la femelle tutrice. Aucun changement de préférence entre la première et la troisième phase n'a alors été observé. White et Galef (1999) ont également montré que l'observation de la présence d'une femelle tutrice en interaction avec le mâle cible est indispensable pour modifier la préférence de la femelle focale. La seule observation du mâle en train de parader n'avait aucun effet sur la préférence des femelles focales.

Des résultats très semblables à ceux développés ci-dessus ont été obtenus par la Française Claire Doutrelant chez le poisson combattant (*Betta splendens*; Doutrelant et McGregor 2000, Doutrelant *et al.* 2001). Ces auteurs utilisent le concept d'**indiscrétion** (*eaves-dropping* en anglais) pour qualifier ce type de comportement où un individu tire de l'information à partir de l'observation d'une interaction à laquelle il ne participe pas directement. Nous reviendrons au chapitre 14 sur cette notion. Cependant, le fait de

trouver des résultats aussi semblables dans divers groupes zoologiques suggère que l'indiscrétion constitue un phénomène probablement général.

D'autre part, il faut noter que ces processus appartiennent à ce qu'il est convenu d'appeler l'**information publique**, concept sur lequel nous reviendrons en détail au chapitre 12. En effet, ces diverses expériences montrent que les femelles tirent de l'information de l'observation de la performance (ici le succès d'appariement) de leurs congénères (ici les mâles). Cela correspond exactement à la définition de la notion d'information publique.

9.7.2 Transmission culturelle des préférences sexuelles

Les modèles de sélection sexuelle considèrent ordinairement que l'évolution des préférences répond à un déterminisme strictement génétique. Or, un aspect particulièrement intéressant de l'imitation sexuelle est qu'elle est susceptible de contribuer à la transmission des préférences sexuelles des individus à travers les générations par voie culturelle. Nous avons vu dans le chapitre 2 les différences et similitudes entre la transmission génétique et culturelle. Peu de travaux jusqu'à présent ont évalué la part relative de la voie biologique et de la voie génétique dans la transmission des préférences d'une génération à l'autre. Dugatkin (1996b) a abordé cette question chez les guppies. Les mâles chez cette espèce possèdent sur le corps des taches orange (dus à des caroténoïdes) de taille plus ou moins conséquente. Les femelles tendent à préférer les mâles les plus colorés (Houde 1997). Dugatkin (1996b) montre que lorsqu'il existe une grande différence entre deux mâles dans leur degré de pigmentation, cette préférence est maintenue même s'il a été permis aux femelles d'observer auparavant une femelle semblant choisir le mâle le moins coloré. En revanche, lorsque les différences de coloration entre mâles sont faibles, les femelles tendent à copier le choix d'une femelle tutrice qui a manifesté une préférence pour le moins coloré des deux mâles. À la lumière de ces résultats, Dugatkin (1996b) conclut à une transmission culturelle.

Cependant, il existe une différence fondamentale entre le simple fait d'imiter le choix des congénères et la transmission culturelle des préférences sexuelles. Nous avons vu au chapitre 2 (paragraphe 2.3.1) que pour qu'un processus d'imitation puisse résulter en une transmission culturelle, il faut que les individus répètent ensuite le même choix en l'absence de femelle tutrice. La plausibilité d'une véritable transmission

culturelle des préférences a été vérifiée au sein de modèles formels (Kirkpatrick et Dugatkin 1994, Laland 1994), mais il existe encore peu de preuves empiriques. White et Galef (2000) ont conduit une expérience chez la caille japonaise pour déterminer si un tel phénomène de généralisation avait bien lieu. Le protocole consistait à laisser une femelle focale observer un compartiment vide, ou le même compartiment occupé par un mâle d'un phénotype particulier laissé seul, ou encore le compartiment occupé par un mâle du même phénotype en compagnie d'une femelle avec laquelle il pouvait interagir. La femelle focale était ensuite confrontée à deux nouveaux mâles, un du même phénotype et un d'un phénotype différent. Les cailles femelles qui avaient observé un mâle en compagnie d'une femelle avaient ensuite une plus forte probabilité de choisir un mâle de même phénotype que celles qui n'avaient pu observer que le compartiment vide ou occupé par un mâle isolé.

Il semble donc que le processus d'imitation soit à même d'entraîner une transmission culturelle des préférences. Néanmoins, le nombre de travaux dans ce domaine reste encore très limité et il n'est pas facile de juger de l'importance du phénomène dans des conditions naturelles. Ce domaine d'études est donc appelé à se développer dans l'avenir.

9.8 SÉLECTION SEXUELLE ET SPÉCIATION

Pour augmenter en fréquence dans une population, un ornement ne doit pas nécessairement refléter une meilleure qualité. Il peut aussi augmenter en fréquence parce qu'il permet une meilleure reconnaissance spécifique. Wallace, dès 1889, parlait de traits qui permettaient « aux sexes de reconnaître leurs congénères et de ce fait d'éviter les dangers des croisements non fertiles ». Il suggérait aussi qu'un tel mécanisme puisse expliquer l'incroyable diversité de forme et de couleur que l'on trouve chez les oiseaux et les insectes. De même, Fisher (1930) remarque que « la pire des erreurs de préférence sexuelle que l'on puisse imaginer pour un animal serait de s'apparier avec une espèce différente de la sienne ». En effet, un tel comportement conduirait à une réduction drastique de l'aptitude des individus s'appariant avec des individus d'une autre espèce.

Il est aujourd'hui clairement admis que le développement de signaux sexuels élaborés participe à l'isolement des populations naturelles. La sélection sexuelle

peut être influencée par les mécanismes de reconnaissance des partenaires, et la sélection sexuelle peut en retour affecter l'évolution de tels mécanismes. En ce sens, la notion même d'espèce est étroitement liée à la notion de reproduction (Gouyon *et al.* 1997). C'est là un sujet de débat au sein des théories expliquant le phénomène de spéciation (Andersson 1994). Par exemple, une sélection sexuelle divergente entre populations peut augmenter leurs différences dans les traits servant à la reconnaissance du partenaire, réduisant ainsi l'hybridation. À l'inverse, les processus fisherien et de type indicateur peuvent commencer sur des traits et des préférences qui étaient initialement favorisés parce qu'ils réduisaient les risques d'hybridation. De tels traits ne diffèrent pas fondamentalement des traits participant au choix d'un congénère comme partenaire. Les traits servant à la reconnaissance spécifique sont un sous-ensemble de ceux servant au choix d'un partenaire adéquat, dont un des aspects cruciaux est l'identité spécifique. Il existe donc un lien structurel entre la sélection sexuelle et les processus de spéciation. Il faut cependant noter qu'historiquement, comme nous l'avons vu au paragraphe 9.1.1, une des raisons du retard dans le développement des recherches en sélection sexuelle réside dans la conception erronée que le choix du partenaire et les caractères sexuels secondaires en général seraient principalement expliqués par une fonction dans l'isolement des espèces. Il est aujourd'hui clair qu'une telle explication n'est pas suffisante, mais il a fallu plusieurs décennies pour qu'un renouveau d'intérêt dans la sélection sexuelle mette à jour des problèmes importants, spécifiques à la sélection sexuelle, qui avaient jusqu'alors été cachés derrière la question de l'isolement spécifique (Andersson 1994).

9.8.1 Mécanismes reliant la sélection sexuelle et la spéciation

Il y a deux principaux mécanismes pour expliquer la divergence des préférences d'appariement et les préférences des traits au cours de la spéciation : l'hypothèse de la **divergence allopatrique** et l'hypothèse de la **divergence sympatrique**. Ces deux groupes de mécanismes ne s'excluent pas l'un l'autre et sont souvent invoqués comme agissant successivement.

a) La divergence allopatrique

L'hypothèse de la divergence allopatrique suggère que les caractères d'isolement divergent par hasard au sein de populations séparées géographiquement par

l'accumulation de mutations différentes, sous l'effet de pressions de sélection différentes et/ou de la dérive génétique. Un effet secondaire est que la reconnaissance des partenaires peut diverger au point que les deux formes ne se croisent plus lorsque pour une raison ou une autre elles se retrouvent plus tard en contact.

Il existe des arguments en faveur de ce mécanisme. Par exemple, chez les coléoptères du genre *Epicauta*, il existe des espèces jumelles d'origine allopatrique montrant des comportements de cour propres aux espèces. Lorsque l'on les met en contact, les mâles ne courtisent pas les femelles de l'espèce jumelle (Pinto 1980).

b) La divergence sympatrique

Selon ce mécanisme, les traits impliqués dans l'isolement continuent à évoluer dans les zones de contact secondaire entre deux formes ayant commencé à diverger allopatriquement. Les individus qui ressemblent le plus à l'autre forme, ou ceux qui ne discriminent pas les deux formes, risquent de s'apparier avec l'autre forme. Si de tels appariements hybrides produisent des descendants moins viables, la sélection défavorise de tels individus. Il en résulte un renforcement ou un déplacement des caractères reproductifs, conduisant à l'accentuation des différences entre les deux formes dans les zones de contact. Dans le **processus de renforcement** proposé par Dobzhansky (1940), il existe toujours des flux de gènes entre populations car l'isolement n'est pas complet quand les populations en cours de divergence entrent en contact. La divergence se renforce par la sélection en défaveur des hybrides. Le mécanisme de **déplacement de caractères reproductifs** intervient plus tard alors que l'isolement est devenu total, c'est-à-dire entre espèces distinctes. Le déplacement réduit les risques de gaspillage de gamètes dans des accouplements infertiles et réduit les risques d'interférence entre espèces en rendant les signaux plus différenciés et donc plus efficaces.

9.8.2 La sélection sexuelle peut-elle favoriser la spéciation ?

a) La reconnaissance du partenaire : source d'isolement préreproducteur ?...

Au-delà du débat sur la spéciation sympatrique ou allopatrique et sur le renforcement ou le déplacement de caractères, la question des rôles respectifs de la sélection naturelle et sexuelle dans la spéciation reste ouverte. Le rôle des différences écologiques a été souligné par les tenants de la théorie synthétique de l'évolution (comme Dobzhansky 1940, ou Mayr 1963).

Mais d'autres auteurs ont insisté sur le fait que la sélection sexuelle peut faire diverger les traits entre les espèces. Chez les criquets et les drosophiles de l'archipel hawaïen, par exemple, de nombreuses espèces jumelles vivant soit en sympatrie, soit très proches les unes des autres semblent avoir des écologies identiques (Otte 1989). En fait, ces espèces se différencient principalement par leur comportement, et en particulier par leur comportement sexuel. Par exemple, deux espèces de criquet du genre *Anaxipha* ont des chants quasi identiques, mais l'une chante la nuit cachée sous l'écorce d'un arbre, alors que l'autre chante le jour depuis des fougères situées entre ces mêmes arbres. Dans d'autres cas, ce sont les caractéristiques des chants qui seules permettent de différencier les espèces.

La sélection sexuelle devrait rendre les signaux sexuels particulièrement sujets à des changements rapides (Andersson 1994). De ce fait, ils peuvent diverger rapidement entre populations isolées. D'autre part, dans le modèle de Lande (1981) portant sur l'emballement fisherien, de petites différences dans les conditions de départ entre populations peuvent les conduire vers des équilibres très différents, en particulier si le processus devient instable [voir paragraphe 9.4.2 (b)]. Or de nombreux processus sont susceptibles de faire différer les conditions de départ de populations qui se séparent : les effets de fondation, la dérive génétique ou tout simplement les différences de conditions locales. De telles différences peuvent donc générer de grandes différences dans les caractères sexuels secondaires sélectionnés dans des populations isolées les unes des autres en relativement peu de temps. Le processus d'emballement fisherien peut donc expliquer pourquoi des espèces proches peuvent différer principalement dans les caractères sexuels secondaires des mâles, d'une manière qui ne paraît pas spécialement adaptative dans un contexte de sélection naturelle. Des exemples peuvent être trouvés chez les canards, les oiseaux de paradis, ou bien dans les couleurs de certains lézards, les cris utilisés dans l'attraction des partenaires chez les amphibiens, les oiseaux et les insectes, ou les comportements de parade qui diffèrent souvent profondément entre espèces proches.

Lande (1982) a utilisé une extension de son précédent modèle du choix des femelles pour étudier le lien potentiel entre la sélection sexuelle et la spéciation le long d'un cline géographique. Son approche ajoutait une structure spatiale et de la dispersion à son précédent modèle. Il présupposait que les préférences d'appariement évoluent par couplage avec l'évolution chez les mâles de variants géographiques. La conclusion était que l'emballement de la sélection sexuelle

peut amplifier la variation géographique et augmenter la différence dans les traits des mâles entre populations, pouvant ainsi peut-être conduire à un isolement éthologique. Cependant, il n'a pas trouvé de réversion du cline au niveau de la zone de frontière écologique, ce qui suggère que le déplacement de caractères sexuels ne survient pas dans les conditions de son modèle. Les résultats de Lande (1982) suggéraient que le processus d'emballement fisherien peut plus facilement conduire à un isolement reproductif que la contre-sélection des hybrides.

b) ... ou bien l'adaptation comme source de l'isolement préreproducteur ?

Jusqu'à maintenant, nous avons présenté la vision consensuelle selon laquelle, pendant la spéciation, les systèmes de reconnaissance du partenaire tendaient à évoluer d'abord sous l'effet de la dérive ou d'adaptations divergentes, cela conduisant secondairement les populations à un isolement reproductif lors d'une éventuelle remise en contact des formes divergentes. La spéciation pouvait alors se poursuivre par les processus de renforcement et de déplacement de caractères reproductifs.

Cependant, récemment, Podos (2001), en se basant sur ses études des pinsons de Darwin, a suggéré un tout autre chemin vers la spéciation : dans certains cas, ce serait l'adaptation elle-même qui produirait, secondairement, la divergence des signaux sexuels conduisant ainsi à un isolement préreproductif. Les pinsons de Darwin qui vivent dans l'archipel des Galápagos ont été très étudiés depuis que Darwin les a utilisés pour construire sa conception de l'évolution par sélection naturelle. Ces espèces proches diffèrent principalement par la taille de leur bec. De nombreuses études, à commencer par celles de Darwin, ont permis d'interpréter ces différences comme des adaptations à des nourritures différentes : les espèces avec de gros becs mangent de grosses graines difficiles à casser, alors qu'à l'autre extrême, les espèces avec des becs fins se nourrissent d'insectes.

Cependant, de nombreuses études ont aussi montré que la taille et la structure des divers organes du tractus vocal vont contraindre le type de son que peuvent émettre les oiseaux. En particulier, la taille du bec va fortement influencer les signaux sonores qu'un individu peut émettre. Podos (2001) montre tout d'abord que cela est vrai entre individus de la même espèce : les variations intraspécifiques dans la taille du bec sont corrélées dans le sens prédit aux variations du chant. Ensuite, il montre, par une approche comparative,

que cela est vrai entre espèces. Cela le conduit à proposer un tout autre chemin de spéciation pour ce groupe d'oiseaux chanteurs : les espèces auraient tout d'abord divergé par adaptation à des sources de nourriture différentes ; cela les aurait contraintes, secondairement, à émettre des sons suffisamment différents pour que les individus des diverses formes ne se reconnaissent plus comme partenaires potentiels. Cette hypothèse est soutenue par le fait que l'on sait que beaucoup de ces espèces sont interfécondes en laboratoire et que les hybrides sont viables et fertiles. Leur fort isolement dans la nature ne résulte donc que de processus d'isolement préreproductif.

Comme le souligne Ryan (2001) il s'agit là d'une vue relativement iconoclaste qui demande à être soutenue par d'autres arguments que de simples observations comparatives (donc essentiellement corrélatives). Cette hypothèse souligne aussi le fait que les individus doivent être considérés comme un tout cohérent, tout changement sur une caractéristique phénotypique pouvant avoir des conséquences dans d'autres caractéristiques, le tout pouvant conduire à la spéciation.

9.8.3 Quelques études de cas

Il a été souvent souligné que l'existence de divergences sympatriques n'a que rarement été démontrée, malgré une recherche répétée. Cependant, plusieurs études ont produit des arguments positifs (synthèse dans Gerhardt 1994). Le débat porte sur la question de savoir si les mécanismes de reconnaissance spécifique qui divergent en sympatrie le font principalement par déplacement de caractère. Il existe des arguments théoriques laissant à penser que les mécanismes de renforcement ou de déplacement ont peu de chance d'être courants (Andersson 1994) ; mais d'autres auteurs sont arrivés à des conclusions différentes sur la base d'arguments empiriques, par exemple sur la base d'études comparatives extensives chez les mouches du vinaigre et les criquets hawaïens (Coyne et Orr 1989, Otte 1989) et chez des grenouilles du nouveau monde (Gerhardt 1994).

a) Processus de renforcement

Les processus de renforcement peuvent intervenir lorsque des populations ayant divergé en allopatrie sont de nouveau en contact pour une raison ou une autre et que les hybridations sont encore possibles. Un bel exemple est donné par l'évolution des mouches du vinaigre ou drosophiles.

► La spéciation des drosophiles hawaïennes

La sélection sexuelle semble avoir joué un rôle crucial dans la spéciation explosive des mouches du vinaigre (genre *Drosophila*) dans l'archipel hawaïen. Celle-ci s'est probablement en partie produite à cause des nombreuses opportunités d'isolement géographique dans cet archipel, avec de grandes variations altitudinales et avec l'existence de barrières à la dispersion sous la forme de l'océan ou de grandes coulées de lave. On estime actuellement qu'il existe de 800 à 900 espèces de drosophile dans l'archipel ce qui représente un quart du nombre total d'espèces de ce groupe dans le monde. Une autre raison de cette très grande richesse spécifique peut résider dans l'absence de beaucoup de taxons dans l'archipel, ce qui a dû avoir pour effet de laisser un certain nombre de niches vides pour de nouvelles espèces. Comme dans le cas de plusieurs autres groupes, les différences les plus remarquables entre ces drosophiles concernent le plus souvent les systèmes d'appariement et les caractères sexuels secondaires, suggérant un rôle important de la sélection sexuelle dans cette spéciation (Andersson 1994). Une des spéciations hawaïennes bien documentées est celle survenue entre *Drosophila silvestris* et *D. heteroneura*, deux espèces pratiquement toujours observées en sympatrie et qui partagent quasiment la même niche écologique. Elles peuvent être différenciées grâce à l'utilisation d'une série de caractères définissant un syndrome propre à chaque espèce. Deux études (Ahearn et Templeton 1989, Carson *et al.* 1989) ont séparément suggéré que ces deux espèces ont divergé par sélection sexuelle allopatrique après un événement de fondation. D'après ces auteurs, lorsque ces deux formes se sont retrouvées en contact pour une raison inconnue, c'est la sélection sexuelle qui a maintenu leur distinction en dépit de l'existence d'hybrides observés uniquement dans des populations ayant subi une forte perturbation soit suite à l'arrivée d'une coulée de lave, soit suite à des activités humaines.

Une étude comparative détaillée portant sur 119 paires d'espèces proches de drosophiles a permis d'analyser l'évolution de l'isolement reproductif au sein de ce groupe (Coyne et Orr 1989). Des études précédentes pour chacune des espèces impliquées avaient documenté la distribution géographique, les processus de discrimination des partenaires, la viabilité et la force de la stérilité des hybrides entre espèces d'une même paire. De plus, la distance génétique entre deux espèces avait été estimée par électrophorèse

protéique. En présupposant l'existence d'une « horloge moléculaire » constante (ce qui revient à postuler que le taux d'évolution des protéines est constant entre les différentes lignées), la distance génétique entre les espèces représente une mesure du temps de divergence entre ces espèces. Ce postulat permettait de comparer, entre espèces sympatriques et allopatriques, les taux d'évolution de l'isolement prézygotique (qui concerne tous les processus de discrimination du partenaire lors de l'appariement) et des taux d'évolution de l'isolement postzygotique (qui implique la stérilité et la viabilité des hybrides).

Dans ces circonstances, Coyne et Orr (1989) font plusieurs prédictions. Premièrement, on s'attend à ce que les taux d'évolution des processus d'isolement pré- et postzygotiques ne diffèrent pas chez les paires d'espèces allopatriques : quand les espèces ne sont pas en contact, les deux formes d'isolement sont également susceptibles de se produire aléatoirement en tant que sous-produits de la divergence génétique entre les espèces. Deuxièmement, les processus d'isolement postzygotique, qui conduisent à générer des incompatibilités entre formes, et donc au gâchis de gamètes, se produisent par hasard en conséquence de la divergence génétique des populations isolées. Il n'y a donc aucune raison qu'ils soient favorisés par la sélection. De ce fait, on s'attend à ce que les taux d'évolution des processus d'isolement postzygotique ne diffèrent pas entre les situations d'allopatrie et de sympatrie. Troisièmement, en situation d'allopatrie, les processus d'isolement prézygotique en tant que tels n'ont aucune raison d'être favorisés car les individus des deux formes ne sont jamais en contact ; alors qu'en situation de sympatrie, les processus d'isolement prézygotique par processus de renforcement sont fortement favorisés à cause de la perte de fertilité ou de viabilité des hybrides. On s'attend donc à ce que les processus d'isolement prézygotique évoluent plus rapidement en situation de sympatrie.

Les résultats de l'analyse comparative de Coyne et Orr (1989) soutiennent ces trois prédictions. Les taux d'évolution des processus pré- et postzygotiques ne diffèrent pas chez les espèces en situation d'allopatrie (Figure 9.14), et les processus d'isolement postzygotique n'évoluent pas à des taux différents entre les situations de sympatrie et d'allopatrie. Enfin, la discrimination prézygotique apparaît beaucoup plus rapidement chez les espèces vivant en sympatrie que chez les espèces isolées : elle est déjà maximale chez la plupart des espèces ayant divergé depuis peu (comme en témoigne leur faible divergence génétique ; figure 9.15 pour les distances génétiques inférieures

à 0,5). Cette dernière différence s'avère toujours significative lorsque l'on ne présuppose pas que l'horloge moléculaire est constante : plus de couples d'espèces sympatriques que de couples d'espèces allopatriques avaient un isolement prézygotique

plus fort que l'isolement postzygotique. Il doit donc se produire une sélection en faveur des systèmes de reconnaissance des partenaires sexuels en sympatrie, conduisant à une reconnaissance spécifique plus rapide qu'en allopatrie.

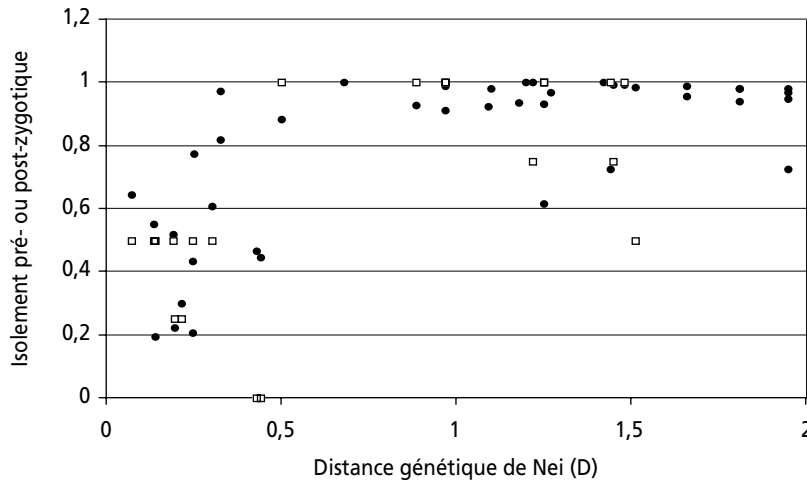


Figure 9.14 Taux d'isolement pré- (ronds pleins) et postzygotique (carrés vides) en fonction de la distance génétique de Nei (D) chez les espèces en situation d'allopatrie.

Les résultats présentés correspondent aux données brutes; la significativité des relations a été testée en tenant compte de la phylogénie par la méthode des contrastes. Les deux formes d'isolement augmentent significativement avec la distance génétique. Cependant, la force de l'isolement ne diffère pas significativement entre isolements pré- et postzygotique (Test de Wilcoxon sur les cas où la distance génétique (D) est inférieure à 0,5 : $Z = 1,19$, $N = 11$, $P > 0,20$). D'après Coyne et Orr (1989).

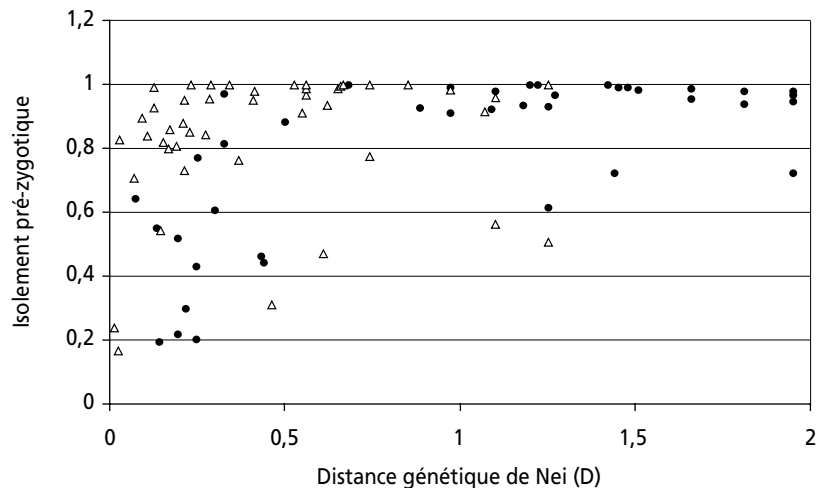


Figure 9.15 Niveau d'isolement prézygotique entre les situations d'allopatrie (ronds pleins) et de sympatrie (triangles vides) en fonction de la distance génétique.

Figure construite avec les données brutes, c'est-à-dire sans tenir compte des phylogénies, mais la significativité des relations a été testée en tenant compte de la phylogénie en utilisant la méthode des contrastes. Les processus de discrimination du partenaire et d'isolation postzygotique évoluent au même rythme en situation d'allopatrie (ronds pleins). En effet, dans la mesure où ils ne sont pas soumis à sélection, la divergence génétique entre les espèces représente une mesure de leur isolement postzygotique. On constate donc que, pour des distances génétiques faibles, le niveau d'isolement prézygotique est plus ou moins proportionnel à la divergence génétique chez les paires d'espèces allopatriques. Au contraire, l'isolement prézygotique atteint très rapidement son niveau maximum chez les paires d'espèces vivant en sympatrie (triangles vides) : même pour une divergence génétique inférieure à 0,5, les espèces sympatriques présentent un niveau élevé de discrimination des partenaires (Test U de Man-Whitney : $Z = 2,89$, $N_1 = 17$, $N_2 = 7$, $P < 0,01$). De ce fait, chez les espèces vivant en sympatrie la divergence génétique n'a aucun effet sur l'isolement prézygotique. D'après Coyne et Orr (1989).

Coyne et Orr (1989) ont aussi utilisé leurs données pour réfuter certaines explications alternatives possibles. La principale serait que seules les espèces qui ont déjà développé des mécanismes de reconnaissance fins sont susceptibles de subsister en sympatrie : dans le cas contraire, les espèces risquent soit de s'hybrider et donc de se fondre l'une dans l'autre, nous empêchant de les distinguer en tant qu'espèces différentes, soit de s'éliminer l'une l'autre. Pour que cette alternative soit soutenue, il faudrait que la situation observée pour les diverses espèces ait impliqué un certain nombre de fusions et/ou d'extinctions d'espèces après un contact entre espèces n'ayant pas développé de discrimination lors de l'appariement. Cela est en fait contredit par les résultats de Coyne et Orr (1989). En effet, un tel processus de fusion et ou d'extinction concerneraient tous les couples d'espèces non suffisamment différenciées lors de leur remise en contact. Les processus pré- et postzygotiques évoluant au même taux, cela prédirait qu'à la fois les processus d'isolement pré- et postzygotiques devraient être plus forts en situation de sympatrie. Or, ce n'est pas ce que trouvent Coyne et Orr (1989). D'autre part, s'il y avait des processus d'extinction/fusion, les degrés d'isolement observés en sympatrie devraient constituer une sous-partie des degrés d'isolement possibles. Comme le montre la figure 9.15, ce n'est pas le

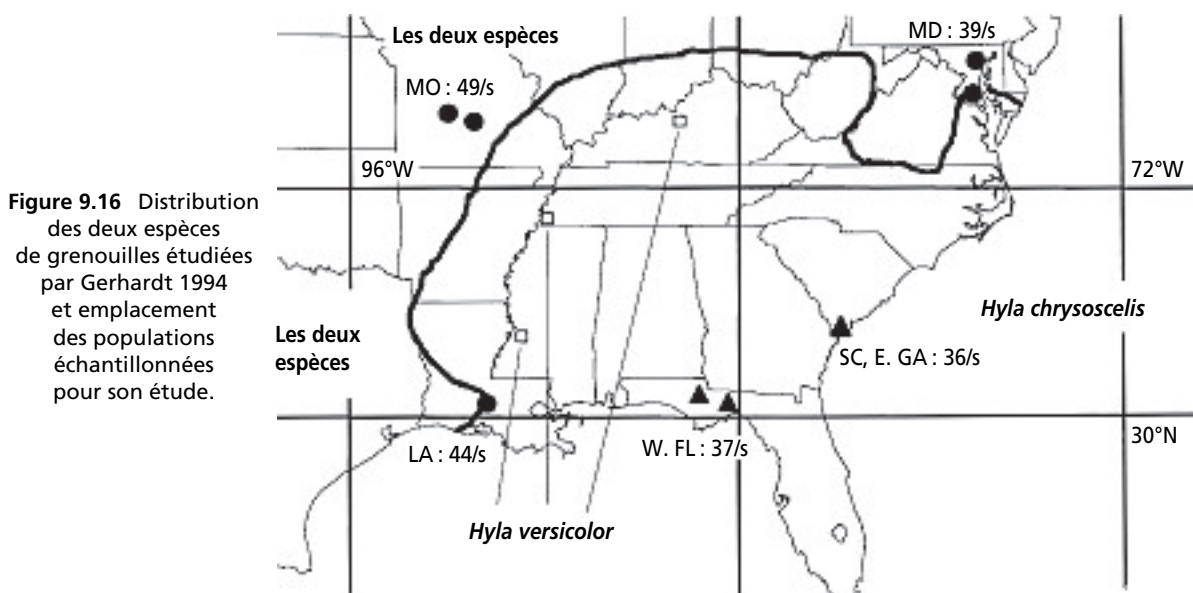
cas : il ne manque pas de situations d'isolement faible ou bien de distances génétiques faibles en situation de sympatrie.

Ainsi, les préférences d'appariement ou les traits préférés chez de nombreuses espèces de mouche du vinaigre semblent avoir été façonnées en partie par la contre-sélection des appariements entre espèces. Le mécanisme responsable de cette situation pourrait être du type du renforcement proposé par Dobzhansky (1940), ou bien de type déplacement de caractère reproductif pour les espèces n'ayant plus d'accouplement hybride possible dès le moment de leur remise en contact. Ces deux processus impliquent la sélection sexuelle.

b) Déplacement de caractères reproductifs

► La spéciation de grenouilles du nouveau monde

Un bel exemple vient de grenouilles du genre *Hyla* documenté par H. Carl Gerhardt (1994). En partant de la constatation que le relativement faible nombre de cas où ce mécanisme a été démontré peut provenir du fait que la plupart des études se sont concentrées sur les signaux émis par les mâles, Gerhardt (1994) s'est surtout intéressé à la sélectivité des femelles. Dans l'est des États-Unis d'Amérique, il existe deux



La ligne épaisse montre la limite de la répartition de *Hyla versicolor* (distribuée au nord-ouest de la ligne, à l'exception des quelques localités isolées dans le bassin du Mississippi représentées par des carrés vides). Seul *Hyla chrysoscelis* se trouve sur pratiquement toute la zone représentée. Les points indiquent l'emplacement des populations échantillonnées où les deux espèces sont sympatriques. Les triangles indiquent les populations de *H. chrysoscelis* étudiées en situation d'allopatrie. Les nombres associés à ces localités indiquent le rythme de pulsation moyen des mâles des populations de *H. chrysoscelis*. Modifié d'après Gerhardt (1994).

formes très proches l'une de l'autre au point qu'elles sont quasiment indifférenciables en main. Cependant, l'une, *H. chrysoscelis*, est diploïde alors que l'autre, *H. versicolor*, est tétraploïde. Les individus des deux espèces partagent les mêmes sites de reproduction dans une bonne partie de la zone centrale et du milieu de la zone atlantique des États Unis d'Amérique, alors que seule *H. chrysoscelis* se trouve dans toute la partie sud est des États-Unis d'Amérique (Figure 9.16). Des expériences de croisement en laboratoire ont fait apparaître une forte mortalité précoce pendant les stades larvaires et les rares hybrides triploïdes qui ont atteint le stade de la maturité sexuelle se sont révélés stériles. Il n'y a donc plus de transmission possible par la voie hybride. Il n'est alors pas surprenant que les adultes hybrides soient peu fréquents dans la nature, bien que des appariements hybrides ne soient pas rares dans certaines parties du Missouri. De tels appariements erronés se produisent malgré la tendance des mâles des deux espèces à diverger dans la hauteur de leur site de chant dans les populations sympatriques. De ce fait, il doit y avoir une

forte pression de sélection en faveur de comportements minimisant les erreurs d'appariement, particulièrement sur les femelles dans la mesure où la plupart d'entre elles ne se reproduisent qu'une seule fois par an.

Chez les deux espèces, seuls les mâles chantent et ce sont les femelles qui initient les contacts sexuels avec les mâles chanteurs qui eux ne défendent pas de site d'oviposition et ne fournissent que du sperme. Une fois qu'un mâle et une femelle se sont trouvés, ceux-ci forment un amplexus, le mâle chevauchant la femelle sur son dos. Les chants des mâles sont composés d'une répétition de pulsations qui diffèrent dans leur structure fine et dans le rythme auxquels ils sont émis (Figure 9.17). Dans une première étape, Carl Gerhardt avait montré que les femelles des deux espèces préfèrent fortement des signaux synthétiques ayant les caractéristiques temporelles fines typiques des chants sexuels des mâles de leur espèce par rapport à des chants ayant les caractéristiques des chants des mâles de l'autre espèce (Gerhardt 1982). Il a aussi démontré que les femelles de *H. versicolor* du Missouri

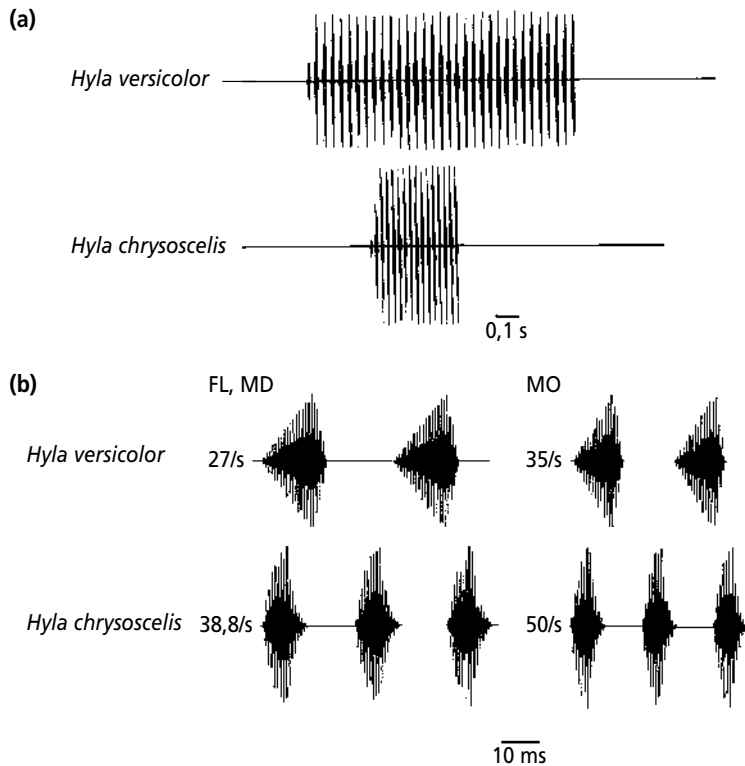


Figure 9.17 Oscillogrammes de sons synthétiques utilisés dans les expériences sur les grenouilles du genre *Hyla*.

(a) Oscillogrammes des chants complets utilisés pour les chants long (de type *H. versicolor*) en haut et court (de type *H. chrysoscelis*) en bas. (b) Structure temporelle fine de ces chants synthétiques utilisés: pulsations de base des chants longs (émis au rythme de 27 ou 35 unités par seconde) en haut, et des chants courts (émis au rythme de 38,8 ou 50 unités par seconde) en bas. Dans ces sons synthétiques, l'intervalle entre les motifs répétés est le même dans les deux cas, seule varie la structure du motif de base. Noter la différence dans les échelles temporelles. Modifié d'après Gerhardt (1994).

préfèrent les chants longs aux chants courts (Klump et Gerhardt 1987), bien que les distributions des durées de chant chez les deux espèces se chevauchent beaucoup.

Ensuite, Carl Gerhardt (1994) a montré que pour chaque espèce, il existe une variation géographique considérable dans le rythme des pulsations, mais qu'en dépit de cette variation les espèces peuvent toujours se distinguer sur ce seul critère. Les durées moyennes des chants sont semblables aussi bien au sein des espèces qu'entre les espèces, et il n'existe pas de variation géographique dans la forme d'une pulsation qui est donc typique de l'espèce. D'autre part, à rythme de pulsation constant et typique de leur espèce (motifs unitaires courts, figure 9.17 b), les femelles de *H. chrysoscelis* préfèrent les chants longs aux chants courts. D'autre part, plus de 70 % des femelles provenant d'une région où seule se trouve l'espèce *H. chrysoscelis* ont choisi les chants synthétiques ayant le rythme de pulsation typique des mâles *H. chrysoscelis*, même quand elles avaient le choix avec un chant de même durée mais présentant un rythme de pulsation plus lent de 31 % et quatre fois plus puissant. En revanche, dans les mêmes conditions, c'est 90 % des femelles *H. chrysoscelis* provenant du Missouri où les deux espèces apparaissent en sympatrie qui ont fait le choix en faveur du stimulus mimant celui de leurs congénères. Ainsi, les femelles d'*H. chrysoscelis* provenant de populations où l'autre espèce est présente montrent une plus grande sélectivité en faveur des chants des mâles de leur espèce que les femelles provenant de populations où l'autre espèce n'est pas présente (Figure 9.18). En conséquence, les femelles soumises à un risque de croisements non féconds ont acquis une plus grande capacité de discrimination que celles de la même espèce non soumise à un tel risque. Il semble donc s'être produit un déplacement de caractères reproductifs.

9.8.4 Compétition sexuelle postcopulatoire et spéciation

Tous les mécanismes détaillés jusqu'à présent concernant la relation entre la sélection sexuelle et la spéciation, portent sur des processus survenant avant l'accouplement, principalement à travers le choix du partenaire sexuel. Cependant, il a été récemment suggéré une toute autre route vers la spéciation. D'une manière très générale, ce sont les différences d'intérêt évolutif entre les mâles et les femelles (cf. paragraphe 9.6) qui peuvent constituer une voie importante de diversification entre populations isolées et

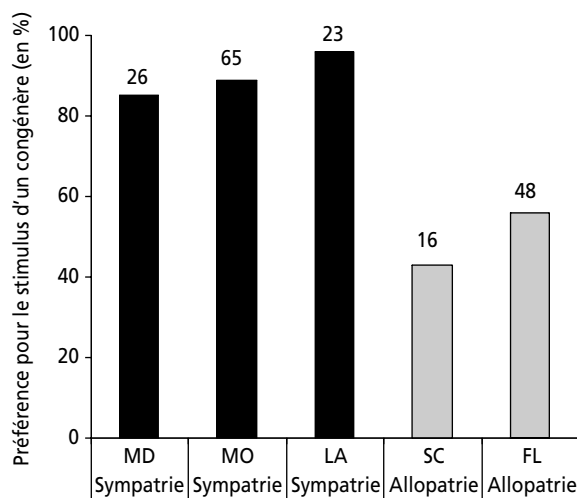


Figure 9.18 Préférence d'appariement des femelles de *Hyla chrysoscelis* montrant un processus de déplacement de caractère reproductif.

Les femelles provenant de populations où l'autre espèce est présente (histogrammes noirs) montrent une plus grande sélectivité que les femelles provenant de populations où l'autre espèce n'est pas présente (histogrammes rayés). Le stimulus utilisé est un chant court présentant un rythme de pulsation typique des mâles d'*Hyla chrysoscelis* de la zone d'origine de la femelle testée. Effectifs testés au-dessus des barres.

MD : Maryland, MO : Missouri, LA : Louisiane, SC : Caroline du sud, FL : Floride.

Adapté d'après Gerhardt (1994).

donc vers la spéciation. Göran Arnqvist et ses collaborateurs (2000), ont testé chez les insectes l'idée selon laquelle les conflits reproductifs postcopulatoires entre les sexes pourraient favoriser la spéciation. De tels conflits impliquant donc de la compétition spermatique pourraient conduire à de perpétuelles co-évolutions antagonistes entre les mâles et les femelles et produire ainsi des divergences évolutives rapides de traits impliqués dans la reproduction. Les conflits postcopulatoires sont quasiment ubiquistes et relèvent de la compétition entre mâles pour la fécondation des ovocytes des femelles avec lesquelles ils se sont accouplés. Chaque fois que les intérêts des femelles sont compromis par les mâles, le système reproductif de celles-ci va évoluer pour diminuer ces coûts. Cela va créer perpétuellement, ou par épisodes, une sélection sexuelle postcopulatoire (à travers la compétition spermatique et/ou un choix cryptique des femelles) qui, en retour, va produire de nouvelles adaptations chez les mâles en biaisant leur succès de fertilisation post-appariement, favorisant ainsi les mâles les plus aptes à manipuler la reproduction des

fémmes à leur avantage. De telles adaptations sexuelles antagonistes vont générer entre les mâles et les femelles des co-évolutions rapides de leur physiologie reproductrice et de leur morphologie reproductrice, pouvant conduire à des isolements reproductifs entre populations allopatriques. En effet, de telles séquences co-évolutives sont fortement contexte-dépendantes et n'ont donc aucune raison de conduire aux mêmes adaptations dans deux populations distinctes.

Arnqvist *et al.* (2000) ont évalué l'importance de tels conflits sexuels postcopulatoires dans la spéciation chez les insectes en comparant la richesse spécifique de couples de clades d'insectes différant par les opportunités de conflits sexuels postcopulatoires. Pour tester si l'intensité des conflits sexuels postcopulatoires covarie avec le taux de spéciation, ils ont analysé une série de contrastes phylogénétiques entre clades proches. Pour chacun de ces contrastes, ils ont comparé le nombre d'espèces décrites actuellement dans des clades où les femelles copulent classiquement avec plusieurs mâles différents (polyandrie) et des clades proches où les femelles classiquement ne s'accouplent qu'avec un seul mâle (monoandrie). Dans les clades polyandres, les éjaculats de plusieurs mâles rentrent en compétition pour les fertilisations à l'intérieur des femelles. De ce fait, les traits mâles qui aident dans cette compétition de reproduction vont être favorisés, même s'ils impliquent des coûts en aptitude pour les femelles. Chez les espèces polyandres, il y a donc de nombreuses opportunités de conflits postcopulatoires, et par là pour des co-évolutions antagonistes entre les sexes. Chez les espèces monoandres, au contraire, les éjaculats des mâles ne sont pas en compétition, et le succès reproductif des mâles va au contraire augmenter avec toute augmentation de l'aptitude de sa partenaire survenant après l'appariement. S'il n'y a pas de soins aux jeunes, les intérêts des mâles et des femelles sont alors identiques après l'appariement chez les espèces monoandres. Les conflits post-appariement sont de ce fait absents ou tout du moins minimales chez les espèces monoandres. Dans la mesure où les deux clades pour un contraste donné partagent un ancêtre commun, le nombre relatif d'espèces existant dans ces clades ne dépend que de ce qui s'est passé après la divergence de ces clades et reflète bien le taux de spéciation dans ces deux clades. Arnqvist *et al.* (2000) s'attendaient donc à ce que les clades polyandres aient plus d'espèces que les clades monoandres.

Les analyses comparatives pouvant poser un certain nombre de pièges méthodologiques (*cf.* chapitre 3), Arnqvist *et al.* (2000) ont pris un certain nombre de

précautions pour collecter et analyser leurs données. Ils ont ainsi obtenu 25 contrastes relevant de 5 ordres différents d'insectes, tous étant indépendants dans la mesure où aucun clade était représenté dans plus d'un contraste. En moyenne, les clades polyandres contenaient 3,98 fois plus d'espèces que les clades monoandres. L'hypothèse nulle d'égalité des nombres d'espèces dans les deux types de clades était fortement rejetée. Parmi les 25 contrastes, seuls 9 impliquaient de véritables clades frères, c'est-à-dire partageant clairement un ancêtre commun, et 16 impliquaient des clades plus éloignés phylogénétiquement. Les résultats ne différaient pas significativement entre ces deux types de contrastes. En particulier, une analyse ne portant que sur les contrastes impliquant de véritables clades frères, conduit au même résultat. Enfin, il n'y avait pas de différence détectable entre les résultats obtenus dans les cinq ordres du jeu de données.

Plusieurs variables connues comme ayant un impact important sur la richesse spécifique pouvaient avoir joué un rôle confondant dans ces résultats. Les trois principales sont l'écologie trophique des espèces, l'ampleur de la distribution géographique, et la latitude. Certains des contrastes du jeu de données de Arnqvist et ses collaborateurs impliquaient des clades ayant la même écologie trophique, d'autres, des clades ayant une écologie trophique différente. Les différences de richesse spécifique entre clades polyandres et monoandres ne différaient pas significativement entre les contrastes impliquant des espèces ayant une écologie trophique différente ou non. De plus, en ne gardant que les contrastes pour lesquels les espèces comparées avaient la même écologie trophique, de nouveau les clades polyandres avaient plus d'espèces que les clades monoandres. Concernant la taille de l'aire de distribution géographique des clades comparés, il est connu que, plus un taxon a une vaste répartition géographique, plus il contient d'espèces différentes. Arnqvist *et al.* (2000) retrouvent en effet cette relation. Cependant, dans leur jeu de données, les clades polyandres occupaient en moyenne 3,88 (écart type 1,88) régions biogéographiques, contre 3,84 (écart type 2,01) pour les clades monoandres, une différence non significative. De plus, Arnqvist *et al.* (2000) trouvent que, une fois pris en compte la taille de la distribution géographique, les clades polyandres montrent toujours une richesse spécifique supérieure aux clades monoandres (Figure 9.19). Concernant la latitude, plusieurs études comparatives ont documenté l'existence d'un plus fort taux de spéciation sous l'équateur, ce qui pourrait participer au gradient latitudinal de biodiversité. En tenant

compte de la latitude dans leurs analyses, Arnqvist *et al.* (2000) montrent que les clades polyandres restent relativement plus riches en espèces lorsqu'ils occupent des régions équatoriales. Ils calculent un indice latitudinal pour chaque clade et constatent que la moyenne de cet indice ne diffère pas entre les clades polyandres et les clades monoandres. Ils appliquent aussi la même méthode que pour la distribution géographique détaillée à la figure 9.19 et rejettent de nouveau l'hypothèse nulle d'égalité du nombre d'espèces quand les clades sont également équatoriaux.

Tous ces résultats soutiennent l'idée d'un effet de la compétition spermatique sur le taux de spéciation chez les insectes : les clades ayant une forte compétition spermatique (polyandres) montrent une diversité spécifique environ quatre fois plus élevée que les clades où la compétition spermatique ne doit pas être fortement active (monoandres). Cette conclusion est robuste vis-à-vis des trois principales variables potentiellement confondantes parce que connues comme influençant la diversité spécifique des taxons. De plus, la prise en compte de ces variables confondantes a plutôt renforcé la relation entre diversité génétique et l'existence de compétition spermatique. Un autre élément important à prendre en compte concerne le problème du taux d'extinction des espèces. D'une manière très générale, l'existence de conflits sexuels a pour effet d'augmenter les risques d'extinction des espèces (voir le chapitre 16). Donc, les taux d'extinction d'espèces doivent être plus forts dans les clades polyandres que dans les clades monoandres. De ce fait, les résultats de Arnqvist *et al.* (2000) sont « conservateurs », car ces différences de taux d'extinction ne peuvent qu'avoir diminué la diversité spécifique des clades polyandres. De même, les processus de renforcement lorsque des populations en cours de divergence se rencontrent ne peuvent pas expliquer les résultats obtenus. En effet, dans les clades polyandres, si une femelle fait une erreur de reconnaissance spécifique lors de ses divers accouplements, le coût en aptitude dû à la perte de fertilité liée à l'hybridation n'affectera qu'une partie de sa descendance. En revanche, dans les clades monoandres, les femelles ne s'apparient qu'avec un seul mâle. Un appariement hétérospécifique implique des coûts affectant l'entièreté de sa descendance. De ce fait, le processus de renforcement ne pourrait qu'être plus fort dans les clades monoandres que dans les clades polyandres, conduisant à une isolation et donc une spéciation plus rapide dans les clades monoandres, ce qui est l'inverse des résultats obtenus.

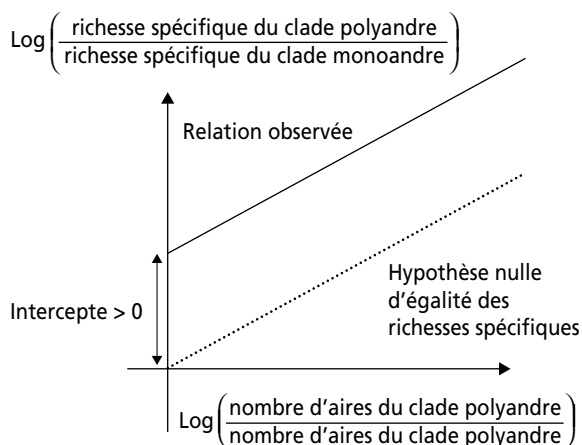


Figure 9.19 Richesse spécifique et distribution géographique.

Logarithmes des rapports de richesse spécifique entre clades polyandres et clades monoandres en fonction du logarithme du rapport de leurs distributions géographiques. Cela permet de corriger pour un éventuel effet de la distribution géographique sur la richesse spécifique des clades. Selon l'hypothèse nulle d'égalité des nombres d'espèces par clade dans les clades polyandres et monoandres, les clades polyandres et monoandres devraient contenir des nombres d'espèces semblables quand ils occupent un même nombre d'aires géographiques. De ce fait, cette régression devrait passer par zéro (correspondant donc à un rapport de richesse spécifique de 1), c'est-à-dire que l'intercepte ne devrait pas être significativement différent de zéro. Or, Arnqvist *et al.* (2000) trouvent que l'intercepte est significativement supérieur à zéro, qu'ils utilisent l'ensemble de leur jeu de données ($N = 25$, $P = 0,009$), ou seulement les contrastes où les deux clades ont la même écologie trophique ($N = 20$, $P = 0,001$). Cela montre que l'élévation de cette régression est significativement plus haute que prédite si le nombre d'espèces dans les deux types de clades était le même une fois corrigé par la distribution géographique.

Ce résultat souligne donc l'importance potentielle du conflit intersexuel et de la compétition spermatique dans la spéciation, processus essentiellement négligé jusqu'à présent. Plus généralement, ce résultat montre l'importance de tous les processus de sélection sexuelle dans l'évolution. Clairement, nous espérons avoir convaincu le lecteur du fait que la sélection sexuelle est un des mécanismes fondamentaux de l'évolution, au même titre que le processus de sélection naturelle, avec lequel il doit être rangé sur un pied d'égalité. Cette importance se traduit par le fait que ce chapitre est sans aucun doute le plus long de cet ouvrage.

CONCLUSION

Nous venons de voir que la sélection sexuelle participe à et peut expliquer de très nombreux processus évolutifs, allant des traits exagérés d'un des sexes à la spéciation. Longtemps négligée, la sélection sexuelle a fait l'objet de très nombreux développements depuis les années 1980 date à laquelle cette question a commencé à devenir un des thèmes majeurs de l'approche écologie comportementale. C'est ce qui explique la taille de ce chapitre dans cet ouvrage. Aujourd'hui, il est clair que la sélection par les partenaires sexuels s'impose comme un des mécanismes majeurs de l'évolution. La sélection sexuelle est de ce fait souvent mise sur un pied d'égalité avec la sélection naturelle, la première portant sur la sélection liée plus directement à la reproduction (accession aux partenaires en particuliers), la seconde sur celle exercée par l'environnement en termes principalement de survie.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Le livre de ANDERSSON (M.B.) 1994, *Sexual selection*. Monographs in behaviour and Ecology, Princeton University Press, Princeton, constitue une synthèse très générale et complète des divers aspects de la sélection sexuelle. Il n'aborde cependant pas les derniers développements dans le domaine des conflits sexuels. Plusieurs articles de synthèse ont paru au

cours des dernières années dans la revue *Trends In Ecology and Evolution*. On trouvera par ailleurs une excellente revue des aspects historiques de la sélection sexuelle dans :

POMIANKOWSKI A. – 1988, The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, n° 5, p. 136-184, Oxford University Press, Oxford.

et dans :

OTTE D. – 1989, « Speciation in Hawaiian crickets », dans OTTE D. et ENDLER J.A., *Speciation and its Consequences*, p. 482-526. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Concernant le choix cryptique des femelles, on peut se faire une bonne idée de l'état actuel de la question en lisant les cinq articles sur cette question parus dans la revue *Evolution* :

BIRKHEAD T.R. – 1998, Cryptic female choice : criteria for establishing female sperm choice. *Evolution*, n° 52, p. 1212-1218;

BIRKHEAD T.R. – 2000, Defining and demonstrating postcopulatory female choice – again. *Evolution*, n° 54, p. 1057-1060;

PITNICK S. et BROWN D. – 2000, Criteria for demonstrating female sperm choice. *Evolution*, n° 54, p. 1052-1056.

KEMPENAERS B., FOERSTER K., QUESTIAU B., ROBERTSON B.C. et VERMEIRSEN E.L.M. – 2000, Distinguishing between female sperm choice *versus* sperm competition : a comment on Birkhead. *Evolution*, n° 54, p. 1050-1052;

EBERHARD W.G. – 2000, Criteria for demonstrating postcopulatory female choice. *Evolution*, n° 54, p. 1047-1050.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Qu'entend-on par « choix » ? Quelle définition donneriez-vous du processus de choix d'un partenaire (ou de toute autre ressource) ? Quels sont les critères permettant de démontrer l'existence d'un choix ? Cette question est à analyser en relation avec les chapitres 5 à 7.
 2. Comment tester l'existence de biais sensoriels et leur importance dans l'évolution des caractères sexuels secondaires ?
 3. À votre avis, la sélection sexuelle est-elle inopérante chez les espèces ne présentant pas de dimorphisme sexuel ? (Voir Pomianski 1988 § 5)
-

Régimes d'appariement et soins parentaux

Avant l'avènement de l'écologie comportementale, l'organisation sociale de la reproduction était essentiellement abordée de manière descriptive (Hachet-Souplet 1928, Tinbergen 1953, Bourlière 1967). Les différences entre taxons étaient exposées en détail sans qu'aucun principe général ne permette véritablement de dégager une logique d'ensemble. Ainsi, pendant longtemps, l'influence des facteurs écologiques sur les interactions entre mâles et femelles est restée quasiment ignorée. Le comportement parental, quant à lui, était le plus souvent introduit comme une interaction harmonieuse entre les individus reproducteurs et leur progéniture.

Une avancée conceptuelle radicale a eu lieu dans les années 1970 avec la parution des travaux de Trivers (1972), et de l'article princeps de Emlen et Oring (1977) qui introduisait notamment la notion de **régime d'appariement** (*mating system*). Cette expression désigne tout à la fois la manière dont les individus d'une espèce ou d'une population ont accès à leurs partenaires reproducteurs, le nombre de partenaires sexuels avec qui ils interagissent au sein d'une saison de reproduction, la durée des liens sociaux entre partenaires reproducteurs, et l'implication relative de chaque sexe dans les **soins parentaux** (Davies 1991, Reynolds 1996).

Au cours des vingt-cinq dernières années, les recherches empiriques et théoriques menées dans ce domaine ont révélé la complexité des différents régimes d'appariement et ont progressivement affiné les premières conceptions avancées par Emlen et Oring (1977).

- *Un lien étroit entre régime d'appariement et sélection sexuelle*

Les **régimes d'appariement** sont déterminés par la capacité d'un sexe (généralement les mâles) à monopoliser des partenaires du sexe opposé soit par associa-

tion directe, soit en contrôlant l'accès aux ressources essentielles pour la reproduction. Cette dissymétrie entre les sexes trouve son origine princeps dans la dissymétrie quant à l'investissement des sexes dans la fabrication d'un gamète, sujet développé dans le chapitre précédent. Dans ce schéma, qui souligne la relation étroite entre régimes d'appariement et sélection sexuelle, le sexe qui présente le plus faible taux potentiel de reproduction (*cf.* chapitre précédent) constitue une ressource rare pour l'autre sexe. Dans la plupart des cas il s'agit des femelles. Il est donc prédit que les femelles se répartissent dans l'espace en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires, du risque de prédation et de la distribution des sites propices à la reproduction, alors que la répartition des mâles est censée s'ajuster à celle des femelles (Figure 10.1). Autrement dit, la répartition des femelles est régie par la distribution des ressources, celle des mâles par la distribution des femelles (Emlen et Oring 1977).

Ce premier schéma est bien entendu trop simple. De même que la sélection sexuelle se complique lorsque l'on admet que les mâles peuvent investir autrement que dans la seule fabrication des gamètes, les choses se compliquent pour la compréhension des régimes d'appariement dès lors que l'on considère que chez certaines espèces, les mâles peuvent contribuer aux soins parentaux. Les soins parentaux profitent à la progéniture mais sont forcément coûteux en temps et en énergie pour les individus qui les prodiguent. Les soins fournis par les mâles peuvent donc constituer une ressource importante pour les femelles. Au sein des couples reproducteurs, chaque sexe bénéficie alors de l'investissement consenti par le sexe opposé. Cela induit une forte pression de sélection pour que chaque sexe ajuste son investissement dans les soins parentaux en fonction de l'investissement

10.1 QUELQUES GRANDS PRINCIPES GÉNÉRAUX

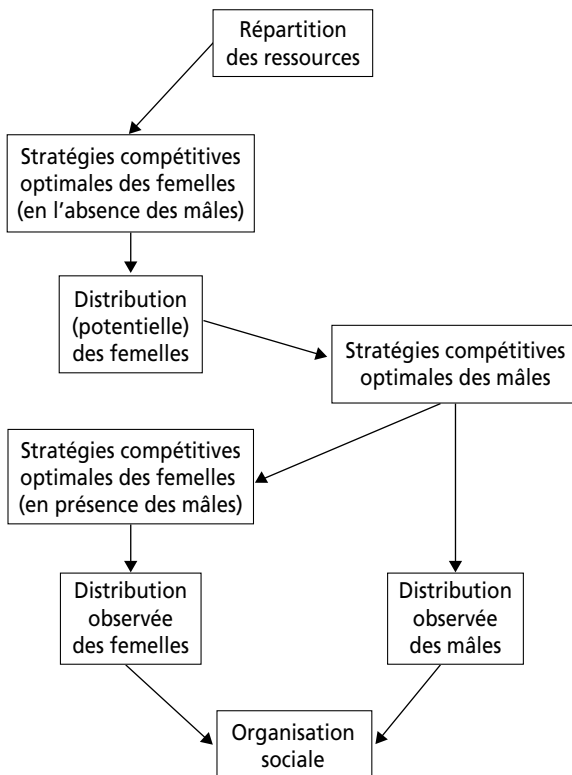


Figure 10.1 Relation entre la répartition des femelles et des mâles.

Étant surtout limitées par l'accès aux ressources, les femelles sont censées se répartir dans l'espace en fonction de la distribution des ressources, du risque de prédation et du coût lié à la socialité. La répartition des mâles est guidée par celle des femelles. Les mâles peuvent entrer en compétition pour l'accès aux femelles directement en s'affrontant ou indirectement en contrôlant l'accès aux ressources que convoitent les femelles.

de son partenaire. La maximisation de l'aptitude de chaque parent ne résulte alors pas forcément en un partage équilibré des soins parentaux (Trivers 1972). De plus, le niveau de soins parentaux sélectionné ne correspond pas forcément à celui qui maximise la survie et la santé des descendants.

Ce chapitre constitue une introduction à l'étude des régimes d'appariement. La diversité des situations rencontrées dans la nature est telle qu'il serait vain de prétendre ici être exhaustif. Nous nous limiterons donc à exposer les contraintes sélectives qui favorisent tel ou tel type d'association entre mâles et femelles et déterminent les modalités du partage des soins parentaux entre sexes. De même, les études empiriques servant d'illustrations ne concerneront que certains groupes zoologiques particulièrement représentatifs de tel ou tel régime d'appariement.

Si l'on demande à des personnes non impliquées dans l'étude de l'évolution si à leurs yeux la relation entre un mâle et une femelle relève d'une relation de **coopération** ou d'une situation de **conflit**, la grande majorité des gens répondra en faveur d'une coopération. Cependant, si on demande à ces mêmes personnes d'utiliser un de ces deux qualificatifs pour décrire les relations entre individus de la même espèce en général, une proportion importante d'entre eux répondra que, en général, la relation entre deux individus de la même espèce relève plutôt d'une relation de conflit ou de compétition. Cette proportion sera d'autant plus importante que l'on aura pris soin au préalable de placer notre question dans un contexte d'exploitation d'une ressource par définition limitée.

Cependant, pourquoi devrions-nous considérer ces deux situations comme suffisamment différentes pour conduire à deux réponses aussi opposées ? Dans les deux cas, deux individus interagissent en relation avec des ressources limitées et ont intérêt à maximiser leur bénéfice propre, fût-ce au détriment de l'autre protagoniste. Bien entendu, dans le cas de deux partenaires sexuels, au plan évolutif, ils partagent un intérêt commun constitué par le succès de leur descendance qui *a priori* contient la moitié de leurs gènes à chacun (nous verrons que cet *a priori* peut être erroné). Ce succès est pour chacun des parents génétiques le seul garant de leur succès évolutif, le seul moyen d'augmenter leur aptitude phénotypique. Mais si un des deux partenaires peut, pour une raison ou une autre, exploiter l'investissement dans la progéniture de l'autre de façon à garder le maximum de ses ressources propres pour éventuellement tenter une autre reproduction, alors, il est clair qu'il sera favorisé par la sélection naturelle.

En fait, si l'on cherche à comprendre les forces évolutives qui ont conduit à l'apparition de tel ou tel régime d'appariement, partir du principe que la relation entre les mâles et les femelles s'apparente plus à une collaboration qu'à un conflit d'intérêt dans lequel les deux parties cherchent à maximiser leur aptitude propre reviendrait à nier les principes mêmes de la sélection naturelle. Bien entendu, les faits peuvent prendre l'apparence d'une collaboration harmonieuse, mais cela n'empêche pas les conflits d'intérêt de diriger le régime. Nous verrons dans ce chapitre à quel point il est important de garder cela à l'esprit lorsque l'on étudie les régimes d'appariement. Nous verrons

aussi à quel point il peut y avoir des décalages importants entre l'apparence des choses et leur réalité profonde.

Un des principes fondamentaux reste celui de l'approche économique par laquelle on cherche à évaluer le bilan des divers coûts et bénéfices associés à telle ou telle stratégie en fonction des conditions rencontrées. Un deuxième principe fondamental est qu'il ne faut pas oublier que les intérêts des deux partenaires diffèrent souvent de manière profonde. Nous avons vu dans le chapitre précédent la cascade de conséquences évolutives que peut avoir l'anisogamie, ou plus généralement une asymétrie d'investissement par les mâles et les femelles dans la descendance. Les régimes d'appariement font partie de cette cascade de conséquences. Il nous faudra donc toujours chercher à analyser la situation de deux points de vue : celui des femelles et celui des mâles, en n'oubliant pas que ces points de vue peuvent être profondément contradictoires.

Enfin, il ne faut pas oublier que l'ensemble des régimes d'appariement est fortement conditionné. La solution optimale n'est donc pas la même selon les sexes, selon l'état de l'environnement et selon la stratégie des autres membres de la population. Les régimes d'appariement constituent donc une propriété éminemment dynamique. On ne doit donc pas s'étonner d'observer des variations entre espèces, entre populations et même au sein d'une même population. C'est ce processus dynamique que nous tentons d'analyser dans ce chapitre. Nous commencerons par décrire les grands types de régimes d'appariement. Puis, nous montrerons en quoi ils sont ambigus. Ensuite, nous analyserons le rôle des soins parentaux dans la détermination des régimes d'appariement.

10.2 LES GRANDS TYPES DE RÉGIMES D'APPARIEMENT

10.2.1 Promiscuité sexuelle

La **promiscuité sexuelle** constitue en quelque sorte un régime d'appariement sans restriction. Au cours d'une même saison de reproduction, à la fois les mâles et les femelles s'accouplent avec plusieurs partenaires et il n'existe pas de règle quant à quel sexe assure les soins parentaux. Un tel régime s'observe notamment chez les gastéropodes (Baur 1998), chez une espèce d'oiseau mégapode (Jones *et al.* 1995) et,

sous certaines modalités, chez plusieurs espèces de primates (Dixson 1998).

a) Des gastéropodes...

Chez la plupart des opisthobranches (mollusque gastéropodes marins) et chez différentes espèces de gastéropodes pulmonés d'eau douce ou terrestres, les individus copulent avec plusieurs partenaires et les pontes sont généralement fertilisées par le sperme de plusieurs individus (Hadfield et Switzer-Dunlap 1984, Rollinson *et al.* 1989, Baur 1994). Les espèces de gastéropodes intertidales ou terrestres sont cependant soumises à des contraintes différentes de celles rencontrées par les espèces marines ou d'eau douce. Leurs mouvements sont lents et elles encourent un risque de dessiccation pendant la recherche de partenaires sexuels. De ce fait, chez ces espèces, les accouplements sont moins nombreux et n'ont lieu que lorsque les conditions environnementales sont favorables. Le risque de ne pas trouver de partenaire sexuel favorise la promiscuité sexuelle et les appariements entre individus semblent s'effectuer au hasard des rencontres (Baur 1998).

b) ... Des oiseaux...

Les mégapodes forment un groupe d'oiseaux particulier d'espèces endémiques d'Australie et de Papouasie (Jones *et al.* 1995). Considérés comme les plus primitifs parmi les oiseaux galliformes, ils possèdent des pattes aux doigts particulièrement allongés et puissants. Une autre caractéristique de ce groupe est la taille très importante des œufs pondus par les femelles. Selon les espèces, les œufs sont pondus dans le sol ou sous un monticule fait de terre, de débris végétaux, de tiges et de branches pouvant atteindre plusieurs mètres de hauteur. L'incubation, très lente, est assurée grâce à la chaleur du sol ou à celle émise par la respiration des nombreux microorganismes vivant à l'intérieur du monticule de matière organique en décomposition (del Hoyo *et al.* 1994). Dès l'éclosion, les jeunes sont autonomes et entreprennent une vie indépendante et solitaire. Il n'existe aucun soin parental en dehors de la construction et de la surveillance des monticules, deux tâches assurées par les mâles. Le cas du tégale de Latham, *Alectura lathamii*, sorte de grosse pintade australienne, est unique. Les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles différents et pondent successivement leurs œufs dans différents monticules. Les mâles fécondent plusieurs femelles et les

poussins issus des œufs incubés dans le monticule d'un même mâle sont donc issus de différentes femelles.

c) ...et des singes

Chez différentes espèces de primates, les relations sexuelles s'organisent au sein de groupes mixtes comprenant plusieurs mâles et plusieurs femelles, tous sexuellement actifs. Aucune relation à long terme ne lie les individus de sexe opposés entre eux, à l'exception de brèves associations entre un mâle et une femelle au moment de la période d'œstrus de celle-ci, mais sans toutefois impliquer d'exclusivité sexuelle. Pour autant, le régime ne correspond pas à une promiscuité stricte. Les accouplements entre mâles et femelles ne sont pas aléatoires mais sont influencés par différents facteurs tels que l'âge des individus, leur rang social, les liens de parentés qui les unissent, ou encore l'existence de préférences individuelles. Un tel régime d'appariement a notamment été observé chez plusieurs espèces de macaques (Lindburg 1983, Van Noordwijk 1985, Ménard *et al.* 1992), chez les babouins, *Papio ursinus* (Seyfarth 1978) et chez les chimpanzés, *Pan troglodytes* (Tutin 1979, Goodall 1986). Au total Dixon (1998) a recensé 21 espèces de primates pratiquant un régime de « pseudo-promiscuité » sur la base de données obtenues en populations naturelles pour 17 d'entre elles.

10.2.2 Polygynie

Au sein des régimes d'appariement **polygynes** au sens strict, un mâle se reproduit avec plusieurs femelles, alors que chaque femelle ne se reproduit qu'avec un seul mâle. Au cours d'une même saison de reproduction, un mâle peut s'associer avec plusieurs femelles simultanément (polygynie simultanée) ou successivement (polygynie séquentielle). Au sein des régimes polygynes, les soins parentaux sont généralement assurés par les femelles. La principale différence entre les régimes polygynes tient dans le caractère durable ou éphémère de l'interaction mâle-femelle.

a) Polygynie basée sur la monopolisation des ressources

La distribution des femelles sexuellement réceptives dans l'espace et dans le temps détermine directement la capacité des mâles à s'engager dans un régime de polygynie simultanée. Le plus souvent, les ressources, telles que la nourriture, l'eau ou les sites de reproduction, ne sont pas réparties régulièrement dans

l'espace mais sont concentrées en certains points. Il est alors possible pour un mâle de prendre le contrôle d'un espace suffisant pour attirer et maintenir plusieurs femelles. On parle alors de **régime d'appariement basé sur la monopolisation des ressources**. Plus l'environnement est hétérogène du point de vue de la distribution des ressources, plus l'apparition de la polygynie est favorisée.

► La sous-location par des femelles du territoire d'un mâle

Les régimes polygynes basés sur une monopolisation des ressources s'observent chez une large variété d'espèces, aussi bien chez les vertébrés (Cronin et Sherman 1977, Schoener et Schoener 1982, Dixon 1998) que chez les invertébrés (Shelly *et al.* 1987, McVey 1988). Chez certaines espèces, plusieurs femelles coexistent sur le territoire d'un seul mâle, mais chacune d'entre elles détient et défend sa propre parcelle du territoire mâle face aux autres femelles. Les mâles, quant à eux, s'affrontent pour contrôler les territoires contigus de plusieurs femelles. Un tel régime polygynie impliquant une territorialité des femelles a été aussi dénommé **territoire en « sous-location »** (Gould et Gould 1989).

• Des poissons nettoyeurs...

Ce régime de polygynie basé sur la monopolisation des ressources a été notamment observé chez une espèce de poisson nettoyeur (voir le chapitre 15), le labre *Labroides dimidiatus* (Robertson et Hoffman 1977). Chez ce poisson, les femelles sont attachées à un site particulier qu'elles défendent contre les autres femelles. Les mâles, qui sont plus grands que les femelles, entrent en compétition pour contrôler les territoires de plusieurs femelles, les plus grands d'entre eux réussissant à monopoliser jusqu'à six femelles.

• ... aux tigres

Chez les tigres, les femelles résident tout au long de l'année sur un territoire d'environ 20 kilomètres carrés, tandis que les mâles parcourent un territoire plus large, d'environ 70 à 100 kilomètres carrés (Smith *et al.* 1987, Sunquist et Sunquist 1988). En dehors de la période de reproduction, ces grands félins mènent une existence solitaire. Le contrôle d'un large territoire implique des coûts énergétiques conséquents pour les mâles qui doivent aussi faire régulièrement face aux tentatives d'intrusions d'autres mâles. Étant donné l'échelle spatiale, les rencontres entre mâles et femelles sont peu fréquentes.

Lorsqu'une femelle entre en œstrus, elle signale son état par des rugissements que le mâle peut entendre à longue distance. L'interaction entre mâle et femelle est brève, limitée à l'accouplement. Après une gestation d'environ trois mois et demi, la femelle accouche d'une portée de deux à trois jeunes. Une fois indépendantes, les jeunes femelles tentent de partager ou de s'approprier le territoire de leur mère, ou s'établissent à proximité. Les jeunes mâles, de leur côté, dispersent sur de grandes distances, jusqu'à ce qu'ils soient capables d'affronter un mâle plus âgé pour le supplanter. Le coût associé à la défense quotidienne d'un large territoire et les effets de l'âge conduisent à un renouvellement régulier des mâles contrôlant des territoires occupés par les femelles.

► Y a-t-il des coûts à la polygynie ?

Lorsque les mâles ne fournissent aucune aide aux femelles, la polygynie peut n'impliquer aucun coût pour les femelles et le régime d'appariement qui s'établit est la conséquence directe de la capacité de certains mâles à monopoliser une part plus ou moins importante des ressources. Dans certaines circonstances cependant, il peut être désavantageux pour les femelles d'avoir à partager les ressources contrôlées par un même mâle ou de subir une éventuelle contribution du mâle aux soins parentaux. La polygynie est alors imposée aux femelles par une faible fraction des mâles s'étant approprié tous les sites propices à la reproduction. Les femelles n'ont alors pas d'autre choix que d'exploiter en commun les ressources détenues par un même mâle ou de renoncer à se reproduire.

- *L'importance de l'hétérogénéité de l'environnement*

La situation est différente si la plupart des mâles sont capables de défendre un territoire mais que la qualité des territoires varie sensiblement d'un mâle à l'autre. Les femelles ont alors le choix de s'installer seules sur un territoire de faible qualité avec un mâle célibataire ou de se joindre à un mâle déjà apparié mais possédant un territoire plus riche. Selon la variation entre mâles dans la qualité du territoire, la femelle peut avoir avantage à s'établir comme seconde femelle sur un territoire particulièrement favorable à la reproduction, malgré les coûts de la polygynie. Il suffit que la différence de qualité entre territoires excède une valeur seuil pour que le coût soit compensé et que la polygynie soit économiquement favorisée. Une traduction graphique de cet argument porte le nom de **modèle du seuil de polygynie** (Figure 10.2).

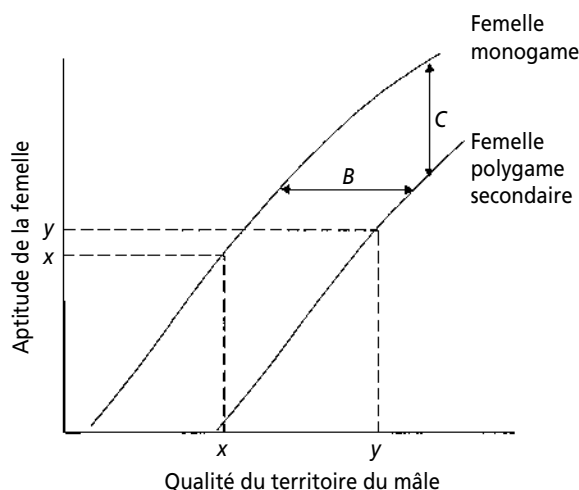


Figure 10.2 Le modèle du seuil de polygynie.

Les deux courbes représentent la variation du succès reproducteur des femelles en fonction de la qualité du territoire du mâle, selon qu'elles résident seules sur le territoire (femelles monogames) ou qu'elles partagent le territoire avec une autre femelle (femelles polygames secondaires). Le succès augmente avec la qualité du territoire. On considère qu'il existe un coût fixe C à partager le territoire avec une autre femelle, de telle sorte que la courbe de succès des femelles polygynes est située en dessous de celle des femelles occupant seules le territoire d'un mâle. Lorsque la différence de qualité entre les deux territoires excède une certaine valeur (le seuil de polygynie), les femelles ont intérêt à s'installer sur le territoire de très bonne qualité d'un mâle déjà apparié, plutôt que sur le territoire d'un mâle célibataire possédant un territoire de qualité plus médiocre (flèche B). D'après Verner et Willson (1966), Orians (1969).

- *Prendre en compte les hypothèses alternatives*

Si le modèle du seuil de polygynie a suscité beaucoup d'intérêt (Andersson 1994), les tests expérimentaux ont en fait concerné un nombre limité d'espèces d'oiseaux (Pleszczyńska 1978, Ewald et Rohwer 1982, Searcy et Yasukawa 1989, Slagsvold *et al.* 1992 ; voir cependant Borgerhoff Mulder 1990 et Marlowe 2000 pour une application du modèle à l'espèce humaine). Qui plus est, il est difficile de procéder à un test rigoureux du modèle car de nombreux paramètres doivent être mesurés simultanément et les gains des femelles ne sont pas faciles à évaluer (Andersson 1994). Par exemple, le fait d'être la première ou la seconde femelle à s'installer sur le territoire d'un mâle peut avoir des conséquences en termes de survie des femelles ou de capacité à se reproduire lors de la prochaine saison, deux paramètres qu'il n'est pas toujours aisé de quantifier dans les conditions

TABEAU 10.1 DIFFÉRENTS MODES D'INSTALLATION DES FEMELLES
CONDUISANT À UN RÉGIME DE POLYGYNIE TERRITORIALE CHEZ LES OISEAUX.

A. Aucun coût à la polygynie pour les femelles
Installation indépendante et aléatoire des femelles dans l'espace. Aucun bénéfice particulier à la polygynie. C'est un modèle neutre, la polygynie est produite par hasard.
Avantage au regroupement des femelles (défense collective des nids, synchronisation des pontes). La polygynie se maintient grâce à ces bénéfices.
B. Il y a des coûts pour les femelles induits par la polygynie
Pas de possibilité de choix pour les femelles : les mâles célibataires sont rares, ou difficiles à localiser ou à identifier. C'est un modèle de contrainte : les femelles ont une plus faible aptitude mais sont contraintes par les mâles.
Coût compensé par des bénéfices directs (qualité du territoire, contribution du mâle aux soins parentaux) ou indirects (qualité génétique du mâle). C'est le modèle du seuil de polygynie.

naturelles. Les femelles résidentes peuvent aussi s'opposer activement à l'établissement d'une femelle supplémentaire si leur propre succès reproducteur doit en être affecté. Enfin, comprendre l'installation des femelles sur les territoires des différents mâles suppose de savoir de quelles informations elles disposent quant à la qualité des territoires, la qualité des mâles et la présence d'autres femelles déjà installées sur le territoire. Si le modèle du seuil de polygynie constitue une étape importante dans la compréhension des facteurs favorisant la polygynie, il existe plusieurs hypothèses alternatives (Weatherhead et Robertson 1979, Alatalo *et al.* 1981, Lightbody et Weatherhead 1988, Stenmark *et al.* 1988) qu'il convient de considérer simultanément pour expliquer l'origine et le maintien d'une polygynie territoriale chez une espèce donnée (Tableau 10.1).

b) Polygynie basée sur la monopolisation des femelles : les harems

Les harems constituent une autre forme territoriale de polygynie dans laquelle les mâles monopolisent les femelles elles-mêmes. Cette stratégie est rencontrée notamment chez les équidés (Rubenstein 1986), les lions (Bertram 1975) et certaines espèces de cervidés (Clutton-Brock *et al.* 1982). Un groupe de femelles réside sur le territoire d'un mâle unique qui en exclut activement tout autre mâle. Dans certains cas, le territoire défendu par le mâle correspond en fait au domaine vital des femelles. Au cours du temps, différents mâles prennent successivement le contrôle d'un même harem avant d'en être exclus chacun à leur tour par des mâles rivaux souvent plus jeunes et plus vigoureux.

➤ Des lions infanticides

Cette situation est typique des lions africains, *Panthera leo* (Bertram 1975, Packer *et al.* 1988). Les groupes de lions sont constitués de plusieurs femelles adultes, leurs filles préadultes, les lionceaux et entre un et six mâles. Il existe généralement un fort apparentement entre les femelles, soit qu'elles aient grandi dans un même groupe ayant persisté sur plusieurs générations, soit qu'elles aient quitté avec leurs sœurs et leurs cousines un groupe devenu trop grand pour s'établir sur un nouveau territoire. L'activité reproductrice des femelles dure en moyenne une douzaine d'années, avec, pour autant que les lionceaux survivent jusqu'au sevrage, une portée tous les deux ans. Cependant, la mortalité juvénile est élevée et 80 % des lionceaux meurent généralement avant d'atteindre l'âge d'un an. La mort des lionceaux a pour conséquence de placer à nouveau les femelles en phase d'œstrus. Les femelles résident pour une longue durée sur le même territoire et ont pendant cette période plusieurs opportunités de reproduction.

Il en va tout autrement pour les mâles. Chassés de leur groupe natal à la puberté, ils se regroupent entre frères ou cousins pour chasser sur des zones de faible qualité trophique où aucun groupe de lionnes n'est établi. Durant cette période, plusieurs mâles meurent. Ceux qui survivent jusqu'à l'âge de quatre ans peuvent alors tenter de prendre le contrôle d'un groupe de femelles en affrontant seul le ou les mâles qui contrôlent un harem ou en formant des coalitions avec d'autres jeunes lions. Contrôler seul un harem permet de féconder un plus grand nombre de femelles mais rend le mâle particulièrement vulnérable aux attaques menées par des coalitions de congénères.

Par ailleurs, l'apparementement entre frères et cousins au sein des coalitions tend, du point de vue évolutif, à réduire la compétition entre mâles d'un même groupe pour l'accès aux femelles en œstrus. Des combats entre mâles au sein d'un même groupe seraient même néfastes à terme pour les mâles, et ce d'autant plus si les mâles ont des liens de parenté, car impliquant des risques de blessure, ils diminueraient la capacité des mâles d'un groupe à résister ensuite aux attaques d'autres coalitions. La durée du contrôle exercé par une coalition sur un harem reste cependant faible, de l'ordre de trente mois. Cela, et la forte mortalité juvénile des lionceaux, explique le comportement des mâles lors de la prise de contrôle d'un harem. Dans la plupart des cas, les nouveaux maîtres du harem tuent les lionceaux, particulièrement les mâles, et chassent les mâles juvéniles encore présents. Les lionnes du groupe ne s'opposent guère à ce comportement meurtrier, et les femelles gestantes avortent le plus souvent suite au changement de domination sur le groupe (dans le cas contraire, un jeune né rapidement après la prise de contrôle du harem serait de toutes manières tué par les mâles). Le bénéfice est évident pour les mâles : le retour rapide des femelles en œstrus leur octroie une chance de laisser des descendants pendant leur courte période d'activité reproductrice. Quant aux femelles, les mâles ne leur laissent pas le choix.

► **Polygynie basée sur la monopolisation des ressources ou des femelles : l'importance de l'hétérogénéité de l'environnement**

Un des cas les plus extrêmes correspond au régime polygynie des éléphants de mer, *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf 1974). Les femelles s'accouplent et se reproduisent à terre, sur des plages peu exposées aux prédateurs où elles se regroupent en nombre quelquefois important. Un seul grand mâle est capable de prendre le contrôle de cette ressource en défendant le site contre d'autres mâles en début de saison de reproduction, avant l'installation des femelles. La monopolisation d'un nombre important de femelles (jusqu'à une centaine) par un seul mâle est facilitée par plusieurs facteurs. Premièrement, les femelles ne se nourrissent pas sur le rivage mais en mer et n'ont besoin que de peu de place pour mettre bas et élever leur jeune. Deuxièmement, la saison de reproduction est courte, ce qui amène un grand nombre de femelles à rechercher au même moment un site propice pour se reproduire. La situation est bien différente chez les phoques qui nichent sur la banquise

où les sites propices à la reproduction semblent abondants et les femelles tendent à se distribuer de manière plus espacée. Les mâles ne contrôlent alors qu'un nombre limité de femelles, voire une seule (Le Boeuf 1978).

Remarque : Nous verrons dans le chapitre 12 que l'origine d'une distribution plus ou moins agrégée des femelles dans l'espace n'est probablement pas le seul sous-produit de la seule hétérogénéité de l'environnement en termes de disponibilité en sites favorables à la reproduction. Par exemple, chez les éléphants de mer, les femelles tendent à se regrouper au-delà du nécessaire relativement à la disponibilité réelle en plages favorables à la reproduction, des kilomètres de plage restant inoccupés.

Un régime polygynie s'apparentant aux harems est aussi observé chez certaines espèces d'oiseaux, tels que les tinamous et quelques espèces de faisans (Bennett et Owens 2002). Un mâle défend un groupe de femelles face aux autres mâles et entreprend de s'accoupler avec chacune d'entre elles. Après s'être accouplées, les femelles quittent le harem pour pondre et élever seules les jeunes. À l'inverse des mammifères, le harem constitue chez ces oiseaux une structure transitoire.

c) Leks

Les régimes de polygynie n'impliquent pas forcément de contrainte, directe ou indirecte, sur les femelles. Chez différentes espèces d'insectes (Shelly et Whittier 1997) et de vertébrés (Höglund et Alatalo 1995), il existe un régime d'appariement particulier baptisé **lek**. D'après la légende, deux chercheurs anglais et suédois observant un lek de chevalier combattant en Suède déclarèrent qu'ils étaient en train de jouer, ce qui se dit « lek » en Suédois.

Les leks sont des agrégations de territoires de parade des mâles. Classiquement, on considère qu'il y a un lek quand :

1. les mâles ne prodiguent aucun soin parental, leur contribution étant strictement limitée à l'insémination des femelles ;
2. les mâles se rassemblent en « arènes », au sein desquelles la quasi-totalité des accouplements ont lieu ;
3. les mâles défendent de minuscules territoires de parade dépourvus de ressources vitales pour les femelles, ou bien sont incapables de contrôler

l'accès des femelles aux ressources éventuellement présentes sur leur territoire ;

4. les femelles ont le libre choix de leur partenaire sexuel lorsqu'elles visitent les arènes ;
5. la plupart des copulations n'impliquent qu'une très faible proportion des mâles qui paraded sur le lek (Bradbury 1985, Shelly et Whittier 1997).

Il a été initialement suggéré que les leks ont évolué chez les espèces où les mâles ne sont capables de monopoliser ni les femelles ni les ressources qui leur sont nécessaires (Emlen et Oring 1977). Cette incapacité des mâles serait due au fait que soit les femelles exploitent des ressources trop largement dispersées, soit la densité de population est si élevée que la monopolisation des ressources ou des femelles s'avère être impossible.

► Deux grands types de leks

Les leks ont été particulièrement bien étudiés chez les oiseaux où, bien qu'il s'agisse pour ce groupe d'un régime d'appariement très peu fréquent (moins de 1 % des espèces d'oiseaux, Hoglund et Alatalo 1995, Jiguet *et al.* 2000), ils ont évolué indépendamment à plusieurs reprises (Ligon 1999). Deux grands types de leks peuvent être distingués, les **leks classiques** ou concentrés (*classical leks*) et les **leks éclatés** (*exploded leks*). Les premiers correspondent aux regroupements de mâles sur des surfaces réduites, impliquant une forte densité et une faible distance intermâles. De tels assemblages ne passent pas inaperçus, d'autant que les mêmes sites sont généralement réutilisés d'année en année. Ces leks sont par exemple observés chez certains tétraonidés, limicoles et paradisiers. À l'inverse, les leks éclatés ne sont pas facilement discernables à l'œil nu. Ils correspondent à un certain degré de rapprochement des territoires de parade des mâles, mais à une échelle spatiale plus vaste. Les individus, qui restent séparés par de larges distances, n'interagissent le plus souvent qu'au travers de leurs vocalisations. À la différence des leks concentrés, les femelles peuvent exploiter des ressources sur le territoire du mâle et même y établir leur nid. Cependant la contiguïté des territoires des mâles donne la possibilité aux femelles d'en explorer plusieurs dans un laps de temps court. Chez les oiseaux, ce type de lek est par exemple traditionnel des outardes canepetières (*Tetrax tetrax*) (Jiguet *et al.* 2000). Le passage évolutif d'un type de lek à l'autre n'est pas encore certain, mais il semble vraisemblable que les leks distribués aient en général plutôt précédé que suivi les leks concentrés (Théry 1992).

► Comment apparaissent les leks ?

Comprendre l'évolution des leks nécessite d'en évaluer les avantages et les inconvénients pour chaque sexe séparément. *A priori*, le régime semble désavantageux pour les mâles puisqu'il implique une forte compétition pour l'accès aux partenaires sexuels. De fait, le succès des mâles présents sur un lek présente le plus souvent une très forte variance, une proportion non négligeable d'entre eux n'ayant pas une seule opportunité de copuler au cours d'une saison (Beehler 1983, Wiley 1991). On dit que le succès des mâles est fortement biaisé en faveur de certains mâles qui accèdent à la majorité des accouplements.

Certains avantages en termes d'aptitude doivent donc compenser au moins partiellement cet inconvénient majeur, ou alors le comportement agrégé des mâles est le fruit d'une contrainte exercée par les femelles. Les mâles des espèces formant des leks exécutent des parades souvent vigoureuses et sont généralement très ornements. Ces deux caractères peuvent concourir à les rendre plus vulnérables face aux prédateurs. La sécurité offerte par le regroupement des individus (voir le chapitre 12), pourrait donc expliquer l'évolution des leks classiques. De fait, les cas de prédation observés sur les leks restent exceptionnels (Ligon 1999). Il reste cependant difficile de vérifier le rôle causal joué par la protection vis-à-vis des prédateurs dans l'évolution des leks. Un autre avantage pour les mâles à se regrouper pour parader peut provenir de l'attrait qu'exerce le regroupement des mâles sur les femelles. Il a été vérifié chez différentes espèces que les plus grands leks sont ceux qui attirent le plus grand nombre de femelles et qu'en conséquence le nombre moyen de copulations obtenues par les mâles y est supérieur (Höglund et Alatalo 1995). Cette interprétation n'est que partiellement satisfaisante car elle laisse en suspens la question de l'origine même de la préférence des femelles pour les regroupements de mâles. Deux hypothèses majeures ont été avancées pour en rendre compte. Les femelles pourraient tirer avantage des leks en copiant le choix de leurs congénères (voir le chapitre 9). Ce comportement pourrait permettre de diminuer le temps passé à choisir un partenaire et profiter particulièrement aux jeunes femelles inexpérimentées. Cependant, les arguments en faveur de l'existence d'un phénomène d'imitation chez les femelles des espèces formant des leks restent contradictoires (Ligon 1999). En revanche, il est généralement accepté que les femelles bénéficient au sein des leks de la possibilité de comparer rapidement plusieurs mâles entre eux. Cet avantage

serait déterminant pour des espèces où une seule copulation suffit à féconder l'entière ponte, ainsi qu'il semble en aller chez les espèces de tétraonidés formant des leks, ou chez des espèces ne pondant qu'un seul œuf comme les paradisiers.

► Les modèles de formation des leks

Plusieurs modèles ont été développés pour rendre compte de l'évolution des leks.

- *Les femelles préfèrent les mâles paradant en groupe*

Le **modèle de la préférence des femelles** (Bradbury 1981) considère que les stratégies d'appariement des femelles (le fait d'être plus attirées par un groupe de mâles que par un mâle isolé) contraignent les mâles à s'agréger. Par leur préférence, les femelles contraindraient donc les mâles à s'agréger car les mâles solitaires n'auraient aucune chance de se reproduire. Ce modèle est plausible, mais pour expliquer pourquoi les leks sont généralement localisés dans des endroits précis et pourquoi cette localisation reste le plus souvent stable au cours du temps, il est nécessaire d'invoquer l'existence de traditions ou de lieux plus propices à la parade.

- *Il existerait des « points chauds »...*

Le **modèle du point chaud** (*hotspot model*; Bradbury et Gibson 1983) tente de répondre à cette question en proposant que les leks se forment à l'initiative des mâles en des lieux particulièrement fréquentés par les femelles. Ces lieux d'exception seraient, par exemple, à la croisée des domaines vitaux chevauchants de plusieurs femelles. Cette proposition a aussi ses limites. En pratique, il est difficile de séparer la cause de l'effet. Le lieu est-il d'exception pour les mâles parce que les femelles le fréquentent ordinairement, ou bien la présence accentuée des femelles en ce lieu est-elle la simple conséquence du regroupement des mâles? Le point critique reste la forte stabilité spatio-temporelle des leks. L'environnement étant généralement peu stable, les femelles tendent à modifier les limites de leurs domaines vitaux de façon plus ou moins continue, un phénomène apparemment peu compatible avec la stabilité observée des leks. De nouveau on peut invoquer l'existence de traditions : en revenant dans des lieux traditionnellement utilisés pour la parade, les mâles et les femelles augmenteraient leurs chances de trouver des partenaires potentiels.

- *... ou des « beaux mecs »*

Beehler et Foster (1988) ont proposé à leur tour un

troisième **modèle dit du « beau mec »** (*hotshot model*). Selon ces auteurs, la forte asymétrie observée dans le succès d'accouplement des mâles reflète des différences profondes dans l'attrait exercé par certains mâles sur les femelles. Les mâles les plus attirants seraient en faible proportion. On les appelle les « beaux mecs ». Les mâles les moins attirants (appelés mâles secondaires) auraient intérêt à demeurer aux côtés des mâles les plus attirants afin d'intercepter éventuellement certaines femelles lorsqu'elles visitent le lek. Dans ce modèle, c'est la préférence des femelles pour certains mâles qui contraint les mâles à s'agréger. Un argument majeur en faveur du modèle du beau mec provient de la mise en évidence d'une « détérioration » du lek suite à l'éviction expérimentale des mâles dominants (Robel et Ballard 1974). Plus récemment, une version alternative du modèle du beau mec a été proposée par Kokko et Lindström (1996) qui propose l'implication de la sélection de parentèle dans l'évolution des leks. Les mâles peu attirants obtiendraient un bénéfice indirect en se regroupant auprès d'individus apparentés plus attirants dont ils contribueraient à augmenter le succès reproducteur. Certains travaux récents ont en effet montré une certaine structuration d'apparement au sein des leks chez plusieurs espèces d'oiseaux (Höglund *et al.* 1999, Petrie *et al.* 1999, Shorey *et al.* 2000). Néanmoins, l'existence d'une telle structuration ne constitue pas un argument irréfutable pour l'implication de la sélection de parentèle dans l'évolution des leks et d'autres explications alternatives peuvent rendre compte de ce phénomène (Sæther 2002). Par exemple, la concentration de mâles apparentés au sein d'un même lek pourrait simplement refléter une distribution hétérogène de la préférence des femelles à travers les différents leks d'une même espèce (Sæther 2002). L'implication de la sélection de parentèle dans l'évolution des leks mérite certainement une plus grande attention à l'avenir afin, d'une part, de savoir s'il s'agit d'un phénomène général ou limité à quelques espèces, et, d'autre part, de juger de la nature des bénéfices, directs ou indirects, qu'obtiennent les mâles en se regroupant.

- *... ou encore des trous noirs*

Chez plusieurs mammifères ongulés vivant dans des troupes dont la composition est peu stable, il arrive fréquemment que les femelles en œstrus quittent leur groupe habituel pour rejoindre des mâles qui défendent des territoires d'accouplement proches les uns des autres. Il a été suggéré que ces mouvements résultent d'un trop fort taux de harcèlement de la part

du mâle qui contrôle le harem, ou suite à l'intrusion de jeunes mâles (Clutton-Brock *et al.* 1992). Stillman *et al.* (1993) ont montré que lorsque les femelles tendent à rejoindre le territoire d'un mâle voisin, il devient particulièrement avantageux pour les mâles d'agréger leurs territoires plutôt que de les espacer. Ce processus pourrait avoir une importance dans l'origine des leks des ongulés qui fonctionneraient comme des « trous noirs » (*black holes*) au sein desquels les femelles en œstrus seraient captées jusqu'à ce qu'elles s'accouplent et que leur phase d'œstrus se termine.

- *Des modèles qui ne sont pas incompatibles*

Chacun des différents modèles proposés pour expliquer l'évolution des leks dispose d'un certain soutien empirique (Ligon 1999, Jiguet *et al.* 2000, Jones et Quinnell 2002) et théorique, mais aucun d'entre eux ne peut être considéré comme un système explicatif universel. Leur pertinence varie en fait selon les espèces considérées. Jusqu'à présent, une attention particulière a été accordée aux oiseaux et aux ongulés, alors que la formation des leks chez les insectes a été moins étudiée (voir cependant Jones et Quinnell 2002). Si aucune étude pour l'heure n'a été à même de tester simultanément les prédictions issues des différents modèles, il est vraisemblable que pour un bon nombre d'espèces, plusieurs facteurs jouent de concert dans l'établissement et le maintien des leks. Enfin, l'évolution des leks étant avant tout un problème de répartition dans l'espace, l'importance de la mobilité des mâles et des femelles dans les différents scénarios d'évolution des leks mérite d'être mieux considérée à l'avenir (Jones et Quinnell 2002).

10.2.3 Polyandrie

Le terme de **polyandrie** est utilisé dans un sens général pour désigner l'association d'une femelle avec plusieurs mâles au cours d'une saison de reproduction. Dans la plupart des cas, les mâles assurent alors les soins parentaux. La polyandrie est un régime d'appariement peu fréquent dans le règne animal. Il concerne un nombre limité d'espèces d'oiseaux et quelques espèces de primates.

a) Deux types de polyandrie

On peut distinguer deux variantes dans la polyandrie (Ligon 1999). Dans le cas de la **polyandrie classique**, il y a inversion des rôles entre les sexes. Au cours

d'un cycle reproducteur, une femelle s'accouple de manière séquentielle ou simultanée avec deux mâles ou plus, alors qu'un mâle ne forme de lien qu'avec une seule femelle. Chaque mâle possède son propre nid où il incube les œufs et prend soin de la couvée, la femelle intervenant peu ou pas dans les soins parentaux. Ce régime particulier est observé chez certains insectes (Smith 1980, Choe et Crespi 1997) et quelques oiseaux (Ligon 1999, Bennett et Owens 2002). Dans le cas de la **polyandrie coopérative**, deux mâles ou plus sont associés à une seule et même femelle lors d'une tentative de reproduction ou durant toute une saison de reproduction. Ce régime s'observe chez certains oiseaux (Ligon 1999, Bennett et Owens 2002) et un petit nombre de primates (Dixson 1998).

b) Des femelles qui jouent le rôle des mâles

La polyandrie classique est sans nul doute le régime d'appariement le plus déroutant observé dans le règne animal (Clutton-Brock 1991, Ligon 1999). Une de ses caractéristiques essentielles est que les femelles s'affrontent pour l'accès aux mâles. La forte compétition entre femelles est sans doute à l'origine de l'inversion du dimorphisme sexuel : les femelles des espèces polyandres sont généralement plus grandes et plus vivement colorées que les mâles (Jehl et Murray 1986). La polyandrie classique a été décrite chez onze espèces d'oiseaux, mais est particulièrement bien représentée dans l'ordre des charadriiformes en particuliers chez de petits échassiers. Malgré plusieurs études comparatives (Erckmann 1983, Szekely et Reynolds 1995, Ligon 1999, Bennett et Owens 2002 ; voir aussi la section 10.3), il s'est avéré très difficile d'identifier quels facteurs historiques ou écologiques ont pu favoriser l'évolution et le maintien de la polyandrie classique qui continue d'intriguer les biologistes.

Un excellent exemple de **polyandrie classique simultanée** est celui du jacana, *Jacana spinosa* (Jenni et Collier 1972). Les jacanas sont des oiseaux tropicaux qui nichent dans les marais d'Amérique centrale. Sous ces latitudes, la saison de reproduction est particulièrement longue et peut durer toute l'année si le marais ne connaît pas d'assèchement. Le régime d'appariement du jacana correspond au principe des territoires en sous-location avec inversion des rôles. Les mâles défendent des territoires face aux autres mâles. Ils y construisent un nid flottant et assurent seuls l'incubation et les soins aux jeunes. Les femelles courtisent les mâles et s'affrontent pour le contrôle

de zones plus larges recouvrant les territoires de plusieurs mâles qui incubent chacun une ponte différente. Le dimorphisme sexuel est à l'avantage des femelles : elles sont plus grandes et possèdent sur leurs ailes des ergots plus développés que ceux des mâles (Davison 1985). Chez d'autres espèces d'oiseaux comme le pluvier guignard, *Charadrius morinellus* et le phalarope à cou rouge, *Phalaropus lobatus*, on observe une **polyandrie classique séquentielle** (Erckmann 1983). Une même femelle s'associe de manière successive à différents mâles, alors que les mâles ne se reproduisent généralement qu'avec une seule femelle. Pendant cette association, la femelle interdit aux autres femelles l'accès à son partenaire reproducteur. Ce type de polyandrie est cependant moins strict que la polyandrie simultanée. Si l'incubation et les soins parentaux sont majoritairement assurés par les mâles, les femelles, selon les espèces, peuvent aussi y participer. Par ailleurs, le régime polyandre n'est pas uniformément réparti chez une même espèce, mais varie en fréquence selon les populations.

c) Des mâles qui coopèrent pour élever les petits d'une seule femelle

La **polyandrie coopérative** se distingue radicalement de la polyandrie classique par le caractère stable de l'association entre une femelle et au moins deux mâles, et par le partage des soins parentaux entre tous les protagonistes de l'association mâles-femelle. Chez les oiseaux, ce régime d'appariement est rare, et a évolué indépendamment de la polyandrie classique (Ligon 1999). Il existe peu de données fiables sur le partage de la paternité entre les différents mâles d'une association polyandre chez les oiseaux. Généralement, tous les mâles entretiennent des relations sexuelles avec la femelle, même s'il existe une hiérarchie sociale entre mâles. Quel facteur peut donc pousser un mâle dominant à accepter de partager une femelle avec d'autres mâles ? Il semble que cette énigme évolutive trouve sa solution dans les conditions écologiques auxquelles les espèces polyandres coopératives font face (Ligon 1999). Dans la plupart des cas connus, une alliance entre mâles semble plus efficace qu'un mâle isolé pour défendre une ressource importante. Lorsque la ressource a une très forte valeur, les bénéfices d'une alliance entre mâles sont censés être supérieurs aux coûts qu'implique le partage de la paternité.

Le cas de polyandrie coopérative le mieux étudié chez les oiseaux concerne la buse des Galápagos, *Buteo galapagoensis* (Faaborg *et al.* 1995, DeLay *et*

al. 1996). Chez cette espèce, le nombre moyen de mâles (non apparentés) associés à une seule femelle varie entre deux et trois, mais peut aller jusqu'à huit ! Les groupes sont territoriaux et il semble que les plus grands groupes soient mieux capables de défendre, voire d'étendre, leur territoire. Aucune interaction agressive n'a été observée entre les mâles pour copuler avec la femelle et il a été démontré avec des marqueurs moléculaires que la paternité est effectivement partagée entre les mâles du groupe. Typiquement, la productivité des groupes est faible avec en moyenne seulement un ou deux jeunes à l'envol par an. Le nombre de jeunes à élever est donc toujours inférieur au nombre de mâles adultes dans le groupe, ce qui signifie que le plus souvent les mâles élèvent et prennent soin de jeunes qu'ils n'ont pas engendrés. La longévité des adultes semble permettre, à travers la réciprocité de la coopération sur le long terme, de stabiliser l'association.

Chez les primates, la polyandrie a été observée chez certaines espèces de ouistitis et de tamarins (Dixson 1998), avec cependant un caractère facultatif. Terborgh et Goldizen (1985) ont proposé que la polyandrie soit adaptative chez le tamarin *Saguinus fuscicollis* du fait des contraintes inhérentes à l'élevage de deux jumeaux qui, au moment du sevrage, représentent 50 % du poids de la femelle. L'addition d'un second mâle à un couple reproducteur permettrait donc de diminuer le coût des soins parentaux supporté par chaque individu. Les coûts et les bénéfices de l'association polyandre pour les mâles ne sont pas connus précisément. L'existence de paternités multiples au sein des associations polyandres de ouistitis et de tamarins n'est pas démontrée (ni infirmée), et les structures de parenté entre individus ne sont pas connues. Il semble cependant que la promiscuité sexuelle des femelles tend à se prolonger après la conception, ce qui favoriserait le maintien des liens entre la femelle et les mâles et ne permettrait pas aux mâles de s'assurer de leur éventuelle paternité. L'étendue de la polyandrie chez les ouistitis et les tamarins reste encore à préciser.

10.2.4 Monogamie

La monogamie a toujours fait l'objet d'une attention toute particulière. Deux raisons peuvent expliquer cet intérêt (Wickler et Seibt 1983). Tout d'abord, le débat sur la monogamie comme structure familiale idéale, voire « naturelle », pour l'être humain, même s'il reste largement ouvert (Flandrin 1981, Deliege

1996, Cartwright 2000), confère aux espèces monogames une certaine valeur en tant que « modèles biologiques » pour l'étude des relations affectives et des liens sociaux au sein des couples (Carter *et al.* 1999). Ensuite, l'asymétrie des coûts et bénéfices de la promiscuité sexuelle pour les mâles et les femelles (voir le chapitre 9), fait de la monogamie un régime d'appariement paradoxal qui semble *a priori* devoir être contre-sélectionné chez les mâles (cet argument s'appliquant cependant aussi à la polyandrie).

Du point de vue de l'organisation sociale, la monogamie désigne un régime d'appariement au sein duquel un mâle et une femelle forment un lien pouvant durer pendant une partie ou toute la durée d'une saison de reproduction, voire se prolonger sur plusieurs saisons de reproduction consécutives, voir même sur l'ensemble de la vie. Dans la plupart des cas, les deux sexes prodiguent des soins parentaux.

Du point de vue génétique, la monogamie implique une relation sexuelle exclusive entre les deux partenaires, ou pour le moins que la progéniture élevée par le couple est bien le fruit des accouplements entre les deux partenaires exclusivement.

Cependant, en pratique, ces deux facettes de la monogamie ne sont que rarement présentes simultanément. De ce fait, on distingue aujourd'hui la **monogamie sociale** de la **monogamie génétique** (Wickler et Seibt 1983, Gowaty 1996). Jusque vers la fin des années 1980, faute de pouvoir le vérifier, il avait été considéré implicitement que si les deux partenaires des couples formaient une association sociale pour élever les jeunes, cela impliquait automatiquement une monogamie génétique, c'est-à-dire que tous les jeunes étaient les enfants génétiques des deux membres du couple. Avec l'avènement des techniques d'empreinte génétique à la fin des années 1980, on s'est rendu compte que les deux aspects des régimes d'appariement n'étaient pas forcément liés. Dans le cas de la monogamie, il est maintenant clair que le plus souvent il y a un découplage complet entre le régime social et le système génétique, à tel point que la monogamie génétique (encore appelée monogamie stricte) est aujourd'hui considérée comme une exception.

La monogamie sociale est peu fréquente et inégalement répartie dans le règne animal. Elle concerne un nombre limité d'espèces, distribuées cependant dans un assez large éventail de groupes zoologiques. Chez les invertébrés, elle se rencontre par exemple chez certains mollusques opisthobranches (Rudman 1981), divers coléoptères (Klemperer 1983, Trumbo 1992), et quelques crustacés (Wickler et Seibt 1983, Mathews 2002). Chez les vertébrés elle est présente

chez les poissons (Fricke 1975, Barlow 2000), les amphibiens (Gillette *et al.* 2000), les reptiles (Bull 2000) et les mammifères (Kleinman 1977, Dixon 1998, Runcie 2000), mais ne domine réellement que chez les oiseaux (Ligon 1999, Bennett et Owens 2002). Cependant, l'association entre un mâle et une femelle revêt des aspects bien différents selon les espèces. Chez les invertébrés notamment, l'association est souvent de durée brève et limitée à un épisode de reproduction. La monogamie à long terme, qui implique l'association réitérée des mêmes partenaires lors d'épisodes de reproduction consécutifs, est plus rare et ne s'observe communément que chez les oiseaux, chez certains rongeurs et quelques primates (voir cependant Bull 2000 pour un exemple chez une espèce de lézard).

a) La monogamie intra-saison de reproduction

Le fait que la monogamie ne soit pas un régime d'appariement ubiquiste suggère qu'elle dépend de conditions environnementales particulières. Différentes hypothèses ont été avancées pour expliquer l'apparition et le maintien de la monogamie dans différents groupes zoologiques, les oiseaux restant cependant le groupe sur lequel s'est concentrée la majorité des études.

► Contraintes écologiques sur les mâles

Selon une première hypothèse, la monogamie constituerait en quelque sorte un régime d'appariement « par défaut » pour les mâles (Emlen et Oring 1977, Davies 1991). Cette hypothèse s'applique lorsque la capacité d'un mâle à se reproduire avec plus d'une femelle simultanément dépend directement des ressources qu'il contrôle. Lorsque les ressources sont uniformément réparties dans l'espace, il serait impossible pour les mâles d'en contrôler une quantité assez importante pour assurer la reproduction de plus d'une femelle. En quelque sorte, la monogamie serait le seul régime possible tant que le seuil de polygynie (voir le paragraphe 10.2.2 (a) « Y a-t-il des coûts à la polygynie? ») n'est pas atteint. Pour certaines espèces, cet argument semble valide. Chez le coléoptère nécrophage *Nicrophorus defodiens*, le régime d'appariement varie à l'intérieur d'une même population, certains mâles étant monogames et d'autres polygynes. La reproduction chez cette espèce dépend d'une ressource critique, la carcasse d'un petit vertébré. Les carcasses de petite taille suffisent difficilement à assurer le développement d'une seule portée si celle-ci est de taille maximale (Trumbo 1992); elles sont généralement exploitées par un seul couple. Sur

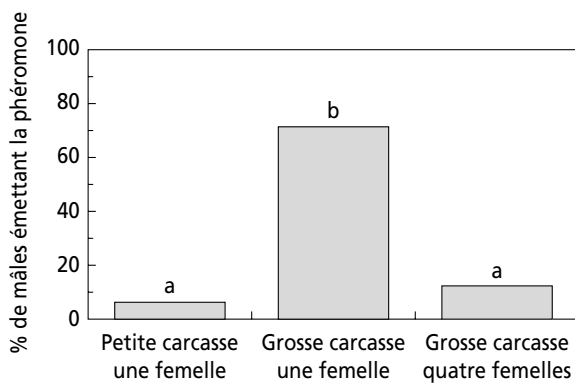


Figure 10.3 Pourcentage de mâles du coléoptère *Nicrophorus defodiens* ayant été observé émettre la phéromone d'attraction sexuelle selon le traitement expérimental.

Les lettres au-dessus des histogrammes indiquent les différences statistiques entre traitements (les barres ayant les mêmes lettres ne sont pas statistiquement différentes). Sur les petites carcasses, les mâles n'émettent pas de phéromone sexuelle, alors que sur les grosses carcasses peu occupées (avec une seule femelle présente), ils cherchent à attirer d'autres femelles. Cependant, si ces grosses carcasses sont déjà fortement occupées (quatre femelles présentes), alors les mâles ne cherchent pas non plus à attirer d'autres femelles. D'après Trumbo et Eggert (1994).

les plus grandes carcasses, le régime d'appariement est plus variable. Trumbo et Eggert (1994) ont montré que le régime d'appariement est en grande partie sous le contrôle des mâles. Ceux-ci ont la faculté d'attirer les femelles vers la carcasse dont ils ont pris le contrôle en émettant une phéromone sexuelle. Seulement 6% des mâles placés sur une carcasse de petite taille (10-15 grammes) avec une seule femelle et 13% des mâles placés sur une grande carcasse (45-60 grammes) avec quatre femelles ont émis la phéromone. À l'inverse, plus de 60% des mâles placés sur une grande carcasse avec une seule femelle ont tenté d'attirer des femelles supplémentaires (Figure 10.3). Cette expérience démontre que les mâles estiment à la fois la valeur de la ressource et le nombre de femelles avant d'émettre leur phéromone. L'établissement d'un régime monogame ou polygyne chez *N. defodiens* semble donc dépendre directement des intérêts reproducteurs immédiats des mâles (Trumbo et Eggert 1994).

Néanmoins, il semble bien que chez plusieurs espèces la monogamie soit indépendante du seuil de polygynie. Par exemple, Veiga (1992) a testé expérimentalement si les mâles de moineau domestique, *Passer domesticus*, étaient forcés à la monogamie à cause de leur incapacité à défendre avec succès plus

d'un site de nidification. L'expérience consistait à placer des niohirs à proximité immédiate de niohirs utilisés les années précédentes et à observer les conséquences de cette manipulation sur les régimes d'appariement. Bien que les mâles aient défendu plus de niohirs lorsque ceux-ci étaient placés près les uns des autres, la défense de plusieurs niohirs n'entraîna aucune conséquence sur le succès d'appariement des mâles. Ce résultat suggère donc que la monogamie des moineaux mâles n'est pas principalement liée à la défense des ressources.

► Importance des soins paternels

Une seconde hypothèse considère que la monogamie traduit le caractère indispensable des soins paternels à la réussite de la reproduction. Cela expliquerait en partie la prédominance de la monogamie chez les oiseaux (Lack 1968, Orians 1969) et certaines espèces de primates. Chez les oiseaux, l'association entre homéothermie, oviparité et nécessité d'avoir une croissance très rapide pour raccourcir la période exposée à la prédation rendrait indispensable une collaboration étroite entre les deux sexes pour mener à bien la reproduction (Oring 1982). Néanmoins, si cette contrainte a pu être cruciale dans l'histoire évolutive des oiseaux (Ligon 1999), force est de constater qu'aujourd'hui l'homéothermie, l'oviparité et la prédation n'empêchent pas l'existence de la polygynie ou la polyandrie chez certaines espèces. Chez les primates, la monogamie concerne pour une large part des espèces de petite taille chez lesquelles le poids de la portée est élevé en regard du poids de la mère (Dunbar 1988) ce qui milite en faveur d'une nécessité des soins paternels.

Le caractère essentiel des soins parentaux chez les oiseaux monogames a été évalué dans différentes études expérimentales. Le protocole consistait le plus souvent à retirer le mâle à divers stades de la reproduction et observer les conséquences de son absence sur le succès de la nichée. Une analyse de l'ensemble des études (Bart et Tornes 1989) a conclu que, globalement, la présence des mâles est bien indispensable au plein succès de la reproduction. L'importance de la présence du mâle varie cependant selon le stade de la reproduction et selon les espèces. Chez certains passereaux des régions tempérées, il semble même que la présence des mâles pendant la période de nourrissage ne soit pas indispensable (Bart et Tornes 1989). Quoi qu'il en soit, si l'importance des soins paternels est globalement évidente chez les oiseaux, elle ne peut être considérée comme une explication universelle

pour l'évolution de la monogamie sociale (Van Schaik et Dunbar 1990, Dunbar 1995) car elle n'implique pas forcément l'existence de soins paternels. Une étude menée par Komers (1996) sur une antilope monogame, le dik-dik, *Madoqua kirki*, a par exemple montré que bien que les mâles ne s'engagent pas dans les soins parentaux, ils ne tentent pas pour autant de devenir polygynes même si l'occasion leur en est donnée.

► Monogamie et territorialité

La monogamie sociale peut même exister sans aucune forme de soins parentaux comme c'est par exemple le cas chez les chaetodontidés, une famille de poissons marins qui forment des liens stables à long terme et où ni le mâle ni la femelle n'apportent de soins à la progéniture (Wickler et Seibt 1983). Il semble que le bénéfice de la monogamie soit alors à rechercher dans une meilleure défense du territoire. Plusieurs espèces socialement monogames sont en effet territoriales, et il est donc possible que dans certains cas, la monogamie corresponde à une stratégie de coopération permettant d'assurer la défense d'un territoire commun (voir Mathews 2002 pour un exemple récent chez un crustacé monogame).

► Synchronisation des reproductions

Le potentiel de polygynie des mâles peut aussi être limité par la synchronisation temporelle de la disponibilité en femelles réceptives dans l'environnement. La synchronisation de la reproduction peut résulter de l'instabilité de l'environnement, particulièrement chez certaines espèces opportunistes, qui dépendent de la brusque apparition de conditions environnementales favorables pour pouvoir se reproduire. Si l'hypothèse de synchronisation ne semble pas à même de rendre compte de l'origine de la monogamie en général, elle peut cependant contribuer à son maintien dans certaines populations naturelles.

► Vulnérabilité des femelles à la prédation et aux infanticides

Il a été suggéré que le risque de prédation et/ou que le risque d'infanticide pourraient être à l'origine de l'évolution et du maintien de la monogamie (Clutton-Brock 1989, Van Schaik et Dunbar 1990). Chez certaines antilopes, les mâles ne prodiguent pas de soins parentaux, mais semblent être particulièrement vigilants et mieux capables que les femelles de détecter les prédateurs (Dunbar et Dunbar 1980). L'importance du risque de prédation pour d'autres

espèces monogames, notamment les primates, semble cependant beaucoup moins évidente (Van Schaik et Dunbar 1990).

Chez les espèces de primates dont le style de vie ne favorise pas une association entre femelles, Van Schaik et Dunbar (1990) ont suggéré que la monogamie avait évolué en conséquence du risque d'infanticide. Comme nous l'avons vu chez les lions par exemple [paragraphe 10.2.2 (b)], chez certains primates, la lactation induit une période d'aménorrhée pendant laquelle les femelles ne sont plus sexuellement réceptives. Dans de telles circonstances, l'établissement d'un lien durable avec un unique partenaire reproducteur serait favorisé car cela assure la protection des femelles et de leur progéniture contre les assauts des autres mâles [voir paragraphe 10.2.2 (b)]. Cette hypothèse est cependant loin d'être généralisable à l'ensemble des primates monogames. Si des cas d'infanticide ont effectivement été observés chez différentes espèces de primates, notamment lors des changements de mâle dominant chez les espèces polygynes, ils restent peu documentés et leur importance pour l'évolution des régimes d'appariement des primates semble discutable (Dixson 1998).

► Rôle actif des femelles dans le maintien de la monogamie

Les hypothèses précédentes tendent à considérer l'équilibre entre monogamie et polygynie essentiellement du point de vue des mâles. C'est oublier l'importance du comportement des femelles dans le maintien de la monogamie. Il a ainsi été suggéré que la monogamie puisse, chez certaines espèces, être imposée aux mâles à travers la synchronisation des périodes fertiles des femelles (Knowlton 1979), mais cette hypothèse n'a pas reçu pour l'heure de véritable soutien empirique. La tendance des mâles à s'engager dans la polygynie peut aussi être contrée par le comportement des femelles, notamment à travers leur agressivité vis-à-vis de leurs rivales. Chez différentes espèces d'oiseaux monogames, les femelles déjà appariées peuvent se montrer extrêmement agressives envers les autres femelles cherchant à pénétrer sur le territoire du couple (Arcese 1989, Dale *et al.* 1992, voir Cézilly *et al.* 2000b pour une synthèse). L'agressivité entre femelles peut avoir différentes fonctions qu'il est difficile de séparer. Notamment, elle peut servir à se protéger du risque de parasitisme de ponte intra-spécifique. En effet, chez plusieurs espèces d'oiseaux, certaines femelles peuvent chercher à déposer tout ou partie de leur ponte dans le nid d'une autre femelle,

notamment lorsque leur nid a été détruit ou victime d'un prédateur avant que tous les œufs n'aient été pondus (Yom-Tov 2001, voir le chapitre 15 au sujet du parasitisme de ponte). Quelle que soit l'origine évolutive de l'agressivité entre femelles, elle semble contribuer à limiter les opportunités de polygynie chez plusieurs espèces d'oiseaux. L'agressivité des femelles peut aussi jouer un rôle déterminant dans l'établissement d'un régime monogame dans d'autres groupes zoologiques, notamment chez certains primates (French et Inglette 1989, Dunbar 1995, Dixson 1998).

► **Des hypothèses qui ne s'excluent pas forcément**

Comme nous venons de le voir, aucune des hypothèses actuellement avancées ne peut à elle seule expliquer l'ensemble des cas de monogamie à travers le monde animal. D'autre part, nombre de ces hypothèses ne s'excluent pas l'une l'autre et il est probable que dans de nombreux cas, la monogamie soit apparue sous l'action conjuguée de plusieurs de ces processus simultanément.

b) Pérennité des liens du couple entre saisons de reproduction

La monogamie sociale prend toute sa dimension avec les espèces longévives et itéropares chez lesquelles la carrière reproductive des individus est répartie sur plusieurs épisodes ou saisons de reproduction. Se pose alors le problème du choix du partenaire à chaque tentative de reproduction. Les études menées au sein de populations où les individus peuvent être identifiés (grâce à un marquage ou à des caractéristiques phénotypiques particulières), comme chez les oiseaux (Black 1996), mais aussi chez les primates (Dixson 1998) ou même les lézards (Bull 2000) et les poissons (Vincent et Sadler 1995, Matsumoto et Yanagisawa 2001), ont permis d'établir qu'il existe chez certaines espèces une véritable fidélité sociale au partenaire. Cependant, cette fidélité sociale varie fortement d'une espèce à l'autre et même entre populations d'une même espèce, ou encore entre individus au sein d'une même population, ce qui implique de rechercher les causes de cette variation. Une fois encore dans le domaine de la monogamie, l'essentiel des études conduites sur la fidélité sociale concerne les oiseaux.

Différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer le maintien ou la dissolution des liens entre partenaires chez les oiseaux monogames.

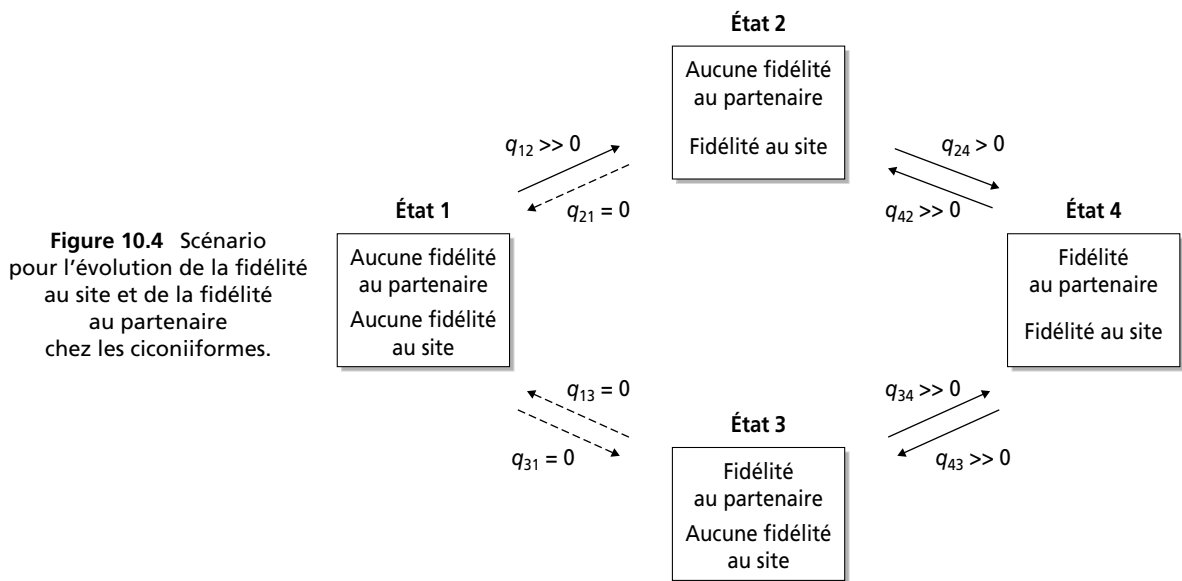
► **Fidélité au site ou fidélité au partenaire ?**

Une première idée simple consiste à rapprocher la fidélité au partenaire de la fidélité au site de reproduction, et à considérer la première comme un simple sous-produit de la seconde. Selon cette hypothèse, les mâles et les femelles, en revenant de saison en saison au même site de nidification, retrouveraient le même partenaire sans qu'il n'existe véritablement d'avantage adaptatif à la pérennité des liens. La fidélité au site de reproduction serait conditionnée par la réussite de la reproduction dans ce lieu.

À l'inverse, on peut considérer que la fidélité au site a en fait évolué pour faciliter les retrouvailles des partenaires à chaque épisode de reproduction lorsque ceux-ci ne restent pas associés en dehors de la période de reproduction. Cézilly *et al.* (2000a) ont évalué la vraisemblance de ces propositions à partir d'une analyse comparative de la relation entre fidélité au site et fidélité aux partenaires chez les espèces aviaires appartenant à l'ordre des ciconiiformes (regroupant les oiseaux marins et les échassiers). Les résultats de l'analyse ont montré que, chez ces espèces, fidélité au partenaire et fidélité au site sont significativement corrélées entre elles, indépendamment des relations phylogénétiques. La reconstitution du scénario d'évolution conjointe entre les deux variables (voir le chapitre 3) est présentée figure 10.4. L'état ancestral le plus probable correspond à l'absence de fidélité au site et au partenaire. La fidélité au site serait apparue avant la fidélité au partenaire, ce qui semble compatible avec les connaissances disponibles sur les espèces fossiles et leur environnement (Cézilly *et al.* 2000a). En revanche, il semble que plus récemment, fidélité au site et fidélité au partenaire aient évolué indépendamment. Probablement, les avantages associés au maintien des liens du couple (à travers l'expérience conjointe des partenaires, voir Black 1996), ont favorisé au cours de l'évolution l'apparition d'autres mécanismes permettant aux partenaires de se reconnaître et de maintenir leurs liens d'un épisode de reproduction à l'autre.

► **Un problème de compatibilité**

Historiquement, la première interprétation véritablement adaptationniste du divorce chez les oiseaux a été formulée par l'Anglais John C. Coulson (1966). Elle considère que la pérennité des liens entre partenaires est liée à leur degré de compatibilité, indépendamment de la qualité intrinsèque des individus. À l'appui de cette hypothèse, Coulson (1966) notait



L'état ancestral correspond à l'absence de fidélité au site et au partenaire. C'est la boîte de gauche. Les flèches indiquent les transitions entre les différents états possibles des deux variables (ici fidélité au partenaire sexuel et fidélité au site de reproduction). Les flèches en pointillé ne sont pas significativement différentes de zéro, indiquant que la transition correspondante n'a pas eu lieu significativement le long de l'arbre phylogénétique. Les flèches > 0 indiquent les transitions qui sont significativement représentées le long de l'arbre phylogénétique. Les flèches $\gg 0$ indiquent les transitions qui sont très significativement représentées le long de la phylogénie. On voit donc que le chemin évolutif qui a été le plus suivi au cours de l'évolution des espèces impliquées dans l'analyse entre l'état ancestral sans aucune fidélité vers l'état dérivé où il y a à la fois fidélité au partenaire et au site de reproduction passe par un état intermédiaire avec fidélité au site mais non au partenaire sexuel. Cela semble indiquer que la fidélité au partenaire sexuel a statistiquement évolué après la fidélité au site, probablement comme une conséquence de la fidélité au site de reproduction. D'après Cézilly *et al.* (2000a).

que chez les mouettes tridactyles, *Rissa tridactyla*, les changements de partenaires, ou « divorces », ont lieu essentiellement entre jeunes individus, suite à un échec de reproduction. Selon lui, les appariements entre individus devaient procéder par essai-erreur, conduisant à terme à la rencontre avec un partenaire compatible et l'établissement d'un lien durable. Dans ce schéma, les divorces s'effectuent donc dans l'intérêt des deux partenaires, chacun ne gagnant rien à rester associé à un individu avec lequel il n'est pas compatible. Cependant, la notion de compatibilité, telle qu'elle est introduite par Coulson (1966) sous l'angle de la capacité des partenaires à coordonner leurs activités parentales, reste difficile à mesurer. Par ailleurs, le plus fort taux de divorce observé dans les jeunes classes d'âge peut simplement traduire une moins bonne qualité des jeunes individus, liée par exemple à un manque d'expérience.

► La recherche d'une meilleure option à l'origine des divorces

L'hypothèse de compatibilité a été remise en cause par l'hypothèse dite de la « meilleure option » (Ens *et al.*

1993), qui considère que le divorce relève généralement d'une action « unilatérale » entreprise par un des deux partenaires en vue d'améliorer son statut reproducteur. Chez les espèces monogames, le processus d'appariement s'effectue forcément dans un temps limité, pendant lequel il n'est guère possible d'estimer la qualité de tous les partenaires reproducteurs potentiels dans une population (Real 1990, Sullivan 1994). Or la qualité (santé, vigueur, potentiel de ressources, capacité à prodiguer des soins parentaux) varie entre les individus. Si les processus d'appariement impliquent un choix mutuel de la part des mâles et des femelles, on s'attend à observer une relation positive entre la qualité des partenaires au sein des couples. En l'absence de contrainte sur le temps disponible pour choisir un partenaire, les meilleurs mâles et les meilleures femelles devraient être les premiers à s'unir, ne laissant d'autre choix aux individus immédiatement inférieurs que de s'apparier entre eux, et ainsi de suite. En pratique, cependant, disposer d'un temps limité pour choisir son partenaire conduit inévitablement certains individus à s'associer avec des partenaires de moindre qualité (Johnston et

Ryder 1987). Les divorces seraient ensuite initiés par ces mêmes individus lorsqu'une opportunité de rejoindre un partenaire de meilleure qualité se présente. Des telles opportunités pourraient par exemple être consécutives au décès du partenaire d'un individu de bonne qualité.

- *Deux prédictions testables*

À l'inverse de l'hypothèse de compatibilité, l'hypothèse de meilleure option prédit que suite à un divorce, un seul individu améliore son statut reproducteur (l'individu à l'origine de la séparation), l'autre individu étant en quelque sorte la victime du divorce. Elle prédit aussi que le taux de divorce devrait être plus élevé dans les populations ou les espèces où le taux de mortalité est élevé. En pratique, il est souvent délicat d'identifier quel partenaire est à l'origine du divorce (voir Cézilly *et al.* 2000b pour une synthèse récente sur cet aspect).

Cependant, ces prédictions ont pu être testées par des approches corrélationnelles, expérimentales et comparatives. À la fois chez la mésange bleue, *Parus caeruleus* (Dhondt et Adriaensen 1994), et chez la mésange boréale, *P. montanus* (Orell *et al.* 1994), il a été observé que les femelles, et non les mâles, amélioreraient leur succès reproducteur après un changement de partenaire. Chez le grand labbe, *Catharacta skua*, Catty *et al.* (1997) ont observé que la plupart des divorces semblaient être initiés par les femelles qui s'accouplaient avec un nouveau mâle rapidement après la séparation, alors qu'un temps plus long était nécessaire à leur précédent partenaire pour attirer une nouvelle femelle. Mais l'étude la plus convaincante reste celle réalisée par Otter et Ratcliffe (1996) chez la mésange à tête noire américaine, *P. atricapillus*. Cette espèce monogame forme des bandes en hiver au sein desquelles existe une hiérarchie de dominance, évaluable expérimentalement à travers l'ordre de priorité d'accès à une mangeoire. Les deux chercheurs ont créé des opportunités de divorce en retirant en début de saison les partenaires de mâles de rang social bas ou élevé. Ils ont alors observé que les femelles des territoires voisins avaient une plus forte probabilité de divorcer pour rejoindre l'individu « veuf » si celui-ci était de rang élevé que s'il était de rang inférieur.

Si ces différentes études permettent de vérifier la première prédiction déduite de l'hypothèse de la meilleure option, la seconde prédiction n'a pu être validée. Une étude comparative prenant en compte l'effet de la phylogénie et portant sur 76 espèces d'oiseaux monogames (Ens *et al.* 1996) n'a en effet

pas permis de mettre en évidence un lien entre taux de divorce et taux de mortalité. De fait, parmi les espèces très longévives, la fidélité au partenaire reproducteur d'année en année peut varier de près de 0 % chez les flamants roses, *Phoenicopterus ruber roseus* (Cézilly et Johnson 1995), à près de 100 % chez certaines espèces d'albatros (Warham 1990).

En revanche, une autre étude comparative (Dubois *et al.* 1998) a permis d'établir que, chez les oiseaux d'eau, le degré de colonialité a une influence sur la durée des liens entre partenaires : les taux de divorce sont plus élevés chez les espèces vivant en grandes colonies ou dans des colonies très denses. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse de la meilleure option si l'on considère qu'au sein des colonies denses ou de grande taille, les opportunités de changer de partenaire sont plus importantes.

- *Rôle du succès de reproduction sur le taux de divorce*

Les déterminants immédiats des divorces sont encore mal connus. À la fois l'hypothèse d'incompatibilité et l'hypothèse de la meilleure option suggèrent que la probabilité de divorcer doit augmenter après une tentative de reproduction infructueuse. Une méta-analyse des différentes études conduites chez les oiseaux (Dubois et Cézilly 2002) a montré que, globalement, un échec de reproduction augmente significativement la probabilité de divorcer. Néanmoins, la plupart des études restent corrélationnelles et peu d'entre elles ont vérifié l'effet de l'âge des partenaires. Des tests expérimentaux permettant de manipuler, chez des espèces présentant des stratégies démographiques (taille de ponte, durée de la saison de reproduction) contrastées, le succès reproducteur d'individus d'âge et d'expérience connus permettrait de mieux estimer l'influence réelle du succès reproducteur sur la dissolution des liens entre partenaires reproducteurs.

10.3 AMBIGUITÉ ET FLEXIBILITÉ DES RÉGIMES D'APPARIEMENT

La monogamie n'est pas le seul régime d'appariement ambigu. De fait, la catégorisation des régimes d'appariement en quatre grandes catégories trouve rapidement ses limites. Dans certains cas, il s'avère en effet difficile de ranger un régime d'appariement dans une catégorie précise, selon que l'on se place du point de vue des mâles ou de celui des femelles

(Ligon 1999). Ainsi chez certaines espèces, les femelles sont libres de leurs déplacements, seules ou en groupes, et traversent successivement les territoires défendus par différents mâles. Selon leur force physique et leur endurance, les mâles sont capables de défendre des portions de l'espace susceptibles d'attirer un plus ou moins grand nombre de femelles. Lorsqu'une femelle vient à entrer en œstrus sur le territoire d'un mâle, ce dernier a le loisir de la féconder. L'ensemble des zones, plus ou moins contiguës, défendues par les mâles, forme une **matrice de territoires** (Gould et Gould 1989). Cette matrice est généralement instable car les limites des territoires se modifient régulièrement suite aux confrontations qui opposent, sous une forme plus ou moins ritualisée selon les espèces, les mâles voisins. Une telle configuration se retrouve chez des espèces aussi différentes que des insectes (Fincke *et al.* 1997, Greenfield 1997), des oiseaux (Ligon 1999) ou des mammifères (Owen-Smith 1977).

10.3.1 Des différences selon que l'on prend le point de vue des mâles ou des femelles

Chez l'agrion, *Calopteryx splendens xanthosthoma*, une petite libellule bleue aussi appelée demoiselle, les femelles déposent leur ponte dans l'eau et sont à la recherche de portions de cours d'eau où le courant est assez fort pour assurer une bonne oxygénation des œufs (Siva-Jothy *et al.* 1995). Les mâles s'affrontent pour obtenir le contrôle des zones les plus favorables au développement des pontes et y établissent leur territoire. Les femelles patrouillent à travers la matrice de territoire puis se posent sur une zone particulière où elles s'accouplent avec le mâle résident. Les accouplements se produisent à proximité immédiate du site d'oviposition des femelles (Gibbons et Pain 1992).

Chez le nandou, *Rhea americana*, les mâles établissent leurs territoires au début de la saison de reproduction. Les femelles se déplacent en groupe à travers les territoires des mâles. Elles pondent leurs œufs dans le nid d'un mâle auquel elles abandonnent les tâches d'incubation et d'élevage des poussins, puis, si les conditions environnementales sont favorables, quittent éventuellement le premier mâle pour déposer à nouveau des œufs dans le nid d'un autre mâle.

Dans ces deux cas d'espèces, on est en fait en présence d'un régime d'appariement mixte, qui mêle une polygynie avec monopolisation des ressources (du point de vue des mâles) et une polyandrie séquen-

tielle (du point de vue des femelles; Oring 1986, Ligon 1999).

10.3.2 Les régimes sont fortement dynamiques

Le découpage des régimes d'appariement en quatre catégories distinctes a aussi l'inconvénient majeur de cacher leur caractère souvent dynamique. Chez beaucoup d'espèces en effet, le régime d'appariement est loin d'être figé et peut être très flexible selon les circonstances. Il peut varier à la fois entre populations et à l'intérieur d'une population d'une même espèce (Zabel et Taggart 1989, Davies 1992, Roberts *et al.* 1998, Thirgood *et al.* 1999, Jiguet *et al.* 2000).

a) Variations entre populations

Chez plusieurs espèces de cervidés, les mâles forment des leks lorsque la densité de population est élevée, mais défendent des harems ou des territoires comprenant des ressources lorsque la densité est faible (Clutton-Brock *et al.* 1988). Vraisemblablement, la compétition entre mâles est moins intense à faible densité de population, ce qui diminue le coût associé à la défense des ressources. Cependant, l'augmentation de densité n'a pas forcément le même effet chez d'autres organismes soumis à des conditions écologiques différentes. Ainsi, à faible densité de population, les mâles de certaines espèces d'odonates patrouillent de grandes zones à la recherche des femelles, alors qu'à forte densité ils défendent de petits territoires (Sherman 1983).

b) Variations au sein d'une même population

Concernant la variabilité intrapopulation, on peut citer le cas du troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* où l'on peut trouver au sein d'une même population un peu tous les régimes d'appariement.

c) Des catégories qui décrivent mal la diversité des régimes

Même à l'intérieur d'un « sous-régime », la formidable diversité des situations échappe souvent à toute tentative de catégorisation trop étroite. Il en va ainsi des leks, particulièrement chez les insectes (Shelly et Whittier 1997). Une application stricte des critères énoncés plus haut pour définir le lek « classique », exclurait un grand nombre d'espèces d'insectes qui pourtant remplissent plusieurs de ces critères, sans pour autant les respecter tous (Shelly et Whittier 1997).

Devant cette difficulté, Bradbury (1985) recommande de plutôt considérer que, mise à part l'absence de soins paternels qui reste un élément de référence absolu, les critères définissant le lek « classique » forment une sorte d'espace multidimensionnel au sein duquel se rangent les diverses espèces en fonction des conditions écologiques qu'elles rencontrent et de leur position taxinomique.

d) Les régimes d'appariement sont façonnés par les conditions environnementales

Dans de nombreux cas, l'organisation sociale pendant la période de reproduction résulte en fait d'interactions complexes entre les conditions écologiques, la dynamique des populations et certains paramètres démographiques.

L'étude menée par Carlson et Isbell (2001) sur les singes patas *Erythrocebus patas* illustre ce point. Cette espèce présente un dimorphisme sexuel particulièrement prononcé, puisque le poids corporel et la longueur des canines des mâles sont en moyenne 1,8 fois supérieurs à ceux des femelles. Les mâles ne procurent aucun soin parental, ce qui, chez les primates, est généralement typique d'un régime d'appariement de type harem. Or les études de terrain menées dans diverses régions de l'Afrique ont montré qu'il peut exister pendant la saison de reproduction des groupes de femelles associées à un seul ou à plusieurs mâles. Carlson et Isbell (2001) ont étudié une troupe de patas au Kenya durant quatre années consécutives. Durant cette période, l'organisation sociale de la troupe s'est révélé être flexible : plusieurs mâles ont résidé dans la troupe et copulé avec les femelles au cours d'une saison de reproduction, alors que lors des deux autres saisons, différents mâles ont successivement monopolisé l'accès aux femelles.

Paradoxalement, la présence simultanée de plusieurs mâles a été observée au moment où la troupe ne comptait que dix femelles réceptives, alors que pour les autres années le nombre de femelles prêtes à copuler était de quatorze ou quinze. Les auteurs ont rapproché leurs observations à d'autres études menées sur différentes espèces (genre *Cercopithecus*) où les guenons présentent une certaine flexibilité dans leur régime d'appariement, pour produire un modèle causal général qui met clairement en exergue l'interaction entre la dynamique des populations (taille du groupe de femelles), les facteurs écologiques (principalement la disponibilité en ressources alimentaires) qui déterminent à la fois la densité de mâles présents autour de la troupe et la capacité des femelles à pro-

duire une progéniture, et un paramètre démographique particulier, la durée de l'intervalle entre deux mises bas. Chez les espèces où cet intervalle est de courte durée (inférieur à douze mois), il existe généralement une assez grande proportion de femelles sexuellement actives à chaque saison de reproduction, ce qui augmente la probabilité d'arrivée de mâles additionnels dans la troupe. Dans ce régime complexe, la variabilité des conditions écologiques dans le temps et la stochasticité démographique contribuent directement à la flexibilité du régime d'appariement.

10.3.3 Le décalage entre apparence et réalité profonde des régimes d'appariement

Enfin, comme nous l'avons vu pour la monogamie, il peut y avoir un décalage considérable entre le régime d'appariement social et le système génétique. Au plan évolutif, ce qui importe *in fine* pour la transmission des gènes, c'est bien le système génétique plus que le régime social. L'exemple du taux de paternité hors couple (*extra-pair paternity* ou EPP en anglais) chez les oiseaux socialement monogames montre bien l'ampleur de ce décalage : une revue récente montre que chez les oiseaux socialement monogames, de 0 % à 55 % des poussins sont illégitimes, et que la proportion de nichées contenant au moins un poussin illégitime peut atteindre 87 % (Griffith *et al.* 2002).

Le décalage entre ces deux facettes des régimes d'appariement est si important qu'il peut conduire à des situations pour le moins surprenantes. Le meilleur exemple est fourni par le petit pingouin (*Alca torda*) étudié par le chercheur Nord-Américain, Richard H. Wagner. Cet exemple est décrit en détail dans le paragraphe 12.3.4 auquel nous renvoyons le lecteur. Pour résumer le régime d'appariement, on peut dire qu'avant les études de ce chercheur, cette espèce était considérée comme une espèce typiquement monogame avec une fidélité intersaison élevée entre partenaires. Cependant, Richard H. Wagner a montré qu'en fait il existait deux régimes très différents fonctionnant en parallèle : une monogamie sociale classique et bien visible, avec des couples qui partagent les charges de la reproduction ; et un système génétique ressemblant étrangement à un véritable lek et qui était resté caché aux yeux des chercheurs jusqu'alors derrière le régime social. D'où le nom d'hypothèse du lek caché proposé par cet auteur (Wagner 1997). Pour comprendre l'existence de ce double régime, il est fondamental de raisonner à la fois du point de

vue des mâles et du point de vue des femelles, car ce sont bien ces conflits d'intérêts qui sont à l'origine de ces décalages.

En fait, aujourd'hui, en ce qui concerne la monogamie, la stratégie de recherche pourrait être inversée : plutôt que de se demander quels sont les bénéfices de stratégies mixtes de reproduction, il serait intéressant d'étudier les facteurs écologiques et les stratégies de reproduction des deux sexes qui peuvent bien conduire à l'existence de populations ou d'espèces présentant une monogamie stricte, c'est-à-dire sans comportement hors couple. En particulier, on peut se demander comment les mâles de ces populations génétiquement monogames parviennent à contrôler totalement leur paternité. Ces situations restent clairement des exceptions, dont l'explication peut apporter beaucoup à la compréhension des conflits mâles/femelles en général.

10.4 COMPORTEMENT PARENTAL ET RÉGIMES D'APPARIEMENT

La participation de chaque sexe aux soins parentaux est un élément clé des régimes d'appariement. L'étendue des soins apportés à la progéniture varie très largement d'une espèce à l'autre, en partie en liaison avec les stratégies biodémographiques des espèces (*semelparité* vs *itéroparité*), leurs modes de reproduction (*viviparité* vs *oviparité*) et le nombre et la taille des œufs pondus ou des jeunes produits (Clutton-Brock 1991, Rosenblatt et Snowdon 1996). À l'intérieur d'une même espèce, on retrouve une variation interindividuelle souvent liée à l'âge et l'expérience des parents (Pugesek et Diem 1990, Clark *et al.* 2002) et à l'âge des jeunes (Maynard Smith 1977, Cézilly *et al.* 1994).

Par rapport aux approches précédentes, l'écologie comportementale innove en étudiant les soins parentaux sous l'angle de l'équilibre entre les coûts et les bénéfices des parents et de leur descendance. Selon les régimes d'appariement des espèces, les coûts et les bénéfices sont en effet susceptibles de varier largement entre les protagonistes (mâle, femelle, progéniture). L'identification des différents coûts et bénéfices constitue donc une première étape vers une compréhension globale de la division des soins parentaux et de ses conséquences pour les régimes d'appariement.

10.4.1 Coûts et bénéfices associés au comportement parental

La terminologie employée dans la littérature peut parfois être confuse et rendre difficile l'appréciation des coûts et bénéfices associés au comportement parental. Afin de clarifier la situation, le Britannique Tim Clutton-Brock (1991) a proposé de distinguer trois composantes : les soins parentaux, la dépense parentale, l'investissement parental.

a) Les soins parentaux

Les **soins parentaux** regroupent n'importe quelle manifestation du comportement parental susceptible d'augmenter l'aptitude de la progéniture. Les soins parentaux incluent au sens large la préparation des nids et des terriers, la production d'œufs garnis de substances de réserve, les soins apportés aux œufs et aux jeunes à la fois à l'intérieur et à l'extérieur du corps du géniteur, l'alimentation des jeunes avant et après la naissance, et les soins éventuellement apportés après l'indépendance nutritionnelle des jeunes.

Il convient de noter que certains soins parentaux, tels que l'apport de nourriture, sont forcément partagés entre les jeunes d'une même portée mais peuvent cependant être accaparés par certains d'entre eux. Leur efficacité se déprécie d'autant plus que le nombre de jeunes à soigner est important. On qualifie ce type de soins de **soins dépréciatifs**. On leur oppose les **soins non dépréciatifs**, tels que la surveillance face aux prédateurs, dont l'efficacité est indépendante du nombre de jeunes (Lazarus et Inglis 1986, Clutton-Brock 1991). La pertinence de cette distinction a été testée chez une espèce d'anatidé, le garrot à œil d'or, *Bucephala clangula*. Chez cette espèce, les poussins, nidifuges, quittent le nid 48 heures après l'éclosion, et, grâce à un développement rapide, deviennent autonomes pour trouver leur nourriture. Les soins parentaux, assurés uniquement par la femelle, consistent essentiellement à surveiller les jeunes et à défendre le territoire où la famille s'alimente, dont la taille tend à s'accroître avec le nombre de poussins dans la couvée. Ruusila et Pöysä (1998) ont montré que les femelles ayant la charge d'une couvée passaient plus de temps à surveiller l'environnement et à défendre leur territoire contre les congénères que les femelles sans couvée. Le niveau de surveillance était indépendant de la taille de la couvée (Figure 10.5 a), alors que le temps passé à défendre le territoire face aux congénères augmentait avec la taille de la couvée (Figure 10.5). Le caractère non dépréciatif de la

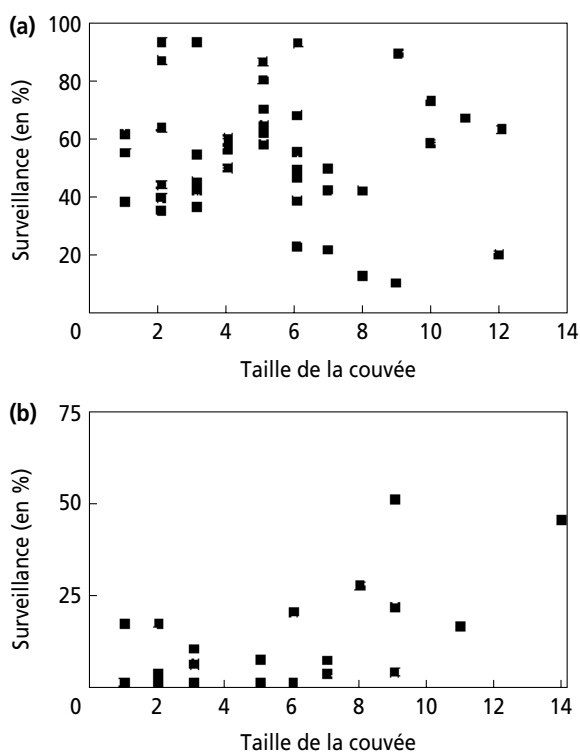


Figure 10.5 Relation entre les soins maternels et la taille de la couvée chez une espèce nidifuge, le garrot à œil d'or.

(a) Exemple de soin non dépréciatif : le temps alloué à la surveillance de l'environnement est indépendant de la taille de la couvée. (b) Exemple de soin dépréciatif : le temps passé à défendre le territoire face aux congénères augmente avec la taille de la couvée. D'après Ruusila et Pöysä (1998).

surveillance était par ailleurs confirmé par le fait qu'une réduction de la taille de la couvée (consécutif à la mortalité d'un ou plusieurs poussins) n'entraînait pas de diminution des niveaux de surveillance chez les femelles.

b) La dépense parentale

La notion de **dépense parentale** traduit la part de ressource parentale (sous forme de temps ou d'énergie) investie dans les soins parentaux apportés à un ou plusieurs jeunes. La dépense parentale relative correspond à la fraction des ressources parentales allouée aux soins parentaux.

La dépense parentale n'est pas forcément constante au cours du cycle reproductif. Ainsi chez les mammifères et les oiseaux, les soins apportés aux jeunes après leur naissance sont généralement très supérieurs aux coûts associés à la production des œufs ou à la

gestation (Drent et Daan 1980). La dépense parentale n'est pas nécessairement liée à l'apport parental reçu par chaque jeune. Lorsque les conditions environnementales sont particulièrement défavorables, la dépense parentale peut être importante, en conséquence de la difficulté à trouver des ressources, même si chaque jeune ne reçoit qu'une quantité limitée, voire insuffisante, de ressources. Par exemple, Martin et Wright (1993) ont expérimentalement contrôlé la taille de couvée chez plusieurs couples de martinets, *Apus apus*. La masse corporelle des parents diminuait avec l'augmentation de la taille de couvée et de l'effort parental. Néanmoins, si la quantité de nourriture rapportée au nid augmentait bien avec la taille de la couvée, la ration alimentaire reçue par chaque poussin, et leur masse moyenne, variait en sens contraire.

c) L'investissement parental

L'**investissement parental** est défini d'après les conséquences des soins parentaux sur l'aptitude des parents. La dépense qu'ils effectuent peut en effet avoir diverses conséquences pour leur survie et leur reproduction, à court, moyen ou long terme. Par exemple, un apport de nourriture aux jeunes plus important peut nécessiter d'augmenter le temps pendant lequel les parents s'exposent aux prédateurs. Chez certaines espèces, reculer la date du sevrage peut compromettre les chances des femelles de s'engager rapidement dans une nouvelle reproduction. L'investissement parental est donc défini comme toute dépense parentale qui est bénéfique pour la progéniture aux dépens des chances du parent de se reproduire dans l'avenir (Trivers 1972).

En pratique, la mesure de l'investissement parental peut être subtile car elle suppose de mesurer correctement toutes les conséquences de la dépense parentale pour les organismes. Chez le diamant mandarin *Taeniopygia punctata*, par exemple, l'apport de protéines aux œufs peut induire une réduction de la masse musculaire (Veasey *et al.* 2000). Cette véritable fonte musculaire est susceptible d'augmenter le risque de prédation encouru par les femelles dans la nature. Bien que cruciale, l'estimation des coûts associés aux soins parentaux n'est donc pas toujours évidente (*cf.* Clutton-Brock 1991). Notamment, les études corrélationnelles qui tentent de lier le nombre de jeunes produits une année à la probabilité des parents de survivre et de se reproduire lors d'une prochaine saison maîtrisent difficilement l'ensemble des facteurs susceptibles d'influencer ces différentes variables. Les approches expérimentales sont plus

démonstratives. Strohm et Marliani (2002) ont eu recours à une manipulation phénotypique pour estimer les coûts associés au comportement parental chez la guêpe fouisseuse, *Philanthus triangulum*. Cet hyménoptère solitaire se nourrit exclusivement d'abeilles domestiques, *Apis mellifera*, qu'il attaque et paralyse pendant qu'elles butinent sur des inflorescences. Chaque proie capturée est ramenée en vol vers le nid, creusé dans le sol, et provisoirement placée dans une chambre de stockage. La guêpe dépose ensuite dans une logette du nid une à cinq abeilles et pond un œuf dans l'une d'entre elles. Elle procède de même pour chaque œuf qu'elle pond. Chaque larve se développe ensuite en se nourrissant des abeilles. Le coût de transport des proies au nid est particulièrement élevé : la guêpe qui ne pèse qu'une centaine de milligrammes ramène à son nid des proies dont le poids varie entre 80 et 160 milligrammes. Strohm et Marliani ont expérimentalement augmenté ou diminué l'effort de chasse de différents individus, au laboratoire et sur le terrain, et observé l'effet de la manipulation sur le nombre d'abeilles ramenées au nid le jour suivant. L'augmentation de l'effort de chasse avait une influence négative sur le nombre de proies ramenées le lendemain alors que l'effet inverse était observé lorsque l'effort de chasse était diminué. Il apparaît donc que le nombre d'abeilles alloué à une larve a une conséquence directe sur la capacité à provisionner d'autres larves par la suite. L'effort de chasse constitue donc bien un investissement parental au sens de Trivers (1972).

10.4.2 Comportement parental et stratégies biodémographiques

a) Espèces longévives ou à faible durée de vie

Si l'investissement des parents implique une réduction de leur valeur reproductive résiduelle, on doit s'attendre à ce que les individus ajustent leur comportement parental de manière à maximiser leur aptitude (Williams 1966). Les espèces longévives notamment, dont la carrière reproductive s'étale sur plusieurs saisons, sont censées faire varier leur investissement en fonction des coûts perçus et éviter de compromettre leurs chances de reproduction futures (Linden et Møller 1989). Chez de telles espèces, le niveau d'investissement devrait donc être inversement relié au risque de mortalité des parents pendant la période d'élevage des jeunes. La plupart des oiseaux marins ont une forte longévité et sont généralement soumis à une faible mortalité adulte en dehors de la

saison de reproduction. Cependant, selon les colonies de reproduction ou les emplacements des nids à l'intérieur des colonies, le risque de prédation par différents prédateurs (grands laridés, rapaces) peut varier fortement. Plusieurs études (Harris 1980, Watanuki 1986, Harfenist et Ydenberg 1995) ont montré chez différentes espèces d'oiseaux marins que les couples reproducteurs diminuaient leur effort parental lorsqu'ils devaient faire face à un risque élevé de prédation. De même, lorsque les coûts énergétiques associés aux soins parentaux sont artificiellement augmentés, les oiseaux marins longévifs tendent à réduire leur niveau de soin aux jeunes et à maintenir intacte leur condition corporelle (Saether *et al.* 1993, Mauck et Grubb 1995).

b) Le rôle de l'âge des parents

Les coûts associés à la production et à l'élevage des jeunes doivent aussi varier selon l'âge des parents (Trivers 1972, Beauchamp et Kacelnick 1990). Chez les espèces itéropares assez longévives, la sélection naturelle devrait en théorie favoriser un investissement plus conséquent chez les individus les plus vieux, du fait qu'ils possèdent peu de chances de pouvoir s'engager dans une nouvelle tentative de reproduction à l'avenir, par rapport aux individus plus jeunes qui disposeront *a priori* de multiples opportunités de se reproduire dans le futur (Drent et Daan 1980, Clutton-Brock 1991). Par ailleurs, pour une même performance reproductive, les coûts associés à la reproduction sont souvent plus importants pour les individus jeunes et novices que pour les individus plus âgés.

► Des flamants tout rose

Une étude à long terme menée chez le flamant rose, *Phoenicopiterus ruber roseus*, illustre ce point. Chez cette espèce, la taille de ponte est invariablement d'un seul œuf, quels que soient l'âge ou l'expérience des reproducteurs. Le coût de la première reproduction en terme de réduction de la probabilité de survie jusqu'à la prochaine saison de reproduction est plus élevé chez des jeunes femelles que chez des femelles plus âgées (Tavecchia *et al.* 2000). Le fait que cette différence n'est pas observée chez les mâles, plus d'autres observations réalisées sur la même espèce (Cézilly 1993), suggèrent fortement que le coût de la première reproduction est essentiellement lié à la production de l'œuf. Enfin, chez les espèces qui continuent à grandir après avoir atteint la maturité

sexuelle, un effort reproducteur trop important à un stade précoce peut altérer la croissance et compromettre le potentiel de reproduction à venir.

► Un problème méthodologique récurrent...

Plusieurs études corrélationnelles réalisées d'après des observations menées en conditions naturelles (Clutton-Brock 1984, Pugesek 1995) confirment que l'investissement reproducteur est plus élevé chez les individus âgés que chez les individus jeunes. Cependant, une fois encore, les études corrélationnelles peuvent être biaisées par plusieurs facteurs. Notamment, l'apparition ou la disparition progressive et non aléatoire des catégories de phénotypes au sein de la fraction des individus reproducteurs d'une population, peut, par un simple processus de sélection, donner l'impression que l'investissement reproducteur varie avec l'âge alors qu'il n'en est rien (Forslund et Pärt 1995).

L'effet de tels processus de sélection intragénérationnelles au cours du temps, bien qu'omniprésent dans toute approche biodémographique est le plus souvent négligé. L'impact de ces covariations individuelles est si fort que cela peut même conduire à inverser la tendance apparente de la relation entre l'âge et un paramètre biodémographique donné selon que l'on l'analyse à l'échelle populationnelle (sans tenir compte d'un éventuel processus de sélection) ou individuelle (en tenant compte des variations individuelles). Un très bel exemple de ce type concerne les variations de survie des adultes chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). L'équipe française travaillant sur les populations bretonnes (Cam *et al.* 2002) a montré que si l'on analysait l'effet de l'âge sur la survie adulte sans tenir compte de possibles variations intrinsèques entre les individus quant à leur capacité à survivre, on obtenait une augmentation significative et constante de la survie avec l'âge. Cependant, lorsque l'on tient compte d'une possible sélection des individus liée à leurs différences intrinsèques de capacité à survivre, on obtient au contraire une diminution régulière de la survie adulte avec l'âge. L'impression obtenue à l'échelle populationnelle résulte du fait que la proportion d'individu à forte survie intrinsèque (*i.e.* de bonne qualité) augmente régulièrement au cours du temps, tout simplement parce que les individus à faible survie meurent plus rapidement.

Dans le cas de l'investissement parental, il en ira de même si les individus de meilleure qualité ne

commencent à se reproduire qu'à un âge avancé (apparition progressive des meilleurs phénotypes) ou si les individus de moins bonne qualité survivent moins longtemps (disparition progressive des moins bons phénotypes). De plus, chez les espèces monogames longévives présentant un faible taux de divorce, l'amélioration apparente de la performance reproductrice et de l'investissement parental avec l'âge peuvent alors résulter de l'amélioration de la coordination des partenaires avec l'expérience du couple (Cézilly et Nager 1996, Green 2002).

► ... mais peu d'études expérimentales

Paradoxalement, il n'existe que très peu d'études expérimentales comparant le comportement parental d'individus jeunes et âgés. L'étude conduite par Clark *et al.* (2002) sur les gerbilles de Mongolie, *Meriones unguiculatus*, constitue une exception. Elle a consisté à comparer au laboratoire le comportement parental de femelles nullipares réparties aléatoirement en quatre groupes de douze individus différant seulement par l'âge (35, 70, 90 ou 120 jours) auquel elles étaient placées individuellement dans une cage en compagnie d'un mâle sexuellement actif. L'âge des femelles avait une influence positive et significative sur i) la probabilité de ramener au nid des jeunes qui en avaient été expérimentalement déplacés; ii) le temps passé en contact avec les jeunes et le temps passé à les soigner; et iii) la croissance des jeunes. Les femelles âgées avaient aussi une plus faible probabilité que les jeunes femelles d'entrer en gestation, et, en cas de seconde reproduction, présentaient un délai plus important entre les deux portées et produisaient des secondes portées de plus petite taille (Tableau 10.2). Qui plus est, entre la naissance des jeunes et leur sevrage, les femelles âgées perdaient plus de poids que les jeunes femelles (Clark *et al.* 2002). Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse de Trivers (1972) selon laquelle les mères âgées devraient investir plus dans leur reproduction et avoir une valeur reproductive résiduelle plus faible par comparaison avec les jeunes femelles. En outre, cette étude sur les rongeurs, relativement simple dans son principe, offre de nombreuses perspectives de développement. Il serait notamment intéressant d'évaluer, en comparant entre elles différentes espèces de rongeurs, si la différence d'investissement entre individus jeunes et âgés est directement reliée à leur différence en valeur reproductive résiduelle.

TABEAU 10.2 PERFORMANCE REPRODUCTIVE DES GERBILLES FEMELLES D'ÂGES DIFFÉRENTS.

Âge (en jours) des femelles à l'appariement	35	70	90	120
Âge (en jours) des femelles à la mise bas	69,7 ± 1,5	106,1 ± 2,1	135,8 ± 3,2	178,9 ± 4,2
Perte de poids entre le 1 ^{er} et le 30 ^e jour après la mise bas	2,9 ± 1,8	- 2,2 ± 1,1	- 3,3 ± 1,2	- 3,1 ± 1,7
Temps de latence (en jours) avant la seconde mise bas	27,3 ± 0,3	28,1 ± 0,3	31,0 ± 1,9	31,9 ± 1,9
Taille de la deuxième portée à la mise bas	7,9 ± 0,4	5,4 ± 0,5	6,4 ± 0,6	5,2 ± 0,6

D'après Clark *et al.* (2002).

10.4.3 Partage des soins parentaux entre les sexes

Si les soins parentaux sont souvent indispensables à la réussite de la reproduction, leur répartition entre mâle et femelle au sein des couples varie largement d'une espèce à l'autre. Notamment, les contraintes qui s'exercent sur le partage des soins parentaux entre les deux sexes diffèrent entre espèces hétérothermes et espèces homéothermes (Clutton-Brock 1991). Chez les invertébrés terrestres et les reptiles, les soins maternels dominent. Mâles et femelles sont impliqués dans des soins monoparentaux avec à peu près la même fréquence chez les amphibiens. Les soins paternels ne sont particulièrement fréquents que chez les poissons.

a) L'importance du mode de fécondation

D'une manière générale, à l'intérieur des différents groupes zoologiques et entre groupes, les soins monoparentaux sont assurés par les mâles chez les espèces hétérothermes à fécondation externe, alors que les femelles tendent à assurer les soins parentaux chez les espèces hétérothermes à fécondation interne, même si on observe plusieurs exceptions à cette règle (cf. Clutton-Brock 1991 pour un traitement plus complet de cette question).

Différentes interprétations ont été proposées pour la prépondérance des soins paternels chez les espèces à fécondation externe. Il a été notamment proposé (Trivers 1972) que la paternité unique serait mieux assurée lors d'une fécondation externe des œufs (puisque les femelles ne peuvent alors stocker de sperme), ce qui expliquerait que les mâles sont en ce cas plus enclins à s'engager dans les soins aux jeunes, mais cette suggestion n'a pu être confirmée de façon empirique (Baylis 1981, Beck 1998). En fait, il semble que chez les espèces à fécondation externe, les soins monoparentaux paternels soient plutôt liés à des circonstances particulières, soit que plusieurs femelles

se reproduisent de façon séquentielle ou simultanée dans le territoire d'un seul mâle, soit que la densité de femelles soit faible, soit que la courte durée de la saison de reproduction limite la possibilité des mâles de se reproduire avec plusieurs partenaires (Clutton-Brock 1991).

Chez les espèces à fécondation interne en revanche, il semble que la prédominance des soins maternels s'explique par des contraintes évolutives. Une fois que la fécondation interne a évolué, la voie serait ouverte pour qu'évolue à son tour la rétention des œufs par les femelles. Les coûts de la rétention des œufs seraient faibles pour les femelles, alors que les bénéfices pour les jeunes seraient substantiels (Gross et Sargent 1985). Enfin, les soins biparentaux sont rares chez la majorité des hétérothermes, probablement parce qu'ils ne seraient guère plus efficaces que les soins monoparentaux. En revanche, lorsque le gardiennage et le nourrissage de la progéniture s'avèrent indispensables, les soins parentaux sont dépréciatifs, il existe une forte compétition intraspécifique pour l'accès aux ressources essentielles au bon développement des jeunes, et les soins biparentaux sont alors plus courants. Ainsi chez les invertébrés, les soins biparentaux sont observés chez 50 % des ordres d'arthropodes terrestres chez lesquels les jeunes dépendent de la nourriture régurgitée par les parents contre seulement 14 % chez des ordres chez lesquels les soins sont limités aux œufs (Clutton-Brock 1991).

b) Le rôle de l'homéothermie

Les homéothermes font face à un double problème : à la fois nourrir leurs jeunes et leur procurer l'environnement thermique indispensable à leur survie. Les stratégies parentales sont cependant très contrastées entre les oiseaux et les mammifères. Chez les oiseaux, les soins biparentaux, ordinairement associés à une monogamie sociale, dominent. À l'inverse chez les mammifères, les mâles participent aux soins parentaux

chez moins de 5 % des espèces, et les soins monoparentaux mâles sont inexistants (Clutton-Brock 1991). Là encore, les soins biparentaux sont associés à la monogamie sociale (Kleinman 1977, Runcie 2000). La rareté des soins paternels chez les mammifères pourrait être liée au mode de développement des jeunes à l'intérieur de la mère et à la production de lait par la mère pour nourrir les jeunes. Dans ces conditions, l'apport des mâles à l'élevage des jeunes serait marginal (Orians 1969), en dehors de conditions écologiques particulières, par exemple en cas de forte pression de prédation (Kleinman et Malcom 1981, Clutton-Brock 1989). Chez les oiseaux, l'incubation et les soins aux jeunes nécessiteraient le plus souvent la coopération des deux parents.

c) Soins biparentaux

Au sein des régimes d'appariement avec soins biparentaux, l'investissement optimal d'un individu va dépendre non seulement des conséquences de son propre effort parental mais aussi l'effort consenti par son partenaire (Williams 1966, Trivers 1972). Un conflit entre les sexes émerge donc chaque fois que le niveau d'investissement optimal diffère entre les sexes. L'investissement réalisé par chacun des deux parents devrait alors refléter un équilibre entre les intérêts de chaque sexe (Westneat et Sargent 1996).

Différents modèles ont été développés pour prédire de quelle manière l'investissement d'un parent devrait varier en fonction de l'investissement de son partenaire lorsque les soins sont biparentaux (Chase 1980, Winkler 1987, Lazarus 1989). Dans un certain nombre de situations, il est prédit que les investissements des deux partenaires devraient être négativement corrélés, et que les déficiences de l'un devraient être compensées par l'autre. Les données empiriques ne sont cependant pas toujours conformes à ces prédictions. Chez les oiseaux, les études consistant à retirer un des deux partenaires (Whillans et Falls 1990, Dunn et Robertson 1992, Markman *et al.* 1996) ou à le contraindre expérimentalement à diminuer son apport de soins (Wright et Cuthill 1990, Markman *et al.* 1995) ont montré que les parents ne compensent le plus souvent que partiellement les déficiences de leurs partenaires. Selon les espèces, la compensation peut être totale (Wolf *et al.* 1990, Saino et Møller 1995) ou nulle (Lozano et Lemon 1996, Schwagmeyer *et al.* 2002, Mazuc *et al.* 2003).

Récemment, Møller (2000) a étudié l'origine de ces différences entre espèces. Son étude comparative suggère que les différences observées entre espèces

dans le niveau de compensation lors du retrait du partenaire sont dues, en partie, à l'importance de la contribution du partenaire. Lorsque cette contribution est modeste, un parent isolé serait capable de compenser l'absence du partenaire, voire même la compensation ne serait pas obligatoire pour garantir la survie et le bon développement des poussins. Cette remarque est aussi susceptible d'expliquer pourquoi le degré de compensation peut aussi varier selon les conditions écologiques à l'intérieur d'une même espèce (Dunn et Robertson 1992).

► Spécialisation des sexes dans les soins parentaux

D'autres facteurs peuvent aussi influencer la capacité d'un parent à compenser l'absence de son partenaire ou la réduction de son effort parental. La compensation peut être par exemple plus difficile si chaque sexe se spécialise dans certains soins parentaux. C'est particulièrement le cas chez certains insectes où les tâches parentales de chaque sexe sont assez contrastées. Hunt et Simmons (2002) ont étudié la répartition des soins chez une espèce de coléoptère biparentale, le scarabée coprophage *Onthophagus taurus*. Chez cette espèce, les partenaires d'un couple extraient de bouses de mammifères de petites portions d'excrément qu'ils déposent à l'intérieur de tunnels construits dans le sol, sous les bouses. Chaque œuf est pondue dans une logette qui est garnie d'une boulette d'excrément, puis scellée. La quantité d'excrément fournie est un élément crucial du succès reproducteur et de l'aptitude de la descendance. Le dépôt des boulettes au sein des logettes est majoritairement assuré par les femelles (sans doute en liaison directe avec le comportement d'oviposition) alors que les mâles assurent plus le stockage de fragments d'excréments au sein des tunnels. Hunt et Simmons (2002) ont observé qu'en l'absence de mâle, les scarabées femelles produisaient au total moins de soins parentaux que les couples et fournissaient moins d'excréments à leurs larves. Les femelles n'étaient donc pas capables de compenser totalement l'absence du mâle. Qui plus est, contrairement à certaines prédictions théoriques, il existait une relation positive entre l'investissement des mâles et celui des femelles au sein des couples.

► Importance du moment où sont prodigués les soins parentaux

Hunt et Simmons (2002) suggèrent aussi que l'existence d'une relation négative ou positive entre l'investissement de chaque sexe dépend du type de soin

parental fourni. Chez les scarabées coprophages, l'investissement est fourni avant l'oviposition, alors que chez les oiseaux une partie importante des soins biparentaux est fournie après l'éclosion des jeunes. Les sollicitations vocales des jeunes pourraient alors permettre aux parents d'évaluer leurs véritables besoins et d'ajuster ainsi leur effort en fonction de celui de leur partenaire. Un tel ajustement serait impossible chez les espèces ou les parents n'interagissent pas directement avec les jeunes. Cette hypothèse mérite d'être examinée dans l'avenir.

► Allocation différentielle selon l'attrait du partenaire

Enfin, selon l'hypothèse d'allocation différentielle (Burley 1988, Sheldon 2000), un effort parental plus ou moins important des femelles pourrait être lié à un équilibre entre l'attrait du partenaire mâle et l'importance des soins qu'il peut apporter aux jeunes. Une synthèse de la littérature (Møller et Thornhill 1998b) révèle que chez les oiseaux, les soins parentaux prodigués par les mâles varient largement en fonction de l'attrait qu'exercent les mâles sur les femelles. À un extrême, les femelles modifient leur effort parental en fonction de l'attrait de leur partenaire, les femelles appariées aux mâles les plus attirants étant celles qui investissent le plus. Les coûts d'un effort parental accru seraient alors compensés par l'avantage de produire dans la descendance des fils pourvus du même attrait que leur père. À un autre extrême, l'attrait des mâles serait directement lié à leur capacité à fournir des soins parentaux.

À l'appui de cette hypothèse, Møller et Thornhill (1998b) montrent qu'au niveau interspécifique, le coefficient de corrélation entre les soins paternels et le degré d'expression des caractères sexuels secondaires des mâles est négativement corrélé à la fréquence des paternités hors couple. En d'autres termes, là où les femelles recherchent des bénéfices indirects (cf. chapitre 9), les caractères sexuels secondaires n'indiquent pas les aptitudes paternelles des mâles mais plutôt leur qualité génétique. Chez ces espèces, l'effort parental des femelles devrait être plus variable selon la qualité de leur partenaire. Cette prédiction a été vérifiée chez le canard colvert, *Anas platyrhynchos*. Cunningham et Russel (2000) ont en effet observé que les canes pondaient des œufs plus gros lorsqu'elles étaient appariées avec les mâles les plus attirants.

Néanmoins, un test rigoureux de l'hypothèse d'allocation différentielle implique de manipuler expérimentalement le degré d'attrait des mâles. Mazuc

et al. (2003) ont procédé à une telle expérience en manipulant l'expression d'un caractère sexuel secondaire chez les mâles de moineau domestique, *Passer domesticus*. La manipulation consistait à traiter des mâles avec des implants de testostérone, responsable du développement de la bavette noire qui orne le poitrail des mâles. Un groupe contrôle recevait des implants vides. L'étude n'a mis en évidence aucun effet de l'augmentation d'attrait des mâles sur différentes composantes de l'investissement des femelles. Si l'importance réelle du phénomène d'allocation différentielle reste donc à préciser, ses multiples implications potentielles pour l'évolution du comportement parental invitent à un surcroît d'attention (Sheldon 2000).

10.5 COMPÉTITION SPERMATIQUE ET RÉGIMES D'APPARIEMENT

Mise à part l'opposition entre fécondation externe et fécondation interne, le rôle direct de la compétition spermatique (cf. chapitre 9) dans l'évolution des régimes d'appariement n'a été pris en compte que récemment. Deux aspects sont particulièrement importants. Premièrement, des différences fondamentales dans les mécanismes de compétition spermatique pourraient être responsables de la prédominance de tel ou tel type de régime d'appariement, au moins chez les homéothermes (Gomendio et Roldan 1993). Deuxièmement, les conséquences de la compétition spermatique pourraient influencer directement l'effort parental des mâles. De fait, l'existence de soins biparentaux n'est pas dissociée de la recherche de copulations hors couples. De nombreux exemples existent chez les oiseaux monogames (Birkhead et Møller 1992), mais aussi chez les primates (Reichard 1995).

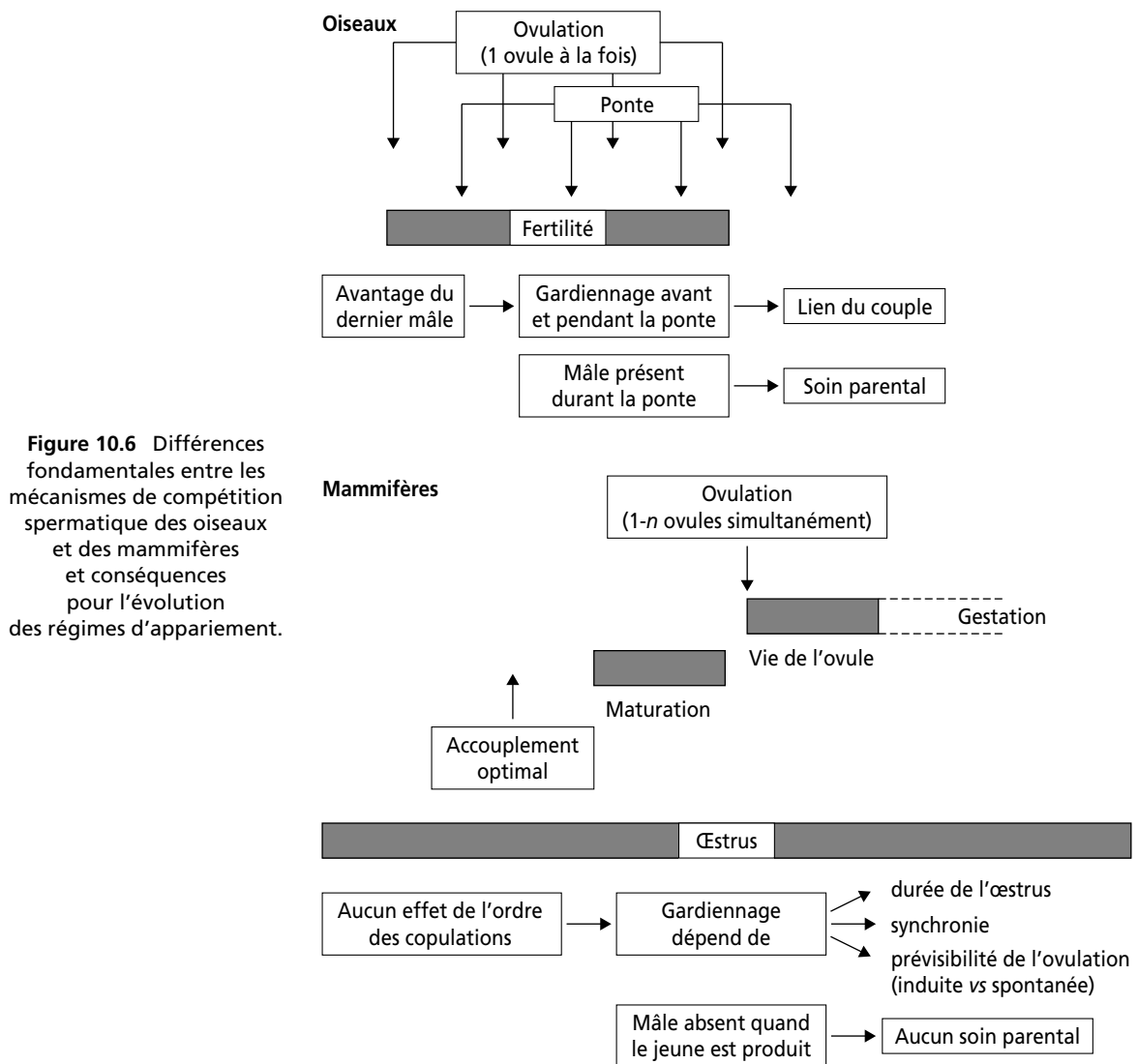
10.5.1 Modalités de la compétition spermatique et régime d'appariement : différences fondamentales entre les oiseaux et les mammifères

Gomendio et Roldan (1993) ont souligné l'importance des différences entre les mécanismes de compétition spermatique des oiseaux et des mammifères pour expliquer le fort contraste entre leurs régimes d'appariement respectifs.

Chez les oiseaux, les femelles pondent leurs œufs selon une séquence chronologique en quelques jours et sont capables de stocker du sperme pendant plusieurs semaines dans leurs organes génitaux. Le déroulement de la compétition spermatique est tel qu'il confère un avantage prépondérant au dernier mâle qui copule avec la femelle en termes de probabilité de féconder le prochain œuf produit. De fait, la fréquence de copulation des mâles est à son maximum avant le début de la ponte. Pour assurer leur paternité, les mâles doivent alors rester à côté de la femelle et l'empêcher de copuler avec d'autres mâles. Ce « gardiennage du partenaire » (*mate guarding*) pourrait être à l'origine de l'évolution de liens sociaux stables entre mâles et femelles. L'avantage conféré au dernier mâle avec qui la femelle copule serait à la fois à

l'origine du comportement de gardiennage mais aussi de l'investissement des mâles dans la production de nombreux éjaculats. En effet, il suffit, pour « ravir » à un rival la paternité d'une ponte, de copuler une seule fois, au moment optimal, avec sa femelle. De même, les femelles peuvent exercer un contrôle assez étendu sur la paternité de leur ponte à travers des accouplements ponctuels et furtifs. Ces deux aspects auraient largement contribué à la forte incidence des copulations hors couples chez les oiseaux socialement monogames.

Cette situation diffère radicalement de celle observée chez les mammifères (Figure 10.6). Les femelles ne restent fertiles que pendant de très courtes périodes car tous les ovules sont produits simultanément et restent viables pour une durée de temps brève,



D'après Gomendio et Roldan (1993).

environ 24 heures. Qui plus est, il n'existe pas chez les mammifères d'organes de stockage du sperme. La durée de vie des spermatozoïdes est très limitée et l'ordre des copulations n'a pas d'effet sur la probabilité de féconder les ovules, ou, chez les espèces où l'ovulation est induite par la copulation, favorise en fait le premier mâle (Gomendio *et al.* 1998). La probabilité de féconder les ovules dépend le plus souvent du nombre de spermatozoïdes par éjaculat, de leur mobilité et du moment où survient la copulation dans le cycle de la femelle. La meilleure stratégie pour les mâles est donc de copuler au moment de la période fertile, mais sans qu'il soit besoin ensuite d'empêcher la femelle de copuler avec d'autres mâles. La femelle assurant seule la gestation et la lactation, le mâle n'a alors que peu d'opportunités d'augmenter l'aptitude de sa descendance en restant avec la femelle et gagne plus en cherchant à s'accoupler avec d'autres femelles.

10.5.2 Paternité hors couple et comportement paternel

a) Un cadre théorique...

La compétition spermatique a d'importantes conséquences pour l'évolution des soins paternels. À l'évidence, la sélection naturelle devrait favoriser les mâles ne prodiguant pas de soins parentaux aux jeunes dont ils n'ont que peu de chances d'être le géniteur. Plusieurs auteurs ont ainsi fait l'hypothèse d'une relation simple entre la probabilité de paternité des mâles et l'étendue des soins qu'ils accordent à la progéniture. Westneat et Sherman (1993) ont proposé un cadre conceptuel qui lie entre eux l'effort parental des mâles, leur effort d'accouplement (c'est-à-dire leur effort pour copuler avec le maximum de femelles) et leur effort de maintien (c'est-à-dire l'effort réalisé par les mâles pour assurer leur survie jusqu'à la prochaine saison de reproduction). Ces trois efforts sont interdépendants : l'allocation de ressources (temps ou énergie) dans l'un d'entre ces efforts se fait au détriment des deux autres. Un compromis optimal fixant l'allocation à chaque effort est censé évoluer par sélection naturelle. D'un point de vue évolutif, l'existence de paternités hors couple diminue la rentabilité de l'effort parental et devrait conduire à augmenter l'effort d'accouplement et/ou l'effort de maintien. Dans le même temps, un effort d'accouplement accru peut augmenter les chances de paternité (au sein de la nichée qu'élève le mâle ou

à travers des copulations hors couple) mais réduit forcément l'effort parental.

b) ... difficile à tester

En pratique, il n'est pas forcément aisé de tester les prédictions de ce modèle au sein des populations naturelles. À l'échelle des temps écologiques, il n'est en effet pas certain qu'une augmentation du risque de paternité hors couple conduise irrémédiablement les mâles à diminuer leur effort parental : cela devrait dépendre largement de la capacité des mâles à améliorer leur performance reproductive dans l'avenir (Westneat et Sherman 1993, Wright 1998). Par exemple, si un mâle n'a que peu de chances d'améliorer son effort d'accouplement dans l'avenir et si le coût des soins paternels reste modéré, il peut avoir avantage à ne pas réduire son effort parental. Par ailleurs, une relation négative entre soins paternels et degré de paternité hors couple peut aussi être observée si les moins bons mâles sont à la fois peu capables d'empêcher leurs femelles de s'accoupler avec d'autres mâles, et peu doués pour les soins paternels, ou si la recherche de copulations hors couples (c'est-à-dire l'augmentation de l'effort d'accouplement) s'effectue aux dépens du gardiennage du partenaire et des soins paternels. De fait, les données empiriques disponibles ne permettent pas de dégager de logique d'ensemble (Kempanaers et Sheldon 1997). Si certaines études ont observé une diminution de l'effort paternel au sein des nichées comportant des poussins issus de copulations hors couple (Dixon *et al.* 1994, Weatherhead *et al.* 1995, Lifjeld *et al.* 1998, Chuang-Dobbs *et al.* 2001), d'autres n'ont pas obtenu le même résultat (Wagner *et al.* 1996, Yezerinac *et al.* 1996, Kempanaers *et al.* 1998).

Plus récemment, Kokko (1999) a proposé un nouveau modèle qui suggère que la monogamie avec soins biparentaux constituerait une stratégie stable lorsque la fréquence de paternité hors couple est faible, lorsque la femelle ne compense que partiellement la diminution de l'effort paternel et lorsque les mâles sont capables de détecter la présence de poussins issus de copulations hors couple. Ce dernier point mérite certainement un effort supplémentaire de recherche. S'il semble acquis que les mâles sont incapables de distinguer au sein d'une même nichée leurs propres jeunes de ceux engendrés par un autre mâle (Kempanaers et Sheldon 1996), l'information pourrait être obtenue de façon indirecte, par exemple, à travers l'effort du mâle à assurer sa paternité, sa perception de l'engagement de son partenaire dans

des copulations hors couple, ou à travers la densité de couples reproducteurs et la synchronisation de la reproduction. Néanmoins, l'utilisation d'une telle information par les mâles reste encore spéculative. Si les arguments en faveur d'une modulation de l'effort paternel selon la certitude de paternité existent d'un point de vue formel, les mécanismes impliqués restent à élucider. Limitées pour l'heure aux oiseaux, les recherches sont appelées à être étendues à d'autres groupes zoologiques. La comparaison avec certaines espèces de poissons présentant des soins biparentaux pourrait être particulièrement instructive.

10.6 CONFLITS FAMILIAUX

Dans ce qui précède, l'ajustement de l'effort parental a été considéré indépendamment du comportement de la progéniture. Cependant, lorsque les parents et leur progéniture ne sont pas génétiquement identiques (ce qui est le plus souvent le cas), il peut exister des conflits d'intérêt entre les deux parties sur le niveau optimal de soins (Trivers 1974, Clutton-Brock 1991). Les enfants sont alors avantagés s'ils parviennent à obtenir un niveau de soins parentaux plus important que celui qui maximise l'aptitude des parents. Or, leur succès à détourner les soins parentaux de façon exagérée ne peut se faire qu'au détriment des parents. Le conflit d'intérêt entre les parents et leur progéniture porte le plus souvent sur la durée et l'intensité des soins parentaux. Le caractère conflictuel du sevrage est facilement observable chez de nombreuses espèces, notamment chez les mammifères où les jeunes approchant l'âge de l'indépendance poursuivent avec insistance des femelles de moins en moins disposées à les allaiter. L'existence de ce conflit permet en outre d'expliquer l'évolution de toute une gamme de signaux et de comportements de sollicitation souvent extravagants qui dépassent la simple manifestation d'un besoin (Lyon *et al.* 1994, Kilner et Johnstone 1997).

10.6.1 Le modèle de Trivers...

Trivers (1974) a été le premier à proposer un modèle simple pour expliquer l'origine génétique du conflit entre parents et progéniture. Il envisage une situation où les femelles produisent à chaque épisode de reproduction un unique jeune qu'elles élèvent seules, et dans laquelle le coût des soins parentaux prodigués par les femelles se mesure en termes de diminution du potentiel de reproduction dans le futur. Considé-

rons les intérêts de chaque protagoniste au sein du couple mère-jeune. Au début, le jeune bénéficie des soins apportés par sa mère tandis que celle-ci obtient un bénéfice indirect à travers l'augmentation de l'aptitude de sa progéniture. La mère peut donc continuer à investir dans le jeune en cours d'élevage, mais à un certain point, il peut être plus avantageux pour elle de cesser cet investissement afin de pouvoir produire à nouveau un jeune. La mère posséderait alors la même proximité génétique (50 %) avec ce nouveau jeune qu'avec celui qu'elle élève déjà. Pour elle, les bénéfices et les coûts des soins parentaux ont le même poids. L'intérêt du jeune, en revanche, ne rejoint pas complètement celui de sa mère. Les bénéfices qu'il obtient des soins que lui prodigue sa mère l'avantagent lui directement. Le coût de ces soins, par contre, se mesure en progéniture que la mère n'aura pas. Or il ne possède potentiellement que la moitié de ses gènes en commun avec un frère ou une sœur issus du même père et de la même mère (un quart si le père n'est pas le même). Pour le jeune, les coûts et les bénéfices issus de la prolongation des soins maternels n'ont pas le même poids que pour la mère. Pour le jeune, les coûts sont deux fois (voire quatre fois) inférieurs à ceux que devra supporter la mère.

Considérons les coûts et les bénéfices liés au maintien des soins maternels durant le développement du jeune. La femelle devrait terminer son investissement dès lors que le rapport des coûts sur les bénéfices est supérieur à 1. Le conflit à propos de l'âge auquel le jeune doit être sevré va cependant perdurer jusqu'à ce que le coût des soins apportés au jeune soit deux fois supérieur au bénéfice que la femelle en retire, dans le cas où le prochain jeune est issu du même père. Le bénéfice devra en effet être quatre fois supérieur dans le cas où le prochain jeune est issu d'un père différent (cette logique, qui consiste à pondérer les bénéfices par un coefficient de parenté, suit en fait la règle d'Hamilton [1964a et b]). À ce stade, l'intérêt de la femelle et celui du jeune se rejoignent. Le jeune gagnera plus si la mère investit dans la production d'un frère ou d'une sœur que si elle continue à lui prodiguer des soins. Le sevrage est alors de l'intérêt des deux parties. Les parents devraient donc chercher à sevrer le jeune dès lors que les coûts des soins l'emportent sur les bénéfices alors que les jeunes ne devraient accepter le sevrage que lorsque le bénéfice des parents est deux fois (ou quatre fois) supérieur au coût pour le jeune. Selon comment le rapport coût/bénéfice varie avec l'âge du jeune, le conflit sera d'une durée plus ou moins longue (Figure 10.7).

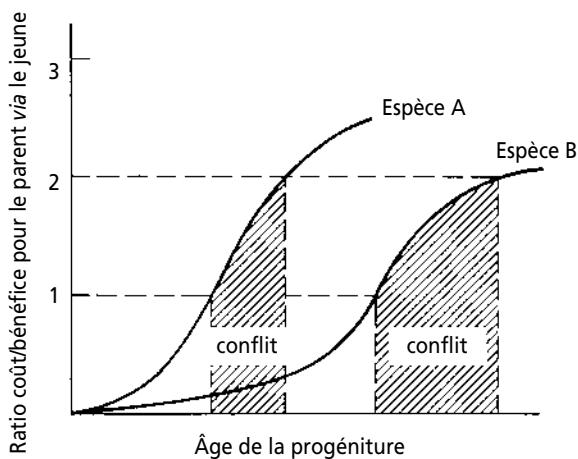


Figure 10.7 Illustration graphique du modèle de conflit parent-progéniture.

La sélection naturelle favorise les parents qui mettent fin aux soins parentaux lorsque le rapport coût/bénéfice excède 1. Le rapport des coûts et des bénéfices des soins parentaux qu'un parent obtient *via* sa progéniture augmente avec l'âge de l'enfant (plus l'enfant est âgé, plus les soins requis sont importants et moins ils contribuent à sa survie). Des différences entre espèces peuvent exister selon la rapidité de développement du jeune, la courbe de gauche se rapportant à une espèce dont le développement est plus rapide. La sélection favorise le parent qui cesse de prodiguer des soins lorsque ce rapport vaut 1, c'est-à-dire le moment où les coûts excèdent les bénéfices. Par contre, la sélection favorise un jeune qui cesse de demander des soins quand ce rapport atteint ou dépasse 2, car les coûts qu'il occasionne à son parent sont dévalués en fonction du coefficient d'apparentement qu'il a avec la progéniture de sa mère. Le conflit parent-progéniture a lieu entre les rapports coûts-bénéfices pour les parents de 1 et 2. Plus le développement du jeune est rapide, plus tôt la zone de conflit est atteinte. D'après Trivers (1974).

10.6.2 ... et ses généralisations

Le modèle original de Trivers (1974) et les différents développements qui lui ont été donnés (Alexander 1974, Parker et Macnair 1978, Parker 1985, Lazarus et Inglis 1986, Parker et Mock 1987, Tokuda et Seno 1994, Johnstone 1996; cf. Godfray 1995 et Mock et Parker 1997 pour une synthèse critique des différents modèles) impliquent l'existence d'une base génétique des comportements de sollicitation et des réponses des parents. Cette hypothèse dispose aujourd'hui d'un assez large soutien empirique, même si des données supplémentaires sont encore nécessaires (voir Kölliker et Richner 2001 pour une synthèse récente sur ce point). Au fil du

temps, plusieurs paramètres supplémentaires tels que la taille de portée, le nombre d'individus prodiguant des soins, ou encore l'âge et la valeur reproductive résiduelle des parents ont été pris en compte. Selon les hypothèses faites concernant les interactions comportementales entre parents et jeunes et les bases génétiques des sollicitations des jeunes et des réponses des parents, les modèles prédisent différents types de stratégies évolutivement stables.

10.6.3 Conflits parent-progéniture chez les busards

Sous certaines conditions, les parents peuvent conserver le contrôle du sevrage. Chez le busard cendré, *Circus pygargus*, par exemple, les parents semblent conserver en grande partie le contrôle du sevrage (Arroyo *et al.* 2002). Pour cette espèce, la période critique se situe après le premier envol des jeunes, lorsque ceux-ci ne sont pas assez efficaces pour subvenir eux-mêmes à leurs besoins. Arroyo *et al.* (2002) ont observé que la fin de la période de dépendance des jeunes était précédée d'une diminution graduelle de l'apport de proies par les adultes, alors que le succès de capture des jeunes était encore modéré. Qui plus est, les actes agressifs dirigés par les jeunes vers les adultes étaient fréquents et augmentaient lorsque les parents diminuaient leur effort nourricier, ce qui suggère que la diminution du nourrissage des jeunes par les adultes n'était pas due à un désintérêt des jeunes pour les proies mais bien la conséquence d'une modification du comportement des adultes.

10.6.4 Des conflits allant jusqu'au fratricide

Il est aussi possible, d'un point de vue théorique, que les jeunes parviennent à induire un effort parental plus important, les différents comportements de sollicitations des jeunes étant alors interprétés comme des tentatives de « manipulation » des parents par leurs jeunes (Stamps *et al.* 1978, Parker et Macnair 1979). Alternativement, un équilibre peut s'installer au sein du conflit, les jeunes étant alors censés signaler « honnêtement » à travers leurs sollicitations leurs besoins réels (Kilner et Johnstone 1997). La situation devient en fait très complexe dès lors que l'interaction ne concerne plus un parent et un jeune mais deux parents et plusieurs jeunes. Une autre sorte de conflit familial peut en effet exister. Il oppose les jeunes aux parents et les jeunes entre eux à propos de la taille de la nichée ou de la portée (Mock et Parker 1997). Si l'augmentation de la taille de la nichée peut

être à l'avantage des parents, elle tend à augmenter le degré de compétition entre les jeunes. La forme la plus aiguë de cette compétition peut aller jusqu'au fratricide, souvent appelée « réduction de la taille de la nichée » : chez un certain nombre d'espèces d'oiseaux, dans certaines circonstances, l'aîné attaque et tue, voire mange ses compagnons de nichée. Ce comportement a été particulièrement bien étudié chez les oiseaux, en particulier chez certains rapaces ainsi que chez les sulidés (fous) et les ardéidés (hérons, aigrettes ; cf. Mock et Parker 1997 et Drummond 2001 et Drummond *et al.* 2003 pour une synthèse sur le sujet). D'un point de vue formel, il semble que la compétition au sein des nichées puisse avoir une influence directe sur le niveau de sollicitation des jeunes (Royle *et al.* 2002), et sur la stabilité évolutive du conflit parents-enfants (Rodriguez-Gironés 1999). Notamment, la compétition entre poussins peut avoir les mêmes effets que le niveau de satiété sur l'intensité des sollicitations (Royle *et al.* 2002).

10.6.5 Les signaux de quémande des jeunes envers leur parent peuvent-ils être honnêtes ?

Dans ce contexte, qu'en est-il du caractère « honnête » des signalisations des jeunes (cf. chapitre 14) ? Plusieurs auteurs ont conclu que les sollicitations des oisillons reflétaient assez fidèlement leurs besoins alimentaires (Kilner 1995, Cotton *et al.* 1996, Price *et al.* 1996, Iacovides et Evans 1998, Lotem 1998) et que les parents distribuaient leur effort en fonction de l'intensité des sollicitations (Kilner 1995, Leonard et Horn 1996, Price 1998). Cependant, d'autres études (Redondo et Castro 1992, Clark et Lee 1998) ont obtenu des résultats différents. Ces travaux ont principalement concerné des espèces de passereaux, chez lesquelles les nichées comptent plusieurs oisillons. Il est alors difficile de savoir si les sollicitations sont exclusivement déterminées par les besoins des poussins ou sont influencées par le niveau de compétition au sein de la nichée. Une étude récente (Quillfeldt 2002) a réussi à éviter cet écueil en considérant l'interaction parents-enfants chez une espèce dont la taille de ponte est réduite à un œuf unique. Chez le pétrel de Wilson, *Oceanites oceanicus*, les poussins semblent modifier leurs cris en présence des parents selon leur condition corporelle et les parents répondent à l'augmentation d'intensité des sollicitations en augmentant la quantité de nourriture régurgitée au poussin. Cependant, une précédente étude (Granadeiro *et al.* 2000) sur une autre espèce d'oiseau

marin élevant aussi un unique poussin n'a pu obtenir le même résultat. Kilner (1995) a proposé de s'intéresser à un autre signal que les vocalisations des oisillons. Durant le comportement de sollicitation, les jeunes passereaux tendent leur cou et ouvrent leur bec. Chez de nombreuses espèces, l'intérieur du bec est vivement coloré et Kilner a montré chez les canaris, *Serinus canaria*, que l'intérieur du bec devenait plus rouge chez les oisillons privés de nourriture. Les parents nourrissaient préférentiellement les jeunes dont l'intérieur du bec était le plus rouge, ce qui suggère qu'ils répondent à un signal traduisant honnêtement les besoins des poussins.

Cependant, des données obtenues chez l'hirondelle rustique, *Hirundo rustica*, suggèrent une hypothèse alternative (Saino *et al.* 2000). La couleur de l'intérieur du bec des jeunes hirondelles est due à la présence de caroténoïdes, et traduirait leur degré d'immunocompétence (cf. chapitre 9). Les parents nourriraient en priorité les poussins en meilleure santé car ce sont ceux qui possèdent la plus forte valeur reproductive résiduelle. La couleur de l'intérieur du bec serait toujours un signal honnête en renseignant les parents sur l'état de santé des poussins, mais pas nécessairement sur leur état nutritionnel. Le caractère informatif des colorations a été remis en question récemment, au moins pour les espèces aviaires dont les nids sont établis à l'intérieur de cavités. La couleur vive de l'intérieur du bec des poussins aurait en fait évolué chez ces espèces du fait qu'elle améliore, dans un environnement pauvre en lumière, la visibilité des poussins. Heeb *et al.* (2003) ont manipulé les colorations de l'intérieur du bec chez des poussins de mésange charbonnière, *Parus major*, sous deux conditions de luminosité. L'intérieur du bec était peint en rouge ou en jaune. Lorsque la luminosité était forte, la couleur de l'intérieur du bec n'avait aucun effet sur le gain de poids des poussins. En revanche, les poussins dont l'intérieur du bec était peint en jaune gagnaient plus de poids que ceux dont l'intérieur du bec était peint en rouge. Ces résultats invitent à une certaine prudence quant au caractère honnête des signaux colorés impliqués dans les interactions entre les jeunes et leurs parents.

CONCLUSION

À la suite du chapitre 9 sur la sélection sexuelle, le présent chapitre illustre bien l'omniprésence des conflits d'intérêt entre les divers partenaires de toute

interaction sociale. Il serait difficile de comprendre l'évolution des régimes d'appariement si l'on ne réalisait pas que l'harmonie que l'on croit souvent voir dans ces relations n'est que le fruit de compromis entre les partenaires sexuels dont les intérêts sont toujours susceptibles de diverger. De même, il serait difficile de comprendre le comportement de réduction de la taille de la nichée si fréquemment observé chez certaines espèces d'oiseaux si l'on partait du principe que les jeunes d'une même nichée ont des intérêts évolutifs semblables. Quelles que soient les interactions, la présence même de comportements de type agressifs révèle l'existence de conflits entre les partenaires impliqués. Dans le cas des conflits parents-enfants en relation avec les conflits entre jeunes d'une même portée, nous sommes encore loin de comprendre la subtilité des processus mis en jeu, à tel point que l'on peut remettre en cause l'honnêteté des comportements de sollicitation de la part des jeunes envers leurs parentes.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- ALEXANDER R.D. – 1974, The evolution of social behavior. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, n° 5, p. 325-383.
- BIRKHEAD T.R. et MØLLER A.P. – 1992, *Sperm competition in birds, Evolutionary causes and consequences*. Academic Press Ltd, Londres.
- BRADBURY J.W. et GIBSON R.M. – 1983, « Leks and mate choice », p. 109-138, dans P. BATESON, *Mate Choice*, Cambridge University Press, Cambridge.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 1991, *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton.
- DUBOIS F. et CÉZILLY F. – 2002, Breeding success and mate retention in birds : a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 52, p. 357-364.
- EMLEN S.T. et ORING L.W. – 1977, Ecology, sexual selection and the evolution of animal mating systems. *Science*, n° 197, p. 215-223.
- GRIFFITH B., OWENS I.P.F. et THUMAN K.A. – 2002, Extra pair paternity in birds : a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, n° 11, p. 2195-2212.
- HÖGLUND J. et ALATALO R.V. – 1995, *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- KOKKO H. – 1999, Cuckoldry and the stability of biparental care. *Ecology Letters*, n° 2, p. 247-255.
- MAYNARD SMITH J. – 1977, Parental investment : a prospective analysis. *Animal Behaviour*, n° 25, p. 1-9.
- MOCK D.W. et PARKER G.A. – 1997, *The Evolution of Sibling Rivalry*, Oxford University Press, Oxford.
- SHELDON B.C. – 2000, Differential allocation : tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 397-402.
- TRIVERS R.L. – 1974, Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, n° 11, p. 249-264.
- WAGNER R.H. – 1997, « Hidden leks : Sexual selection and the clustering of avian territories », dans PARKER P.G. et BURLEY N., *Extra-pair mating tactics in birds*, p. 123-145. Ornithological Monographs, American Ornithologists' Union, Washington (D.C.).
- WEATHERHEAD P.J. et ROBERTSON R.J. – 1979, Offspring quality and the polygyny threshold : « The sexy son hypothesis ». *American Naturalist*, n° 113, p. 201-208.

QUESTIONS

1. Quels sont les mérites et les inconvénients majeurs du découpage des régimes d'appariement en quatre grandes catégories? Sur quelles bases pourrait-on établir une classification alternative?
 2. Au sein de quelles variantes des régimes d'appariement polygynes la sélection sexuelle est-elle la plus intense? Pourquoi?
 3. Sous quelles conditions la monogamie sociale pourrait-elle être facultative ou obligatoire?
 4. Que doit-on vérifier pour établir que les sollicitations des jeunes constituent des signaux honnêtes?
-

Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle

11.1 INTRODUCTION

Ils s'en vont deux par deux

« Lors du déluge, Noé fit monter dans l'arche sept couples de tous les animaux purs et un couple de tous les animaux impurs, deux par deux, un mâle et une femelle. » (Genèse 7). De même, la proportion de mâles et de femelles est souvent équilibrée dans la nature, tant au niveau de la population que de la portée, et cela quel que soit le système de reproduction et le déterminisme du sexe. Pourquoi compte-t-on généralement une femelle pour un mâle ? Quelles sont les exceptions à cette tendance générale, et que peuvent-elles nous apprendre sur les mécanismes de l'évolution ? Le but de ce chapitre est de répondre à ces questions.

Selon une vision purement proximale (mécaniste) du problème, une sex-ratio numérique équilibrée (c'est-à-dire une proportion de mâles et de femelles proche de 1:1) pourrait simplement résulter du mécanisme de détermination du sexe. En effet, si le développement en femelle ou en mâle dépend de la présence d'un chromosome sexuel, la ségrégation des chromosomes lors de la méiose conduit un individu sur deux à se développer en femelle. Par exemple, chez les mammifères, la moitié des spermatozoïdes contient un chromosome Y et peut engendrer des mâles, alors que l'autre moitié contient un X et peut donner des femelles. Toutefois, de nombreuses espèces montrent une sex-ratio équilibrée alors que le déterminisme du sexe ne dépend pas de chromosomes sexuels. À l'inverse, la sex-ratio est parfois fortement biaisée dans des espèces où le déterminisme du sexe dépend des chromosomes. Le tirage au sort des chromosomes n'est donc ni nécessaire ni suffisant pour expliquer la prévalence de sex-ratios proches

de 1:1. De manière générale, les mécanismes de détermination du sexe sont extraordinairement divers (Bull 1983), de sorte que le principe général amenant souvent à des sex-ratios équilibrées est à rechercher du côté des causes ultimes (évolutives), et non des mécanismes proximaux.

Une autre approche du problème serait d'envisager la sex-ratio comme un optimum. Par exemple, si le père et la mère doivent coopérer lors de l'élevage des petits, un nombre identique de femelles et de mâles est probablement optimal à la fois pour la population et les individus. Si, comme Noé, on n'embarque que deux animaux, mieux vaut effectivement prendre une femelle et un mâle. Toutefois, les populations naturelles comptent plus de deux individus, et dans la grande majorité des espèces le mâle et la femelle ne doivent pas obligatoirement coopérer pour élever les jeunes. À l'évidence, la monogamie et les soins biparentaux aux jeunes sont trop rares (voir chapitre 10) pour pouvoir à eux seuls expliquer la large distribution taxonomique et la fréquence élevée des sex-ratios équilibrées.

Dans la plupart des cas, il apparaît clairement qu'une sex-ratio de 1:1 n'est pas optimale pour la population. Par exemple, considérons le cas réaliste dans lequel un mâle est capable de féconder vingt femelles. Pourquoi les femelles ne sont-elles pas vingt fois plus fréquentes que les mâles ? Pourquoi gaspiller des ressources dans la production de mâles redondants et appelés à entrer en compétition, plutôt que d'investir préférentiellement dans les femelles et maximiser ainsi le taux de croissance de la population ? Dans les chapitres précédents, nous avons appris à nous méfier des arguments basés sur le bien de la population ou de l'espèce. La sélection naturelle ne peut en général pas optimiser une caractéristique de la population si cela va à l'encontre de la

sélection entre les individus ou entre les gènes, car la sélection à ces niveaux inférieurs agit sur des échelles de temps beaucoup plus courtes. Les sex-ratios constituent un exemple remarquable de ce principe fondamental de l'évolution. Nous verrons qu'une proportion de vingt femelles pour un mâle, qui serait peut-être optimale pour la croissance de la population, ne peut pas être stable car elle est immédiatement affectée par la sélection au niveau des individus. En fin de compte, la sex-ratio stable ne correspond généralement pas à un optimum pour la population, ni même à un optimum pour un groupe d'individus ou de gènes. La sex-ratio représente un état d'équilibre évolutif. C'est donc un compromis, une solution stable aux conflits d'intérêts entre les individus ou entre les gènes.

11.2 LA THÉORIE DE FISHER : UNE ALLOCATION ÉGALE DANS CHAQUE SEXE

11.2.1 Sex-ratio numérique

L'allocation selon les sexes (*sex allocation* en anglais) mesure la proportion de ressources investies dans la progéniture mâle et femelle, et exprime donc la façon dont les ressources sont divisées entre les fonctions mâle et femelle. L'argument fondamental qui montre comment la sélection naturelle façonne l'allocation selon les sexes est traditionnellement attribué au grand statisticien et généticien anglais Ronald Aylmer Fisher (Figure 11.1). Dans un paragraphe concis et relativement obscur de son fameux livre *The genetical theory of natural selection*, Fisher explique que la sex-ratio numérique est automatiquement ajustée par la sélection naturelle pour atteindre un investissement parental égal dans chaque sexe (Fisher 1930). Cet argument initia l'étude moderne de l'allocation selon les sexes. Toutefois, Edwards a récemment montré que les éléments essentiels de cet argument avaient déjà été exprimés par Charles Darwin dans la première édition de son livre *The descent of man* (1872), puis formulés mathématiquement par Carl Düsing en 1884 (Edwards 1998, 2000). Il est donc vraisemblable que cette idée circulait librement et était bien connue des spécialistes du sujet, et c'est peut-être pour cela que Fisher la traite si succinctement dans son livre.



Figure 11.1 R. A. Fisher, au moment du congrès international de génétique de 1932.
Photo gracieusement fournie par James F. Crow.

L'argument condensé de Fisher mérite d'être développé et explicité. Considérons tout d'abord un cas simplifié basé sur le nombre de mâles et de femelles produits (sex-ratio numérique), en faisant les cinq présupposés suivants :

- La production d'un descendant mâle ou femelle demande le même investissement parental.
- L'aptitude moyenne d'un descendant mâle par rapport à celle d'un descendant femelle est identique pour toutes les familles. Il n'y a donc pas de variation entre les familles quant à la valeur relative d'un fils par rapport à une fille.
- La population est à la fois de grande taille et panmixtique, ce qui veut dire que tous les accouplements ont lieu au hasard. Il n'y a donc pas de consanguinité ni de structuration génétique dans la population.
- Seuls les parents contrôlent la sex-ratio de leur progéniture, et ils sont également apparentés à leurs fils et à leurs filles.

a) Situation hors équilibre

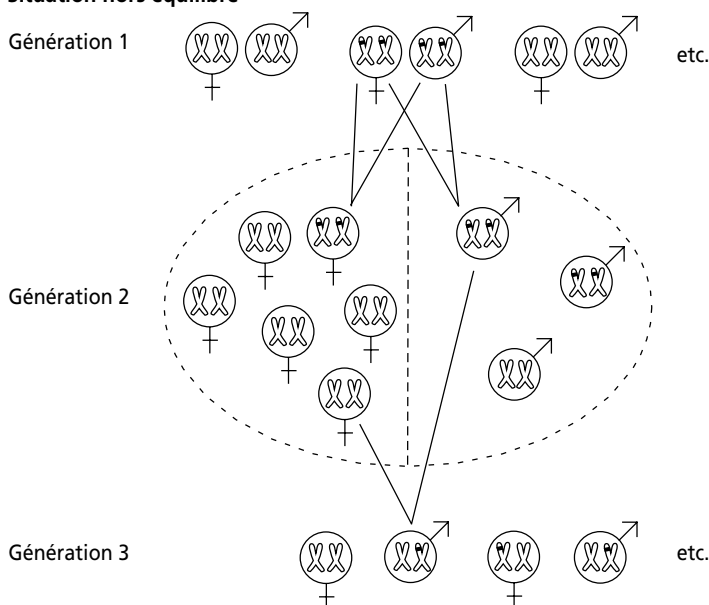
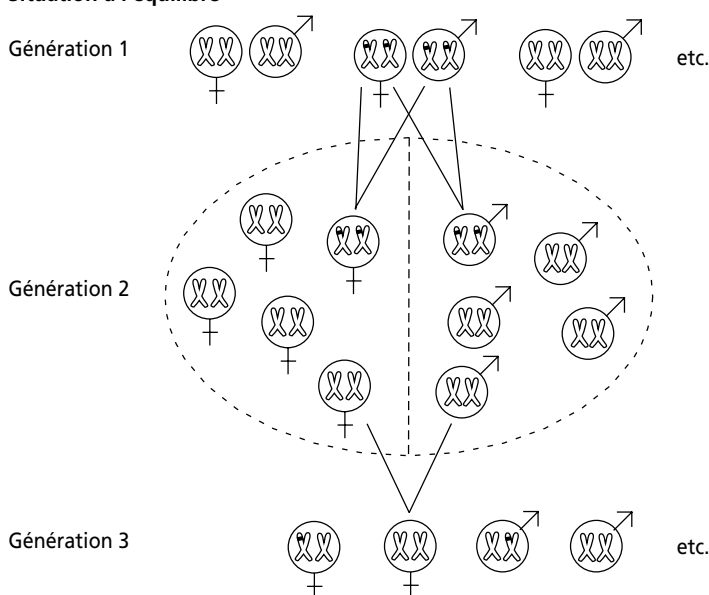


Figure 11.2 Sex-ratio numérique dans une situation simplifiée (voir texte).

b) Situation à l'équilibre



(a) Les mâles sont deux fois plus rares que les femelles. Les individus qui, comme le couple focal, produisent plus de mâles que de femelles transmettent davantage de copies de leurs gènes à la troisième génération. En effet, les mâles de la deuxième génération transmettent, en moyenne, deux fois plus de copies des gènes parentaux que les femelles, car chaque individu de la troisième génération possède un père et une mère. (b) Les mâles et les femelles sont en nombre égal. L'équilibre est atteint car les mâles et les femelles transmettent les gènes du couple focal avec la même efficacité. Les points noirs indiquent un locus présent dans les individus focaux de la génération 1 (par exemple un gène de contrôle de l'allocation sur les autosomes des parents), ainsi que quelques-unes des copies de ce locus dans les générations suivantes.

E. La sex-ratio parmi les descendants est déterminée par les gènes autosomaux des parents, et la variabilité génétique est suffisante pour assurer que les stratégies d'allocation les plus favorables existent dans la population.

Cette situation simplifiée est illustrée dans la figure 11.2. Nous examinerons plus tard diverses situations où certains des présupposés simplificateurs ci-dessus ne sont pas satisfaits (Tableau 11.1). Nous verrons que ces cas particuliers génèrent des

complications intéressantes de la théorie, et permettent souvent de faire des prédictions que l'on peut tester. En négligeant pour le moment ces complications, l'argument fondamental de la théorie des sex-ratios de Fisher peut être résumé ainsi :

1. Supposons que les mâles soient plus rares que les femelles (Figure 11.2 a).
2. Puisque chaque individu a un père et une mère, chaque sexe contribue exactement pour moitié à la composition génétique de la génération suivante. Les mâles, qui sont plus rares, ont en moyenne une contribution génétique individuelle plus importante que celle des femelles. En d'autres termes, un mâle aura en moyenne plus de descendants qu'une femelle, et transmettra donc plus de copies de ses gènes qu'une femelle, puisque les mâles sont plus rares.
3. De ce fait, des parents prédisposés génétiquement à produire des mâles ont davantage de petits-enfants.
4. Les gènes qui favorisent la production de mâles deviennent plus fréquents dans la population.
5. Les naissances mâles deviennent donc plus fréquentes, et la sex-ratio s'approche de 1:1. L'avantage lié à la production préférentielle de mâles diminue au fur et à mesure que la sex-ratio s'approche de la parité.

6. Un processus symétrique s'applique si les femelles deviennent plus rares que les mâles. Autrement dit, on peut interchanger mâles et femelles dans l'argument ci-dessus. Si ce sont les femelles qui sont initialement plus rares, elles augmentent inexorablement dans la population, jusqu'à rétablir une sex-ratio de 1:1.
7. À l'équilibre, la sex-ratio s'établit donc à une femelle pour un mâle.

Dans de telles conditions, c'est la seule sex-ratio stable. En effet, lorsque cet équilibre est atteint, les descendants mâles et femelles transmettent exactement la même proportion des gènes parentaux aux générations suivantes (Figure 11.2 b). Tant que la sex-ratio reste de 1:1 dans la population, la sélection naturelle n'a donc aucun effet sur la propension individuelle à produire davantage de mâles ou de femelles. En revanche, dès que la sex-ratio de la population dévie de 1:1, la sélection naturelle favorise les parents produisant le sexe le plus rare, ce qui rétablit l'équilibre. Autrement dit, la sélection sur les sexes dépend de leur fréquence, et cette fréquence-dépendance définit l'équilibre évolutif à une sex-ratio de 1:1. Cet équilibre est très robuste, car les pressions de sélection sont fortes et automatiques dès que la proportion de mâles et de femelles s'éloigne de 1:1. L'encart 11.1 présente un exemple

Encart 11.1

Exemple numérique de la théorie de Fisher

Considérons une population où la proportion des sexes est de 1 mâle pour 20 femelles. Les mâles ont, en moyenne, 20 fois plus de descendants que les femelles, car chaque enfant possède un père et une mère. Un mutant « tricheur » qui ne produirait que des mâles bénéficierait donc d'une aptitude 10,5 fois plus grande que celle des individus produisant la sex-ratio de la population, soit 1 mâle pour 20 femelles

Pourquoi 10,5? Supposons qu'un individu puisse avoir N descendants. À cause de la sex-ratio de 1:20, l'aptitude relative des descendants mâles est de 20, contre 1 pour celle des descendants femelles. En termes de petits-enfants, le mutant qui ne produit que des mâles a une aptitude de $N \times 20$. En revanche, les individus produisant 20 femelles pour un mâle ont une aptitude de $N \times 1/21 \times 20$ pour leurs descendants mâles, plus $N \times 20/21 \times 1$ pour leurs descendants femelles, soit de $N \times 40/21$ au total. L'aptitude relative du

mutant par rapport à celle d'un individu moyen de la population est donc de $(N \times 20)/(N \times 40/21)$, soit de $21/2 = 10,5$.

À cause de cette aptitude bien supérieure à celle des autres membres de la population, les gènes du mutant producteur de mâles vont rapidement envahir la population, et la production de mâles va augmenter. À mesure que les mâles deviennent plus fréquents, l'avantage lié à la production de mâles diminue. Lorsque la sex-ratio dans la population atteint 1:1, l'aptitude des descendants mâles est identique à celle des descendants femelles, et l'aptitude du mutant producteur de mâles est en moyenne égale à celle de tous les autres individus, quelles que soient leurs stratégies d'allocation. En effet, l'aptitude est de $N \times 1$ pour le mutant producteur de mâles, contre $f \times 1 + (N - f) \times 1 = N$ pour un individu produisant f femelles et $N - f$ mâles.

numérique simple qui illustre l'argument fondamental de Fisher : la sex-ratio numérique stable s'établit à 1:1 lorsque la production d'un mâle ou d'une femelle demande le même investissement.

11.2.2 Une question d'investissement

Contrairement au cas simplifié présenté ci-dessus, Fisher se préoccupait peu du nombre de mâles et de femelles, et basait son raisonnement sur l'investissement dans chaque sexe. Dans cet esprit, on peut généraliser l'argument pour tenir compte des cas où l'investissement pour produire un mâle ou une femelle diffère (Figure 11.3). Au lieu de compter le nombre de mâles et de femelles produits, il faut alors mesurer les ressources investies dans chaque sexe. Fisher (1930) a proposé que la sex-ratio numérique soit ajustée de telle sorte qu'à l'échelle de la population, l'allocation dans chaque sexe soit égale.

Pour illustrer la logique de cette proposition, considérons que la production d'une femelle demande un plus grand investissement que celle d'un mâle, par exemple parce que les femelles ont besoin de plus de réserves énergétiques pour pouvoir se reproduire. Si les mâles et les femelles sont en nombre

égal dans la population, les parents produisant préférentiellement des mâles sont favorisés par la sélection naturelle. En effet, l'aptitude d'un mâle est en moyenne égale à celle d'une femelle, puisque les mâles et les femelles sont en nombre égal et que chaque descendant de la troisième génération possède un père et une mère. Toutefois, comme la production d'un mâle demande moins de ressources que celle d'une femelle, les parents spécialisés dans la production de mâles pourront produire davantage de descendants. Ils auront donc une aptitude plus élevée. Si leur stratégie d'allocation des ressources a une base génétique (présupposé E ci-dessus), elle deviendra plus commune dans la population. Les mâles vont donc devenir plus nombreux, jusqu'à ce que le coût de production plus grand des femelles soit exactement compensé par leur aptitude supérieure due à leur rareté. L'équilibre stable est atteint lorsque, à l'échelle de la population, autant de ressources sont investies dans les mâles que dans les femelles, donc lorsque la sex-ratio numérique biaisée vers les mâles contrebalance exactement le coût de production plus faible des mâles (Figure 11.3).

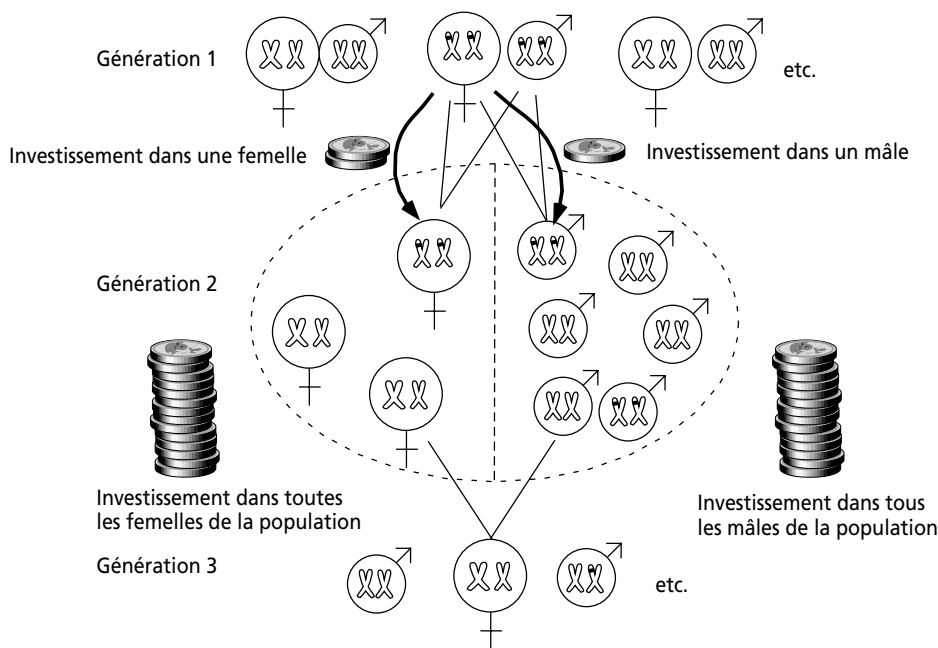


Figure 11.3 Allocation selon les sexes en tenant compte non seulement du nombre de descendants, mais aussi de l'investissement.

Dans cet exemple, une femelle demande un investissement deux fois plus grand qu'un mâle, ce qui est symbolisé par les deux pièces de monnaie. L'équilibre est atteint pour un investissement total dans chaque sexe égal à l'échelle de la population (les deux colonnes ont le même nombre de pièces de monnaie). Les femelles sont alors deux fois plus rares, et transmettent deux fois plus de gènes à la troisième génération, ce qui contrebalance exactement leur coût de production deux fois plus grand.

11.2.3 Formalisation mathématique

La théorie proposée par Fisher pour expliquer un investissement parental égal dans les deux sexes est facile à formaliser mathématiquement. Nous pouvons fixer arbitrairement la quantité de ressources requise pour produire un mâle à 1, et considérer que les ressources nécessaires pour produire une femelle représentent c fois celles pour produire un mâle. Au niveau de la population, la fraction des ressources investies dans les femelles est F , contre $(1 - F)$ pour les mâles. Dans la population, la proportion numérique des femelles est donc de F/c , et celle des mâles de $(1 - F)$. Pour une espèce diploïde, la moitié des gènes autosomaux provient du père, et l'autre moitié de la mère. En moyenne, la contribution relative de chaque individu d'un sexe donné à la composition génétique de la génération suivante est donc inversement proportionnelle au nombre relatif des individus de ce sexe dans la population, soit c/F pour les femelles et $1/(1 - F)$ pour les mâles.

On peut maintenant calculer l'aptitude W_i d'un phénotype parental i qui allouerait une fraction f_i de ses ressources dans la production de filles et une fraction $(1 - f_i)$ dans la production de fils. D'une part, le phénotype i produit des filles dans une proportion numérique de f_i/c , et ces filles auront une contribution relative de c/F à la composition génétique de la génération suivante. D'autre part, le phénotype i produit des fils dans une proportion $(1 - f_i)$, et ces fils auront une contribution relative de $1/(1 - F)$. L'aptitude relative du phénotype i avec une stratégie d'allocation des ressources f_i est donc :

$$W_i = \frac{f_i}{F} + \frac{1 - f_i}{1 - F} \quad (1)$$

Cette équation a été développée par Shaw et Mohler (1953), et on la trouve généralement sous ce nom dans la littérature. Notons toutefois que la même expression avait été publiée par Düsing 69 ans plus tôt, avant de tomber dans l'oubli (Edwards 2000).

L'équation de Shaw et Mohler exprime l'aptitude d'un parent en fonction de sa stratégie d'allocation des ressources dans ses filles et ses fils et de l'allocation globale dans chaque sexe au niveau de la population. Cette équation permet de déterminer la stratégie d'allocation qui est évolutivement stable (Figure 11.4). Nous avons vu au chapitre 3 qu'une stratégie est évolutivement stable lorsque, quand toute la population l'adopte, aucune stratégie alternative ne peut envahir la population (Maynard Smith 1982). Lorsque les parents adoptent la stratégie d'allocation cor-

respondant à la moyenne dans la population, $f_i = F$ et $W_i = 2$ quelles que soient les valeurs de F et f_i . Lorsque l'allocation au niveau de la population est biaisée en faveur d'un sexe ($F \neq 0,5$), les parents qui adoptent une stratégie d'allocation opposée à la moyenne en produisant préférentiellement le sexe le plus rare dans la population ont une aptitude supérieure à 2 (Figure 11.4). Par exemple, si $F = 0,6$, un parent ne produisant que des fils ($f_i = 0$) aura une aptitude W_i de 2,5, contre 2 pour les parents adoptant l'allocation moyenne de la population. En fait, ces parents ne produisant que des mâles font mieux que tous les phénotypes produisant des femelles (Figure 11.4). De manière générale, dès que l'allocation diffère de 1:1 dans la population, un mutant produisant préférentiellement le sexe le plus rare peut envahir la population, réduisant du même coup le biais dans la population. Cela ramène automatiquement l'allocation dans la population vers 1:1, qui est la seule solution stable. Lorsque la même quantité de ressources est investie dans les mâles et dans les femelles au niveau de la population, $F = (1 - F) = 0,5$, et $W_i = 2$ quelle que soit la stratégie d'allocation particulière des parents, c'est-à-dire indépendamment des f_i (équation 1 et figure 11.4). Lorsque l'équilibre fisherien est atteint, et dans une population de taille constante, chaque parent transmet, en moyenne, deux copies de chacun de ses gènes aux générations suivantes, quelle que soit sa stratégie d'allocation dans les descendants mâles et femelles. À l'équilibre, toutes les stratégies d'allocation individuelles sont équivalentes, et les parents sont indifférents au sexe de leur progéniture, comme l'indique la ligne horizontale lorsque $F = 0,5$ (Figure 11.4).

L'allocation stable de 1:1 définie par le modèle de Fisher est une caractéristique de la population. Elle peut être produite par n'importe quelle combinaison de stratégies individuelles. Par exemple, à l'équilibre, tous les couples pourraient diviser leurs ressources équitablement entre fils et filles, ou une moitié des couples pourrait ne produire que des fils alors que l'autre moitié ne produirait que des filles.

11.2.4 Importance de l'argument de Fisher

a) Conséquences et prédictions du modèle de Fisher

Le modèle de Fisher génère des prédictions importantes qui ne sont pas forcément intuitives. Premièrement, le modèle prédit que l'allocation stable à la fin de la période d'investissement parental n'est pas

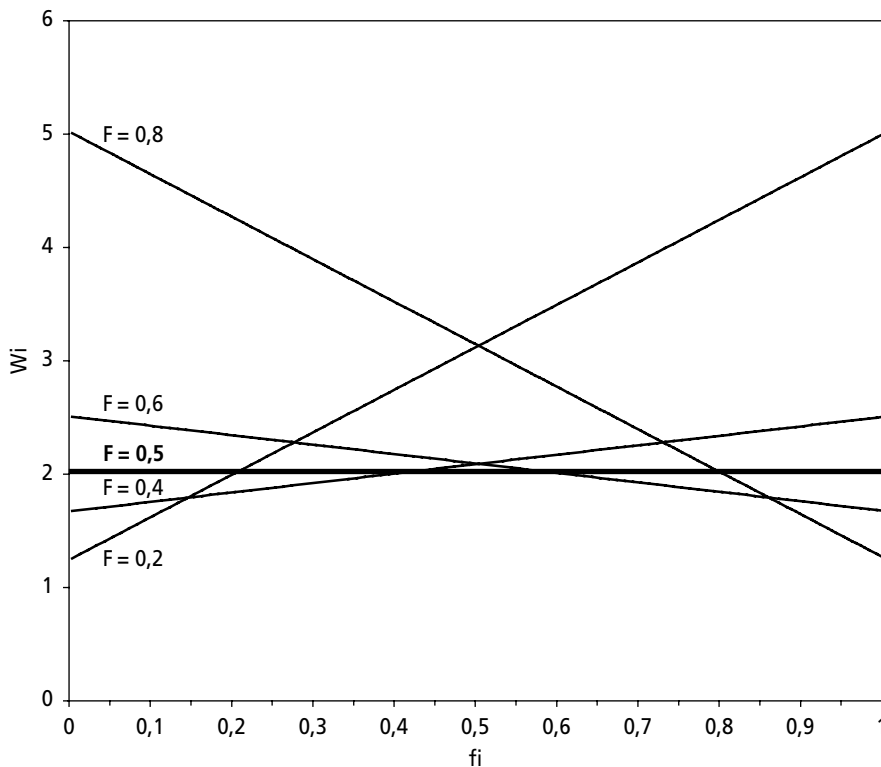


Figure 11.4 Aptitude d'un phénotype i avec une stratégie d'allocation f_i (fraction des ressources investies dans les femelles) en fonction de l'allocation dans les femelles au niveau de la population (F).

L'aptitude est exprimée par W_i , qui correspond au nombre de copies de chacun de ses gènes transmis par le phénotype (i). Une transformation simple de l'équation (1) permet d'obtenir W_i en fonction de f_i , pour différentes valeurs de F :

$$W_i = \frac{1}{1-F} + f_i \frac{1-2F}{F(1-F)}$$

Lorsque l'allocation au niveau de la population est biaisée vers un sexe ($F \neq 0,5$), les stratégies produisant préférentiellement le sexe le plus rare ont une aptitude supérieure à 2. Lorsque l'allocation au niveau de la population est équilibrée ($F = 0,5$), toutes les stratégies d'allocation individuelles f_i ont la même aptitude ($W_i = 2$). On voit bien sur cette figure que l'allocation équilibrée ($F = 0,5$) est un équilibre évolutif, et non pas un optimum individuel. En effet, une partie des individus possède une aptitude plus élevée en dehors de l'équilibre. D'après Crozier et Pamilo (1996 page 32).

affectée par la mortalité différentielle entre les sexes après l'**émancipation des jeunes**, c'est-à-dire lorsque l'investissement des parents est terminé. En effet, du point de vue des parents, le coût lié à une plus grande mortalité d'un des sexes après l'émancipation est exactement compensé par la plus grande aptitude des rares individus de ce sexe qui survivront jusqu'à la reproduction.

En règle générale, un argument similaire s'applique aux variations du régime de reproduction (polygamie, polyandrie, promiscuité), ainsi qu'à tous les facteurs qui augmentent la variance dans le succès reproducteur d'un des sexes indépendamment de l'investissement parental. Par exemple, considérons une espèce où un mâle possède en moyenne un harem de cinq femelles. Si le coût de production d'un mâle et d'une femelle est égal, la sex-ratio numérique stable

à la naissance est de 1:1. En effet, la probabilité cinq fois plus faible qu'un mâle devienne un individu reproducteur est contrebalancée par l'aptitude cinq fois plus grande des mâles qui parviennent à obtenir un harem.

Une deuxième prédiction importante du modèle est qu'il doit y avoir un compromis entre le nombre de descendants et leur coût, de sorte que l'allocation dans les deux sexes soit égale à l'échelle de la population. Si le coût de production diffère entre les sexes, il n'y aura donc pas le même nombre de mâles et de femelles. Par exemple, si le coût de production d'un mâle est plus grand que celui d'une femelle, les femelles devraient être plus nombreuses que les mâles. Il faut noter que dans ce compromis entre nombre et investissement, seuls les coûts payés par les parents comptent. Par exemple, si une différence de taille à l'âge

adulte est due à l'acquisition de ressources par les descendants après qu'ils se sont émancipés des parents, cela n'a aucune influence sur la sex-ratio à la fin de la période d'investissement parental.

b) Validation de ces prédictions

Globalement, les données sur l'allocation de nombreuses espèces confirment la validité et la robustesse du raisonnement de Fisher. Dans la majorité des espèces animales, le coût pour produire un mâle est similaire au coût pour produire une femelle. Souvent, ce coût se limite à la ponte d'un œuf, et dans les espèces avec soins parentaux, la production d'un fils ou d'une fille nécessite en général la même quantité de ressources. En accord avec le raisonnement de Fisher, la sex-ratio numérique à la naissance est proche de 1:1 dans la plupart des espèces d'insectes, de batraciens, de lézards, d'oiseaux et de mammifères (Trivers 1985). Cette tendance générale se retrouve dans des espèces avec des régimes de reproduction très divers (monogamie, polygamie, polyandrie, promiscuité), ainsi que parmi les espèces où les sexes souffrent d'une mortalité différentielle après la période d'investissement parental, comme chez beaucoup de mammifères. Chez ces espèces, la sex-ratio numérique à la naissance et l'allocation parentale dans chaque sexe restent équilibrées, alors que la sex-ratio numérique à l'âge adulte et la sex-ratio opérationnelle lors des accouplements peuvent dévier fortement de 1:1. Finalement, dans diverses espèces, comme chez certaines guêpes solitaires, on observe un compromis entre la proportion numérique d'un sexe et son coût de production (Trivers 1985). Lorsqu'un sexe est plus coûteux à produire que l'autre, la sex-ratio numérique à la naissance est en général biaisée en faveur du sexe le moins cher à produire, de sorte que l'allocation totale dans chaque sexe soit équilibrée. Toutes ces données confirment la généralité et le bien-fondé du raisonnement de Fisher.

c) Importance historique

Il vaut également la peine de relever la portée historique de l'argument de Fisher. Fisher a proposé une approche de type économique pour expliquer un investissement égal dans chaque sexe à l'échelle de la population. Son argument, qui est à la fois simple et subtil, a joué un rôle capital dans le développement de la biologie de l'évolution, car il a des implications profondes (Edwards 1998). Premièrement, il démontre qu'une caractéristique importante de la population

comme la sex-ratio, qui était souvent présentée comme une cible de la sélection de groupe, peut être entièrement déterminée par la sélection naturelle agissant sur les individus. Deuxièmement, il représente l'exemple canonique d'une stratégie évolutivement stable (SÉS), c'est-à-dire d'un équilibre évolutif qui ne peut pas être envahi par d'autres stratégies (Maynard Smith 1982). Il est d'ailleurs utilisé comme tel dans le chapitre 3. Troisièmement, il initia l'étude de l'investissement parental (voir chapitre 10). Finalement, par son influence sur des auteurs tels que Robert L. Trivers, George C. Williams, William D. Hamilton ou Richard Dawkins, il joua un grand rôle pour promouvoir l'idée moderne que la sélection naturelle au niveau des gènes est le mécanisme fondamental de l'évolution.

11.3 UNE THÉORIE GÉNÉRALE

11.3.1 Les limites du modèle de Fisher

Le modèle fisherien de base fait le présupposé d'un **retour sur investissement** linéaire : si un parent double l'investissement dans la production d'un sexe, il double également le nombre de copies de ses gènes qui seront transmises par ce sexe (Frank 1990). Le concept de retour sur investissement est central dans tous les modèles d'optimisation en écologie comportementale, et le glossaire en fournit une définition générale. Dans le contexte de l'allocation selon les sexes, le retour sur investissement correspond au nombre de copies de gènes transmises par les individus qui contrôlent l'allocation divisé par l'investissement dans les nouveaux mâles et femelles.

Le présupposé d'un retour sur investissement linéaire est probablement souvent adéquat quand les ressources sont divisées entre beaucoup de descendants qui s'accouplent au hasard, et quand le nombre de descendants peut être précisément ajusté aux ressources disponibles. Par exemple, si un individu qui double les ressources investies dans les mâles produit deux fois plus de fils qui s'accoupleront au hasard, il double son aptitude. Toutefois, l'aptitude des parents n'augmente pas toujours de façon linéaire en fonction de l'investissement dans chaque sexe, et dans certains cas la fonction liant l'aptitude à l'investissement est différente pour la progéniture mâle et femelle. Divers facteurs peuvent affecter le retour sur investissement associé à la production de mâles et de

TABEAU 11.1 FACTEURS QUI PEUVENT FAIRE VARIER LE RETOUR SUR INVESTISSEMENT
ASSOCIÉ À LA PRODUCTION D'UN MÂLE OU D'UNE FEMELLE.

Ces facteurs peuvent provoquer un biais d'allocation à l'échelle de la population. De plus, si ces facteurs varient entre les familles, ils peuvent résulter en une spécialisation des familles dans la production d'un sexe ou l'autre (paragraphe 11.4 et figure 11.6).

Facteur	Prédictions principales
Condition parentale et facteurs écologiques locaux	Spécialisation conditionnelle des familles dans la production du sexe avec le meilleur retour sur investissement (paragraphe 11.5).
Asymétries de parenté	À l'échelle de la population, biais vers le sexe le plus apparenté au parti qui contrôle l'allocation. Chez les hyménoptères sociaux, biais vers les femelles si les ouvrières contrôlent l'allocation. Si l'asymétrie de parenté varie entre les familles, biais vers les femelles dans les familles où l'asymétrie de parenté est grande, et vers les mâles dans les familles où l'asymétrie de parenté est petite (paragraphe 11.6).
Compétition entre mâles apparentés	Biais vers les femelles (paragraphe 11.7).
Compétition entre femelles apparentées	Biais vers les mâles (paragraphe 11.7).
Coopération entre mâles apparentés	Biais vers les mâles (paragraphe 11.7).
Coopération entre femelles apparentées	Biais vers les femelles (paragraphe 11.7).
Hérédité non mendélienne du locus de contrôle	Biais vers le sexe qui transmet le locus de contrôle (paragraphe 11.8).
Parasites et éléments génétiques égoïstes	Biais dépendant de la fréquence, de l'efficacité et du mode de transmission des parasites (paragraphe 11.8).

femelles (Tableau 11.1), et ces cas seront décrits en détail dans la suite de ce chapitre (paragraphe 11.5 à 11.8).

À titre d'exemple, voici une situation où le retour sur investissement est non linéaire pour l'un des sexes. Considérons une espèce peu féconde, où les parents n'ont qu'un seul petit par cohorte. Le nombre de descendants ne peut donc pas être ajusté aux ressources de manière optimale. Un investissement supplémentaire dans un individu peut résulter en une augmentation d'aptitude différente pour un mâle ou une femelle. Par exemple, une jeune guêpe femelle peut avoir une aptitude qui augmente linéairement si elle reçoit des ressources supplémentaires, alors qu'un mâle plus gros voit ses performances stagner. À l'inverse, un supplément de ressources durant la croissance peut profiter davantage à un jeune cerf qu'à une jeune biche, à cause de la compétition entre les mâles (paragraphe 11.5.2). Dans ces situations particulières, le retour sur investissement n'est plus linéaire, et il diffère entre les sexes. Le modèle de Fisher ne s'applique plus, car les parents qui doublent l'investissement dans un sexe ne doublent pas le nombre de copies de leurs gènes qui seront transmises par ce sexe. Plus généralement, le modèle de Fisher ne prend pas en compte tous les facteurs et

toutes les contraintes qui peuvent faire varier le rendement (en termes d'augmentation d'aptitude) associé à un investissement de ressources dans la progéniture mâle ou femelle.

11.3.2 Le principe du « retour sur investissement » égal

a) Fisher généralisé

On peut généraliser le raisonnement de Fisher pour tenir compte de tous les facteurs qui font varier la valeur relative des mâles et des femelles. La logique de base consiste à estimer la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre les gènes du parti qui contrôle l'allocation selon les sexes, pondérée par les ressources investies. L'argument général suivant s'applique à l'allocation entre les sexes au niveau de la population : *l'allocation selon les sexes dans la population est évolutivement stable lorsque l'aptitude inclusive des individus (ou des gènes) qui contrôlent l'allocation augmente exactement de la même façon quand une quantité marginale de la ressource limitante est investie dans la production de mâles ou de femelles* (Figure 11.5).

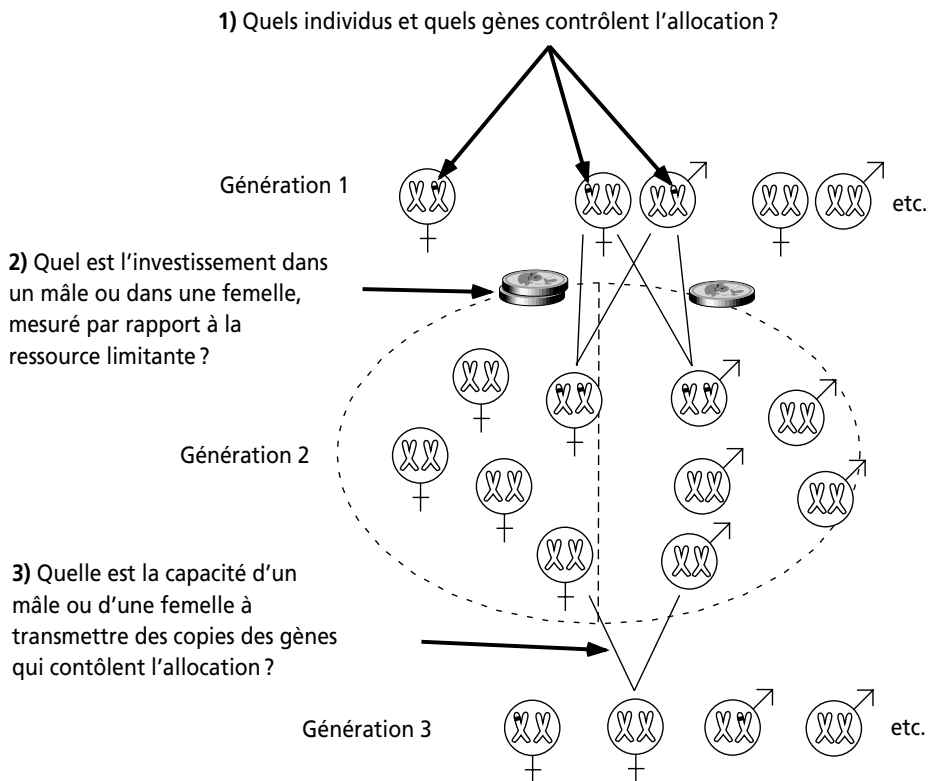


Figure 11.5 Allocation selon les sexes et retour sur investissement.

L'évolution de l'allocation dépend du retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle. Il faut donc examiner la transmission des gènes du parti qui contrôle l'allocation, en fonction de l'investissement dans les mâles et les femelles. Pour le parti qui contrôle l'allocation (1), le retour sur investissement dépend de l'investissement dans les mâles et les femelles (2) et de la capacité de ces mâles et femelles à transmettre des copies de ses gènes (3). Divers facteurs peuvent faire varier le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle (voir le tableau 11.1). Les points noirs symbolisent des loci de certains individus de la génération 1 qui pourraient influencer l'allocation, ainsi que quelques-unes des copies de ces loci dans les générations suivantes.

C'est le **critère de valeur marginale égale**. L'équilibre est atteint lorsque l'augmentation d'aptitude inclusive résultant d'un investissement marginal dans un mâle ou une femelle est identique. Un investissement marginal est simplement un très petit investissement, et la valeur marginale correspond à l'augmentation d'aptitude résultant de ce très petit investissement supplémentaire. Le **critère de valeur marginale égale** a été formalisé mathématiquement par Charnov (1979) et exprimé sous diverses formes par de nombreux auteurs (par exemple Trivers 1985, Frank 1990, Bourke et Franks 1995, Frank 1998). Mathématiquement, le critère de valeur marginale égale est exprimé par une équation très similaire à l'équation de Shaw et Mohler, généralisée à toutes les fonctions de retour sur investissement, y compris les cas non linéaires (voir par exemple Frank 1998). L'augmen-

tation d'aptitude pour un investissement marginal correspond simplement à la dérivée de la fonction liant le retour à l'investissement. L'allocation est stable quand les individus qui la contrôlent ont le même retour sur investissement lorsqu'ils produisent un mâle et lorsqu'ils produisent une femelle. À l'équilibre, l'aptitude gagnée en investissant plus de ressources dans un sexe est exactement compensée par l'aptitude perdue en n'investissant pas ces ressources dans l'autre sexe. La fréquence-dépendance, qui est le principe fondamental dans l'argument de Fisher, est maintenue. En revanche, l'équilibre stable ne correspond plus à une allocation de 1:1 si la fonction liant l'aptitude aux ressources investies a une forme différente pour les mâles et les femelles (Frank 1990). *C'est le retour sur investissement qui doit être égal, et non pas l'allocation globale dans la population.*

b) Ce qu'apporte cette généralisation

Ce modèle général apporte deux éléments nouveaux par rapport au modèle de Fisher (Figure 11.5). Premièrement, il permet de tenir compte des cas où l'allocation selon les sexes n'est pas contrôlée par les gènes autosomaux des parents. Cela revient à relâcher les présupposés D et E définis plus haut (paragraphe 11.2.1). Le modèle permet d'adopter le point de vue du parti qui contrôle l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle, quel que soit ce parti. Le contrôle peut donc être exercé par un ou plusieurs individus, par exemple la mère, le père, ou d'autres membres du groupe social (paragraphe 11.6). Les jeunes eux-mêmes pourraient également influencer la détermination de leur propre sexe ou la quantité de ressources qu'ils reçoivent. De plus, dans certains cas, les gènes qui contrôlent la sex-ratio sont transmis différemment des autres gènes (paragraphe 11.8). Le modèle s'applique alors en examinant spécifiquement la transmission de ces gènes de contrôle.

Deuxièmement, le modèle permet de tenir compte de toutes les particularités qui affectent la valeur relative des mâles et des femelles, en termes de transmission des gènes du parti qui contrôle l'allocation. En examinant directement la transmission des gènes en fonction de l'investissement, le modèle permet donc de traiter les cas où les présupposés A, B et C définis plus haut ne sont pas satisfaits. En particulier, le modèle peut s'appliquer aux situations où l'aptitude d'un fils ne varie pas de la même façon que celle d'une fille en fonction de l'investissement parental, et où les fonctions reliant l'aptitude et l'investissement total dans chaque sexe ne sont pas linéaires. Suivant les espèces et les populations, les facteurs qui affectent le retour sur investissement peuvent dépendre de la génétique, de la socialité, des conditions écologiques locales, des traits d'histoire de vie, du système de reproduction, et de toutes les interactions entre individus apparentés (Tableau 11.1).

c) L'importance du facteur limitant

Divers types de ressources sont investis dans la production des mâles et des femelles. Dans tous les modèles d'allocation selon les sexes, y compris celui de Fisher, l'investissement dans les différents sexes doit être mesuré par rapport à la ressource principale qui limite la production de nouveaux individus. On considère souvent que le **facteur limitant** est la quantité d'énergie à disposition pour produire les jeunes. Toutefois, suivant les cas, une ressource plus spécifique peut limiter la production de descendants. Il pour-

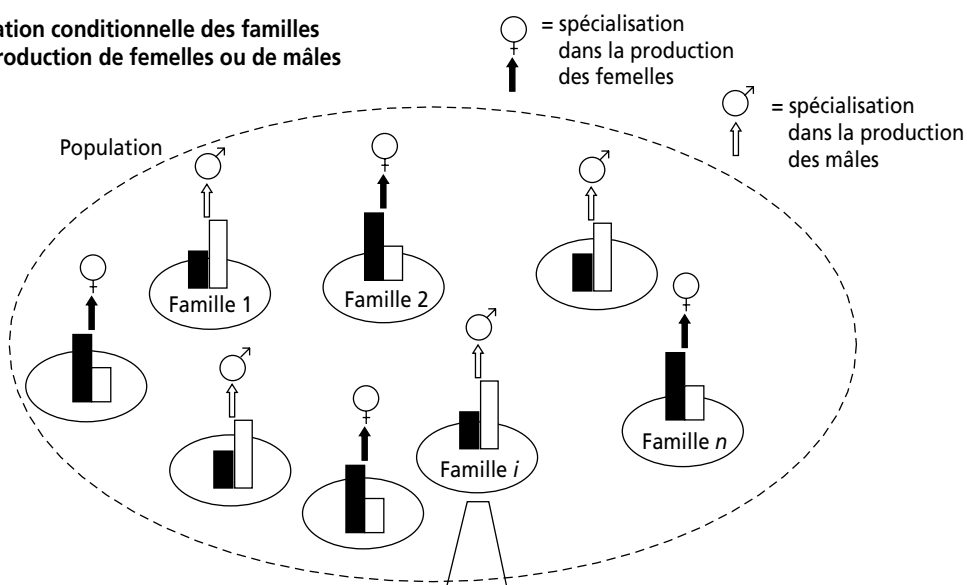
rait par exemple s'agir de certains éléments nutritifs (protéines, minéraux, oligo-éléments), du nombre d'œufs à disposition, du nombre de sites de reproduction, voire même du temps ou de l'espace dans le nid (Rosenheim *et al.* 1996).

11.3.3 Allocation dans la population et dans la famille

Le modèle général décrit ci-dessus permet de prédire quelle devrait être l'allocation dans chaque sexe à l'échelle de la population. Toutefois, le modèle est souvent difficile à appliquer. En pratique, il peut être ardu de déterminer qui contrôle l'allocation selon les sexes, quelles sont les ressources limitantes, quel est le coût de production de chaque sexe, et comment l'aptitude inclusive des individus ou des gènes qui contrôlent l'allocation augmente lors de la production d'un mâle ou d'une femelle. De plus, l'allocation globale dans la population peut être affectée par de nombreux facteurs corrélés, et il est donc souvent difficile d'évaluer l'impact réel de facteurs précis. Finalement, le problème est encore plus complexe si le retour sur investissement pour la production d'un mâle ou d'une femelle varie entre les familles, et si les ressources sont distribuées irrégulièrement (voir ci-dessous). Différents groupes d'individus peuvent alors adopter différentes stratégies en fonction de ces variations. Dans ce cas, il devient très difficile de prédire l'allocation globale dans chaque sexe à l'échelle de la population, qui dépend beaucoup de la distribution des variations entre les familles. En règle générale, la théorie prédit une allocation dans chaque sexe égale pour les espèces où les individus sont très féconds, et des biais d'amplitude variable pour les espèces où les individus sont peu féconds (Frank 1987, 1990).

En revanche, la théorie générale fait souvent des prédictions claires sur les variations d'allocation entre les familles ou les groupes (Figure 11.6). Si le retour sur investissement varie entre les familles, la théorie générale prédit que certaines familles devraient se spécialiser dans la production d'un sexe ou l'autre. *En fonction des conditions, les familles devraient simplement produire préférentiellement le sexe qui rapportera le plus grand retour sur investissement.* La logique de cette approche est développée plus en détail dans la figure 11.6 et dans le paragraphe suivant (11.4). Les prédictions sur les variations d'allocation entre les familles sont plus robustes et plus faciles à tester que les prédictions sur l'allocation globale dans la

(a) Spécialisation conditionnelle des familles dans la production de femelles ou de mâles



(b) Retour sur investissement pour la famille i

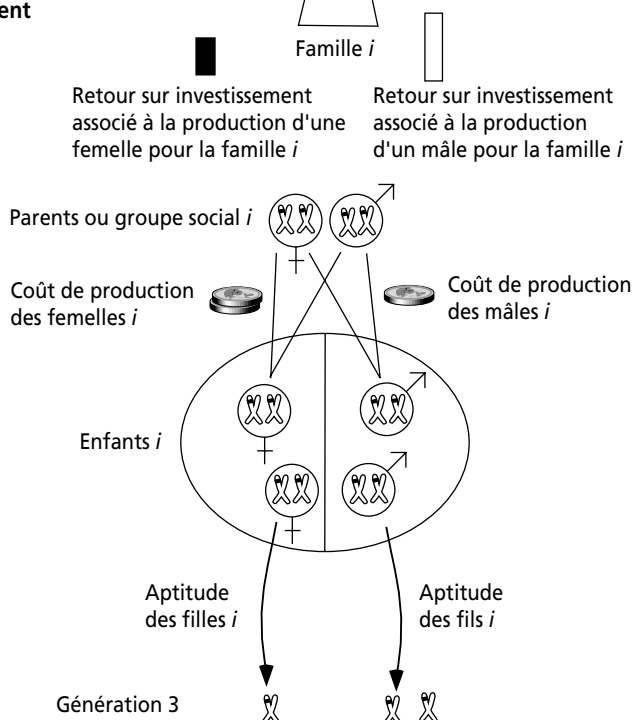


Figure 11.6 Allocation conditionnelle en fonction des variations du retour sur investissement.

(a) La théorie prédit des variations d'allocation entre les familles si le retour sur investissement associé à la production de chaque sexe varie entre les familles. Chaque famille devrait simplement se spécialiser dans la production du sexe avec le plus grand retour sur investissement, relativement à la moyenne de la population. **(b)** Le retour sur investissement dépend du coût de production et de l'aptitude des fils et des filles, ainsi que des degrés de parenté. Si ces facteurs varient entre les familles, une spécialisation conditionnelle peut en résulter.

population (Chapuisat et Keller 1999, West et Sheldon 2002). Cette approche représente actuellement la voie la plus fructueuse pour tester la théorie de l'allocation selon les sexes.

Dans le reste de ce chapitre, nous examinerons différentes applications particulières de la théorie générale. La théorie permet parfois de faire des prédictions sur l'allocation globale à l'échelle de la population.

Plus souvent, la théorie permet de prédire des variations d'allocation entre les familles. De nombreuses données empiriques permettent de tester ces prédictions. Les tests sont parfois corrélationnels, et parfois expérimentaux. Ils permettent d'examiner si la logique, les présupposés et les hypothèses implicites de la théorie de l'allocation selon les sexes sont valides. Les données empiriques permettent aussi d'évaluer si certaines contraintes, comme le déterminisme du sexe ou le coût de la manipulation de la sex-ratio, limitent la précision de l'adaptation par sélection naturelle.

11.4 VARIATIONS ENTRE LES FAMILLES ET AJUSTEMENT CONDITIONNEL DE L'ALLOCATION

Comme évoqué ci-dessus, le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle peut varier entre les couples, ou entre des familles qui coopèrent pour élever des descendants (Figure 11.6). Pour certaines familles, la production d'un mâle peut être relativement plus profitable que celle d'une femelle, alors que la situation inverse s'applique à d'autres familles de la même population. En termes économiques, pour certaines familles, la valeur marginale des mâles est plus forte que celle des femelles. Pour d'autres familles de la même population, c'est au contraire la valeur marginale des femelles qui est plus forte que celle des mâles (Figure 11.6). Dans ce cas, les premières familles devraient allouer leurs ressources dans les mâles, alors que les secondes devraient préférentiellement investir dans les femelles. La théorie prédit donc que les familles devraient adopter une stratégie d'allocation conditionnelle, et se spécialiser dans la production d'un sexe. En fonction de la situation, elles devraient investir préférentiellement dans le sexe qui augmentera le plus leur aptitude inclusive (Figure 11.6).

Trivers et Willard (1973) furent les premiers à proposer que les parents puissent allouer les ressources de manière conditionnelle, en fonction du niveau des ressources qu'ils peuvent investir dans leur progéniture. Si un investissement parental supplémentaire profite davantage à l'un des sexes, alors les parents avec des ressources abondantes devraient investir préférentiellement dans ce sexe. Par exemple, quand seuls les mâles les plus gros deviennent dominants et monopolisent une grande part de la

reproduction, les mères en très bonne condition et capables de faire de très gros descendants devraient produire préférentiellement des fils. À l'origine, ce modèle a été développé pour les mammifères polygames qui ne font qu'un petit par portée, comme certains ongulés. Le modèle requiert que les fonctions liant l'aptitude des descendants à l'investissement parental diffèrent entre mâles et femelles. Il suppose également que les ressources totales varient entre les couples, et que le nombre de descendants soit limité.

De manière plus générale, de nombreux facteurs écologiques, génétiques et sociaux peuvent faire que le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle varie entre les familles (tableau 11.1 et figure 11.6). Par exemple, il peut y avoir des variations entre les familles dans la qualité de la mère ou du père, dans le type de ressources disponibles, dans les coûts et bénéfices liés aux interactions entre individus apparentés, ou dans les degrés de parenté envers chaque sexe. Dans toutes ces situations, les variations entre familles peuvent provoquer une spécialisation conditionnelle des familles dans la production du sexe qui leur est le plus profitable. Les prédictions d'allocation conditionnelles dépendent donc de particularités de l'écologie, de la génétique, du système de reproduction, ou des composantes biodémographiques. Dans certains cas, les prédictions sont difficiles à établir, car elles dépendent de l'interaction entre la distribution des ressources, la taille de la portée, et l'effet qu'un investissement dans la reproduction présente aura sur la reproduction future. La précision de l'ajustement de l'allocation dans les familles peut aussi être limitée par diverses contraintes liées aux mécanismes de détermination du sexe et au coût de la manipulation. Malgré ces difficultés, les prédictions d'allocation conditionnelles selon les familles sont souvent robustes, et les tests empiriques sont puissants.

11.5 CONDITION PARENTALE ET FACTEURS ÉCOLOGIQUES LOCAUX

Dans ce paragraphe, nous allons examiner quatre cas où le retour sur investissement pour la production d'un descendant mâle ou femelle varie en fonction de la condition parentale et de facteurs écologiques locaux. La théorie prédit une allocation conditionnelle qui varie entre les familles (Figure 11.6), en fonction de l'attractivité du père (11.5.1), de la

qualité de la mère (11.5.2), de la quantité de ressources disponibles (11.5.3), ou du besoin d'assistants chez des espèces où les descendants d'un seul sexe assistent leurs parents lors de l'élevage des jeunes (11.5.4). Pour chacun de ces quatre cas, nous ferons un bref rappel de la théorie, puis examinerons dans quelle mesure les données empiriques confirment les prédictions théoriques.

11.5.1 Attractivité du père chez les oiseaux

Chez les oiseaux, la théorie prédit que l'allocation dans les familles devrait varier en fonction de l'attractivité et de la qualité du père. En effet, si l'attractivité est héritable, une augmentation de l'attractivité du père profite davantage aux descendants mâles. De plus, le succès reproducteur des mâles est en général plus variable que celui des femelles, car la monogamie génétique stricte est rare (chapitres 9 et 10). Si les femelles choisissent leurs partenaires en fonction de critères de qualité, les mâles de meilleure qualité peuvent obtenir une part disproportionnée de la reproduction, alors que les mâles de moindre qualité n'ont qu'une faible probabilité d'obtenir des accouplements. De manière générale, l'aptitude d'un fils devrait donc fortement dépendre de la qualité et de l'attractivité de son père. En revanche, l'aptitude d'une fille dépend beaucoup moins de la qualité du père, car la variance dans le succès reproducteur des femelles est plus faible. Il s'ensuit que, si elle peut contrôler le sexe de sa descendance, une femelle qui s'est accouplée avec un mâle attractif et de bonne qualité devrait produire préférentiellement des fils, particulièrement si l'attractivité est héritable. Ces fils auront une aptitude beaucoup plus élevée que celle des fils produits par des pères peu attractifs ou de moins bonne qualité. Par contre, une femelle qui s'est accouplée avec un mâle de faible qualité devrait produire préférentiellement des filles, car leur aptitude ne sera que légèrement plus faible que celle des filles avec un père de haute qualité.

Ces prédictions ont été testées dans onze études portant sur huit espèces d'oiseaux (West et Sheldon 2002). Les critères utilisés pour mesurer l'attractivité des mâles variaient beaucoup selon les études, allant du taux de survie hivernal au niveau de testostérone, en passant par la brillance du plumage dans les UV, la variété du répertoire vocal, la longueur des rectrices externes, la largeur de la bande pectorale, la taille de la tache frontale, ou même la couleur des bagues! Un biais significatif vers la production de mâles lors-

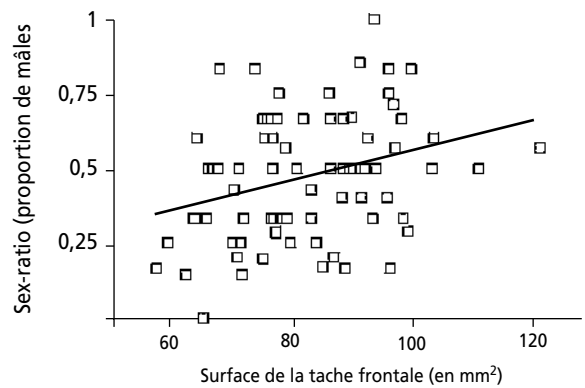


Figure 11.7 Allocation conditionnelle en fonction de l'attractivité du père chez le gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis*.

La tache frontale blanche des mâles adultes est un caractère sexuel secondaire. Les mâles avec une grande tache frontale ont un succès reproducteur plus élevé, et une plus grande probabilité d'être polygames. Il y a une corrélation positive entre la taille de la tache frontale du père et la proportion de mâles dans sa couvée ($R^2 = 0,08$, $p < 0,01$, $N = 79$ couvées).

D'après Ellegren *et al.* (1996).

que le père est attractif a été détecté dans huit des onze études. Par exemple, chez le gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis*, la proportion de mâles dans la couvée augmente avec la taille de la tache frontale du père (figure 11.7, Ellegren *et al.* 1996). West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse pour évaluer les résultats des diverses études de manière globale. Ils ont ainsi montré que, dans l'ensemble, il y a une allocation conditionnelle dans la direction prédite par la théorie, avec une augmentation de la proportion de fils lorsque le père est attractif (voir la figure 11.15). Il faut toutefois relever que, même si elle a un effet significatif, l'attractivité du père n'explique que 4% de la variance dans la sex-ratio (West et Sheldon 2002). De plus, les résultats varient parfois entre différentes populations de la même espèce (Svensson et Nilsson 1996, Sheldon *et al.* 1999, Leech *et al.* 2001).

11.5.2 Statut social de la mère chez les cerfs et les primates

La condition maternelle peut aussi influencer l'allocation selon les sexes. Toutefois, les prédictions sont plus difficiles à établir, car elles dépendent de particularités des composantes biodémographiques. Dans certains cas, une augmentation des ressources maternelles pourrait profiter davantage aux mâles qu'aux

femelles, par exemple si la sélection sexuelle sur la taille des mâles est forte (Trivers et Willard 1973). Si le nombre de petits par génération est faible, les mères en bonne condition devraient alors se spécialiser dans la production de mâles, et celles en moins bonne condition dans la production de femelles. Cette prédiction a été testée chez de nombreuses espèces d'ongulés. Sur l'île de Rum, en Écosse, une population de cerfs élaphe *Cervus elaphus* est suivie depuis 1971. Une première étude a montré un biais dans la direction attendue, en fonction du rang social de la mère (Clutton-Brock *et al.* 1984). Premièrement, les mâles nés de mères dominantes avaient un succès reproducteur beaucoup plus élevé que les mâles nés de mères occupant des positions subordonnées. En revanche, le succès reproducteur des femelles n'était pas corrélé avec le rang social de leur mère. Deuxièmement, en accord avec les prédictions de Trivers et Willard (1973), la proportion de mâles à la naissance était fortement corrélée avec le rang social de la mère, les mères dominantes faisant plus de mâles. Toutefois, le suivi ultérieur de cette population a montré que cet effet a ensuite disparu au cours du temps (Kruuk *et al.* 1999). La proportion de naissances mâles a chuté pour les femelles dominantes, tout en restant constante pour les femelles subordonnées. Cette diminution dans la production de mâles était corrélée à une augmentation de la densité des cerfs (figure 11.8), ainsi qu'à un accroissement des pluies hivernales. Kruuk et ses collègues ont proposé que le stress alimentaire associé à la densité et au climat avait provoqué une mortalité plus élevée des fœtus mâles, et que l'effet de ces variables environnementales avait masqué l'allocation conditionnelle selon le statut social de la mère. Plus généralement, les résultats obtenus dans plus de quinze espèces d'ongulés sont très variables (Hewison et Gaillard 1999). Certaines études ont montré que les mères en bonne condition produisent davantage de mâles, d'autres n'ont pas détecté d'association, et d'autres ont même détecté une corrélation inverse. Les études chez les cerfs, les porcs et les chevreuils indiquent aussi que la relation entre sex-ratio et condition maternelle varie au sein de la même espèce. Il semble donc que l'effet de la condition maternelle sur la sex-ratio dépende de divers facteurs, et varie selon les conditions environnementales. Par exemple, un investissement accru dans la reproduction peut affecter le succès reproducteur futur de la mère de manière variable, en fonction des conditions environnementales et démographiques. La grande variabilité des résultats obtenus chez les ongulés peut

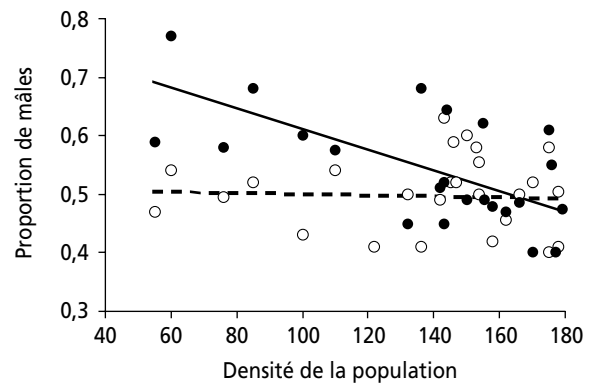


Figure 11.8 Allocation conditionnelle en fonction du statut social de la mère chez le cerf élaphe *Cervus elaphus*.

Les ronds noirs et la ligne continue représentent la proportion moyenne de mâles nés de femelles dominantes (chaque rond correspond à une année). Les ronds blancs et la ligne pointillée indiquent la proportion moyenne de mâles nés de femelles subordonnées. On voit que les femelles dominantes ont produit préférentiellement des mâles quand la densité de cerfs était faible, mais que cet effet a disparu lorsque la densité des cerfs a augmenté. Notons que ces données corrélationnelles ne démontrent pas un lien de causalité. D'après Kruuk *et al.* (1999).

aussi s'expliquer par le fait que peu d'espèces remplissent toutes les conditions du modèle de Trivers et Willard. Il s'agit en particulier des espèces polygynes et à fort dimorphisme sexuel, comme le cerf, le mouflon et le daim. Toutefois, même chez ces espèces, une allocation conditionnelle en accord avec les prédictions de Trivers et Willard n'est que rarement observée (Hewison et Gaillard 1999).

En fonction des composantes biodémographiques et du régime de reproduction, un supplément de ressources peut profiter davantage aux femelles qu'aux mâles. La prédiction est alors inversée : les mères en bonne condition devraient produire davantage de femelles. Par exemple, si les femelles héritent du territoire ou du statut social de leur mère, alors que les mâles se dispersent, la condition maternelle influencera plus le succès reproducteur des femelles que celui des mâles. Les femelles avec un territoire de bonne qualité ou un rang social élevé devraient produire préférentiellement des filles. Ces conditions s'appliquent à de nombreuses espèces de primates. Chez certaines espèces de babouins et de macaques, la proportion de femelles augmente effectivement en fonction du rang social de leur mère (Clutton-Brock 1991).

Pour résumer, les études sur l'allocation selon les sexes en rapport avec la condition maternelle suggèrent

que les patterns d'allocation sont très variables, et qu'il n'y a pas de prédiction générale. Dans certains cas, un biais dans l'allocation selon les prédictions de Trivers et Willard est détecté. Toutefois, l'expression de ce biais semble dépendre des conditions. De nombreux autres facteurs environnementaux et biodémographiques, qui ne sont pas contrôlés dans les études corrélationnelles de terrain, peuvent affecter l'allocation selon les sexes et masquer l'effet de la condition maternelle.

Il est aussi intéressant de noter que les biais d'allocation en fonction de la condition maternelle peuvent avoir des conséquences importantes pour la conservation d'espèces rares, car un nourrissage artificiel peut modifier la sex-ratio et augmenter les risques d'extinction (Tella 2001). Nous verrons en détail dans le chapitre 16 le cas du kakapo, *Strigops habroptilus*, un perroquet aptère Néo-zélandais en voie d'extinction, et dont les chances de survie ont été récemment augmentées grâce à la prise en compte de l'allocation différentielle en fonction de la condition maternelle.

11.5.3 Taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes

Si l'un des sexes profite davantage d'un supplément de ressources, la théorie prédit une allocation conditionnelle en fonction du type de ressources disponibles. Les meilleurs tests de cette prédiction ont été réalisés chez des guêpes parasitoïdes. Ces guêpes pondent leurs œufs dans le corps d'autres arthropodes, et leurs jeunes se développent en se nourrissant du corps de l'hôte. Chez beaucoup d'espèces, la mère ne pond qu'un seul œuf par hôte. L'hôte est paralysé ou tué au moment de la ponte. Il représente l'ensemble des ressources disponibles pour le descendant. Si l'hôte est petit, la larve de guêpe n'aura que peu de ressources, et donnera un adulte de petite taille. Si l'hôte est grand, la guêpe se développera en un adulte de grande taille. Globalement, une augmentation de la taille de l'hôte profite davantage à une femelle qu'à un mâle. Par exemple, chez la guêpe *Heterospilis prosopoidis* de la famille des braconidés, une augmentation standardisée de la taille de l'hôte multiplie par vingt la fécondité des nouvelles femelles produites, mais ne multiplie que par trois le nombre d'accouplements obtenus par les nouveaux mâles en conditions expérimentales (Charnov *et al.* 1981).

Compte tenu de ce résultat, la théorie de l'allocation conditionnelle fait une prédiction claire : si les femelles de guêpes parasitoïdes attaquent des hôtes de taille variable, elles devraient préférentiellement

pondre des œufs mâles dans les hôtes de petite taille, et des œufs femelles dans les hôtes de grande taille. Cette allocation conditionnelle pourrait être facilitée par le mécanisme de détermination du sexe des hyménoptères. Les mâles sont haploïdes et se développent à partir d'œufs non fécondés, alors que les femelles sont diploïdes et proviennent d'œufs fécondés. Ce mécanisme pourrait permettre à la femelle de choisir avec précision le sexe de son descendant, en contrôlant la fécondation de l'œuf (paragraphe 11.9).

Les données empiriques expérimentales ont remarquablement confirmé les prédictions de l'allocation conditionnelle en fonction de la taille de l'hôte. Par exemple, Charnov *et al.* (1981) ont fait varier la taille et la fréquence des larves de charançons offertes à des guêpes parasitoïdes de la famille des pteromalidés, *Lariophagus distinguendus*. En accord avec la théorie, les guêpes pondent préférentiellement des mâles dans les hôtes de petite taille, et préférentiellement des femelles dans les hôtes de grande taille. Le biais est très marqué, avec plus de 80 % de mâles qui émergent des hôtes de moins de 0,8 millimètre, et plus de 80 % de femelles qui émergent des hôtes de plus de 1,2 millimètre (Figure 11.9). De plus, Charnov et ses collègues ont montré que les guêpes étaient capables de modifier leur stratégie et d'adapter la sex-ratio à court terme, en fonction de la distribution et de la fréquence des tailles des hôtes (Figure 11.9). Pour cela, ils ont présenté aux guêpes des hôtes de deux tailles différentes, en alternance. Dans une série de mesures, un hôte focal était ainsi présenté en alternance avec des hôtes 0,4 millimètre plus grands. Dans une deuxième série de mesures, un hôte focal de même taille était présenté en alternance avec des hôtes 0,4 millimètre plus petits. Les guêpes ont réagi en pondant davantage de mâles dans les hôtes focaux quand ils étaient présentés en alternance avec des hôtes plus grands, et davantage de femelles dans les hôtes focaux quand ils étaient présentés en alternance avec des hôtes plus petits (Figure 11.9). À nouveau, l'effet est bien marqué. Par exemple, quand seuls des hôtes de 1,4 millimètre sont présentés, les guêpes pondent 15 % de mâles. Quand les mêmes hôtes de 1,4 millimètre sont présentés alternativement avec des hôtes de 1,8 millimètre, la proportion de mâles grimpe à 30 %. À l'inverse, la proportion de mâles tombe à 2 % lorsque les mêmes hôtes de 1,4 millimètre sont présentés en alternance avec des hôtes de 1 millimètre (Figure 11.9). La précision de l'adaptation de la sex-ratio en fonction de la variabilité de l'environnement est donc remarquable.

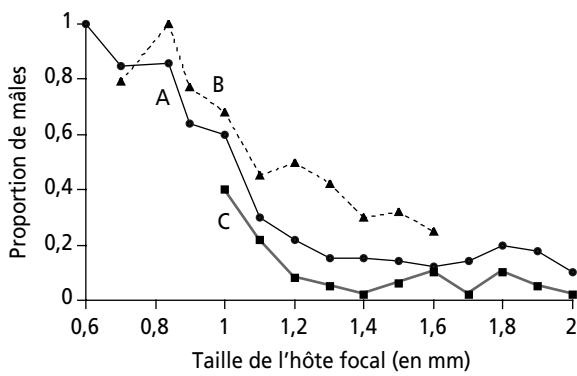


Figure 11.9 Allocation conditionnelle selon la distribution des tailles d'hôtes chez la guêpe parasitoïde *Lariophagus distinguendus*.

La proportion de mâles produits est indiquée en fonction de la taille des larves de charançons hôtes, estimée par le diamètre du tunnel creusé dans le grain de blé. Dans cette expérience, un nouvel hôte est offert aux guêpes toutes les 2,5 heures. Chaque point de la courbe A (trait continu) résulte de la présentation séquentielle de vingt hôtes focaux de taille identique. La proportion de mâles diminue lorsque la taille de l'hôte augmente. Les courbes B et C démontrent que l'allocation est ajustée en fonction de la taille des autres hôtes disponibles. Dans ces deux cas expérimentaux, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec d'autres hôtes. Pour la courbe B, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec des hôtes 0,4 millimètre plus gros. Pour la courbe C, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec des hôtes 0,4 millimètre plus petits. On voit que les guêpes pondent plus de mâles dans les hôtes focaux quand ils sont rencontrés en alternance avec des hôtes plus gros (courbe B), et plus de femelles quand les autres hôtes disponibles sont plus petits (courbe C). Les guêpes ajustent donc la sex-ratio à la ponte de manière très précise en fonction d'une part de la taille de l'hôte focal, et d'autre part de la taille des autres hôtes disponibles dans l'environnement. Cet ajustement de la sex-ratio en fonction de la taille relative de l'hôte est rapide. D'après Charnov *et al.* (1981).

Plus généralement, de très nombreuses études ont examiné en détail la sex-ratio des descendants en fonction de la taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes solitaires. West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse portant sur soixante-cinq études de cinquante-six espèces. Globalement, la sex-ratio est biaisée de manière significative dans la direction attendue, avec une relation positive entre taille de l'hôte et proportion de femelles (Figure 11.15). Dans les espèces de guêpes qui tuent ou paralysent leurs hôtes, la taille de l'hôte explique en moyenne 19 % de la variance dans la sex-ratio. Dans les espèces qui ne tuent pas l'hôte au moment de la ponte, la corrél-

ation entre la taille de l'hôte et la sex-ratio est aussi significative, mais elle est moins marquée (5 % de la variance expliquée). Cet ajustement conditionnel moins marqué peut s'expliquer par le fait que, comme l'hôte continue à croître après la ponte, les ressources effectives dont disposera chaque descendant sont plus difficiles à prédire (paragraphe 11.10).

11.5.4 Présence d'assistants chez les oiseaux à reproduction coopérative

Chez certaines espèces d'oiseaux, les jeunes d'un seul sexe restent avec leurs parents et les aident à élever les nichées suivantes. Pour les parents, le bénéfice procuré par ces assistants peut varier en fonction du nombre d'assistants présents et de la qualité du territoire. S'ils ont déjà de nombreux assistants, ou si leur territoire n'a que peu de ressources, un « assistant » supplémentaire qui reste sur leur territoire peut en fait s'avérer coûteux pour les parents, parce qu'il consomme des ressources ou perturbe l'élevage de la nichée. La théorie de l'allocation conditionnelle prédit que les parents qui manquent d'assistant par rapport à la qualité de leur territoire devraient produire préférentiellement le sexe coopératif. En revanche, les parents disposant d'un nombre d'assistants suffisant par rapport à la qualité de leur territoire devraient se spécialiser dans la production du sexe qui se disperse.

Ces prédictions ont été testées avec un succès remarquable chez la rousserolle des Seychelles *Bebrornis sechellensis* (Komdeur *et al.* 1997, Komdeur 1998). Ces rousserolles ne pondent qu'un œuf par année. En général, les descendants mâles se dispersent, alors que les descendants femelles restent souvent avec leurs parents et les aident à élever les nichées suivantes. Les parents occupent le même territoire pendant plusieurs années. Dans les territoires de haute qualité, la présence d'un ou deux assistants augmente le succès reproducteur des parents. En revanche, la présence d'assistants dans les territoires de basse qualité, ou la présence de plus de deux assistants dans les territoires de haute qualité, diminue le succès reproducteur des parents. Jan Komdeur et ses collaborateurs ont montré que la femelle de la rousserolle des Seychelles est capable d'ajuster précisément le sexe de son œuf unique (Figure 11.10). Si aucun assistant n'est présent, les couples dans des territoires de faible qualité produisent près de 80 % de mâles, alors que les couples dans des territoires de qualité élevée produisent presque exclusivement des femelles, c'est-à-dire le sexe philopatrique et coopératif.

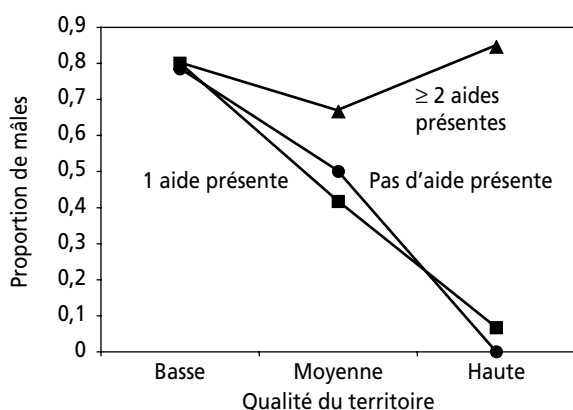


Figure 11.10 Allocation conditionnelle selon la qualité du territoire et le nombre d'assistants présents chez la rousserolle des Seychelles (*Bebrornis sechellensis*).

Les assistants sont surtout des femelles. La présence d'assistants diminue l'aptitude des parents dans des territoires de faible qualité, alors que la présence de un ou deux assistants augmente l'aptitude des parents dans des territoires de bonne qualité. En l'absence d'assistants, les couples sur des territoires de faible qualité ont produit surtout des mâles, et les couples sur des territoires de qualité élevée surtout des femelles (ronds pleins). La même tendance est observée lorsqu'un seul assistant est présent (carrés pleins). En revanche, lorsque le nombre d'assistants est égal ou supérieur à deux, les couples ont produit des mâles quelle que soit la qualité de leur territoire (triangles pleins). D'après Komdeur *et al.* (1997).

En revanche, lorsque deux assistants sont présents, ces couples dans des territoires de qualité élevée modifient leur stratégie d'allocation et produisent 85 % de mâles. De plus, des couples qui vivaient sur des territoires de basse qualité et produisaient des fils ont immédiatement produit des femelles après leur transfert expérimental dans des territoires de haute qualité. L'effet de la présence d'assistants a aussi été testé expérimentalement. Les couples avec deux assistants qui produisaient des fils ont produit significativement plus de filles après qu'un des deux assistants a été enlevé expérimentalement. Cette réponse précise et rapide est particulièrement remarquable, car le taux de survie des embryons est trop haut pour qu'une mortalité différentielle selon les sexes puisse expliquer ces différences de sex-ratios. Les femelles sont donc capables de contrôler le sexe de leur œuf à la ponte, et cela malgré les contraintes imposées par le déterminisme chromosomique du sexe chez les oiseaux. Notons aussi que les rousserolles des Seychelles représentent un cas particulier où la compétition et la coopération entre les descendants femelles varient selon les couples, en fonction de deux fac-

teurs écologiques locaux, la qualité du territoire et le nombre d'assistants présents. Dans le paragraphe 11.7, nous verrons d'autres exemples où la compétition et la coopération entre les descendants mâles ou femelles influencent l'allocation selon les sexes.

L'adaptation conditionnelle de la sex-ratio en fonction de la présence d'assistants a également été testée dans trois autres espèces d'oiseaux. Une méta-analyse suggère un ajustement significatif de la sex-ratio en fonction du besoin d'assistant, c'est-à-dire un biais vers le sexe coopératif lorsque les assistants sont rares (Figure 11.15). Environ 16 % de la variance dans la sex-ratio est expliquée par la présence ou l'absence d'assistants (West et Sheldon 2002).

11.6 CONTRÔLE SOCIAL ET ASYMÉTRIES DE PARENTÉ

11.6.1 Sélection de parentèle et variations dans les degrés de parenté

Le retour sur investissement dépend de la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre les gènes du parti qui contrôle l'allocation (Figure 11.5). Dans les exemples précédents, nous avons considéré que la mère contrôlait entièrement l'allocation des ressources dans sa progéniture. Dans ce paragraphe, nous allons voir que chez certaines espèces vivant en groupes sociaux, d'autres individus peuvent chercher à influencer l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle en fonction de leur propre intérêt génétique, et au détriment de celui de la mère.

Ce type de conflit a été particulièrement bien documenté chez certaines espèces de guêpes, d'abeilles et de fourmis (ordre des hyménoptères). Ces espèces sont **eusociales** (voir le chapitre 13). Elles forment des colonies où seuls certains individus se reproduisent (les reines et les mâles), alors que d'autres individus sont des femelles ouvrières qui ne se reproduisent pas. Les ouvrières aident les reines à produire de nouvelles reines et de nouveaux mâles. Comme les ouvrières sont en général apparentées au couvain qu'elles aident à produire, elles transmettent indirectement des copies de leurs propres gènes à la génération suivante. L'altruisme apparent des ouvrières est donc le résultat de la sélection de parentèle (chapitre 2). Mais derrière cette coopération spectaculaire se cachent aussi des conflits d'intérêts entre les membres de la colonie (Keller et Chapuisat 1999). Ces conflits sont divers. Ils proviennent tous du fait que les membres de la colonie ne sont pas homo-

gènes génétiquement, et qu'ils ont donc souvent des intérêts génétiques qui divergent partiellement. En particulier, les divers membres de la colonie ne sont pas tous apparentés de la même manière aux nouveaux mâles et aux nouvelles femelles que la colonie produit. Ces variations dans les degrés de parenté peuvent générer des conflits, car la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre des copies des gènes d'autres individus dépend des degrés de parenté (Figure 11.5). Chaque individu pourrait donc chercher à promouvoir la propagation de ses propres gènes en favorisant les mâles ou les femelles avec lesquels il est le plus apparenté, au détriment d'autres individus moins apparentés.

En particulier, chez les hyménoptères, les reines et les ouvrières peuvent entrer en conflit à propos de l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle. L'origine de ce conflit est liée au déterminisme du sexe des hyménoptères. Ce groupe est haplo-diploïde : les femelles se développent à partir d'œufs fécondés et possèdent un double lot de chromosomes, alors que les mâles se développent à partir d'ovules non fécondés, qui ne contiennent que les chromosomes maternels (Figure 11.11). S'il n'y a qu'une reine accouplée avec un seul mâle, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs ($r = 0,75$) qu'à leurs frères ($r = 0,25$). À cause de cette asymétrie dans les degrés de parenté, les ouvrières devraient investir préférentiellement dans les femelles, qui possèdent plus de copies de leurs propres gènes. Si la reine s'est accouplée avec plusieurs mâles, s'il y a plusieurs reines apparentées, ou si les ouvrières produisent des mâles, l'asymétrie de parenté des ouvrières envers les femelles et les mâles diminue, et le biais d'allocation devrait également diminuer. En revanche, la reine reste également apparentée à ses filles et à ses fils ($r = 0,5$), et pour elle l'équilibre correspond donc toujours à une allocation égale dans chaque sexe. Ces variations dans les degrés de parenté génèrent donc un conflit d'intérêt potentiel entre la reine et les ouvrières, car les ouvrières préfèrent investir davantage dans les femelles que les reines.

La sélection de parentèle prédit donc que l'allocation selon les sexes va varier en fonction des asymétries de parenté, si les ouvrières contrôlent l'allocation. La théorie fait des prédictions quantitatives sur les biais d'allocation à l'échelle de la population, ainsi que sur les variations entre colonies. En examinant l'allocation selon les sexes, on peut donc tester s'il y a vraiment un conflit ouvert entre reines et ouvrières, et qui contrôle l'allocation. Plus généralement, les variations d'allocation entre populations ou entre familles

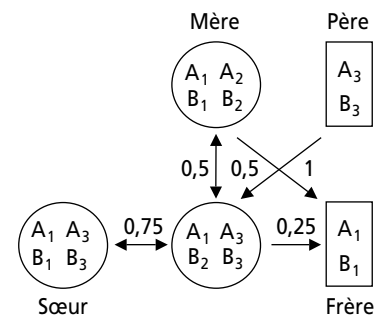


Figure 11.11 Haplo-diploïdie, asymétrie de parenté et allocation selon les sexes chez les hyménoptères.

Chez les hyménoptères, le déterminisme haplo-diploïde du sexe provoque des asymétries de parenté. Les femelles (représentées par des ronds dans la figure) se développent à partir d'œufs fécondés, et les mâles (représentés par des rectangles) à partir d'ovules non fécondés. Les lettres indiquent des loci (segments d'ADN particuliers, gènes) et les numéros représentent les allèles (variants génétiques) à ces loci. Les mâles haploïdes transmettent tous leurs gènes à leurs filles, sans recombinaison. En revanche, les mâles n'ont jamais de fils, ni de père : ils ne reçoivent qu'un seul lot de chromosomes, de leur mère. Les femelles sont donc trois fois plus apparentées à leurs sœurs ($r = 0,75$, car trois-quarts de leurs allèles sont identiques par descendance) qu'à leurs frères ($r = 0,25$, car seulement un quart des allèles de la femelle possède des copies identiques par descendance dans un frère). En revanche, la reine est également apparentée à ses filles et à ses fils ($r = 0,5$, car un fils ou une fille transmet exactement la moitié des allèles de sa mère). Les degrés de parenté expriment donc la valeur d'un individu en termes de transmission de copies des gènes d'un autre individu. Par exemple, si le parti qui contrôle l'allocation est trois fois moins apparenté aux mâles qu'aux femelles, les mâles possèdent trois fois moins de copies des gènes du parti qui contrôle l'allocation. Dans ce cas, le retour sur investissement est égal lorsque trois fois plus de ressources sont allouées aux femelles qu'aux mâles, à l'échelle de la population. Voir les chapitres 2 et 13 pour des compléments d'information sur le sujet.

permettent d'analyser l'importance des conflits entre membres d'une même famille, d'examiner comment ces conflits sont résolus, et de tester à la fois la sélection de parentèle et la théorie générale de l'allocation selon les sexes. C'est donc une approche particulièrement intéressante, en lien direct avec les grands principes de l'évolution.

11.6.2 Variations d'allocation entre les espèces

Trivers et Hare (1976) furent les premiers à combiner la sélection de parentèle et la théorie de la sex-ratio de Fisher pour faire des prédictions sur l'allocation

globale dans les populations d'hyménoptères sociaux. Si les ouvrières contrôlent complètement l'allocation, un biais d'allocation de 3:1 en faveur des femelles est attendu quand toutes les colonies ne contiennent qu'une seule reine accouplée avec un seul mâle. En effet, les ouvrières sont toujours trois fois plus apparentées aux femelles qu'aux mâles, et l'asymétrie de parenté est de 3:1 dans toutes les colonies (Figure 11.11). En revanche, le biais vers les femelles devrait diminuer quand l'asymétrie de parenté diminue. Par exemple, si chaque colonie de la population ne contient qu'une seule reine accouplée avec deux mâles, l'asymétrie de parenté est de 2:1 dans toutes les colonies (la parenté des ouvrières vers les femelles est de 0,5, contre 0,25 vers les mâles). Le biais attendu dans la population est alors de 2:1 en faveur de la fonction femelle. Si les reines, et non pas les ouvrières, contrôlent l'allocation, un investissement égal dans chaque sexe est attendu quelle que soit la structure sociale et génétique de la colonie (Figure 11.11). Il est important de noter que lorsque les reines fondent les colonies sans l'aide des ouvrières, seules les femelles fertiles, c'est-à-dire les nouvelles reines, sont à prendre en compte dans le calcul de l'allocation selon les sexes.

a) Une analyse comparative

Trivers et Hare (1976) ont donc comparé l'allocation selon les sexes dans des populations de fourmis avec différents types de structure sociale, et donc différents niveaux d'asymétrie de parenté. Cette analyse a été ensuite répétée et complétée par de nombreux auteurs. Le résultat principal est que l'allocation dans les populations est globalement biaisée vers les femelles (1,7:1) dans quarante espèces monogynes (avec une seule reine par colonie), alors qu'elle est légèrement biaisée vers les mâles (1:1,25) dans vingt-cinq espèces polygynes (avec plusieurs reines par colonie; Pamilo 1990, Bourke et Franks 1995). Le biais significatif vers les femelles dans les colonies à une seule reine suggère que les ouvrières manipulent l'allocation en faveur de leurs sœurs, et au détriment de leurs frères moins apparentés. En particulier, ce biais vers les femelles dans les espèces monogynes (où l'asymétrie de parenté est grande) contraste fortement avec l'allocation dans les espèces polygynes (où l'asymétrie de parenté est plus petite si les reines sont apparentées, ce qui est en général le cas chez les fourmis). L'allocation significativement plus faible que 3:1 dans les espèces principalement monogynes peut s'expliquer de plusieurs façons. D'une part, l'asymétrie de parenté

pourrait être plus petite que 3:1 si certaines colonies de ces populations possèdent plusieurs reines apparentées, si certaines reines se sont accouplées avec plusieurs mâles, ou si les ouvrières produisent parfois des mâles. D'autre part, il est aussi possible que les ouvrières n'exercent qu'un contrôle partiel sur l'allocation, et que l'investissement à l'échelle de la population se situe entre l'équilibre des reines et celui des ouvrières.

b) Quelques faiblesses de cette analyse

Cette comparaison entre espèces suggère donc que les ouvrières manipulent l'allocation en leur faveur, en accord avec la théorie de la sélection de parentèle et la théorie de la sex-ratio de Fisher. Toutefois, la conclusion de cette analyse est affaiblie par divers facteurs corrélés qui pourraient contribuer à la différence d'allocation entre les espèces monogynes et polygynes, indépendamment des variations d'asymétrie de parenté (Pamilo 1990, Crozier et Pamilo 1996, Chapuisat et Keller 1999).

Premièrement, les variations de structure sociale sont souvent associées à des changements dans le système de reproduction et le mode de dispersion, qui peuvent également affecter l'allocation selon les sexes. Par exemple, dans les espèces à plusieurs reines par nid, les reines restent souvent dans leur nid d'origine, ou fondent des nids à proximité. Cette dispersion limitée des reines peut provoquer une compétition pour les ressources entre les femelles apparentées, et promouvoir un biais vers les mâles (paragraphe 11.7). De plus, chez les espèces polygynes, les nouvelles colonies sont souvent formées par bourgeonnement. Dans ce cas, les reines qui fondent de nouvelles colonies sont accompagnées par des ouvrières, et ces ouvrières représentent un investissement dans la fonction femelle. Chez ces espèces, l'allocation mesurée à partir des reines et des mâles ailés pourrait donc sous-estimer l'investissement total dans les femelles (Pamilo 1991). Alexander et Sherman (1977) ont aussi suggéré qu'une allocation biaisée vers les femelles dans les espèces monogynes pourrait provenir de la compétition entre mâles apparentés (paragraphe 11.7). Toutefois, les données génétiques récentes suggèrent que les reines et les mâles des espèces monogynes s'accouplent en général au hasard lors de vols nuptiaux, et il est donc peu probable que le biais d'allocation vers les femelles chez ces espèces puisse provenir de la compétition entre mâles apparentés.

Un second problème des comparaisons entre espèces provient de la difficulté à mesurer le coût de

production des mâles et des femelles (Boomsma 1989). Traditionnellement, l'allocation est mesurée en termes d'énergie, estimée à partir de la masse des individus de chaque sexe. Cette approche est délicate, car chez les fourmis les reines sont souvent plus grandes que les mâles, et elles contiennent davantage de lipides et moins de sucres. Le métabolisme et le coût de production par unité de masse peuvent donc être plus bas chez les reines que chez les mâles, particulièrement quand le dimorphisme entre les reines et les mâles est élevé. Comme le dimorphisme entre les sexes est plus grand chez les espèces monogynes que chez les espèces polygynes, le biais vers les femelles dans les espèces monogynes pourrait avoir été systématiquement surestimé (Boomsma 1989). De plus, la ressource limitant la production des reines et des mâles n'est pas forcément l'énergie, ce qui peut rendre les comparaisons entre espèces problématiques.

Enfin, un problème courant dans les comparaisons interspécifiques est que chaque espèce ne représente pas toujours un point indépendant, à cause de liens phylogénétiques (voir le chapitre 3). Pour résumer, le biais vers les femelles dans les espèces de fourmis monogynes, et son absence dans les fourmis polygynes, suggère que les ouvrières manipulent l'allocation en fonction des asymétries de parenté, mais ce résultat est affaibli par plusieurs problèmes de mesure entre espèces et par divers facteurs corrélés qui peuvent également affecter l'allocation selon les sexes.

11.6.3 Variations d'allocation entre les colonies : théorie des « sex-ratios spécialisées »

Une approche plus puissante pour examiner si les ouvrières manipulent l'allocation en fonction des asymétries de parenté consiste à examiner les variations conditionnelles d'allocation entre colonies à l'intérieur de la même population. Si les ouvrières contrôlent l'allocation, et si l'asymétrie de parenté varie entre les colonies de la même population, la théorie des « sex-ratios spécialisées » (*split sex-ratio theory* en anglais) prédit que certaines colonies devraient produire préférentiellement un sexe ou l'autre (Nonacs 1986, Boomsma et Grafen 1990, 1991). Plus précisément, les colonies où l'asymétrie de parenté est grande par rapport à la moyenne de la population devraient produire préférentiellement des reines. À l'inverse, les colonies où l'asymétrie de parenté est petite par rapport à la moyenne de la population devraient se spécialiser dans la production de mâles. Les prédictions quantitatives précises dépendent de

la fréquence des colonies avec différents niveaux d'asymétrie de parenté (Figure 11.12). Généralement, les colonies dans une certaine classe d'asymétrie de parenté devraient ne produire qu'un seul sexe, alors que les colonies dans l'autre classe devraient produire les deux sexes dans une proportion telle que l'allocation à l'échelle de la population corresponde exactement à leur asymétrie de parenté (Figure 11.12).

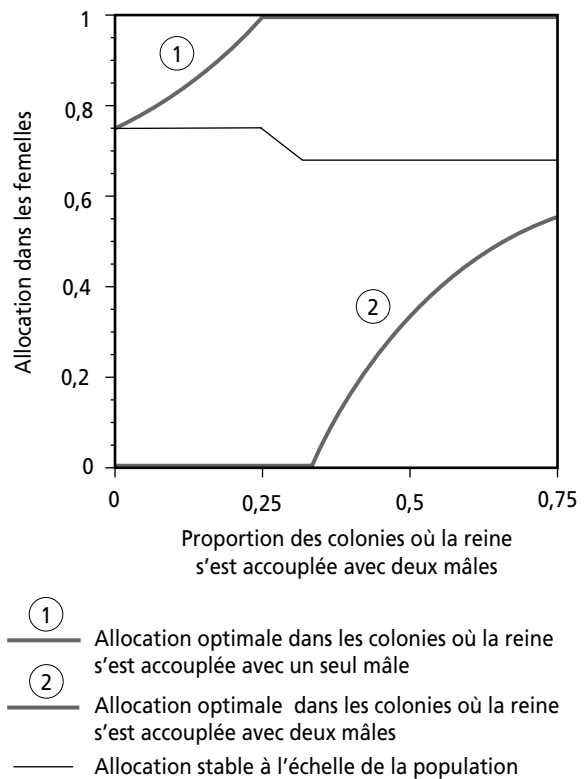
a) Une théorie subtile

Un exemple permet d'illustrer la logique de cette théorie. Considérons une population monogyne où, dans la plupart des colonies, la reine ne s'est accouplée qu'avec un seul mâle. Dans ces colonies, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères (Figure 11.11). Pour les ouvrières de ces colonies, le retour sur investissement est égal lorsqu'à l'échelle de la population, trois fois plus de ressources sont allouées aux femelles qu'aux mâles, ce qui compense exactement la parenté trois fois plus faible des ouvrières vers leurs frères que vers leurs sœurs. Considérons maintenant que, dans quelques colonies de cette population, les reines se soient accouplées avec deux mâles qui contribuent chacun pour moitié à la paternité. Ces quelques colonies contiennent un mélange de sœurs ($r = 0,75$) et de demi-sœurs ($r = 0,25$), et, en moyenne, les ouvrières ne sont plus que deux fois plus apparentées aux femelles qu'aux mâles. Dans ce cas, pour les ouvrières de ces colonies, le retour sur investissement est plus grand en ne produisant que des mâles. En effet, comme l'allocation dans la population est proche de 3:1 à cause de la prédominance des colonies où la reine s'est accouplée avec un seul mâle, le succès reproducteur des mâles, relativement aux ressources investies, est presque trois fois plus élevé que celui des femelles. Les ouvrières des colonies où la reine s'est accouplée avec deux mâles transmettront donc plus de copies de leurs gènes en investissant toutes les ressources dans leurs frères, qui sont deux fois moins apparentés que leurs sœurs, mais ont un succès reproducteur relatif presque trois fois plus grand. À l'inverse, les ouvrières dans les colonies où la reine ne s'est accouplée qu'une fois, et où l'asymétrie de parenté est plus forte que la moyenne de la population, transmettront plus de copies de leurs gènes en investissant préférentiellement les ressources dans leurs sœurs, jusqu'à ce que l'allocation dans la population soit proche de 3:1 (Figure 11.12).

Essentiellement, la théorie des « sex-ratios spécialisées » applique la théorie générale de l'allocation

Figure 11.12 Théorie des « sex-ratios spécialisées » chez les hyménoptères sociaux.

Cette théorie (Boomsma et Grafen 1990, 1991) examine les variations d'allocation selon les sexes entre les colonies d'une population, en fonction de leurs variations d'asymétrie de parenté. Le présupposé de base est que les ouvrières contrôlent entièrement l'allocation et qu'il y a panmixie à l'échelle de la population. Les ouvrières font varier l'allocation en fonction à la fois de leur degré de parenté vers les femelles et les mâles (asymétrie de parenté dans leur colonie, voir figure 11.11) et de l'allocation globale à l'échelle de la population. Dans l'exemple présenté ici, toutes les colonies de la population ont une seule reine. Dans certaines colonies, la reine s'est accouplée avec un seul mâle, et l'asymétrie de parenté est de 3:1. Dans le reste des colonies, la reine s'est accouplée avec deux mâles qui contribuent chacun pour moitié à la progéniture femelle, et l'asymétrie de parenté est de 2:1. La figure indique la proportion de femelles qui devraient être produites par les colonies où la reine s'est accouplée une et deux fois (lignes épaisses 1 et 2, respectivement), en fonction de la proportion de colonies avec un ou deux accouplements dans la population (axe horizontal).



Les colonies où l'asymétrie de parenté est grande se spécialisent dans les femelles, et celles où l'asymétrie est petite se spécialisent dans les mâles. En fonction de la fréquence des colonies où l'asymétrie de parenté est petite (qui correspond à la proportion des accouplements multiples de l'axe horizontal), les colonies d'une classe d'asymétrie se spécialisent entièrement dans la production d'un seul sexe. Les colonies de l'autre classe équilibrent la sex-ratio en produisant les deux sexes, de façon à ce que l'allocation dans la population corresponde à leur asymétrie de parenté. L'allocation moyenne dans la population est indiquée par la ligne fine : elle correspond soit à 0,75 (trois femelles pour un mâle) si les colonies avec des reines accouplées une fois équilibrent la sex-ratio, soit à 0,67 (deux femelles pour un mâle) si les colonies avec des reines accouplées deux fois équilibrent la sex-ratio. D'après Boomsma (1996).

selon les sexes au cas particulier des populations d'hyménoptères sociaux dans lesquelles l'asymétrie de parenté varie entre les colonies. La théorie prédit que les ouvrières devraient favoriser le sexe qui transmet le mieux les copies de leurs propres gènes, relativement aux ressources investies (paragraphe 11.3.3). Ce retour sur investissement varie entre les colonies en fonction des variations dans la structure familiale, qui affectent les degrés de parenté des ouvrières envers les femelles et les mâles. La théorie prédit donc une spécialisation conditionnelle des colonies dans la production du sexe le plus profitable, si les ouvrières contrôlent l'allocation. Il s'agit d'un cas particulier d'allocation conditionnelle qui varie entre les familles (paragraphe 11.4).

Cette théorie des « sex-ratios spécialisées » fait des prédictions quantitatives précises, qui peuvent être testées dans des populations où l'asymétrie de parenté varie entre les colonies. En examinant les variations d'allocation entre des colonies qui diffèrent par un

seul facteur altérant leur asymétrie de parenté, on peut examiner si les ouvrières manipulent l'allocation en leur faveur. Plus généralement, on peut tester l'impact de la sélection de parentèle et le bien-fondé de la théorie de l'allocation selon les sexes dans de nombreuses espèces ou populations indépendantes, en évitant la plupart des facteurs corrélés qui affectent les comparaisons entre espèces (paragraphe 11.6.2). De plus, l'asymétrie de parenté peut parfois être manipulée expérimentalement.

b) Tests empiriques de cette théorie

Une allocation qui varie entre les colonies en fonction des asymétries de parenté a été observée chez une vingtaine d'espèces d'hyménoptères sociaux (voir Queller et Strassmann 1998 pour une synthèse, ainsi que Hastings *et al.* 1998, Henshaw *et al.* 2000, Walin et Seppä 2001, et Hammond *et al.* 2002 pour les études les plus récentes). Dans tous ces cas, les

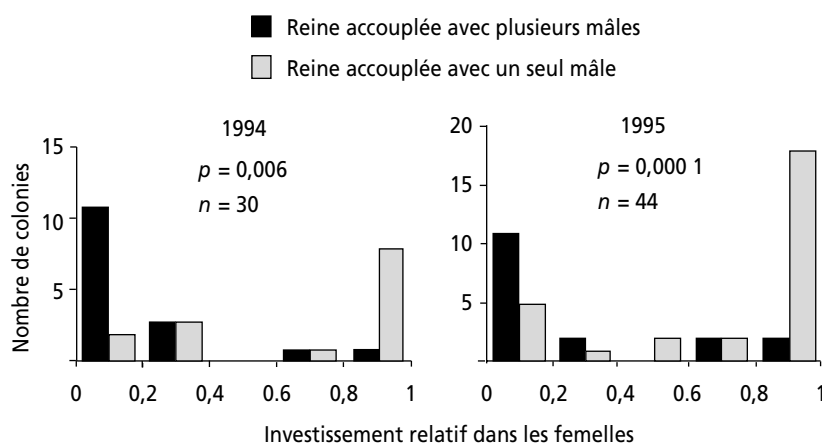


Figure 11.13 Allocation conditionnelle en fonction des asymétries de parenté dans une population monogyne de la fourmi *Formica exsecta*.

Les colonies où la reine s'était accouplée avec un seul mâle (grande asymétrie de parenté) ont produit préférentiellement des femelles (barres blanches). En revanche, les colonies où la reine s'était accouplée avec plusieurs mâles (petite asymétrie de parenté) ont produit préférentiellement des mâles (barres noires). Ces résultats sont en accord avec la prédiction de la théorie des « sex-ratios spécialisées ». Ils indiquent que les ouvrières manipulent conditionnellement l'allocation pour favoriser la transmission de copies de leurs propres gènes. D'après Sundström *et al.* (1996).

colonies où l'asymétrie de parenté est grande ont produit plus de femelles que les colonies où l'asymétrie de parenté est petite, comme prédit par la théorie des « sex-ratios spécialisées » (Boomsma et Grafen 1990, 1991). Ces résultats empiriques indiquent que les ouvrières manipulent conditionnellement l'allocation dans leur propre intérêt génétique.

Une telle spécialisation conditionnelle dans la production d'un sexe ou l'autre a été observée lorsque les différences d'asymétrie de parenté étaient produites par diverses sources : (1) en fonction du nombre d'accouplements de la reine chez des populations de fourmis monogynes (Sundström 1994, Sundström *et al.* 1996, figure 11.13); (2) en fonction du nombre de reines chez des fourmis et des guêpes (Herbers 1984, Queller *et al.* 1993, Chan et Bourke 1994, Deslippe et Savolainen 1995, Evans 1995, Hastings *et al.* 1998, Henshaw *et al.* 2000, Walin et Seppä 2001, Hammond *et al.* 2002); et (3) en fonction du remplacement de la reine par une fille chez des abeilles halictes (Boomsma 1991, Mueller 1991, Packer et Owen 1994). Chez l'abeille halicte *Augochlorella striata*, l'asymétrie a pu être manipulée expérimentalement, en enlevant la reine qui est alors remplacée par l'une de ses filles. Ce remplacement de reine fait que l'asymétrie de parenté passe de 3 : 1 à 1 : 1, car les ouvrières sont également apparentées à leurs neveux et nièces. Comme prédit par la théorie des « sex-ratios spécialisées », les nids avec la reine d'origine ont produit significativement plus de femelles que les nids où la reine a été remplacée (Mueller 1991).

Cette spécialisation conditionnelle des colonies dans la production d'un sexe ou l'autre démontre clairement que la sélection de parentèle et les degrés de parenté ont un fort impact sur l'allocation selon les sexes chez les hyménoptères sociaux. Plus généralement, ces données confirment le bien-fondé de la théorie de l'évolution basée sur la sélection au niveau des gènes. En effet, en biaisant l'allocation de manière conditionnelle en fonction de la parenté, les ouvrières maximisent la transmission de copies de leurs propres gènes. Cette réponse dépend à la fois de l'asymétrie de parenté dans leur propre colonie et de l'allocation dans les autres colonies de la population, le tout dans un contexte intracoloniaire conflictuel, ce qui constitue un problème complexe (Figure 11.12). Au cours de millions d'années d'évolution, les ouvrières ont donc été sélectionnées pour biaiser l'allocation de manière adaptative. La question cognitive de savoir comment les ouvrières acquièrent l'information nécessaire à leurs prises de décision reste ouverte. Les ouvrières estiment probablement l'asymétrie de parenté dans leur colonie à l'aide d'indices simples, tels que le nombre de reines ou le niveau de diversité génétique dans le nid.

Le contrôle de l'allocation par les ouvrières n'est toutefois pas universel, et dans certains cas les ouvrières ne manipulent pas l'allocation de leur colonie en fonction des asymétries de parenté. Chez les fourmis polygynes, les prédictions sont complexes, car plusieurs facteurs comme la compétition entre les reines et le besoin de produire des reines de remplacement

covariant avec le nombre de reines et l'asymétrie de parenté. De plus, les variations dans le nombre de reines ne correspondent pas toujours à un changement d'asymétrie de parenté, en particulier lorsque les reines ne sont pas apparentées. Il n'est donc pas surprenant que, chez plusieurs espèces de fourmis polygynes, l'allocation par colonie ne semble que mal corrélée avec les variations d'asymétries de parenté (Pamilo et Seppä 1994, Aron *et al.* 1999, Brown et Keller 2000).

Il y a également des situations où les reines exercent un fort contrôle sur l'allocation. Un exemple récent provient d'une population monogyne de la fourmi de feu, *Solenopsis invicta* (Passera *et al.* 2001). Dans cette population, les colonies produisent préférentiellement un sexe ou l'autre, alors que l'asymétrie de parenté est de 3:1 dans toutes les colonies. L'échange expérimental de reines entre des colonies qui produisaient principalement des mâles et des colonies qui produisaient principalement des femelles a provoqué une inversion du biais d'allocation : les colonies auparavant spécialisées dans les mâles se sont mises à produire préférentiellement des femelles, et réciproquement. Les reines ont donc un fort effet sur l'allocation dans cette population, probablement grâce à leur influence sur la proportion d'œufs haploïdes (paragraphe 11.9). Chez la fourmi *Pheidole desertorum*, les variations d'allocation en l'absence de variation dans l'asymétrie de parenté suggèrent également que les reines contrôlent partiellement la sex-ratio (Helms 1999). Ces cas ne sont pas surprenants, car l'allocation selon les sexes constitue une zone de conflits ouverts entre la reine et les ouvrières. Dans une telle course aux armements, un parti ou l'autre peut imposer son équilibre, en fonction de son pouvoir relatif et de ses possibilités de manipulation (paragraphe 11.9). De plus, ce genre de système est éminemment dynamique, et l'allocation peut donc fluctuer entre l'équilibre pour les ouvrières et celui pour les reines.

En conclusion, chez les hyménoptères sociaux, les ouvrières influencent souvent l'allocation en fonction

de leur intérêt génétique, mais leur contrôle n'est ni universel, ni total.

11.7 COMPÉTITION ET COOPÉRATION ENTRE INDIVIDUS APPARENTÉS

Le retour sur investissement pour la production d'un mâle ou d'une femelle peut être affecté par les interactions entre descendants apparentés. Quatre situations peuvent se présenter, selon le sexe des descendants qui interagissent (mâles ou femelles) et le type d'interaction entre individus apparentés (compétition ou coopération, tableau 11.2). Dans ces situations, la théorie prédit une allocation biaisée vers le sexe qui, par l'absence de compétition ou par la coopération, amène la plus grande augmentation d'aptitude inclusive pour les parents.

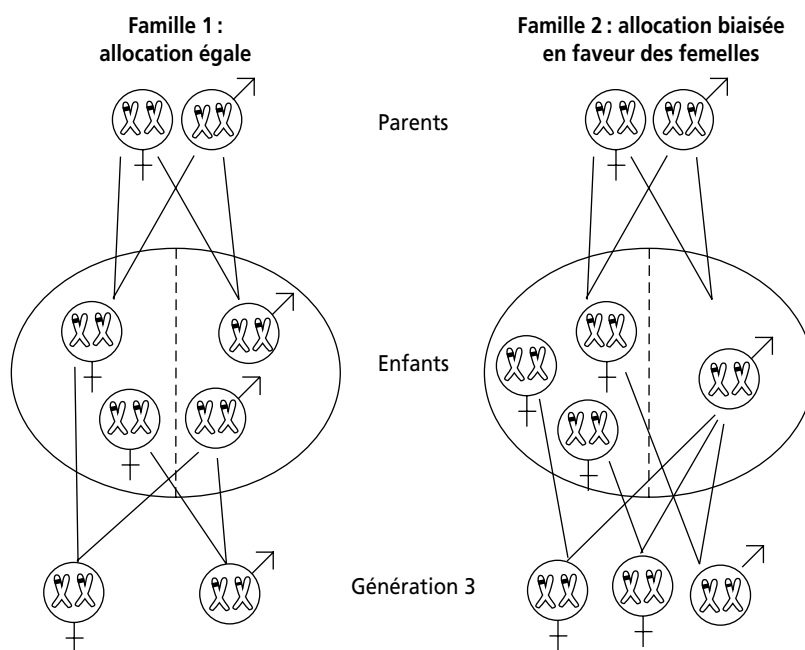
11.7.1 Compétition entre mâles apparentés

Hamilton (1967) fut le premier à relever que l'allocation stable dans les mâles et les femelles peut dévier fortement de 1:1 si les accouplements n'ont pas lieu au hasard dans la population. Considérons le cas extrême où tous les accouplements ont lieu à l'intérieur de petits groupes constitués d'une seule famille (Figure 11.14). Dans ce cas, toutes les femelles s'accouplent avec leurs frères. Les mâles ne sont jamais en compétition avec d'autres mâles non apparentés pour obtenir des accouplements, et toute la compétition entre mâles a lieu entre des frères. Pour la mère, cette compétition entre ses fils diminue la valeur des mâles : en effet, les copies de ses gènes présents dans un fils entrent en compétition avec d'autres copies de ses gènes présents dans les autres fils (figure 11.14, famille 1). Si un seul mâle

TABEAU 11.2 LES QUATRE TYPES D'INTERACTIONS ENTRE INDIVIDUS APPARENTÉS DU MÊME SEXE, ET LEUR EFFET SUR L'ALLOCATION.

Sexe	Type d'interactions entre individus apparentés	Effet sur l'allocation
Mâles	Compétition pour les accouplements ou les ressources	Biais vers les femelles
Mâles	Coopération augmentant les accouplements ou les ressources	Biais vers les mâles
Femelles	Compétition pour les ressources	Biais vers les mâles
Femelles	Coopération augmentant les ressources	Biais vers les femelles

Figure 11.14 Compétition entre mâles apparentés et allocation selon les sexes.



Si les accouplements ont exclusivement lieu entre les descendants de la même famille, il y a une forte compétition entre les mâles apparentés. Cela diminue le retour sur investissement associé à la production de plusieurs mâles (cas de la famille 1). Les familles qui biaisent l'allocation en faveur des femelles minimisent cette compétition et maximisent la transmission de leurs gènes. À l'extrême, un seul mâle est suffisant pour inséminer toutes les femelles (cas de la famille 2).

est capable d'inséminer toutes les femelles, la mère maximise son retour sur investissement en ne produisant qu'un seul fils et en investissant tout le reste des ressources dans ses filles (figure 11.14, famille 2). Cette compétition locale entre les mâles (*local mate competition*, Hamilton 1967) peut donc provoquer un fort biais d'allocation en faveur des femelles.

Un exemple extrême de compétition entre mâles apparentés est celui de *Acarophenax tribolii*. Ces acariens ont des mœurs assez particulières. Les jeunes se développent dans le corps maternel, qu'ils dévorent de l'intérieur. Les accouplements ont lieu entre frères et sœurs à l'intérieur de la mère. En général, un seul mâle est produit. Ce mâle s'accouple avec ses nombreuses sœurs, puis il meurt avant même d'être né, sans avoir quitté le corps maternel (Hamilton 1967).

D'autres exemples de compétition entre mâles apparentés ont été bien documentés chez diverses espèces d'acariens, de guêpes parasitoïdes, et en particulier de guêpes des figuiers. Ces guêpes pollinisent les fleurs des figuiers et pondent leurs œufs à l'intérieur du fruit. Le couvain se développe dans la figue, et les accouplements ont lieu à l'intérieur du fruit, avant que les femelles ne se dispersent. Quand la figue ne contient que la progéniture d'une seule femelle, la compétition entre mâles apparentés est

forte, et la sex-ratio est fortement biaisée en faveur des femelles (de l'ordre de neuf femelles pour un mâle). En revanche, quand la figue contient les descendants de plusieurs guêpes, la compétition entre mâles apparentés diminue, et la proportion de mâles dans la progéniture augmente (Herre 1985, 1987).

11.7.2 Coopération entre mâles apparentés

À l'inverse, il arrive parfois que des mâles apparentés coopèrent pour obtenir des accouplements (*local mate enhancement*). Le retour sur investissement augmente alors si plusieurs mâles sont produits simultanément. Chez les lions, où les mâles d'une même cohorte forment des coalitions qui cherchent à conquérir un groupe de femelles, l'aptitude individuelle des mâles augmente fortement en fonction du nombre de mâles dans leur cohorte. En accord avec la prédiction théorique, la proportion de mâles est plus élevée dans les grandes cohortes que dans les petites (Packer et Pusey 1987).

11.7.3 Compétition entre femelles apparentées

Des processus symétriques s'appliquent aux femelles. Des femelles apparentées peuvent entrer en compétition

pour les ressources (*local resource competition*, Clark 1978), en particulier lorsque les femelles sont philopatriques. Cette compétition entre apparentés diminue la valeur des femelles, et tend à biaiser l'allocation vers les mâles. Chez les primates, la proportion de femelles à la naissance est moins forte dans les espèces où les femelles sont philopatriques que dans les espèces où elles ne le sont pas (Johnson 1988). Chez les fourmis polygynes, les reines restent souvent dans leur nid d'origine, et l'allocation est fréquemment biaisée vers les mâles (Bourke et Franks 1995). Chez les abeilles ou les fourmis légionnaires, les colonies fissionnent. Les nouvelles reines entrent alors en forte compétition avec leur mère ou leurs sœurs, car elles doivent partager la ressource précieuse que constituent les ouvrières. En revanche, les mâles se dispersent et s'accouplent au hasard. Chez ces espèces, les colonies produisent beaucoup plus de mâles que de reines.

11.7.4 Coopération entre femelles apparentées

Finalement, il peut aussi arriver que les femelles apparentées coopèrent afin d'obtenir plus de ressources (*local resource enhancement*, Schwarz 1988). C'est apparemment le cas chez l'abeille *Exoneura bicolor*, où plusieurs femelles issues du même nid s'associent pour élever leurs descendants (Schwarz 1988). Chez certains oiseaux où les femelles aident leurs parents, comme les rousserolles des Seychelles, un biais d'allocation vers les femelles est également attendu dans certaines familles, selon les conditions (paragraphe 11.5.4).

Pour résumer, la compétition et la coopération entre individus apparentés peuvent provoquer de forts biais d'allocation, tant à l'échelle de la population qu'à celle de la famille. Il est intéressant de noter que les interactions compétitives et coopératives entre individus issus de la même localité jouent également un rôle fondamental dans l'évolution du comportement de dispersion de chaque sexe (Perrin et Mazalov 2000; voir le chapitre 8). L'évolution de la dispersion et de l'allocation selon les sexes sont donc interdépendantes, *via* l'effet des interactions compétitives et coopératives entre apparentés. En modulant la compétition et la coopération locale, la dispersion de chaque sexe peut influencer l'évolution de l'allocation selon les sexes. Réciproquement, l'allocation dans chaque sexe peut également influencer l'évolution du comportement de dispersion des mâles et des femelles.

11.8 LOCUS DE CONTRÔLE ET HÉRÉDITÉ NON MENDÉLIENNE

L'allocation selon les sexes dépend du mode d'héritabilité des éléments génétiques qui contrôlent la sex-ratio et l'allocation. La plupart des modèles font le présupposé implicite que l'allocation est contrôlée par des gènes autosomaux des parents, qui sont hérités de manière mendélienne et sont transmis de la même façon par les mâles et les femelles. Toutefois, si les gènes qui contrôlent l'allocation ne sont pas transmis avec la même probabilité par les mâles et les femelles, ces gènes sont fortement sélectionnés pour biaiser l'allocation en faveur du sexe qui les transmet le plus efficacement. Nous avons déjà examiné un tel cas dans le paragraphe 11.6. Chez les hyménoptères sociaux, les gènes présents dans les ouvrières sont davantage transmis par les femelles que par les mâles, à cause de l'hérédité non mendélienne des gènes qui est associée au déterminisme du sexe basé sur l'haplo-diploïdie (Figure 11.11). Si les gènes présents dans les ouvrières contrôlent l'allocation, ils provoquent un biais vers les femelles (paragraphe 11.6). Un biais plus extrême encore est attendu si les gènes qui contrôlent l'allocation ne sont transmis que par un seul parent. Les chromosomes sexuels, certains chromosomes surnuméraires et les facteurs cytoplasmiques (mitochondries, parasites intracellulaires) ne sont transmis que par un sexe. Ces éléments génétiques pourraient chercher à biaiser l'allocation, car de leur point de vue toutes les ressources devraient être investies dans le seul sexe assurant leur transmission. Dans certains cas, un grave conflit peut donc éclater entre les éléments génétiques qui possèdent des modes d'héritabilité différents.

11.8.1 Chromosomes sexuels

Considérons tout d'abord le cas des chromosomes sexuels. Par exemple, prenons une espèce où, comme chez les mammifères, le sexe mâle est déterminé par la combinaison des chromosomes hétérogamétiques XY, et le sexe femelle par la combinaison des chromosomes XX. Le chromosome Y n'est donc transmis que par les mâles. Si un gène situé sur le chromosome Y est capable d'influencer la sex-ratio, par exemple en provoquant une distorsion de la méiose, il devrait fortement biaiser l'allocation en faveur des mâles (Hamilton 1967). En effet, pour ce gène, l'allocation est stable lors qu'aucune ressource n'est investie dans les femelles, qui ne contiennent jamais de chromosome Y. Un mutant du chromo-

some Y qui aurait un contrôle total de la sex-ratio devrait empêcher la transmission du chromosome X provenant du mâle, afin que seuls des fils soient produits. Si un tel mutant apparaît, il va se répandre dans la population, et la proportion de mâles va augmenter jusqu'à provoquer l'extinction de la population par manque de femelles. Un tel mutant a donc tendance à provoquer sa propre disparition, ainsi que celle des gènes avec lesquels il est associé. Ces autres gènes pourraient neutraliser le mutant en inactivant le locus qui biaise l'allocation, et il est possible que le faible nombre de gènes actifs sur le chromosome Y soit le résultat de ce conflit génétique (Hamilton 1967). Plus généralement, les cas de distorsion méiotique par les chromosomes sexuels sont difficiles à observer. En effet, soit la distorsion est inactivée par des gènes de suppression, soit le gène de distorsion augmente en fréquence et la population diminue jusqu'à l'extinction. Malgré cette difficulté d'observation, divers cas où des gènes liés aux chromosomes sexuels influencent la méiose et biaisent la sex-ratio en leur faveur ont été décrits chez les diptères (mouches et moustiques), les lépidoptères (papillons) et les rongeurs (Werren et Beukeboom 1998, Jaenike 2001).

11.8.2 Chromosomes surnuméraires

Dans certains cas, un élément génétique parasite peut aussi influencer la sex-ratio. Chez la guêpe parasitoïde *Nasonia vitripennis*, on trouve parfois un petit chromosome surnuméraire appelé *psr* (Nur *et al.* 1988). Comme tous les hyménoptères, ces guêpes sont haplo-diploïdes : si un œuf est fécondé, il se développe normalement en une femelle diploïde, alors qu'un ovule non fécondé se développe en un mâle haploïde. Curieusement, *psr* ne se trouve que chez les mâles, alors qu'en général les mâles ne transmettent aucun matériel génétique à leurs fils. En fait, *psr* manipule le processus de détermination du sexe pour favoriser sa propre transmission. Si un père possède *psr*, tous les autres chromosomes paternels ne se condensent pas correctement lors de la première division mitotique de l'embryon (Nur *et al.* 1988). Après la fécondation, tout le génome paternel est donc éliminé, à l'exception de *psr*. Il ne restera que les chromosomes maternels et le chromosome surnuméraire *psr*. Le descendant devenu haploïde se développera en un mâle, qui transmettra à son tour *psr* à d'autres mâles, en détruisant les chromosomes reçus de sa mère, et en empêchant la production de femelles. *psr* est donc un élément génétique ultra-égoïste. Il saute de génération en

génération en détruisant à chaque fois tout le génome qui l'accompagne. Il favorise sa propre transmission au détriment de tous les autres gènes de l'individu dans lequel il se trouve. Incidemment, il transforme des femelles en mâles, et biaise la sex-ratio en faveur des mâles jusqu'à provoquer l'extinction locale de la population.

11.8.3 Facteurs cytoplasmiques

Les facteurs cytoplasmiques sont un autre exemple d'éléments à hérédité non mendélienne qui peuvent avoir un fort effet sur l'allocation selon les sexes. Ces facteurs sont transmis uniquement par la mère, avec le cytoplasme de l'ovule. S'ils se trouvent dans un descendant mâle, ils ne passent pas à la génération suivante. Les facteurs cytoplasmiques sont donc fortement sélectionnés pour biaiser l'allocation en faveur des femelles. Les *Wolbachia*, des bactéries proches des rickettsies, sont présentes chez de nombreux arthropodes (Werren 1997). Ces parasites intracellulaires sont transmis avec le cytoplasme de l'œuf. Les *Wolbachia* sont capables d'augmenter leur taux de transmission en favorisant la production de femelles infectées. Elles manipulent leur hôte de diverses manières. Selon les cas, elles peuvent provoquer la mort des mâles, féminiser des mâles génétiques, induire la production de femelles par parthénogenèse, ou provoquer des incompatibilités cytoplasmiques de sorte que les femelles non infectées qui s'accouplent avec des mâles infectés ne produisent pas ou peu de descendants femelles (Werren 1997).

Pour résumer, les chromosomes sexuels, divers éléments génétiques égoïstes et certains parasites intracellulaires peuvent occasionnellement avoir un fort effet sur l'allocation selon les sexes, au moins de manière transitoire. L'impact de ces divers partis (ou éléments génétiques) sur l'allocation selon les sexes dépend de leur mode d'hérédité, de leurs moyens d'action, et de leur dynamique dans la population.

11.9 MÉCANISMES PROXIMAUX PERMETTANT DE MANIPULER L'ALLOCATION

L'allocation selon les sexes représente une aire de conflits potentiels permanents, entre les gènes et entre les individus. Chaque parti peut chercher à biaiser l'allocation en sa faveur, et les mécanismes de manipulation sont très divers. Toutefois, les divers partis ne

sont pas totipotents, et certaines contraintes limitent leurs possibilités de manipulation. De plus, les autres partis peuvent empêcher que l'allocation ne soit biaisée en leur défaveur. L'issue du conflit dépend donc du pouvoir de chaque parti, ainsi que des coûts et des bénéfices associés à la manipulation. Les possibilités de manipulation dépendent beaucoup des détails du système considéré, et en particulier du déterminisme du sexe.

11.9.1 Déterminisme chromosomique

Si le sexe est déterminé de manière chromosomique, comme chez les oiseaux et les mammifères, la ségrégation des chromosomes sexuels lors de la méiose résulte normalement en une sex-ratio de 1:1 au moment de la fécondation. Toutefois, la sex-ratio peut être manipulée avant ou pendant la conception, en influençant la ségrégation des chromosomes sexuels lors de la méiose, ou en favorisant les gamètes avec une combinaison donnée de chromosomes sexuels lors de la fécondation (voir chapitre 9, paragraphe 9.5). Chez les oiseaux, les mécanismes permettant de manipuler la sex-ratio lors de la fécondation demeurent très mal connus, mais la précision de la sex-ratio conditionnelle à la ponte dans certains cas particuliers suggère l'existence d'un mécanisme de contrôle efficace (Komdeur *et al.* 1997, Badyaev *et al.* 2002). Il a été proposé que la ségrégation des chromosomes sexuels puisse être influencée par le taux d'hormones stéroïdes incorporées dans leurs œufs par les femelles, qui sont le sexe hétérogamétique chez les oiseaux (Petrie *et al.* 2001). Chez les mammifères, la sex-ratio lors de la fécondation dépend partiellement de la fréquence des copulations, ainsi que du moment de l'insémination par rapport à celui de l'ovulation (Krackow 1995). Les mécanismes impliqués comprennent des différences de mobilité et de survie des spermatozoïdes portant le chromosome X ou Y. Ces différences peuvent être influencées par les taux d'hormones, et en particulier par le pic d'hormone lutéinisante au moment de l'ovulation.

11.9.2 Déterminisme environnemental

Le sexe est déterminé par des facteurs environnementaux au début du développement chez de nombreux reptiles (voir chapitre 4), chez quelques poissons, ainsi que chez certains invertébrés. Par exemple, chez beaucoup d'espèces de tortues et de crocodiles, le sexe des descendants dépend de la température du

nid. Les parents peuvent alors influencer la sex-ratio en choisissant le site du nid, ou en agissant sur les conditions d'incubation. Bien évidemment, la sex-ratio chez ces espèces est fortement influencée par les variations environnementales, et une large part des variations d'allocation n'est pas expliquée par les modèles classiques d'allocation selon les sexes (Bull et Charnov 1988, Freedberg et Wade 2001).

11.9.3 Déterminisme haplo-diploïde

Chez les espèces haplo-diploïdes, qui comprennent tous les hyménoptères et de nombreux autres groupes d'invertébrés, les mâles se développent d'ordinaire à partir d'ovules non fécondés (haploïdes), et les femelles à partir d'œufs fécondés (diploïdes). Ce mode de déterminisme du sexe permet aux femelles de contrôler de manière très précise le sexe de leurs descendants, en maîtrisant la fécondation des œufs. En général, les reines des hyménoptères sociaux ne s'accouplent qu'une fois dans leur vie, et stockent le sperme dans un organe particulier appelé spermathèque. Lorsqu'elles veulent féconder un œuf, les reines libèrent quelques spermatozoïdes au moment de la ponte. Les reines des abeilles semblent avoir un contrôle presque total sur la fécondation de leurs œufs (Ratnieks et Keller 1998). Les femelles des guêpes parasitoïdes sont aussi capables de déterminer avec précision le sexe de leurs descendants en fonction de la taille de leurs hôtes (paragraphe 11.5.3).

11.9.4 Contrôle après la conception

Le contrôle de la sex-ratio à la conception dépend donc beaucoup du mécanisme de détermination du sexe. Après la conception, la sex-ratio et l'allocation peuvent encore être influencées de diverses manières. Premièrement, il peut y avoir des avortements ou des infanticides différentiels selon le sexe des descendants. Deuxièmement, les ressources peuvent être investies différemment dans les mâles et les femelles. Par exemple, l'un des sexes peut recevoir davantage de nourriture que l'autre.

Chez beaucoup d'espèces de mammifères, les avortements touchent plus fréquemment les descendants mâles, en particulier dans des conditions de stress (Clutton-Brock 1991). Chez le ragondin *Myocastor coypu*, les femelles semblent contrôler partiellement l'allocation en avortant des portées entières. Chez cette espèce, les avortements de portées entières sont particulièrement fréquents lorsque la mère

possède des réserves supérieures à la moyenne, alors que sa portée est petite et composée principalement de femelles. Ces avortements sélectifs permettent de produire en remplacement une plus grande portée, ou une portée composée principalement de mâles, qui bénéficient davantage des ressources supplémentaires (Gosling 1986). Chez la plupart des vertébrés, à l'exception de certaines populations humaines, les infanticides parentaux sont rares et semblent largement indépendants du sexe du descendant. Une mortalité différentielle des jeunes mâles et femelles est observée chez beaucoup d'espèces dimorphiques, mais cette mortalité semble le plus souvent indépendante du comportement parental (Clutton-Brock 1991). Finalement, les ressources obtenues par les descendants mâles et femelles diffèrent souvent, sans forcément impliquer une discrimination active des parents (Clutton-Brock et Iason 1986, Clutton-Brock 1991).

11.9.5 Le cas des hyménoptères sociaux

Chez les hyménoptères sociaux, les mécanismes de manipulation de l'allocation sont variés et peuvent intervenir avant ou après la conception. Les reines contrôlent la sex-ratio à la ponte, mais par la suite les ouvrières qui s'occupent du couvain ont la possibilité de modifier l'allocation. La comparaison de la sex-ratio entre les œufs et les pupes permet d'étudier si le conflit potentiel entre reines et ouvrières est exprimé (paragraphe 11.6). Cette comparaison permet aussi d'examiner quels sont les mécanismes de manipulation impliqués. Chez les fourmis, l'issue du conflit est variable, et les mécanismes de manipulation sont divers. Dans quelques cas, les reines parviennent à manipuler l'allocation finale en biaisant fortement la sex-ratio à la ponte. Dans une population monogyne de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, les reines des colonies qui produisent surtout des mâles pondent une grande proportion d'œufs haploïdes, alors que les reines des colonies qui produisent surtout des femelles ne pondent presque pas d'œufs haploïdes (paragraphe 11.6.3, Passera *et al.* 2001). Ce résultat suggère que les reines d'une partie des colonies limitent le nombre d'œufs diploïdes afin de forcer les ouvrières à élever des mâles. Chez la fourmi *Pheidole desertorum*, les reines influencent également l'allocation en limitant le nombre d'œufs haploïdes dans certaines colonies, et l'addition expérimentale de couvain des deux sexes provoque une augmentation de la production de femelles (Helms *et al.* 2000). En revanche, les ouvrières de nombreuses autres

espèces parviennent à manipuler l'allocation en leur faveur, en fonction de l'asymétrie de parenté (paragraphe 11.6.2 et 11.6.3). Chez la fourmi *Formica exsecta*, la reine pond une proportion similaire d'œufs haploïdes dans toutes les colonies. Par la suite, les ouvrières éliminent les mâles dans les colonies à grande asymétrie de parenté, alors que les mâles sont conservés dans les colonies où l'asymétrie de parenté est petite (Sundström *et al.* 1996, Chapuisat *et al.* 1997). En éliminant leurs frères, les ouvrières biaisent l'allocation en faveur de leurs sœurs, mais seulement dans les colonies où l'asymétrie de parenté est grande. Les ouvrières de *Leptothorax acervorum* manipulent également l'allocation de la colonie en fonction des asymétries de parenté, mais elles emploient un mécanisme différent. Au lieu d'éliminer les mâles, elles font varier la proportion de femelles qui se développent en reines et en ouvrières (Hammond *et al.* 2002). Enfin, les ouvrières des guêpes polistes *Polistes dominulus* emploient un moyen original pour limiter la quantité de ressources allouées aux mâles. Quand des ouvrières rapportent de la nourriture dans le nid, d'autres ouvrières enfoncent les jeunes mâles dans des cellules vides, la tête la première. Ces mâles restent coincés quelque temps sans pouvoir se nourrir, ce qui permet de distribuer préférentiellement la nourriture aux femelles et aux larves (Starks et Poe 1997).

Les études sur les mécanismes de manipulation démontrent donc l'existence d'un conflit ouvert entre les reines et les ouvrières chez les hyménoptères sociaux (Chapuisat et Keller 1999). L'issue de ce conflit dépend de l'information et des possibilités de manipulation de chacun. La manifestation du conflit dépend aussi des risques d'erreurs et des coûts associés aux manipulations et contre-manipulations (Keller et Chapuisat 1999). De manière plus générale, l'étude des mécanismes de manipulation permet de mieux comprendre la façon dont les conflits sont résolus, et le rôle que ces conflits jouent dans l'évolution de l'allocation.

11.10 CONTRAINTES ET PRÉCISION DE L'ADAPTATION

Les contraintes jouent un rôle important dans l'évolution, car elles limitent le champ des possibles. Souvent, les contraintes sont difficiles à identifier. Dans le cas de l'allocation selon les sexes, certaines contraintes sont bien définies. Il est donc intéressant de tenter

d'évaluer dans quelle mesure ces contraintes limitent les possibilités de manipulation et restreignent la précision de l'adaptation.

On a longtemps considéré que le déterminisme chromosomique du sexe limitait très fortement les possibilités de biaiser l'allocation, car la ségrégation mendélienne des chromosomes lors de la méiose fixe la sex-ratio à la conception à 1:1 (Bull et Charnov 1988). L'absence de variation génétique pour la sex-ratio à la conception pourrait effectivement empêcher toute évolution de la sex-ratio. Par exemple, l'industrie agricole a fait beaucoup d'efforts pour modifier la sex-ratio chez le bétail et la volaille, pratiquement sans succès. En accord avec l'idée que le déterminisme chromosomique du sexe limite l'évolution de la sex-ratio, les variations dans la sex-ratio à la naissance sont généralement faibles chez les espèces à déterminisme chromosomique du sexe, alors qu'elles sont beaucoup plus fortes chez les espèces où le sexe est déterminé par l'environnement ou l'haplo-diploïdie (Clutton-Brock et Iason 1986, Bull et Charnov 1988).

Toutefois, les études récentes sur les variations d'allocation conditionnelles montrent que le déterminisme chromosomique du sexe n'est pas une contrainte insurmontable, au moins dans certains cas (paragraphes 11.5.1 et 11.5.4). West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse pour comparer l'amplitude des variations adaptatives de l'allocation chez les espèces à déterminisme chromosomique du sexe et les espèces à déterminisme haplo-diploïde du sexe (Figure 11.15). Ils ont comparé quatre groupes d'espèces, deux chez les oiseaux et deux chez les guêpes parasitoïdes. Chez les oiseaux, des variations conditionnelles sont attendues en fonction de l'attractivité du père (paragraphe 11.5.1) ou de la présence d'assistants en fonction de la qualité du territoire (paragraphe 11.5.4). Les auteurs font le présupposé que l'effet de la qualité du mâle est plus difficile à prévoir que celui de la qualité du territoire et de la présence ou l'absence d'assistants. Chez les guêpes parasitoïdes, des variations d'allocation sont attendues en fonction de la taille de l'hôte parasité (paragraphe 11.5.3). Chez les espèces de guêpes qui ne tuent ni ne paralysent l'hôte au moment de la ponte, l'hôte continue à croître, et la quantité finale de ressources est difficile à prévoir. En revanche, chez les espèces de guêpes qui tuent ou paralysent leur hôte, les ressources peuvent être évaluées de manière précise. La comparaison des biais d'allocation dans de nombreuses espèces appartenant à ces quatre groupes montre un ajustement de l'allocation dans la direction attendue (Figure 11.15). L'amplitude de l'ajustement

adaptatif est similaire chez les oiseaux avec des assistants et chez les guêpes qui tuent ou paralysent leurs hôtes. Il est plus marqué que chez les oiseaux qui varient l'allocation en fonction de la qualité du mâle et chez les guêpes qui ne tuent ni ne paralysent leurs hôtes. Ces résultats montrent qu'un déterminisme chromosomique du sexe n'est pas une contrainte absolue : dans certains cas, les espèces à déterminisme chromosomique du sexe montrent des biais d'allocation aussi marqués que ceux des espèces haplo-diploïdes. De plus, ces résultats suggèrent que la capacité des parents à prédire les variations de l'environnement joue aussi un grand rôle dans l'évolution adaptative des sex-ratios conditionnelles (Figure 11.15).

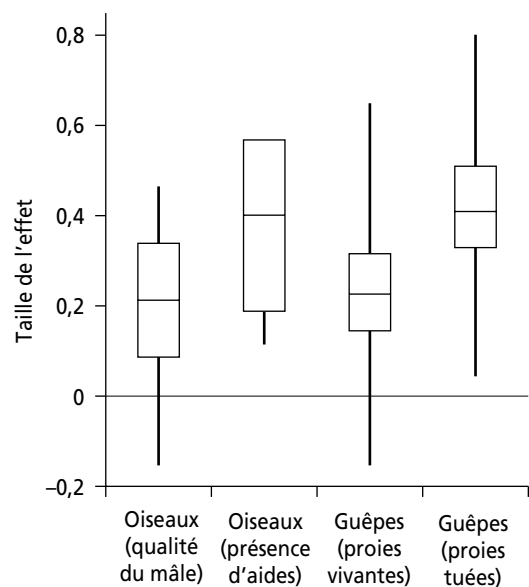


Figure 11.15 Précision de l'ajustement de la sex-ratio dans des taxons avec différents mécanismes de détermination du sexe.

La figure indique la moyenne (ligne horizontale), l'intervalle de confiance à 95 % (boîte) et l'intervalle total (ligne verticale) de l'amplitude de l'effet dans quatre situations : chez certaines espèces d'oiseaux (en fonction de la qualité du père), chez d'autres espèces d'oiseaux (en fonction de la présence d'assistants), chez des guêpes parasitoïdes qui laissent leurs hôtes vivants (en fonction de la taille de l'hôte), et chez des guêpes parasitoïdes qui tuent ou paralysent leurs hôtes (en fonction de la taille de l'hôte). Une amplitude de l'effet positive indique un ajustement dans la direction prédite par la théorie, et une amplitude de l'effet négative un ajustement dans la direction opposée. L'amplitude de l'effet varie significativement entre les groupes. D'une manière contre-intuitive, la précision de l'adaptation semble plus dépendre de la prévisibilité de l'environnement que du déterminisme du sexe. D'après West et Sheldon (2002).

L'évolution de la sex-ratio et de l'allocation va donc dépendre de contraintes multiples, qui varient en fonction du système considéré (Bull et Charnov 1988). L'évolution de la sex-ratio à la conception nécessite des variations génétiques pour ce trait, qui n'existent pas toujours quand le sexe est déterminé de manière chromosomique. Les possibilités d'ajustement parental adaptatif de l'allocation sont aussi limitées chez les espèces où le sexe est déterminé de manière largement indépendante du génotype et du comportement des parents. Par exemple, les fluctuations de l'environnement sont les principales causes des variations d'allocation chez les espèces à déterminisme environnemental du sexe. L'haplo-diploïdie génère des variations dans les degrés de parenté qui influencent fortement l'évolution de l'allocation dans certains cas particuliers (paragraphe 11.6), et les biais dépendent des possibilités de manipulation des individus apparentés (paragraphe 11.9). Enfin, des éléments génétiques égoïstes peuvent aussi avoir un très fort effet sur l'allocation (paragraphe 11.8). Pour résumer, une bonne connaissance des mécanismes de détermination du sexe et du mode de transmission des éléments génétiques qui peuvent influencer l'allocation est absolument indispensable pour bien comprendre les variations d'allocation, et leur portée dans le cadre de la théorie générale de l'évolution.

Perspectives et défis futurs

Il faut aussi relever que, malgré les succès évidents de la théorie de l'allocation selon les sexes, une grande part des variations demeure inexpliquée. Dans de nombreux cas, des biais apparents à l'échelle de la population ne correspondent pas aux prédictions théoriques, et semblent varier de manière stochastique. Un problème fondamental pour estimer l'allocation à l'échelle de la population reste la difficulté à mesurer le coût réel associé à la production des mâles et des femelles. Il est aussi difficile de prendre en compte tous les facteurs potentiels, et d'estimer l'effet des fluctuations environnementales. Une part importante des variations entre les familles reste également inexpliquée, même dans les cas où un effet significatif de certains facteurs est détecté. Par exemple, les variations conditionnelles d'allocation liées à la qualité du mâle et à la présence d'assistants chez les oiseaux n'expliquent que 4 et 16 % du total des variations entre les familles, respectivement (paragraphe 11.5.1 et 11.5.4, West et Sheldon 2002). Dans d'autres cas, les variations entre les familles ne semblent correspondre à

aucun des facteurs les plus simples susceptibles de provoquer une allocation conditionnelle (Clutton-Brock et Iason 1986). Par exemple, les variations de la sex-ratio à la naissance chez les babouins olives *Papio cynocephalus* sont complexes et dépendent probablement de l'interaction de multiples facteurs (Packer *et al.* 2000). Le défi actuel consiste à comprendre comment les diverses contraintes et les facteurs multiples qui influencent les variations d'allocation interagissent. La considération simultanée de plusieurs facteurs, une meilleure intégration des variables environnementales et une connaissance plus approfondie des contraintes et des mécanismes seront nécessaires pour expliquer une plus grande part des variations d'allocation. La théorie générale de l'allocation selon les sexes devra également tenir compte des résultats non significatifs, et chercher à les expliquer.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

L'étude de l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle est un domaine fructueux de l'écologie comportementale, qui combine une logique rigoureuse à des tests empiriques puissants. Ce chapitre montre tout d'abord comment la sélection naturelle façonne l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle. L'équilibre stable correspond souvent à un investissement similaire dans chaque sexe, et à un nombre égal de mâles et de femelles. Toutefois, il existe des exceptions, et la théorie prédit parfois une allocation biaisée en faveur d'un sexe au niveau de la population ou entre des familles de la même population. Ces biais proviennent des facteurs écologiques, génétiques, sociaux ou comportementaux qui font varier le « retour sur investissement » pour une unité de ressource investie dans un mâle ou une femelle. Il peut s'agir de variations dans la distribution des ressources, dans la qualité des parents, dans les interactions compétitives ou coopératives entre les individus apparentés, dans les degrés de parenté vers les mâles et les femelles, voire dans les individus ou les éléments génétiques qui contrôlent l'allocation. La théorie de l'allocation selon les sexes s'est ainsi développée en un riche édifice basé sur une logique rigoureuse. Parallèlement, des centaines d'études empiriques, tant expérimentales que corrélationnelles, en laboratoire ou dans la nature, ont permis de tester certains aspects de la théorie dans des contextes très variés et chez des organismes très divers, des plantes hermaphrodites à l'homme. Dans

l'ensemble, les résultats empiriques ont remarquablement confirmé les prédictions de la théorie de l'allocation des ressources selon les sexes. La logique essentielle de la théorie a été largement validée, et l'effet de nombreux facteurs spécifiques a pu être précisé. Comme la théorie est bâtie sur les mécanismes de base de l'évolution, l'étude des biais dans l'allocation a dans les faits permis de démontrer la validité de principes évolutifs fondamentaux. En particulier, certains des travaux sur l'allocation confirment de manière spectaculaire le bien-fondé de la théorie moderne de l'évolution darwinienne centrée sur les gènes. Toutefois, une large part des variations dans la sex-ratio et l'allocation selon les sexes demeure inexpliquée. Le défi actuel consiste à comprendre comment les nombreux facteurs et les contraintes multiples qui influencent l'allocation interagissent. Une connaissance approfondie des mécanismes impliqués, et en particulier du déterminisme du sexe et des possibilités de manipulation de chaque faction, est fondamentale pour mieux comprendre l'évolution de l'allocation. La prise en compte des multiples contraintes écologiques, physiologiques ou génétiques, et la considération de plusieurs facteurs simultanément, devrait permettre d'expliquer une plus grande partie des variations d'allocation. Plus généralement, cette nouvelle approche permettra d'estimer la précision de l'adaptation et le rôle des contraintes dans l'évolution.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Pour un résumé :

SEGER (J.) 2000, « Natural selection : sex ratio », *Encyclopedia of Life Sciences*, <http://www.els.net>, London, Nature Publishing Group.

Pour des traitements de la théorie générale :

CHARNOV E.L. – 1982, *The theory of sex allocation*. Princeton University Press.

BULL J.J. et CHARNOV E.L. – 1988, How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, n° 5, p. 96-135.

BULMER M. – 1994, *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

FRANK S.A. – 1998, *Foundations of social evolution*. Princeton University Press.

Pour une source qui combine la théorie et les données empiriques :

TRIVERS R.L. – 1985, *Social evolution*. Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, Californie.

Pour un traitement théorique de l'allocation conditionnelle chez les vertébrés :

FRANK S.A. – 1990, Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 21, p. 13-55.

Pour une synthèse des données empiriques, surtout chez les vertébrés :

CLUTTON-BROCK T.H. – 1991, *The evolution of parental care*. Princeton University Press.

Pour un traitement théorique et empirique de l'allocation chez les hyménoptères sociaux :

CROZIER R.H. et PAMILO P. – 1996, *Evolution of social insect colonies : sex allocation and kin selection*. Oxford University Press.

Pour une synthèse de la théorie et des données chez les fourmis :

BOURKE A.F.G. et FRANKS N.R. – 1995, *Social evolution in ants*. Princeton University Press.

QUESTIONS DE RÉFLEXION ET PROBLÈMES

1. La sex-ratio stable correspond-elle à un optimum pour les individus ?
 2. Chez les éléphants de mer, les mâles adultes pèsent jusqu'à 4 tonnes, alors que les femelles pèsent en moyenne 500 kilogrammes. Un mâle dominant peut contrôler un harem comprenant jusqu'à 100 femelles, mais seuls 2 à 3 % des mâles deviennent dominants. Au moment du sevrage, la différence de poids entre les descendants mâles et femelles est négligeable. Quelle devrait être la sex-ratio dans la progéniture, si elle est contrôlée par la mère ?
 3. Vous êtes une jeune femelle de guêpe poliste qui vient de sortir de sa cellule. Vous pouvez aider votre mère, dans ce cas elle aura trois descendants de plus, dont vous pouvez choisir le sexe. Alternativement, vous pouvez quitter votre mère et aller vous reproduire indépendamment, dans ce cas vous aurez deux descendants dont vous pouvez également choisir le sexe. La sex-ratio dans la population est de deux femelles pour un mâle. Que faites-vous si votre mère s'était accouplée avec un seul mâle ? Que faites-vous si votre mère s'était accouplée avec deux mâles ? Est-ce que votre mère sera d'accord avec vous ? Comment votre mère pourrait-elle vous influencer ? Est-ce que vous devez savoir calculer ?
 4. Lors de la Première Guerre mondiale, neuf millions d'hommes sont morts dans les tranchées. Comment la sex-ratio à la naissance devrait-elle varier après la guerre ? Que se passerait-il si la guerre était perpétuelle ?
 5. Discutez des liens et parallèles qui existent entre l'évolution de la dispersion et l'évolution de l'allocation selon les sexes. Par exemple, comment la dispersion d'un seul sexe va-t-elle affecter l'allocation selon les sexes ?
-

QUATRIÈME PARTIE

INTERAGIR AVEC LES AUTRES : SOCIALITÉ ET DÉFENSE CONTRE LES PARASITES

Chez la grande majorité des animaux, à un moment ou un autre de leur existence, tous les individus vont interagir régulièrement entre eux, ne serait-ce que pour accéder à un partenaire de reproduction. Cette quatrième partie est centrée autour des processus sociaux. Nous commencerons par deux chapitres sur l'évolution de la vie en groupe : le chapitre 12 se consacre à ce que l'on peut appeler la vie en groupe par la voie parasociale, c'est-à-dire résultant des décisions individuelles de vivre ensemble. Ce sujet a fait et fait encore aujourd'hui l'objet de controverses toujours bien présentes. Le chapitre 13 traite du dilemme très général posé par l'évolution de la coopération. En effet, dès les origines, cette question a été identifiée comme un des contre-exemples flagrants de l'approche évolutionniste. Nous verrons qu'aujourd'hui la question de la coopération ne constitue plus du tout

un problème pour l'évolution. Le chapitre 14 traite de certains aspects de la communication entre individus. En particulier, les aspects physiques de la communication qui ont fait de grands progrès dans les années passées sont détaillés pour la communication visuelle et acoustique. Enfin, le chapitre 15 traite de l'importance du comportement dans les interactions durables entre individus d'espèces différentes. Ce chapitre traite plus particulièrement du mutualisme et du parasitisme. Nous verrons que le mutualisme constitue une forme d'interaction entre individus d'espèces différentes qui semble particulièrement instable, ce qui pose un intéressant problème pour les évolutionnistes. Le parasitisme quant à lui, constitue une forme plus connue car plus étudiée des interactions durables entre individus d'espèces différentes.

Vivre en groupe : hypotheses et controverses

12.1 INTRODUCTION

Une question qui vient immédiatement à l'esprit du béotien découvrant une colonie de reproduction de phoques sur une plage de galets (Figure 12.1) ou bien une colonie de sternes avec des nids séparés de quelques centimètres alors que beaucoup de place est disponible alentour, est « Pourquoi se regroupent-ils ainsi pour se reproduire? » Dans ce chapitre, nous aborderons la question du « Pourquoi les animaux vivent-ils en groupe? ». Cette question a depuis longtemps fait l'objet de controverses à répétitions. Une première constatation est que des formes variées de vie en groupe existent dans tous les groupes d'animaux, depuis tous les grands embranchements d'invertébrés jusqu'aux sociétés de mammifères, en passant par les insectes sociaux, les poissons formant des bancs, certaines espèces de dinosaures qui devaient probablement se reproduire en colonies (Horner 1982, Mortalla et Powell 1994), ainsi que les nombreux oiseaux coloniaux. Il semble donc exister une tendance très générale à la vie en groupe dans le monde animal.

A priori, le fait de vivre en groupes aussi denses doit impliquer de nombreux désavantages en termes d'aptitude. Ces désavantages concernent en particulier tous les risques accrus de transmission de pathogènes, ou bien tous les risques d'interférence entre les individus du groupe. Vue l'existence supposée de ces coûts, l'approche qui a pendant longtemps été utilisée pour étudier l'évolution de ces diverses formes de vie sociale a été majoritairement de type fonctionnel, en proposant des avantages évolutifs susceptibles de contrecarrer les coûts (Wittenberger et Hunt 1985). En d'autres termes, cette approche considère que la colonialité a évolué parce qu'elle remplit une fonction.

Ce chapitre présente les diverses hypothèses proposées pour expliquer l'évolution de la vie en groupe. Il est fortement lié aux chapitres 5 et 6 sur l'approvisionnement solitaire et l'approvisionnement en groupe dont nous recommandons la lecture avant d'aborder celui-ci. On peut opposer deux grandes voies d'évolution vers la socialité : **la voie parasociale**, c'est-à-dire par la conséquence de décisions individuelles de vivre ensemble, et **la voie quasi sociale** où les parents gardent les petits avec eux pour former des groupes, ce qui mène à terme à l'évolution de sociétés. Ce chapitre concerne uniquement les animaux qui sont devenus sociaux par la voie parasociale. En effet, nous ne nous intéressons ici qu'aux processus évolutifs impliqués dans la **formation** de groupes, c'est-à-dire d'agrégats d'individus dans l'espace, qui constituent en quelque sorte une forme première de vie sociale. Une fois de tels groupes apparus, des interactions sociales plus élaborées et de formes très variées peuvent apparaître au cours de l'évolution. Ce développement de la socialité proprement dite, ainsi que l'évolution vers la socialité par la voie quasi sociale feront l'objet du chapitre suivant. Il inclura, entre autres, le cas particulier des sociétés d'insectes, dans la mesure où les mécanismes mis en jeu sont d'une nature très différente. En effet, comme nous le verrons, il n'est pas nécessaire d'invoquer les processus de coopération pour expliquer la formation de groupes, alors que la coopération constitue le mécanisme fondamental à l'origine de l'évolution des sociétés d'insectes et humaines.

Le présent chapitre comprend deux grandes parties. La première rappelle les différentes hypothèses proposées par l'approche fonctionnelle de l'évolution de la vie en groupe. La seconde partie développe les hypothèses d'une tout autre nature proposées depuis une dizaine d'années. Nous verrons que celles-ci



a



b



c

transforment en profondeur la perception que l'on a de l'évolution de l'agrégation prise comme une forme première de vie sociale.

12.2 APPROCHE FONCTIONNELLE CLASSIQUE

L'apparition de la vie en groupe pose un problème évolutif dans la mesure où le fait de vivre en groupe semble imposer des coûts en termes d'aptitude aux individus adoptant cette stratégie. Les coûts identifiés dans la littérature relèvent de plusieurs grands domaines : l'augmentation des risques de transmission de pathogènes (parasites et agents de maladies; Møller 1987, Brown et Bomberger Brown 1986, 1996), de cocufiage (Møller et Birkhead 1993, Westneat et Sherman 1997), les risques accrus de compétition intraspécifique pour la nourriture, les sites de reproduction et les partenaires (densité dépendance; Møller 1987), ainsi que les risques de cannibalisme et d'infanticide (Wittenberger et Hunt 1985, Møller 1987). Comme le montre le cas des hirondelles à front blanc, l'existence de ces coûts est indubitable (Figure 12.2).

S'il n'existait que ces coûts, ce comportement n'aurait pas pu être sélectionné au cours de l'évolution. Le fait que l'on observe de nombreuses espèces vivant en groupe nous permet d'affirmer que les individus qui pratiquent cette stratégie doivent avoir des bénéfices en termes d'aptitude, et que ces bénéfices doivent au moins contrebalancer les coûts associés à cette stratégie. C'est autour de ce constat fondamental que l'approche fonctionnelle de la vie en groupe s'est développée, approche qui a été pratiquement la seule mise en jeu jusqu'à récemment.

Les hypothèses concernant les bénéfices de la vie en groupe relèvent de trois grands domaines : les bénéfices liés à la structure même de l'habitat, à la prédation et à la recherche de nourriture.

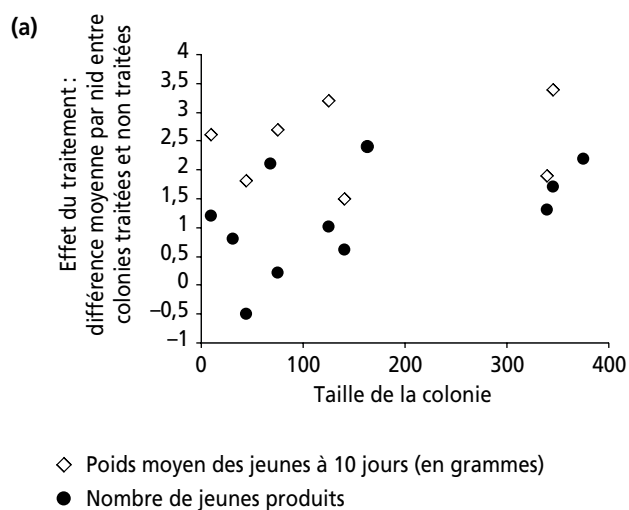
12.2.1 Les aspects spatiaux de la vie en groupe

Une des formes de vie en groupe ayant donné lieu à de très nombreuses études est la reproduction coloniale que l'on trouve dans pratiquement tous les groupes de vertébrés (Figure 12.1), et sous des formes légèrement différentes chez de nombreux vertébrés. Une espèce est dite coloniale quand la reproduction a lieu au sein de territoires densément répartis dans l'espace et ne contenant pas d'autres ressources que les sites de nids eux-mêmes. Cela implique que les reproducteurs doivent régulièrement quitter leur lieu de reproduction pour aller chercher leur nourriture à l'extérieur de leur territoire. Une des plus anciennes suppositions est que la colonialité chez les mammifères marins, les reptiles marins et les oiseaux marins en particulier, résulterait du nombre réduit de lieux favorables à la reproduction (les îles océaniques) relativement aux vastes étendues d'alimentation (l'océan dans son ensemble; Wittenberger et Hunt 1985, Cairns 1992, Post 1994). Par exemple, chez les éléphants de mer *Mirounga leonina*, la disponibilité en longues portions de côte semble induire une diminution de la densité en femelles reproductrices, ce qui en retour influence de nombreux comportements et de nombreuses composantes de l'aptitude (Baldi *et al.* 1996). Cependant, même si la nourriture n'est pas le facteur limitant, cela ne peut pas expliquer pourquoi les territoires de reproduction sont fortement agrégés alors que des endroits favorables à la reproduction restent disponibles dans le voisinage. Chez de très nombreuses espèces, les sites potentiels de reproduction ne semblent pas constituer le facteur limitant pouvant expliquer l'agrégation des individus (Tableau 12.1).

Une autre hypothèse est que dans les environnements hétérogènes et imprévisibles les reproducteurs devraient se concentrer au barycentre des ressources alimentaires, c'est-à-dire au lieu qui minimise les distances à parcourir pour s'alimenter. C'est l'hypothèse du « fourrageur centripète » (*central place forager*; Horn 1968). Cependant, des auteurs comme Brown *et al.* (1992), à partir de leur étude à long terme sur les hirondelles à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*, figure 12.3) ont été conduits à sérieusement remettre en cause ce modèle géométrique de la colonialité. De plus, les présupposés de ce modèle étant probablement très rarement remplis pour des populations naturelles (en particulier pour les vertébrés marins comme les reptiles, les mammifères et les oiseaux), cette hypothèse a peu de chance d'expliquer l'évolution de la vie en groupe en général (Brown *et al.* 1992).

Figure 12.1 Exemples d'espèces vivant en groupe. (a) Colonie de macareux moine (*Fratercula arctica*) à Grimsey au nord de l'Islande; (b) colonie de mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) en Bretagne; (c) colonie de lions de mer de Californie (*Zalophus californianus*) sur une jetée à Monterey (Californie). Photographies d'Étienne Danchin.

Figure 12.2 Vie en groupe et transmission de parasites.



Dans une expérience désormais classique, Charles Brown et Mary Bomberger Brown ont montré l'importance des coûts de la vie en groupe liés à la transmission des parasites chez l'hirondelle à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*). Partant de la double constatation que (1) le nombre de parasites par poussin et par nid augmentait significativement avec la taille de la colonie et que (2) la masse corporelle à l'envol ainsi que la survie au nid des poussins diminuaient avec la taille de la colonie, ces deux chercheurs américains ont traité certaines colonies pour éliminer les parasites afin de montrer que les parasites sont, au moins en partie, responsables de la faible productivité des couples dans les grandes colonies. Les effets de ces traitements ont été violents.

(a) Le nombre de poussins survivant jusqu'à l'envol et la masse corporelle des poussins sont tous les deux plus élevés dans les colonies traitées que dans celles de taille équivalente, mais non traitées. On notera que l'augmentation apparente de l'effet du traitement avec la taille de la colonie n'est significative ni pour le nombre de jeunes produits ($p = 0,59$, $n = 12$), ni pour le poids moyen des jeunes de 10 jours ($P = 0,61$, $n = 8$), cela pouvant être dû à la faible taille des échantillons (adapté de Brown et Bomberger Brown 1996).

(b) Comparaison de deux poussins provenant de colonies d'une taille d'environ 350 couples et ayant tous les deux l'âge de 10 jours; l'un, celui de gauche, provient d'une colonie non traitée contre les parasites, l'autre, à droite, provient d'une colonie traitée contre les parasites. Photographie gracieusement fournie par Charles Brown.

TABEAU 12.1 DIVERS ARGUMENTS ALLANT CONTRE UN RÔLE RÉEL D'UN ÉVENTUEL MANQUE DE PLACE FAVORABLE DISPONIBLE POUR LA REPRODUCTION CHEZ LES OISEAUX COLONIAUX.

Espèces	Argument allant contre	Référence
Hirondelle de rivage (<i>Riparia riparia</i>)	Cette espèce se reproduit dans des terriers que les reproducteurs creusent eux-mêmes dans des talus meubles en bord de rivière ou dans des gravières. Cela donne donc à chaque couple la possibilité de choisir l'emplacement de son nid au sein de l'espace disponible. Cependant, de nombreux sites favorables à la nidification au sein d'une vaste zone d'étude ne sont pas du tout utilisés par cette espèce.	Stutchbury 1988
Hirondelle de rivage (<i>Riparia riparia</i>)	Quatre constatations : moins de 1 % des couples nichent à plus de 100 mètres d'autres couples; dans de nombreuses colonies, les nids sont agrégés dans une partie seulement de l'espace favorable; chaque année, les hirondelles n'utilisent qu'une partie des bancs de sable favorables; enfin, à l'intérieure de colonies utilisant tout l'espace disponible, les nids voisins sont très synchrones, indiquant que les oiseaux s'étant installés simultanément se sont agrégés alors que de la place favorable (puisqu'utilisée cette même année par des couples plus tardifs) restait vide.	Hoogland et Sherman 1976
Les oiseaux coloniaux	Chez la grande majorité des espèces, il existe de l'espace disponible non utilisé, les oiseaux se groupant plus que nécessaire. C'est aussi le cas d'oiseaux marins qui n'utilisent pas certains îlots ou certaines portions d'îlots favorables.	Wittenberger et Hunt 1985
Hirondelle rustique (<i>Hirundo rustica</i>)	Dans les années de forte population, la proportion des hirondelles nichant dans les grandes colonies est plus importante que pendant les années de faible taille de population; la distribution des distances internids est significativement plus courte que si les nids étaient distribués au hasard dans l'espace disponible.	Møller 1987
Hirondelle rustique (<i>Hirundo rustica</i>)	Une définition précise de ce que doit contenir un habitat pour être favorable à la reproduction conduit à la conclusion que de tels habitats sont suffisamment abondants pour ne pas constituer un facteur limitant.	Shields et al. 1988
Oiseaux marins : cormoran huppé, mouette tridactyle, guillemot de Troil, pingouin torda, pétrel fulmar	Une description détaillée d'une portion de côte près d'Aberdeen (Écosse) montre que pour chacune de ces espèces, il existe de nombreuses zones favorables non occupées. Celles-ci sont situées au sein des colonies elles-mêmes, aux alentours, ou plus à l'écart de zones occupées.	Olsthorn et al. 1990
Hirondelle à front blanc américaine (<i>Hirundo pyrrhonota</i>)	L'utilisation des abondantes structures artificielles ne s'est pas accompagnée d'une diminution de la densité des nids dans les colonies, ni d'une augmentation du nombre de colonies. De très nombreuses surfaces favorables restent inoccupées.	Brown et Bomberger Brown 1996
Phoque veau marin (<i>Phoca vitulina</i>)	Une analyse discriminante basée sur la description détaillée des sites fréquentés ou non par cette espèce montre qu'ils n'utilisent en fait que 64 % des sites favorables. De plus, il était impossible de dire en quoi les sites utilisés ou non différaient en termes de caractéristiques physiques.	Kriebler et Barrette 1984

12.2.2 Vie en groupe et prédation

La prédation a très souvent été considérée comme constituant une des forces évolutives majeures ayant conduit à l'apparition de la vie en groupe (Bertram 1978, Endler 1995) et plus particulièrement celle de la colonialité (Darling 1938, Veen 1977, Brown et Bomberger-Brown 1987, 1996, Rodgers 1987). La vie en groupe peut en effet induire une protection vis-à-vis des prédateurs grâce à différents mécanismes comme

la vigilance, la dilution, la confusion et la défense collective.

a) Effet de vigilance

Pour de nombreux prédateurs, le succès dans la capture des proies dépend de l'effet de surprise. Il leur faut donc se rapprocher d'une proie sans se faire détecter. C'est le cas des autours des palombes (*Accipiter gentilis*) chassant des pigeons. Leur succès d'attaque diminue avec la taille du groupe de pigeons ramiers et cela sem-



Figure 12.3 Hirondelles à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*) sur leur nid.

Cette espèce niche au sein de colonies pouvant comprendre plusieurs milliers de couples. Les nids sont construits avec de la boue et de la salive. Ils sont attenants les uns aux autres et sont aujourd'hui très souvent construits sous des ponts. De ce fait, les sites favorables semblent illimités et chaque année, seul un petit nombre de sites potentiels est utilisé alors que certaines colonies comportent plusieurs milliers de nids agglutinés sur les quelques dizaines de mètres d'un seul pont.

Photographie gracieusement fournie par Charles Brown.

ble principalement expliqué par une détection plus précoce par les grands groupes de pigeon (Figure 12.4).

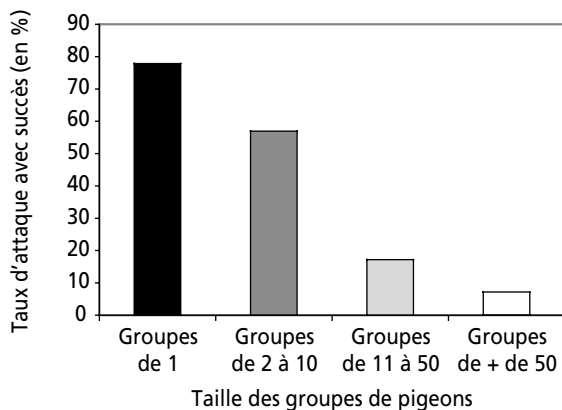
Les proies peuvent se protéger des prédateurs par des comportements de vigilance. Cependant, le temps passé en vigilance peut représenter une proportion importante du temps, et est perdu pour pratiquer d'autres activités comme l'alimentation ou la formation de couple ou encore le soin aux jeunes. La vie en groupe chez les pigeons ramiers permettrait donc une détection plus précoce du prédateur par un simple effet du nombre (Figure 12.4 a et b). Autre exemple, chez les hirondelles rustiques, le temps de détection d'une chouette d'Athéna (*Athene noctua*) empaillée présentée dans une colonie diminue très rapidement avec la taille de la colonie (Figure 12.4 c).

Grâce à la vigilance des autres membres du groupe, chaque individu peut passer moins de temps en vigilance pour repérer les éventuels prédateurs en train de se rapprocher et allouer plus de temps à d'autres activités. Par exemple, une fois enlevé l'effet de la position dans le groupe (les individus centraux veillant moins que les individus de la périphérie du groupe), chez le phoque veau marin (*Phoca vitulina*), les indi-

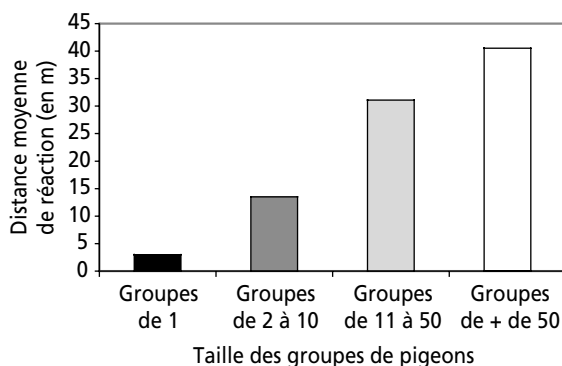
vidus passent d'autant moins de temps en vigilance que la colonie est grande (Figure 12.5).

D'autre part, la dynamique de l'alternance des phases d'alimentation (picorage tête baissée) et de veille (tête levée) peut constituer en soit une adaptation. Par exemple, un animal présentant une forte prévisibilité dans l'alternance de ces intervalles faciliterait l'approche d'un éventuel prédateur, alors qu'un patron d'alternance peu prévisible rendrait l'approche du prédateur beaucoup plus délicate (Ferrière *et al.* 1996). L'application d'une méthode permettant d'étudier la prévisibilité de ces séquences d'alternance sur des pas de temps croissants fait apparaître une dichotomie très nette entre des espèces comme le bécasseau violet (*Calidris maritima*; figure 12.6 a-c) ou la tourterelle turque (*Streptopelia decaocta*; figure 12.6 d-e) et le crabe à bec rouge (*Pyrhacorax pyrrhacorax*; figure 12.6 f-g). Chez le bécasseau et la tourterelle, les profils de prévisibilité révèlent une dynamique chaotique de vigilance (forte prévisibilité à court terme décroissant exponentiellement avec le temps), alors que le crabe alterne picorage et surveillance de façon périodique (profil de prévisibilité plat).

a) Taux d'attaque en succès



b) Distance moyenne de réaction au prédateur



c) Taille de la colonie et temps de détection d'un prédateur

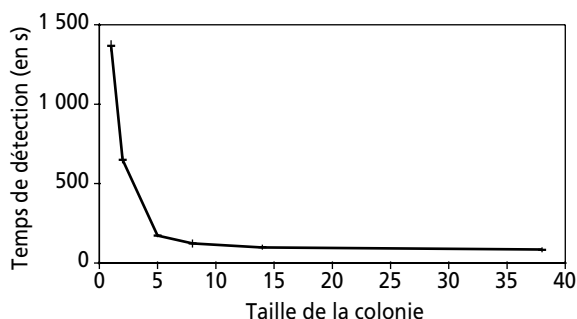


Figure 12.4 Vigilance et prédation.

(a) Un autour des palombes (*Accipiter gentilis*) a moins de succès quand il attaque des grands groupes de pigeons ramiers (*Columba palumbus*). Modifié d'après Kenward (1978). (b) Cela est en grande partie dû au fait que les grands groupes s'envolent depuis une plus grande distance du rapace (l'expérience consistait à libérer un autour apprivoisé depuis une distance précise d'un groupe de pigeons). Modifié d'après Kenward (1978). (c) Temps de détection d'une chouette d'Athéna (*Athene noctua*) empaillée présentée dans une colonie en fonction de la taille de la colonie d'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) (moyennes $\pm$ écart type de trois observations). Modifié d'après Møller (1987).

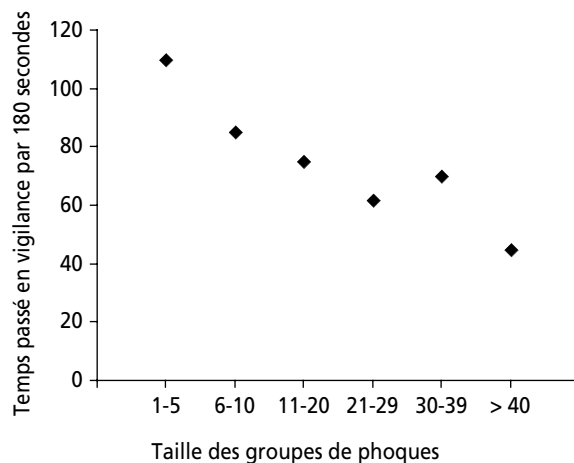


Figure 12.5 Vigilance et taille de groupe.

Temps passé en vigilance chez les phoques veau marin (*Phoca vitulina*) en fonction de la taille du groupe. Le temps passé en vigilance était estimé sur des périodes de 180 secondes. Modifié d'après Terhune et Brilliant (1996).

Ferrière et ses collaborateurs montrent ensuite par des simulations mathématiques qu'une coordination même lâche entre les individus d'un groupe et basée sur des prédictions fondées sur une seule période de picorage peut dramatiquement réduire la prévisibilité du comportement d'un individu, tout en augmentant le niveau de surveillance globale du groupe. Ces caractéristiques génèrent une dynamique chaotique. Ainsi, les caractéristiques d'une dynamique chaotique peuvent procurer un avantage sélectif réel aux proies en présence d'un fort risque de prédation (ce qui ne semble pas être le cas du crabe à bec rouge) : la forte prévisibilité à court terme permettrait aux différents individus d'un groupe de caler leur propre comportement en fonction de celui des autres membres du groupe et d'optimiser ainsi le niveau de vigilance de l'ensemble. La faible prévisibilité à plus long terme interdit aux prédateurs d'apprendre à prévoir une succession de phases de vigilance suffisamment longues pour lui permettre d'approcher sa proie sans être détecté.

Le fait que ces simulations produisent un patron de vigilance semblable à celui observé dans la nature ne démontre cependant pas que les animaux coordonnent effectivement leur vigilance. Cela montre seulement que les dynamiques de vigilance observées pourraient admettre une certaine coordination entre individus. Dans une expérience ingénieuse, Steve Lima (1995) ajouta des individus qu'il avait préalablement privés de nourriture à des volées de juncos ardoisés (*Junco*

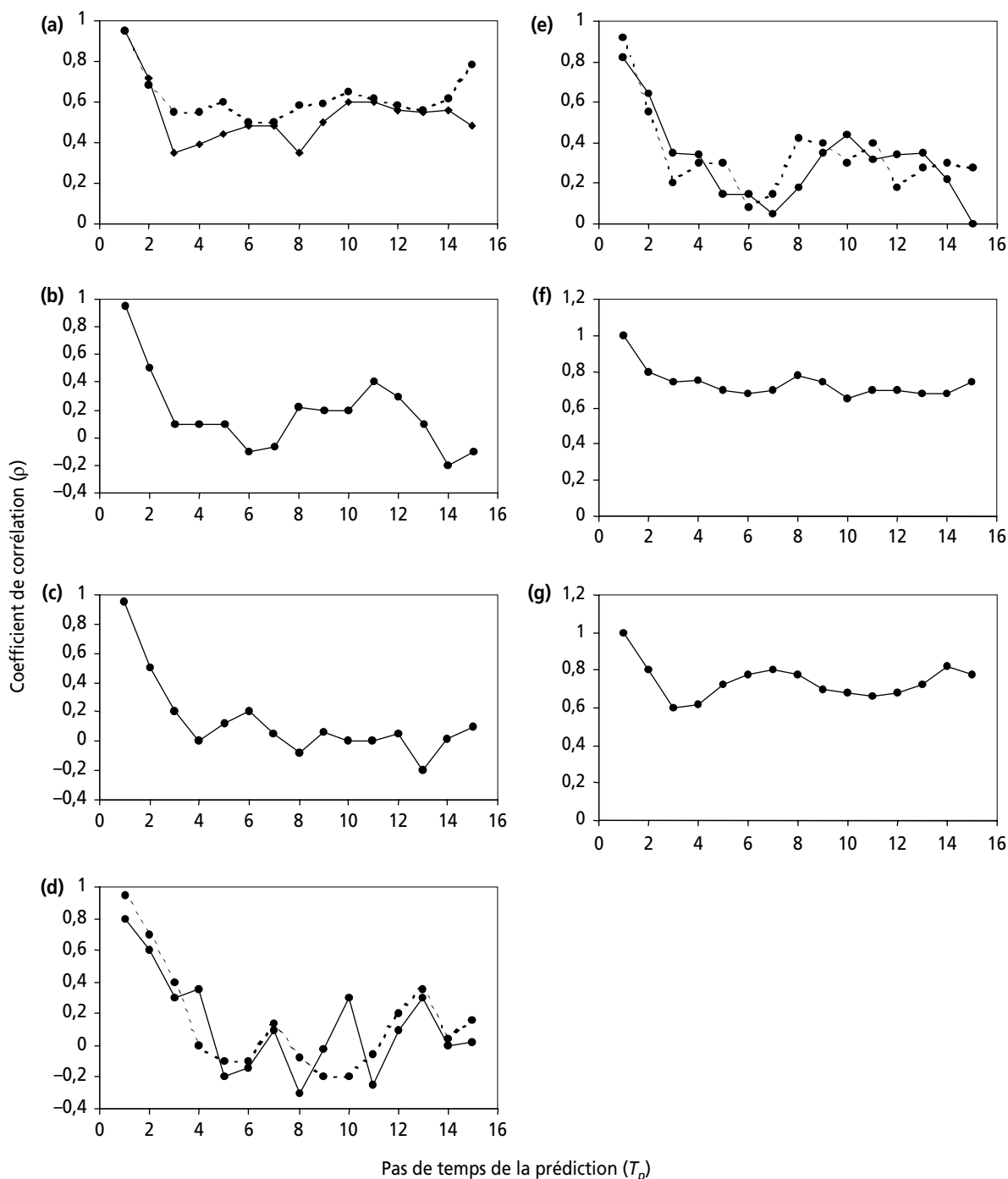


Figure 12.6 Profil de prévisibilité du comportement de vigilance.

Observations chez un bécasseau violet **(a-c)**, deux tourterelles turques **(d-e)** et deux craves à bec rouge **(f-g)**. La dynamique du comportement est caractérisée par la suite des durées successives de picorage et de surveillance. La prévisibilité du comportement est mesurée par un coefficient ρ (ordonnée) en fonction du nombre de pas de temps T_p sur lesquels les prédictions sont réalisées (abscisses). Les traits pleins et pointillés correspondent à différentes méthodes de prédiction. Pour le bécasseau, les durées de picorage et de surveillance ont été analysées ensemble **(a)** puis séparément pour les périodes de vigilance **(b)** et de picorage **(c)**. Une prévisibilité élevée à court terme qui décline exponentiellement à mesure que les prévisions sont réalisées plus loin dans le temps constitue la signature du chaos. Un profil plat qui traduit une qualité constante et forte des prévisions, est indicateur d'un rythme périodique (voir le texte). D'après Ferrière *et al.* (1996).

hyemalis) qu'il observait sur le terrain et quantifia la vigilance des membres du groupe. Les individus affamés ne contribuent pratiquement jamais à la vigilance du fait qu'ils passent tout leur temps en picorage. Cependant, les autres membres du groupe n'ajustent pas leur vigilance en fonction de la présence de ces individus non vigilants. Cela laisse croire que les membres du groupe ne portent pas attention à la vigilance exercée par les autres mais répondent seulement à leur présence globale (Lima 1995).

La stabilité évolutive du comportement de vigilance n'est pas simple. En effet, un individu donné, au sein d'un groupe qui aurait atteint un niveau de vigilance collective de 100 % (il y a toujours au moins un individu en train de veiller), pourrait **tricher** en se reposant entièrement sur la vigilance des autres membres du groupe et passer ainsi tout son temps à se nourrir. Cette stratégie tricheur serait l'équivalent de la tactique chapardeur du chapitre 6 et la solution de ce problème est développée dans le chapitre 6.

D'autre part, il se peut aussi que de tels tricheurs ne puissent pas envahir un groupe d'individus plus malins qui ne veilleraient que si les autres compagnons du groupe veillent eux aussi (Pulliam *et al.* 1982). Dans d'autres cas, il peut y avoir un avantage direct à la vigilance comme c'est le cas chez la gazelle de Thompson (*Gazella thomsoni*) où les individus qui se trouvent en vigilance au moment de l'approche d'un prédateur ont une plus grande chance de lui échapper (Fitzgibbon 1989) : ce bénéfice direct de la vigilance peut lui aussi protéger contre l'invasion par des tricheurs.

Dans tous les modèles de vigilance que nous avons abordés jusqu'ici, nous supposons que les individus fuyaient dès l'instant où ils détectaient un prédateur. C'est ainsi par exemple qu'on interprète la fuite plus hâtive d'une volée de palombes attaquée par un autour tel que décrit plus haut (Kenward 1978). Cependant, les Canadiens Ronald Ydenberg et Lawrence Dill (1986) appliquèrent l'approche des coûts-bénéfices à la décision de fuite et proposèrent qu'il n'est peut-être pas économique de fuir dès qu'un prédateur est aperçu. En fait, le moment de fuite idéal peut être fortement affecté par l'état de l'animal de telle sorte qu'il pourrait être plus profitable pour un individu très affamé de retarder sa fuite pour pouvoir manger un peu plus longtemps. Ainsi, si les palombes seules tendent à être des individus plus affamés, ou en moins bon état, il se pourrait qu'elles détectent aussi rapidement le prédateur que les individus en groupe mais qu'elles s'envolent plus tardivement. Il existe plusieurs études qui montrent

maintenant que la détection et la fuite sont deux processus distincts, le moment de fuite étant fonction d'un certain nombre de variables autres que la seule détection du prédateur (Ydenberg et Dill 1986).

b) Effets de dilution

► L'exemple classique des insectes « patineurs »

Les prédateurs ne pouvant le plus souvent attraper qu'une proie à la fois, celles-ci peuvent avoir avantage à se regrouper avec l'effet de diminuer, par simple effet de dilution, la chance pour chaque individu de se faire capturer. Au sein d'un groupe de n proies, un individu n'aura à chaque attaque qu'une chance sur n d'être celui qui sera capturé. C'est en effet ce

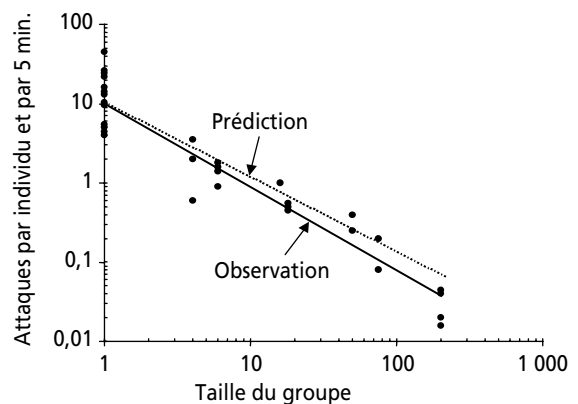


Figure 12.7 Vie en groupe et effet de dilution.

Il est difficile de mettre en évidence l'effet de dilution car, d'une part les attaques des prédateurs sont relativement rares, rendant toute observation et statistique difficile, et, d'autre part, les bénéfices du processus de dilution sont très souvent occultés par d'autres avantages comme ceux liés à la vigilance et la confusion du prédateur.

Foster et Treherne (1981) ont très clairement mis en évidence cet effet chez des patineurs marins (*Halobates robustus*) vivant à la surface de l'eau et prédatés par des poissons (*Sardinops sagax*). En effet, dans ce système à cause des phénomènes optiques associés à la surface de l'eau, les araignées d'eau ne peuvent pas voir les prédateurs s'approchant par en-dessous, si bien que la vigilance ne peut pas être impliquée. D'autre part, les attaques sont fréquentes et il est donc facile d'obtenir des données précises. Le taux d'attaque par groupe ne variait pas avec la taille du groupe de proies, si bien que le taux d'attaque par individu variait uniquement par effet de dilution. De ce fait, les observations (ligne continue) correspondent aux taux prédits par l'effet de dilution seul (ligne pointillée ayant une pente de -1 en coordonnées logarithmiques). La pente de la courbe des observations ne diffère pas significativement de la pente prédite par l'effet dilution ($-1,118 \pm 0,123$ – intervalle de confiance à 95 %). D'après Foster et Treherne (1981).

que l'on observe chez des araignées d'eau prédatées par des poissons, où la probabilité pour un individu de se faire capturer diminue avec la taille du groupe (Figure 12.7).

► Dilution et synchronisme

Sous l'effet de dilution, on s'attend aussi à ce que la taille des groupes varie positivement avec l'intensité de la prédation. C'est le cas chez les guppies (*Poecilia reticulata*) où les individus dans les rivières ayant peu de prédateurs forment des groupes moins denses que ceux vivant dans les rivières avec une forte densité de prédateurs (Seghers 1974). Ce sont aussi des effets de dilution qui expliquent la tendance de nombreuses espèces d'oiseaux ou de poissons à s'agréger en bancs très denses dès l'approche d'un prédateur (rapace ou requin).

Chez certaines espèces, l'effet de la dilution est augmenté par le synchronisme de reproduction (Darling 1938) dans l'espace et dans le temps, et pourrait expliquer le cycle de vie remarquablement long de certaines espèces de cigales (13 et 17 ans). Ces insectes restent à l'état de nymphes dans le sol et les adultes émergent de façon synchrone par million après 13 ou 17 années en fonction de l'espèce ou du lieu (Dybas et Loyd 1974). Ces émergences massives et synchrones ont pour effet de littéralement inonder le milieu avec des proies potentielles de telle sorte que les chances que chaque individu se fasse capturer par un prédateur sont fortement réduites. On a beaucoup spéculé sur la signification de ces cycles de 13 et 17 ans plutôt que 15 ou 18 (Simon 1979). Une dormance très longue entre des périodes d'émergence simultanées conduit à de longues périodes d'absence des cigales, pendant lesquelles les prédateurs et les parasites spécialistes sont contraints, soit de mourir, soit d'exploiter d'autres proies, soit de devenir dormants eux aussi. Ces cycles très longs seraient donc le résultat d'une véritable course à l'armement entre les prédateurs et leurs proies dans laquelle les cigales et leurs prédateurs auraient allongé graduellement leur cycle de vie jusqu'à ce que les cigales aient finalement gagné. Maintenant, l'explication des nombres 13 et 17 pourrait être que, ces nombres étant premiers, les prédateurs ou parasites ne pourraient pas se synchroniser régulièrement avec leur proie en ayant des cycles de vie qui seraient des sous-multiples de ceux de leurs proies. Si, par exemple, les proies avaient un cycle de 15 ans, des prédateurs avec un cycle de vie de 3 ou 5 ans pourraient les exploiter toutes les 5 ou 3 générations.

Il s'agit là de spéculations dont il serait difficile de démontrer le bien-fondé, mais il n'en demeure pas moins que des synchronismes de reproduction très fins existent dans la nature. Ces synchronismes pourraient être produits par les stimulations sociales résultant des interactions entre membres du groupe conduisant à la synchronisation des couples (Darling 1938, Gochfeld 1980). Dans ce contexte, Coulson (1986) a suggéré que la synchronisation des couples reproducteurs pourrait résulter de vitesses de développement plus rapide au sein des groupes qu'à l'extérieur de ceux-ci, ce qui permettrait aux individus de se reproduire simultanément au moment le plus favorable. Cependant, il semble qu'une telle synchronisation (qui a été appelée « effet Fraser Darling »), ne puisse participer qu'au maintien des groupes préexistants, sans pour autant en constituer la cause évolutive première à l'origine de la formation des groupes de reproducteurs (Hoogland et Sherman 1976).

► Dilution et place au sein du groupe

La probabilité d'être capturé par un prédateur doit varier en fonction de la place au sein du groupe, ceux au centre étant moins exposés. On s'attend donc à ce que les individus périphériques assument une plus grande partie de la vigilance du groupe car ils sont les plus exposés aux prédateurs. C'est effectivement le cas chez le phoque veau marin (*Phoca vitulina*) : les individus de la périphérie sont en vigilance pendant en moyenne ($\pm$ écart type) $38,5 \pm 17,4$ secondes par périodes de 3 minutes, contre seulement $17,2 \pm 9,1$ secondes pour les individus du centre du groupe (différence significative, $t = 5,99$, ddl = 41, $p < 0,0001$; Terhune et Brillant 1996). On s'attend donc à ce que des individus cherchant à réduire leur exposition aux prédateurs tentent d'occuper le plus possible une position centrale. Cette préférence pour le centre d'un groupe peut expliquer la forte augmentation de la densité des vols d'étourneaux à l'approche d'un faucon. Lorsque chaque individu tente de se placer au centre, il en résulte une forte contraction de l'espace occupé par un groupe et donc une augmentation de la densité.

L'avantage de se retrouver au centre consiste à pouvoir placer des proies alternatives entre soi et le prédateur. C'est en pensant à cela que William Hamilton proposa que les groupes puissent se constituer en « troupeau égoïste » (*selfish herd*) dans lequel chaque animal se protège en s'entourant de congénères qui lui permettent de tamponner les risques en jouant le rôle de victimes à sa place (Chapitre 6).

c) Effet de confusion

D'autre part, lors d'une attaque, un prédateur peut être fortement handicapé par la présence de nombreuses proies. Si l'on veut s'en convaincre, il suffit de lancer non pas une balle mais plusieurs à la fois à une seule personne. Sa chance d'en attraper une seule est fortement plus faible que si l'on n'en envoie qu'une seule à la fois. Il semble que les prédateurs souffrent du même effet de confusion lorsqu'ils essaient de capturer une proie parmi d'autres, chacune s'enfuyant dans des directions imprévisibles simultanément (Neil et Cullen 1974). Cela diminue le taux de capture par les prédateurs et peut expliquer pourquoi ceux-ci attaquent préférentiellement la périphérie des groupes, car cet effet y est moins important.

Un tel effet de confusion a été observé par Foster et Treherne (1981) dans leur expérience sur l'effet de dilution chez les araignées d'eau marines et détaillée dans la figure 12.7. En effet, ils constatent que le succès moyen d'une attaque par un poisson est de $20,5 \pm 3,3\%$ (moyenne ± 2 écarts types) sur une araignée d'eau isolée, contre seulement $6,6 \pm 3,8\%$ lors d'attaques sur des groupes de 15 à 17 individus. Cette différence de succès était probablement due aux incessants mouvements que font les araignées d'eau pour maintenir leur position dans le groupe à la surface de l'eau continuellement en mouvement et en réaction aux incessants contacts entre individus. Cependant, l'effet confusion dans cette observation était moins important que l'effet de dilution : les individus dans des groupes de 16 individus avaient 16 fois moins de chance qu'un individu solitaire d'être capturé par l'effet de dilution contre seulement 3 fois moins de chance par l'effet de confusion (20,5/6,6).

d) Défense en groupe

Les proies peuvent aussi chercher à se défendre activement en houspillant les prédateurs lorsque ceux-ci se rapprochent. On peut ainsi voir régulièrement un grand rapace comme par exemple une buse variable (*Buteo buteo*) attaquée violemment par un faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) qui lui vole littéralement dans les plumes. On peut aussi voir le même faucon crécerelle à son tour houspillé par un moineau domestique (*Passer domesticus*). Lorsque les proies vivent en groupe, elles ont toutes le même intérêt à ce que le prédateur s'éloigne et elles ont alors tendance à participer collectivement à ces activités de houspillage. Le prédateur se trouve alors confronté à un grand nombre d'individus qui, même s'ils sont

beaucoup plus petits que lui, finissent par lui rendre la situation difficilement supportable. Ce comportement de défense collective a été décrit chez les vertébrés et les invertébrés, et par la participation de nombreux individus, le groupe peut arriver à éloigner des prédateurs bien plus grands que chaque membre du groupe (Hoogland et Sherman 1976). Toute personne ayant eu à travailler dans une colonie de sternes, comme par exemple des sternes arctiques (*Sterna paradisaea*), a eu l'occasion de se rendre compte à ses dépens de l'efficacité d'un tel comportement collectif. Il est alors nécessaire de porter un chapeau ou un casque pour éviter de se faire blesser le cuir chevelu par les coups de becs à répétition.

12.2.3 Vie en groupe et recherche de la nourriture

Le troisième groupe de bénéfices proposés de la vie en groupe concerne la possibilité qu'ont les individus d'un même groupe d'échanger de l'information sur leur environnement.

a) L'hypothèse du centre d'information

La première hypothèse avancée dans ce domaine est celle que l'on appelle classiquement « l'hypothèse du centre d'information » proposée par deux chercheurs de l'université de Tel-Aviv, Ward et Amotz Zahavi en 1973. Il s'agit d'une des hypothèses du domaine de la vie en groupe qui a le plus fait couler d'encre. Historiquement, Ward et Zahavi (1973) proposaient qu'une des causes premières de la formation de colonies et de dortoirs chez les oiseaux résidait dans le fait que ces lieux communautaires constituaient un lieu où les individus ayant besoin d'informations sur leur environnement pourraient venir en chercher. Ils avaient principalement placé leur raisonnement dans le cadre de l'approvisionnement. Selon eux, un individu qui, un jour donné, ne trouverait pas de nourriture pourrait retourner à la communauté et attendre que des congénères reviennent avec de la nourriture. Ils n'auraient ensuite qu'à les suivre lorsqu'ils repartent pour s'alimenter.

Des preuves empiriques de l'existence d'un tel mécanisme ont été recherchées de très nombreuses fois mais à chaque fois que des arguments étaient avancés, ceux-ci étaient critiqués parce que les résultats obtenus pouvaient être prédits par un ou plusieurs mécanismes alternatifs. D'autres auteurs ont explicité les présupposés d'un tel mécanisme. Il faut tout d'abord supposer qu'il est possible de reconnaître les

individus ayant trouvé de la nourriture. Ce n'est pas là *a priori* un problème. Il faut que ces populations vivent dans un environnement ayant des sources de nourriture abondantes pour que la compétition pendant l'alimentation ne soit pas importante. Il faut que ces sources de nourriture se produisent de manière aléatoire, sinon les individus pourraient développer d'autres stratégies pour trouver leur nourriture. Enfin, il faut que la durée de ces sources de nourriture soit relativement longue pour que les individus qui la trouvent aient le temps d'y revenir plusieurs fois, mais pas trop longue car alors les individus pourraient apprendre rapidement où se trouve la nourriture, et le partage d'information à la colonie deviendrait inutile. Il est à noter que ces conditions correspondent à celles qui ont été mises en évidence dans l'étude du partage de l'information dans le cadre de l'approvisionnement social. D'autre part, ces conditions sont effectivement réunies chez de nombreux animaux se reproduisant en colonies. C'est en particulier le cas des vertébrés marins, comme les cétacés pinnipèdes et les oiseaux se nourrissant de poissons formant des bancs (Figure 12.1). Ces bancs peuvent être très difficiles à localiser, mais une fois localisés, ils restent au même endroit pendant un certain temps et leur taille, souvent très grande, fait que les risques de compétition directe pendant l'alimentation sont relativement faibles. Les mêmes conditions sont remplies chez les oiseaux coloniaux se nourrissant d'essaims d'insectes aériens comme les martinets et les hirondelles.

b) Une hypothèse très controversée

Cette hypothèse a suscité de nombreux débats, mais pendant les années 1990 plusieurs auteurs se sont élevés contre cette hypothèse. Tout d'abord, dans l'article de Ward et Zahavi (1973), la formation initiale d'un lieu de rencontre n'est pas clairement expliquée. Il semble qu'ils postulent implicitement qu'il existe déjà des lieux de regroupement. Donc, ce mécanisme semble en fait ne pas pouvoir conduire à la formation initiale de groupes, mais plutôt intervenir ultérieurement lorsque les groupes existent déjà plus ou moins. Ensuite, Douglas W. Mock de l'université de l'Oklahoma et ses collaborateurs (1988) ont insisté sur le fait que la plupart des prédictions de cette hypothèse sont aussi communes à d'autres mécanismes beaucoup plus simples. En d'autres termes, pour ces auteurs, cette hypothèse n'est pas falsifiable, c'est-à-dire qu'on ne peut pas la mettre en défaut, et de ce fait, elle n'aurait aucun intérêt. Ensuite, Amotz Zahavi lui-même, et surtout Heinz Richner de l'université

de Bern et Philipp Heeb (1995 et 1996) ont insisté sur le fait que pour fonctionner, un tel mécanisme devait nécessairement reposer sur une réciprocité stricte en ce sens qu'un individu qui en aide un autre à un moment donné va recevoir de l'aide de ce même individu dans le futur, ce qui implique que les individus soient capables de se connaître de façon à ce que ceux qui ne rendent jamais l'aide reçue puissent être éliminés (Richner et Heeb 1995, Danchin et Richner 2001). De telles conditions ont peu de chances d'être remplies dans de grands groupes d'individus, particulièrement si la composition du groupe change rapidement, comme c'est le cas dans les dortoirs.

c) Encore un problème de tricheur

Le Hongrois Zoltán Barta et Luc-Alain Giraldeau (2001) ont utilisé une approche théorique pour aborder cette question. Ils imaginent une population dans laquelle tous les individus partent le matin rechercher une source de nourriture. Puis ils supposent l'arrivée d'un mutant qui ne partirait jamais le matin et se contenterait d'attendre sur place le retour de ses congénères chanceux pour ensuite les suivre tout simplement vers les sources de nourriture du moment. Cet individu ne dépenserait pas d'énergie à rechercher de la nourriture le matin. Mieux, il pourrait utiliser ce temps libre et cette énergie à d'autres activités comme par exemple courtiser ses congénères de sexe opposé restés sur place. Un tel individu aurait donc une plus grande aptitude que ses congénères et devrait donc, dans un premier temps au moins, augmenter en fréquence dans la population. Cette stratégie de suiveur augmenterait donc dans la population et les bénéfices obtenus par les chercheurs et les suiveurs correspondraient exactement aux courbes décrites pour le jeu producteur-chapardeur abordé au chapitre 6. Les suiveurs augmenteraient dans la population jusqu'à ce que les bénéfices pour les deux stratégies deviennent égaux. Ce point d'équilibre se produirait à une très forte fréquence de suiveur car la part du découvreur, c'est-à-dire la fraction de la parcelle découverte qui va à l'usage exclusif de son découvreur, serait assez faible.

Si Barta et Giraldeau (2001) ont raison, il devient assez difficile de rejeter l'hypothèse du centre d'information à partir seulement de la rareté des cas documentés d'échanges d'informations. Au mieux, leur modèle prédit que ces échanges seraient rares. Ils proposent une autre façon de procéder fondée sur une distinction entre les vols de recherche et les vols d'individus recrutés. Les premiers vols du jour au

départ de la colonie seraient probablement des vols de recherche souvent caractérisés par des changements de direction fréquents. Au retour de ce premier vol, les individus ayant trouvé une parcelle doivent repartir en volant directement vers ces parcelles. Les suiveurs recrutés dans ce second vol doivent se diriger aussi directement vers ces parcelles. On s'attend donc, dans un système d'échange d'information, à ce que le nombre de vols directs soit toujours plus nombreux que le nombre de vols de recherche. Si jamais on observait le phénomène contraire, c'est-à-dire que le nombre de vols de recherche soit supérieur au nombre de vols directs et donc aux vols de recrutement, nous pourrions rejeter sans doute l'hypothèse de l'échange d'information.

d) Une des hypothèses alternatives :
« l'hypothèse du centre de recrutement »
(HCR)

Une demi-douzaine d'hypothèses alternatives a été proposée pour corriger les défauts intrinsèques de l'hypothèse du centre d'information. L'une d'entre elles a été proposée par les Suisses Heinz Richner et Philipp Heeb en 1995 et 1996. Selon eux, ce sont les bénéfices dérivés de l'alimentation en groupe, plutôt que ceux résultant de transfert d'information à la colonie qui sont plus susceptibles de favoriser un approvisionnement collectif mettant en jeu un lieu communautaire. Nous avons vu dans le chapitre 6 comment les individus peuvent en effet avoir un bénéfice à chasser en groupe, soit parce que le fait d'être plusieurs augmente le taux de capture de chaque individu, soit parce que cela permet de lutter efficacement contre les risques de prédation (voir aussi le paragraphe 12.2.2). C'est ce qu'il est convenu d'appeler des **effets Allee** (voir au chapitre 6, paragraphe 6.2), survenant ici encore dans le contexte de l'alimentation. De tels effets Allee pourraient surpasser les coûts associés à la diffusion de l'information sur les sources de nourriture. Cela expliquerait pourquoi l'individu ayant trouvé de la nourriture revient au lieu communautaire car il est susceptible d'y trouver des congénères pour venir chasser avec lui, ce qui augmenterait son taux de prise alimentaire et/ou sa protection contre les prédateurs. Les conditions de développement de ce mécanisme sont en fait assez voisines de celles de l'hypothèse du centre d'information et de celles favorisant l'alimentation en groupe (voir chapitre 6) : ressources éphémères mais relativement abondantes et imprévisibles dans l'espace. Dans de telles conditions, les individus en recherche

de nourriture sont souvent fortement éloignés les uns des autres, impliquant que le retour et le recrutement à la communauté peut devenir une stratégie plus efficace que celle consistant à attendre sur le lieu d'alimentation. Dans ce contexte, le lieu communautaire jouerait le rôle de centre de recrutement et Richner et Heeb ont donc appelé leur hypothèse « hypothèse du centre de recrutement » ou HCR.

D'après ce mécanisme, les individus ayant trouvé de la nourriture auraient un intérêt direct à revenir à la communauté pour y « recruter » des congénères. On s'attend donc à ce que les individus ayant trouvé de la nourriture, lorsqu'ils reviennent au lieu communautaire, manifestent d'une manière ou d'une autre leur découverte de façon à attirer des congénères à leur suite. Or, il se trouve que de tels comportements de recrutement sont observés dans les colonies ou les dortoirs d'un certain nombre d'espèces, comportements qui n'étaient expliqués par aucune autre hypothèse. Ces comportements de recrutement constituent un argument fort en faveur de l'hypothèse du centre de recrutement. Par exemple, Stoddard (1988) décrit un très bel exemple de comportement de recrutement chez l'hirondelle à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*). Il a observé à plusieurs reprises le retour d'un adulte volant droit vers la colonie et qui, une fois à une distance d'environ dix mètres, émet un son ressemblant à un cri d'alarme. L'individu en question ne se pose pas et donc ne nourrit pas ses petits, mais repart immédiatement droit dans la direction d'où il arrivait tout en répétant quelquefois à deux ou trois reprises le cri en question. Tous les adultes de la colonie quittent alors le nid et se dirigent dans la même direction que l'individu ayant émis le cri. Comme dans cette espèce, il est possible de suivre les hirondelles sur une grande distance et de voir, de par leur comportement, s'ils se nourrissent ou non, Stoddard constate alors que celles-ci se mettent rapidement à se nourrir ensemble, probablement parce qu'elles ont rencontré un gros essaim d'insectes. Environ trois minutes plus tard, les adultes reviennent et nourrissent leurs poussins et repartent immédiatement vers l'essaim. Les parents peuvent alors effectuer plusieurs allers-retours de ce type jusqu'à ce qu'apparemment la ressource s'épuise. Il est clair qu'un mécanisme de type centre d'information ne peut expliquer un tel comportement.

L'HCR explique aussi pourquoi certains individus reviennent recruter au lieu communautaire alors que d'autres ne le font pas ou le font avec moins d'intensité. La taille optimale de groupe variant en fonction des conditions (comme par exemple la quantité de

TABEAU 12.2 UN CRI DE RECRUTEMENT : LE CRI « CHIRUP » DU MOINEAU DOMESTIQUE.

Attraction de moineaux domestiques vers une mangeoire d'oiseau sans nourriture depuis au moins deux jours et placé près d'un haut-parleur. Trois traitements sont appliqués pendant l'expérience (colonnes) : (1) diffusion des cris « chirrup », ou (2) de sifflements humains, (3) aucun son diffusé. Un essai dure cinq minutes pendant lesquelles le traitement est appliqué.

	Cri « Chirrup »	Sifflements humains	Pas de son
Nombre d'essais pendant lesquels des moineaux sont arrivés à la mangeoire	14	5	6
Nombre d'essais pendant lesquels aucun moineau n'est arrivé	6	15	14

ressources disponibles), on s'attend à ce qu'il y ait des différences de **motivation** à recruter par les divers individus. L'intensité des signaux de recrutement doit donc varier en fonction du bénéfice net potentiel pour le découvreur en relation avec la taille du groupe d'alimentation. Un exemple de ce type de variation est donné par Mark A. Elgar chez le moineau domestique (*Passer domesticus*). En effet, un moineau solitaire découvrant une source de nourriture émet habituellement un cri « chirrup » (une onomatopée imitant le cri en question) qui a pour effet de recruter des congénères avant de commencer à s'alimenter. Par de très simples expériences, Elgar a montré que le taux d'émission de ce cri varie en fonction des circonstances : quand la source de nourriture est divisible (par exemple des miettes de pain), le moineau qui découvre la source émet le cri « chirrup » ; quand la source n'est pas divisible (la même quantité de pain, mais en un seul morceau) le découvreur n'émet pas le cri. D'autre part, il a constaté que le temps s'écoulant entre la découverte de la source de nourriture et l'arrivée de nouveaux moineaux rejoignant le découvreur est inversement proportionnel aux taux d'émission du cri « chirrup ». En faisant de la repasse de ce cri, il constate aussi que le fait de diffuser le cri « chirrup » suffit à attirer des moineaux vers une mangeoire vide de toute nourriture (Tableau 12.2). Ce cri semble donc bien jouer une fonction de recrutement.

Elgar propose une interprétation simple de ce comportement. Si l'on admet que les moineaux sont soumis à de réels risques de prédation pendant l'alimentation (un fait qui est indéniable), nous avons vu au paragraphe 12.2.2 en quoi un individu découvrant une source de nourriture facilement partageable peut avoir intérêt à attirer des congénères pour se nourrir avec lui. En revanche, lorsque la ressource n'est pas partageable, les coûts engendrés pour le découvreur par la compétition avec des congénères sont tels que le même moineau qui attirerait des

congénères risquerait fort de ne pas pouvoir profiter du tout de sa découverte.

Du point de vue d'un individu n'ayant pas trouvé de nourriture, l'existence de variation dans l'intensité des signaux de recrutement, offre aussi à ce suiveur potentiel la possibilité de comparer l'intensité des signaux de recrutement de divers individus ayant trouvé de la nourriture. La situation ressemble alors étrangement à celle du langage des abeilles dans laquelle l'intensité du signal de recrutement est modulée en fonction de la qualité potentielle globale de la source de nourriture.

Les prédictions de l'hypothèse du centre de recrutement peuvent être mises à l'épreuve des faits de diverses manières (voir le tableau 12.3). En mettant à la disposition d'animaux des sources de nourriture éphémères reproduisant la situation naturelle, on s'attend (1) à ce que le bénéfice net d'un fourrageur sur le site d'alimentation soit plus faible lors de la découverte que lorsqu'il revient avec des congénères et (2) que les oiseaux arrêtent de recruter d'autres individus à la colonie quand il n'y a plus aucun bénéfice à augmenter la taille du groupe d'alimentation. Les signaux de recrutement doivent être intenses au début et ne plus être produits lors des retours suivants (voir le tableau 12.3).

En résumé, bien que proche de l'hypothèse du centre d'information, le HCR ajoute donc un pré-supposé fondamental qui permet d'expliquer l'intérêt des leaders et des suiveurs : les leaders y gagnent en termes de taux d'alimentation et/ou de protection contre les prédateurs, et les suiveurs ont aussi le bénéfice d'obtenir de l'information sur les sources de nourriture. Les bénéfices des suiveurs et des leaders sont donc immédiats, et il n'est pas nécessaire d'attendre une éventuelle réciprocité d'un geste qui peut être coûteux. Richner et Heeb (1996) et Danchin et Richner (2001) proposent que cela crée les conditions favorables à la stabilité évolutive de ce mécanisme.

TABEAU 12.3 RÉSUMÉ DES PRÉSUPPOSÉS ET DES PRÉDICTIONS QUI PERMETTENT DE BIEN DIFFÉRENCIER TROIS DES PRINCIPALES HYPOTHÈSES DE L'ÉVOLUTION DE LA VIE EN GROUPE EN RELATION AVEC LA RECHERCHE DE NOURRITURE, C'EST-À-DIRE L'HYPOTHÈSE DU CENTRE D'INFORMATION ET L'HYPOTHÈSE DU CENTRE DE RECRUTEMENT (MODIFIÉ D'APRÈS DANCHIN ET RICHNER 2001) ET L'HYPOTHÈSE DU JEU PRODUCTEUR-CHAPARDEUR (BARTA ET GIRALDEAU 2001).

	Hypothèse du centre d'information	Hypothèse du centre de recrutement	Hypothèse du jeu producteur-chapardeur
Réciprocité	Nécessaire	Non nécessaire	Non nécessaire
Type de bénéfice	Réciproque et donc de même nature.	Mutuel, pas nécessairement de même nature.	Aucun. Le parasitisme de l'information est le résultat de sa stabilité évolutive et implique un coût.
Nature des bénéfices	Nourriture	Nourriture et éventuellement protection contre les prédateurs.	Aucun
Variation des bénéfices nets entre les individus	Variation possible	Pas de variation, des bénéfices équivalents sont maintenus par densité dépendance.	Aucune
Types de phénotypes présents au site communautaire	Tous les individus sont également efficaces à localiser de la nourriture de façon à permettre la réciprocité.	Il peut exister des variations dans la capacité à localiser de la nourriture, mais ceci n'est pas forcément nécessaire.	Les individus peuvent alterner entre les stratégies « chercheur » et « suiveur ».
Variation du succès d'alimentation du découvreur quand il retourne au site d'alimentation en étant suivi et/ou Risque de prédation lors du retour vers le site d'alimentation	Décroît par rapport à sa première visite. Pas de prédictions faites par l'hypothèse.	Augmente par rapport à sa première visite. Décroît par rapport à sa première visite.	Décroît par rapport à sa première visite. Pas de prédictions faites.
Stabilité de l'appartenance au groupe d'alimentation et à la communauté	Requise car pour fonctionner, la réciprocité implique que les individus se connaissent.	Pas nécessaire. En d'autres termes les individus n'ont pas besoin de se connaître.	Pas nécessaire
Fonction des comportements affichés au lieu communautaire	• Indicateur de la position du lieu communautaire (Ward et Zahavi 1973). • Indicateur de « l'humeur » de la communauté (Ward et Zahavi 1973), c'est-à-dire la quantité d'information sur les sites d'alimentation disponible dans la communauté. • Évaluation de la compétitivité une fois sur le site d'alimentation (Zahavi 1986).	Recrutement de congénères pour se nourrir ensemble et bénéficier ainsi d'une meilleure alimentation et d'une meilleure protection contre les prédateurs.	Aucune prédiction

e) Un débat qui continue aujourd'hui

Le débat sur cette hypothèse continue encore aujourd'hui. En 1996, Marzluff, Heinrich et Marzluff publient des résultats expérimentaux obtenus dans des dortoirs de grands corbeaux (*Corvus corax*) dans la revue *Animal Behaviour*. Ces résultats étaient

tout à fait impressionnants, tant par ce qu'ils mettaient en évidence que parce que c'était une des seules véritables approches expérimentales appliquées à l'étude de cette question. Cet article a donné lieu à un forum dans la même revue quelques années plus tard (Danchin et Richner 2001, Mock 2001, Marzluff et Heinrich 2001, Richner et Danchin 2001).

Ce forum souligne l'importance de ces résultats, mais insiste sur le fait que, de nouveau, les résultats ne démontrent pas, comme l'affirment les auteurs, l'existence d'un fonctionnement de type centre d'information, parce que des résultats identiques seraient prédits par l'hypothèse du centre de recrutement. Pour distinguer des hypothèses, il est nécessaire de faire des tests qui permettent de différencier les divers mécanismes entre eux (Tableau 12.3), c'est-à-dire là où les divers mécanismes font des prédictions différentes. Barta et Giraldeau (2001) pour leur part précisent les mesures les plus susceptibles de permettre de rejeter sans ambiguïté l'hypothèse du centre d'information.

S'il est vrai que les différences entre les mécanismes sous-tendus par les trois hypothèses peuvent sembler ténues, il n'en reste pas moins que c'est justement ce genre de subtiles nuances qui est crucial pour la stabilité évolutive de tel ou tel comportement (Richner et Danchin 2001). Il est à noter que Marzluff et ses collaborateurs (1996) décrivent dans leur article plusieurs comportements qui ressemblent forts à des signaux de recrutement, signaux qui à eux seuls suggèrent un mécanisme de type centre de recrutement plutôt que centre d'information. Cependant, ils persistent à penser qu'il s'agit plus d'un mécanisme de type centre d'information (Marzluff et Heinrich 2001). Cela montre que le débat est loin d'être clos.

Cet exemple illustre bien la nécessité de toujours énoncer les présupposés et les prédictions des mécanismes proposés. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, c'est un des mérites fondamentaux de l'approche hypothético-déductive de passer obligatoirement par cette formalisation des tenants et des aboutissants de tout mécanisme. Dès que plusieurs paramètres entrent en jeu, on ne peut pas se limiter à un raisonnement verbal et seule une approche explicite formelle et mathématique peut permettre de clarifier la discussion. Globalement, le débat sur le rôle de l'information dans l'émergence de l'agrégation a trop souffert de ce manque de formalisation (Richner et Danchin 2001, Barta et Giraldeau 2001). À ce titre, le modèle de Barta et Giraldeau (2001) marque une sérieuse avancée vers la compréhension du partage d'information sur l'apparition de l'agrégation.

Avant de passer à la deuxième partie de ce chapitre, il faut insister sur l'importance de l'information dans l'évolution de comportements ayant un fort impact sur l'aptitude individuelle et dans l'émergence de l'agrégation. Nous avons déjà, au moins par trois fois,

insisté sur le rôle de l'information dans l'émergence de tout comportement social : dans le chapitre 6 sur l'approvisionnement social, nous avons vu le rôle central de l'information dans toute prise de décision ; ensuite nous y sommes revenus dans le chapitre 7 concernant les processus de choix de l'habitat de reproduction ; dans le chapitre 9, nous avons aussi vu l'importance de la capacité des individus en recherche d'un partenaire sexuel à évaluer la qualité et la compatibilité des partenaires potentiels pour pouvoir effectuer le choix qui maximise l'aptitude ; et enfin comme nous venons de le voir, dans le débat sur l'évolution de la vie en groupe, la notion d'information s'est de nouveau trouvée au centre du débat. En fait, la notion d'information est au centre des hypothèses récentes proposées pour expliquer la vie en groupe. Mais cette fois-ci, ce sera dans un contexte différent qui conduira à remettre en cause les fondements mêmes de la démarche adoptée jusqu'à tout récemment.

12.3 VERS UNE NOUVELLE APPROCHE DE L'ÉVOLUTION DE LA COLONIALITÉ

Cette deuxième partie présente une autre manière d'aborder la question de l'évolution de la vie en groupe. En fait, il s'agit de la généralisation à toutes les formes de vie en groupe d'une approche récemment développée pour expliquer l'évolution d'une forme particulière de vie en groupe, à savoir la colonialité (Danchin et Wagner 1997).

12.3.1 Le constat de base

À la fin des années 1980, le débat sur l'évolution de la vie en groupe et plus particulièrement de la colonialité était arrivé dans une sorte de cul-de-sac, différents auteurs mettant en avant l'importance de tel ou tel des mécanismes développés dans la première partie de ce chapitre. Deux auteurs travaillant sur la même espèce mais dans des milieux différents pouvaient l'un conclure que tel mécanisme (comme par exemple la prédation) jouait un rôle crucial dans l'agrégation, alors que l'autre ne voyait pas de rôle de la prédation mais plutôt un rôle de la recherche alimentaire. Partant de ce constat, certains auteurs proposaient même, qu'en fait, la colonialité ne soit pas un seul et unique phénomène mais plutôt une famille de phénomènes et que chercher à expliquer la colo-

nialité dans son ensemble dans un seul cadre était illusoire. D'autre part, en 1985, dans une revue désormais classique sur le sujet, Wittenberger et Hunt, après avoir revu les diverses hypothèses et montré à quel point, malgré plusieurs décennies de recherches, on était incapable de voir clair dans ce foisonnement d'hypothèses et de controverses, proposaient toutefois de continuer à mesurer les coûts et les bénéfices dans diverses circonstances de façon à pouvoir faire un bilan complet dans l'espoir ultime de comprendre l'évolution de la colonialité dans son ensemble.

Une des raisons fondamentales de cette situation résidait dans l'extrême difficulté qu'il y a à effectuer un tel bilan. Tout d'abord, l'intensité des coûts et bénéfices éventuels est susceptible de varier grandement à la fois dans le temps et dans l'espace. Comme l'établissement d'un tel bilan économique prendrait plusieurs années et nécessiterait plusieurs échantillons, il est probablement impossible d'établir un tel bilan à l'échelle d'une population donnée. De plus, ce bilan doit varier d'un individu à l'autre. Par exemple, les coûts en termes de compétition liés à l'augmentation de la densité dans certains habitats sont très probablement fortement différents entre des individus n'ayant pas (pour des raisons très variées) les mêmes capacités compétitives. Nous avons aussi vu que les risques encourus en termes de prédation par les individus d'un groupe, même de taille modérée, diffèrent selon que l'individu se trouve en périphérie ou au centre du groupe [voir le paragraphe 12.2.2 (b)]. De même, les coûts liés à la transmission d'un pathogène varient probablement très fortement selon que tel ou tel individu est plus ou moins résistant, pour des raisons génétiques ou autres, au pathogène en question. Et cela dépendra bien entendu du pathogène impliqué. Il faudrait donc calculer le bilan des coûts et bénéfices de la colonialité pour chaque individu et non pas en moyenne sur un ensemble d'individus. Il est évident qu'une telle tâche serait irréalisable, et continuer dans cette direction risquerait de conduire à beaucoup de débats stériles.

Rétrospectivement, il semble clair que nous avons besoin d'envisager de nouvelles approches pour aborder cette question. Ce sont ces nouvelles approches qui sont présentées dans cette deuxième partie.

12.3.2 L'émergence de nouvelles approches

a) Définir l'agrégation

Plusieurs réflexions ont conduit à l'émergence d'une autre manière d'aborder la question de l'évolution

de la vie en groupe et plus particulièrement de la vie en colonie. Tout d'abord, il était nécessaire de bien définir ce que l'on entend par agrégation. Il est étonnant que le débat sur l'évolution de la vie en groupe n'ait pas proposé une définition claire de ce concept. Pour cela, il faut prendre la distribution libre idéale comme référence. Cette idée arriva brusquement et fut présentée à peu près simultanément par le Britannique Richard Sibly (1983), le Canadien Colin Clark et l'États-Unien Marc Mangel (Clark et Mangel 1984) ainsi que les États-Uniens Thomas Caraco et Ronald Pulliam (1984). Tous eurent l'idée d'introduire la notion de distribution libre idéale dans la discussion sur l'évolution de la taille de groupe. Ce sont ensuite Donald Kramer (1985) puis William Shields et ses collaborateurs qui en 1988, avec leur hypothèse de l'agrégation dans des zones traditionnelles, ont introduit la notion de distribution libre idéale dans le contexte de la colonialité. Cette démarche a été suivie par un article de Charles R. Brown, Bridget J. Stutchbury et Peter D. Walsh (1990) qui a repris et détaillé le lien existant entre la notion de distribution libre idéale et la colonialité. Ils ont en particulier souligné l'importance du type de densité dépendance. Finalement, c'est Danchin et Wagner en 1997 qui ont avancé une définition de l'agrégation. Selon eux, il existe deux types d'agrégation (Figure 12.8).

L'agrégation est un pattern, une distribution des individus dans l'espace. Nous avons vu dans le chapitre 6 en quoi la distribution libre idéale constitue une distribution qui, bien que restant purement théorique, peut constituer la référence pour la description de toute distribution d'individus aux prises avec une économie de dispersion, c'est-à-dire qui n'ont aucun avantage à se retrouver ensemble. La distribution libre idéale a pour conséquence que tous les individus de la population ont la même quantité de ressource. C'est donc la distribution qui résulte en un partage équitable de toutes les ressources de l'environnement entre tous les individus de la population. C'est la distribution qui serait atteinte par des êtres théoriques qui auraient trois caractéristiques : (1) ils connaissent parfaitement l'environnement (d'où le terme idéal); (2) ils se déplacent entre les diverses parties de l'environnement sans aucun coût ni contrainte (d'où le terme libre); et (3) ils ont tous les mêmes capacités compétitives et n'ont aucun intérêt à se retrouver ensemble (c'est une économie de dispersion). Dans ce cas, nous avons vu dans l'encart 6.1 que le nombre d'individus dans chaque parcelle de l'environnement à l'équilibre est proportionnel à la

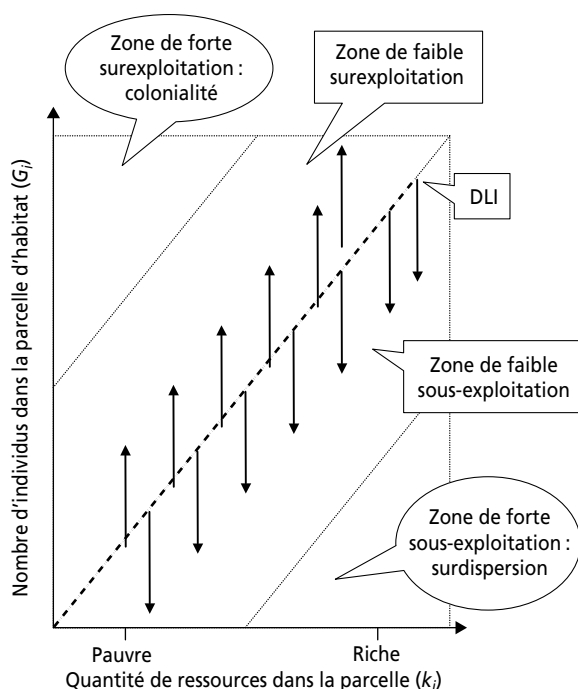


Figure 12.8 Une définition de l'agrégation (cette figure reprend la nomenclature de l'encart 6.1)

L'agrégation est un pattern que l'on peut définir si l'on est capable de mesurer à la fois le nombre d'individus G_i dans chaque parcelle ainsi que la quantité de ressources k_i qu'elle contient, dans une distribution libre idéale, les points se trouveront tous alignés (droite pointillée). La pente de cette droite varie en fonction de la taille totale de la population. Plus la population globale est grande, plus la pente est forte. Les parcelles situées en dessous de cette droite correspondent aux parcelles où les individus ont en moyenne plus de ressources que si la population était à la distribution libre idéale (parcelles sous-exploitées); celles situées au-dessus de la droite correspondent aux parcelles où les individus ont en moyenne moins de ressources que si la population était à la distribution libre idéale (parcelles surexploitées). Plus un point est éloigné verticalement de la droite représentant la distribution libre idéale, plus l'agrégation qu'il révèle est forte. À l'extrême, dans le coin en haut à gauche, cela correspond à une situation de colonialité.

Lorsque l'habitat est fortement hétérogène, c'est-à-dire qu'il est constitué de parcelles de qualité très variable, à la distribution libre idéale, une part conséquente de la population peut se retrouver dans les quelques parcelles les plus riches. Cette agrégation n'est qu'apparente et résulte de l'habitat. Tout décalage par rapport à la distribution libre idéale est révélateur d'une agrégation véritable.

quantité de ressources dans cette parcelle. Si l'on trace la courbe du nombre d'individus dans chaque parcelle en fonction de la quantité de ressource dans ces mêmes parcelles, alors on obtient une droite (droite

pointillée de la figure 12.8). Imaginons maintenant un habitat contenant beaucoup de parcelles pauvres et quelques parcelles riches et qu'une population y soit répartie de manière libre idéale. Bien que la population soit distribuée de manière libre idéale, un observateur sur le terrain pourrait avoir l'impression que la distribution est agrégée car une part très importante de la population apparaît comme localisée dans les quelques parcelles les plus riches. Mais cela ne ferait que refléter la variation de qualité de l'environnement. Danchin et Wagner (1997) ont qualifié ce cas d'**agrégation résultant de l'habitat** (*habitat mediated aggregation* en anglais). En fait, dans ce cas, l'agrégation n'est qu'apparente, car les individus de toutes les parcelles ont la même quantité de ressources. En revanche, tout écart par rapport à la distribution libre idéale implique que les individus des différentes parcelles de l'environnement n'ont pas accès à la même quantité de ressources. Tous les points situés au-dessus de la droite de la figure 12.8 correspondent à des parcelles où les individus ont moins de ressources qu'à la distribution libre idéale (ces parcelles sont surexploitées); ceux au-dessous de la droite ont accès à plus de ressources et les parcelles correspondantes sont donc sous-exploitées au vu de la taille globale de la population. Danchin et Wagner (1997) ont désigné ce cas d'**agrégation véritable** (*real aggregation* en anglais).

L'agrégation étant ainsi définie, il apparaît que *la vie en groupe constitue tout d'abord un pattern*, une distribution biaisée des individus dans l'espace. On peut alors se demander ce qui produit ces biais de distribution. La question se pose car, quand la distribution montre une agrégation véritable, la répartition des ressources est inégale entre les individus des diverses parcelles, et tout individu qui quitte une parcelle surexploitée pour aller vers une parcelle sous-exploitée gagne en termes d'accès aux ressources et donc en aptitude. On s'attend donc à ce que la sélection naturelle favorise tout individu capable de faire de la sorte, ce qui, comme nous l'avons vu au chapitre 6, devrait faire tendre la distribution vers une distribution libre idéale et donc une disparition de l'agrégation. Visiblement, chez certaines espèces comme les oiseaux coloniaux ou les diverses sociétés animales, la distribution ne tend pas du tout vers une distribution libre idéale. Il doit donc y avoir des raisons pour lesquelles la distribution chez ces espèces reste si fortement agrégée.

La question de l'évolution de la vie en agrégats peut donc être reformulée de manière sensiblement différente. Il s'agit de comprendre, non pas les avantages et désavantages de la vie en groupe, mais plutôt

de comprendre les processus qui génèrent les patterns de distribution biaisés des individus dans l'espace. En d'autres termes, quels sont les comportements individuels qui génèrent les distributions observées? Ces comportements impliquent deux **processus de choix** : le choix du lieu de vie, et le choix du partenaire de reproduction.

b) Un problème de choix de l'habitat

Les processus de choix de l'habitat participent directement à générer les patterns de distribution. En effet, dans une espèce vivant en groupe, les groupes se forment parce que chacun des membres du groupe a *décidé* de s'installer plus près que nécessaire de ses congénères. En d'autres termes, ce sont bien des décisions individuelles d'installation qui produisent les agrégats. Ce lien étroit entre l'évolution de la vie en groupe et les processus de choix de l'habitat a été trop longtemps ignoré dans la littérature et particulièrement en ce qui concerne l'évolution de la colonialité (Boulinier et Danchin 1997). Cela était principalement dû au fait que l'on n'avait pas clairement défini la vie en groupe comme une distribution biaisée des individus dans l'espace disponible.

Dans le chapitre 7, nous avons abordé la question de la sélection de l'habitat de reproduction. Nous avons vu que pour qu'il y ait choix de l'habitat, il faut que l'environnement soit hétérogène, c'est-à-dire que les alternatives diffèrent en termes de ressources et donc en termes d'espérance d'aptitude. De plus, on ne peut choisir qu'entre des alternatives que l'on connaît, ne serait-ce que partiellement, et il faut donc pour cela que les individus aient de l'information sur leur environnement. Cela implique que tout individu capable d'acquérir, d'une manière ou d'une autre, de l'information sur la qualité de l'environnement autour de lui, et capable de comparer ces informations de façon à s'installer dans la parcelle qui lui permet d'avoir la meilleure aptitude est fortement favorisé par la sélection naturelle. Lorsque l'environnement est hétérogène, il existe donc de fortes pressions de sélection en faveur des individus capables d'aller dans les meilleurs habitats, c'est-à-dire en faveur de mécanismes efficaces de sélection de l'habitat. L'information utilisée pour effectuer ce choix peut être de nature très variée (Chapitre 7). En particulier, les individus peuvent utiliser le succès même de leurs congénères dans telle ou telle activité comme indice de la qualité de l'habitat pour l'activité en question. C'est ce que l'États-Unien Thomas Valone (1989) a appelé l'**information publique**.

c) Un problème de choix du partenaire

Le choix du partenaire de reproduction est un autre processus de choix ayant une forte incidence sur la distribution finale des reproducteurs. En effet, les partenaires potentiels sont une des ressources de qualité variable nécessaire à la reproduction. Un individu ne choisissant son habitat de reproduction qu'en fonction de la qualité environnementale risquerait fort de se retrouver dans des habitats, certes très favorables, mais sans partenaire adéquat. Si l'information que véhicule le succès reproductif des congénères intègre beaucoup d'information sur la qualité globale de l'environnement, en revanche, il n'apporte probablement que peu d'information sur les partenaires sexuels potentiels. Ainsi, l'installation d'un individu dans une parcelle donnée doit aussi s'accompagner d'un choix de partenaire, choix probablement en partie basé sur d'autres critères. Ces processus relèvent de la sélection sexuelle et ont été détaillés dans le chapitre 9.

Dans ce contexte, il semble évident que la sélection sexuelle doit jouer un rôle important dans l'étude de l'évolution de la vie en groupe. Nous verrons cependant que, jusqu'au début des années 1990, la sélection sexuelle n'a pratiquement jamais été invoquée dans l'abondante littérature concernant par exemple l'évolution de la colonialité. Nous analyserons dans le paragraphe 12.3.4 les raisons de cette lacune, mais l'une d'entre elles a de nouveau son origine dans l'absence de définition de l'agrégation. Par voie de conséquence, la colonialité, et plus généralement la vie en groupe, n'a le plus souvent pas été perçue comme un pattern biaisé de distribution. De ce fait, les recherches ne se sont pas intéressées aux mécanismes qui produisent ces patterns, c'est-à-dire les processus de choix, l'un d'entre eux étant le choix du partenaire de reproduction.

La sélection sexuelle repose sur le choix du partenaire et fait par essence intervenir l'échange d'information entre partenaires potentiels. Cela implique une communication avec l'émission et la réception de signaux aux implications complexes comme nous le verrons dans le chapitre 14.

12.3.3 Choix de l'habitat et agrégation

Nous avons vu au chapitre 6 que même dans des situations très simplifiées à des fins expérimentales, les distributions obtenues ne correspondent jamais exactement à la distribution libre idéale. Dans ces situations expérimentales très simples et très bien

contrôlées, il y a toujours un léger excès d'individus dans les parcelles de mauvaise qualité, impliquant un léger manque dans les parcelles de bonne qualité. En d'autres termes, il y a toujours de l'agrégation véritable (Figure 12.8). Cela résulte de ce que les présupposés de la distribution libre idéale ne sont jamais totalement réalisés dans la nature.

1. Tout d'abord, il existe souvent des différences de compétitivité entre les individus.
2. Ensuite, les déplacements entre parcelles sont coûteux, ne serait-ce qu'en énergie, mais aussi en temps.
3. Enfin, les individus n'ont jamais une information complète et en temps réel de la qualité des diverses parcelles disponibles soit parce que cela consomme du temps et de l'énergie, soit parce qu'ils n'ont pas les capacités sensorielles de mesurer des différences qui peuvent quelquefois être subtiles.

a) L'importance de l'information utilisée

La question du manque d'information est probablement la plus difficile à traiter. Elle peut apparaître peu importante quand on étudie des situations bien contrôlées avec seulement deux parcelles dont la qualité ne varie jamais comme c'était le cas dans les expériences détaillées au chapitre 6. En revanche, dès que l'environnement contient un grand nombre de parcelles et que la qualité de chacune d'elles peut varier dans le temps, soit par des mécanismes locaux soit par des mécanismes régionaux, l'importance du manque d'information devient cruciale et peut générer des distributions fortement agrégées.

Dans le contexte de l'agrégation, la question qui se pose est celle de savoir si la ou les stratégies de choix de l'habitat évolutivement stables dans telles ou telles conditions génèrent plus ou moins d'agrégation comme effet secondaire. À ce jour, aucune des analyses théoriques visant à déterminer quelle stratégie de choix de l'habitat de reproduction devrait être observée dans la nature n'a été conçue explicitement pour analyser le lien entre stratégie de choix de l'habitat et agrégation. Pour effectuer une telle analyse, il faudrait un modèle spatialement explicite, dans lequel les individus ont effectivement le choix entre diverses parcelles pour s'installer. Cependant, Doligez *et al.* (2003) dans leur modèle de simulations visant à rechercher la stratégie évolutivement stable en fonction de la prévisibilité de l'environnement (voir chapitre 7) ont pu aborder la question des effets en termes d'agrégation de ces diverses stratégies. En

effet, leur modèle intègre explicitement l'existence de deux parcelles qui varient indépendamment l'une de l'autre. Il était donc possible d'analyser la distribution obtenue dans ce modèle simple sur le plan spatial (Figure 12.9). Il apparaît que toutes ces stratégies produisent un certain niveau d'agrégation véritable. D'autre part, selon le type de variation de l'environnement, les différentes stratégies ne conduisent pas toutes aussi fréquemment et aussi fortement à de l'agrégation véritable (Figure 12.9). La question reste cependant de savoir si cela peut effectivement conduire à l'apparition de colonies de reproduction.

b) Les processus de choix de l'habitat peuvent-ils produire des colonies ?

Il semble que toutes ces stratégies conduisent à un certain niveau d'agrégation dans à peu près toutes les circonstances. Cette agrégation est en grande partie due à la qualité de l'information collectée : les individus décident de leur lieu de reproduction en fonction d'informations sur l'état de l'environnement collectées l'année précédente. De ce fait, lors de l'installation, l'environnement peut très bien avoir changé. La probabilité et l'amplitude d'un tel changement dépendent de la prévisibilité de l'environnement, c'est-à-dire de son autocorrélation temporelle. À cause de ce décalage d'un an, les individus ont de grandes difficultés à traquer en temps réel les variations de l'environnement.

Dans le cas de la stratégie « Présence », ce décalage est encore plus important car les individus utilisent les tailles relatives de la population dans les diverses parcelles de l'environnement comme source d'information, mais celle-ci dépend elle-même de l'histoire relative plus ancienne des diverses parcelles de l'environnement. C'est à cause de ce décalage supplémentaire que la stratégie « Présence » est celle qui conduit au plus fort taux d'agrégation.

Une des conclusions importantes que nous avons vues au chapitre 7 est que le niveau d'agrégation généré par les différentes stratégies est en grande partie responsable de la stabilité évolutive de ces diverses stratégies. Grossièrement, on peut dire que moins une stratégie produit de l'agrégation, plus elle est stable au plan évolutif (Doligez *et al.* 2003). Cependant, l'agrégation n'est pas le seul facteur influençant la stabilité évolutive de ces stratégies. Une autre conclusion importante de ces modèles est que le niveau d'agrégation produit par ces stratégies dépend fortement des conditions environnementales. À part pour la stratégie d'attraction sociale qui produit le plus fréquemment (Figure 12.9 a) et le plus fortement

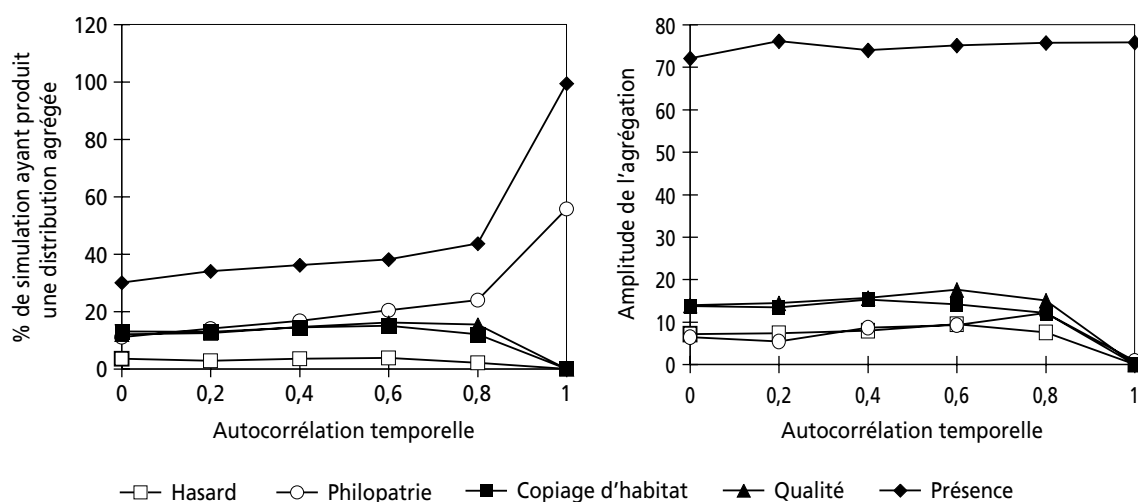


Figure 12.9 Stratégies de choix de l'habitat et agrégation

Comparaison de l'effet en termes d'agrégation véritable de cinq stratégies de choix de l'habitat reproduisant un peu tous les types de stratégies possibles. Pour chaque stratégie, seuls les individus en échec changent de parcelle selon des règles qui dépendent de la stratégie.

Les individus en échec de la stratégie « Hasard » ont une probabilité égale d'aller dans les deux parcelles de l'environnement simulé. Ceux de la stratégie « Philopatrie » reviennent toujours sur leur lieu de naissance ou de reproduction. Ceux de la stratégie « Présence » se répartissent en fonction de leur densité relative l'année précédente (c'est ce que l'on appelle « l'attraction sociale »). Ceux de la stratégie « Qualité » se répartissent en fonction de leur qualité intrinsèque relative l'année précédente (exprimée dans le modèle en termes de probabilité d'échec total). Ceux de la stratégie « Succès » se répartissent en fonction de leur succès reproductif moyen relatif l'année précédente. Les deux dernières stratégies correspondent à deux variantes de « l'imitation d'habitat ». Les individus des trois dernières stratégies utilisent l'information sur la qualité de l'environnement récoltée une année donnée pour décider de leur installation l'année suivante.

(a) Pourcentage de cas où une distribution agrégée a été obtenue. (b) Amplitude de l'agrégation, c'est-à-dire nombre moyen d'individus supplémentaires sur la bonne parcelle par rapport à la distribution libre idéale. Modifié et complété de Doligez *et al.* (2003).

(Figure 12.9 b) de l'agrégation, les autres stratégies semblent surtout produire de l'agrégation dans des environnements ne montrant pas une très forte autocorrélation.

On peut se demander alors si les animaux ne pourraient pas se baser sur de l'information collectée en temps réel, c'est-à-dire pendant l'année en cours, pour décider de leur lieu de reproduction. En effet, on pourrait imaginer d'autres stratégies dans lesquelles les individus mesurent leur environnement pendant l'année en cours, juste avant de s'installer. Cependant, la majorité des études ayant recherché ce type de stratégie ont conclu qu'il est très difficile d'estimer en début de saison de reproduction la qualité d'un lieu de reproduction potentiel pendant le reste de la saison en cours : il semble que les caractéristiques de l'environnement en début de saison de reproduction ne permettent le plus souvent pas de faire des prédictions fiables de la qualité à venir de ce même environnement pendant le reste de la saison de reproduction. De ce fait, il semble que les stratégies utilisant l'informa-

tion de l'année précédente sont probablement ce que les animaux peuvent faire de mieux. Il n'en reste pas moins que très peu de choses sont connues sur la prévisibilité des environnements naturels.

Ainsi, même des stratégies de choix de l'habitat de reproduction relativement sophistiquées impliquant toute une série de comportements de prospection et d'acquisition d'information sur la qualité de l'environnement, ne permettent pas d'atteindre une distribution libre idéale parfaite. Cela signifie, que d'une manière très générale, on doit s'attendre à trouver un certain niveau d'agrégation dans la majeure partie des populations naturelles. Reste à savoir si ce niveau d'agrégation peut être suffisant pour générer l'agrégation des territoires de reproduction en colonie ou groupes sociaux. Les modèles existant à ce jour ne permettent pas de le dire. Des modèles conçus pour tester spécifiquement cette question sont donc nécessaires pour pouvoir affirmer définitivement que de simples processus de choix de l'habitat peuvent conduire ou non à une agrégation suffisante pour favoriser le développement de groupes sociaux.

c) L'hypothèse de « l'imitation d'habitat »

Nous avons tout d'abord vu dans le chapitre 6, où nous avons abordé la question de la sélection de l'habitat d'alimentation, comment la sélection individuelle peut conduire à des tailles de groupe bien supérieures à la taille optimale (Figure 6.8). D'après la figure 6.2, il apparaît clairement qu'une des raisons fondamentales de ce décalage est l'existence d'une hétérogénéité de l'environnement : plus les habitats potentiels diffèrent en qualité (c'est-à-dire plus les courbes d'aptitude de la figure 6.2 sont à des niveaux différents), plus on s'attend à ce que la taille de groupe observée soit supérieure à la taille de groupe optimale dans les meilleurs habitats. Lorsque les habitats potentiels sont très hétérogènes, un tel décalage reste vrai quelle que soit la forme de la courbe d'aptitude en fonction de la taille du groupe. Ce très simple exemple montre à quel point la tendance à l'agrégation des individus dans l'espace est générale à partir du moment où il existe une hétérogénéité de l'habitat.

Nous avons ensuite vu au chapitre 7 et dans les paragraphes précédents que les stratégies de choix de l'habitat de reproduction utilisant l'information publique ont de grandes chances d'être sélectionnées dans des conditions de prévisibilité intermédiaires, c'est-à-dire lorsque l'environnement n'est ni totalement imprévisible ni totalement prévisible. C'est très probablement le cas le plus courant dans la nature. Cette stratégie produisant un certain niveau d'agrégation (Figure 12.9), cela a conduit à proposer l'hypothèse de l'imitation de l'habitat (en anglais *habitat copying*) selon laquelle la colonialité serait une simple conséquence, un sous-produit, de processus de choix de l'habitat, et plus particulièrement de choix de l'habitat basé sur l'information publique, c'est-à-dire la performance de reproduction des congénères (Boulinier et Danchin 1997, Danchin *et al.* 1998a et b, Danchin et Wagner 1997, Wagner *et al.* 2000). Plus généralement, la figure 12.9 montre aussi que la plupart des stratégies de choix de l'habitat de reproduction susceptibles d'être observées dans la nature génèrent un certain niveau d'agrégation des individus dans l'espace, et il semble probable que cette agrégation inévitable puisse constituer le cristal de départ vers toute une série de formes de vie en groupe. En effet, une fois de tels agrégats constitués, les individus des groupes doivent nécessairement interagir ensemble. Tout individu capable de tirer avantage de cette situation agrégée sera alors favorisé par la sélection naturelle ou sexuelle.

La question qui reste en suspens est celle de savoir dans quelle mesure les mécanismes de choix du par-

tenaire et du lieu de vie suffisent à générer des degrés d'agrégation aussi intenses que ceux observés couramment chez des invertébrés marins ou des oiseaux coloniaux. Chez les invertébrés marins sessiles, il semble que ce soit effectivement le cas, en partie du fait des importantes contraintes environnementales qui pèsent sur les larves au moment de se fixer sur le substrat. Pour les vertébrés, il est probable qu'au moins chez certaines espèces, pour atteindre de telles densités, il faille faire intervenir d'autres processus.

12.3.4 Choix du partenaire et agrégation

a) La sélection sexuelle oubliée

Une première constatation est que la sélection sexuelle est quasiment absente de toute la première partie du chapitre. Cela révèle un état de fait de la littérature sur l'évolution de la vie en groupe en général et de la colonialité en particulier. En effet, jusqu'à la fin des années 1980, le débat sur cette question n'a jamais envisagé la possibilité que la sélection sexuelle puisse jouer un rôle moteur dans l'agrégation des territoires de reproduction. Lorsque des processus relevant de la sélection sexuelle étaient invoqués, c'était en tant que coût de la vie en groupe : vivre en groupe augmente les risques de perte de paternité dans la mesure où les groupes sont souvent constitués de mâles et de femelles, impliquant un fort taux de rencontres entre les deux sexes.

Cependant, au cours de la décennie 1980, plusieurs allusions à un éventuel rôle moteur de la sélection sexuelle dans l'évolution de la vie en groupe ont vu le jour. En 1982, au cours du colloque international d'ornithologie à Moscou, lors d'une discussion faisant suite à une communication orale, discussion rapportée dans les annales de ce congrès publiées en 1986, Amoth Zahavi de l'université de Tel-Aviv précisait que l'on avait ignoré la sélection sexuelle comme cause première de la formation des leks et des colonies de reproduction. Ensuite, en 1988, Dirk Draulans, un jeune chercheur d'origine belge travaillant à l'*Edward Grey Institute* à Oxford en Angleterre a été le premier à publier un article consacré à la question. Après avoir signalé lui aussi l'étrange absence de la sélection sexuelle dans le débat sur l'évolution de la colonialité, il utilise une approche comparative chez les hérons pour étudier les facteurs qui apparaissent corrélés à la colonialité au sein de ce groupe d'espèces (Draulans 1988). Dans cette analyse, il étudie la relation entre la taille des colonies et des variables liées au comportement : quatre variables quantifiant l'aspect

voyant de la morphologie des espèces, et trois variables quantifiant la performance de comportement émis en vol d'une part, et de comportements visuels et sonores non émis en vol d'autre part. Ces résultats montrent une association entre la colonialité (mesurée par la taille des colonies) et le côté voyant des signaux colorés, l'activité diurne, et l'intensité des signaux visuels à l'échelle des genres au sein des familles. Ces résultats sont globalement soutenus dans une analyse plus précise au sein des genres *Egretta* et *Ardea*. Il propose alors une nouvelle hypothèse selon laquelle « la colonialité améliorerait l'attraction des partenaires et la probabilité de rencontre des partenaires potentiels, cela augmentant les opportunités de choix du partenaire de reproduction ». Ensuite, en 1990 Eugene Morton et ses collaborateurs, partant d'observation chez l'hirondelle noire (*Progne subis*), développent encore l'idée selon laquelle des processus de sélection sexuelle pourraient être à l'origine même de l'agrégation des territoires de reproduction. Mais c'est le chercheur états-unien Richard H. Wagner qui, avec son hypothèse du lek caché décrite dans un article de 1993 et un chapitre d'ouvrage en 1997, développe pour la première fois un mécanisme cohérent par lequel la sélection sexuelle pourrait générer de l'agrégation.

Avant de décrire ce mécanisme, il nous faut expliciter les raisons historiques qui avaient conduit à ignorer la sélection sexuelle comme moteur possible de l'évolution de l'agrégation.

b) La sélection sexuelle chez les espèces monogames

Le débat sur l'évolution de la colonialité a été dominé par des personnes travaillant sur des oiseaux. C'est en effet dans cette classe que la colonialité est la plus courante. Il se trouve que la plupart des oiseaux coloniaux sont monogames. Cela est particulièrement vrai chez les oiseaux marins qui constituent le groupe le plus étudié concernant cette question. Comme nous l'avons vu au chapitre 10, jusqu'à l'avènement des méthodes moléculaires de recherche de paternité, principalement à la fin des années 1980, il était classiquement considéré que la sélection sexuelle ne jouait qu'un rôle mineur chez les espèces monogames. En effet, la faible variation apparente de succès de reproduction des mâles semblait indiquer une faible potentialité de sélection sexuelle. De ce fait, il n'y avait pas lieu d'invoquer la sélection sexuelle pour expliquer l'évolution actuelle des espèces monogames, et donc des espèces coloniales.

Cependant, divers travaux, comme ceux du chercheur d'origine danoise Anders P. Møller sur les hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*), travaux publiés à partir de 1986 et dont nous avons déjà parlé à plusieurs reprises, ont conduit à penser que la sélection sexuelle pouvait, chez les espèces monogames, être assez efficace pour expliquer l'évolution de traits sexuels secondaires exagérés. D'autre part, les méthodes moléculaires permettant d'attribuer la paternité et la maternité ont montré que même chez les espèces réputées monogames, la paternité du mâle du couple était loin d'être certaine. Il s'est même avéré que dans certaines espèces socialement monogames, les mâles pouvaient n'engendrer en moyenne que moins de 20 % des petits de leur descendance putative. De plus, au sein d'une population, la paternité peut varier de 100 % à 0 %, impliquant que l'idée d'une faible variation de succès reproductif des mâles était en fait tout à fait erronée. Ce type de résultat a permis d'expliquer l'existence de traits sexuels secondaires exagérés chez les espèces monogames. Les méthodes moléculaires ont donc conduit à bien séparer le régime d'appariement au plan social du plan génétique, ces deux aspects des régimes d'appariement pouvant être totalement découplés (voir le chapitre 10).

Lorsque l'on fait cette distinction, il apparaît alors que les espèces monogames sont souvent beaucoup plus semblables aux espèces où la sélection sexuelle semble forte, comme les espèces polygynes ou celles formant des leks.

c) Les femelles peuvent-elles forcer les mâles à s'agréger ?

L'hypothèse du lek caché proposée par Richard H. Wagner fait intervenir ce décalage fondamental entre les régimes d'appariement sociaux et génétiques. Elle intègre aussi le fait qu'il existe d'autres situations où l'on a fait appel à la sélection sexuelle pour expliquer l'agrégation : c'est le cas des leks qui ne sont autres que des agrégats de territoires de parade pour les mâles (Chapitre 10). Dans une population où la monogamie constitue la règle générale, s'il existe de fortes variations de qualité, de quelque nature qu'elle soit, entre les mâles, seule une femelle peut s'apparier socialement avec chacun des meilleurs mâles. On peut illustrer cette hypothèse en postulant qu'il existe trois types d'acteurs : les femelles, les mâles attractifs et les mâles secondaires moins attractifs. Vue l'omniprésence des **accouplements hors couple** (en anglais *extra-pair copulation* ou EPC), plus d'une seule femelle peut espérer obtenir des copulations du ou

des mâles attractifs. Pour des raisons pratiques évidentes, la probabilité pour une femelle non appariée à un des mâles attractifs d'obtenir une EPC de l'un d'entre eux sera influencée par la distance qui la sépare d'un de ceux-ci. Seules les femelles localisées près des meilleurs mâles peuvent espérer obtenir de telles copulations hors couple.

La plupart des auteurs s'accordent sur le fait que les femelles peuvent retirer des avantages évolutifs (c'est-à-dire augmenter la transmission de leurs gènes) en s'appariant avec les meilleurs mâles (pour une revue voir par exemple Hunter *et al.* 1993). Ces avantages sont de nature très variée. Par exemple, les femelles pourraient avoir un avantage évolutif à s'accoupler avec un des mâles attractifs car, si leur attractivité est héritable, leurs fils seront eux-mêmes plus attractifs, favorisant ainsi la transmission de leurs propres gènes dans les générations à venir. Un autre avantage réside dans le fait qu'en faisant en sorte que ses petits soient engendrés par différents mâles, les femelles produisent une descendance plus variée génétiquement, ce qui peut procurer des avantages conséquents dans des environnements peu prévisibles.

Si l'on admet qu'il peut y avoir un avantage pour les femelles à avoir des descendants avec un mâle attractif, alors cela peut favoriser les femelles qui, tout en n'étant pas appariées à un mâle attractif, font en sorte de ne s'apparier qu'avec un mâle secondaire établi proche d'un mâle attractif. Pour les mâles attractifs, cela peut aussi constituer un avantage non négligeable en augmentant le nombre de leurs descendants génétiques légitimes (ceux élevés par son propre couple) par des enfants illégitimes élevés par les femelles du voisinage appariées à des mâles secondaires. En revanche, du point de vue des mâles secondaires, la situation est différente : s'ils s'appariaient loin d'un mâle attractif, ils pourraient engendrer tous les petits de leur nid, mais si toutes les femelles n'acceptent de s'apparier qu'avec des mâles secondaires installés près d'un mâle attractif, les mâles secondaires qui refuseraient de s'installer proche d'un mâle attractif ne pourraient pas se reproduire du tout. Une telle stratégie solitaire serait alors fortement contre-sélectionnée. Sur un raisonnement verbal de la sorte, il semble qu'au moins dans certaines conditions, l'intérêt des femelles puisse forcer les mâles secondaires à s'agréger autour des mâles attractifs.

Ce scénario appelle plusieurs commentaires. Tout d'abord, le seul moyen de vérifier que ce processus est susceptible de générer de l'agrégation serait de construire des modèles permettant de vérifier les conditions dans lesquelles l'agrégation pourrait effectivement se

produire. D'autre part, pour proposer ce scénario, Richard H. Wagner c'est directement inspiré d'un des mécanismes déjà proposés pour expliquer l'agrégation des territoires de parade en lek. Ce mécanisme est le **modèle du « beau mec »** (en anglais *hotshot model*, un *hotshot* étant un mâle attractif). Le scénario de Richard Wagner est une adaptation du modèle du beau mec aux espèces monogames.

d) Des petits pingouins pas très catholiques

Le petit pingouin (Figure 12.10) est un alcidé socialement monogame se reproduisant en colonies souvent peu denses dans des éboulis ou des pentes herbeuses toujours à proximité de l'océan d'où ils tirent toute leur subsistance. On le trouve sur les côtes de tout l'hémisphère Nord, et il n'est pas rare de l'observer sur les côtes de l'Europe de l'Ouest en particulier en hiver. Avant la fin des années 1980, le petit pingouin était considéré comme une espèce strictement monogame, les mâles et les femelles formant des couples apparemment étroitement liés entre eux et participant tous les deux équitablement à l'incubation et à l'élevage des jeunes. Lorsqu'il commence sa thèse à l'*Edward Grey Institute* d'Oxford en 1987, Richard Wagner s'entend dire que ce n'est pas une espèce particulièrement intéressante, car lorsque l'on observe une colonie, il semble ne rien se passer pendant de longues périodes. Cependant, lors de ses observations sur l'île de Skomer au Pays de Galles, Richard eut rapidement l'attention attirée par des rochers de quelques mètres carrés à part de la colonie où les petits pingouins se regroupent souvent. Ces rochers étaient communément appelés « rochers de repos ». Il se rendit compte que la plupart des accouplements observables ont lieu sur ces rochers ou un grand nombre de mâles se retrouvent et où les femelles viennent de leur plein gré faire des visites régulières, souvent en présence de leur propre mâle. Il a donc appelé ces rochers des **arènes d'accouplement**. Régulièrement, les femelles visitant ces arènes s'engagent dans des accouplements hors couple, les mâles entrant en compétition pour obtenir ces accouplements. Pendant la période de fertilité des femelles, ces arènes ressemblent fortement à des leks car elles ne contiennent pas d'autres ressources que des partenaires, et les mâles n'apportent rien de plus que du sperme aux femelles. D'autre part, comme dans les leks, la sex-ratio opérationnelle est fortement biaisée en faveur des mâles (Figure 12.11 a) et le succès d'appariement varie fortement entre les mâles avec seuls quelques individus obtenant la majorité des accouplements



Figure 12.10 Deux arènes d'accouplement chez le petit pingouin.

Les deux rochers constituent deux arènes séparées dont les individus appartiennent à deux portions différentes de la colonie. Les individus se retrouvent donc au sein des arènes entre voisins immédiats.
Photographie gracieusement fournie par R. H. Wagner.

(Figure 12.11 b). De plus, comme dans les leks, le succès d'accouplement d'un mâle donné est principalement expliqué par les tentatives d'interférences par d'autres mâles de l'arène et ayant lieu pendant les accouplements de ce même mâle, le nombre de combats gagnés contre les autres mâles, et le taux de tentative d'accouplement hors couple. Ces trois variables sont en fait fortement corrélées entre elles.

e) Une agrégation qui ne bénéficie à personne

Le scénario décrit ci-dessus propose en fait que chez la plupart des espèces socialement monogames, il y ait deux régimes d'appariement agissant en parallèle : l'un serait la monogamie sociale, l'autre, de nature génétique, rappellerait étrangement le fonctionnement des leks et fonctionnerait discrètement, en arrière-plan, d'une manière cachée. D'où le nom d'**hypothèse du lek caché**.

D'après l'hypothèse du lek caché, aucune catégorie d'acteur ne semble retirer de bénéfice de l'agrégation. Les mâles secondaires s'agrègent autour des mâles attractifs pour intercepter les femelles avant qu'elles

n'obtiennent de copulation avec ces derniers. Il est vrai que les interférences pendant la cour et l'accouplement sont souvent un des principaux corrélats du succès de reproduction (Wagner *et al.* 2000). De ce fait, à cause de l'agrégation des mâles secondaires, les mâles attractifs qui pourraient attirer les femelles sans l'intervention des mâles secondaires perdent des opportunités d'accouplement. Les femelles n'ont, elles non plus, aucun avantage à l'agrégation d'autres femelles autour des mâles attractifs. Tout d'abord, la présence des mâles secondaires les prive d'avoir des accouplements avec les mâles attractifs. Ensuite, la venue d'autres femelles augmente fortement la compétition pour accéder au mâle attractif. Les mâles secondaires, eux, ont clairement un bénéfice à parader près des mâles attractifs : cela leur permet d'accéder à des femelles, mais ils payent le coût important de perdre une part significative de leur paternité.

Donc, dans ce modèle, l'agrégation des mâles secondaires est un sous-produit du comportement de choix du partenaire par les femelles, comportement qui génère en retour des coûts pour elles-mêmes.

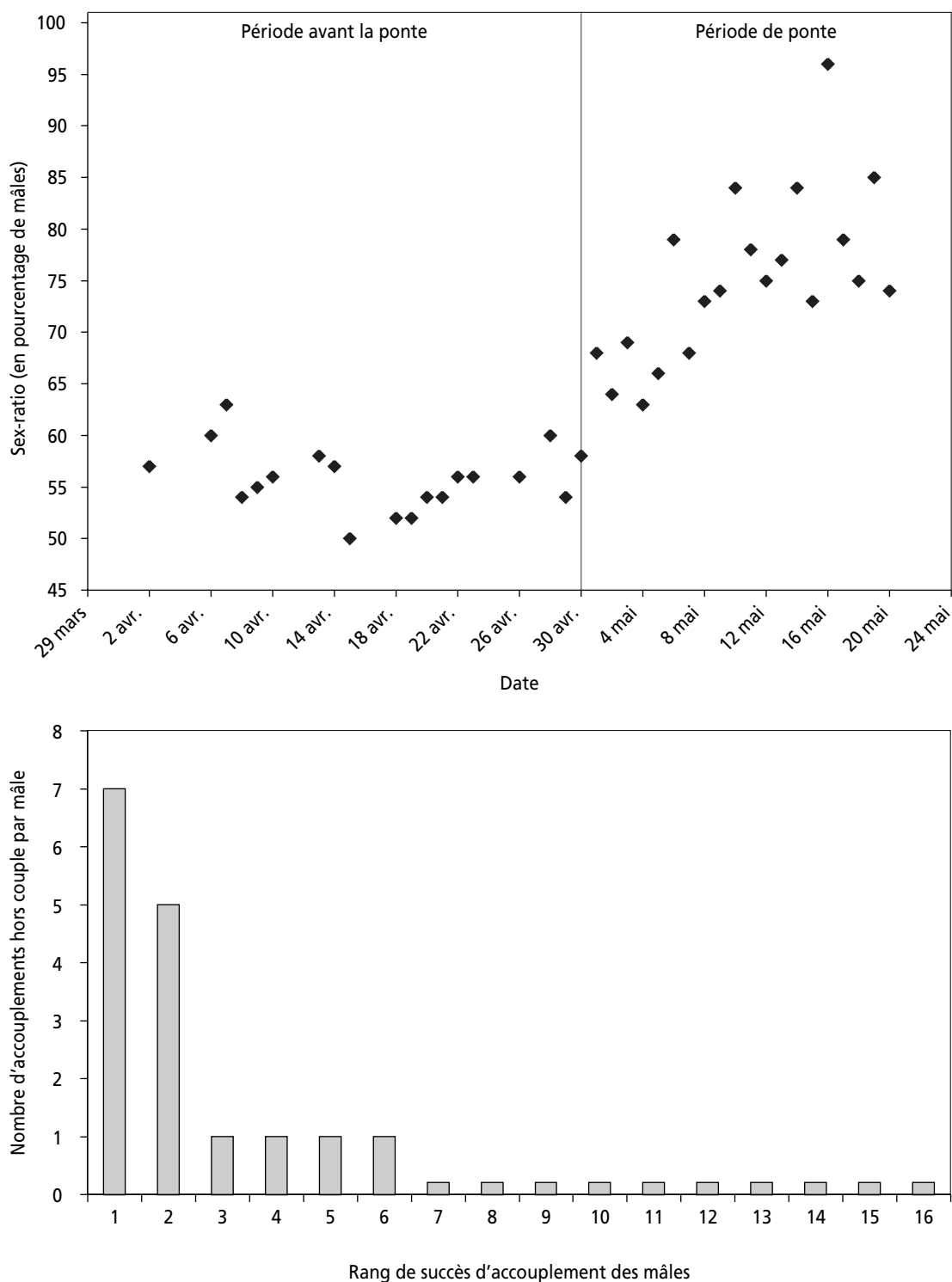


Figure 12.11 Les arènes d'accouplement des petits pingouins ressemblent à des leks.

(a) Changement de la sex-ratio au cours de la saison dans l'arène d'accouplement. Globalement, la sex-ratio augmente au cours du temps ($r_s = 0,84$; $n = 39$; $P < 0,0001$); mais il n'y avait pas de changement significatif pendant la période précédant la ponte alors que pendant la ponte la sex-ratio augmente fortement ($r_s = 0,69$; $n = 20$; $P < 0,003$). (b) Variation individuelle du succès total d'accouplement hors couple des divers mâles fréquentant une arène. Modifié d'après Wagner (1992).

Les femelles ne recherchent pas les agrégats, mais les mâles attractifs, produisant toute une cascade d'événements qui induisent des coûts pour tous les acteurs (Wagner *et al.* 2000, 2003). Cependant, l'agrégation se produit tout de même. Dans un tel modèle, poser la question de savoir quels sont les bénéfices de l'agrégation n'aurait pas vraiment de sens. Et si on était capable de tout mesurer, on trouverait qu'il n'y en a pas : personne ne bénéficie de l'agrégation en tant que telle. Mais cela n'empêche pas que l'agrégation se produit car elle est le résultat d'un processus dont la stabilité n'est atteinte que par la formation d'une agrégation : une conséquence semblable au jeu des producteurs-chapardeurs du chapitre 6.

On peut faire un parallèle avec le problème de la différence entre la stratégie optimale qui ignore les conflits d'intérêt existant entre les divers phénotypes possibles et la stratégie évolutivement stable qui elle prend en compte explicitement ces conflits d'intérêt (voir le chapitre 3). À cause de ces conflits, la solution retenue dans la nature est souvent très différente et procure une aptitude moyenne sensiblement inférieure à celle de la stratégie optimale. Dans le cas du jeu producteur-chapardeur par exemple (voir chapitre 6), à la fréquence évolutivement stable, à cause de la présence de la stratégie chapardeur, tous les individus ont une aptitude inférieure à celle qu'ils auraient dans la situation optimale. Et pourtant la stratégie chapardeur existe, elle est inévitable. Le message général, c'est que ce n'est pas parce qu'une situation est optimale, qu'elle est retenue au cours de l'évolution. Souvent, la stratégie observée aura une performance moindre que celle de la stratégie optimale : c'est là un thème récurrent à toute l'écologie comportementale.

Par deux fois, Richard Wagner a poussé son hypothèse un cran plus loin. Tout d'abord, il a proposé qu'il n'y avait pas besoin que les copulations hors couple donnent lieu à des enfants illégitimes (Wagner 1997). Chez les espèces suffisamment longévives, les femelles pourraient s'engager dans des copulations hors couple avec les mâles attractifs pour créer et consolider un lien avec ce mâle attractif, cela favorisant l'année suivante son appariement avec ce même mâle attractif. Les bénéfices d'un tel comportement ne seraient alors obtenus qu'une année plus tard. Ensuite, s'il est possible pour les mâles de savoir que leur femelle s'est engagée dans des accouplements hors couple, la sélection favorise ceux qui réagissent en investissant moins dans l'élevage des jeunes. Dans de tels cas, il se peut que les coûts pour la femelle deviennent plus importants que les avantages résultant de ces copulations hors couple. Alors, les femelles pourraient ne

pas s'engager du tout dans des copulations hors couple avec le mâle attractif du voisinage, la proximité spatiale lui donnant cependant un avantage l'année suivante pour devenir la partenaire de ce mâle attractif (Wagner 1999).

f) Des leks aux colonies : l'hypothèse du « lek caché »

Dans un chapitre d'ouvrage paru en 1997, Richard Wagner propose un excellent schéma pour résumer son hypothèse (Figure 12.12). Il part de l'existence de lek, c'est-à-dire d'agrégation de territoire de parade. La littérature a fourni plusieurs modèles pour expliquer comment les processus de sélection sexuelle peuvent conduire les mâles à agréger leurs territoires pour parader et attirer les femelles. Tout d'abord, il y a le modèle du beau mec dont nous avons parlé au paragraphe 12.3.4 (c). Il existe aussi le modèle du point chaud (en anglais *hotspot*) qui prédit que chez les espèces dont les territoires de vie des femelles se chevauchent, les mâles devraient tendre à se regrouper pour parader dans les portions de l'espace qui appartiennent au domaine vital du plus grand nombre de femelles. Il y a aussi le modèle dit de la préférence des femelles qui part du fait qu'il est plus facile pour des femelles de comparer et évaluer divers mâles quand ceux-ci sont ensemble. Dans tous ces modèles, c'est le comportement des femelles qui force les mâles à se regrouper.

Tous ces divers modèles d'agrégation font intervenir la sélection sexuelle comme moteur de l'agrégation. Diverses études théoriques ont montré que ces mécanismes pouvaient générer de l'agrégation (Doligez *et al.* 2003). Chacun de ces modèles s'applique probablement à des situations différentes. Ils ne sont de plus pas vraiment exclusifs. Dans son scénario, Wagner admet le bien-fondé du rôle de la sélection sexuelle comme moteur de l'agrégation des territoires de parades des mâles en leks. L'étape suivante (Figure 12.12) est celle que nous avons décrite chez le petit pingouin où deux systèmes cohabitent : l'un social, c'est-à-dire la monogamie sociale, l'autre concerne le système génétique, c'est-à-dire l'existence de véritables leks. Le cas du petit pingouin est exemplaire car chez cette espèce, les territoires de parade et de reproduction sont situés dans des lieux différents : les territoires de parade sont situés sur de petits rochers dans le voisinage des colonies de reproduction, alors que les territoires de reproduction sont situés au sein de la colonie, dans les pentes d'éboulis où les petits pingouins déposent et incubent leur œuf. C'est probable-

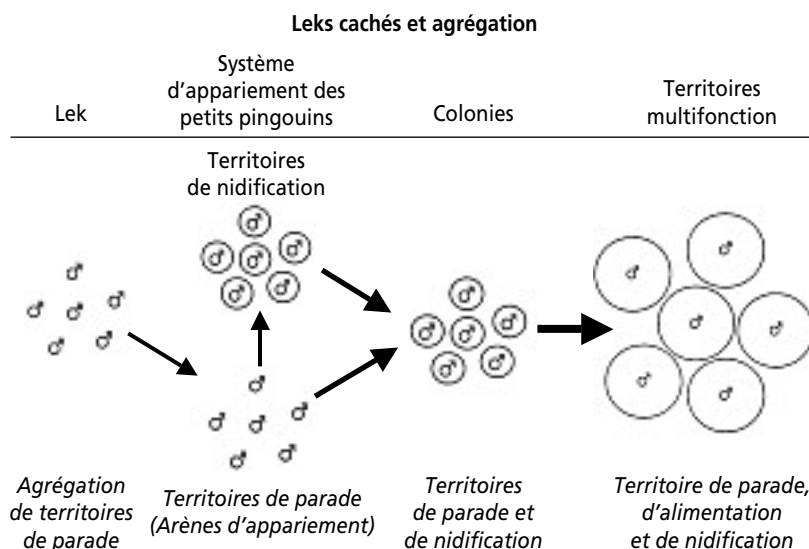


Figure 12.12 Depuis les leks jusqu'aux colonies.

Ce schéma se lit de la gauche vers la droite (voir texte). Modifié d'après Wagner (1997).

ment cette particularité qui a permis de clairement distinguer ces deux composantes du régime d'appariement.

Imaginons l'étape suivante avec une espèce où la parade et la reproduction se déroulent dans le même lieu (Figure 12.12). C'est en fait le cas de la plupart des espèces d'oiseaux, en incluant les espèces coloniales. Alors, les mécanismes qui peuvent conduire à l'agrégation des territoires de parade devraient conduire aussi à l'agrégation des territoires de reproduction, c'est-à-dire à des colonies de reproduction tout ce qu'il y a de plus typiques. Selon ce schéma, ce sont les processus de sélection sexuelle qui fournissent le moteur de l'agrégation.

La figure 12.12 propose une étape supplémentaire. Comme nous venons de le voir, pour des raisons pratiques évidentes, chez la plupart des espèces d'oiseaux, le territoire de reproduction est confondu avec le territoire de parade. Le plus souvent, les mâles acquièrent et défendent un site de reproduction, et ensuite y paradent pour attirer une femelle. Cela se trouve chez beaucoup d'espèces territoriales. Si le mécanisme du lek caché est fondé, on s'attend à ce qu'il fonctionne aussi chez les espèces non coloniales, et en particulier chez les espèces territoriales. De ce fait, on s'attend à ce que les territoires de reproductions soient eux aussi agrégés plus que nécessaire. Par exemple, chez une espèce territoriale en forêt, on s'attend à observer de l'agrégation des territoires de reproduction, c'est-à-dire que des zones de qualité équivalente devraient être laissées inoccupées. Il existe

un certain nombre de faits qui soutiennent cette affirmation. Nous allons en voir un exemple dans le paragraphe suivant.

g) Des espèces territoriales agrégées

La mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) est une espèce monogame vivant en milieu forestier. Les mâles défendent un territoire de reproduction qui remplit toutes les fonctions nécessaires à la reproduction : alimentation, emplacement du nid, zone de chant, etc. D'autre part, pendant l'hiver, les individus de cette espèce forment des rondes de structure assez stable. Il est alors facile d'étudier le comportement des divers mâles pour les classer selon un rang décroissant de dominance au sein du groupe. La hiérarchie de dominance est en générale linéaire, et chaque ronde est composée d'un mâle α qui domine le mâle β qui lui-même domine le mâle γ , et ainsi de suite. Il existe aussi un taux conséquent de paternité hors couple chez cette espèce. Enfin, dans cette espèce, c'est la femelle qui décide de l'emplacement du nid à l'intérieur du territoire du mâle avec lequel elle s'est appariée. La Canadienne S.M. Ramsay et ses collaborateurs se sont posé la question des facteurs qui influencent le choix de la femelle de placer le nid à tel ou tel endroit. Ils ont émis quatre hypothèses alternatives et les ont testées chez une population ontarienne du lac Opinicon.

1. Tout d'abord, les femelles choisissent peut-être les emplacements où la nourriture est la plus abondante. Pour tester cette hypothèse, ils ont fait des prélèvements de nourriture dans le voisinage

immédiat du nid et dans des zones de même taille, choisies au hasard dans le territoire du même mâle. Aucune différence significative n'a pu être détectée. Cette hypothèse était donc rejetée.

2. Ensuite, les femelles choisissent peut-être des emplacements où la végétation présente des caractéristiques bien particulières et favorables à leur reproduction. En employant la même méthodologie, ils ont constaté que la végétation autour du nid ne présente pas de caractéristiques différentes de la végétation des autres parties du territoire des mâles. Cette hypothèse était donc rejetée.
3. Une troisième hypothèse était que les femelles choisissaient en fonction de leur expérience passée ou de l'histoire liée à ce territoire. Peut-être, les femelles tendent par exemple à choisir le même emplacement que la femelle de l'année précédente. Ou, au contraire, peut-être évite-t-elle l'emplacement de l'année précédente. Là encore les tests effectués montrent qu'il n'y a aucune association particulière, ni positive ni négative entre les emplacements de deux années consécutives ce qui rejette aussi cette hypothèse.
4. La quatrième hypothèse était que les femelles construisaient le nid proche de la frontière du territoire de leur mâle de façon à être proche d'un mâle voisin attractif comme l'a proposé Wagner (1997). Si c'est effectivement le cas, on s'attend à ce que les femelles appariées avec un mâle de faible rang social cherchent à placer leur nid très proche de la frontière avec un mâle voisin de plus haut rang social, alors que les femelles appariées à un mâle de haut rang social devraient moins rechercher la proximité des voisins. On s'attend aussi à ce que les femelles tendent de toute façon à construire leur nid plus proche que nécessaire de la limite du territoire de leur mâle. Les résultats obtenus sont intrigants (Figure 12.13 a). La première année, en 1996, les deux prédictions ne sont pas rejetées : les femelles entourées de mâles ayant tous un rang social inférieur à leur propre mâle tendent à construire leur nid à plus grande distance de la frontière de leur territoire que les femelles dont au moins un des voisins a un rang supérieur à leur partenaire. Cependant, l'année suivante, il n'y a pas de différence significative de distance à la frontière du territoire entre ces deux catégories de femelles, ce qui conduit à rejeter la première prédiction. Cependant, cette année-là, les distances à la frontière sont en moyenne toutes très courtes (Figure 12.13 a), et la deuxième prédiction n'est donc pas rejetée. Il en résulte que,

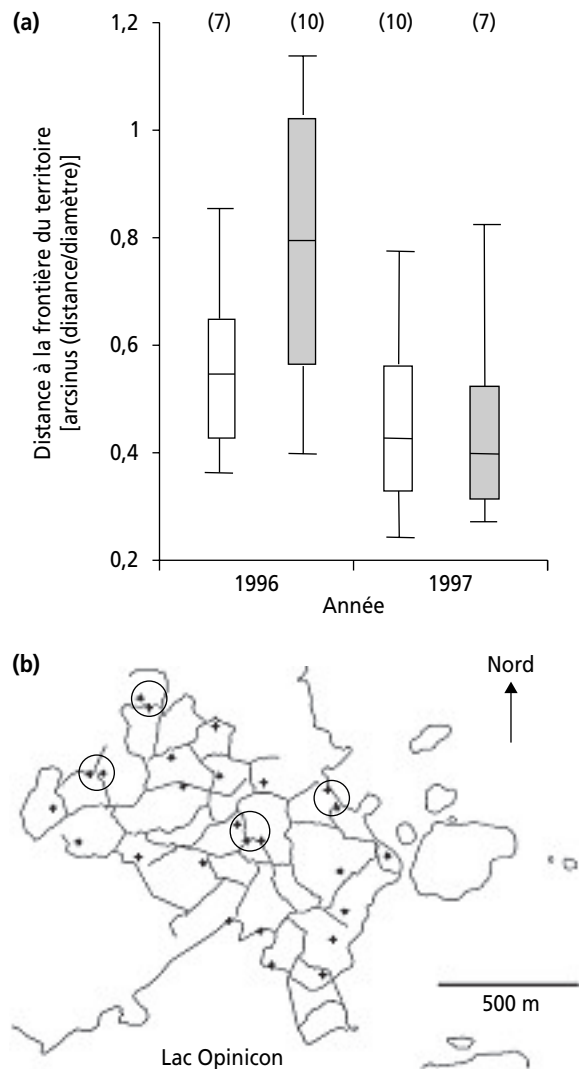


Figure 12.13 Facteurs expliquant la position du nid à l'intérieur du territoire du mâle chez la mésange à tête noire.

(a) Distance moyenne à la frontière du territoire chez les femelles dont au moins un des voisins a un rang supérieur (à gauche) à leur mâle et chez les femelles dont tous les voisins sont de rang inférieur au leur (à droite). Résultats obtenus sur deux années consécutives. En 1996, la différence est significative : les femelles nichaient plus près de la bordure du territoire lorsque le plus proche voisin était de rang supérieur à celui de leur mâle ; $P = 0,04$. En 1997 toutes les femelles ont niché plus près de la frontière du territoire qu'en 1996, indépendamment du rang de leur mâle. Les nombres entre parenthèses donnent la taille des effectifs. (b) Carte des territoires et emplacement des nids en 1997. Les cercles entourent de petits agrégats de quelques nids très rapprochés. Modifié d'après Ramsay *et al.* (1999).

bien que l'on ait affaire à une espèce strictement territoriale, les distances entre les couples sont dans

les faits beaucoup plus courtes que ne le laisserait penser la taille moyenne d'un territoire. Dans certaines zones, on obtient même de véritables petits agrégats de couples (Figure 12.13 b).

En conclusion nous pouvons dire que des quatre hypothèses testées, celle d'un rôle de la sélection du partenaire dans la genèse d'une certaine agrégation, est celle qui est la moins clairement rejetée. En attendant de nouveaux tests plus concluants, nous pouvons accepter provisoirement cette interprétation.

La conclusion de cette étude est que parmi les quatre hypothèses testées, seule celle du lek caché n'est pas rejetée par les données de 1996 et est en partie seulement rejetée par les données de 1997. Ces résultats sont frappants car un des facteurs qui semble expliquer l'existence de ces petits agrégats, au moins pour les résultats de l'année 1996, est lié à des différences de qualité phénotypiques des mâles suggérant donc un rôle de la sélection sexuelle. Ces résultats supportent la prédiction de Wagner (1997 ; voir la figure 12.12) concernant l'importance de la sélection sexuelle comme moteur de l'agrégation chez des espèces ayant des territoires de reproduction remplissant toutes les fonctions nécessaires à la reproduction. Ce résultat est tout à fait en accord avec l'hypothèse du lek caché. D'autre part, cette étude illustre aussi le fait que l'agrégation peut se produire à des échelles variées et que même chez les espèces à distribution en principe espacées, comme c'est le cas des espèces territoriales, il peut exister de véritables agrégats d'individus à une échelle fine.

12.3.5 L'importance de l'information

Il apparaît donc que, comme dans le cadre de l'approche fonctionnelle, la notion d'information se situe au centre des hypothèses d'imitation d'habitat et des leks cachés. D'après ces hypothèses, on ne peut comprendre l'évolution de la vie en groupe qu'en intégrant les mécanismes de sélection de l'habitat et de choix du partenaire dans le raisonnement. À eux seuls, ils génèrent l'agrégation comme sous-produit. Par nature, tout processus de sélection ne peut se faire que sur la base d'information sur les diverses alternatives. La nature et la qualité de l'information accessible doivent jouer un rôle crucial sur l'effet agrégatif de ces processus. Ces deux caractéristiques dépendent essentiellement de la biologie des espèces. Par exemple, on peut s'attendre à ce que l'information publique soit plus difficile à obtenir chez des espèces dont le contenu du nid est plus ou moins

caché de la vue des congénères. On s'attend donc à ce que la colonialité par exemple soit plus courante chez des espèces diurnes et ayant leur nid à ciel ouvert que chez les espèces voisines mais nocturnes et nichant au fond de terriers.

Voilà donc que resurgit la notion d'information au centre du débat sur l'évolution de la vie en groupe. Cependant, dans le cadre des hypothèses récentes, l'information fait partie intégrante des mécanismes d'agrégation, ce qui n'était pas clairement le cas dans le cadre des hypothèses comme l'hypothèse du centre d'information. D'une manière très générale, c'est en fait l'impossibilité pour tout être vivant d'avoir une information parfaite en temps réel sur l'état de l'environnement qui conduit les distributions animales à être agrégées. Mais qu'entend-on exactement par « information » ? Nous en avons déjà parlé dans les chapitres 5 et 6, et il nous faut maintenant définir ce concept avant d'aborder le lien existant entre partage d'information et agrégation.

a) Information et partage d'information

Les caractéristiques de l'environnement véhiculent de l'information à laquelle les organismes peuvent réagir de façon à s'adapter à leur environnement. On peut dire qu'un individu a plus d'information qu'un autre s'il a effectué plus de mesures sujettes à erreur d'un ou de plusieurs de ces indices environnementaux qu'un autre individu. L'information est partagée au sein d'un agrégat quand des individus utilisent le résultat des mesures effectuées par d'autres individus de l'agrégat.

Le **partage d'information** (*information sharing* en anglais) diffère qualitativement du partage de ressources physiques, en ce sens que lorsqu'un individu partage de l'information, il n'y a pas d'épuisement de l'information comme cela se produirait avec une ressource (voir définition au chapitre 5). En d'autres termes, le fait pour un individu de partager l'information acquise par lui-même ne diminue pas la quantité intrinsèque d'information dont il dispose. Cela n'entraîne donc pas de coût direct en terme d'information. En revanche, quand un individu partage une ressource physique, il perd exactement la quantité de ressource physique qu'il accepte de donner.

Cette distinction entre information et ressource physique est analogue à la distinction faite en économie entre biens publics et privés (Taylor 1998). Comme nous l'avons déjà vu, les notions d'information publique et personnelle sont des notions empruntées au langage économique. Transposée dans le domaine

de la biologie, l'**information personnelle** est celle qui a été obtenue par une (ou des) estimation(s) effectuée(s) par l'individu en question. Chaque fois qu'un individu à la recherche de nourriture par exemple teste la qualité d'une parcelle en y cherchant de la nourriture, il acquiert de l'information personnelle sur la rentabilité d'approvisionnement de ce lieu. Il procède par une technique d'essai/erreur. S'il trouve de la nourriture, son essai est couronné de succès. L'individu n'a pas alors intérêt à quitter ce lieu trop rapidement, ce succès rapide étant indicateur de l'existence probable de beaucoup plus de ressources. Chaque fois que ces essais ne lui rapportent pas assez de nourriture, l'individu qui sera alors capable de prendre la décision de partir pour une autre parcelle au bout d'un certain nombre d'essais infructueux aura un avantage sélectif (Chapitre 5). Au contraire, l'**information publique** est celle qui peut être obtenue à partir de l'observation directe ou indirecte des essais/erreurs d'autres individus (Chapitre 6). C'est la performance des autres individus qui constitue l'information publique. Elle n'implique pas nécessairement la visite de la parcelle en question.

Une notion importante est celle de la **dissimulabilité** (*excludability* en anglais) d'une information. Une information est dite **dissimulable** (*excludable* en anglais) si l'individu qui la possède peut la cacher aux yeux de ses congénères. Une information est **non dissimulable** (*non-excludable* en anglais) si l'individu qui la possède ne peut pas la dissimuler aux yeux de ses congénères. La dissimulabilité d'une information donnée dépend essentiellement de la biologie des espèces, celle-ci résultant des diverses contraintes écologiques et historiques agissant sur les individus. Imaginons un oiseau rapportant de la nourriture au nid pour nourrir ses poussins. Chez certaines espèces, comme les sternes et le macareux moine, les individus reviennent au nid avec la nourriture (des poissons) qui pend de leur bec. Celle-ci est donc très visible de l'extérieur. Chez de telles espèces, les contraintes écologiques ont favorisé une alimentation et un transport de la nourriture qui rend l'information sur le succès d'alimentation non dissimulable, en ce sens que les individus ne peuvent de toute façon pas cacher à leurs congénères leur succès d'approvisionnement. Chez d'autres espèces d'oiseaux, la nourriture rapportée est dissimulable. L'individu a avalé et même quelquefois digéré et métabolisé la nourriture avant de la rapporter au jeune. C'est le cas d'oiseaux marins comme les pétrels et les albatros. Ces espèces vont chercher la nourriture en mer à de très grandes distances et sont donc contraintes de digérer et trans-

former la nourriture récoltée en huile, aliment très concentré en énergie. Cela leur permet en un seul voyage de rapporter de grandes quantités de calories et d'éléments à leur poussin. Chez de telles espèces, on peut considérer que l'information sur la nourriture est indécélable car les individus peuvent, et même sont contraints par leur écologie, à cacher la nourriture qu'ils rapportent à la colonie. Dans ce cas, les congénères peuvent difficilement acquérir de l'information publique sur les sources de nourriture. Clairement, il apparaît que seule l'information privée non dissimulable peut devenir publique et donc être partagée.

b) Partage d'information et agrégation

Existe-t-il un lien entre le partage d'information et l'agrégation? Tout d'abord, force est de constater qu'une bonne partie des mécanismes développés dans le paragraphe 12.2 met en fait en jeu un partage d'information entre les individus (par exemple c'est le cas de la vigilance, de la défense en groupe et bien entendu de toutes les hypothèses liées à l'exploitation des ressources). D'autre part, comme nous venons de le voir, l'information est cruciale dans les mécanismes de sélection de l'habitat et de choix du partenaire. Le débat sur la relation entre information et vie en groupe a rebondi récemment avec l'article de Michael Lachmann, Guy Sella et Eva Jablonka (2000) qui utilise une approche formelle pour traiter de la question plus générale du rôle que peut jouer le partage de l'information dans l'agrégation.

Ces auteurs soulignent que des mécanismes de partage d'information ont en effet été mis en relation avec l'agrégation dans de très nombreux groupes d'êtres vivants. Tout d'abord, des myxobactéries ont adopté la multicellularité comme stratégie de survie. Avant la phase d'agrégation, les bactéries solitaires estiment l'état de leur environnement local. Il s'ensuit un processus d'interaction impliquant des signaux spécifiques et impliquant des centaines de milliers d'individus. Cela permet de déterminer d'une manière plus fiable si un manque de nutriments est seulement local ou si les nutriments sont en voie d'épuisement sur une vaste échelle. Si la conclusion de ce processus interactif est que les ressources disponibles sont en train de s'épuiser, les cellules construisent alors des organismes multicellulaires de fructification (Shapiro et Dworkin 1997; voir chapitre 13). Ce processus ressemble fort à une étape vers la vie pluricellulaire. De même, des phénomènes semblables existent chez les fourmis où les colonies peuvent ainsi répondre

efficacement aux informations collectées par de très nombreux individus (Theraulaz *et al.* 1998). Le grand nombre de fourmis impliquées dans le processus permet d'agir d'une manière coordonnée qui permet au groupe de réagir aux contingences environnementales de manière plus fiable que ne pourraient le faire des individus isolés. D'autre part, il existe aussi de très nombreux exemples chez les invertébrés marins à phase adulte sessile, où l'information que constitue la simple distribution des congénères a été démontrée depuis longtemps comme étant la principale cause de l'importante agrégation qui caractérise la distribution de tous ces groupes zoologiques (Meadow et Campbell 1972).

Lachmann et ses collaborateurs (2000) développent ensuite trois modèles permettant d'étudier l'effet de la taille du groupe N sur l'aptitude des individus du groupe.

► Les présupposés du modèle

Dans les modèles de Lachmann *et al.* (2000), l'environnement et les individus sont présupposés avoir quatre caractéristiques.

1. Les individus vivent dans un environnement pouvant être dans deux états différents, E_1 et E_2 . La dynamique du changement d'état est décrite par un processus markovien de probabilité de changement égal à n par unité de temps.
2. Les individus perçoivent leur environnement au moyen de mesures sujettes à erreur. La probabilité que la mesure conduise à la bonne estimation de l'état actuel de l'environnement est de $1 - e$, et la probabilité de se tromper d'état de l'environnement est donc e . On appelle e la probabilité d'erreur. Elle est supposée toujours inférieure à 0,5. Un individu détermine son propre phénotype sur la base de M mesures indépendantes de l'environnement. M est donc un paramètre du modèle qui correspond à une taille de la mémoire.
3. À chaque pas de temps, les individus peuvent être d'un phénotype parmi deux possibles, F_1 et F_2 . Le phénotype F_1 est celui qui est adapté à l'état de l'environnement E_1 , alors que le phénotype F_2 est lui adapté à l'état de l'environnement E_2 .
4. Une génération dure T_g unités de temps. L'aptitude relative d'un individu est proportionnelle à la fraction du temps d'une génération pendant laquelle cet individu se trouve dans le bon état phénotypique relativement à l'état de l'environnement. Les échelles de temps sont telles que $T_g \gg T_e \gg 1$, où $T_e = 1/n$ correspond à la durée

moyenne d'un état de l'environnement. Dans ces conditions, l'individu voit plusieurs fois changer l'état de son environnement au cours de sa vie, et il a la possibilité d'inférer cet état, et donc d'adapter son phénotype, au moyen des diverses mesures de l'état de l'environnement auxquelles il a accès. De ce fait, l'aptitude est une mesure de la capacité d'un individu d'être dans l'état phénotypique le mieux adapté à l'état de l'environnement.

Quand rien n'empêche l'individu d'effectuer de nombreuses estimations de l'état de l'environnement, c'est-à-dire que les mesures sont peu coûteuses, rapides et indépendantes les unes des autres, alors les individus peuvent effectuer suffisamment de mesures pour annuler l'effet des erreurs. Ils seront alors toujours dans le bon état phénotypique. Lachmann *et al.* (2000) ne sont pas intéressés par ce cas trop particulier et peu probable dans la nature. Ils examinent les cas plus probables où le taux de mesure des individus est limité. Ils examinent deux versions complémentaires de leur modèle. Dans la première, les individus sont contraints à ne pouvoir faire qu'une seule mesure par pas de temps et cette mesure n'entraîne pas de coût. Dans la seconde version du modèle, les individus sont libres d'effectuer beaucoup de mesures par pas de temps, mais celles-ci ont un coût en aptitude de valeur q .

La question est de savoir quelle est, dans de telles conditions, la stratégie optimale, c'est-à-dire celle qui conduit un individu donné, indépendamment des autres individus, à avoir l'aptitude la plus élevée ?

► Les individus ne peuvent effectuer qu'une mesure non coûteuse par unité de temps

Si chaque individu ne tient compte que de son information privée (ce qui correspond à une taille de groupe $N = 1$), la variable importante est la taille de la mémoire, M . Quand seule la dernière estimation peut être utilisée, c'est-à-dire quand la taille de la mémoire est de 1, la stratégie optimale est de choisir le phénotype F_1 quand l'environnement est dans l'état E_1 et F_2 sinon. Cette stratégie conduit à une aptitude moyenne de $1 - e$. Lachmann *et al.* 2000 proposent aussi une méthode de résolution dans le cas où M est supérieur à 1, c'est-à-dire quand les individus ont une véritable mémoire des M dernières estimations de l'état de l'environnement. Quand M augmente, les individus peuvent plus correctement estimer l'état actuel de l'environnement et de ce fait, leur aptitude augmente (figure 12.14, courbe

du bas, $N = 1$). Quand M devient très grand, l'aptitude tend vers une asymptote parce que les mesures les plus anciennes deviennent de moins en moins utiles pour ce qui est de l'état actuel de l'environnement, dans la mesure où celui-ci peut avoir changé entre-temps.

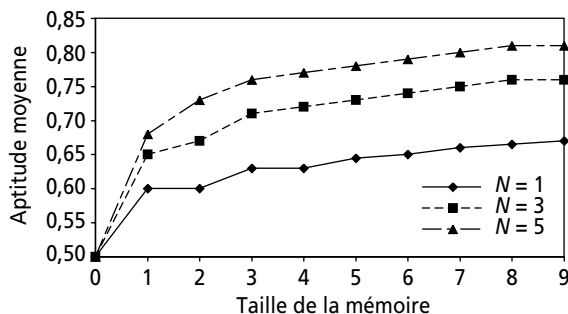


Figure 12.14 Un des avantages du partage de l'information pour les individus d'un groupe.

Dans cette figure, les individus ne peuvent effectuer qu'une seule mesure par pas de temps. L'aptitude de la stratégie optimale est donnée en fonction de la taille de la mémoire (M , axe des X) et de la taille du groupe (N , les différentes courbes). L'aptitude optimale augmente avec la taille de la mémoire et celle du groupe car chaque individu a accès à plus d'information. Dans cette figure, l'erreur est de $e = 0,4$, et le taux de variation de l'environnement est de $v = 0,05$.

D'après Lachmann *et al.* (2000).

Considérons maintenant un présupposé supplémentaire :

5. Dans un agrégat de N individus, chacun mesure l'environnement une fois par pas de temps, et ces mesures ainsi que toutes les autres effectuées par les autres membres du groupe sont disponibles à tous (l'information est non dissimulable).

Dans de telles conditions, l'aptitude moyenne de la stratégie optimale augmente avec la taille du groupe (Figure 12.14) et la taille de la mémoire. Cela est dû au fait que lorsque la taille d'un agrégat augmente, chaque individu du groupe a plus d'information sur l'état récent de l'environnement, à travers ses propres mesures (c'est-à-dire son information personnelle) et les mesures effectuées par les autres membres du groupe (c'est-à-dire l'information publique). Dans de telles conditions, l'individu vivant en solitaire serait désavantagé par rapport aux individus vivant en groupe, ce qui devrait favoriser l'évolution de la vie en groupe.

On peut cependant s'interroger sur la pertinence biologique d'un tel modèle. Pour ce qui concerne la taille de la mémoire, que se passerait-il si, comme

cela doit être le cas dans la nature, la mémoire avait un coût. Si tel est le cas, l'aptitude ne va pas augmenter asymptotiquement avec la taille de la mémoire, mais va atteindre un maximum pour une taille donnée de la mémoire. Mais une augmentation du coût de la mémoire doit en fait augmenter encore les bénéfices de la vie en groupe car le partage de l'information procure alors une alternative pour répondre à la nécessité d'effectuer un grand nombre de mesures de l'environnement par unité de temps. En d'autres termes, la vie en groupe permet à un individu d'accéder à beaucoup plus d'information, sans en payer le coût. Un autre problème important est celui du risque d'erreur dans la transmission de l'information entre les individus du groupe. De même qu'il peut se produire une erreur d'estimation de l'état de l'environnement (que nous avons appelée e), il peut se produire des erreurs de transmission du résultat des mesures entre les membres du groupe (e_s). Lachmann *et al.* (2000) examinent aussi ce cas et montrent que le partage d'information peut devenir non avantageux si e_s est supérieur ou égal à e . Dans les faits, il n'y a aucune raison qu'il existe un lien physique entre le code et le message lui-même. Par exemple, le cri d'alarme émis lors de l'approche d'un prédateur n'a pas, *a priori*, à devenir plus difficile à interpréter quand le prédateur devient plus difficile à repérer. Cela veut dire que e et e_s peuvent varier indépendamment l'un de l'autre. Donc, pour que le partage d'information soit intéressant il faut que e (l'erreur de mesure) soit plus grande que e_s (l'erreur de transmission de l'information). C'est ce que postule la deuxième version du modèle de Lachmann *et al.* 2000.

► Peut-on partager de l'information lorsque celle-ci est coûteuse à obtenir ?

Lorsque les mesures de l'environnement impliquent un coût q par mesure, on doit intégrer dans le modèle le taux individuel de mesure par unité de temps. Si tous les individus du groupe se comportent de la même manière, le membre d'un groupe de N individus partageant totalement l'information qui effectuent chacun n mesures privées par pas de temps paye le coût qn , mais dispose de l'information de Nn mesures par pas de temps. Pour trouver la valeur optimale de n dans ces conditions, on peut faire le raisonnement suivant. Posons $g(x)$ comme fonction exprimant le gain en aptitude pour un individu disposant de x mesures par pas de temps soit par ses mesures personnelles, soit par celles des autres membres du groupe. On peut supposer que cette fonction augmente

d'une manière monotone avec x . L'aptitude de l'individu solitaire est de $w(x) = g(x) - qx$. Pour trouver la valeur de n qui maximise cette fonction, on cherche la valeur qui annule la dérivée de l'aptitude par rapport à x . Cette dérivée $w'(x) = g'(x) - q$, s'annule lorsque $g'(x) = q$. Pour un individu dans un groupe de N membres, l'aptitude de chaque individu est de $w(x) = g(Nx) - qx$. Cette fonction est maximisée lorsque $g'(x) = q/N$. On peut illustrer les principaux résultats avec le cas où la taille de la mémoire est infinie et n'engendre pas de coût (Figure 12.15), c'est-à-dire le scénario le plus conservateur car c'est le cas le plus défavorable pour le partage d'information : lorsque le coût de la mémoire augmente, nous avons vu que cela augmente les bénéfices d'obtenir de l'information par les autres membres du groupe.

Il apparaît clairement que les individus partageant l'information paient moins pour une quantité d'information donnée parce qu'en partageant, chaque individu paie les coûts d'une plus faible proportion des mesures correspondantes (Figure 12.15). De ce fait, en vivant dans un groupe, chaque individu peut accéder à plus d'information en ne payant qu'une petite partie du coût d'acquisition de cette information. Ainsi, un individu au sein d'un groupe partageant l'information a deux avantages complémentaires : il a plus d'information qu'un individu solitaire, et il paie moins pour cette information (Figure 12.15). Au fur et à mesure que le groupe augmente en taille, le coût payé par chaque individu diminue. Cela devrait donc favoriser les individus vivant en groupe. Naturellement, cette hypothèse suppose qu'un individu peut amasser l'information publique sans perdre d'information personnelle. En fait, elle suppose que les actes de quérir l'information publique et personnelle peuvent se faire de manière concomitante et simultanée. Si, pour acquérir une unité d'information publique, un individu doit cesser d'acquérir de l'information privée, à chaque fois qu'un individu se tourne vers l'information publique il existe un compagnon de moins qui produit de l'information privée à ce moment-là. Dans ce cas, la collecte de l'information publique et privée étant des activités incompatibles, le problème se résume à nouveau à un jeu des producteurs-chapardeurs (chapitre 6). Dans ce cas, il est possible que l'agrégation ne produise aucun avantage au point de vue de l'information (Giraldeau, Valone et Templeton 2002). Il faut donc porter notre attention sur l'existence, et le cas échéant, l'intensité de l'incompatibilité entre la collecte des deux types d'information pour savoir dans quelle situation on se retrouve.

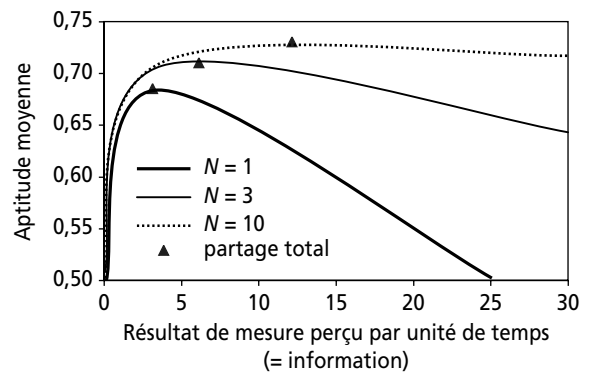


Figure 12.15 Aptitude moyenne dans un agrégat en fonction de l'information perçue par pas de temps et de la taille de l'agrégat lorsque l'acquisition d'information est coûteuse.

Dans ces conditions, il y a deux avantages à la vie au sein d'un groupe partageant l'information : les individus dans les groupes ont au total plus d'information, et celle-ci est moins coûteuse à obtenir. Dans le cas représenté, la taille de la mémoire est infinie, le coût q par mesure est de 0,01, l'erreur de mesure e est de 0,4, et l'environnement varie avec un taux $v = 0,05$. Les courbes montrent que pour diverses tailles de groupe, l'aptitude est maximale pour une valeur donnée de l'information. L'information alors disponible augmente avec la taille de groupe (triangles noirs).

Modifié d'après Lachmann *et al.* (2000).

➤ Le partage de l'information est-il évolutivement stable ?

Nous avons déjà vu plusieurs fois que le fait qu'un comportement soit avantageux à un individu n'est pas suffisant pour en assurer la stabilité évolutive. Un des problèmes est celui du risque de l'apparition d'un phénotype égoïste qui utiliserait (parasiterait) l'information mesurée par les autres membres du groupe sans jamais effectuer de mesure par lui-même. Un tel phénotype aurait une aptitude encore plus élevée car il ne payerait aucun coût de mesure de l'environnement, tout en disposant de l'ensemble de l'information recueillie par tous les membres du groupe. La stabilité du comportement de partage de l'information dépend en fait essentiellement de la dissimulabilité de l'information concernée. Si l'on présuppose que l'information sur l'environnement est non dissimulable, alors Lachmann *et al.* (2000) montrent que le partage de l'information au sein des groupes est stable sur le plan évolutif : les individus au sein des groupes ont une plus grande aptitude que les individus solitaires. En revanche, si l'information est dissimulable, et si son partage est coûteux, soit à cause de la compétition que cela peut entraîner sur

l'exploitation des ressources, soit à cause de la production de signaux coûteux, alors, il faut faire appel à d'autres mécanismes comme la sélection de parentèle ou la réciprocité pour que des tricheurs ne puissent pas envahir des groupes d'individus partageant l'information.

Il est à noter que Lachmann *et al.* (2000) ne parlent pas de l'hypothèse du centre d'information dans leur article. C'est probablement là un choix de leur part pour éviter d'entrer dans les polémiques sans fin sur la question et placer leur modèle à un niveau plus général. Mais dans les faits, leur modèle apporte aussi une réponse à cette polémique : il semble que lorsque, de par la biologie des espèces, l'information sur le succès d'approvisionnement est non dissimulable, c'est-à-dire que les contraintes biologiques font que les individus ne peuvent cacher l'information émise par leur comportement, le mécanisme du centre d'information puisse effectivement fonctionner et favoriser l'apparition de l'agrégation. Cependant, l'application de ce raisonnement au cas de l'hypothèse du centre d'information appelle en premier une réflexion générale sur ce que l'on entend par information non dissimulable et information dissimulable.

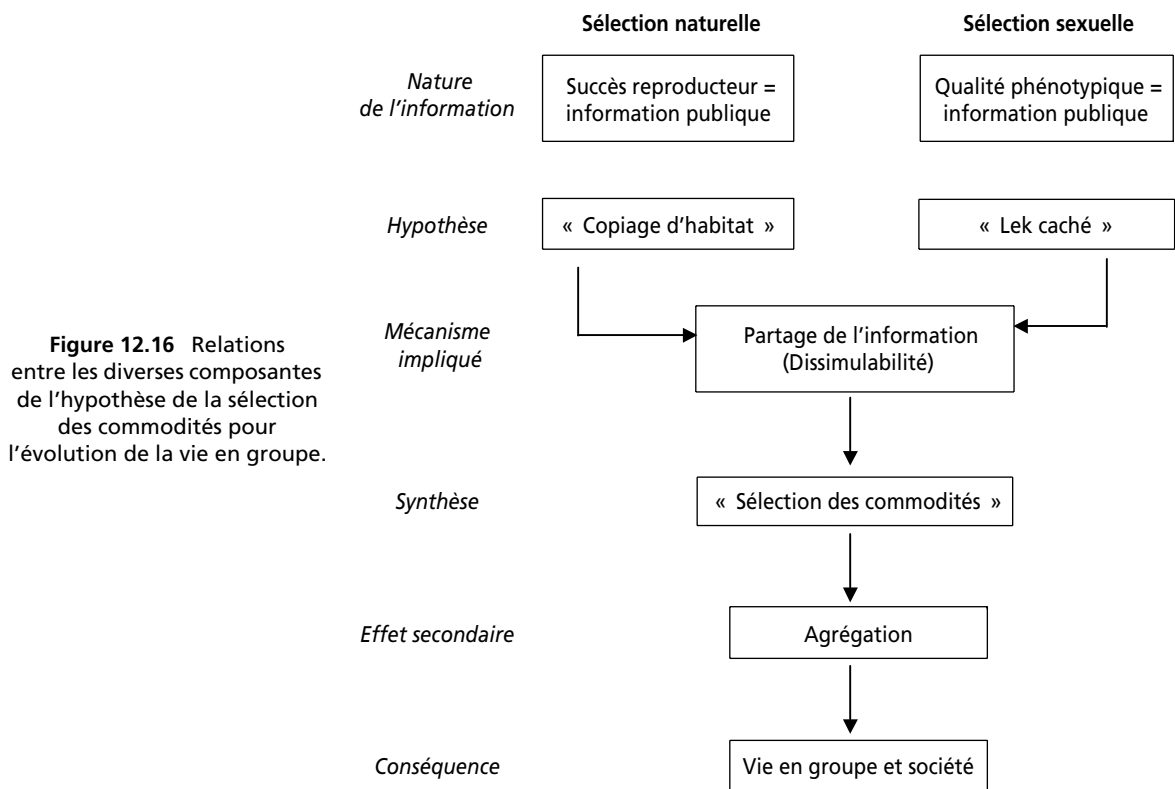
12.3.6 Une synthèse : la vie en groupe en tant que propriété émergente de la sélection des commodités

a) L'hypothèse de la sélection des commodités

Il est temps maintenant de faire la synthèse des approches récentes de l'évolution de l'agrégation. Deux grandes hypothèses ont été proposées. Tout d'abord, l'hypothèse de « l'imitation d'habitat » et l'hypothèse du « lek caché » ont en commun l'idée que ce sont les processus de sélection par chaque individu de toutes les « commodités » nécessaires à la reproduction qui naturellement génèrent comme effet secondaire un certain niveau d'agrégation des individus reproducteurs dans l'espace. C'est pourquoi Danchin et Wagner (1997) ont proposé d'unir ces deux approches en une seule hypothèse qu'ils ont appelée « l'hypothèse de la sélection des commodités ». Par « commodité », ils entendent non seulement toutes les ressources nécessaires à la reproduction mais aussi d'autres facteurs comme par exemple les conditions climatiques, la protection contre les prédateurs ou bien contre les aléas climatiques, etc. Cette hypothèse a été proposée pour expliquer l'évolution première de la colonialité qui constitue une forme particulière de vie en groupe, mais peut se

généraliser à l'évolution première de toute forme de vie en groupe par la voie parasociale. C'est la sélection de toutes les commodités nécessaires à telle ou telle activité qui conduit à la formation d'agrégats constituant le cristal de départ vers des formes plus élaborées de vie en groupe (Figure 12.16). Ces deux hypothèses intègrent implicitement l'existence d'un partage d'information entre les membres des populations, et le mécanisme du « partage de l'information » fait partie intégrante de l'hypothèse des commodités (Figure 12.16). Toutes ces hypothèses concernent la question générale de l'effet de l'utilisation l'information véhiculée par les congénères sur l'agrégation. Les deux premières hypothèses concernent la nature même de l'information mise en jeu : l'information sur l'état de l'environnement dans le cadre de l'hypothèse de l'imitation d'habitat, et l'information sur les partenaires potentiels dans le cadre de l'hypothèse du lek caché (Figure 12.16). Le mécanisme du « partage de l'information » aborde la question de la possibilité évolutive de partager cette information entre membres d'un groupe (Figure 12.16). Nous avons vu que lorsque l'information mise en jeu est non dissimulable, l'agrégation par partage de l'information sur l'état actuel de l'environnement peut se produire sans qu'il soit nécessaire d'invoquer d'autres processus.

Il se trouve que d'une manière très générale, les informations mises en jeu dans les deux hypothèses sous-jacentes à la sélection des commodités sont non dissimulables, de par leur nature même. Dans le cas de l'information publique que constitue le succès reproducteur des congénères, la plupart du temps, il serait très coûteux voire impossible aux individus de cacher ou modifier leur succès de reproduction. Les individus ont été sélectionnés de longue date pour maximiser leur aptitude dont le succès de reproduction constitue une importante composante. Les individus ne pourraient pas se permettre de diminuer leur succès de reproduction dans le seul but de ne pas transmettre une information correcte sur l'état actuel de l'environnement. Les individus sont donc trop contraints pour essayer de tricher en cherchant à modifier leur succès reproducteur de façon à diffuser une fausse information sur l'état actuel de l'environnement. C'est pour cette raison précise que cette information est qualifiée de publique, car disponible pour tous. De même, concernant l'hypothèse du lek caché, les signaux de qualité individuelle mis en jeu lors du choix du partenaire de reproduction sont fortement contraints par la sélection sexuelle pour être visibles par essence. Ils appartiennent eux aussi au domaine public. De ce fait, on



peut conclure que le partage de ces informations par essence publiques peut à lui seul favoriser l'agrégation des individus et par-là la vie en groupe.

b) La sélection des commodités intègre l'approche fonctionnelle classique

L'hypothèse de la sélection des commodités se fonde sur la constatation que la vie en groupe correspond à une sorte de biais dans les choix individuels d'habitat des divers membres du groupe. La question essentielle à l'origine de ce biais est celle de l'information. En d'autres termes, l'hypothèse de la sélection des commodités voit la vie en groupe comme une **propriété émergente** des processus de choix des commodités nécessaires à la vie. Dans une première étape (primordiale) la vie en groupe ne serait pas apparue parce qu'elle est une fin en soit au sens évolutif. Les animaux n'étaient alors pas sélectionnés pour vivre en groupe mais plutôt pour choisir un site de reproduction ou choisir un partenaire, ce qui les conduisait, secondairement à s'agréger.

Il va de soi qu'une fois que des agrégats existent, cette propriété de la distribution des individus peut devenir l'objet de la sélection naturelle. En d'autres termes, les animaux contraints de se reproduire en agrégats par les bénéfices en termes de choix de l'habi-

tat et du partenaire peuvent avoir ensuite acquis des comportements les conduisant éventuellement à bénéficier de la vie en groupe. L'ensemble des mécanismes proposés dans le cadre de l'approche fonctionnelle et développé au paragraphe 12.2 peut alors intervenir pour expliquer l'augmentation éventuelle de l'agrégation jusqu'à obtenir de très fortes densités et/ou la complexité des comportements sociaux observée dans un grand nombre de taxa. Cette hypothèse resitue donc toutes les hypothèses proposées dans le cadre de l'approche fonctionnelle dans un contexte plus général. Tous ces mécanismes mettent en fait en évidence des facteurs pouvant influencer les choix individuels. Dans le cadre de l'hypothèse de la sélection des commodités, les coûts à la vie en groupe participent à la densité dépendance. Les auteurs étudient des populations dans lesquelles c'est la prédation qui limite la qualité réelle d'un habitat (définie comme l'aptitude potentielle des individus s'y installant) mettent en avant le rôle de la prédation. Lorsque les conditions environnementales font que ce qui limite la qualité de l'habitat c'est la capacité des individus à trouver de la nourriture, les auteurs concluent alors à l'importance du partage d'information. En d'autres termes, les diverses hypothèses de l'approche fonctionnelle mettent en avant chacune

des « commodités » qui peuvent influencer sensiblement la qualité d'un habitat, elle-même mesurée par l'aptitude que les individus qui y vivent peuvent espérer en obtenir. De ce fait, il n'y a pas une opposition fondamentale entre ces deux approches. En revanche, l'angle d'attaque est totalement différent et certaines des commodités fondamentales, comme principalement les partenaires de reproduction potentiels avaient été complètement ignorées auparavant.

Enfin, les coûts à la vie en groupe classiquement avancés ont en fait pour effet d'augmenter l'hétérogénéité de l'environnement. Par exemple, la transmission des parasites est considérée comme un des principaux coûts de la vie en groupe. Il est cependant bien connu que la distribution des parasites est fortement agrégée à plusieurs échelles spatiales (McCoy *et al.* 1999). L'existence de ces parasites participe donc à faire varier la qualité de l'environnement dans l'espace et dans le temps. Il en est de même de toutes les interactions entre individus. Celles-ci participent à la variation spatio-temporelle de la qualité environnementale. En effet, quelle que soit leur qualité intrinsèque, les habitats où la compétition est forte sont moins favorables que ceux de même qualité intrinsèque mais moins compétitifs. Or, nous avons vu que c'est cette hétérogénéité de l'environnement qui crée les conditions favorisant la sélection de stratégies de choix de l'habitat, et ce sont ces mêmes stratégies qui génèrent secondairement l'agrégation. De ce fait, on arrive au paradoxe que ces coûts liés à la vie en groupe, loin de freiner l'évolution de la vie en groupe, en ont probablement constitué la cause première.

c) La vie en groupe est-elle encore une énigme évolutive ?

La nouvelle perspective introduite par l'hypothèse de la sélection des commodités a pour effet de retourner toute l'approche sur l'évolution de la vie en groupe par la voie parasociale, c'est-à-dire par la conséquence de décisions individuelles de vivre ensemble. Cette manière d'aborder la question a de très nombreuses conséquences sur notre perception de l'évolution de la vie en groupe par la voie parasociale.

Tout d'abord, l'apparition des diverses formes de vie sociale résultant de la voie parasociale ne constituerait qu'une conséquence inévitable de la tendance naturelle des populations à présenter des distributions plus agrégées que nécessaire, à cause de l'avantage évolutif que procurent tous les processus de choix des commodités nécessaires aux êtres vivants. Il ne

faudrait donc plus aborder l'évolution de la vie en groupe en considérant qu'il s'agit là d'une énigme évolutive. En fait, d'après l'hypothèse de la sélection des commodités, ce serait un état inévitable. La vie agrégée serait donc une sorte d'état naturel, une tendance naturelle des êtres vivants, simplement parce que les processus de choix de l'habitat et de choix du partenaire (deux étapes déterminantes pour l'aptitude) qui sont sélectionnés produisent par eux-mêmes de l'agrégation, c'est-à-dire de l'éloignement de la DLI. Une des raisons principales de ce décalage réside dans le fait que les présupposés d'idéal et de libre ne sont pratiquement jamais vérifiés dans la nature.

D'autre part, l'hypothèse de la sélection des commodités ne nie pas le bien-fondé général de l'approche économique visant à peser les coûts et les bénéfices de telle ou telle stratégie. Au contraire, elle repose sur le principe général de l'approche économique du comportement. Ce que dit cette hypothèse, c'est que dans le cas de l'évolution de la vie en groupe, ces coûts et bénéfices ne sont pas à rechercher en relation avec l'agrégation mais plutôt au niveau des choix des commodités qui sont à l'origine de l'agrégation. Une conclusion semblable avait été tirée par Caraco et Pulliam (1984), Sibly (1983) et Clark et Mangel (1984) dans le cadre de l'étude de la taille de groupe optimale. Se poser la question des coûts et bénéfices de l'agrégation en tant que telle n'a d'après cette hypothèse pas de véritable fondement biologique car en fait cette hypothèse propose, qu'au moins au début, l'agrégation n'aurait pas fait l'objet d'une sélection proprement dite. La sélection se serait uniquement exercée sur les mécanismes de choix des commodités nécessaires à la vie, comportement ayant un effet direct sur l'aptitude des individus.

Si une distribution agrégée constitue l'état naturel des populations, on est alors en droit de se demander pourquoi les animaux ne sont pas toujours plus agrégés que ce que l'on observe. Il s'agit en fait de comprendre pourquoi, alors que la tendance à l'agrégation est probablement universelle, il existe tant d'espèces qui ne semblent pas présenter une distribution agrégée. En d'autres termes, au lieu de se demander pourquoi certaines espèces sont si fortement agrégées, il faut plutôt se demander pourquoi de si nombreuses espèces ne semblent pas agrégées. Une réponse possible est qu'en fait, il s'agit principalement d'une question d'échelle spatiale. Le cas de la mésange à tête noire, présenté dans le paragraphe 12.3.4 (g), est particulièrement illustratif. Il s'agit d'une espèce réputée territoriale, c'est-à-dire ne présentant pas d'agrégation spatiale et pourtant nous

avons été conduit à constater que les distances inter-individuelles sont en fait beaucoup plus courtes que ne le laisserait supposer la taille moyenne des territoires. Il existe donc à très petite échelle un certain niveau d'agrégation des couples. D'autre part, comme le propose la figure 12.12, si l'on cherchait à analyser la distribution des territoires de reproduction au sein de l'ensemble des habitats disponibles, nous constaterions peut-être que les territoires de mésanges sont groupés dans une partie seulement de l'habitat, dont une portion significative reste en fait innocupée. Des résultats obtenus chez de nombreuses espèces semblent indiquer que c'est effectivement le cas. L'agrégation est donc probablement plus générale que nous ne le supposons. Nous reviendrons sur la question de savoir si la vie en groupe constitue toujours une énigme évolutive dans le prochain chapitre.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Ce chapitre propose tout d'abord une revue des nombreuses hypothèses proposées dans le cadre de l'approche fonctionnelle classique, pour expliquer l'évolution de la vie en groupe. Jusqu'à la fin des années 1980, c'est ce type d'approche qui a dominé la littérature sur la question de l'évolution de l'agrégation. La deuxième partie du chapitre présente une nouvelle approche fondamentalement différente et ayant émergé au cours des années 1990. Celle-ci peut se résumer en disant que la vie en groupe n'est en fait que le sous-produit naturel des processus de sélection portant sur les mécanismes de choix de toutes les commodités nécessaires aux activités des êtres vivants. Cette perspective implique, qu'au moins au début, la vie en groupe, et plus particulièrement l'agrégation des individus dans l'espace par la voie parasociale, n'a pas en fait été l'objet d'une sélection naturelle en faveur de l'agrégation en tant que telle. Bien au contraire, la vie en groupe apparaît comme une conséquence inéluctable de mécanismes de sélection portant sur des comportements ayant un fort effet sur l'aptitude phénotypique. Cette nouvelle perspective a conduit à remettre en cause le dogme classique qui consistait à étudier la vie en groupe comme résultant d'un processus évolutif en soi, c'est-à-dire favorisant les individus vivant en groupe. Cette remise en cause conduit à chambouler l'ensemble des questionnements et raisonnements de l'approche fonctionnelle. Bien que remettant en cause l'approche classiquement admise de l'évolution de la

vie en groupe, cette nouvelle approche intègre en fait l'ensemble des hypothèses de l'approche fonctionnelle dans un cadre plus général et valable pour l'étude de toute forme d'agrégation spatiale. Dans le cadre de cette nouvelle approche, l'agrégation est vue comme une forme première de vie en groupe, forme première créant les conditions nécessaires au développement de comportements sociaux plus élaborés et ayant conduit à l'apparition des sociétés animales. C'est seulement au cours de cette deuxième étape que la vie en groupe devient effectivement l'objet de la sélection naturelle.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- BARTA Z. et GIRALDEAU L.-A. – 2001, Breeding colonies as information centers : a re-appraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 121-127.
- BOULINIER T. et DANCHIN E. – 1997, The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evolutionary Ecology*, n° 11, p. 505-517.
- BROWN C.R., STUTCHBURY B.J. et WALSH P.D. – 1990, Choice of Colony Size in Birds. *Trends Ecol. Evol.*, n° 5, p. 398-403.
- CARACO T. et PULLIAM R.H. – 1984, « Sociality and survivorship in animals exposed to predation », dans PRICE P.W., SLOBOSCHIKOFF C.N. et GAUD W.S., *A New Ecology : Novel Approaches to Interactive Systems*, p. 279-309. New York, Wiley Interscience.
- CLARK C.W. et MANGEL M. – 1984, Foraging and flocking strategies : Information in an uncertain environment. *American Naturalist*, n° 123, p. 626-641.
- DANCHIN E. et WAGNER R.H. – 1997, The evolution of coloniality : the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p. 342-347.
- GIRALDEAU L.A., VALONE T.J. et TEMPLETON J.J. – 2002, Potential disadvantages of using socially-acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society : Biological Sciences*, n° 357, p. 1559-1566.
- LACHMANN M., SELLA G. et JABLONKA E. – 2000, On advantages of information sharing. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 267, p. 1287-1293.
- MOCK D.W., LAMEY T.C. et THOMPSON D.B.A. – 1988, Falsifiability and the Information Centre Hypothesis. *Ornis Scand*, n° 19, p. 231-248.
- RICHNER H. et HEEB P. – 1996, Communal life : honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 115-118.

- SHIELDS W.M., CROOK J.R., HEBBLETHWAITE M.L. et WILES-EHMANN S.S. – 1988, « Ideal free coloniality in the Swallows », dans SLOBODCHIKOFF C.N., *The ecology of social behavior*, p. 189-228.
- WAGNER R.H. – 1997, « Hidden leks : Sexual selection and the clumping of avian territories », dans PARKER P.G. et BURLEY N., *Extra-pair mating tactics in birds*, p. 123-145. Ornithological Monographs, American Ornithologists' Union, Washington (D. C.).
- WARD P. et ZAHAVI A. – 1973, The importance of certain assemblages of birds as « information centres » for food finding. *Ibis*, n° 115, p. 517-534.
- WESTNEAT D.F. et SHERMAN P.W. – 1997, Density and extra-pair fertilization in birds : a comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 41, p. 205-215.
- WITTENBERGER J.F. et HUNT G.L. – 1985., « The adaptive significance of coloniality in birds », dans FARNER D.S., KING J.R. et PARKES K.C., *Avian Biology*, vol. 8, p. 1-78. New York, Academic Press.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Tester l'impact de la vie en groupe sur les risques de transmission de pathogènes : effectuer une enquête parmi la classe sur la fréquence des maladies de gorge et ORL en général au sein de deux groupes, ceux qui prennent les transports en commun et ceux qui ne les prennent pas.
 2. Quelles sont à votre avis les conditions qui rendent une information dissimulable ou non ? Quel est le lien entre la notion d'information publique et privée d'une part, et la notion d'information dissimulable et non dissimulable d'autre part ?
 3. Un petit exercice de terrain : observer chez des oiseaux en train de se nourrir l'alternance des phases de vigilance et de picorage. Mesurer la durée de chacune de ces phases. Réfléchir aux méthodes possibles d'analyse de ce type de série temporelle.
-

L'évolution de la coopération

13.1 INTRODUCTION

Dans la litière d'une forêt tempérée, les cellules solitaires du microorganisme *Dictyostelium discoideum* (Figure 13.1 a) initient un lent processus d'agrégation depuis que les ressources ont commencé à manquer (Figure 13.1 b). De plus en plus dense, la colonie cellulaire devient vite une masse cohérente qui produit un corps de fructification à la suite d'une intense communication chimique. Un pédicelle se différencie à la base et une capsule de spores se développe au sommet (Figure 13.1 c). Les cellules du pédicelle se vident progressivement de leur contenu, puis meurent. Les cellules de la capsule donnent des spores résistantes, dont la dispersion et la protection face aux prédateurs sont garanties par le sacrifice des cellules du pédicelle. Pourquoi certaines cellules sacrifient-elles leur reproduction au profit de la multiplication et de la dispersion efficace d'autres cellules ?

Dans cette même forêt, des insectes herbivores consomment une jeune plante en cours de germination. La plante agressée émet des substances chimiques produites à la suite d'un coûteux processus physiologique. Cette substance ne participera pas à la défense individuelle de la plante contre les prédateurs, mais informera les plantes voisines du danger imminent. Alarmées, les plantes voisines vont mettre en place des réactions de défense préventive. Au même moment, un jeune campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, mammifère social de nos régions, est surpris par un renard roux et émet un cri pour avertir les membres de sa famille de la présence du dangereux prédateur. Malheureusement, ce cri favorise la détection du rongeur qui est capturé par le renard. Pourquoi un individu informe-t-il ses congénères de la présence d'un danger à ses propres dépens ?

Dans la canopée, deux oiseaux engagent une scène d'épouillage mutuel, au cours de laquelle un indi-

vidu retire patiemment les puces de son partenaire. À la fin d'une séquence de nettoyage, le premier s'arrête, puis le second prend le relais. Les deux individus investissent dans une forme de coopération mutuelle qui implique une suite de comportements orientés vers le seul profit du partenaire. Ces activités coopératives réciproques s'observent chez les oiseaux, les mammifères et certains poissons, mais aussi au sein des sociétés de primates dont l'homme. Qu'est-ce qui garantit la stabilité d'une coopération réciproque face à une stratégie qui bénéficierait de son partenaire sans jamais lui retourner la faveur ?

Tous ces comportements relèvent d'une **coopération** entre individus **altruistes** de la même espèce. L'origine et l'évolution de la coopération entre altruistes posent un problème fondamental à l'écologie comportementale, dont l'analyse par des approches théoriques et empiriques fait l'objet de ce chapitre.

13.2 POSITION DES PROBLÈMES

Dans cette section, nous posons les définitions qui seront utilisées dans ce chapitre : comportement altruiste, interaction coopérative, structure sociale. Ces notions conduisent aux principaux problèmes abordés dans les sections suivantes : mise en évidence d'un déterminisme génétique, identification et mesure des pressions de sélection, dynamique adaptative et évolution conjointe d'autres caractères du comportement et du cycle de vie.

13.2.1 Altruisme, coopération, socialité : définitions

On parle de comportement individuel **altruiste** et d'une activité collective de **coopération** dans une

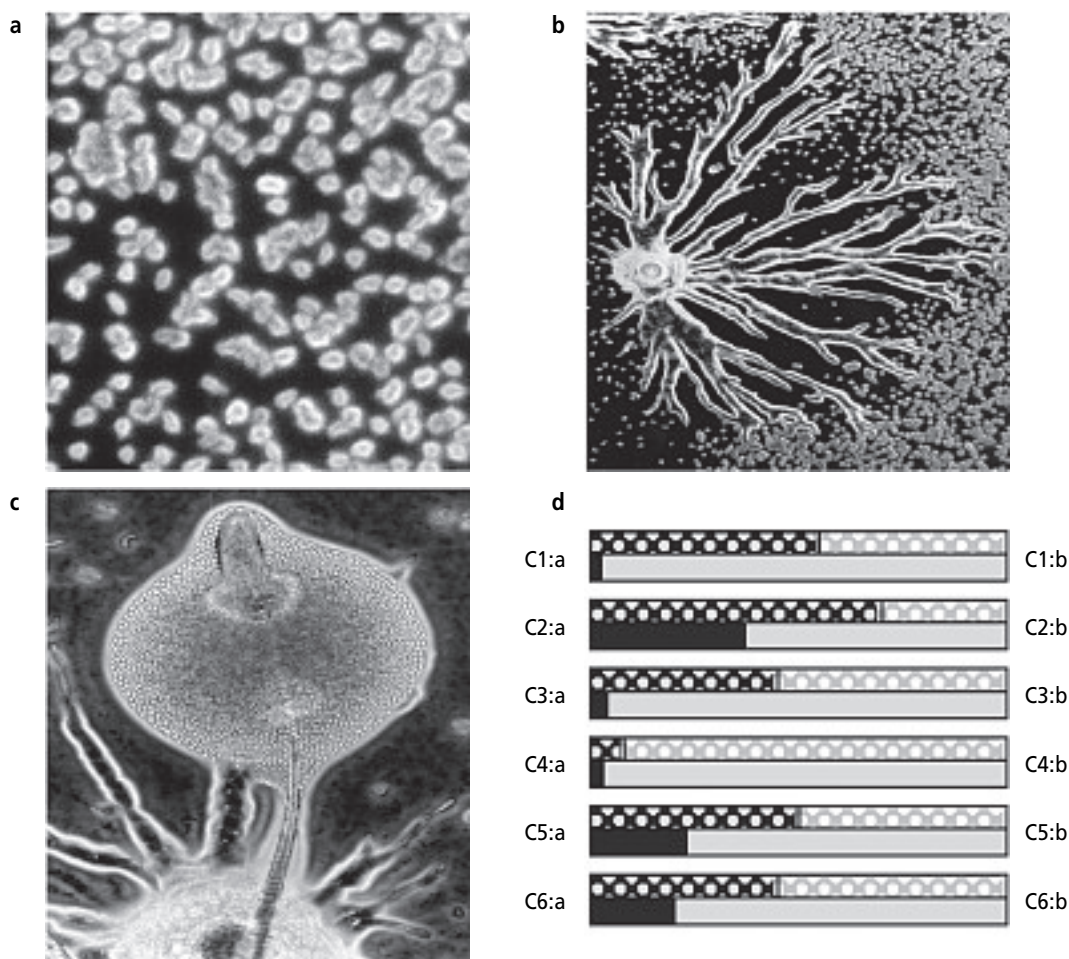


Figure 13.1 Des amibes sociales.

L'organisation sociale de l'amibe *Dictyostelium discoideum* dépend des conditions environnementales.

(a) Forme solitaire. Les cellules sont dispersées. **(b)** Limace. Elle se met en place par l'agrégation des cellules solitaires en réponse à un appauvrissement de la qualité nutritive de l'habitat. **(c)** Corps de fructification. Cette structure résulte de la différenciation de la limace en un pédicelle, structure longue et étirée faite de cellules en apoptose, et en un sore de spores résistantes dispersives. (Photographies gracieusement fournies par T. Tully). **(d)** Proportion des cellules dans le pédicelle (ligne basse) et le corps de fructification (ligne haute) pour deux clones (clone de gauche, noir; clone de droite, gris) dans une construction chimérique. Les cellules de certains clones ne sont pas équitablement réparties entre la lignée somatique et germinale du corps de fructification : pour chacun de ces six clones on constate que la longueur de la partie noire (représentant une des deux lignées) est plus grande dans la ligne du haut (représentant le corps de fructification) que dans la ligne basse (représentant le pédicelle). Chacun de ces six clones sont donc égoïstes car ils sont sur-représentés au sein de la lignée germinale par rapport à l'autre clone. D'après Strassmann et al. (2000).

population de l'espèce considérée lorsque, toutes choses égales par ailleurs :

- chez un individu isolé, l'expression du comportement se traduit par un effet net négatif sur l'aptitude phénotypique. On parle d'effet négatif direct ;
- en **société**, définie comme l'ensemble des individus en interaction coopérative, l'expression du comportement se traduit par un effet net positif sur l'aptitude phénotypique de chaque individu. On parle d'effet positif indirect.

La coopération suppose une activité collective dont bénéficient tous les partenaires (Connor 1995). Notons que si l'altruisme individuel établit *de facto* une forme de coopération au niveau du groupe, la coopération peut émerger d'autres types de comportements individuels qui ne seront pas considérés dans ce chapitre. Une classification fonctionnelle des comportements de coopération entre altruistes est présentée dans le tableau 13.1. On parle de coopération symétrique (*vs* asymétrique) si l'effet net

TABEAU 13.1 TYPOLOGIE FONCTIONNELLE DES COMPORTEMENTS ALTRUISTES.

Effet indirect positif	Effet direct négatif	Exemples supposés
Soins corporels		
Diminution ectoparasitisme	Augmentation risque d'infection Diminution vigilance	Nettoyage réciproque chez l'impala Épouillage chez les abeilles
Vigilance et alarme		
Diminution prédation sur le groupe	Coût à la communication Exposition au prédateur Diminution de la maintenance individuelle	Sentinelle de marmotte Cris d'alarme chez les oiseaux Signaux d'alarme des plantes
Défense des partenaires		
Diminution prédation sur l'individu	Exposition au prédateur Diminution du nourrissage individuel Dépense énergétique	Soldats des espèces eusociales Attaque collective chez les oiseaux
Nourrissage collectif		
Succès alimentaire du groupe	Diminution du nourrissage individuel Exposition aux risques	Nourrissage collectif des carnivores Agrégation de microorganismes
Nourrissage individuel		
Nourrissage du partenaire	Diminution du nourrissage individuel Diminution de la vigilance	Dons de sang chez des chauves-souris Trophallaxie chez les insectes
Soins à la reproduction		
Succès reproducteur des partenaires	Succès reproducteur individuel faible/nul Coûts à l'effort d'assistance	Ouvrières des colonies d'insectes Assistants des sociétés coopératives

positif est distribué équitablement (ou non) entre individus du groupe. Par exemple, la division des activités de défense, d'alimentation, de soins aux jeunes et de reproduction au sein d'une colonie d'abeilles (*Apis mellifera*) traduit une coopération asymétrique au sein de la colonie. En revanche, le nettoyage mutuel chez l'impala *Aepyceros melampus*, un ongulé africain, s'effectue par la succession d'actes d'épouillages réciproques et fournit un exemple de coopération symétrique.

Une société se caractérise par sa **structuration** en **groupes sociaux**. Différentes structures de groupes sociaux sont associées aux interactions coopératives. Notons que la seule agrégation des individus d'une même population (comme nous l'avons vu dans le chapitre 12) ne suffit pas à définir un groupe social. Par exemple, un regroupement d'étourneaux *Sturnus vulgaris* qui s'alimentent collectivement peut être le résultat du rapprochement d'individus solitaires sur une ressource attractive, sans interaction ni *a fortiori* d'activité coopérative; on ne parlera pas de groupe social dans ce cas. En revanche, la colonie du microorganisme décrite en introduction peut être

À noter que le terme de « colonie » dans le présent chapitre revêt la plupart du temps une signification très différente de celle donnée dans le chapitre 12, dans lequel on nomme colonie toute agrégation d'individus reproducteurs au sein de territoires qui ne contiennent pas d'autres ressources que les sites de nid eux-mêmes. Cette définition n'implique pas du tout l'existence d'interactions sociales autres que liées à la territorialité simple entre les membres du groupe. Au contraire, dans le présent chapitre, le terme de colonie implique la plupart du temps l'existence de fortes interactions sociales entre les individus du groupe social, interactions pouvant aller jusqu'au partage total des tâches du groupe (incluant la reproduction) entre différentes castes d'individus au sein du groupe.

qualifiée de société du fait de sa structuration, de l'interaction chimique entre cellules et de l'altruisme de certaines cellules (Crespi 2001).

Chez les oiseaux, différentes structures sociales se distinguent selon le régime de reproduction, le

TABLEAU 13.2 TYPOLOGIE DES ORGANISATIONS SOCIALES.

Type de société	Soins parentaux aux jeunes	Partage du site de reproduction	Coopération symétrique	Coopération asymétrique	Castes spécialisées
Solitaire	Oui	Non	Non	Non	Non
Colonial	Oui	Oui	Non	Non	Non
Communautaire	Oui	Oui / Non	Oui	Non	Non
Reproduction coopérative	Oui / Non	Oui	Oui	Oui	Non
Eusocial	Oui / Non	Oui	Oui	Oui	Oui

D'après Crespi et Yanega (1995) et Crespi et Choe (1997).

partage du nid et des soins aux jeunes (Cockburn 1998). Le mode de reproduction solitaire traduit une coopération pour la reproduction au sein de la sphère parentale. Un partage du nid peut aussi se faire entre duos de femelles associées à des mâles, selon un système de polygynie coopérative. La reproduction dite coopérative implique le partage du nid et la coopération pour l'élevage des jeunes par des individus extérieurs au noyau parental. Elle concerne environ 3 % des espèces connues d'oiseaux et se décline sous trois formes principales (Brown 1987). Chez les espèces à reproduction plurielle, plusieurs couples coopèrent sur le même territoire ou plus rarement sur le même nid, ce qui est le cas du pic à glands *Melanerpes formicivorus*. Chez les espèces à reproduction polygynandrique, plusieurs femelles pondent dans un nid partagé, dont l'incubation et les soins sont assurés par le mâle. Enfin, chez les oiseaux à reproduction coopérative avec assistants, un couple parental est assisté par des individus non reproducteurs, comme chez la rousserolle des Seychelles *Acrocephalus sechellensis*. Cette variabilité étonnante observée chez les oiseaux a rendu nécessaire le développement d'une classification hiérarchique plus générale (Crespi et Yanega 1995, Crespi et Choe 1997), qui reconnaît cinq formes typiques de socialité (tableau 13.2 ; voir aussi encart 13.1).

13.2.2 Pressions de sélection

De manière générale, la démonstration de la nature altruiste d'un comportement requiert une évaluation des coûts et des bénéfices associés, dont le paragraphe 13.4 de ce chapitre détaille des exemples empiriques. L'identification des composantes potentiellement coûteuses ou bénéfiques peut s'avérer problématique, comme en témoigne le cas du com-

portement d'alarme chez les oiseaux. Le signal d'alarme d'une proie en présence d'un prédateur est un comportement altruiste si le signal permet la fuite efficace des partenaires et expose l'acteur au prédateur (Hamilton 1964b). Cependant, plusieurs alternatives sont concevables :

- le cri d'alarme d'un oiseau pourrait être non adaptatif, et correspondre à une simple réponse de stress à la vue d'un prédateur (Kitchen et Packer 1999) ;
- le cri d'alarme pourrait avantager directement l'acteur en déconcentrant le prédateur ou en diluant son impact sur l'ensemble du groupe (FitzGibbon 1989). Cette possibilité a été corroborée chez une espèce où la surveillance d'un groupe est assurée par des sentinelles (Clutton-Brock *et al.* 1999b). Ces sentinelles sont en fait des individus à satiété qui bénéficient directement de leur position de vigilance, en étant les premiers à détecter le prédateur ou en étant plus proches d'une retraite potentielle (Rasa 1989, Bednekoff 1997) ;
- le cri d'alarme pourrait correspondre à une supercherie de la part de l'acteur pour s'approprier les ressources de ses partenaires en les faisant fuir (Charnov et Krebs 1975).

Avant de prétendre à l'altruisme du cri d'alarme, il faut donc exclure ces trois hypothèses alternatives.

L'estimation des coûts et bénéfices associés à un comportement altruiste fournit la base d'une évaluation des pressions de sélection qui peuvent s'exercer sur ce caractère, dont la nature quantitative ne peut être ignorée. Ainsi, différents individus d'une même population peuvent manifester des comportements altruistes plus ou moins marqués. Chez l'impala par exemple, il existe une forte variabilité inter-individuelle dans le temps dévolu à l'épouillage. Lorsqu'un individu s'engage dans un comportement d'épouillage collectif, des séries d'actes de nettoyage

Classification des structures sociales

La classification des structures sociales proposée par Crespi et Yanega (1995) et Crespi et Choe (1997) distingue cinq formes typiques de socialité (pour une critique de cette division en échelle voir Sherman *et al.* 1995 et Wcislo 1997).

Structure solitaire. La vie solitaire est caractérisée par un partage des soins aux jeunes entre les parents au sein de sites de reproduction distincts entre couples (voir chapitre 10). L'exemple typique de cette structure solitaire est une espèce dont les territoires sont défendus par des couples.

Structure coloniale. La vie coloniale fait intervenir un partage du même site de reproduction sans coopération entre les individus (Danchin et Wagner 1997, voir chapitre 12). Les grandes colonies de reproduction d'oiseaux marins, qui sont relativement indépendantes de la disponibilité en sites de nidification et en ressources nutritives, constituent des structures coloniales typiques.

Structure communautaire. La vie en communauté implique une coopération symétrique entre individus au sein de colonies, de sorte que les membres du groupe sont impliqués dans toutes les activités de la colonie. Des sociétés communautaires sont observées temporairement chez certaines espèces de guêpes ou de fourmis lors de la fondation d'une colonie. Par exemple, plusieurs reines non apparentées peuvent participer conjointement aux activités de la colonie fondatrice chez certaines fourmis (Bernasconi et Strassmann 1999).

Structure de reproduction coopérative. La reproduction coopérative est caractérisée par un partage des tâches entre des individus spécialisés

dans la coopération au bénéfice d'autres individus spécialisés dans la reproduction. Cette spécialisation est de nature comportementale et est réversible. Le cas des sociétés d'oiseaux à reproduction coopérative avec des assistants en constitue un exemple.

Structure eusociale. Les groupes dits eusociaux sont caractérisés par le plus haut niveau de spécialisation entre les partenaires engagés dans la coopération (Wcislo 1997, Wilson 1971, Crespi et Yanega 1995). Premièrement, il existe une division de la reproduction, définissant un groupe d'individus accédant à la reproduction (caste reproductrice) et un groupe d'individus dont la reproduction est irréversiblement inhibée (caste non reproductrice). Deuxièmement, il y a une division du travail au sein de la caste non reproductrice. Certains individus participent aux soins envers la descendance ou au nourrissage (ouvriers), et d'autres assurent la défense du groupe (soldats). Des organisations eusociales sont connues chez de nombreuses espèces de l'ordre des hyménoptères (guêpes, abeilles, fourmis, voir Wilson 1975, Hamilton 1964b) et des isoptères (termites; Thorne 1997, Shellman Reeve 1997), mais aussi chez un coléoptère (le scarabée *Austroplatypus incompertus*), chez des thysanoptères (Crespi 1992) ou chez des hémiptères (Benton et Foster 1992). On connaît aussi des espèces eusociales chez certains crustacés (crevettes du genre *Synalpheus*; Duffy 1996) et deux espèces eusociales de vertébrés, appartenant à la famille des bathyergidae (mammifères rat-taupe: Jarvis *et al.* 1994).

réciroques sont entreprises pendant plusieurs minutes. Des individus « **tricheurs** » car moins altruistes participent moins efficacement au nettoyage de leur partenaire; voire, des individus strictement « **égoïstes** » profitent du nettoyage du partenaire sans en retourner le geste (Hart et Hart 1992, Roberts et Sherratt 1998). À l'extrême, les mâles territoriaux ne prennent aucune part à l'épouillage collectif (Mooring et Hart 1995). La question du déterminisme génétique d'une telle variabilité, fondamentale pour une analyse adaptative de l'altruisme, est posée au paragraphe 13.3.

13.2.3 Origine et stabilité évolutives

La variabilité génétique des comportements altruistes soulève un double problème en écologie comportementale :

- Comment expliquer l'évolution d'un phénotype altruiste dans une population ancestrale composée exclusivement d'égoïstes?
- Comment expliquer la persistance de l'altruisme face à la menace de phénotypes tricheurs produits par mutation?

Un jeu entre prisonniers

Le **dilemme des prisonniers**, un cas d'école de la théorie des jeux, offre un cadre conceptuel pour aborder ces questions. Ce jeu oppose deux adversaires par des règles qui spécifient les gains remportés par chacun d'eux, selon leur propre stratégie et la stratégie de l'adversaire. Dans le contexte évolutionniste, une partie du jeu correspond à une interaction entre deux individus, la stratégie d'un individu décrit son comportement (supposé héritable), et les gains sont traduits en succès reproducteur. La version originale du dilemme met en scène deux prisonniers coupables d'un larcin. Chaque prisonnier est interrogé séparément par un juge qui détermine la sévérité de leur peine selon leur attitude. Comparée au cas d'un aveu bilatéral, la peine est plus légère si les deux prisonniers nient leur forfait, mais un prisonnier qui nie alors que son complice avoue est beaucoup plus lourdement sanctionné, le compère étant quant à lui récompensé de son aveu par la relaxe.

Le silence et l'aveu des prisonniers symbolisent les notions d'altruisme et d'égoïsme. Notons R le succès reproducteur d'un individu égoïste en interaction avec un autre égoïste. L'égoïsme ne coûte rien à son auteur et ne rapporte rien au partenaire. L'interaction de deux individus altruistes se traduit pour chacun par le coût direct $-c$ et le bénéfice $+b$ reçu de l'altruisme, d'où le succès reproducteur $R + b - c$ pour chacun. Lorsque l'interaction met en jeu deux individus aux comportements différents, les succès reproducteurs de l'égoïste et de l'altruiste se montent respectivement à $R + b$ (l'égoïste reçoit le bénéfice sans payer le coût) et $R - c$ (l'altruiste paye le coût sans recevoir de bénéfice). Ainsi, selon que le partenaire est altruiste ou égoïste, le succès reproducteur d'un égoïste s'élève respectivement à $R + b$ ou R , dans les deux cas supérieur au $R + b - c$ ou $R - c$ correspondant pour un altruiste. Le comportement égoïste se trouve donc immanquablement favorisé. De façon plus précise, si un individu mutant altruiste apparaît dans une très grande population stationnaire ($R = 1$) et « bien mélangée » (c'est-à-dire que chaque interaction met en jeu deux individus tirés au hasard dans l'ensemble de la population) où le génotype égoïste domine, le succès reproducteur du mutant n'est que de $1 - c$: la population mutante s'éteint. Si un individu mutant égoïste apparaît dans une telle population ($R + b - c = 1$ et mélange homogène) où le génotype altruiste domine, le succès reproducteur du mutant s'élève à $1 + c$, si bien que la population mutante envahit le système. Ainsi, origine

et maintien de l'altruisme posent une énigme dont les paragraphes 13.5 à 13.7 de ce chapitre exposent les trois clés :

- l'hétérogénéité naturelle de la population ;
- la condition dépendance du comportement ;
- la hiérarchisation des niveaux de sélection.

Le paragraphe 13.8 remet finalement en cause l'idée d'une évolution irréversible de la coopération, en montrant que les mécanismes sélectifs qui sont à l'origine même de l'évolution de l'altruisme peuvent conduire à sa perte adaptative, voire à l'extinction de la population qui en fut le théâtre.

13.3 DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE

L'évolution de tout comportement requiert une variabilité entre individus, une héritabilité de ses variations phénotypiques, et une relation entre comportement et valeur sélective (Endler 1986, Cockburn 1991). Avant d'analyser les coûts et bénéfices associés à la coopération entre altruistes (paragraphe 13.4), nous examinons ici la question du déterminisme génétique et de la plasticité phénotypique des comportements altruistes.

13.3.1 Déterminisme génétique simple

Alors que le déterminisme génétique du comportement est une hypothèse fondamentale des modèles évolutifs, les données génétiques concernant les comportements altruistes sont très parcellaires. Pour les vertébrés, aucune donnée de ce type n'est disponible.

a) Bactériophages

Les phages sont des virus qui infectent les bactéries et dont la réplication nécessite la production de substances catalytiques qu'ils produisent eux-mêmes. Turner et Chao (1999) ont comparé les comportements métaboliques du phage $\phi\text{I}6$ et de son mutant $\phi\text{IH}2$. Dans une même bactérie, les substances métaboliques produites par les phages profitent à chacun, mais $\phi\text{IH}2$ se comporte en égoïste car son taux de production des métabolites est inférieur. La configuration d'un dilemme des prisonniers est confirmée par la mesure expérimentale du taux de renouvellement de chaque clone. Ainsi, en prenant comme référence la valeur du taux de renouvellement de $\phi\text{I}6$ dans une bactérie infectée par $\phi\text{I}6$

exclusivement (avec les notations du dilemme des prisonniers, $R = 1$), ce taux pour phiH2 dans une cellule où phi6 prédomine est presque doublé ($T = 1,99$). Dans une cellule où l'égoïste phiH2 est seul présent, le taux de renouvellement de phiH2 lui-même est réduit à $P = 0,83$, et celui de phi6, à $S = 0,65$. Ainsi les phages phi6 et phiH2 présentent des phénotypes altruistes et égoïstes, génétiquement déterminés, dont le bilan des interactions se conforme au dilemme des prisonniers.

b) *Amibes sociales*

L'amibe *Dictyostelium discoideum* est un microorganisme de la famille des acrasiales qui possède un comportement social. Le cycle de vie de l'espèce fait alterner des phases solitaires, lorsque les conditions sont favorables pour la croissance individuelle de l'amibe, avec des phases sociales en conditions défavorables. Au cours de cette phase sociale, un agrégat de plusieurs milliers de cellules se forme à partir des cellules solitaires du voisinage et de leurs descendants, puis se différencie dans un corps de fructification (Figure 13.1). En moyenne, 20 % des cellules originales contribuent à une lignée somatique du corps de fructification, le pédicelle, alors que 80 % des cellules se différencient en spores. Cette description moyenne de la coopération cache un conflit intense entre les clones pour l'accès à la reproduction. En réalisant des agrégats chimériques à partir de plusieurs clones échantillonnés dans des populations naturelles, Strassmann *et al.* (2000) ont mis en évidence un polymorphisme génétique du comportement altruiste. D'après ces expériences, la moitié des chimères construites révèlent un clone altruiste surreprésenté dans la lignée somatique par rapport à la lignée germinale et un clone égoïste surreprésenté dans la lignée germinale par rapport à la lignée somatique (Figure 13.1 d). De tels tricheurs ont aussi été obtenus en laboratoire à l'aide de mutations dirigées, permettant d'identifier des gènes de motilité cellulaire contrôlant génétiquement le comportement social (Ennis *et al.* 2000).

c) *Insectes sociaux*

Une composante génétique a été décrite pour certains comportements sociaux chez des insectes (Keller et Ross 1998, Moritz *et al.* 1996, Olroyd *et al.* 1994, Ross et Keller 1998). Chez l'abeille à miel *Apis mellifera*, les croisements contrôlés montrent que le comportement de nettoyage du nid et des couvains

est soumis à un déterminisme simple impliquant deux gènes dialléliques (Rothenbuhler 1964). La structure sociale polygyne facultative de la fourmi *Solenopsis invicta* est contrôlée par un gène ou un ensemble de gènes au voisinage d'un locus polymorphe connu (Ross et Keller 1998). Ces exemples suggèrent qu'un comportement altruiste complexe peut être déterminé par un faible nombre de gènes.

13.3.2 Interaction gène × environnement

a) *Des pucerons tricheurs*

Chez certains insectes, le statut d'ouvrier est déterminé par le contrôle dominant de la reine (Keller et Nonacs 1993), par la nourriture des larves (Wilson 1971) ou par l'âge de l'individu (Stern et Foster 1997). Cette réversibilité de l'altruisme de reproduction illustre de manière générale la dépendance de l'altruisme aux conditions physiologiques, sociales ou écologiques. Il s'agit donc d'une **plasticité phénotypique**. Parmi les quelques études ayant mis en évidence une telle dépendance, le cas des pucerons est exemplaire. Ces animaux alternent entre une phase de reproduction parthénogénétique, où se mettent en place des « colonies » composées de formes reproductrices (larves jeunes) et de soldats non reproducteurs (larves âgées), et une phase de reproduction sexuée associée à la production de formes ailées fondatrices. Au sein d'une colonie, le partage équitable de la reproduction entre jeunes larves est possible du fait de l'homogénéité génétique du clone qui assure un parallélisme des intérêts individuels (Hamilton 1972). Un immigrant du clone coopérateur développe au contraire un comportement égoïste dans sa nouvelle colonie, en participant de façon disproportionnée à la reproduction (Abbot *et al.* 2001). Cela démontre la possibilité d'une plasticité adaptative du comportement coopératif en fonction du contexte social.

b) *Des rousserolles coopératives*

Un autre exemple de l'influence de l'environnement sur l'expression d'un comportement altruiste provient de l'étude des sociétés familiales d'une espèce rare et endémique des Seychelles, la rousserolle des Seychelles *Acrocephalus sechellensis* (Komdeur 1992). Il s'agit dans ce cas de la réponse du mode de reproduction – solitaire ou coopératif – à la saturation de l'habitat. Chez ce passereau confiné sur quelques îles de l'archipel des Seychelles, au nord de Madagascar, une certaine proportion des jeunes demeure sur le

territoire parental pendant plusieurs années, alors que la maturité sexuelle est atteinte dès l'âge d'un an. Les groupes familiaux sont formés par un couple reproducteur et des assistants qui participent à la défense du territoire, à la construction du nid, à l'incubation et au nourrissage des jeunes. Une dynastie familiale se maintient sur le même territoire, du fait de la faible mortalité des adultes, de la fidélité des couples, et de la philopatrie des jeunes (Komdeur 1992). Sur l'île de Cousin, les populations ont fait l'objet d'un programme de conservation et de restauration depuis le début des années 1960. À partir d'une population initiale de 26 individus à reproduction solitaire, la taille de la population a augmenté progressivement pour atteindre environ 300 individus à partir de 1980. Dès 1973, des familles à reproduction coopérative ont été observées sur quelques territoires de bonne qualité, puis sur l'entièreté de l'île à partir de 1982 (Figure 13.2). L'apparition de la reproduction coopérative coïncida avec la saturation de l'habitat. Des transferts d'assistants dans deux îles voisines ont été réalisés pour tester expérimentalement cette hypothèse. Ces transferts ont provoqué la reproduction solitaire des assistants transférés, ce qui suggère que leur reproduction était inhibée dans l'habitat d'origine. Une année après le transfert, la saturation des habitats de bonne qualité a rétabli la reproduction coopérative (Komdeur 1992), montrant ainsi la forte plasticité du comportement altruiste chez cette espèce.

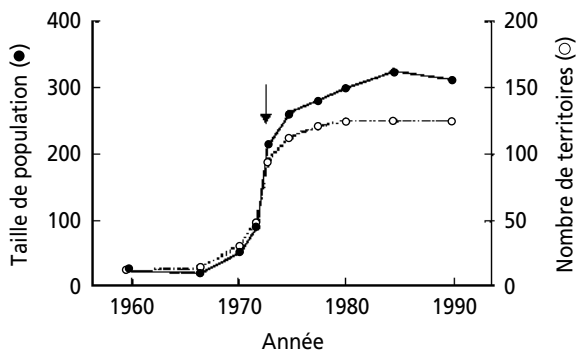


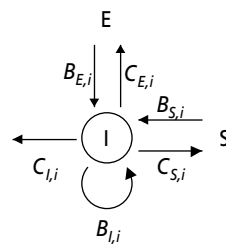
Figure 13.2 Saturation de l'habitat et structure sociale chez la rousserolle des Seychelles *Acrocephalus sechellensis*.

La saturation du nombre de territoires de l'habitat provoque la formation de structures familiales coopératives (taille de population supérieure au double du nombre de territoires, flèche) chez la rousserolle des Seychelles pendant un programme de restauration de la population. Le rapport entre la taille de population et le nombre de territoires traduit la taille moyenne des familles sur chaque territoire. D'après Komdeur (1992).

13.4 COÛTS ET BÉNÉFICES DE L'ALTRUISME : ÉVALUATION EMPIRIQUE

Tout comportement correspond à une chaîne de type émission, réception et réaction (Sherman et al. 1997). La production et la réception d'un signal impliquent des coûts physiologiques pour le maintien et l'usage des voies de communication. La composante réactive de l'interaction comportementale génère des coûts et des bénéfices pour l'acteur et pour les partenaires. Ceux-ci dépendent du comportement de l'acteur, de la réponse des partenaires, et du contexte écologique de l'interaction. Ces coûts et bénéfices du comportement peuvent être séparés en **effets directs**, qui affectent directement l'aptitude de l'acteur, et en **effets indirects**, qui affectent l'aptitude de l'acteur par l'intermédiaire de son effet sur les partenaires (Figure 13.3).

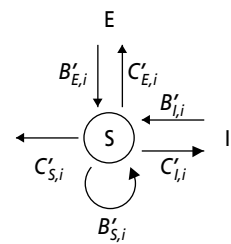
a) Effets directs



$$C_D = C_{I,i} + C_{E,i} + C_{S,i}$$

$$B_D = B_{I,i} + B_{E,i} + B_{S,i}$$

b) Effets indirects



$$C_I = C'_{I,i} + C'_{E,i} + C'_{S,i}$$

$$B_I = B'_{I,i} + B'_{E,i} + B'_{S,i}$$

Figure 13.3 Modèle économique général d'une interaction comportementale impliquant un acteur, désigné par *I*, et des partenaires *S* dans un contexte environnemental *E*.

Un comportement du type *i* est caractérisé par des coûts et des bénéfices directs pour un acteur qui dépendent de ses partenaires et de l'environnement. Les coûts et les bénéfices sont définis en référence à l'individu *I* : les flux sortants sont des coûts et les flux entrants sont des bénéfices. **(a)** Le coût direct C_D d'un comportement se mesure donc comme le coût individuel du comportement, plus les effets additifs des partenaires sociaux et de l'environnement (respectivement pour le bénéfice direct). Le gain direct de l'interaction correspond à la différence entre le bénéfice direct et le coût direct. **(b)** Le coût indirect C_I d'un comportement se mesure chez les partenaires de l'acteur. Ce coût est la somme du coût physiologique à la réception du comportement, plus les effets additifs de l'acteur et de l'environnement (respectivement pour le bénéfice indirect). Le gain indirect de l'interaction correspond alors à la différence entre le bénéfice indirect et le coût indirect.

Un comportement de coopération altruiste est caractérisé par un gain direct négatif et un gain indirect positif (paragraphe 2.1).

Les oiseaux sociaux à reproduction coopérative fournissent un modèle de choix pour l'étude des bénéfices et des coûts associés à l'altruisme de reproduction (Cockburn 1998, Heinsohn et Legge 1999). Les individus altruistes constituent un groupe distinct d'assistants au nid, dont le comportement de nourrissage et de défense du territoire peut être quantifié. Les conséquences physiologiques à court terme peuvent être estimées, de même que les effets à moyen et à long terme sur l'aptitude des assistants. Une approche consiste à rechercher une corrélation entre le statut d'un individu ou son effort d'assistance et une composante de l'aptitude. Par exemple, le succès de la reproduction d'un couple parental est souvent positivement corrélé à la taille du groupe (Emlen 1994, Cockburn 1998). Mais cette appro-

che pose problème car la corrélation peut reposer sur des différences de qualité intrinsèque des territoires (Stacey et Ligon 1987, Stacey et Ligon 1991) ou de qualité des couples parentaux (Pettifor *et al.* 1988) en fonction de la taille du groupe.

13.4.1 Coûts directs

Les estimations de coût à l'assistance reposent uniquement sur des données corrélatives. Chez le tousseur à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos*, les assistants du couple parental sont de jeunes individus inexpérimentés qui contribuent à la construction du nid, à l'incubation et à l'élevage des jeunes (Heinsohn et Cockburn 1994). Les assistants d'un an subissent une diminution de masse proportionnelle à l'effort d'assistance, alors que les individus reproducteurs conservent une masse stable pendant la reproduction (Figure 13.4 a). Cette corrélation suggère un coût

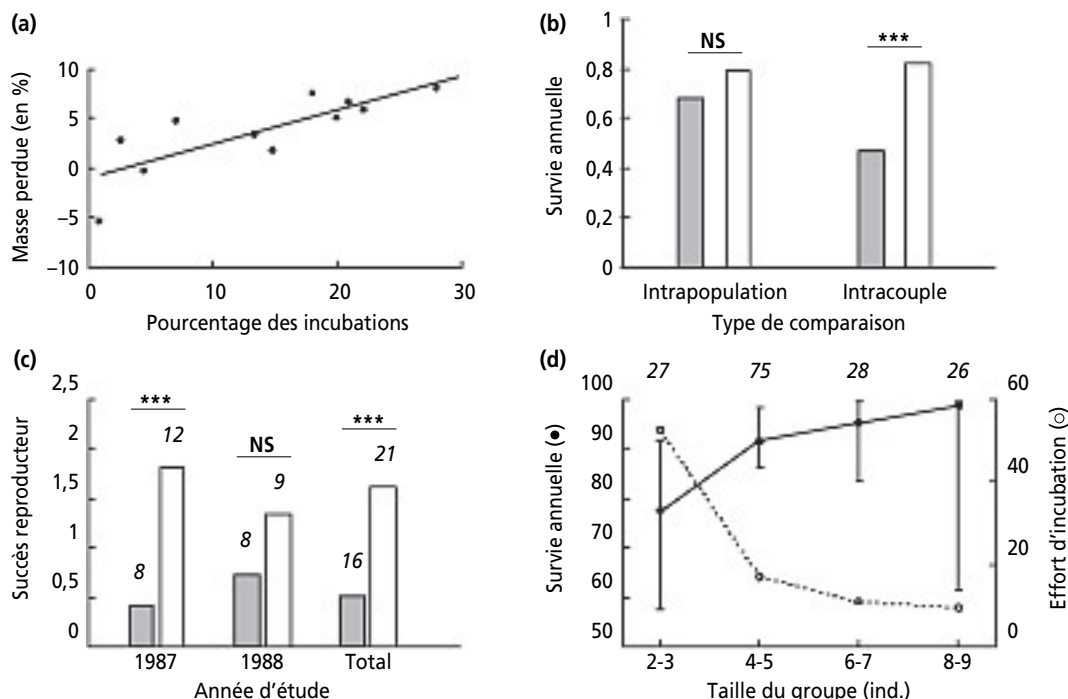


Figure 13.4 Coûts et bénéfices de l'assistance chez les oiseaux à reproduction coopérative.

(a) Une augmentation de l'effort d'assistance chez le tousseur à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos* se traduit par une diminution de la masse corporelle des jeunes assistants, alors que le couple parental ne perd pas de masse pendant l'incubation. D'après Heinsohn et Cockburn (1994). (b) Les assistants avec un important investissement altruiste au sein d'un couple du troglodyte à dos rayé *Campylorhynchus nuchalis* ont une survie réduite. Barre pleine : effort important; barre vide : effort faible. D'après Rabenold (1990). (c) Une réduction expérimentale de la présence des assistants chez le geai des buissons *Aphelocoma c. coerulescens* révèle des bénéfices immédiats à l'assistance pendant deux années sur trois. Le succès de l'élevage des jeunes jusqu'à 60 jours est plus faible dans les groupes manipulés (barre pleine) que dans les groupes contrôles. D'après Mumme (1992). (d) Chez l'ani à bec cannelé *Crotophaga sulcirostris*, la femelle reproductrice participe moins intensément à l'incubation des œufs et à l'élevage des jeunes dans les groupes de grande taille (effort d'incubation, cercles vides). Elle a alors une survie annuelle plus forte (cercles pleins). D'après Vehrencamp *et al.* (1988).

physiologique direct, présent à l'effort d'assistance chez les jeunes individus. Un coût sur le long terme est aussi possible. Chez le troglodyte à dos rayé *Campylorhynchus nuchalis*, l'effort d'assistance est corrélé à la survie de l'individu (Rabenold 1990). Les individus du même sexe et du même groupe ont une survie plus faible quand leur effort d'assistance est plus intense (Figure 13.4 b).

13.4.2 Bénéfices directs

Le coût direct engagé dans le comportement altruiste peut être compensé par des bénéfices directs futurs de ce comportement. En ce sens, le comportement est égoïste sur l'ensemble de l'his-

toire de vie de l'individu, les bénéfices du comportement étant simplement décalés dans le temps. Ces bénéfices directs peuvent résulter de la réciprocité comportementale du partenaire, mais pas nécessairement. Par exemple, chez les oiseaux à reproduction coopérative, les bénéfices directs futurs peuvent être la possibilité d'hériter du territoire parental (Cockburn 1998, Stacey et Ligon 1991) ou de remplacer un membre du couple (Sherley 1990, Rabenold *et al.* 1990), ou bien de l'apprentissage du comportement de reproduction (Heinsohn 1991b, Komdeur 1996), ou encore de la formation de liens sociaux sous la forme d'alliances (Zahavi 1990), ou enfin par un prestige social accru (Zahavi 1995; encart 13.2).

Encart 13.2

Prestige social chez le cratérope écaillé : applications et limites

Zahavi propose la théorie du handicap pour rendre compte de l'évolution de l'altruisme (Zahavi 1995). Selon cette théorie (voir chapitre 14), un comportement individuel reflète avec honnêteté la qualité génétique d'un individu s'il est coûteux d'une manière différentielle (c'est-à-dire s'il est beaucoup plus coûteux pour les individus de faible qualité relativement aux individus de bonne qualité). Ces deux hypothèses peuvent valoir pour un comportement altruiste en général : l'acte altruiste est coûteux par définition, et le coût d'un acte altruiste pourrait être plus faible pour un individu de bonne qualité génétique. On peut donc considérer l'altruisme comme un signal honnête de la qualité de l'individu, ce qu'Amotz Zahavi a nommé le « prestige social » (Zahavi 1990). Ce prestige social indiquerait la qualité intrinsèque de l'individu aussi bien en tant que futur partenaire pour la coopération (réciprocité indirecte, voir paragraphe 13.6.2) qu'en tant que futur conjoint pour la reproduction (Nowak et Sigmund 1998, Zahavi et Zahavi 1997). Dans les groupes du cratérope écaillé *Turdoides squamiceps*, oiseau dont une population est étudiée depuis 1970 en Israël, les adultes entreraient en compétition pour l'accomplissement des actes altruistes, en interférant pour le nourrissage soit de jeunes soit d'autres adultes. Les interactions altruistes procèdent selon une hiérarchie sociale compétitive. Les dominants défendent un accès privilégié à l'altruisme et refusent les bénéfices

d'une coopération avec les subordonnés (Carlisle et Zahavi 1986, Zahavi et Zahavi 1997). De plus, les interactions altruistes ne se feraient pas de façon discriminante en fonction de l'apparement ou du comportement passé des partenaires (Zahavi et Zahavi 1997). La théorie du **prestige social**, dont il a été montré qu'elle pouvait être évolutivement stable (**réciprocité indirecte**, Nowak et Sigmund 1998), semble seule capable de rendre compte de ce faisceau d'observations, mais elle pose cependant une série de problèmes :

- Les observations ont été obtenues au sein de structures sociales atypiques. Des travaux plus récents suggèrent que l'assistance fournie aux jeunes est compatible avec un modèle d'optimisation du succès de la ponte plutôt qu'avec un modèle de compétition pour le prestige (Wright 1997).
- La majorité des interactions sociales ont tout de même lieu entre apparentés, au sein de familles étendues (Wright 1999). La possibilité d'une sélection de parentèle pour l'émergence de la coopération n'est donc pas à exclure.
- Les interférences entre individus pour la coopération ont été rarement observées chez d'autres espèces (Reyer 1984, Boland *et al.* 1997, Wright 1999). Chez les tousseurs à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos*, les jeunes assistants font état de leur caractère altruiste en nourrissant préférentiellement les poussins en présence de congénères (Boland *et al.* 1997).

13.4.3 Coûts indirects

En contribuant directement à l'augmentation du succès reproducteur de son partenaire, un individu altruiste risque d'exacerber les conditions de concurrence locale à son propre détriment (Griffin et West 2002). Des travaux théoriques ont suggéré que ce coût indirect lié à la compétition entre apparentés pouvait contrebalancer les bénéfices de l'altruisme, ce dont l'exemple des combats chez les guêpes du figuier a donné récemment une première confirmation (West *et al.* 2001). Un coût indirect de concurrence est probablement présent chez les mammifères et les oiseaux à reproduction coopérative (concurrence pour la position dominante ou pour les opportunités de reproduction), ainsi que chez des insectes sociaux, où la concurrence est susceptible de s'exercer entre colonies produites par « bourgeonnement » (Thorne 1997).

13.4.4 Bénéfices indirects

Les méthodes expérimentales d'estimation des bénéfices indirects consistent à retirer ou à ajouter des individus au sein des groupes sociaux. Un bénéfice indirect à l'assistance au nid a été démontré pour le geai des buissons de Floride *Aphelocoma c. coerulescens* (Mumme 1992). Chez cette espèce, un couple parental est assisté sur son territoire par des jeunes participant à l'élevage des poussins. Le retrait de tous les individus non reproducteurs de plusieurs groupes a permis de mettre en évidence un bénéfice à la présence des assistants pour la survie des oisillons au nid (Figure 13.4 c). Cet effet a été attribué à une diminution de la prédation des poussins et à une augmentation du nourrissage des jeunes en présence des assistants (Mumme 1992). En réduisant les efforts reproducteurs du couple parental, les assistants pourraient aussi générer des bénéfices indirects futurs comme une mortalité réduite ou une meilleure reproduction future. Chez l'ani à bec cannelé *Crotophaga sulcirostris*, une espèce à reproduction coopérative, la femelle investit moins dans la reproduction au sein des groupes sociaux de grande taille et voit alors sa mortalité annuelle réduite (Vehrencamp *et al.* 1988 ; figure 13.4 d).

13.5 ORIGINE DE L'ALTRUISME INCONDITIONNEL

L'analyse du dilemme des prisonniers, résumée au paragraphe 13.2.2, se fonde sur l'hypothèse cruciale

d'une population homogène, c'est-à-dire une population dans laquelle chaque individu a une probabilité égale d'interagir avec n'importe quel autre individu de la population. Ainsi, pour chaque individu la probabilité d'interagir avec un partenaire d'un génotype donné est simplement donnée par la fréquence de ce dernier dans la population entière. Dans une très grande population, un mutant n'a donc pratiquement aucune chance d'interagir avec un de ses semblables. L'hypothèse d'homogénéité est cependant peu réaliste. Il existe des facteurs « spontanés » d'interactions préférentielles : une mobilité individuelle limitée, l'interaction favorisée par la proximité spatiale ou, plus généralement, une structuration préexistante du tissu social de la population. Dans ces conditions, la probabilité d'interaction d'individus issus d'un groupe très minoritaire peut néanmoins atteindre de fortes valeurs.

13.5.1 Sélection de parentèle et règle de Hamilton

a) La règle de Hamilton redécouverte

Dans une très grande population stationnaire initialement dominée par l'égoïsme, notons r la probabilité moyenne qu'un individu altruiste interagisse avec un autre altruiste. Nous avons vu plus haut que dans une telle situation, le succès reproducteur moyen d'une population altruiste est donc $1 - c + r \times b$, tandis qu'il vaut, en première approximation, 1 pour un égoïste (si l'on néglige les interactions des résidents égoïstes avec les mutants altruistes, initialement rares). On voit alors que le phénotype altruiste inconditionnel est à même d'envahir la population si $1 - c + r \times b > 1$, c'est-à-dire si la probabilité d'interaction de deux mutants altruistes est supérieure au rapport du coût sur le bénéfice de l'altruisme : $r > c/b$.

C'est par une approche théorique un peu différente que cette condition de l'origine de l'altruisme a été établie pour la première fois par William D. Hamilton (voir le chapitre 2). Pour Hamilton (1964a), la structure familiale d'une population lui confère une forme d'hétérogénéité intrinsèque. Un groupe familial peut être caractérisé par son degré d'apparentement moyen, que nous notons encore r . La valeur sélective d'une famille fondée par un individu altruiste est donc égale à $1 - c + r \times b$, où $r \times b$ mesure l'aide distribuée par l'individu focal à ses apparentés. Cette **valeur sélective** qui mesure le taux de multiplication familial est qualifiée d'**inclusive** (*inclusive fitness*). Par contraste, la valeur sélective d'une famille fondée par un égoïste vaut simplement 1 (car la population est

stationnaire). Ainsi la population familiale fondée par des altruistes se multiplie au point d'envahir le système à condition que la règle de Hamilton s'applique : $r > c/b$. La sélection naturelle procède à un « tri » au niveau des familles : c'est la **sélection de parentèle** (*kin selection*). Il est intéressant de remarquer que des calculs effectués dans les contextes de la sélection individuelle ou de la sélection de parentèle conduisent au même résultat – une coïncidence analysée en détail par Taylor et Frank (1996). Il y a donc équivalence entre la mesure de valeur sélective individuelle d'un caractère qui comptabilise ce que reçoit l'individu (et de qui il reçoit), et la mesure de valeur sélective inclusive qui comptabilise ce que donne l'individu (et à qui il donne). Pour un système génétique haploïde, Day et Taylor (1998) ont de plus montré que l'apparementement était précisément mesuré par la probabilité qu'un mutant interagisse avec un autre mutant (justifiant ainsi notre notation unique r pour ces deux quantités).

b) Structure d'apparementement

Le mérite de la règle de Hamilton est avant tout de démystifier l'avantage sélectif de l'altruisme entre apparementés : des gènes favorisant un comportement altruiste voient le dommage (coût – c) qu'ils causent à leur propre « véhicule » (l'individu) contrebalancé par le bénéfice reçu par les mêmes gènes dans leurs autres véhicules (Dawkins 1976).

Cette règle est néanmoins sous-tendue par des approximations drastiques : très grande population, apparementement r constant, et surtout la non-prise en compte de l'ensemble des frictions entre altruistes et égoïstes (Ferrière et Michod 1995, Ferrière et Michod 1996). Imaginons en effet la population dans son contexte spatial. Un petit groupe d'altruistes apparaît dans un ensemble d'égoïstes. L'expansion de ce groupe dépend essentiellement de la dynamique du noyau du groupe constitué seulement d'altruistes, et de la dynamique du bord de ce groupe. On voit ainsi que r est fortement hétérogène selon les endroits : proche de 1 dans le noyau, et probablement variable au bord. De plus, sur ce bord on ne peut, pour calculer le succès reproducteur des égoïstes, négliger leur interaction avec les altruistes. Axelrod et Hamilton (1981) s'attaquèrent déjà à cette difficulté, mais leurs calculs sont incomplets et reflètent mal la dynamique spatio-temporelle inhérente au processus d'invasion. C'est l'étude numérique de Nowak et May (1992) qui confirma les prédictions de Hamilton :

placés sur une grille régulière où les interactions prennent place entre proches voisins, un petit groupe d'altruistes inconditionnels peut envahir une population d'égoïstes, une coexistence durable s'installant entre les deux phénotypes. Les expériences mathématiques de Nowak et May (1992) mettent cependant l'accent sur la nécessaire **viscosité** de la population – adultes immobiles et dispersion de naissance restreinte au minimum – qui garantit le fort apparementement requis par la règle de Hamilton.

13.5.2 Contexte écologique

L'approche analytique de Hamilton et les simulations numériques de Nowak et May se heurtent au « paradoxe écologique » de l'altruisme soulevé par Taylor (1992b), Queller (1992, 1994) et Wilson *et al.* (1992). D'une part, une mobilité individuelle réduite favorise l'évolution de l'altruisme, mais d'autre part, les performances reproductives accrues des altruistes devraient logiquement conduire à une intense concurrence entre apparementés, ou compétition de parentèle (voir paragraphe 13.4.4). Les modèles développés par les auteurs cités suggèrent que l'évolution de l'altruisme demeure possible face à ce coût indirect si la portée des interactions concurrentielles est beaucoup plus longue que la portée des interactions sociales (Queller 1992). Ainsi, l'apparementement entre individus bénéficiant du comportement altruiste resterait plus élevé que l'apparementement des individus qui en subissent le coût indirect. Le sort du phénotype altruiste serait alors déterminé par une règle de Hamilton amendée, faisant intervenir ces deux degrés d'apparementement (Queller 1994, Frank 1998). Bien qu'élégantes dans leur construction mathématique, ces approches se heurtent à l'écueil d'une multiplication de paramètres fixés *a priori* et difficiles à mesurer à partir de données empiriques (West *et al.* 2002).

La difficulté que posent le coût indirect de la concurrence et sa modulation par la structure d'apparementement de la population montre que l'évolution de la coopération ne peut être comprise hors de son contexte écologique et démographique. Une nouvelle génération de modèles des interactions coopératives a permis de progresser dans cette direction (van Baalen et Rand 1998, Le Galliard *et al.* 2003). Dans une population où les processus stochastiques de naissance, dispersion et mort opèrent continuellement dans le temps, l'analyse de l'évolution par mutation et sélection d'un caractère quantitatif mesurant

l'investissement individuel dans un comportement altruiste conduit à trois conclusions importantes :

- La pression de sélection induite par le coût indirect de concurrence est en réalité rendue très faible par l'effet continu de la stochasticité démographique ou environnementale (Mittledorf et Wilson 2001, Le Galliard *et al.* 2003).
- Un niveau élevé de mobilité individuelle ne fait pas obstacle à l'évolution de l'altruisme, même s'il peut la retarder considérablement (Le Galliard *et al.* 2003).
- En accord avec l'intuition de Hamilton, l'invasion de l'altruisme procède effectivement de l'expansion d'une structure familiale, dont l'apparement « utile » est donné par la probabilité qu'un mutant altruiste interagisse pendant la phase d'invasion avec un semblable (van Baalen et Rand 1998).

D'un point de vue qualitatif, le comportement de dispersion (voir le chapitre 8) semble soumis aux mêmes pressions de sélection que le caractère altruiste, mais la pression induite par le coût indirect de la concurrence peut s'exercer beaucoup plus fortement sur ce trait. Cet effet quantitatif a trois conséquences remarquables lorsque l'on considère l'évolution conjointe de l'altruisme et de la dispersion (Le Galliard *et al.* sous presse) :

- L'existence d'un coût physiologique direct à la dispersion est cruciale pour expliquer l'origine évolutive de l'altruisme inconditionnel. Par ailleurs, l'évolution d'un degré significatif d'altruisme requiert un coût de la dispersion suffisamment élevé.
- Entre les valeurs faibles et hautes du coût à la dispersion, on passe d'un état asocial et mobile à un état social et sédentaire, mais pour des valeurs intermédiaires du coût de la dispersion, l'augmentation de ce coût peut entraîner la sélection de niveaux d'altruisme et de dispersion conjointement plus élevés.
- Au cours d'une évolution d'un état ancestral solitaire et mobile vers un état social et sédentaire, la dynamique adaptative d'une population passe typiquement par une première phase de sélection de la philopatrie empêchant l'état asocial, suivie dans un second temps par l'évolution de l'altruisme.

a) Des rats-taupes altruistes

Le groupe des rats-taupes africains, ou bathyergidae, définit un niveau taxonomique cohérent pour analyser l'évolution de l'altruisme dans son contexte écologique et mettre à l'épreuve les prédictions théoriques que nous venons de résumer. Les rats-taupes sont des

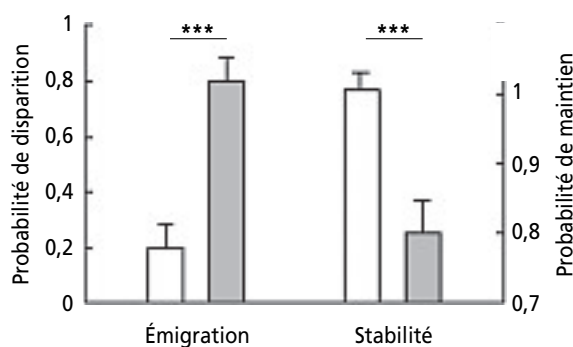


Figure 13.5 Différence de dispersion et de structure sociale entre un habitat semi-aride (barres vides) et un habitat non aride (barres pleines) chez le rat-taupe commun.

L'intensité de l'émigration est mesurée par la probabilité de disparition d'un individu entre deux sessions de capture. La stabilité des individus reproducteurs (en général un couple) est mesurée par la probabilité de maintien à l'état reproducteur dans la même colonie. Dans les habitats semi-arides, l'émigration est plus faible et les couples reproducteurs sont très stables. D'après Spinks *et al.* (2000).

mammifères fouisseurs qui vivent en couples ou en colonies dans des cavités souterraines qu'ils utilisent pour défendre et exploiter leurs ressources alimentaires (Bennett et Faulkes 2000). Ce groupe comprend un total de dix-huit espèces dont quatre ont une reproduction solitaire et quatorze une reproduction coopérative. Dans chacun des deux genres, *Heterocephalus* et *Cryptomys*, il existe une espèce qui peut être considérée comme eusociale, puisqu'il y a une division comportementale du travail chez les non-reproducteurs : le rat-taupe glabre, *Heterocephalus glaber* (Jarvis 1981), et le rat-taupe de Damaraland, *Cryptomys damarensis* (Jarvis *et al.* 1994). L'apparition de la reproduction coopérative chez les rats-taupes est associée à la disponibilité faible et hétérogène des ressources en milieu aride. De fait, dans ces milieux, les coûts à la dispersion sont élevés, les opportunités de reproductions indépendantes limitées et les bénéfices à la vie en groupe élevés (Jarvis *et al.* 1994). Classées par leur degré d'altruisme, les espèces se distribuent régulièrement le long d'un gradient d'aridité, l'eusocialité s'observant dans les milieux les plus arides où la dispersion est la plus faible (Faulkes et Bennett 2001, Jarvis *et al.* 1994, Jarvis *et al.* 1998). Deux études intraspécifiques confirment cette analyse comparative. Chez le rat-taupe de Damaraland, le nourrissage est sévèrement limité par la disponibilité en tubercules et l'humidité du sol (Jarvis *et al.* 1998). En milieu aride, la distribution

spatiale des ressources est plus agrégée et les ressources sont moins profitables pour la vie solitaire. Chez le rat-taupe commun *Cryptomys hottentotus hottentotus*, les contraintes écologiques affectent la structure sociale. Dans une population en milieu semi-aride, Spinks *et al.* (2000) ont observé que la philopatrie est plus forte, la reproduction plurielle est plus rare et les couples reproducteurs sont plus stables comparativement à une population en milieu non aride (Figure 13.5).

b) Saturation de l'habitat et évolution de la coopération chez les oiseaux

Le cas de la reproduction coopérative chez les oiseaux jette aussi un éclairage empirique sur la dynamique adaptative de l'altruisme et de la dispersion. L'hypothèse de la « saturation de l'habitat » (Brown 1978, Emlen 1982) propose que les assistants décalent leur propre reproduction et s'installent sur le territoire parental lorsque les sites de reproduction sont limités. Cette limitation peut être la conséquence du type d'habitat occupé ou de l'histoire de vie de l'espèce. Les individus philopatriques ont alors la possibilité de participer à la défense du territoire parental et de la nichée. Le comportement d'assistance évoluerait du fait des bénéfices génétiques indirects (Emlen 1997) et des bénéfices directs (acquisition du territoire facilitée) décalés dans le temps (Cockburn 1998). Ce scénario s'accorderait donc à la dynamique adaptative prédite : l'évolution préliminaire de la philopatrie et d'une maturité retardée sous la pression de sélection imposée par la saturation de l'habitat, puis l'évolution de l'assistance à la reproduction.

13.5.3 Contexte génétique

L'impact de la structure d'apparentement sur les coûts et bénéfices de l'altruisme ne peut s'évaluer non plus hors du contexte fixé par le régime de reproduction de l'espèce. Un exemple de choix nous est fourni par les hyménoptères sociaux (guêpes, abeilles, fourmis), caractérisés par un altruisme reproducteur entre femelles. Dans les sociétés les plus simples, la colonie est composée de quelques femelles, souvent des sœurs, partageant le même nid et la protection des œufs (Peeters 1997). Dans les sociétés plus complexes, la colonie est composée d'une seule femelle reproductrice et de très nombreuses ouvrières stériles, qui ont parfois complètement perdu la capacité de se reproduire. L'altruisme de reproduction entre sœurs des

hyménoptères est classiquement interprété par leur caryotype particulier (Hamilton 1964a, 1964b, 1972). Les hyménoptères sont tous caractérisés par des mâles haploïdes, issus du développement d'œufs non fécondés, et des femelles diploïdes, issues du développement d'œufs fécondés. Le sexe de la descendance est sous un double contrôle. Les reines peuvent assurer volontairement la fécondation d'un ovule pondue par le sperme stocké dans leur spermathèque abdominale. Les ouvrières participent au nourrissage des différents types d'œufs et peuvent pondre leurs propres œufs non fécondés.

On considère ici une société « primitive » où toutes les femelles sont capables de s'accoupler. Au sein d'une société monogynandrique, l'apparentement moyen d'une femelle avec ses sœurs ($r = 0,75$) est plus élevé que l'apparentement de cette même femelle avec ses filles ou ses fils ($r = 0,5$; figure 13.6 a). Selon la règle de Hamilton, cette asymétrie d'apparentement biaise le comportement des femelles en faveur d'une participation altruiste à l'élevage de sœurs plutôt que de leur propre descendance (Hamilton 1964a). Dans une colonie polygyne, plusieurs reines partagent la reproduction (jusqu'à plus de cent reines chez certaines espèces de fourmis), ce qui diminue l'apparentement entre sœurs au sein de la colonie. Quand la colonie consiste de trois reines sœurs accouplées à des mâles non apparentés et participant équitablement à la reproduction, l'apparentement moyen entre les sœurs chute à $r = 0,375$ (figure 13.6 b; Pamilo 1991). Dans une colonie polyandrique, plusieurs mâles participent à la descendance (jusqu'à dix-sept mâles chez l'abeille à miel). Si la colonie n'a qu'une seule reine accouplée à trois mâles non apparentés qui contribuent équitablement à la descendance, l'apparentement moyen entre les sœurs chute à $r = 0,42$. Ainsi, l'haplodiploïdie peut favoriser l'émergence d'une forme de coopération entre sœurs au sein de sociétés simples, mais elle n'est pas suffisante pour permettre son maintien chez de nombreuses espèces d'hyménoptères caractérisées par un faible apparentement entre sœurs. La stabilité de l'altruisme reproducteur entre femelles dans ce contexte pourrait s'expliquer par de plus forts bénéfices à la coopération, par un contrôle maternel strict dominant ou par une stérilité irréversible des ouvrières (Keller 1995). Bien que l'haplo-diploïdie soit vraisemblablement un facteur favorisant la coopération entre femelles, elle n'est aujourd'hui plus reconnue comme le facteur unique pour l'évolution de l'eusocialité dans ce groupe taxonomique (Choe et Crespi 1997).

(a) Société monogynandrique

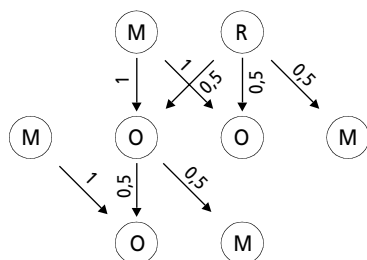
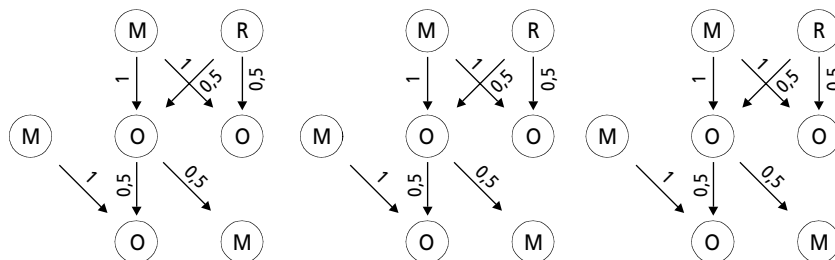


Figure 13.6 Altruisme de reproduction entre sœurs chez les hyménoptères : rôle de l'asymétrie génétique.

(b) Société polygyne



(a) Règles d'appariement dans une société primitive monogynandrique de femelles. **(b)** Règles d'appariement dans une société primitive polygyne formée par l'association de trois reines sœurs. La valeur associée à chaque flèche correspond à l'espérance de la proportion des gènes du parent transmis à un descendant (identité génétique par descendance). L'appariement entre les reines sœurs en **(b)** est de 75 %. Les lettres signifient : M, mâle; R, reine; O, ouvrière.

(b) Chaque diagramme représente les règles d'appariement de chacune des reines sœurs. L'appariement entre deux ouvrières prises au hasard est donc fortement réduit.

13.5.4 La facilitation par effet de groupe

La « facilitation par effet de groupe » est parfois proposée comme alternative à la sélection de parentèle pour expliquer l'origine et le maintien de certaines formes de coopération entre altruistes (Jarvis *et al.* 1994, Emlen 1997, Bernasconi et Strassmann 1999, Clutton-Brock 2002). Clutton-Brock (2002) souligne que l'effet de groupe (corrélation du bénéfice indirect de l'altruisme à la taille du groupe social) pourrait opérer dans les sociétés de vertébrés et d'invertébrés à reproduction coopérative, où une plus grande taille de groupe serait associée à un plus grand succès individuel dans l'acquisition des ressources (Wilson 1971), l'évitement de la prédation (Queller et Strassmann 1998), la dispersion (Ligon et Ligon 1978), et l'élevage des jeunes (Brown 1987). Des modèles récents ont suggéré que si les individus partagent équitablement les bénéfices induits par l'augmentation de la taille de groupe, les pressions de sélection induites conjointement par la structure de parentèle et l'effet de groupe favorisent l'évolution d'un niveau élevé d'investissement individuel dans la fonction altruiste (Kokko *et al.* 2001, Roberts 1998).

Par ailleurs, les effets de groupe peuvent aussi augmenter les perspectives de bénéfices directs futurs, par exemple l'héritage d'un groupe de grande taille et avec une productivité élevée.

a) Kidnapping chez les oiseaux

La facilitation par effet de groupe pourrait fonctionner par des mécanismes de compétition entre groupes sociaux, comme ceux observés chez certains oiseaux à reproduction coopérative (Cockburn 1998). Cette compétition est elle-même à l'origine du phénomène étrange du kidnapping décrit à ce jour, sous sa forme intraspécifique, chez une seule espèce – un oiseau à reproduction coopérative d'Australie, le tousseur à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos*. Ce phénomène implique une participation coopérative de jeunes individus non apparentés, car détournés de leur propre nichée, à l'élevage de la portée des kidnappeurs (Connor et Curry 1995). Plusieurs études ont démontré que la présence d'un minimum de cinq assistants est nécessaire au succès de la ponte, de l'élevage et du premier hivernage de la portée chez cette espèce (Heinsohn et Legge 1999). La viabilité des petits groupes sociaux s'en trouve fortement

Tournoi de coopération à un tour entre non-apparentés

On considère un jeu simple entre deux partenaires qui implique deux stratégies, qui sont la coopération C et l'égoïsme D. Les interactions possibles entre deux partenaires C et D peuvent être formulées sous la forme d'une matrice, qu'on appelle aussi matrice des gains du jeu. Dans notre cas, la matrice de ces gains s'écrit :

Gains de l'interaction	Partenaire C	Partenaire D
Acteur C	R	S
Acteur D	T	P

où R est la récompense de la coopération avec un coopérateur, S est la supercherie de la coopération avec un égoïste, T est la tentation de la tricherie avec un coopérateur et P la punition de l'égoïsme face à un égoïste (Axelrod et Hamilton 1981). On peut directement noter que la formulation biologique du jeu implique les relations de rang $R > S$, $T > P$, $T > S$, $R > P$ et $P = 0$. On va tenter dans la suite de reconstruire la valeur des gains de la matrice sur la base d'hypothèses réalistes et en déduire le résultat évolutif du jeu.

Première situation : coopération non coûteuse et effets additifs. On suppose ici que la coopération est exprimée par un gain a sans coût pour l'individu coopérateur et qu'elle a des effets additifs. Donc, on obtient $R = T = a$ et $S = P = 0$: il n'existe pas de stratégie évolutivement stable du jeu. L'équation aux répliqueurs (voir question 2) prédit une ligne d'équilibres neutres. Cependant, comme une population pure de coopérateurs assure des gains supérieurs à une population pure d'égoïstes, la coopération est avantagée dans des populations où l'extinction et la dérive sont possibles.

Deuxième situation : coopération non coûteuse et effets synergiques. On suppose ici que la coopération est exprimée par un gain a sans coût pour l'individu ($S = P = 0$) et dont les effets sont synergiques : si le partenaire est un égoïste $T = a$ et si le partenaire est un coopérateur $R = f(a) > a$. Dans cette situation, la coopération est une stratégie évolutivement stable et l'égoïsme est évolutivement instable : il y a émergence et fixation de la coopération à partir d'une population initiale de coopérateurs.

Troisième situation : altruisme à effet additif. On suppose ici que la coopération résulte en un gain a à effets additifs pour un coût individuel c , ce qui conduit à $R = a - c$, $S = -c$, $T = a$ et $P = 0$. Dans ces conditions, la stratégie C est envahissable par un égoïste D, alors que la stratégie égoïste est évolutivement stable. On prédit donc l'évolution de l'égoïsme dans une population homogène des deux stratégies. On remarquera que dans la situation où $R > P$, ce jeu correspond précisément à une situation de dilemme du prisonnier, ce qui signifie que la coopération peut évoluer si le jeu est itéré (voir paragraphe 13.6.1).

Quatrième situation : altruisme à effet synergique. On suppose dans cette dernière situation que la coopération résulte en un gain a à effets synergiques et avec un coût c , ce qui conduit à $R = f(a) - c$, $S = -c$, $T = a$ et $P = 0$. On peut distinguer deux cas selon la hiérarchie des gains de la matrice du jeu. Lorsque l'interaction synergique est trop faible ($f(a) - c < a$), on retrouve la situation précédente avec le cas du dilemme du prisonnier si $0 < f(a) - c < a$. Lorsque $f(a) - c > a$, alors la coopération comme l'égoïsme sont des stratégies évolutivement stables : il y a bistabilité. La coopération se fixe quand la population des coopérateurs est suffisamment abondante.

compromise. Le kidnapping offre une solution adaptative : chez cette espèce dont la reconnaissance des apparentés repose sur un apprentissage précoce plutôt qu'un marquage génétique strict, les jeunes détournés font l'objet des mêmes soins que les apparentés et peuvent ensuite devenir assistants dans leur famille d'élevage (Heinsohn 1991a, 1991b). De plus,

les événements de kidnapping bénéficient majoritairement aux groupes de grande taille, qui sont compétitivement supérieurs. En quatre années de suivi, Heinsohn (1991a) a ainsi décrit quatorze cas de transferts de jeunes oiseaux encore dépendants vers des groupes non apparentés, dont quatre ont été attribués directement à du kidnapping.

b) La facilitation par effet de groupe peut-elle expliquer l'évolution de la coopération ?

L'argument de la facilitation par effet de groupe s'avère, dans d'autres cas, moins convaincant (Kitchen et Packer 1999). Il en va ainsi de la coopération entre reines non apparentées lors de la fondation des colonies chez certaines fourmis (Bernasconi et Strassmann 1999). Pendant cette période, les reines mobilisent les réserves énergétiques stockées dans les muscles alaires pour pondre et nourrir une première portée d'ouvrières. Comparées à des fondatrices solitaires, les reines qui s'associent lors de cette phase critique seraient avantagées par des dates de ponte plus précoces et des contingents d'ouvrières plus importants (Bernasconi et Strassmann 1999). Ces bénéfices ne constituent cependant pas une condition suffisante pour assurer la stabilité évolutive de l'association altruiste. Comme nous le suggérons dans l'encart 13.3 pour un cas simple, il est important que le bénéfice de l'association soit une fonction disproportionnée de l'investissement individuel. Et même dans ce cas, le bénéfice de la coopération n'est pas suffisant pour permettre l'évolution de l'altruisme dans une population initiale d'individus égoïstes. La portée du mécanisme évolutif de facilitation par effet de groupe semble donc très limitée (*contra* Clutton-Brock 2002).

13.6 ÉVOLUTION DE L'ALTRUISME CONDITIONNEL

Si la sélection de parentèle offre une explication générale de l'origine adaptative de la coopération, nous venons de voir que le problème de la stabilité évolutive d'un investissement élevé dans un comportement altruiste ne se trouve résolu que dans certains cas, notamment lorsque la mobilité individuelle est limitée (Le Galliard *et al.* 2003). Houston (1993), à la suite des travaux de Dugatkin et Wilson (1991) et d'Enquist et Leimar (1993), a souligné qu'un phénotype tricheur mobile, évitant de fait de multiplier les interactions peu avantageuses au sein de son propre clan, était susceptible de mettre en péril la pérennité d'une population altruiste sédentaire. Face à ce danger, le conditionnement de l'altruisme – ne coopérer qu'à certaines conditions – offre une possible garantie de stabilité. Dans cette section nous considérons les mécanismes individuels et les conséquences évolutives du comportement de coopération conditionnel, selon

qu'il est conditionné à l'état de l'agent ou à celui du partenaire.

13.6.1 Conditionnement à l'état de l'agent

Dans le cas où l'interaction entre partenaires est répétée, un individu peut conditionner son comportement altruiste aux interactions précédentes. À la fin des années 1970, Robert Axelrod exécuta des tournois informatiques d'un dilemme du prisonnier itéré opposant différentes stratégies conditionnelles – certaines très complexes utilisant l'information tirée des interactions passées pour prédire le comportement futur du partenaire et ajuster leur propre comportement en fonction (Axelrod et Hamilton 1981). La stratégie qui s'avéra gagner quasi systématiquement fut en fait une des stratégies les plus simples. Il s'agit de « donnant-donnant » (*Tit-For-Tat*, TFT), qui coopère lors de la première interaction, puis imite le dernier coup du partenaire (coopère s'il a coopéré, défection s'il n'a pas coopéré). TFT est donc bien une stratégie conditionnelle à l'état de l'agent. TFT est prompt à la vengeance, mais dans une population pure du phénotype TFT un observateur extérieur ne perçoit que le comportement coopérateur des individus.

a) La stratégie du donnant-donnant peut-elle être observée dans la nature ?

Un calcul simple montre qu'une population du phénotype TFT résiste au parasitisme de mutants égoïstes si la probabilité que l'interaction se répète entre les deux mêmes partenaires est suffisamment élevée (Axelrod et Hamilton 1981). Différents facteurs peuvent empêcher une telle répétition des interactions, notamment une mortalité ou une mobilité différentielles des individus altruistes et égoïstes. De plus, TFT est incapable d'envahir l'égoïsme ambiant dans une population homogénéisée entre chaque génération (Ferrière et Michod 1995). L'invasion initiale et le maintien de TFT sont néanmoins possibles pour des niveaux de mobilité suffisants et comparables des altruistes et des égoïstes. La mobilité confère à TFT la capacité d'étendre sa répartition à partir d'un foyer initial, et lui préserve son pouvoir de vengeance à l'encontre d'individus parasites mobiles (Ferrière et Michod 1995, 1996). Le risque d'erreur est aussi un facteur de déstabilisation de la coopération par réciprocité conditionnelle, car une erreur entraîne une rafale d'égoïsme dans une interaction répétée entre deux individus jouant TFT.

Nowak et Sigmund (1993) ont à cet égard découvert une stratégie plus robuste que TFT, dénommée Pavlov, qui rejoue son propre coup précédent ou son contraire selon que son gain est positif ou au plus nul, respectivement. Ainsi, des actions égoïstes accomplies par erreur entre deux Pavlov conduisent à l'égoïsme réciproque au coup suivant, puis à la reprise bilatérale de la coopération. La stratégie Pavlov apparaît très résistante aux erreurs, mais peu apte à s'établir dans une population ancestrale égoïste. Sa supériorité compétitive n'est mise en valeur que lorsque des stratégies plus sévères, sans concessions (telle TFT), ont ouvert la voie en éliminant les égoïstes inconditionnels.

b) La nécessité d'une mémoire individuelle

De manière générale, le conditionnement d'un comportement requiert une capacité cognitive minimale de prise et de traitement d'une information. La stratégie TFT peut se redéfinir comme conditionnelle à l'état de l'agent à l'issue de l'interaction : si son gain est positif, il se comportera en altruiste ; si son gain est nul ou négatif, il jouera l'égoïsme. Dans une interaction soudée entre partenaires, aucune capacité de mémorisation n'est donc requise. Au contraire, dans un jeu où les paires d'individus en interaction se renouvellent, la mise en œuvre de cette stratégie nécessite une reconnaissance et une mémoire individuelle. Il peut s'agir du souvenir des partenaires rencontrés à l'occasion d'une ou plusieurs interactions précédentes (Brown *et al.* 1982, Ferrière et Michod 1996), ou de la seule capacité à « garder un œil sur ses voisins » – un individu est alors oublié dès lors qu'il sort du cercle des connaissances (Hutson et Vickers 1995). L'influence des capacités de mémorisation sur l'évolution de stratégies conditionnelles a donné lieu à de multiples expériences informatiques que l'on trouvera résumées chez Lindgren et Nordahl (1994).

c) L'importance de la réciprocité

La pertinence empirique du conditionnement de l'altruisme pour expliquer l'évolution de la coopération est très discutée. Les stratégies décrites ci-dessus conduisent à l'établissement d'une forme symétrique de coopération, sans doute limitée à certains marchés de biens et services comme l'accès aux ressources alimentaires ou l'épouillage. Par ailleurs, les données appuyant l'hypothèse d'une capacité de vengeance sont peu nombreuses (Clutton-Brock 2002). Ainsi, la même poignée d'exemples continue de circuler

dans la littérature de comportement animal (Dugatkin 1997) :

- les inspections antiprédateur chez les poissons, où par exemple deux épinosches s'entraident pour tester l'agressivité d'un brochet ;
- le commerce des œufs chez les poissons hermaphrodites, qui s'échangent le rôle du mâle et celui, plus coûteux, de la femelle ;
- l'échange de sang entre chauves-souris vampires *Desmodus rotundus*, où des dons réciproques de sang permettent de pallier un manque fatal de nourriture.

Si la pertinence de ces « grands classiques » n'en finit pas d'être débattue, la **réciprocité** n'en demeure pas moins une composante certainement fondamentale de l'organisation des sociétés humaines (Sigmund et Nowak 1999). Ainsi, des expérimentations contrôlées chez l'homme en situation de dilemme des prisonniers confirment l'utilisation prédominante d'une stratégie de type Pavlov (Wedekind et Milinski 1996) dont la performance est, conformément à la théorie, modulée par les capacités de mémorisation des agents (Milinski et Wedekind 1998).

13.6.2 Conditionnement à l'état du partenaire

Le conditionnement à l'état du partenaire présente une alternative non exclusive qu'envisageaient déjà Eshel et Cavallisforza (1982) sous la forme d'une interaction préférentielle des individus selon leur degré d'altruisme. Un signal direct a été mis en évidence récemment dans certaines sociétés de fourmis, sous la forme d'un gène « barbe verte » déterminant conjointement la reconnaissance de la reine par ses filles ouvrières et la coopération des ouvrières à la reproduction de la reine (Keller et Ross 1998). Un tel conditionnement impliquant une signalisation primaire du caractère altruiste (ici vraisemblablement par un marqueur cuticulaire) est peut-être exceptionnel. Deux alternatives, mettant en jeu des signaux secondaires, ont été envisagées, et dont nous présentons ici les aspects principaux :

- le conditionnement au signal génétique de l'appareillement (Encart 13.4) ;
- le conditionnement au signal social de « l'image de marque » ;

a) L'importance de l'appareillement

Agrawal (2001) a étudié l'évolution d'un altruisme discriminant les apparentés avec des erreurs d'accep-

Reconnaissance des apparentés

Fonctions et coûts. La reconnaissance des apparentés permet quatre formes de discriminations :

- l'évitement de la transmission de maladies par les contacts avec les congénères (Pfennig *et al.* 1994) ;
- l'évitement de la compétition avec les apparentés (Hamilton et May 1977, voir le chapitre 8) ;
- la distribution préférentielle de la coopération vers les individus les plus apparentés (Hamilton 1964a) ;
- et l'évitement de la consanguinité lors de la reproduction (Bateson 1978, Bateson 1983).

Les coûts associés à un mécanisme de reconnaissance et des erreurs dans le choix du partenaire limitent l'optimisation de la reconnaissance.

Mécanismes de reconnaissance des apparentés.

Trois modes majeurs de reconnaissance des apparentés sont reconnus, dont un seul peut être défini comme un mécanisme *sensu stricto* de reconnaissance des apparentés (Hepper 1991, Grafen 1990b, Sherman *et al.* 1997). Cette reconnaissance au sens strict des apparentés fait appel à des **allèles de reconnaissance** : elle passe par une reconnaissance directe de la proximité génétique (Grafen 1990b). Par exemple, chez l'ascidie coloniale marine *Botryllus schlosseri*, la fusion entre colonies est contrôlée par les allèles du complexe majeur d'histocompatibilité (Grosberg et Quinn 1986). La reconnaissance au sens large assure la même fonction par un mode de reconnaissance indirect. Le premier mécanisme est une **comparaison phénotypique** : l'apparentement est évalué par la différence entre la valeur d'un marqueur phénotypique du partenaire et de l'acteur (Lacy et Sherman 1983). Lorsque ce mécanisme utilise une référence phénotypique qui se met en place au cours du développement de l'individu, on dit que l'apparentement est estimé par un **apprentissage associatif**. Par exemple, la familia-

rité est la composante principale de la discrimination entre individus pendant les interactions agonistes chez les écureuils terrestres de Belding (Holmes 1986a). Le second mécanisme est un processus minimaliste qui utilise simplement la **proximité spatiale** comme un indice de l'apparentement.

Évolution de la reconnaissance des apparentés et coopération.

Les données obtenues chez les vertébrés et les invertébrés suggèrent que la reconnaissance des apparentés est répandue chez des espèces solitaires ou coloniales (Waldman 1988, Hepper 1991). Par exemple, chez les amphibiens, cette reconnaissance affecte le comportement cannibale des têtards (Pfennig *et al.* 1993, 1994). La capacité à discriminer les apparentés semble donc préexister à la socialité et ne fournit donc pas *a priori* une limite à l'évolution de la coopération. Cependant, la socialité a pu favoriser la régression ou l'évolution de certaines formes de reconnaissance. En permettant le contact sur de longues durées entre plusieurs générations, les structures familiales étendues favoriseraient la reconnaissance par familiarité par rapport à un système de reconnaissance allélique (Emlen et Wrege 1994, Emlen 1997). Selon les différents scénarios évolutifs imaginables, l'absence de reconnaissance directe pourrait être évoluée (perte récente) ou être dérivée (absence ancestrale). L'évolution conjointe des systèmes de reconnaissance et de la socialité ne peut donc être comprise qu'à l'aide d'études conduites tant dans les espèces coopératrices que non coopératrices. La difficulté majeure de cette approche comparative tient au fait que la reconnaissance dépend du contexte social dans lequel s'exprime le comportement (Sherman *et al.* 1997, Waldman 1988), donc qu'il est difficile de faire des « moyennes » par espèce.

tation et de refus. L'évolution de l'altruisme discriminant dans une population égoïste est favorisée par une forte proportion d'interactions avec les apparentés et un faible niveau d'erreur d'acceptation. Ici, l'avantage de l'altruisme dépend essentiellement des bénéfices à favoriser les interactions entre apparentés (Hamilton 1964a). En revanche, l'évolution de la

discrimination dans une population altruiste non discriminante est favorisée par une faible proportion d'interactions avec les apparentés et un faible niveau d'erreur de refus. Dans cette situation, l'avantage de la discrimination tient en effet à la capacité à rejeter des interactions avec les non-apparentés. De plus, Perrin et Lehmann (2001) ont mis en évidence que

la discrimination rend possible l'évolution de la coopération malgré les risques accrus de la compétition entre altruistes apparentés liés à la structure spatiale de la population (Taylor 1992a). La reconnaissance de parentèle constitue en fait un moyen de séparer les voisinages de compétition et d'interaction sociale, en restreignant les interactions sociales entre proches parents (voir les paragraphes 13.4.3 et 13.5.2 du présent chapitre). Ces travaux démontrent l'importance d'une aide différentielle entre apparentés, ou *népotisme*, pour l'évolution de la coopération dans certains contextes. Cela nous amène donc à discuter la prévalence et les mécanismes de reconnaissance d'apparentés mis en évidence au sein des sociétés coopératives.

► L'existence de népotisme...

Les exemples de népotisme proviennent principalement des oiseaux (Clarke 1984, Curry 1988, Emlen et Wrege 1988, Marzluff et Balda 1990, Mumme 1992) et des mammifères à reproduction coopérative (Sherman 1981, Holmes et Sherman 1982, Owens et Owens 1984). Par exemple, sur la base de données généalogiques récoltées au cours d'une étude à moyen terme (1986-1990), Komdeur (1994) a comparé l'investissement dans la coopération des jeunes individus (deux à trois ans) selon qu'ils étaient confrontés à des poussins pleins frères ($r = 0,5$), demi-frères ($r = 0,25$) ou non apparentés ($r = 0$). Comme attendu, l'investissement dans la coopération augmente avec le niveau d'apparentement au poussin (Figure 13.7). Le fait que les assistants distribuent préférentiellement leur aide à des individus apparentés qui les ont nourris, plutôt qu'à des individus apparentés qui ne les ont pas nourris, suggère que le mécanisme impliqué repose sur un apprentissage associatif (Encart 13.4).

► ... basé sur la familiarité

Au cours de la seule étude expérimentale chez les oiseaux à reproduction coopérative, Hatchwell *et al.* (2001) ont aussi mis en évidence un mécanisme d'apprentissage de la relation d'apparentement basé sur la familiarité : les assistants de la mésange à longue queue *Aegithalos caudatus* recrutent en effet au sein d'une famille indifféremment du statut d'apparentement du couple parental pour peu qu'ils aient été élevés par ce couple. Chez le rat-taupo glabre, le népotisme semble peu prononcé malgré l'existence de plusieurs lignées paternelles au sein de la colonie (Lacey et Sherman 1991, Reeve et Sherman 1991). Chez cette espèce, la discrimination des apparentés a

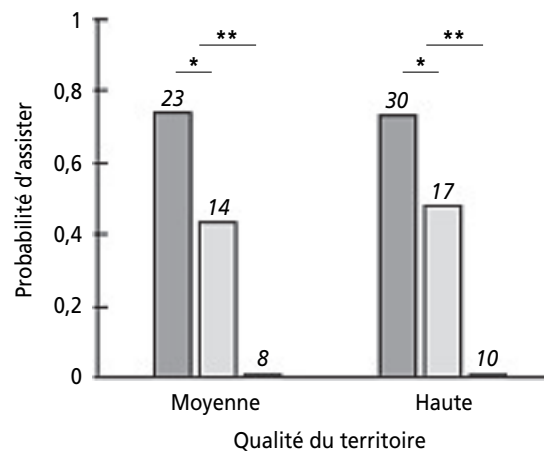


Figure 13.7 La discrimination des partenaires sociaux chez la rousserolle des Seychelles se traduit par une plus forte coopération envers les jeunes les plus apparentés à l'assistant.

La probabilité d'assistance des assistants matures de deux et trois ans des deux sexes de 1986 à 1990 est maximale entre plein-frères (barres gris foncé), plus faible entre demi-frères (barres gris claire) et nulle entre non-apparentés (barres vides), au sein de deux types de territoires. D'après Komdeur (1994).

plutôt été étudiée dans le contexte de l'acceptation d'immigrants au sein de la colonie (O'Riain *et al.* 1996, O'Riain et Jarvis 1997) et du choix du partenaire (Clarke et Faulkes 1999). Clarke et Faulkes (1999) ont mis en évidence une discrimination des mâles par les femelles reproductrices reposant sur la familiarité, les mâles non familiers étant préférés par les femelles sexuellement actives. Des discriminations semblables favoriseraient l'intégration des immigrants dans la colonie et limiteraient ainsi les conséquences néfastes de la dépression de consanguinité (O'Riain et Braude 2001).

De manière générale, la familiarité est classiquement invoquée pour expliquer les interactions différentielles chez les vertébrés sociaux, bien que peu de validations rigoureuses aient été conduites (Grafen 1990b, Komdeur et Hatchwell 1999). Chez les oiseaux, les empreintes utilisées seraient de nature acoustique (Price 1999, Hatchwell *et al.* 2001) ou visuelle (Lacy et Sherman 1983). Chez les mammifères, plusieurs travaux suggèrent un rôle des odeurs, et en particulier des marqueurs urinaires, dans la régulation des interactions entre apparentés (Holmes 1986b). Il n'existe donc aucun cas de reconnaissance directe des apparentés chez les vertébrés (Encart 13.4), bien qu'on ne puisse l'exclure en théorie quand le contexte est favorable (faible taille de groupe, forte diversité d'apparentés, forts bénéfices

indirects) chez certaines espèces d'oiseaux (Emlen et Wrege 1994, Petrie *et al.* 1999) ou de mammifères (Blaustein *et al.* 1991).

Chez les arthropodes eusociaux, le traitement différentiel entre colonies est fréquent. Les fourmis, les guêpes, les abeilles et les pucerons discriminent entre membres appartenant à différentes colonies mais rarement entre apparentés au sein de la colonie (Pfennig *et al.* 1983, Gamboa *et al.* 1986, Jaisson 1991, Getz 1991, Miller 1998). Le mécanisme de la reconnaissance coloniale repose sur une empreinte associée, en général à un composant chimique de la cuticule transmis lors des contacts entre membres de la colonie. Au sein d'une colonie, la discrimination des lignées paternelles chez les espèces polyandres (Getz 1991), ou des lignées maternelles chez les espèces polygynes, est envisageable si des mécanismes de reconnaissance génétique existent (Keller 1997). Chez l'abeille mellifère *Apis mellifera*, des expériences ont suggéré dans un premier temps l'existence d'un traitement différentiel entre lignées paternelles (Frumhoff et Schneider 1987, Page et Breed 1987, Page *et al.* 1989). Des travaux plus récents ont relativisé ces résultats du fait (1) du nombre trop faible de lignées paternelles dans les colonies observées et (2) des conditions expérimentales et comportementales artificielles (Carlin et Frumhoff 1990). Dans des conditions plus réalistes, les ouvrières semblent incapables de discriminer les apparentés au sein d'une colonie (Keller 1997).

► La reconnaissance stricte des apparentés est probablement rare

Les données que nous venons de résumer suggèrent que la reconnaissance des apparentés repose sur des empreintes coloniales ou individuelles. Les deux démonstrations sans équivoque d'une reconnaissance directe sont la fusion coloniale chez une ascidie marine (Grosberg et Quinn 1986, Grosberg et Hart 2000) et le recrutement des reines au sein des colonies polygynes d'une fourmi (Keller et Ross 1998). À la suite de Grafen (1990b), on peut donc dire que la reconnaissance *sensu stricto* des apparentés est très rare, car la majorité des mécanismes observés reflètent une reconnaissance de la famille chez les espèces à reproduction coopérative ou de la colonie chez les espèces à reproduction eusociale. Plusieurs facteurs peuvent contribuer à expliquer cet état des lieux paradoxal :

- La détection d'un mécanisme de reconnaissance par allèle est difficile ce qui biaiserait les résultats

(Grafen 1991). À ce titre, le cas du népotisme chez les abeilles à miel démontre toute la difficulté d'une détection expérimentale rigoureuse.

- Une reconnaissance directe conduit à une augmentation des erreurs de refus si les membres de la même famille partagent des combinaisons différentes d'allèles et peut donc être coûteuse dans certaines situations (Getz 1991).
- La discrimination observée résulte d'un compromis entre l'intérêt supérieur des reproducteurs et les intérêts propres des assistants, qui pourraient être manipulés par un « pouvoir central » dont l'intérêt est de limiter la discrimination au sein du groupe (Keller 1997 ; voir section 13.7).

b) Image de marque : une affaire de prestige social

Il s'agit d'une forme de conditionnement envisagée par Zahavi (1990, 1995) puis modélisée par Nowak et Sigmund (1998) qui considèrent le cas des populations où la probabilité que l'aide apportée à un partenaire soit rendue par le même individu est quasi nulle. La réciprocité est néanmoins possible sous une forme indirecte : elle émane d'un tiers, qui aura observé l'interaction, noté le bon comportement du premier joueur et lui retournera son geste s'ils sont amenés à interagir. Lors de chaque partie du jeu, tout joueur voit donc son image de marque (ou prestige comme l'a tout d'abord appelé Zahavi (1990) ; voir l'encart 13.2) affectée par son propre comportement. Dans ces conditions, on peut supposer que la coopération s'impose dans une population d'individus capable d'un jugement discriminatoire : n'aider que les joueurs dont l'image de marque est bonne et s'abstenir vis-à-vis des autres.

Le jeu pose néanmoins un nouveau dilemme non trivial. Supposons qu'un individu discriminateur s'abstienne de coopérer parce qu'il interagit avec un égoïste inconditionnel (dont l'image de marque est forcément mauvaise). Il nuit alors à sa propre image de marque et encourt le risque de se voir refuser ultérieurement l'aide d'un congénère discriminateur qui ne percevra de lui que cette image altérée. En dépit de ce nouveau dilemme, l'analyse mathématique du modèle démontre que la coopération discriminante parvient à supplanter l'égoïsme ambiant. L'image de marque de chaque individu est un score affecté à chaque interaction et la discrimination se fait à hauteur d'un seuil sur le score, qui constitue un caractère soumis à mutation et sélection. Ainsi, l'altruiste inconditionnel met le seuil au plus bas ;

l'égoïste inconditionnel, au plus haut ; et l'altruiste discriminatoire, à mi-hauteur. La dynamique phénotypique de la population montre alors une alternance d'altruisme inconditionnel, d'égoïsme, et d'altruisme discriminatoire. Une population d'altruistes discriminatoires est alors d'autant plus stable qu'elle est fréquemment agressée par des mutants égoïstes qui « purgent » la population des altruistes inconditionnels susceptibles de se multiplier par dérive (Nowak et Sigmund 1998).

Dans sa version la plus simple, ce modèle suppose de grandes capacités cognitives individuelles : l'observation et la mémorisation par chaque individu des scores de tous les congénères. La réduction du flux d'information au-delà d'un certain seuil met en péril le phénotype discriminatoire, mais la cause même de cette réduction, quelle qu'elle soit, est susceptible de favoriser le développement de nouveaux moyens de communication (Ferrière 1998). Par ailleurs, la pertinence empirique d'un tel modèle reste à démontrer. Alexander (1986) fut sans doute le premier à dégager le concept de réciprocité indirecte dans le cadre de l'évolution des systèmes moraux chez l'homme. Chez les oiseaux, le cratérope écaillé *Turdoides squamiceps* manifeste un comportement altruiste au travers duquel les individus semblent se disputer le rôle du donateur pour se forger une bonne réputation. L'interprétation de ces comportements demeure toutefois controversée (voir encart 13.2). Cependant, deux expériences récentes chez l'humain ont montré la capacité du processus de réciprocité indirecte à générer une coopération entre individus (Wedekind et Milinski 2000, Milinski *et al.* 2002).

13.7 RÉGULATION DES CONFLITS

Buss (1987), Maynard Smith et Szathmary (1995) et Michod (1999) ont introduit et développé la thèse selon laquelle la structuration du vivant en différents niveaux d'organisation hiérarchisés (gènes, chromosomes, cellules, organismes pluricellulaires, sociétés) serait le fruit de **transitions majeures dans l'histoire de la vie** permises par l'évolution de la coopération : coopération des gènes au sein du chromosome, coopération des cellules à l'intérieur de l'organisme pluricellulaire, coopération des organismes au sein de leur groupe social. Chaque individu du niveau inférieur paye le coût direct de son altruisme et retire le bénéfice indirect que lui garantit le bon fonctionnement de l'unité supérieure à laquelle il appartient.

13.7.1 La tragédie des communs

Dans ce contexte, le problème du maintien de la coopération prend une dimension nouvelle dont rend compte la métaphore de la « tragédie des communs » introduite dès la fin des années 1960 par G. Hardin (1968) : chacun maximise son bénéfice si tous investissent dans le « pot commun ». Imaginons un village d'agriculteurs pratiquant essentiellement l'élevage de bétail et dans lequel chacun possède un lopin de terre produisant la même quantité d'herbe, et la mairie possède des terrains où tous les éleveurs peuvent mettre leurs bêtes à paître. Dans de telles circonstances, chaque éleveur a intérêt à commencer par mettre ses propres bêtes à paître dans le champ commun, de façon à économiser ses pâtures. Un éleveur qui ne commencerait pas à mettre ses vaches dans le pré commun serait de toute évidence désavantagé : il ne pourrait élever qu'un nombre plus faible de vaches car il ne les nourrirait qu'avec l'herbe de son champ, alors qu'un éleveur commençant par mettre ses vaches dans le champ commun exploiterait plus d'herbe et pourrait donc élever plus de vaches. De ce fait, le champ commun va très rapidement devenir inutilisable car toute l'herbe aura été mangée par l'excédent de bétail. De plus, chaque éleveur ferait très rapidement le calcul que s'il n'exploite pas lui-même le champ commun, d'autres le feront à sa place, ce qui conduirait inéluctablement à la dégradation rapide du champ commun. Donc, autant en profiter tant que cela est encore possible. C'est là que réside la tragédie des communs : en l'absence de système de régulation élaboré, les communs sont inmanquablement conduits à la ruine du fait des intérêts individuels.

Le jeu est donc miné par la menace de la tricherie, mais personne ne peut en fait bénéficier du système si l'égoïsme prédomine. La tragédie des communs est révélatrice d'un conflit essentiel entre niveaux d'organisation : la sélection favorise l'égoïsme entre individus du niveau d'organisation inférieur, mais la viabilité de l'unité qui intègre ces individus requiert la coopération. La régulation (ou *policing*) des conflits entre niveaux d'organisation peut alors émaner du fonctionnement de l'unité supérieure, sous différentes formes :

- un « coût à l'intégration » imposé à tous les individus du niveau inférieur, indépendamment de leur degré d'altruisme, qui se traduit en particulier par une réduction des bénéfices de l'égoïsme (Michod 1999) ;

- un « partage des tâches », où la tâche de reproduction se trouve confinée à une caste particulière, permettant une réduction du risque même d'apparition d'individus égoïstes et l'action de la sélection entre unités contre l'égoïsme individuel (Michod 1999) ;
- l'évolution d'une forme d'autorité morale, disposant de moyens coercitifs à l'encontre des individus égoïstes (Ratnieks 1988), par exemple l'éviction du groupe (Johnstone et Cant 1999) ou l'encouragement à l'arrêt des activités égoïstes, le *bribing* (Reeve et Keller 1997).

Comprendre les conditions sous lesquelles de tels mécanismes peuvent évoluer nécessite de penser l'action de la sélection naturelle à tous les niveaux où elle opère.

13.7.2 Réduction des bénéfices de l'égoïsme

Le « jeu des biens communs » (*public goods game*) offre un modèle simple de la dynamique d'un système soumis à la tragédie des communs. Ici, les individus n'interagissent pas directement mais peuvent investir dans un pot commun, ou « mutuelle ». Le capital de la mutuelle augmente et fructifie pour être ensuite redistribué également entre tous les individus, indépendamment de l'investissement de chacun. La situation optimale pour chaque individu correspond à l'altruisme de tous, mais la coopération demeure fragile car le gain d'un égoïste est toujours supérieur au gain d'un altruiste ; cependant, les gains s'amenuisent dès lors que l'égoïsme se répand (Michor et Nowak 2002). Ce dilemme est exemplaire des menaces qui pèsent sur l'intégrité de tout système biologique, de même que sur le fonctionnement des systèmes socioéconomiques humains ou sur la pérennité des ressources naturelles exploitées.

Hauert *et al.* (2002) ont proposé un modèle comportemental très simple qui explique le maintien de la mutualité, fondé sur l'existence d'un « ticket d'entrée » – la participation au jeu impose un coût à tous les joueurs, aux altruistes comme aux égoïstes – et sur l'existence d'un phénotype marginal qui décline sa participation au jeu et s'affranchit ainsi du coût du ticket. Dans ce jeu, les égoïstes s'imposent aux altruistes, mais les marginaux dominent les égoïstes, ouvrant la voie à la réémergence adaptative de l'altruisme. Dans un tel système où l'altruisme se maintient en coexistant avec les phénotypes égoïstes et marginaux, le succès reproducteur moyen n'est pas supérieur à ce qu'il serait hors jeu, mais le coût de la participation empêche la domination des égoïstes. L'unité intégrant les protagonistes du jeu pourrait

être à l'origine même de ce coût à la participation, qui réduit les bénéfices de l'égoïsme. Chez les organismes pluricellulaires, la mort cellulaire programmée (apoptose) pourrait ainsi constituer l'exemple d'un « ticket d'entrée » imposé à toute cellule somatique (Michod 1999).

13.7.3 Partage des tâches

Chez de nombreuses espèces dont les populations sont structurées en unités sociales, la tâche de reproduction n'est pas distribuée équitablement entre tous les individus. Le degré de confinement de la fonction reproductive, ou « biais de reproduction », peut être plus ou moins élevé selon l'espèce (Emlen 1982, Keller et Reeve 1994, Reeve *et al.* 1998, Sherman *et al.* 1995, Verhencamp 1983) et, chez une même espèce, selon les conditions environnementales. Un fort biais de reproduction correspond à une structure sociale où un faible nombre d'individus monopolise la reproduction (Figure 13.8). Dans le cas extrême des abeilles *Apis mellifera*, les colonies contiennent des milliers d'ouvrières et une seule reine fertile. Un faible biais de reproduction correspond à une division équitable de la reproduction sur l'ensemble des individus (du même sexe), comme chez de nombreuses espèces à reproduction communautaire.

a) Différenciation germe/soma

Les espèces eusociales offrent un exemple extrême de partage des tâches au sein d'une structure coloniale, la tâche reproductive étant assurée par un unique individu ou par un groupe de taille très réduite. De nombreux organismes pluricellulaires sont structurés de la même manière : la tâche de reproduction de l'unité coloniale est intégralement déléguée à une classe germinale et son accomplissement est assuré par l'activité coopérative d'une classe somatique. Cette différenciation (qui peut se produire à des stades variés du développement d'un organisme pluricellulaire ou d'une colonie) s'interprète à la lumière du modèle de mutualité exposé précédemment : l'altruisme s'exprime entre individus somatiques qui, outre le coût de la mort cellulaire, sacrifient tout ou partie de leur reproduction pour assurer le bien commun que constituent la survie et la fertilité de la classe germinale. Le service rendu peut prendre des formes variées. Chez des cellules de certains organismes comme les volvocales, la reproduction individuelle au sein de l'unité coloniale est complètement sacrifiée au profit de la motilité, produisant

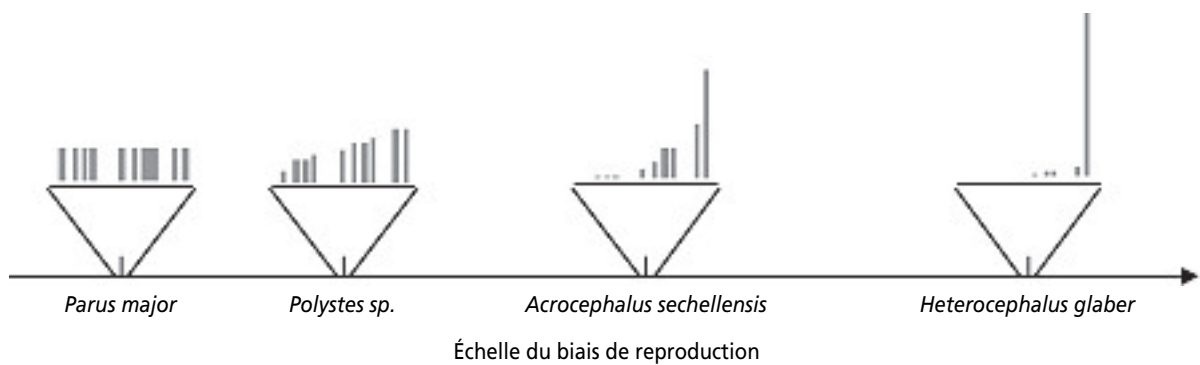


Figure 13.8 Division de la reproduction au sein des sociétés animales.

L'échelle du biais de reproduction permet de distinguer les espèces le long d'un continuum de la socialité, depuis les types solitaires (e.g. mésange charbonnière), coloniaux (e.g. guêpe *Polistes*), à reproduction coopérative (e.g. roussette des Seychelles) jusqu'aux espèces eusociales (e.g. rat-taupe). Pour chaque espèce, la distribution du succès reproducteur (barre grise) de dix individus du même groupe est représentée dans l'ordre d'un gradient croissant de rang social (de gauche à droite). Cette distribution permet de calculer le biais de reproduction, qui est un indice de l'asymétrie de la distribution de la reproduction au sein de la population. Chez les espèces solitaires ou coloniales, le succès reproducteur est distribué uniformément (gauche de l'axe). Chez les espèces à reproduction coopérative ou eusociale, les dominants monopolisent la reproduction : il existe un biais élevé du succès reproducteur (droite de l'axe).

une unité coloniale mobile apte à prospecter l'environnement pour profiter de ressources énergétiques localisées (Michod 1999). Plus généralement, chez les cellules d'organismes différenciés et chez les animaux eusociaux, la reproduction des individus au sein de l'unité coloniale est partiellement sacrifiée au profit de l'accomplissement du fonctionnement d'un organe ou d'une caste.

Le bénéfice est donc retourné par la classe germinale sous forme de nouvelles unités coloniales fondées par des individus fortement apparentés aux altruistes. Dans un tel système, un tricheur, au sens de Hauert *et al.* (2002), est un individu somatique qui, bien que payant le coût de la mort somatique, ne paye que partiellement celui de la reproduction et conserve donc une capacité de réplication propre supérieure. L'ordre des volvocales offre un exemple d'organismes chez lesquels se rencontrent des formes mutualistes et non mutualistes. Les résultats expérimentaux de Bell (1985) suggèrent que le succès reproducteur net des premières est effectivement supérieur à celui des secondes, confirmant l'hypothèse du modèle de mutualité relative à la supériorité des altruistes sur les marginaux. Mais comment comprendre le verrouillage adaptatif qui maintient le système dans son état mutualiste en lui évitant le cycle évolutif prédit par ce modèle ?

La sélection à niveaux multiples (Wilson 1997) est probablement essentielle pour comprendre ce verrouillage. Le système mutualiste forme une unité supérieure dont les bénéfices de l'altruisme individuel

servent à assurer la réplication. Une stricte différenciation germe/soma confère une hérédité à cette unité, et dans les cas les plus simples, chaque unité est fondée par la copie d'un individu germinale. Une tendance égoïste peut alors provenir d'une mutation germinale, l'individu mutant fondant une unité dont tous les individus somatiques sont moins altruistes, ou d'une mutation somatique, l'individu moins altruiste qui apparaît ainsi développant son clan au sein même du soma de l'unité concernée.

La différenciation germe/soma et l'hérédité germinale offrent donc les moyens d'une régulation de la coopération :

- en limitant le risque de mutations germinales et en exposant les unités coloniales qui en seraient issues à l'action de la sélection au niveau supérieur (Michod 1999) ;
- en éliminant le risque de propagation de mutations somatiques : piégées dans leur propre unité, elles disparaissent à la mort de celle-ci ;
- en réduisant, dans les systèmes à reproduction sexuée, le coût de la reproduction consanguine (Emlen 1997).

b) Domestication des parasites

Chez de nombreuses espèces dont les populations sont structurées en unités sociales, le partage des tâches peut se révéler plus complexe qu'une simple différenciation germe/soma. Par exemple, la tâche de reproduction n'est pas forcément réservée à un individu ou à une caste germinale exclusive. Ou

encore, les individus peuvent se différencier en un plus grand nombre de classes par des processus éventuellement réversibles. Un modèle d'évolution des systèmes métaboliques proposé par Szathmary et Demeter (1987) et Czarán et Szathmary (2000) permet d'analyser de manière théorique la résistance de systèmes sociaux fortement différenciés à la déstabilisation par le parasitisme. Chaque classe d'individus apporte une contribution spécifique à la « mutuelle » du système en catalysant la synthèse d'un monomère particulier dirigé vers un système métabolique commun. Chaque individu reçoit un bénéfice en retour sous la forme d'enzymes catalytiques synthétisées par le métabolisme à partir des monomères reçus, mais à la condition expresse que tous les monomères nécessaires soient parvenus à la mutuelle métabolique.

L'exploration numérique du modèle démontre la capacité de résistance aux parasites que confère la spécialisation aux systèmes de coopération par mutualité. Un avantage aux plus rares en est à l'origine : le parasite a peu de chances de prospérer s'il est abondant, car il est alors peu probable que son voisinage soit métaboliquement complet. Alors que l'émergence de structures spatiales auto-organisées apparaît souvent comme un facteur-clé de la coexistence d'espèces s'excluant mutuellement, la stabilité de ce jeu métabolique dépend au contraire de son mélange. L'homogénéisation est en effet nécessaire pour que, localement, le système métabolique reçoive tous les ingrédients nécessaires à la production des bénéfices attendus en retour par les altruistes. Cependant, si le système coopératif peut résister sous des conditions très générales au démantèlement par le parasitisme, il n'est généralement pas capable d'éliminer complètement ses parasites.

Une intéressante éventualité est qu'un parasite soit alors incorporé au système métabolique, ce qui peut s'envisager en deux temps : par une intégration facultative (le parasite contribue au métabolisme là où il est présent), puis obligatoire (le parasite devient indispensable au fonctionnement métabolique). L'intégration accomplie, le système montre généralement une activité métabolique supérieure. Ainsi, la prise en compte du niveau sélectif de la communauté tout entière pourrait expliquer qu'une domestication des parasites soit favorisée par la sélection naturelle. Un tel processus pourrait conduire à l'augmentation évolutive graduelle du degré de coopération d'un système mutualiste (Ferrière *et al.* 2002) : en favorisant la sélection de génotypes plus altruistes, l'intégration de parasites conduit à un « marché de la

coopération » encore plus actif (Noë et Hammerstein 1995).

13.7.4 Répressions et concessions

Chez de nombreuses espèces structurées en unités sociales, le partage des tâches n'est pas fixé mais présente un certain degré de plasticité. La structuration des unités et cette plasticité peuvent favoriser l'évolution d'un contrôle entre classes du comportement altruiste de chaque classe. Chez l'homme, le respect de certaines règles sociales ou morales est imposé par des autorités légales ou religieuses. Chez les espèces sociales où la tâche de reproduction est partagée de façon asymétrique (mais éventuellement réversible) entre une classe dominante et des classes dominées, le contrôle peut être exercé :

- Au sein de la classe dominée (ou *worker policing*) comme chez l'abeille mellifère (Ratnieks 1988, Ratnieks et Visscher 1989). Les dominés détruisent eux-mêmes les œufs produits au sein de leur caste, et une faille dans ce type de contrôle peut déclencher un « cancer », dont un cas est désormais connu chez les abeilles (Martin *et al.* 2002 ; voir encart 13.5).
- Par les dominants eux-mêmes, qui se comportent de manière agressive pour empêcher la reproduction des subordonnés, comme chez les rats-taupes (Bennett et Faulkes 2000), certaines guêpes (Röseler 1991), et certaines fourmis (Heinze *et al.* 1994).
- Par une coopération entre dominants et dominés, dont certaines fourmis sans reine nous offrent un exemple remarquable.

a) Répression coopérative : l'exemple des fourmis sans reine

Les fourmis ponérines sans reine ont perdu la caste reine au cours de leur évolution : toutes les femelles sont des ouvrières qui conservent la capacité d'une reproduction sexuée et on appelle *gamergates* les ouvrières fécondées. Chez l'espèce *Dinoponera quadricaps*, une colonie compte en moyenne quatre-vingts ouvrières adultes pour une seule gamergate, qui possède le rang alpha dans une hiérarchie de dominance quasi linéaire entre trois à cinq ouvrières. Ces femelles de haut rang sont des prétendantes à la reproduction qui travaillent peu et qui remplacent la gamergate à sa mort. La gamergate s'accouple à un seul mâle non apparenté, de sorte que les ouvrières sont des filles ou des sœurs de la gamergate.

Une ouvrière fille de haut rang (la situation la plus typique) peut accroître son aptitude inclusive en

Échapper au contrôle : une forme de « cancer social » chez les abeilles

Chez les hyménoptères eusociaux, la caste ouvrière est généralement incapable de reproduction autonome. Les cas de reproduction par des ouvrières anarchistes, observés chez les abeilles par exemple, ont des conséquences limitées sur la colonie dans la mesure où les œufs produits sont de sexe mâle; et, en présence d'une reine, les ouvrières exercent un contrôle extrêmement efficace de la reproduction au sein de leur propre caste, en attaquant et détruisant les œufs pondus par les individus anarchistes (Ratnieks 1988, Barron *et al.* 2001). En 1990 les apiculteurs d'Afrique du Sud ont transféré une abeille à miel sauvage, l'abeille du Cap, *Apis mellifera capensis*, vers le nord du pays. Dès son transfert, l'abeille du Cap s'est mise à parasiter les colonies de l'abeille à miel domestique, *A. m. scutellata*, provoquant une véritable hécatombe chez l'abeille domestique. Martin *et al.* 2002 ont montré que les ouvrières de l'abeille du Cap sont capables :

- de s'introduire dans les colonies de l'abeille domestique sans provoquer de réaction particulière de rejet par les gardiennes de la ruche (leur niveau de tolérance à l'entrée d'ouvrières extérieures à la ruche étant généralement élevé; Downs et Ratnieks 2000);
- d'activer leurs ovaires sans encourir de comportement répressif de la part de la colonie d'accueil;
- de pondre, sans s'accoupler, des œufs femelles diploïdes, grâce à une parthénogenèse thélyto-

que (méiose suivie d'une fusion des produits méiotiques qui restaure la diploïdie de l'œuf).

Ces trois propriétés conduisent à la prolifération des ouvrières de l'abeille du Cap au sein de leurs colonies d'accueil. Deux facteurs de la mort de la colonie ont été identifiés :

- un affaiblissement de la force d'approvisionnement alimentaire de la colonie, à laquelle les abeilles du Cap participent très peu, qui entraîne la mort de la reine;
- avant cette issue fatale, se produit une forte concurrence pour les ressources disponibles entre la reine et les ouvrières parasites.

Ce phénomène est similaire au cancer qui, par la prolifération de cellules somatiques ne contribuant plus au fonctionnement d'un organe, met en péril l'intégrité collective. Une différence importante, cependant, tient à l'origine du parasite : interne dans le cas du cancer, externe, par voie d'infection horizontale entre colonies, dans le cas des abeilles. *Apis m. capensis* et *A. m. scutellata*, bien qu'appartenant à la même espèce, présentent en effet des différences génétiques substantielles et des distributions géographiques naturelles complémentaires. On ne connaît pas à ce jour d'espèce eusociale chez laquelle pourrait apparaître, par mutation interne à la colonie, une ouvrière capable d'engendrer une lignée femelle proliférante.

éliminant la gamergate plutôt qu'en attendant sa mort et sa substitution par une autre fille ouvrière. En effet, une fille de haut rang est plus apparentée à ses propres descendants (0,5) qu'à ceux d'une sœur (0,375). Lorsqu'une ouvrière de haut rang entreprend de défier la gamergate, les deux fourmis s'engagent dans une lutte au cours de laquelle la gamergate effleure la prétendante de son dard, la marquant ainsi chimiquement. Le résultat est une immobilisation de la prétendante par des ouvrières de bas rang, immobilisation qui peut durer plusieurs jours et à la suite de laquelle la prétendante se trouve déchuée de sa position élevée dans la hiérarchie (Monnin *et al.* 2002, Monnin et Peeters 1999). Une telle forme de coopération entre gamergate et ouvrières de bas rang tire sa valeur sélective du fait que les deux parties

sont plus apparentées aux descendants de la gamergate en place qu'à ceux potentiellement produits par la prétendante. De plus, les ouvrières de bas rang ont intérêt à éviter le remplacement pour s'affranchir du « coût de la succession » (induit par une suspension de reproduction sur six semaines environ, temps nécessaire à l'accouplement de la nouvelle gamergate et à l'activation complète de ses ovaires) et de la perte d'une ouvrière, qui représente environ 1 % de la puissance de travail de la colonie (Monnin et Peeters 1999).

Le marquage chimique et l'immobilisation pratiqués par *Dinoponera quadricaps* représentent un exemple de régulation punitive (Clutton-Brock et Parker 1995). D'autres cas de comportements de régulation de conflits par immobilisation sont connus chez les fourmis sans reine (Monnin et Ratnieks 2001), mais

cet exemple est le seul impliquant une coopération entre la gamergate et les ouvrières de basse condition. Chez les autres espèces, une colonie peut compter plusieurs gamergates, et leur nombre semble directement régulé par les ouvrières de bas rang qui paraissent capables de détecter les signaux chimiques émis inévitablement par l'activation ovarienne d'une prétendante (Liebig *et al.* 1999). De manière générale, le niveau de contrôle devrait être sélectionné selon le coût de la répression et les bénéfices des concessions.

b) Évolution du contrôle : répressions ou concessions ?

Chez les espèces à reproduction coopérative, une monopolisation incomplète de la reproduction par la classe dominante peut évoluer en réponse à deux pressions de sélection : un coût de la répression, qui s'exprime par exemple lorsque les dominants n'ont pas l'opportunité, la capacité ou le temps de réprimer la reproduction des dominés (Reeve *et al.* 1998) ; des bénéfices tirés de concessions ou l'évitement des risques de consanguinité (Clutton-Brock 1998, Reeve *et al.* 1998). Les concessions pour la reproduction d'individus dominés sont appelées des « incitations à la philopatrie » si elles favorisent le maintien des subordonnés dans le groupe, et des « incitations pacifiques » quand elles permettent d'éviter les conflits physiques (Reeve et Ratnieks 1993). On reconnaît trois facteurs pouvant moduler les bénéfices de telles concessions :

- une moindre différence de capacité compétitive entre dominants et subordonnés, qui favoriserait plus de concessions pacifiques (Reeve et Ratnieks 1993) ;
- un affaiblissement des contraintes écologiques à la dispersion des subordonnés, rendant l'option d'un départ et d'une reproduction indépendante plus attractive pour le subordonné (Verhencamp 1983), qui devrait donc favoriser les concessions à la philopatrie par les individus dominants ;
- une réduction de l'apparement entre dominés et subordonnés qui inciterait à plus de concession, car alors (1) le subordonné escompte des bénéfices indirects de la coopération plus faibles (Keller et Reeve 1994) ; et (2) chez les espèces sexuées, le risque de reproduction consanguine diminue entre un individu dominant et les individus subordonnés (Emlen 1996, Faulkes et Bennett 2001).

Les données empiriques permettant d'évaluer les parts relatives du coût de la répression, des bénéfices des concessions et de la consanguinité proviennent d'études corrélatives qui sont difficiles à interpréter

(Clutton-Brock 1998). De plus, des espèces phylogénétiquement proches peuvent avoir des contrôles très contrastés, comme le montre le cas des mangoustes naines et des suricates.

c) Reproduction chez les mangoustes naines

Les mangoustes naines *Helogale parvula* sont des mammifères à reproduction coopérative vivant en groupes de trois à dix-huit individus dans les milieux de savane ou des bois ouverts en Afrique Centrale. Les petits groupes sont des unités familiales comprenant un mâle, une femelle et leurs descendants, alors que les groupes plus importants sont formés par l'addition de familles apparentées et d'immigrants. La reproduction des subordonnés est réprimée par le couple dominant (Creel *et al.* 1992). Les subordonnés peuvent se reproduire directement en accédant au statut de dominant dans leur groupe de naissance ou dans un groupe de dispersion, ou en se reproduisant avec d'autres subordonnés (Creel et Waser 1991). La reproduction des subordonnés n'est pas limitée par des risques d'appariements consanguins (Keane *et al.* 1990). Les appariements ont lieu indifféremment entre individus plus ou moins apparentés et les appariements consanguins ne sont pas délétères (Figure 13.9 a). La distribution de la reproduction des subordonnés est bien prédite par un modèle d'optimisation des concessions (Verhencamp 1983). Les femelles subordonnées plus âgées ont préférentiellement accès à la reproduction, vraisemblablement parce qu'elles ont une capacité compétitive supérieure dans les conflits avec la dominante (Creel et Waser 1991). La contribution des subordonnées à la reproduction du groupe est aussi influencée par l'apparement avec la dominante (Figure 13.9 a). Quand une subordonnée est âgée, la reproduction est concédée préférentiellement aux subordonnées les moins apparentées (Keane *et al.* 1994). Chez cette espèce caractérisée par une forte dispersion et un contrôle dominant, la répartition de la reproduction serait compatible avec un modèle d'optimisation des concessions.

d) Reproduction chez les suricates

Les suricates *Suricata suricatta* sont aussi des mangoustes à reproduction coopérative, qui vivent en petits groupes de deux à trente individus dans le sud de l'Afrique, dans des milieux semi-désertiques. Les groupes sont formés d'un couple parental, d'individus subordonnés et des jeunes. Les membres du

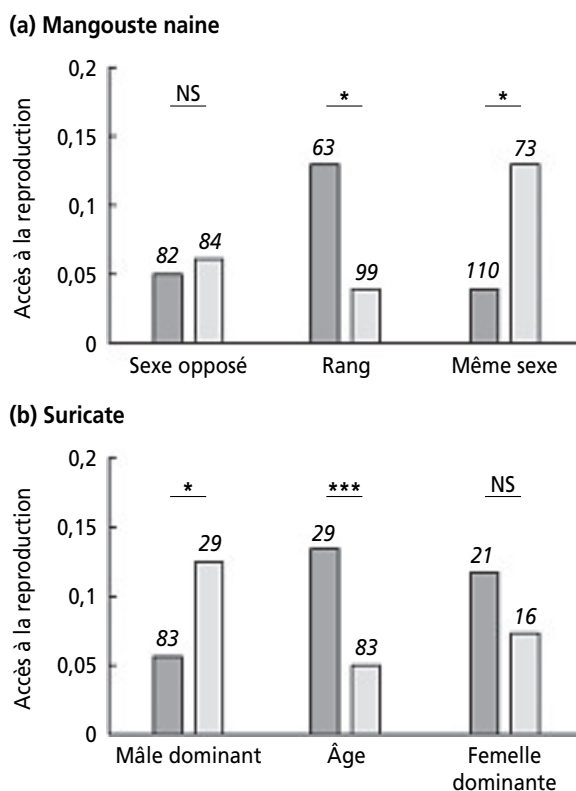


Figure 13.9 Distribution asymétrique de l'altruisme de reproduction chez des mangoustes sociales.

(a) La reproduction des subordonnés chez la mangouste naine *Helogale parvula* n'est pas affectée par l'apparement avec l'individu dominant du sexe opposé (barre foncée : dominant fortement apparementé; barre claire : dominant faiblement apparementé), mais est plus fréquente chez les subordonnés de haut rang (barre foncée : second et troisième rang; barre claire : rang inférieur) et moins apparementées avec l'individu dominant du même sexe (barre foncée : dominant fortement apparementé; barre claire : dominant faiblement apparementé). D'après données aimablement communiquées par Keane *et al.* (1994). **(b)** La reproduction des femelles subordonnées chez le suricate *Suricata suricatta* est limitée par la présence de mâles apparementés (barre foncée : mâle apparementé, barre claire : mâle non apparementé), est favorisée par la compétitivité de la femelle (barre foncée : même génération que la dominante; barre claire : subordonnée plus jeune que la dominante) mais n'est pas affectée par l'apparement avec la dominante (barre foncée : femelle dominante apparementée; barre claire : femelle dominante non apparementée). D'après Clutton-Brock *et al.* (2001).

groupe coopèrent pour l'élevage des jeunes et la surveillance du groupe, mais la reproduction est monopolisée par un couple dominant (Clutton-Brock *et al.* 1998, 1999a). La reproduction des femelles subordonnées est réprimée physiologiquement en

présence d'un couple dominant (O'Riain *et al.* 2001). Les modalités de la reproduction des femelles subordonnées au sein de différents groupes ont pu être analysées à l'aide d'un suivi démographique d'une population du Kalahari (Clutton-Brock *et al.* 2001). La reproduction des subordonnées est fortement limitée par les risques de reproduction consanguine (Figure 13.9 b). Au sein des groupes où les mâles sont apparementés aux subordonnées, les femelles subordonnées réalisent moins d'apparements. De même, après la mort d'un mâle dominant, la femelle dominante et les subordonnées ne se reproduisent pas avant l'immigration d'un mâle non apparementé. De plus, les subordonnées se reproduisent préférentiellement lorsqu'elles sont compétitivement supérieures, suggérant un rôle des conflits avec la dominante (Figure 13.9 b). En revanche, la reproduction des subordonnées n'est influencée ni par l'apparement avec la dominante, ni par sa contribution individuelle au groupe, et ni par sa capacité de dispersion, contrairement aux prédictions du modèle de concessions. Chez cette espèce caractérisée par une faible dispersion et une répression réversible de la reproduction, la reproduction des subordonnées est compatible avec une minimisation des risques de consanguinité et un contrôle limité de la femelle dominante.

13.8 RÉVERSION ÉVOLUTIVE ET PERTE DE LA COOPÉRATION

Après plus d'un siècle de réflexion sur l'origine évolutive et le maintien de la coopération entre altruistes, les outils de la phylogénie moléculaire ont tout récemment soulevé la question inattendue de sa régression évolutive. Ainsi, de nouvelles données phylogénétiques remettent en cause le principe de l'irréversibilité de la socialité, et en particulier des structures eusociales (Wilson 1975). L'existence de réversions invite à s'interroger sur les causes de la perte de la socialité.

13.8.1 Données phylogénétiques

La terminologie développée pour décrire les formes de socialité (voir section 13.2) sous-entend que l'évolution de la coopération conduit irréversiblement vers la complexité sociale. Alors que l'irréversibilité de l'eusocialité semble probable chez certains insectes (isoptères, *Formicidae*, *Apini*, *Bombini*), et peut-être

chez les vertébrés (*Bathyergidae*), les données phylogénétiques démontrent cependant le caractère labile de la socialité au sein de certains taxons (Wcislo et Danforth 1997, Crespi 1996) :

- chez les abeilles, plusieurs réversions ont jalonné l'histoire évolutive des halictines (Packer 1991), des allodapines (Wcislo et Danforth 1997) et des auglochorines (Danforth et Eickwort 1997) ;
- chez les aphidiens, la différenciation de castes de soldats a pu être perdue une ou deux fois (Stern et Foster 1997) ;
- chez les thysanoptères eusociaux, la phylogénie permet d'envisager la possibilité d'une ou de deux réversions de l'eusocialité (Crespi 1996) ;
- au sein d'un groupe de crevettes du genre *Synalpheus*, dont plusieurs représentants sont considérés comme eusociaux, l'analyse comparative a mis en évidence plusieurs transitions de l'eusocialité vers un système de reproduction coopérative (Duffy 1996, Duffy *et al.* 2000).

Globalement, ces exemples de réversions, qui demandent à être confirmées par de nouvelles données phylogénétiques, restent limités à quelques groupes. Il semble aussi que ces transitions soient plus rares que les multiples origines indépendantes de l'eusocialité, que l'on a pu mettre en évidence dans le groupe des hyménoptères (onze occurrences), des isoptères (deux), des aphidiens (de sept à neuf), des thysanoptères (deux), ou des crevettes *Synalpheus* (Crespi 1996, Stern et Foster 1997, Duffy *et al.* 2000). Malgré tout, ces nouvelles données incitent à modifier radicalement la vision classique d'une forte inertie évolutive de l'eusocialité.

Comparativement, l'évolution des systèmes de reproduction coopérative n'a pas encore fait l'objet d'études aussi systématiques. Ces systèmes sociaux sont pourtant représentatifs de nombreuses espèces d'oiseaux, de mammifères, et de certains ordres d'insectes (Brockmann 1997, Emlen 1997). Chez les oiseaux, la reconstruction phylogénétique au niveau familial conduite par Arnold et Owens (1999) suggère une perte de la reproduction coopérative dans les familles des oiseaux-lyres et des oiseaux à berceaux. De même, plusieurs réversions ont été décrites dans la superfamille des *Corvoidea* (Edwards et Naem 1993). Une analyse comparative sur une vaste portion de la classe des oiseaux a, elle aussi, conduit à mettre en évidence une perte répétée (jusqu'à une dizaine) de la colonialité dans ce groupe zoologique (Rolland *et al.* 1998). Des phylogénies détaillées de certains genres illustrent aussi plusieurs réversions sociales récentes au niveau spécifique : une réversion

chez les grimpeaux australiens, une chez les troglodytes du Nouveau-Monde, une chez les geais des buissons et une chez les geais du Nouveau-Monde (Edwards et Naem 1993). De nombreux travaux d'analyse comparative restent encore à mener concernant le déterminisme de l'amorce de la réversion évolutive de l'eusocialité, et de la dynamique évolutive d'une réversion. La modélisation mathématique permet de baliser ce champ de recherche empirique, en identifiant trois mécanismes de l'inversion du bilan des pressions de sélection s'exerçant sur le caractère altruiste :

- une modification des pressions de sélection suite à un changement des conditions environnementales ;
- le changement d'attracteur écologique du système (Dercole *et al.* 2002), associé par exemple à un effet Allee ;
- l'évolution adaptative conjointe d'autres caractères phénotypiques.

13.8.2 Le rôle des changements environnementaux

Un changement environnemental peut conduire à une diminution des bénéfices directs de la coopération, par exemple par l'intermédiaire des ressources si la coopération procure des avantages pour le nourrissement, et des bénéfices indirects, par exemple en favorisant un plus fort mélange génétique dans la population. Un tel scénario pourrait expliquer la perte de la socialité chez certains insectes, dont la structure sociale peut varier le long de grands gradients climatiques, suggérant que la dynamique adaptative de leur caractère altruiste puisse répondre à des modifications climatiques globales (Danforth et Eickwort 1997, Eickwort *et al.* 1996). Un exemple de perte d'un phénotype social chez une myxobactérie a ouvert une porte à de nombreuses investigations expérimentales.

Perte de la socialité chez les myxobactéries

Une approche expérimentale a récemment montré la possibilité d'une perte génétique de la socialité chez la myxobactérie *Myxococcus xanthus*. L'expérience a consisté à maintenir en milieu liquide, homogène et riche plusieurs clones initialement cultivés en milieu solide, hétérogène et appauvri (Velicer *et al.* 1998). Après 10 000 générations, une comparaison entre les souches dérivées et ancestrales fournit une indication de l'évolution ayant eu lieu dans le milieu de culture. Les comparaisons phénotypiques mettent

en évidence une motilité sociale plus faible de la majorité des souches dérivées, une chute de la production de corps de fructification et de la fréquence de sporulation. La caractérisation génotypique des souches dérivées met en parallèle la régression du phénotype social avec la perte d'un système génétique contrôlant la motilité cellulaire. Cependant, l'adaptation des souches dérivées à leur nouveau milieu expérimental semble indépendante de l'intensité de la régression sociale observée. La perte de socialité observée pourrait être le sous-produit de la sélection d'autres fonctions (comme l'alimentation) contribuant plus à l'adaptation, plutôt que le résultat direct de la sélection. Cette expérience démontre que le maintien génétique d'une fonction sociale complexe est fragile et dépend des conditions écologiques. Dans l'environnement hétérogène et appauvri des souches ancestrales, l'apparement et des bénéfices directs pourraient favoriser le maintien de la coopération contre la tricherie (Velicer *et al.* 2000). Dans un environnement homogène et enrichi, les coûts à la coopération dépasseraient ces bénéfices et faciliteraient l'évolution de types asociaux (Velicer *et al.* 1998).

13.8.3 L'intervention d'effets Allee et leurs conséquences évolutives

Une population peut se stabiliser dans des états écologiques différents, répondant à la contingence des conditions initiales – par exemple l'état de la population au moment de sa fondation. Étudiant l'évolution d'un caractère individuel déterminant la capacité compétitive, Dercole *et al.* (2002) ont montré que le bilan des pressions de sélection s'exerçant sur ce trait pouvait s'inverser selon l'état écologique de la population. En l'occurrence, pour chaque valeur du caractère, le système écologique est typiquement bistable, c'est-à-dire que la population considérée peut se trouver dans deux états écologiques distincts : un état de haute densité ou un état de basse densité. Pour un même état phénotypique, les pressions de sélection favorisent soit l'augmentation du trait, soit sa diminution, selon l'état écologique de la population (haute ou basse densité, respectivement). Cependant, des valeurs seuil du trait marquent les bornes phénotypiques au-delà desquelles il n'existe plus qu'un seul état écologique possible – l'état de haute densité pour de très faibles valeurs du trait, l'état de basse densité pour de très fortes valeurs du trait. Partant d'un état ancestral de basse densité associé à une valeur inter-

médiaire du trait, celui-ci évolue donc vers de plus faibles valeurs jusqu'au moment où l'état écologique de faible densité cesse d'exister ; la population se stabilise alors rapidement à son état de forte densité et la dynamique adaptative s'inverse : il y a maintenant sélection pour de plus fortes valeurs du trait. Un tel processus adaptatif peut converger vers une valeur évolutivement stable du trait, ou maintenir la population dans un régime cyclique perpétuel, constitué de réversions adaptatives chroniques.

Ce phénomène général se retrouve dans la dynamique adaptative de l'altruisme inconditionnel (Le Galliard *et al.* 2003). En effet, le comportement altruiste induit généralement une bistabilité écologique : pour une valeur fixée de l'investissement individuel dans l'altruisme, la viabilité de la population dépend de l'effectif fondateur. Une population fondée avec un nombre insuffisant d'individus s'éteint par l'impact d'un effet Allee. Les mécanismes d'un tel effet Allee ont été discutés pour les vertébrés à reproduction coopérative obligatoire où ils impliquent le manque de partenaires pour établir un niveau de coopération suffisant (Courchamp *et al.* 1999a, 1999b). Au contraire, si l'effectif initial est suffisant, la population se stabilise dans un état écologique viable. Le Galliard *et al.* (2003) ont montré que chez certains organismes, cette bistabilité écologique était perdue en dessous d'un certain seuil sur le degré individuel d'altruisme ne laissant à la population que la perspective d'une extinction. De plus, au-dessus de ce seuil, les pressions de sélection favorisent une réduction de l'altruisme ! Une population initialement viable et coopérative se voit donc entraînée par la dynamique adaptative du caractère altruiste vers l'extinction, exemple d'un « suicide évolutif » (Ferrière 2000) qui implique la perte d'une population, voire d'un taxon, sociale. Les conditions d'un tel suicide évolutif peuvent se trouver réunies à la suite d'un changement global des conditions environnementales.

13.8.4 Évolution multidimensionnelle

L'évolution de la coopération par altruisme s'accompagne de nouvelles conditions génétiques et écologiques (Avilés 1999) qui peuvent se répercuter sur l'évolution de toute la suite des caractères adaptatifs de l'espèce. Par exemple, les forces sélectives qui s'exercent sur le caractère altruiste visent aussi la sex-ratio ou la dispersion, et leur intensité dépend elle-même des valeurs de l'ensemble de ces caractères.

Ainsi, l'état social d'une population peut être soumis à une pression de sélection radicalement différente selon les valeurs des autres caractères adaptatifs représentées dans la population.

Par exemple, le modèle développé par Hamilton (1964a, 1964b, 1972) pour l'évolution de l'altruisme de reproduction chez les hyménoptères haplo-diploïdes (paragraphe 13.5.3) ne tient pas compte de la sex-ratio de la population. Trivers et Hare (1976) ont montré que (1) les ouvrières bénéficient de l'élevage de sœurs plutôt que de filles, du fait de l'asymétrie d'apparentement; (2) mais qu'en revanche elles bénéficient de l'élevage de fils plutôt que de frères. Ainsi, dans une population à la sex-ratio primaire équilibrée et où une ouvrière (appariée) produirait seule le même nombre de descendants qu'une reproductrice, la valeur sélective inclusive de la stratégie de coopération égale celle de la reproduction égoïste (Trivers et Hare 1976, Grafen 1986). Comme Trivers et Hare (1976) l'ont noté, la coopération peut cependant prendre le dessus si les ouvrières sont capables de biaiser la sex-ratio en faveur des femelles. Par exemple, dans une population d'une espèce sociale haplo-diploïde monogynandrique, avec un contrôle par les ouvrières de la sex-ratio et pour un même coût de production des mâles et des femelles, on prédit une sex-ratio évolutivement stable de trois femelles pour un mâle dans la colonie (chapitre 11). Dans ces conditions, l'évolution de la coopération reste possible, et est explorée en détail par Crozier et Pamilo (1996). Dans d'autres situations, comme le cas d'un contrôle par la reine de la sex-ratio, des limitations sur le biais femelle

dans la colonie vont compenser l'asymétrie génétique et défavoriser la coopération entre sœurs.

CONCLUSIONS

Près de cent cinquante ans après les premières notes de Darwin, quarante ans après qu'Hamilton a jeté les bases d'une théorie de l'évolution de l'altruisme, et plus de trente ans après que Wilson a donné ses lettres de noblesse à la sociobiologie (voir encart 13.6 et le chapitre 1), force est de reconnaître que l'identification même des comportements altruistes demeure problématique (Clutton-Brock 2002). Cela n'est pas lié au fait que la théorie ne nous a pas permis de progresser grandement dans notre approche analytique de ces comportements. Plus précisément, en mettant en lumière les pressions de sélection susceptibles de les affecter, la modélisation nous a forcé à dresser des bilans plus fins des coûts et bénéfices impliqués, qui sous-tendent la définition même de l'altruisme. On s'accorde aujourd'hui à reconnaître que les bénéfices directs et les coûts indirects des comportements altruistes ont été sous-estimés (Cockburn 1998, West *et al.* 2002) et que l'ensemble des coûts et bénéfices dépend d'un contexte écologique et génétique qui ne peut être ignoré. Le phénomène de la reproduction coopérative chez les oiseaux offre sans doute le meilleur matériel d'une telle étude économique de l'altruisme, qui se voit aujourd'hui replacée dans le cadre plus général de l'analyse comparative de suites de caractères comportementaux et démographiques (Arnold et Owens 1998, 1999).

Encart 13.6

Biologie et altruisme : bref historique

Darwin et les insectes sociaux. La théorie darwinienne classique propose une vision compétitive du monde – la « lutte pour la vie ». Les descriptions de comportements coopératifs par des contemporains de Charles Darwin auraient dû lever un obstacle majeur à la théorie de la sélection naturelle. Une lecture précise des textes de Darwin indique cependant que le « problème de la coopération » y est effectivement traité, mais avec une forte ambiguïté (Cronin 1991).

À de nombreuses reprises, Darwin se montre incapable d'évaluer les coûts associés à un comportement altruiste (Darwin 1859). Par exemple,

la stérilité des castes ouvrières des insectes sociaux, qui est un altruisme de reproduction, ne perturbe pas fondamentalement Darwin (Darwin 1859, p. 234-263). Darwin est plus fondamentalement gêné par un problème d'hérédité : comment une différenciation morphologique entre castes stériles et castes fertiles peut-elle évoluer en l'absence de transmission des caractères acquis chez la caste stérile ? Il assimile parfois la stérilité des ouvrières à une difficulté préliminaire : « L'explication de la stérilité des ouvrières est une difficulté, mais pas plus que toute autre modification frappante de structure [...]. Si de tels

insectes ont été sociaux et qu'il ait été profitable à la *communauté* qu'une proportion de la descendance soit capable de travailler, mais incapable de procréer, cela ne pose pas de problème sérieux à la sélection naturelle. » (Darwin 1859, emphase par les auteurs). L'explication de l'altruisme des ouvrières chez Darwin fait appel à de la sélection naturelle au niveau d'un groupe : « Nous pouvons voir l'intérêt à produire des castes stériles pour la *communauté* sociale d'insectes, de la même façon que la division du travail est utile à l'homme civilisé. » (Darwin 1859, emphase par les auteurs). On retrouvera les séquelles de cette explication dans les courants néodarwiniens et chez les premiers éthologues (Wynne Edwards 1962, par exemple).

Plus tard, dans son ouvrage sur la sélection sexuelle et les comportements humains, Darwin identifie clairement des comportements altruistes, et évoque les problèmes d'interprétation qu'ils posent pour un mécanisme de sélection naturelle agissant au niveau individuel (Darwin 1871 première partie « Sur la descendance de l'homme », chapitres 3 et 5). Pour autant, il n'en fournit pas d'explication convaincante ou s'en remet à nouveau à des explications par la sélection au niveau de la communauté ou du groupe (Hamilton 1972). Parfois, Darwin suggère aussi la possibilité d'une sélection de l'altruisme au niveau de la famille : « La sélection peut être appliquée à la *famille*, de même qu'à l'individu [...]. Par la sélection continue et prolongée des parents fertiles qui produisent le plus de descendants stériles avec la modification favorable, tous les individus stériles ont fini par porter cette modification. » (Darwin 1859, emphase par les auteurs). Cette explication ressemble à l'argumentation embryonnaire d'une théorie de l'altruisme entre apparentés qui sera développée un siècle plus tard (Hamilton 1964a).

Néodarwinisme, bien de l'espèce ou égoïsme des gènes ? L'étude de l'altruisme dans le cadre de la théorie néodarwinienne de l'évolution est plus complexe, parce que ce mouvement du début du XX^e siècle inclut de nombreuses écoles de pensée. Pour la majorité des écologistes de cette époque, la coopération s'érige en standard du monde vivant, et s'explique parce qu'elle favorise le groupe

ou l'espèce. Cette vision opposée au modèle compétitif darwinien trouve son origine dans l'écologie des communautés et la biologie des populations. Ainsi, pour l'écologiste Clements (1916), l'écosystème fonctionne comme un individu, les espèces étant assimilées à des organes qui coopèrent, se développent et meurent avec l'écosystème. Les démographes Allee *et al.* (1949) décrivent les populations comme des organismes, avec des propriétés de régulation et d'organisation. Au contraire, l'éthologie s'intéresse peu aux comportements altruistes, comme en témoignent les écrits de deux de ses pères fondateurs (Tinbergen 1951, Tinbergen 1964, Lorenz 1966). Tinbergen (1951) distingue les instincts bénéfiques à l'individu, « éléments individuels », des instincts bénéfiques au groupe mais non à l'individu, « éléments sociaux », dont il propose une classification. Et de conclure alors : « Pour résumer cette investigation des comportements sociaux, et bien que leurs mécanismes aient été démontrés expérimentalement dans un faible nombre de situations, il est aisé de conclure que ce sont des adaptations servant à promouvoir la coopération entre individus de la même espèce pour le bénéfice du groupe » (Tinbergen 1951, chapitre VII). Au travers de ses multiples avatars, ce consensus, fondé sur un bénéfice de la coopération pour le groupe ou l'espèce, ne trouve pas d'opposition jusqu'à la publication de l'ouvrage de Wynne-Edwards (1962) qui, par son excès, généra la nécessité d'une réflexion de fond sur la question.

Ces explications au niveau du groupe provoquent alors de vifs débats qui les remettent en cause au profit d'explications par la sélection individuelle (Fisher 1930, Williams 1966, Trivers 1971, Dawkins 1976, Axelrod et Hamilton 1981), la sélection de parentèle (Haldane 1955, Hamilton 1964a, Hamilton 1964b, Hamilton 1972) et la sélection à niveaux multiples (Michod 1999). Par exemple, des travaux mettent en lumière la difficulté pour un caractère désavantageant l'individu de se fixer dans une population par l'intermédiaire d'un seul bénéfice pour le groupe ou pour l'espèce (Dawkins 1976). L'explication tient au fait que la sélection est beaucoup plus rapide entre individus à l'intérieur d'une population qu'entre populations (Gouyon *et al.* 1997, Williams 1966).

La fragilité d'un programme adaptationniste de la biologie des comportements sociaux, tel qu'il fut conçu par Wilson (1975), a longtemps tenu à la méconnaissance des bases génétiques des caractères considérés, et l'appréhension insuffisante qui était faite de leur plasticité. La génétique moléculaire des insectes sociaux et de certains microorganismes et l'étude expérimentale de leur comportement en interaction avec leur environnement, ont permis de franchir des pas décisifs en la matière (Keller et Chapuisat 1999, Crespi 2001). Seuls, quelques commentateurs de bas étage, prétendent philosophes et guère scientifiques, ignorant du mouvement de la biologie, continuent de décrier aujourd'hui ce qu'est devenue la sociobiologie de Wilson – *une écologie comportementale de la socialité dotée de bases mathématiques et expérimentales solides, dont les avancées sont parmi les plus marquantes et les plus spectaculaires de la recherche sur l'évolution du vivant*.

L'écologie comportementale de la socialité a désormais dépassé les limites de la biologie animale pour trouver les avatars de son objet d'étude à tous les niveaux d'organisation du vivant – du niveau moléculaire de l'information génétique, jusqu'au niveau sociétal de la communication humaine – et fournir les clés ultimes de l'existence même de ces niveaux (Maynard Smith et Szathmary 1995). La coopération permet l'émergence d'unités intégrées capables de répliquer, au niveau desquelles sont transférés les conflits que le fonctionnement coopératif excite entre individus (Dawkins 1976). Reconnaître l'action de la sélection naturelle sur une hiérarchie de niveaux biotiques est ainsi devenu fondamental pour aborder la régulation des conflits qui minent tout système vivant. Cette notion de régulation n'est probablement pas, d'ailleurs, le concept le plus approprié pour décrire le maintien précaire d'une activité coopérative soumise au perpétuel assaut d'éléments égoïstes, sans cesse renouvelés et gérés dans les limites qu'autorisent les mécanismes de reconnaissance, de répression et de domestication.

Si Darwin posa le problème de l'action spéciationniste de l'évolution, Buss (1987), Maynard Smith et Szathmary (1995) et Michod (1999) ont fait de l'évolution de la coopération la question centrale d'une biologie de la complexification. Deux problèmes pas forcément séparés d'ailleurs, si l'on suit Margulis et Dorion (2002) dans leur interprétation de la spéciation comme résultat d'une coopération entre génomes...

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- AXELROD R. et HAMILTON W.D. – 1981, The evolution of cooperation. *Science*, n° 211, p. 1390-1396.
- CHARNOV E.L. et KREBS J.R. – 1975, The evolution of alarm calls : altruism or manipulation? *The American Naturalist*, n° 109, p. 107-112.
- CLUTTON-BROCK T. – 2002, Breeding together : kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, n° 296, p. 69-72.
- COCKBURN A. – 1991, *An introduction to evolutionary ecology*. Oxford, Blackwell Science.
- COURCHAMP F., CLUTTON-BROCK T. et GRENFELL B. – 1999, Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 405-410.
- EMLÉN S.T. – 1982, The evolution of helping, I: An ecological constraints model. *The American Naturalist*, n° 119, p. 29-39.
- EMLÉN S.T. – 1997, « Predicting family dynamics in social vertebrates », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural ecology : an evolutionary approach*, p. 228-253. Oxford, Blackwell Science.
- FERRIÈRE R. – 1998, Help and you shall be helped. *Nature*, n° 393, p. 517-518.
- FERRIÈRE R., BRONSTEIN J.L., RINALDI S., LAW R. et GAUDUCHON M. – 2002, Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society. London B*, n° 269, p. 773-780.
- GOUYON P.-H., HENRY J.-P. et ARNOULD J. – 1997, *Les avatars du gène*. Paris, Belin.
- GRIFFIN A.S. et WEST S.A. – 2002, Kin selection : fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 17, p. 15-21.
- KELLER (L.) 1997, Indiscriminate altruism : unduly nice parents and siblings. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p.99-103.
- KOMDEUR J. et HATCHWELL B.J. – 1999, Kin recognition : function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p.237-241.
- LE GALLIARD J.-F., FERRIÈRE R. et DIECKMANN U. – 2003, The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution*, n° 57(1), p. 1-17.
- MAYNARD SMITH J. et SZATHMARY E. – 1995, *The major transitions in evolution*. Oxford University Press.
- MICHOD R.E. – 1999, *Darwinian dynamics – Evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton, Princeton University Press.
- MILINSKI, M. SEMMANN D. et KRAMBECK H.-J. – 2002, Reputation helps solve the 'tragedy of the commons', *Nature*, n° 415, p. 424-426.

MONNIN T., RATNIEKS F.L.W., JONES G.R. et BEARD R. – 2002, Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*, n° 419, p. 61-65.

NOWAK M.A. et SIGMUND K. – 1998, Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, n° 393, p. 573-577.

SHERMAN P.W., REEVE H.K. et PFENNIG D.W. – 1997, « Recognition systems », dans Krebs J.R. et Davies N.B., *Behavioural ecology : an evolutionary approach*, p. 69-96. Oxford, Blackwell Science.

WEDEKIND C. et MILINSKI M. – 2000, Cooperation through image scoring in humans. *Science*, n° 288, p. 850-852.

WILSON E.O. – 1975, *Sociobiology : the new synthesis*, Cambridge, Harvard University Press.

ZAHAVI A. et ZAHAVI A. – 1997, *The Handicap Principle : a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford, Oxford University Press.

QUESTIONS

1. Construisez la valeur sélective inclusive complète du comportement décrit à l'aide de la figure 13.3, et déduisez-en une règle économique simple pour l'évolution de l'altruisme envisagée dans la section 13.4.
2. Déduisez des paramètres de la matrice du jeu décrit dans l'encart 13.3 les règles pour la stabilité évolutive des deux stratégies et la dynamique en temps discret de la population de coopérateurs dans un milieu homogène.

Le rangement des valeurs des gains permet de déterminer la stabilité évolutive d'une stratégie du jeu, qui décrit la résistance d'une stratégie établie à l'invasion de la stratégie alternative : (1) lorsque $R > T$ ou $R = T$ et $P < S$ la coopération est évolutivement stable, et lorsque $P > S$ ou $P = S$ et $R < T$ l'égoïsme est évolutivement stable ; (2) lorsque $R = T$ et $P = S$ la coopération et l'égoïsme sont évolutivement neutres et (3) lorsque $R < T$ la coopération est évolutivement instable et lorsque $P < S$ l'égoïsme est évolutivement instable. Par ailleurs, si on désigne par $p(t)$ la fréquence relative des individus coopérateurs dans une population bien mélangée des stratégies C et D, l'équation des réplicateurs décrit la dynamique de la population des coopérateurs comme :

$$p(t+1) = \frac{Rp(t) + S[1 - p(t)]}{p(t)\{Rp(t) + S[1 - p(t)]\} + [1 - p(t)]\{Tp(t) + P[1 - p(t)]\}} p(t)$$

3. Considérez une extension du jeu de l'encart 13.3 à une population structurée dans l'espace. Quelles sont les prédictions évolutives dans ce contexte ?
4. Discuter de la différence entre reconnaissance et discrimination des partenaires (Encart 13.4). Quelles sont les conséquences pour l'interprétation des résultats expérimentaux ?
5. L'article de Zahavi (1995) donne une description très atypique du problème de la coopération. À l'aide de cet article, soulevez les contradictions de l'argumentation de Zahavi quand il présente la théorie de la sélection de parentèle et sa propre théorie du handicap. Plus généralement, jugez de la pertinence scientifique de la structure du texte de Zahavi et de la neutralité de l'auteur dans son texte.

Les réponses critiques de Pomiankowski et Iwasa (1998) et de Wright (1999) peuvent servir de correction à ce problème.

Communication et évolution des signaux

14.1 INTRODUCTION

Nous avons vu à maintes reprises depuis le début de cet ouvrage l'importance dans les processus évolutifs de l'**information** et du **partage de l'information** entre individus. Dans tous les cas, ces informations portaient sur l'état de l'environnement, ce terme étant pris dans son acception la plus large, c'est-à-dire tout ce qui peut influencer la vie de l'individu, congénères inclus. Une fois collectées, ces informations sont traitées et utilisées par les individus pour prendre des décisions en fonction des conditions ainsi évaluées.

Le présent chapitre s'attache à l'étude de la nature même des processus impliqués dans l'émission, intentionnelle ou non, et la réception de l'information. C'est ce que l'on peut dans un premier temps appeler la **communication**. Après une introduction rapide, une première partie présente les divers concepts nécessaires à l'étude de la communication. Une seconde partie développe les contraintes physiques liées à l'utilisation de tel ou tel canal sensoriel. En effet, ces contraintes jouent un rôle essentiel dans l'évolution de telle ou telle forme de communication compte tenu de l'état de l'environnement. Nous concluons ce chapitre par une réflexion rapide sur les problèmes évolutifs posés par l'évolution de la communication. En effet, peut-être plus que tout autre domaine de l'écologie comportementale, la communication offre la possibilité de tricheries, certains individus exploitant la coopération d'autres individus. Nous ne développerons cependant pas ce sujet dans la mesure où la problématique serait très voisine de celle du jeu producteur-chapardeur développé au chapitre 6 et de la coopération expliquée au chapitre 13.

La communication animale a toujours constitué un thème central pour les éthologues, puis pour les psychologues, les écologistes du comportement et les neurophysiologistes. Depuis longtemps l'homme a reconnu dans le chant des oiseaux, le brame du cerf ou le houspillage du renard par les corneilles l'existence d'informations utilisées par les partenaires sexuels, les mâles compétiteurs et les prédateurs. L'étude de la manière dont les animaux communiquent, de l'élaboration des signaux, le tout en relation étroite avec la physiologie et l'écologie sensorielle, apporte beaucoup d'enseignements sur les mécanismes de l'évolution.

En premier lieu, le développement de la socialité a reposé d'une manière ou d'une autre sur celui de la communication. La formation et le fonctionnement des sociétés animales dépendent de l'échange d'informations pour la cohésion du groupe, la relation avec les autres espèces, et impliquent la prise permanente d'informations sur l'environnement. Nous avons déjà vu que la nature de l'information peut être très diverse. Elle peut en particulier exprimer de nombreux états ou motivations vis-à-vis de récepteurs aussi variés que des congénères, des prédateurs ou des proies. Son contenu est souvent le résultat d'un compromis entre sélections naturelle et sexuelle, et la valeur de l'information doit donc être mesurée en termes de coûts et de bénéfices. Enfin, nous savons que les stratégies des autres membres du groupe influencent beaucoup les produits des jeux évolutifs, et le plus souvent, la modélisation des stratégies adaptatives implique l'utilisation de la théorie des jeux.

En second lieu, la nature et l'étendue de la communication nous informent sur des principes évolutifs très généraux. Par exemple, à cause de l'inertie phylogénétique, l'analyse comparative des systèmes d'émission et de réception des signaux a permis de

préciser les relations phylogénétiques entre les espèces. Les signaux sont aussi le résultat de multiples adaptations à l'environnement : les propriétés physiques de l'environnement et les prédateurs exercent d'importantes contraintes sur la nature et la forme des signaux. De ce fait, l'étude des signaux de communication constitue une importante source d'information sur la sélection naturelle.

En troisième lieu, la communication est une des composantes premières permettant l'apparition d'une transmission culturelle, celle-ci conduisant à la transmission héréditaire d'informations entre générations en parallèle avec la transmission génétique (voir le chapitre 2, paragraphe 3). Il est donc nécessaire de prendre en compte le processus même de communication pour pouvoir comprendre le poids relatif de toute transmission culturelle dans les processus évolutifs.

Enfin, de par leur vocation de communication à distance, les signaux sont d'une grande utilité pour les chercheurs et les gestionnaires de la nature pour le recensement des espèces, l'évaluation de l'état des milieux par la diversité d'espèces indicatrices, ou la lutte contre les pullulations de parasites.

14.2 LES CONCEPTS DE L'ÉTUDE DE LA COMMUNICATION

14.2.1 Les différentes manières de concevoir la communication

La définition scientifique de la communication varie beaucoup au cours du temps et selon les auteurs (Figure 14.1).

On appelle communication toute interaction entre un individu émetteur qui délivre une information à un individu récepteur qui l'utilise pour prendre une décision. C'est la communication au sens large. Cependant, une définition plus stricte ajoute deux conditions à cette définition. La première est celle de l'intentionnalité de l'émetteur, ce qui signifie non pas qu'il soit conscient de la décision mais qu'il bénéficie en termes d'aptitude phénotypique de l'émission du signal. La seconde concerne le bénéfice du récepteur : la communication doit être honnête pour que le récepteur puisse aussi bénéficier de l'usage de cette information afin de prendre une décision plus éclairée. Lorsque ces deux conditions sont remplies, on parle de communication vraie (Marler 1977). Cependant, des informations peuvent être produites par inadvertance par des proies

et détectées par leurs prédateurs. Ces informations qui ne bénéficient pas à l'émetteur sont appelées indices, alors que celles bénéficiant à l'émetteur sont appelées signaux. Les définitions récentes de la communication ne considèrent que l'un ou l'autre des critères de bénéfice pour l'émetteur ou pour le récepteur, mais en fait de nombreuses études invoquent implicitement les deux critères.

Souvent, lors d'une communication, l'intérêt des deux parties diffère et donne lieu à différentes formes de communication. Par exemple, dans une situation où l'émetteur n'a pas avantage à partager l'information qu'il possède, on peut observer une forme de **désinformation** de la part de l'émetteur au détriment du récepteur. De son côté, le récepteur peut ajuster sa sensibilité au signal d'un émetteur en fonction de l'avantage procuré par l'usage de cette information. On parle d'**exploitation** lorsqu'un individu non impliqué dans une action ou une interaction utilise l'information véhiculée par les indices ou signaux émis pour en tirer profit aux dépens des acteurs de l'action ou de l'interaction. Lorsque le récepteur extrait de l'information à partir d'une interaction à laquelle il ne participe pas, on parle d'**indiscrétion** (en anglais, *eavesdropping*). En général, au contraire de l'exploitation, l'indiscrétion n'implique pas de coût direct pour l'émetteur.

La communication a longtemps été restreinte au domaine intraspécifique, mais rares sont les scientifiques qui défendent encore cette thèse. La plupart reconnaissent par exemple que des cris d'alarme d'une espèce peuvent être utilisés par d'autres espèces pour éviter les prédateurs (Cheney et Seyfarth 1985). Dans ce cas, la désinformation peut éventuellement évoluer (Munn 1986, Møller 1988a). On distingue aussi les signaux de communication sous forme d'états ou d'événements (Green et Marler 1979). Les **états** sont des signaux perceptibles en permanence, comme les plumages colorés et les odeurs corporelles persistantes. Les **événements** sont produits pendant de courts instants, comme les chants, les cris d'alarme, les décharges électriques ou les bouffées odoriférantes. Enfin, l'expression **autocommunication** recouvre l'écholocation et l'électrolocation et peut être interprétée comme une forme raffinée de détection des indices. Cependant, l'évolution des signaux d'autocommunication répondant aux lois générales de la communication est aussi abordée dans ce chapitre.

La communication au sens large inclut l'échange intentionnel ou non d'information, au sein d'une même espèce et entre espèces, ainsi que la collecte d'informations sur la valeur de l'environnement et

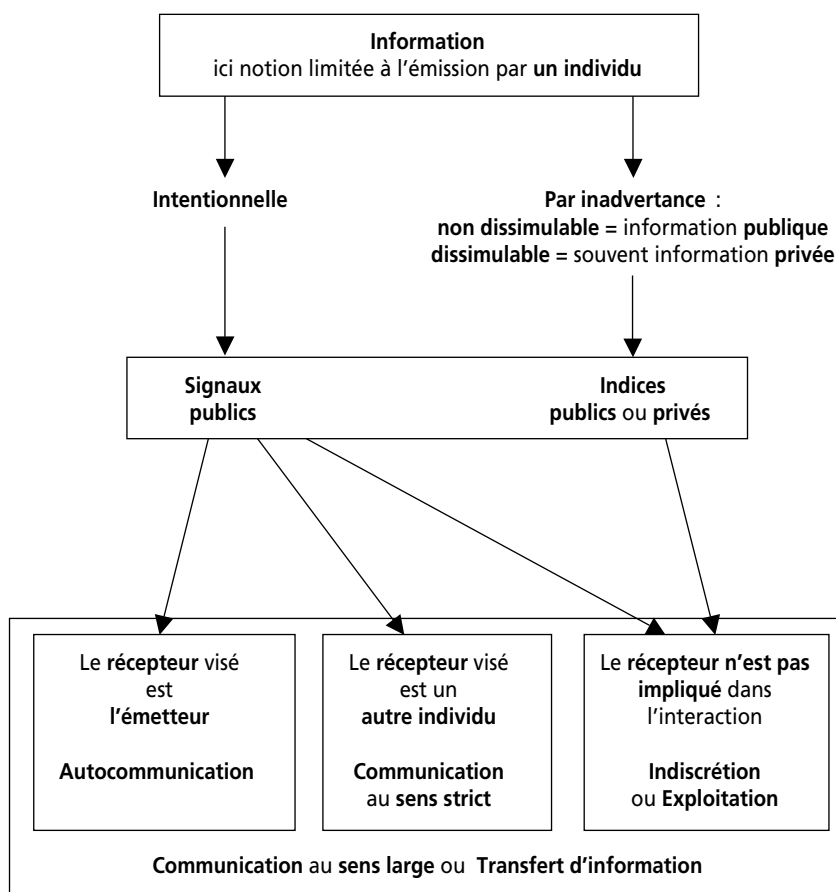


Figure 14.1 Relations entre les diverses conceptions de la communication.
Certains des termes utilisés dans cette figure sont définis dans le chapitre 12.

l'autocommunication (Bradbury et Vehrencamp 1998). Le terme de **transfert d'information** que l'on trouve aussi dans la littérature est encore plus général que la communication au sens large car il désigne toute situation où des informations passent entre individus, sans aucun préjugé sur les bénéfices des partenaires de l'interaction.

14.2.2 Sélection naturelle et sexuelle des signaux

Pour se signaler efficacement, un être vivant a tout intérêt à développer des signaux puissants très faciles à détecter, comme des colorations vives sur tout le corps ou au niveau des fleurs, des chants puissants faciles à localiser, des odeurs tenaces. Bien évidemment, des contraintes énergétiques et environnementales limitent le développement de ces signaux. Par exemple, un oiseau doit acquérir suffisamment de pigments pour colorer ses plumes, ce qui implique de bonnes capacités d'approvisionnement. De

même, dans le cas d'un signal acoustique, l'individu doit développer la taille de son appareil vocal. De plus, les caractéristiques de l'environnement peuvent contraindre la transmission des signaux et en restreindre grandement les possibilités d'évolution. D'autre part, produire des signaux puissants, par exemple pour rechercher des partenaires sexuels, expose l'émetteur à une exploitation par des prédateurs. Il existe donc une profonde imbrication des phénomènes de sélection naturelle et sexuelle des signaux, à tel point qu'il est parfois impossible de distinguer lequel des deux modes de sélection est le plus actif. On parle de **sélection naturelle des signaux** pour les signaux procurant un avantage en termes de survie pour l'émetteur. On parle de **sélection sexuelle des signaux** pour les signaux procurant des avantages en termes de succès reproducteur, en incluant les parades nuptiales, le choix du partenaire sexuel, l'accouplement et la fertilisation (Chapitre 9). Cette distinction semble claire, mais nous verrons que la sélection sexuelle des signaux est souvent

contrainte par des paramètres de l'environnement et donc relève aussi de la sélection naturelle. Nous allons maintenant reprendre et illustrer les principaux concepts présentés ci-dessus et résumés dans la figure 14.1.

14.2.3 L'intentionnalité : l'existence d'un bénéfice pour l'émetteur

Le premier critère généralement invoqué pour caractériser la communication au sens strict est celui du bénéfice à l'émetteur : l'émission du signal n'est pas accidentelle mais intervient car la réponse du récepteur affecte positivement l'**aptitude phénotypique** de l'émetteur. Par exemple, le chant d'un passereau au printemps a pour effet d'attirer des partenaires de reproduction potentielles, favorisant ainsi la reproduction de l'émetteur. Dans un tel cas, le chant procure un bénéfice clair pour le mâle chanteur en terme d'aptitude. Il s'agit donc bien d'un **signal** qui participe à une communication au sens strict. En revanche, une souris qui s'alimente produit par inadvertance des sons qu'une chouette peut alors utiliser pour la détecter puis l'attaquer : l'émission sonore non intentionnelle de la souris est un **indice**, traduisant la présence d'une proie potentielle, qui est peut-être **exploitée** par le prédateur. Il ne s'agit donc pas ici d'une **vraie communication**. L'intentionnalité de l'émetteur est donc la principale condition qui distingue **indices** et **signaux**. Cette première condition a des conséquences importantes : les bénéfices de l'émetteur du signal peuvent être accrus s'il peut contrôler la probabilité que le récepteur réponde par un comportement particulièrement attendu.

14.2.4 Exploitation et indiscretion par le récepteur

Il existe de nombreuses situations dans lesquelles indices ou signaux sont exploités par un individu autre que le récepteur visé par le signal et donc indépendamment de l'intentionnalité de l'émetteur. Si cela n'induit pas de coût pour l'émetteur, on parle d'**indiscretion** (*eavesdropping* en anglais; Doutrelant et McGregor 2000, Doutrelant *et al.* 2001, McGregor et Peake 2000), sinon, d'**exploitation** (Figure 14.1). Seuls quelques exemples démontrent clairement l'existence d'une indiscretion ou d'une exploitation par le récepteur. Il peut s'agir aussi bien de relations prédateur-proie ou hôte-parasite que de comportements exprimés dans le contexte de la sélection sexuelle.

a) Des proies exploitées par les prédateurs, des hôtes exploités par les parasites

L'**exploitation d'indices** par des prédateurs est particulièrement fréquente, comme dans l'exemple de la chouette qui détecte une souris par les bruits qu'elle produit en se déplaçant ou en s'alimentant. Des indices très divers peuvent ainsi être utilisés par les prédateurs. Par exemple les faucons crécerelle (*Falco tinnunculus*) détectent les traces d'urine et les fèces laissées par les campagnols (*Microtus agrestis*, figure 14.2).

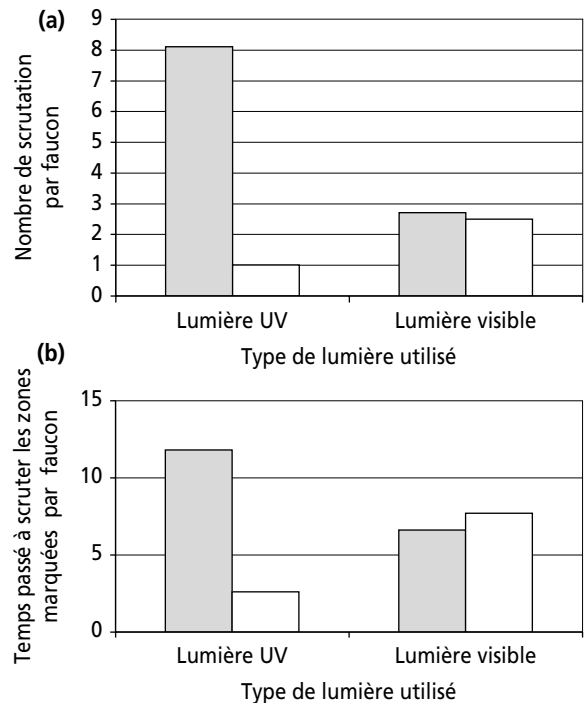


Figure 14.2 Exploitation d'indices de présence des campagnols par les faucons crécerelles.

Le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) repère les zones riches en proies par les indices de l'activité des campagnols (*Microtus agrestis*) réfléchissant dans l'UV, comme les marquages urinaires et les défécations.

(a) Nombre de fois où le faucon scrute les différentes zones en présence ou absence d'ultraviolets selon qu'il y a des marques de rongeur (histogrammes gris) ou non (histogrammes blancs). (b) Temps passé à scruter les deux types de zones en présence ou absence de lumière UV selon la présence (histogrammes gris) ou l'absence (histogrammes blancs) des marques de rongeurs.

Lorsque les zones témoins et marquées par les campagnols sont éclairées par une source de lumière contenant des UV, les faucons surveillent plus assidûment les zones marquées par les campagnols que les zones témoins sans marquage. Cela n'est plus vrai lorsque le dispositif n'est éclairé que par de la lumière visible. D'après Viitala *et al.* (1995).

En effet, les marquages territoriaux des rongeurs sont olfactifs, mais les zones marquées reflètent dans l'ultraviolet (UV) que les faucons crécerelles peuvent percevoir. Une fois qu'ils ont trouvé une densité suffisante d'indices de la présence des proies, les prédateurs focalisent leur chasse sur cette zone qui devient ainsi beaucoup plus profitable qu'une zone prise au hasard. De même, les prédateurs utilisent certains indices de l'apparence visuelle des proies cryptiques sous la forme **d'images de recherche** qui leur permettent d'être beaucoup plus efficaces dans leur activité de prédation.

Il existe aussi de nombreux exemples **d'exploitation de signaux** par des prédateurs, le plus célèbre étant probablement celui des mâles de grenouille tungara *Physalaemus pustulosus* que les chauves-souris prédatrices *Trachops cirrhosus* repèrent grâce à leur chant, particulièrement un des sons qui le compose que les États-Uniens Michael Ryan *et al.* (1982) appellent le « chuck » (prononcer « tchoque ») (Figure 14.3). En réaction à cette exploitation du signal par un prédateur, les mâles réduisent la fréquence d'émission du « chuck », surtout s'ils sont isolés. Mais pourquoi tiennent-ils à utiliser un son si dangereux ? La sélection naturelle ne devrait-elle pas éliminer un son si délétère du répertoire des grenouilles ? Le problème est que les femelles sont aussi préférentiellement attirées par le chant de mâles contenant un « chuck » ; Ryan appelle cet appel le « whine-chuck », (prononcer « ouène-tchoque »). Un mâle qui n'utilise pas de « chuck » à la fin de son « whine » demeure en sécurité mais n'attire pas les femelles, ce qui après tout est l'objectif du chant. En réponse à ce double problème de l'attraction des femelles et des prédateurs les mâles chantent avec peu de « chuck » lorsqu'ils sont seuls mais leurs chants contiennent beaucoup plus de « chuck » lorsqu'ils se regroupent afin de diluer leur risque de prédation (voir chapitre 12).

L'exploitation des signaux par les prédateurs ou les parasitoïdes intervient fréquemment pour les signaux acoustiques, mais aussi pour les signaux visuels ou olfactifs. Par exemple, les mouches parasitoïdes *Euphasiopteryx ochracea* pondent leurs œufs sur les criquets *Gryllus integer* qu'elles localisent par leur chant (Cade 1975 ; figure 14.4). D'autre part, les mâles de criquets silencieux ont moins de risque d'être parasités mais pour contrer le fait qu'ils n'attirent pas les femelles ils se placent à la périphérie des territoires de mâles qui chantent afin d'intercepter les femelles attirées par le mâle chanteur. De plus, l'organe acoustique utilisé par la mouche pour détecter le chant du criquet est remarquablement

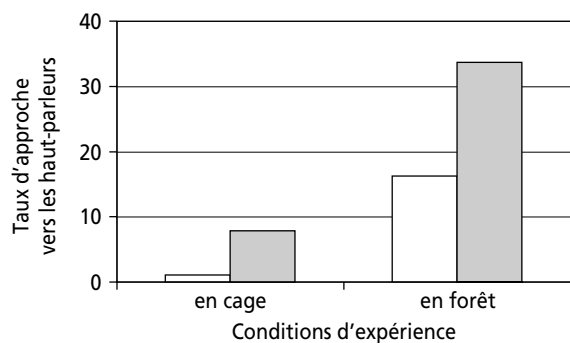


Figure 14.3 Exploitation des signaux sexuels des grenouilles tungara (*Physalaemus pustulosus*) par les chauves-souris prédatrices (*Trachops cirrhosus*).

La chauve-souris prédatrice repère les grenouilles par une composante du chant, appelée « chuck », qui a aussi pour effet d'attirer les femelles. Les chauves-souris approchent plus de haut-parleurs qui diffusent les chants complexes « whine-chuck » (histogramme gris) et moins de ceux qui ne diffusent que le « whine » (histogramme blanc), que ce soit en captivité ou en forêt. D'après Ryan *et al.* (1982).

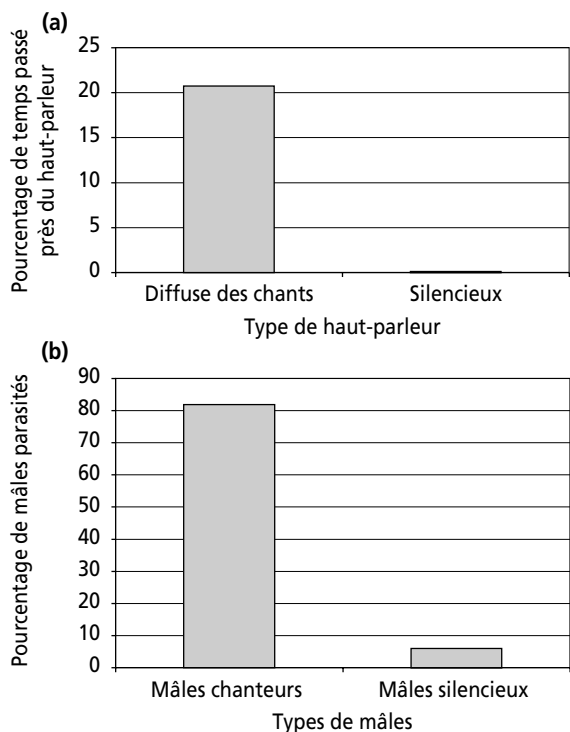


Figure 14.4 Exploitation des signaux des hôtes par les parasitoïdes.

La mouche parasitoïde *Euphasiopteryx ochracea* repère le criquet *Gryllus integer* par son chant, puis pond sa larve qui parasite le criquet. **(a)** Les mouches passent plus de temps auprès de haut-parleurs diffusant des cris de criquets que près de haut-parleurs silencieux. **(b)** Les mâles qui chantent sont beaucoup plus souvent parasités que des mâles mis dans l'impossibilité de chanter. D'après Cade (1975).

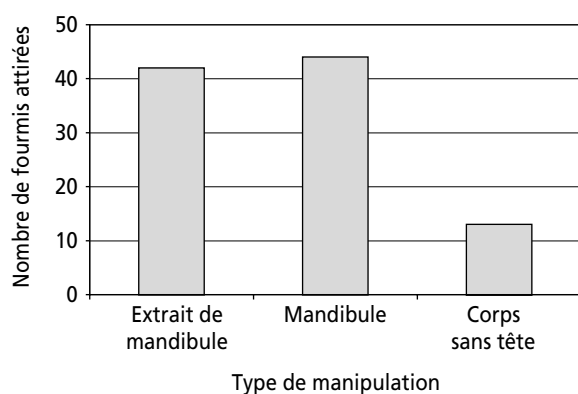


Figure 14.5 Exploitation des signaux des hôtes par les parasitoïdes.

La mouche *Apocephalus paraponerae* repère les fourmis *Paraponera clavata* par l'odeur d'une kétone et d'un alcool, deux molécules produites par leurs glandes mandibulaires. Les produits purifiés sont presque aussi attractifs que les morceaux de mandibules de fourmis, alors que le corps seul est beaucoup moins attractif. Les phéromones des fourmis sont donc exploitées par les mouches pour repérer leur hôte sur lesquels elles pondent ensuite leurs œufs. D'après Feener *et al.* (1996).

convergent avec celui de son hôte. Un autre exemple est celui des mouches *Colcondamyia auditrix* qui repèrent les cigales par leur chant ; les mâles parasités ne peuvent plus chanter, ce qui limite le parasitisme multiple et contraint le comportement reproducteur des mâles. Nous verrons au chapitre 15 que ce changement dans l'allocation des ressources de l'hôte vers la croissance plutôt que la reproduction peut très bien être le résultat d'une manipulation de l'hôte par son parasite. En effet, ce dernier bénéficie directement de l'arrêt de toute reproduction de son hôte, en disposant ainsi de toutes les ressources de l'hôte pour sa propre croissance.

D'autres mouches détectent leurs hôtes par les substances chimiques qu'ils émettent, comme celles des glandes mandibulaires des ouvrières qu'une espèce de fourmi tropicale géante, *Paraponera clavata*, utilise pour recruter d'autres ouvrières et protéger la colonie (Figure 14.5). La mouche parasitoïde *Apocephalus paraponerae* exploite le signal olfactif des phéromones de recrutement des fourmis dont elle dépend pour pondre ses œufs.

L'exploitation d'indices et de signaux est aussi observée entre membres d'une même espèce. Nous en avons vu plusieurs exemples dans les chapitres 6, 7 et 12. On peut très bien regarder un fonctionnement du type de celui proposé dans l'hypothèse du centre d'information comme un processus d'exploit-

tation d'indices non dissimulables émis inopinément par le découvreur d'une ressource temporaire par le suiveur qui donc exploite l'information du découvreur (chapitre 12). En effet, souvent, en suivant le découvreur, le suiveur peut avoir un impact négatif sur l'approvisionnement du découvreur. De même, dans le jeu producteur-chapardeur développé dans le chapitre 6, le chapardeur exploite le producteur.

b) Des congénères indiscrets

L'**indiscrétion**, qui n'intervient pas au détriment de l'émetteur, a seulement été décrite au sein d'une même espèce : chez le rossignol (*Luscinia megarhynchos*; Naguib et Todt 1997), le poisson combattant (*Betta splendens*; Oliveira *et al.* 1998, Doutrelant et McGregor 2000, Doutrelant *et al.* 2001), et la mésange charbonnière (*Parus major*; Otter *et al.* 1999). Des informations importantes peuvent ainsi être extraites par l'observation d'autres individus. Par exemple, chez le poisson combattant, les femelles recherchant un partenaire sexuel observent les interactions agressives entre mâles, et montrent ensuite une préférence pour le mâle qui a gagné les interactions agressives (Figure 14.6). Lorsqu'elles peuvent observer les mâles en train de combattre, les femelles visitent directement le gagnant et affichent plus longtemps leur couleur de sollicitation devant lui que devant le perdant.

Les femelles peuvent donc décoder des signaux qui ne leur sont pas destinés *a priori* et extraire de l'information utile sur la qualité des partenaires sexuels potentiels en observant les échanges de signaux entre mâles. Ainsi, les femelles utilisent-elles différentes formes d'information extraites de l'estimation du succès des partenaires potentiels, c'est-à-dire de l'**information publique** (figure 14.1 et voir le chapitre 12).

D'autre part, Doutrelant *et al.* (2001) soulignent le fait que la présence d'une **audience** de congénères influence fortement l'évolution des comportements et des signaux de communication. Les individus qui forment cette audience peuvent avoir des intérêts différents de ceux du récepteur direct du signal, par exemple le mâle compétiteur dans l'expérience de la figure 14.6, et l'émetteur peut donc aussi avoir intérêt à leur procurer une certaine information envers un éventuel récepteur supplémentaire. Par exemple, lors de l'interaction agressive entre deux mâles de poisson combattant, la présence d'un troisième mâle ne change pas la nature de l'interaction et des signaux de communication agressifs ou rituels émis par les mâles en train de combattre (Figure 14.7). En revanche,

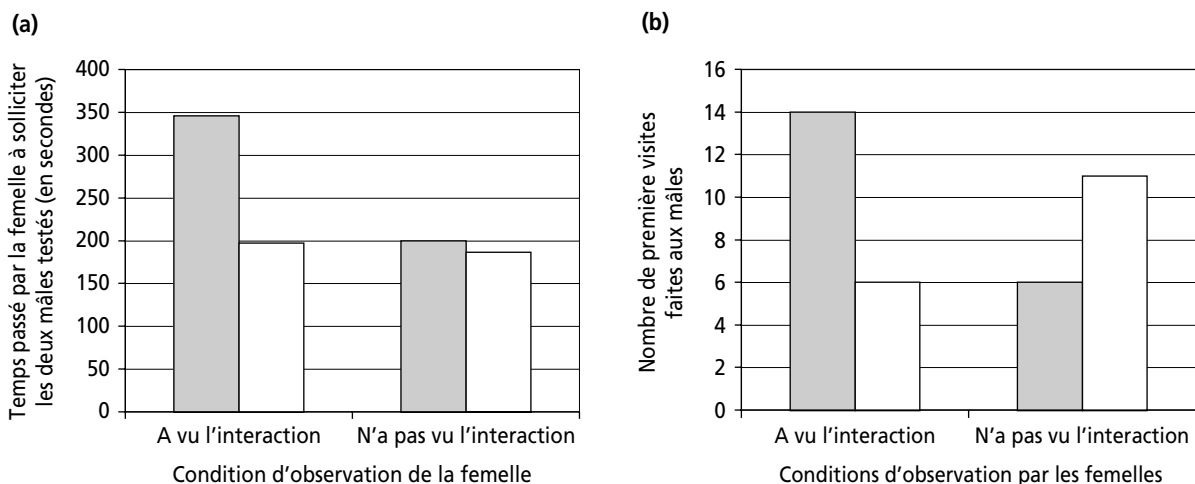
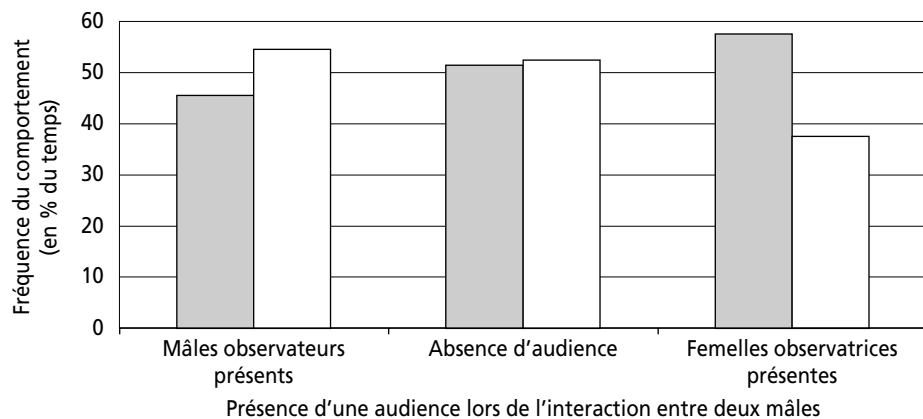


Figure 14.6 Indiscretion des femelles de poisson combattant (*Betta splendens*).

Les femelles de poisson combattant dirigent leur sollicitation de préférence vers le mâle dominant lorsqu'elles ont eu la possibilité d'observer les combats entre mâles. L'expérience était conduite de la sorte : deux mâles étaient mis dans deux compartiments d'un aquarium séparés par une cloison transparente de telle sorte qu'ils se voyaient et pouvaient interagir agressivement. Leurs comportements respectifs permettaient de déterminer le gagnant de l'interaction. Une femelle était située dans un troisième compartiment d'où elle pouvait soit observer les interactions des mâles (cloison transparente), soit ne pouvait pas voir l'issue de l'interaction entre les mâles (cloison opaque). Après l'interaction, les mâles étaient séparés par une cloison opaque, ce qui faisait cesser tout combat, et l'on observait alors le comportement de la femelle envers les deux mâles. Pour vérifier que c'était bien l'observation de l'interaction elle-même qui influençait le choix des femelles, et non une éventuelle différence de comportement entre les mâles ayant gagné et ceux ayant perdu, un témoin a été effectué où la femelle ne pouvait pas observer pendant la phase d'interaction (son compartiment étant séparé de ceux des mâles par une cloison opaque).

(a) Temps passé par la femelle à présenter des couleurs de sollicitation envers le mâle ayant gagné (histogrammes gris) ou perdu (histogrammes blancs). Les femelles sollicitent plus le mâle ayant gagné l'interaction si elles ont pu observer l'interaction entre mâles (test apparié de Wilcoxon, $P = 0,009$), mais pas si l'interaction leur était cachée ($P = 0,67$). Ce résultat n'est pas dû au fait que les mâles se comportent différemment selon qu'ils ont ou non gagné le combat car ce résultat n'était obtenu que si la femelle avait effectivement été témoin de l'interaction entre les mâles. **(b)** De plus, après le combat, la femelle testée visite plus fréquemment en premier le mâle ayant gagné l'interaction (histogrammes gris) que le mâle ayant perdu (histogrammes blancs). De nouveau, ce résultat n'est obtenu que si la femelle a effectivement observé l'interaction entre les mâles. D'après Doutrelant et McGregor (2000).

Figure 14.7
Une audience
de femelles modifie
la communication
entre mâles.



La présence d'une audience de mâles ne modifie pas la communication entre mâles de poisson combattant (*Betta splendens*, partie gauche de la figure, différence non significative). En revanche, en présence d'une audience de femelles (partie droite de la figure), les mâles émettent plus de signaux ritualisés comme les battements de queue ($P = 0,003$) et l'ouverture des opercules ($P = 0,03$) en direction de l'autre mâle et de la femelle (histogrammes gris), et émettent moins de signaux directement agressifs comme le nombre de morsures ($P = 0,016$) et la durée des approches de la paroi ($P = 0,028$) envers l'autre mâle de l'interaction (histogrammes blancs). Modifié d'après Doutrelant et al. (2001).

la présence d'une femelle change le comportement des mâles : ils interagissent moins agressivement et avec des signaux plus voyants qui fournissent à la femelle d'autres indications sur leur qualité. Ces autres informations sont rendues honnêtes par la situation de conflit entre les mâles : tout bluff (voir définition plus loin) envers l'audience femelle exposerait le bluffeur à des représailles violentes de la part du mâle compétiteur. Dans une telle configuration, c'est la présence d'un compétiteur qui assure l'honnêteté des signaux des mâles.

Plus généralement, la majorité des signaux utilisés par les mâles sont voyants ou se transmettent à longue distance, et peuvent donc être reçus à la fois par des compétiteurs (autres mâles) ou par des partenaires sexuelles potentielles. L'effet d'une audience et l'exploitation des signaux sont probablement beaucoup plus répandus qu'on ne l'imagine. Doutrelant *et al.* (2001) proposent aussi que l'aspect classiquement généraliste des signaux émis par les mâles (signaux très souvent utiles à la fois pour la communication entre mâles et entre mâles et femelles), a son origine dans cet effet d'une audience sur le comportement : les signaux sont en fait fréquemment susceptibles d'être reçus et utilisés par les individus des deux sexes. Selon ces auteurs, pour comprendre l'évolution des signaux, il est important de ne plus concevoir la communication comme la seule interaction deux à deux, mais plutôt comme une interaction survenant au sein d'un **réseau de communication** impliquant un certain nombre d'individus aux intérêts divers. C'est probablement l'un des futurs défis de l'étude de la communication de prendre en compte cet important aspect de toute communication.

14.2.5 Sources d'information, décision et réponse comportementale

Au sens strict, la communication implique un transfert d'information par l'intermédiaire d'un signal entre l'émetteur et le récepteur au bénéfice des deux parties, l'acquisition de ces bénéfices étant la fonction même de l'échange d'information. Le récepteur utilise l'information contenue dans le signal pour prendre une décision comportementale. Suivant le contexte, ce signal renseigne le récepteur sur différents aspects de la relation entre individus : l'opposant va-t-il attaquer ? La femelle acceptera-t-elle de s'accoupler ? Il existe différentes réponses discrètes (c'est-à-dire discontinues et exclusives) à chaque question, appelées **conditions alternatives** (par exemple dans un con-

texte agressif, les réponses peuvent être : soit attaque probable, soit 50 % de probabilité d'attaque, soit attaque improbable). L'émetteur module son signal suivant un code qui lie le signal à la condition : les oreilles dressées et les crocs apparents signalent l'agressivité, les oreilles basses la soumission. Avant de prendre une décision comportementale, le récepteur interprète le signal ou fait une **évaluation directe** de la condition en question. Il peut aussi utiliser d'autres sources d'information.

Par exemple, considérons une espèce chez laquelle le couple défend un site de ponte. Supposons que, si un individu sans territoire rencontre un individu défendant un site de reproduction, il puisse l'attaquer et lui voler son territoire s'il est de plus grande taille corporelle. L'intrus pourrait alors évaluer directement la taille de l'individu territorial. Cependant, l'évaluation directe de la condition (dans ce cas la taille) est souvent soit imprécise, soit impossible, soit risquée. Cet intrus peut alors se rabattre vers une des quatre sources secondaires d'information : (1) la **connaissance de la probabilité** de dominer l'interaction (il a découvert qu'il était généralement de plus grande taille et peut donc attaquer) ; (2) l'évaluation à partir d'**indices indirects** (les turbulences produites par l'individu nettoyant son nid fournissent un indice de sa taille) ; (3) l'exploitation d'**amplificateurs** (un trait qui facilite ou rend plus précise l'évaluation directe ou celle d'un indice, par exemple les lignes contrastées qui délimitent le corps du poisson et facilitent l'estimation de sa taille) ; et enfin (4) la réception de **signaux** de communication émis par le résident.

Les actions de l'émetteur peuvent fonctionner comme des signaux, mais il est souvent difficile de dire si un échange d'informations implique ou non un signal. Par exemple, les actions peuvent être **tactiques**, c'est-à-dire qu'elles changent les conditions ambiantes et donc la propriété des actions alternatives que peut exécuter le récepteur avant de prendre sa décision. Une illustration est celle d'un individu territorial qui, lors de l'approche d'un intrus, change de position pour en adopter une facilitant l'attaque : il exécute une action pour influencer la décision du récepteur tout en changeant les conditions de perception de l'action. En revanche, une action de signalisation produit un signal informant sur la condition sans la modifier. En pratique, il est fréquent que les actions aient simultanément une valeur tactique et de signalisation.

Ces distinctions, qui peuvent apparaître subtiles, sont importantes pour élargir le concept de commu-

nication à des comportements qui ne sont pas des signaux. Nous avons décrit ces nuances chez l'émetteur de l'information, mais elles s'appliquent aussi au récepteur. D'une manière générale, la communication ne doit pas être restreinte au processus d'émission/réception/action engendrée par un signal. Elle doit aussi inclure l'estimation de ses chances, des indices, ou des amplificateurs tant qu'un signal joue un rôle, même mineur. Cette notion est primordiale pour mieux comprendre l'évolution des signaux.

14.2.6 La communication et l'honnêteté

La définition la plus stricte de la communication suppose que le récepteur puisse bénéficier de l'apport d'information. Cela implique que l'émetteur lui procure une information fiable et **honnête**, lui permettant de prendre une décision éclairée. Cependant, il existe de nombreuses situations de communication où l'intérêt de l'émetteur et du récepteur divergent suffisamment pour que l'émetteur ait intérêt à fournir au récepteur une information fausse. Par exemple, tout mâle a intérêt à s'accoupler avec autant de femelles que possible indépendamment de sa qualité, optimisant ainsi son aptitude. En revanche, une femelle peut préférer s'accoupler avec un mâle qui remplit certains critères de qualité, traduits par des signaux comme des couleurs corporelles vives, la taille de certains attributs morphologiques ou la vigueur des parades nuptiales. Il y a donc conflit d'intérêt entre mâle et femelle, et certains émetteurs (ici les mâles) peuvent être tentés de fournir des informations erronées sur leur qualité de façon à être choisis par les récepteurs. Par exemple, chez l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*, les mâles en mauvaise condition corporelle ont tout de même tendance à développer leurs signaux colorés bien qu'ils n'aient que de faibles performances reproductrices (Candolin 2000). De tels mâles peuvent manger les pontes des femelles, améliorant leur condition corporelle avant de débiter un nouveau cycle reproducteur. Un tel signalement malhonnête n'intervient que lorsque les conditions environnementales sont défavorables.

Le risque de **mensonge** est inhérent à toute communication. Quand l'émetteur ment au récepteur, on parle de **tromperie** (*deceit* en anglais) ou **tricherie** (*cheating* en anglais). Le mensonge peut prendre de nombreuses formes. Un premier type intervient quand la condition importante au récepteur présente un nombre réduit d'alternatives discrètes (opposées à continues), et que l'émetteur produit un signal qui

trompe le récepteur sur la véracité de cette alternative. Il peut s'agir de l'exemple précédemment décrit de l'oiseau qui émet une fausse alerte produisant la fuite de ses voisins qui lui abandonnent leur nourriture. La fausse alerte est un mensonge. Un second type de tromperie est celui où un émetteur **cache la vérité** au récepteur : il peut s'agir d'un animal isolé qui découvre une source de nourriture mais ne lance pas de cri de ralliement aux autres membres du groupe [voir le paragraphe 12.2.3 (d)]. Un troisième type de tromperie s'exprime pour une variable continue lorsqu'un individu émet un signal plus intense que nécessaire, par exemple le grognement d'un chien qui serait plus intense que ne le justifierait son intention de combattre. Il s'agit dans ce cas d'**exagération** ou de **bluff**. Le bluff peut aussi exister lorsque l'expression du signal est plus faible que ne le justifie l'intention, par exemple un chien qui ne grognerait que faiblement malgré sa forte intention d'attaquer. Nous avons vu plus haut que les **amplificateurs** facilitent l'évaluation de l'émetteur par le récepteur ; la version mensongère d'un amplificateur est appelée **atténuateur** et rend plus difficile l'évaluation, par exemple les lignes ou couleurs disruptives d'un oiseau qui gênent l'estimation de sa taille corporelle. À l'inverse, quand le récepteur ment à l'émetteur, il s'agit d'**exploitation par le récepteur**. Dans ce cas, l'information fournie par l'émetteur est honnête, mais le récepteur l'utilise pour prendre une décision qui lui bénéficie au détriment de l'émetteur.

a) Le principe du handicap

La question de l'honnêteté des signaux est restée pendant longtemps un problème fondamental concernant la communication. En effet, comment un signal peut-il évoluer si les émetteurs ont la possibilité de fausser l'information émise ? Dans un tel contexte, les récepteurs potentiels devraient ignorer le signal, car en fait il ne contient plus vraiment d'information ; en d'autres termes, tenir compte du signal n'apporterait aucun bénéfice au récepteur. Les signaux donnant prise à la tricherie devraient donc disparaître. C'est l'Israélien Amotz Zahavi (1975, 1977) qui a le premier proposé un mécanisme assurant l'honnêteté d'un signal : tout signal coûteux à produire sera par essence honnête car le coût lié à sa production empêche toute tromperie. En effet, un individu en faible condition ne pourra pas supporter le coût de l'émission du signal et ne pourra donc pas envoyer un message au-dessus de ses capacités réelles. Le coût de production du signal assure donc l'honnêteté de



Figure 14.8 Exemples de handicaps : les indicateurs de la taille et de la qualité des mâles.

L'écartement entre les yeux, portés par des extensions de taille variable entre les sexes et entre les mâles, est un indicateur honnête de la taille relative et de l'aptitude compétitive des mâles de mouches *Cyrtodiopsis whitei*. Les mâles combattent avec leurs pattes mais pas avec leur tête ou leurs yeux. Photographie gracieusement fournie par Mark Moffett.

l'information véhiculée par le signal, car seuls les individus en bonne condition physique peuvent en supporter ce coût. C'est ce que l'on appelle le **principe du handicap**. Ce principe, dont l'énoncé verbal peut paraître simple, a en fait provoqué de nombreuses réactions. Ce n'est en fait qu'avec les formalisations mathématiques de Pomiankowski (1987a) et Grafen (1990a et d) que le bien-fondé évolutif de ce principe a été démontré.

b) Exemples de handicaps

De nombreuses informations ou signaux sont des **indicateurs honnêtes** de la qualité des émetteurs. Par exemple, il existe une relation étroite entre la taille corporelle, la masse musculaire, et la force chez des espèces animales très différentes (Le Boeuf 1974, Whitham 1979, Dodson 1997). La grande taille de certains attributs est coûteuse à produire, voir à transporter, difficile à imiter par des individus petits ou faibles, et informe donc honnêtement les rivaux sur la taille et la capacité à combattre : il peut s'agir des bois de cerf (Clutton-Brock *et al.* 1979), de sortes de cornes ou de l'écartement entre les yeux de certaines espèces de mouches de Malaisie et de Nouvelle-Guinée

(Wilkinson et Reillo 1994, Wilkinson et Dodson 1997 ; figure 14.8).

De la même manière, le brame du cerf ou le croassement du crapaud sont des signaux honnêtes de la condition corporelle des mâles. Seuls les cerfs en excellente condition peuvent bramer pendant de longues périodes en cessant quasiment de s'alimenter (Clutton-Brock et Albon 1979). Seuls les plus gros crapauds peuvent coasser dans les notes basses ; les coassements graves sont donc des signaux honnêtes de la taille corporelle des crapauds et permettent à deux rivaux d'évaluer facilement leurs chances de gagner un combat (Figure 14.9).

c) Mais il existe des signaux malhonnêtes

Cependant, les exemples ne manquent pas de signaux malhonnêtes, en particulier entre espèces différentes. Un exemple célèbre est celui des lucioles « femmes fatales » étudiées par Lloyd (1965, 1975). Les femelles des lucioles prédatrices du genre *Photuris* répondent aux signaux des lucioles mâles du genre *Photinus* et les attirent pour les manger. Ces signaux lumineux ont des codes bien spécifiques, et certaines femelles *Photuris* peuvent imiter la réponse de trois espèces

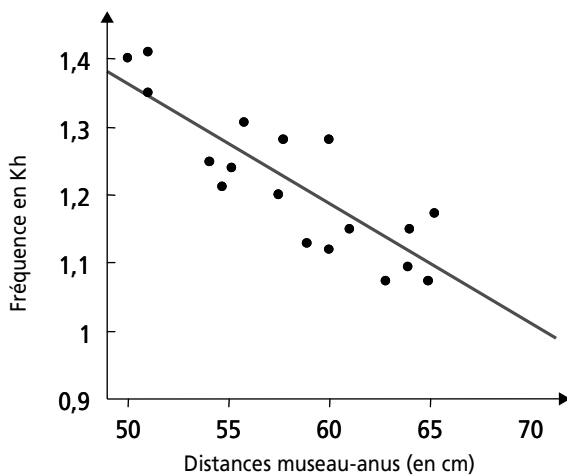


Figure 14.9 Les cris des crapauds sont des signaux honnêtes.

Seuls les grands crapauds *Bufo bufo* peuvent coasser dans les fréquences basses. Les coassements graves sont donc des indicateurs honnêtes de la taille corporelle : ils sont coûteux à produire en termes d'énergie et de temps passé à émettre le cri, et les mâles ne peuvent pas tricher en donnant des cris plus graves que leur taille ne le permet, car c'est une loi purement physique qui lie la taille des individus à la tonalité des sons émis. D'après Davies et Halliday (1978).

de *Photinus*. On conçoit intuitivement que de tels signaux sujets à tricherie ne puissent se maintenir que si la tricherie reste peu fréquente. Sinon, le signal serait rapidement ignoré par les récepteurs potentiels. Ce type de problème de fréquence-dépendance n'est pas sans rappeler le jeu producteur-chapardeur présenté au chapitre 6.

Il existe aussi des signaux malhonnêtes entre membres de la même espèce. Par exemple, les mésanges charbonnières émettent des fausses alertes, ce qui a pour effet d'éloigner leurs congénères de la source d'alimentation découverte (Møller 1988a). Il existe aussi des exemples décrits chez l'homme, mais peu sont démontrés d'une manière non équivoque. De tous ces exemples, il apparaît clairement que de tels signaux malhonnêtes ne peuvent que rester relativement rares pour demeurer efficaces. C'est ce principe qui est clairement exprimé dans la sagesse collective lorsque l'on dit qu'il ne faut pas crier au loup lorsque ce n'est pas vrai, sinon personne ne viendra lorsque le loup sera effectivement là.

14.2.7 Conception élargie de la communication

Comme nous l'avons vu, la notion de communication peut être élargie de façon à inclure les indices environ-

nementaux et l'autocommunication (voir figure 14.1). Si l'on ne prend pas en compte la notion d'intentionnalité de l'émetteur du signal, l'environnement au sens large, c'est-à-dire incluant tout ce qui n'est pas l'individu, fournit de nombreux **indices** quant aux ressources présentes ou à venir. Ces indices sont en permanence utilisés par les organismes, par exemple pour synchroniser leurs rythmes biologiques, contrôler leur investissement dans la reproduction ou sélectionner leur habitat.

Les indices environnementaux procurent au récepteur des informations référentielles sur des individus de la même espèce, sur des prédateurs ou sur des ressources. On peut en distinguer deux types : les signaux et indices émis par des espèces d'un même niveau trophique et ceux émis par des espèces de niveaux trophiques différents. Entre espèces d'un même niveau trophique, les signaux et indices sont généralement de type coopératif dans la mesure où ils sont favorables à l'aptitude des émetteurs et des récepteurs. C'est par exemple le cas des singes cerco-pithèques qui vivent en groupes multispécifiques et répondent aux cris d'alarmes des différentes espèces du groupe (Gautier et Gautier 1977). L'individu qui émet l'alarme paie le coût associé. Ceux qui en tiennent compte ont un bénéfice en se protégeant vis-à-vis du prédateur en question. Si l'on ne regarde qu'une seule interaction, on pourrait en conclure qu'il s'agit d'un parasitisme de l'information. Mais la coopération vient du fait qu'il y a réciprocité car les rôles changent régulièrement (voir le chapitre 13). Les signaux et indices entre espèces de niveaux trophiques différents renseignent plus sur la présence de proies ou bien sur les risques liés à la présence de prédateurs. Nous examinerons successivement ces deux types de signaux.

a) Communication entre espèce d'un même niveau trophique

Au sein d'une même espèce, un premier type de signaux environnementaux informe de la présence de ressources alimentaires. Par exemple, les coqs domestiques annoncent aux poules la présence d'aliments par un appel dont la fréquence élevée exprime l'attractivité de la nourriture et attire plus vite les poules (Marler *et al.* 1986a, b). Ce signal permet au coq d'attirer des partenaires sexuelles et le cas échéant de les féconder. En revanche, le signal est peu émis en présence d'un autre coq afin d'éviter que les poules attirées ne puissent être fécondées par le compétiteur. Cet exemple est semblable à ce qui se passe chez

les moineaux domestiques *Passer domesticus*, que nous avons vu dans le paragraphe 12.2.3 (d) : les individus n'émettent le cri « chirrup » (prononcer « tchiroppé ») pour attirer d'autres moineaux que lorsque la nourriture découverte est abondante et peut être partagée. En appelant ainsi d'autres individus vers la ressource partageable, ils diluent leur risque de prédation tout en souffrant peu de la compétition (Elgar 1986a, b ; chapitre 12). Le faible coût pour l'émetteur et l'assurance de bénéfices à court terme expliquent l'évolution de tels signaux. Nous avons aussi vu, dans le même paragraphe du chapitre 12, le cas de l'hirondelle à front blanc *Hirundo pyrrhonota* qui signale les essaimages d'insectes, importants et éphémères, aux autres membres du groupe (Stoddard 1988, Brown *et al.* 1991). Les signaux de recrutement vers les ressources sont particulièrement développés chez les insectes sociaux (von Frisch 1967, Hölldobler et Wilson 1990), et peuvent indiquer la qualité et la localisation de sources de nourriture ou des nids. Ils sont parfois observés entre espèces différentes, par exemple, les oiseaux indicateurs (*Indicator indicator* et *I. variegatus*) qui attirent par des cris et des postures particulières l'homme ou des mammifères mangeurs de miel comme le ratel (*Mellivora capensis*) vers les nids d'hyménoptères qu'ils ne peuvent ouvrir seuls (voir le chapitre 15). Selon les exemples, la coopération provient du fait que les deux partenaires trouvent un bénéfice dans l'interaction (le mécanisme variant selon les cas). Dans l'exemple des indicateurs et du ratel, l'indicateur a un bénéfice car le ratel lui permet d'accéder à une ressource qu'il ne pourrait pas atteindre seul ; et le ratel lui aussi à un bénéfice car l'indicateur lui donne de l'information sur la présence d'une source de nourriture.

Une seconde catégorie de signaux environnementaux entre espèces de groupes trophiques proches concerne les signaux d'alarme qui indiquent généralement l'origine ou l'identité d'un prédateur. Par exemple, les coqs domestiques produisent des cris d'alarme différents face à des prédateurs aériens ou terrestres (Evans *et al.* 1993). Le singe vervet *Cercocebus aethiops* produit quatre cris d'alarme différents selon que le prédateur est un rapace, un serpent, un léopard ou un autre mammifère prédateur (Cheney et Seyfarth 1990). Dans tous les cas, les coûts d'émission du signal doivent être compensés par des bénéfices directs ou indirects. Les signaux d'alarme peuvent avoir de multiples usages suivant le contexte dans lequel ils s'expriment. Ils peuvent servir à détourner un congénère des griffes d'un prédateur, à coordonner

le vol ou la nage afin de rester groupés et de réduire les risques de prédation, à protéger son partenaire ou sa descendance, ou encore à réduire la probabilité de futures attaques ou à maintenir une taille de groupe donnée (Bradbury et Vehrencamp 1998).

En intraspécifique, nous avons vu dans les chapitres 6 et 7 comment l'information publique (c'est-à-dire l'information découlant de la performance d'autres individus) peut constituer un indice important et révélateur de la qualité de l'environnement. Cependant, il est fort possible que des individus utilisent aussi le succès de reproduction ou d'alimentation d'individus d'une autre espèce partageant les mêmes contraintes écologiques pour évaluer la qualité de divers habitats.

b) Signaux environnementaux échangés entre niveaux trophiques

➤ Les fleurs attirent les pollinisateurs ...

Les signaux émis entre groupes trophiques causent l'approche ou au contraire la retraite du récepteur. Les signaux attractifs sont par exemple ceux constitués par les fleurs ou les fruits vivement colorés qui sélectionnent et/ou attirent les animaux pollinisateurs ou disséminateurs de graines (figure 14.10 a). Ces signaux colorés ou chimiques sont généralement honnêtes car ils sont corrélés à la présence d'une source de nourriture, comme par exemple le nectar des fleurs, ou bien la pulpe des fruits. Ils peuvent aussi être mensongers et imiter la couleur et la forme de structures comestibles, comme par exemple les graines d'*Ormosia coccinea* dont le dessin rouge sur fond noir ressemble fortement aux pulpes externes et très nutritives présentées par d'autres espèces, mais qui sont sèches et toxiques si l'animal détruit leur enveloppe (Figure 14.10).

➤ ... des araignées se camouflent...

La possibilité que tout signal puisse être exploité aux dépens de l'aptitude de l'émetteur crée un conflit entre la nécessité de communiquer (et donc d'être perceptible) et la nécessité de rester discret relativement aux individus susceptibles d'exploiter la communication. Ce conflit crée les conditions pour l'apparition de divers mimétismes. Un cas très particulier de camouflage est celui du **mimétisme agressif** utilisé par des prédateurs qui imitent un substrat attractif pour capturer leurs proies. Un exemple est celui des femelles d'araignées-crabes (*Misumena vatia*, *Thomisus onustus*) qui adoptent la couleur des fleurs sur

(a)



(b)



Figure 14.10 Les signaux des plantes attractifs pour les animaux pollinisateurs ou disséminateurs.

Les fleurs et les fruits ont des couleurs attractives pour leurs pollinisateurs et disséminateurs diurnes.

(a) Un colibri de Guyane française (dryade à queue fourchue *Thalurania furcata*) visite une fleur orange de *Pitcairnia geyskessi* pour en récolter le nectar. Ce faisant, il pollinise les fleurs de cette espèce. Photographie Marc Théry.

(b) Une graine d'*Ormosia coccinea* peut leurrer des oiseaux disséminateurs en mimant la présence d'une pulpe externe (par la forme arrondie rouge contrastant sur le fond noir de la graine) mais en ne fournissant aucune ressource alimentaire à l'individu qui l'ingère et la dissémine. Photographie Pierre Charles-Dominique.



Figure 14.11 Mimétisme agressif de l'araignée-crabe *Misumena vatia*.

Cette araignée présente un fort mimétisme de couleur avec la fleur sur laquelle elle se trouve. Ici, l'araignée est en train de dévorer une abeille qu'elle vient de capturer sur une fleur de sénéçon dont elle mime la couleur des pétales. Photographie gracieusement fournie par Roger Le Guen.

lesquelles elles s'immobilisent à l'affût dans l'attente d'insectes pollinisateurs, attirés par la fleur, qu'elles capturent alors pour les manger. Leur coloration les rend difficiles à détecter aussi bien par les oiseaux prédateurs de l'araignée-crabe que par les insectes pollinisateurs dont elles se nourrissent. Ce fait est d'autant plus étonnant que les oiseaux prédateurs potentiels et les insectes proies potentiels ont des systèmes de vision des couleurs très différents (Figure 14.11). Nous reviendrons sur cet exemple plus loin dans la figure 14.16.

► ... des signaux répulsifs...

À l'opposé, les signaux répulsifs sont généralement destinés aux prédateurs potentiels. Une proie potentielle peut, par son comportement, *signaler au prédateur qu'elle l'a détecté*, anéantissant l'effet de surprise par lequel les prédateurs capturent souvent leurs proies. Les exemples classiques concernent les sauts et les reniflements marqués émis par de nombreux ongulés africains, les mouvements de queue de certains lézards, le piétinement des rats-kangourous ou les alarmes puissantes de nombreuses espèces d'oiseaux lorsqu'ils ont détecté un prédateur (revue par Bradbury et Vehrencamp 1998). La capacité à

effectuer des mouvements difficiles et coûteux en énergie comme les sauts de certaines gazelles peut aussi indiquer la bonne condition de la proie potentielle et dissuader ainsi l'attaque par le prédateur (Caro 1994). De plus, de nombreuses espèces émettent des signaux acoustiques qui recrutent d'autres individus (ou espèces) autour d'un prédateur; elles commencent généralement par l'observer puis par le houspiller, ce qui a pour effet de décourager l'embuscade ou la poursuite de la proie et d'amener le prédateur à s'éloigner (Curio 1978).

► ... des couleurs vives qui indique le fait de ne pas être mangeable

Un autre exemple de signaux entre espèces de niveau trophique différent est celui des patrons de couleurs vives contrastant fortement avec les couleurs du fond arborées par certains insectes. Ces signaux très voyants sont le plus souvent associés à une toxicité réelle des proies potentielles pour leurs prédateurs, ou bien à un goût très amer, irritant ou piquant. On utilise les termes de **signaux d'avertissement** ou **signaux aposématiques** pour décrire ces situations. On explique l'apparition d'un tel signal par le fait que les prédateurs potentiels font rapidement l'association

entre les signaux très voyants et reconnaissables et le fait que ces proies soient immangeables. On observe même, à l'intérieur d'une communauté d'espèces vivant dans le même milieu, des cas de mimétisme frappant entre espèces non apparentées mais partageant le fait d'être également non comestibles. On désigne ces cas de forte convergence des colorations d'avertissement par le terme de **mimétisme müllérien**. L'évolution d'un tel mimétisme repose sur le fait que le coût de production individuelle des signaux aposématiques est probablement réduit, et que, surtout, les avantages qui en résultent en termes d'évitement de la prédation augmentent avec la fréquence des signaux aposématiques dans la communauté d'espèce. Ce système *a priori* honnête est de plus exploité par des espèces qui, bien que comestibles ou non dangereuses, imitent les signaux d'avertissement des espèces non comestibles et en retirent ainsi les avantages résultant de la protection contre les prédateurs. Dans ce cas, on parle de **mimétisme batésien**. Il est à noter qu'il se présente dès lors à nouveau le problème de la fréquence-dépendance décrite au chapitre 6 : si les imitateurs deviennent trop fréquents ils pourront venir à dissuader les prédateurs de tenir compte du signal aposématique.

c) Autocommunication

Les processus d'autocommunication sont basés sur l'émission et la réception du signal par le même individu. Il peut s'agir de signaux acoustiques (écho-location) ou électriques (électrolocation). L'autocommunication peut être considérée par certains, notamment les physiologistes sensoriels, comme une forme raffinée d'estimation directe ou d'évaluation des indices. Cette forme de communication répond aux mêmes lois d'émission, de transmission et de réception que les signaux conventionnels. Cependant, puisque le signal s'adresse à l'émetteur lui-même, il ne peut y avoir de conflit d'intérêt entre l'émetteur et le receveur du message. Il s'agira donc de communication honnête dans tous les cas. Nous n'aborderons que rapidement les cas d'autocommunication.

L'autocommunication est utilisée comme substitut de la vision quand l'éclairement est faible ; elle est donc rencontrée chez les animaux nocturnes, souterrains, ou des milieux aquatiques turbides ou profonds. Des formes simples sont utilisées par des oiseaux cavernicoles, comme certains martinets ou le guacharo des cavernes *Steatornis caripensis* (Figure 14.12), et plusieurs mammifères nocturnes comme les musaraignes, les rats ou les tenrecs.



Figure 14.12 L'écholocalisation chez le guacharo des cavernes (*Steatornis caripensis*).

Ici une femelle sur son nid dans une grotte à La Trinité. Cette espèce utilise l'écholocalisation pour s'orienter dans l'obscurité. Les longueurs d'onde utilisées, plus grandes que celles produites par les chauves-souris et les baleines, ne leur permettent probablement de détecter que des objets d'assez grande taille. Photographie gracieusement fournie par Louise Emmons.

Des systèmes d'écholocation beaucoup plus sophistiqués sont utilisés par les chauves-souris et certains cétacés. L'écholocation permet la détection d'objets à distance et l'estimation de sa localisation (distance et angle), de sa nature (forme, texture, composition), de sa vitesse relative et de sa trajectoire. Les mégachiroptères d'Afrique et d'Asie produisent les ultrasons en claquant la langue sur un côté de la bouche, alors que les microchiroptères produisent leurs sons dans leur larynx.

L'électrolocation est basée sur la production et la réception de voltages modérés : des trains rapides de décharges électriques sont émis par l'organe électrique qui analyse en retour la distorsion des champs électriques causée par les obstacles, de manière très similaire à l'écholocation. Ce type d'autocommunication est observé chez de nombreuses raies marines, les gymnotes des eaux douces turbides d'Amérique tropicale et les mormyres d'Afrique.

14.3 CONTRAINTES PHYSIQUES ET PHYSIOLOGIQUES À L'ÉVOLUTION DES SIGNAUX

14.3.1 Propriétés physiques des modes de signalisation sonore, lumineux, chimique et électrique

Il existe quatre modes de communication correspondant à l'utilisation de signaux sonores, lumineux, chimiques ou électriques. En observant la distribution des divers modes de communication parmi les taxa d'animaux en fonction de leur milieu, on réalise rapidement que le milieu exerce une forte contrainte sur les signaux pouvant être utilisés. Par exemple, la communication électrique n'est utilisée que dans les milieux aquatiques car ils sont les seuls à conduire efficacement les faibles champs électriques produits par les animaux. De la même manière, les animaux des milieux obscurs ne communiquent pas visuellement, ou alors ils seront forcés de produire leur propre source de lumière.

Les propriétés physiques des milieux utilisés pour la communication constituent un cadre rigide contraignant toute forme de communication. La propagation des quatre grands types de signaux de communication est très différente. La lumière et le son se propagent comme des trains d'ondes qui s'éloignent presque en ligne droite de la source d'émission. Les signaux chimiques s'éloignent aussi de leur source, mais de

manière plus irrégulière car une molécule odoriférante en diffusion peut, à un moment donné, se rapprocher ou s'éloigner de la source d'émission. La vitesse de propagation diffère aussi fortement : elle est rapide pour le son et la lumière, mais beaucoup plus lente pour les odeurs. Un champ sonore transmet la perturbation des arrangements moléculaires mais pas les molécules elles-mêmes, alors que les odeurs sont transmises par propagation des molécules. Les variations et codages temporels des signaux sonores et lumineux sont largement conservés lors de leur transmission (ils peuvent être distordus sur de longues distances), ce qui n'est pas le cas des odeurs car les molécules ne se déplacent pas de manière synchrone et linéaire.

Enfin, Il existe aussi de nombreuses contraintes phylogénétiques et morphologiques qui rendent impossible l'utilisation de certains modes de communication. Des contraintes environnementales fortes interviennent aussi. Pour un mode de communication donné, les caractéristiques physiques de l'environnement peuvent imposer des contraintes importantes sur les caractéristiques physiques des signaux pouvant être utilisés efficacement. Ce sont toutes ces contraintes que nous allons maintenant examiner, particulièrement pour les signaux sonores et visuels qui sont mieux connus que les signaux chimiques et surtout électriques. Une telle description est nécessaire car elle nous permet de mieux comprendre la valeur adaptative de tel ou tel signal. Dans certains cas, une bonne connaissance de la physique des signaux peut nous permettre de comprendre la nature exacte de l'information qui est impliquée dans une communication.

14.3.2 Production, transmission et réception des signaux

a) Les signaux sonores

► La production des signaux sonores

La production des sons nécessite de produire des vibrations, puis de les modifier et les coupler à leur milieu de propagation. Quand les vibrations sont produites de la même manière dans toutes les directions, le vibreur est appelé **monopôle** et produit un champ sonore uniforme. Un objet vibrant dans une seule direction est appelé **dipôle**, alors qu'un **tétrapôle** est un objet vibrant le long de deux axes perpendiculaires. Les dipôles et tétrapôles produisent des sons directionnels.

La pression du son dépend de l'amplitude avec laquelle le vibreur fait bouger un volume donné du milieu de propagation. Ainsi, les petits animaux ne peuvent souvent que produire des sons de faible intensité. De plus, leur petite taille les force à ne produire que des courtes longueurs d'onde et donc des sons de haute fréquence (c'est-à-dire aigus). La fréquence des sons émis par un élément du corps dépend uniquement de la fréquence de vibration propre de cet élément. À nature physicochimique égale, (par exemple une aile de papillon, les cordes vocales, etc.) c'est la taille de l'élément en question qui détermine sa fréquence propre de vibration. Plus l'élément est grand, plus sa fréquence propre est lente et donc le son grave.

Les muscles ne pouvant se contracter plus de 1 000 fois par seconde, il est difficile de produire directement des trains de sons à haute fréquence. C'est l'existence de multiplicateurs de fréquence comme les organes stridulateurs des arthropodes qui rend possible l'émission de sons de haute fréquence. Chez une sauterelle, par exemple, la face interne des pattes postérieures est frottée contre les rainures du plectum situées sur l'abdomen. Les rainures permettent de multiplier la fréquence des trains d'onde sonores produits lors du frottement. Grâce à ces multiplicateurs de fréquence, chaque contraction musculaire produit de nombreuses vibrations, ce qui permet d'atteindre des fréquences de 90 000 vibrations par seconde. Les stridulations des arthropodes sont facilitées par leur squelette externe qui peut être utilisé pour fixer l'appareil stridulateur et dont les nombreuses articulations peuvent être déplacées par paires dans des directions opposées. Ainsi, pratiquement chaque partie du corps peut être utilisée pour produire des stridulations chez les divers arthropodes. Les langoustes frottent leurs antennes contre leur tête, certains coléoptères et les crevettes frottent leur tête contre leur corps, d'autres coléoptères frottent leurs segments thoraciques entre eux, des fourmis frottent leurs segments abdominaux entre eux, certains papillons frottent leurs ailes sur leur thorax, d'autres leurs pattes contre leurs ailes, etc.

Chaque structure impliquée dans la stridulation vibre à sa fréquence propre liée à ses propriétés mécaniques et non pas à la fréquence d'excitation initiale. De nombreux animaux utilisent cette propriété, comme les cigales qui contractent puis relâchent une sorte de tympan générant une fréquence propre.

Les animaux aquatiques ont moins de problèmes pour coupler leurs signaux sonores au milieu ambiant. Ils utilisent des organes stridulateurs et produisent

des claquements avec leurs dents ou des parties dures de leur corps. La résonance est plus difficile à obtenir dans l'eau à cause de la rapidité de transmission des sons dans ce milieu. Chez certains poissons, ce problème de couplage est résolu par l'utilisation de la vessie natatoire (dont la fonction première est de contrôler la profondeur) comme caisse de résonance ou comme organe de production des sons. Les vibrations étant produites directement par des contractions musculaires, les fréquences fondamentales maximales sont relativement limitées mais peuvent être enrichies de fréquences harmoniques plus élevées. Un grand nombre de baleines et de marsouins utilisent l'équivalent d'une corne pour émettre des sons. Celle-ci a des propriétés de transmission des sons différentes de celles du corps et de l'eau (qui sont très proches). La structure morphologique correspondante est une lentille acoustique constituée d'un sac rempli de matière huileuse, le blanc de baleine ou spermaceti, qui focalise les sons émis comme dans une corne.

Les vertébrés à respiration aérienne utilisent des muscles pour expulser l'air et produire des vibrations. Les sons des batraciens et de la plupart des mammifères sont produits par le larynx qui est une sorte de porte qui contrôle le flux d'air. Les mammifères utilisent les cordes vocales qui forment deux membranes mises en vibration dans la glotte, alors que les cordes vocales des batraciens sont séparées de la glotte qui contrôle le flux d'air après la production du son. À la différence des mammifères qui expulsent l'air et le son par la bouche et les narines, les batraciens créent un circuit fermé d'air qui permet aussi d'amplifier le son dans des sacs de résonance. Le larynx est également utilisé comme caisse de résonance chez les singes hurleurs, les gibbons, l'orang-outan et les chauves-souris hypsignathes; les lèvres en forme de corne permettent de mieux coupler le son au milieu. À la différence des mammifères et des batraciens, les oiseaux utilisent la **syrix** qui est un amincissement du conduit d'écoulement de l'air avant les bronches, qui vibre à son passage et s'enrichit du son produit. La tension de la membrane modifie simultanément la fréquence et l'amplitude des vibrations. Alors que les mammifères et les batraciens produisent des sons en expirant l'air des poumons, les oiseaux les produisent en inspirant. Les jonctions des deux bronches sont modifiées avant de déboucher dans la trachée, ce qui donne la possibilité à certains oiseaux de produire simultanément deux sons avec des harmoniques différents. Chez de nombreux oiseaux, la paroi opposée à la membrane vibratoire est pourvue

d'une protubérance, le labium, qui contrôle l'ouverture du conduit et donc l'amplitude des sons.

► La propagation des signaux sonores

La vitesse de propagation des sons, comme celle des autres types de signaux, varie avec le milieu ambiant. Le son circule à 344 mètres par seconde dans l'air, environ 4,4 fois plus vite dans l'eau et entre 13 et 17 fois plus vite dans les solides. L'absorption d'énergie sonore, qui atténue les sons avec la distance, est plusieurs centaines de fois plus forte dans l'air que dans l'eau. Elle est aussi 1 050 fois plus élevée dans l'eau salée que dans l'eau douce, et généralement très élevée dans les solides. Dans l'air, les pertes sont plus importantes quand la température augmente et l'humidité diminue. D'une manière générale, les hautes fréquences sont plus facilement atténuées par absorption que les basses fréquences. Malgré tout, avec des sons de basse fréquence (< 1 à 2 kilohertz) les insectes ne peuvent au maximum communiquer sur des plantes qu'à des distances de l'ordre de 1 à 2 mètres.

- *Des distorsions qui varient selon la fréquence*

Les fréquences sonores peuvent aussi être distordues par les effets de réflexion des sons sur les objets de l'environnement de taille inférieure à la longueur d'onde du son. C'est ce que l'on appelle le phénomène de distorsion. Les plus grandes sources de distorsion des sons dans la nature sont la végétation (les feuillus causent plus de distorsion des sons que les conifères, Marten et Marler 1977), les différences de température entre les couches d'air et les vortex causés par le vent qui génèrent des bulles d'air chaud et léger. Le seul moyen de réduire les effets de distorsion est d'utiliser des sons de basses fréquences moins sensibles à ce phénomène de distorsion. Les sons peuvent aussi être réfléchis par des surfaces comme le sol, le fond ou la surface des océans. La propagation du son aux interfaces est un processus trop complexe pour être détaillé ici. Nous ne décrivons donc que les effets des variations de la température dans les milieux aériens et aquatiques. Il faut cependant savoir que ces processus ont une grande influence sur la sélection naturelle de tel ou tel son dans telle ou telle situation.

- *Des ondes piégées dans des canaux sonores portant à de longues distances*

Le principe général est qu'une onde sonore est toujours déviée vers le milieu qui transmet le moins

bien les sons, et au contraire tend toujours à quitter un milieu qui transmet mieux les sons. De telles différences dans la vitesse de transmission des sons peuvent être causées par des gradients de température et de densité : plus la température et la pression sont fortes, plus les sons sont transmis rapidement. Par exemple, lors d'une journée ensoleillée, un oiseau qui chante près du sol se trouve dans une couche d'air plus chaud qui dévient progressivement son chant vers le haut et l'écartera du sol. Il se crée ainsi une ombre sonore près du sol à courte distance de l'oiseau. À l'opposé, un oiseau qui chante par une nuit claire en zone ouverte (ou au sol dans une forêt par une belle journée ensoleillée) se trouve dans une zone d'air plus froid, et donc sous une zone d'ombre sonore qui réfléchit son chant vers le sol et lui permet d'être entendu de bien plus loin au niveau du sol. En fait, la couche d'air plus frais entre le sol et la couche d'air chaud joue le rôle de canal sonore dans lequel les sons ont tendance à être piégés et sont donc transmis à longue distance.

On retrouve dans les océans les mêmes effets des inversions de température sur la propagation des sons. Par exemple, en hiver en eau moyennement profonde, les couches supérieures de l'océan sont plus froides, les couches moyennes plus chaudes, et les couches inférieures à nouveau plus froides. Une ombre sonore est donc présente en profondeur pour les animaux qui utilisent des signaux sonores près de la surface : ces animaux profitent d'un canal sonore en surface transmettant les sons à longue distance. En été, le meilleur canal de transmission des signaux se trouve en moyenne profondeur dans les océans. En surface, l'eau chaude permet une grande vitesse de propagation, puis avec la profondeur les sons sont transmis plus lentement (faible température mais pression modérée) alors qu'en grande profondeur ils sont à nouveau transmis plus rapidement (température basse mais pression élevée). Près de la surface et en grande profondeur se trouvent donc des ombres sonores. Les sons émis à moyenne profondeur circulent moins vite mais sont réfléchis par ces deux ombres. Ils peuvent ainsi parcourir des centaines voire des milliers de kilomètres en restant détectables, comme c'est le cas des chants ou des signaux d'autocommunication des baleines (Payne et Webb 1971, Winn et Winn 1978, Thompson *et al.* 1979). Cette zone appelée le canal SOFAR (*SOund Fixing And Ranging*) se situe vers 1 200 mètres de profondeur aux latitudes moyennes mais plus près de la surface à proximité des pôles (Figure 14.13).

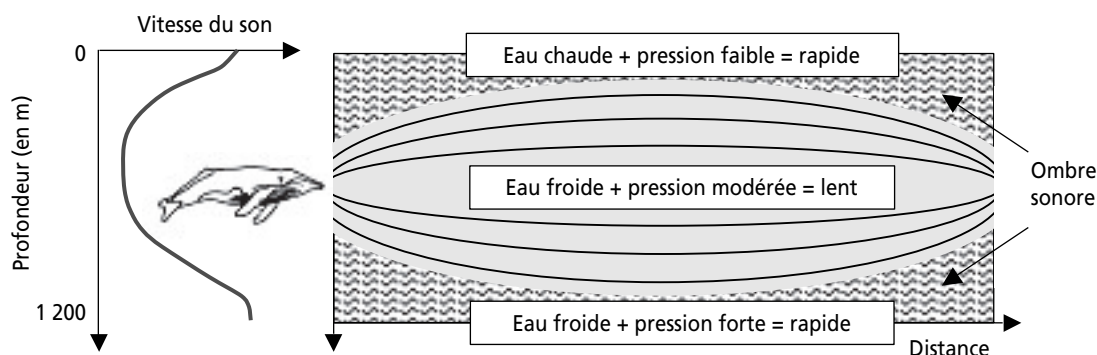


Figure 14.13 Transmission des sons dans l'océan.

Les changements des propriétés physiques de l'eau de mer avec la pression et la température conduisent à la formation d'un canal très favorable à la transmission des sons, situé vers 1 200 mètres de profondeur, et appelé canal SOFAR (*SOund Fixing And Ranging*). Cela provient du fait que l'énergie sonore qui en l'absence de changement des propriétés physiques de l'eau de mer se serait diffusée au-dessus et au-dessous de l'émetteur est en fait réfléchi dans la zone étroite du canal SOFAR, qui transmet les sons à de très grandes distances. Cela ressemble beaucoup au fonctionnement d'une fibre optique.

D'après Bradbury et Vehrencamp (1998).

- *Le rôle du bruit*

Le bruit altère aussi la propagation des sons en ajoutant de nouvelles fréquences et/ou en renforçant certaines d'entre elles. La principale source de bruit dans l'air est le vent et les turbulences sur la végétation, le sol, et le corps du récepteur, essentiellement dans les basses fréquences (< 2 kilohertz). Les bruits de hautes fréquences sont surtout liés aux insectes (> 4 kilohertz). Il existe une fenêtre relativement calme entre 1 et 4 kilohertz dans plusieurs environnements terrestres, ce qui peut expliquer pourquoi de nombreuses vocalisations d'oiseaux et de mammifères se retrouvent principalement dans ces fréquences. Bien qu'une fenêtre similaire existe dans les océans, les poissons produisent des sons surtout entre 200 et 900 hertz dans une zone de fréquences riche en bruit. Une explication possible est que les poissons ne peuvent produire des sons de fréquences supérieures à 1 kilohertz avec leurs vessies natatoires. Une autre possibilité est que la plupart des communications des poissons étant à courte distance, l'existence de ce bruit ne les empêche en fait pas de communiquer.

- *La réverbération sur la végétation varie selon la fréquence*

La réverbération des sons peut aussi représenter une contrainte pour les animaux, surtout pour ceux qui communiquent en milieu forestier (Richards et Wiley 1980). Les sons de basses fréquences (< 1 kilohertz) se réfléchissent sur la voûte forestière et sur le sol en produisant des échos intenses qui se superposent

souvent à la fin des sons arrivant par une voie plus directe. Les fréquences plus élevées sont réfléchies par la végétation et forment de nombreux échos moins intenses. Les fréquences situées entre 1 et 3 kilohertz subissent le moins de réverbération en forêt. Comme cette gamme de fréquences est également celle qui est la moins bruyante, il s'agit en fait d'une gamme particulièrement efficace chez les oiseaux forestiers.

Par exemple, on peut supposer que les oiseaux vivant dans des milieux à végétation dense émettent des signaux acoustiques plus adaptés aux propriétés acoustiques de cet habitat que ceux vivant en milieu ouvert. Un test de cette hypothèse a été réalisé en comparant la propagation des cris de détresse d'une espèce forestière (le merle noir *Turdus merula*) à celle des cris d'une espèce de milieu ouvert (l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*; Mathevon *et al.* 1997). Il apparaît que l'atténuation des fréquences élevées après une propagation à longue distance concentre les signaux dans une bande passante 1,5-4 kilohertz quel que soit le spectre initial. Le cri de détresse de l'étourneau, présentant un spectre large (0,8-7 kilohertz), est grandement modifié, alors que celui du merle, plus étroit (2-5,5 kilohertz), n'est que peu altéré. D'un point de vue spectral, le cri du merle est bien adapté à une propagation dans une végétation dense tandis que celui de l'étourneau ne l'est pas. Bien qu'ici la comparaison ne porte que sur deux espèces, la répétition de ce genre de conclusion a permis de montrer que cette interprétation est tout à fait correcte. Il est donc possible de mettre en évidence

des différences de structure acoustique entre des signaux d'oiseaux provenant de biotopes différents et de corréler ces différences aux contraintes acoustiques particulières à ces biotopes. Des relations similaires ont également été mises en évidence entre les caractéristiques du chant et la hauteur du poste de chant, comme par exemple chez le troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* (Mathevon *et al.* 1996).

► La réception des signaux sonores

La dégradation des signaux acoustiques avec la distance constitue pour le récepteur une source d'information sur la distance qui le sépare de l'émetteur. Par exemple, chez le tohi à flancs roux *Pipilo erythrophthalmus*, le niveau de pression sonore du chant est corrélé à différents paramètres acoustiques, comme la durée ou la fréquence des appels, qui peuvent être utilisés pour estimer la localisation de la source (Nelson 2000). Les mâles perçoivent avec précision la distance d'un haut-parleur qui diffuse des chants ayant l'amplitude et la structure de chants naturels. La perception de la distance peut être accrue ou réduite de manière expérimentale en atténuant ou en amplifiant ces chants naturels, provoquant des vols plus longs ou plus courts pour les mâles qui défendent leur territoire. Par ces manipulations des paramètres du chant, les expériences montrent que les oiseaux évaluent la distance de l'émetteur en utilisant les différences imposées par le milieu sur le son en déplacement, grâce à une comparaison avec un référentiel spécifique.

Un problème majeur est de pouvoir discriminer un signal particulier dans un environnement très bruyant. Ce problème est encore accru lorsque le bruit de fond élevé est constitué par de très nombreux congénères qui émettent des cris similaires, comme dans les énormes colonies du manchot royal *Aptenodytes patagonicus*. Les jeunes manchots qui doivent retrouver leur parent pour être alimentés arrivent à reconnaître leur cri à un niveau d'intensité bien inférieur à celui du bruit créé par les cris simultanés des autres adultes (Aubin et Jouventin 1998). Les manchots utilisent un système de double voix, chacune des branches de leur syrinx produisant un son indépendant. L'interaction de ces fréquences fondamentales basses génère une sorte de battement que Bremond *et al.* (1990) ont suggéré être important pour la reconnaissance individuelle. Les expériences de repasse et de modification des battements par Aubin *et al.* (2000) ont montré que les adultes comme les jeunes se reconnaissent par ce signal à

deux voix. Ce signal de basse fréquence se propage avec une faible dégradation dans le milieu dense formé par la colonie de manchots.

b) Les signaux lumineux

► Production des signaux lumineux

L'évolution des signaux lumineux est fortement contrainte par la gamme de fréquences détectables par les systèmes biologiques. Les ondes électromagnétiques s'étendent des ondes radio qui ont une longueur d'onde comprise entre 1 et 1 000 kilomètres aux rayons cosmiques qui peuvent avoir une longueur d'onde inférieure à la taille des atomes. Entre ces deux extrêmes se trouvent les micro-ondes, l'infrarouge, le spectre visible, l'ultraviolet, les rayons X et les rayons gamma. Les ondes radio ont de si petites fréquences et énergies qu'elles passent à travers ou autour des objets biologiques ou non métalliques sans être absorbées, ce qui les rend indécélables par les animaux. Les micro-ondes accélèrent la rotation des atomes qui se dissipe sous forme de chaleur dans le milieu ambiant. C'est pratique pour réchauffer un plat mais inadéquat pour la vision car ces radiations sont fortement absorbées par l'humidité atmosphérique. Les infrarouges sont également perçus sous forme de chaleur, et sont rapidement absorbés par les tissus biologiques. Les détecteurs infrarouges des animaux sont donc relativement peu sensibles, et une vipère peut difficilement détecter une souris à plus de 30 centimètres. Les radiations visibles et ultraviolettes augmentent l'énergie des électrons qui est ensuite dissipée sous forme de chaleur. Le problème est que l'énergie des rayons ultraviolets est grande et qu'ils produisent une forte dissipation de chaleur qui peut endommager les molécules biologiques et notamment l'ADN. Ce problème est encore accru pour les rayons X et les rayons cosmiques qui ont tant d'énergie qu'ils ionisent les atomes, détruisent les liaisons chimiques et donc les molécules.

Les systèmes visuels sont également contraints par la gamme de radiations disponibles sur terre ou dans les océans. Les grandes et les petites longueurs d'onde ne sont pas réfléchies par les objets mais passent directement à travers eux. Elles ne peuvent donc être utilisées pour la vision. Compte tenu de toutes ces propriétés physiques, seules les radiations des domaines « visibles » (entre 400 et 700 nanomètres) et ultraviolet proche (entre 300 et 400 nanomètres) sont compatibles avec le développement des systèmes visuels. C'est d'ailleurs dans ce domaine uniquement que les radiations solaires sont disponibles après leur

passage dans l'atmosphère : la plupart des radiations sont comprises entre 300 et 1 000 nanomètres, dont plus de 80 % dans le spectre visible. Il y a donc coïncidence entre la gamme des radiations disponibles et la gamme des radiations utilisables par les organismes pour communiquer visuellement.

Les particules en suspension dans l'atmosphère diffusent la lumière qui est totalement polarisée dans la zone du ciel qui se trouve à 90 degrés du Soleil. À l'aube, cette bande se trouve au zénith suivant une orientation Nord-Sud. La position de cette bande de lumière polarisée varie dans le ciel en fonction de l'heure du jour, et de nombreux invertébrés comme les insectes volants l'utilisent pour s'orienter et déterminer l'heure du jour. Les céphalopodes, qui peuvent être vivement colorés, ne semblent pas voir les couleurs mais sont probablement sensibles à la lumière polarisée. Chaque couleur correspond alors à une vibration particulière de la lumière polarisée qui est perçue par la rétine.

- *Trois mécanismes physiques à l'origine des couleurs*

Les animaux et les plantes utilisent trois mécanismes différents pour réfléchir et absorber sélectivement les longueurs d'onde de la lumière et produire des couleurs : la pigmentation, l'interférence et la diffusion.

1. Les **pigments** sont formés de molécules qui absorbent certaines longueurs d'ondes et transmettent les autres. Par exemple, un pigment qui absorbe les longueurs d'onde violettes, bleues, vertes et jaunes ne transmet et ne réfléchit que la lumière dans les longueurs d'onde rouges et nous apparaît donc rouge. Il existe de nombreux types de pigments. Les pigments caroténoïdes sont uniquement trouvés dans l'alimentation. La molécule de β -carotène transmet le vert, le jaune et le rouge, qui combinés donnent une apparence jaune ou orange. De plus grandes molécules de caroténoïdes absorbent le bleu et le vert et apparaissent orange ou rouge. Les caroténoïdes liés à des protéines absorbent le vert et transmettent du violet et du rouge en apparaissant pourpre. Les pigments peuvent également être constitués de ptérides (blanc, jaune, rouge), de quinones (jaune, rouge, orange), de verdines (bleu-vert), de porphyrines (hémoglobine rouge avec ion central fer, chlorophylle verte avec ion magnésium, pigments rouges, violets ou verts avec ion cuivre). Enfin, la mélanine regroupe de nombreux pigments de couleur foncée très utilisés chez les plantes et les animaux. La guanine réfléchit toutes les longueurs d'onde,

et l'accumulation de ses cristaux produit l'apparence argentée des écailles de poissons. Les pigments bleus sont très rares chez les animaux (un caroténoïde chez quelques crustacés comme le homard et l'hémocyanine chez les mollusques, les crustacés et les arachnides) et le bleu est généralement obtenu par diffusion. Des cellules spécialisées permettent de réfléchir les longueurs d'onde qui n'ont pas été absorbées par les pigments. Les chromatophores produisent certains pigments qui sont stockés dans des granules appelées chromatosomes. Ces couleurs très intenses peuvent être produites en plaçant une couche de chromatosomes spécialisés, les iridosomes, juste sous les chromatosomes pigmentés. Les iridosomes jouent le rôle de miroir pour réfléchir la lumière transmise par les pigments. Les leucophores, qui sont situés plus profondément que les chromatophores, contiennent de petites cellules en forme de poire qui reflètent et dispersent la lumière, donnant une couleur blanche.

2. L'**interférence de couches minces** est le second mécanisme de production des couleurs. Une fine couche de matière transparente avec un fort indice de réfraction, comme la cire ou la kératine, recouvre la plume, l'écaille ou le squelette externe de l'animal. La lumière est en partie réfléchi par cette matière, mais une partie pénètre dans la couche mince et est réfléchi par la couche inférieure qui renvoie la lumière dans la couche mince vers l'extérieur. Les réflexions primaires et secondaires seront en phase pour certaines couleurs de la lumière en fonction de l'épaisseur de la couche mince, de l'indice de réfraction de la matière, et de l'angle de vue. Lorsque de telles couches minces sont empilées, cela produit des couleurs très intenses.
3. La **diffusion des ondes lumineuses** par des particules est le troisième mécanisme de production des couleurs. La théorie de Rayleigh montre que les particules de diamètre inférieur à 300 nanomètres diffusent plus les courtes longueurs d'onde que les grandes longueurs d'onde. Certaines couleurs des animaux et des plantes relèvent de ce principe par l'existence à leur surface d'une matière transparente contenant une matrice de petites particules denses ou de bulles d'air beaucoup plus petites que 300 nanomètres. Les couleurs violettes, bleues et vertes peuvent être diffusées et les plus grandes longueurs d'onde sont absorbées par une couche sous-jacente, par exemple de mélanine. Ce type de diffusion génère les couleurs

bleues, il est souvent associé avec l'interférence en couches minces, par exemple pour produire le plumage ultraviolet des oiseaux. Une couche de caroténoïdes peut aussi être superposée, absorbant le violet et le bleu en produisant une diffusion verte. La théorie de Mie montre que des particules beaucoup plus grandes que les longueurs d'onde de la lumière diffusent toutes les couleurs de la lumière ambiante en produisant du blanc, c'est par exemple le cas chez les oiseaux dont le plumage est formé de grosses particules comme des bulles d'air, des molécules de graisse, de protéines, de kératine ou de cristaux qui diffusent de la lumière blanche. Une présentation détaillée des mécanismes de production des couleurs est fournie par Bradbury et Vehrencamp (1998) et par Berthier (2000).

- *Jouer avec sa coloration*

Une fois la couleur produite, la plupart des animaux ne peuvent plus la changer rapidement, avant la mue par exemple. Cependant, lorsque les couleurs sont produites par taches et/ou sur des parties qui sont rétractiles ou peuvent être cachées, la présentation des couleurs peut être contrôlée pour produire ou cacher le signal de communication. C'est, par exemple, le cas des crêtes érectiles des oiseaux, des ailes de papillons qui peuvent être fermées pour cacher les couleurs vives, de la gorge des lézards qui peut être déployée pour les parades, etc. En revanche, certains amphibiens, reptiles (les caméléons), de nombreux poissons, crustacés et céphalopodes, ainsi que quelques insectes peuvent rapidement changer de couleur par le mouvement de granules de pigments (souvent la mélanine) dans des chromatophores plus ou moins complexes. Ces changements de couleurs sont utilisés pour le camouflage, l'intimidation ou la parade. Les chromatophores des invertébrés peuvent contenir plusieurs pigments, alors que chaque chromatophore de vertébré ne contient qu'un pigment. Les céphalopodes et les poissons sont les animaux qui peuvent changer le plus rapidement de coloration.

- *Des organismes lumineux*

Enfin, une grande variété d'organismes nocturnes ou vivant dans des milieux obscurs produit sa propre lumière dans des photophores en utilisant l'ATP comme source d'énergie et une enzyme, la luciférase, pour exciter la luciférine qui émet des photons de lumière verte à 562 nanomètres. C'est un système efficace mais relativement coûteux de communica-

tion. Le second moyen de production de la lumière est d'appivoiser des bactéries, généralement dans le système digestif. Ces lumières peuvent être utilisées pour attirer le partenaire sexuel comme chez les lucioles (mais attention aux prédateurs), dans l'attraction des proies comme chez le poisson lanterne qui illumine un leurre devant sa bouche, ou pour se camoufler sur la surface des océans comme les poissons ou les calmars qui illuminent leur ventre et sont difficiles à détecter par les prédateurs qui se trouvent en dessous d'eux. Ce camouflage à contre-jour est utilisé en faible lumière à moyenne profondeur (350 à 800 mètres), ou de nuit à la surface des océans.

➤ **Transmission des signaux lumineux**

La couleur de la lumière ambiante peut, comme les sons, être modifiée par l'absorption, la réflexion et la filtration différentielle de certaines longueurs d'ondes. Ces phénomènes sont particulièrement marqués dans les milieux marins et forestiers. L'eau absorbe rapidement les radiations ultraviolettes et infrarouges. Plus on descend sous l'eau moins il y a d'ultraviolet, de rouge et éventuellement d'orange, laissant uniquement la lumière bleue qui caractérise la pleine mer. Les particules organiques ou le phytoplancton peuvent aussi teindre l'eau de vert ou de jaune, alors que les tannins peuvent colorer l'eau en rouge (ou en infrarouge ce qui la fait apparaître noire à nos yeux car ils sont insensibles aux infrarouges). Imaginons une tache colorée de pigments caroténoïdes rouges vifs, juste sous la surface de l'océan elle apparaîtra rouge, mais seulement orange à 5-10 mètres de profondeur et de plus en plus sombre avec la disparition des grandes longueurs dans la lumière ambiante jusqu'à apparaître noire en dessous de 10 mètres.

De même, dans les habitats forestiers, les conditions d'éclairement agissent comme un signal pour les plantes comme pour les animaux (Endler 1993, Théry 2001). En forêt tropicale, des intensités moyennes comprises entre 0,1 et 2 % de l'éclairement en plein découvert ont été mesurées au niveau du sol, les plus fortes valeurs incluant les taches de soleil qui constituent l'essentiel de l'éclairement du sous-bois forestier tropical (Bazzaz et Pickett 1980). Cette réduction de la quantité de l'éclairement est observée parallèlement à des changements drastiques du spectre de la lumière ambiante par la réflexion et la transmission sélectives des feuilles (Endler 1993, Théry 2001). Les rayonnements ultraviolets sont presque totalement absorbés, la lumière visible est presque totalement absorbée sauf entre 520 et

620 nanomètres (Endler 1993), et une fraction plus importante de l'infrarouge est transmise par les feuilles (Gates 1965). L'ombrage modifie la répartition spectrale de la lumière par la filtration sélective du bleu et du rouge par la chlorophylle. Malgré la grande variabilité spatiale et temporelle des conditions d'éclairement en milieu forestier, la géométrie forestière, les conditions météorologiques et l'inclinaison solaire déterminent six types de spectres de lumière ambiante (Figure 14.14) :

1. les grandes ouvertures et les zones découvertes présentent une lumière blanchâtre ;
2. les petites ouvertures, à travers des trouées soutenant un angle inférieur à 2 degrés (1 mètre de diamètre pour une canopée de 30 mètres de haut), apparaissent enrichies en jaune orange ;
3. l'ombre de forêt est enrichie en vert ou jaune vert ;
4. l'ombrage est enrichi de bleu lorsque la voûte est plus discontinue et qu'une proportion plus importante de ciel est visible du sol, formant « l'ombre de bois » ;

5. à l'aube et au crépuscule, lorsque le Soleil est moins de 10 degrés au-dessus de l'horizon, la lumière est enrichie en pourpre. La déficience dans les moyennes longueurs d'onde est causée par l'absorption du rayonnement solaire par l'ozone atmosphérique ;
6. par temps nuageux, les spectres des petites ouvertures ou des ombrages convergent vers la couleur blanche des grandes ouvertures.

L'ombre de bois est particulièrement rare en sous-bois de forêt tropicale primaire mais fréquente en zone tempérée ou en forêt sèche en relation avec la faible épaisseur de la voûte.

Nous verrons plus loin que l'existence de cette coloration de la lumière ambiante a une grande influence sur l'évolution des signaux colorés dans les différents milieux. Une couleur apparaissant très visible sous un éclairage direct du Soleil (c'est-à-dire en lumière presque blanche), peut très bien devenir beaucoup plus discrète dans telle ou telle partie de la forêt. De ce fait, certains signaux sexuels peuvent

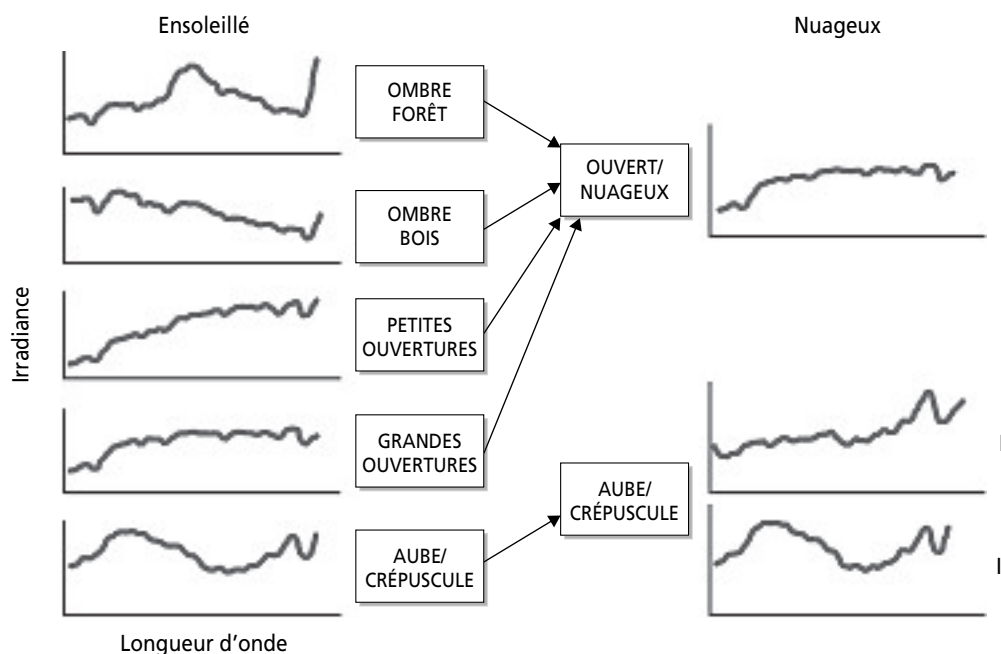


Figure 14.14 Couleur des habitats lumineux en milieu forestier.

La lumière directe du Soleil est une lumière blanche en ce sens que son spectre est plat dans le visible (spectre des grandes ouvertures par exemple). La couleur de la lumière blanche des zones ouvertes est modifiée par les effets de filtration et de réflexion de la végétation. À gauche, en situation ensoleillée, l'ombre de forêt est verte (spectre avec un pic dans la zone des longueurs d'onde vertes, c'est-à-dire au milieu du spectre); l'ombre de bois est bleue (spectre avec un pic d'énergie dans les petites longueurs d'onde); les petites ouvertures sont jaune/orange (spectre avec plus d'énergie dans les grandes longueurs d'onde); et l'aube et le crépuscule apparaissent pourpre (mélange de bleu et de rouge, c'est-à-dire un pic dans le bleu et un dans le rouge). À droite, en situation nuageuse, la couleur de l'aube ou du crépuscule est tout d'abord clairement rouge en présence de nuages (situation I) puis pourpre (situation II). Par temps nuageux, la lumière des ombrages et des petites ouvertures converge vers la couleur blanche des zones ouvertes. D'après Endler (1993).

être très discrets dans le milieu habituel du sous-bois, mais devenir très richement colorés dès qu'ils sont exposés à la lumière du Soleil (ou inversement).

La lumière ambiante est également polarisée. Celle-ci peut influencer l'orientation des individus, la prédation et la communication pour peu que les animaux puissent percevoir la lumière polarisée. C'est par exemple le cas des insectes et des oiseaux, et dans les océans chez les crustacés, les céphalopodes et certains poissons. Dans les forêts, l'ombre de bois et les zones ouvertes sont dominées par la polarisation céleste, alors que les petites ouvertures et l'ombre sont dépolarisées. La couverture nuageuse n'a que peu d'effet sur la polarisation de la lumière dans les petites ouvertures et les ombrages, mais dépolarise le champ lumineux des grandes ouvertures. Comme dans le milieu aérien, l'angle de polarisation est directement relié à la position du Soleil dans les océans. Alors que les insectes détectent la polarisation de la lumière dans l'ultraviolet (riche dans la lumière solaire directe), les animaux aquatiques détectent la lumière polarisée dans le vert (riche dans l'eau).

► Utilisation des habitats lumineux et communication

L'efficacité de la transmission d'un signal lumineux peut être accrue par quatre types de contrastes avec le fond visuel : **les contrastes de clarté, de couleur, de forme et de mouvement** (Bradbury et Vehrencamp 1998). À chacune de ces stratégies conduisant à l'augmentation de la visibilité correspond une stratégie opposée de réduction des contrastes pour le mimétisme. Dans chaque cas, la clarté, la couleur de la lumière ambiante et celle réfléchie par le fond visuel modifient largement la visibilité des signaux colorés (Hailman 1977, Lythgoe 1979, Endler 1986, 1990, 1993, Endler et Théry 1996, Fleishman *et al.* 1997). Ces contrastes visuels peuvent intervenir dans la communication entre les animaux (prédation et camouflage, reconnaissance de l'espèce, du sexe ou de l'âge, sélection sexuelle), et dans la communication entre les plantes et les animaux (herbivorie, pollinisation, dissémination des graines).

Le contraste de clarté, qui est particulièrement efficace quand le fond visuel est extrêmement sombre ou clair, est influencé par la direction de la source d'éclairement. Par exemple, chez les pouillots himalayens, petits passereaux chanteurs du genre *Phylloscopus* exploitant différents habitats variant par leur clarté, de nombreuses taches blanches accroissent le contraste de clarté chez les espèces des habitats sombres, alors que les espèces des habitats clairs n'ont

pas de taches blanches et utilisent plutôt la communication acoustique (Marchetti 1993). Chez les animaux éclairés par le dessus, comme à la surface des océans ou dans la canopée forestière, le camouflage sur le fond visuel peut être obtenu en éclaircissant la face ventrale (Cott 1940, Hailman 1977, Rees *et al.* 1998). Il existe ainsi une convergence depuis longtemps remarquée entre la coloration des manchots (sphéniscidés) et des pingouins (alcidés), deux taxa ayant divergé depuis très longtemps : leur dos est noir et leur ventre blanc. Il s'agit probablement d'une adaptation à la capture des poissons et au risque de prédation, les deux nécessitant un certain mimétisme pour passer inaperçu (Cairns 1986).

Le contraste de couleur peut être obtenu par une différence de teinte ou de chroma (saturation d'une teinte) entre le signal visuel et le fond (Endler 1990). En conséquence, les signaux colorés les plus visibles sont ceux qui sont riches dans les longueurs d'onde de la lumière ambiante mais pauvres dans les longueurs d'ondes réfléchies par le fond. Si la lumière ambiante est très colorée, comme c'est fréquent en forêt, pour être visibles, les signaux doivent impliquer des couleurs identiques à celle de lumière ambiante et être entourés de couleurs complémentaires maximisant le contraste de couleur. D'une manière générale, le contraste de clarté est plutôt utilisé pour la détection à longue distance, puis est relayé par le contraste de couleur à courte distance.

Certaines études ont été menées sur les effets et l'utilisation des habitats lumineux par les animaux. Une des plus approfondies est probablement celle de l'États-Unien John Endler (1987, 1991) qui a montré que les guppys (*Poecilia reticulata*), petits poissons des ruisseaux forestiers tropicaux, paraden essentiellement à l'aube et au crépuscule, et que la prédation intervient à d'autres heures dans d'autres conditions de lumière. Les guppys présentent des contrastes maximums de clarté et de couleur dans la lumière pourpre de l'aube et du crépuscule, et des contrastes minimums dans les autres conditions de lumière, particulièrement dans l'ombre de forêt. Cela accroît la visibilité des mâles pendant la parade, et décroît leur visibilité aux prédateurs à d'autres heures et lieux. Cette variation de couleur apparente en fonction des environnements lumineux est encore accrue par les différences de vision des couleurs entre les guppys et leurs prédateurs. Si l'on analyse la visibilité des signaux des guppys chez leurs divers prédateurs en fonction de leur dangerosité, ces couleurs sont quasi cryptiques vis-à-vis de leur principal prédateur, et de plus en plus visibles par les prédateurs de moins en

moins dangereux pour eux. Cela est dû à des différences dans les systèmes visuels de ces divers prédateurs en ce qui concerne le nombre et les spectres d'absorption des divers pigments visuels (voir le paragraphe 14.1). De plus, si l'on compare des populations de guppys, la taille et la vivacité de leurs couleurs nuptiales sont inversement proportionnelles à l'intensité de la prédation. Chez les lézards *Anolis* de Porto Rico, Fleishman *et al.* (1993) ont montré que les colorations ultraviolettes utilisées pour les parades étaient seulement présentes chez les espèces de la canopée qui bénéficient de forts niveaux d'ultraviolets dans la lumière ambiante. Ces signaux contrastent avec la végétation verte qui réfléchit peu d'ultraviolets. Cette étude et celle de Marchetti (1993) montrent que les disponibilités de la lumière ambiante peuvent influencer la sélection de l'habitat et la convergence phénotypique des espèces.

L'hypothèse de l'entraînement sensoriel des signaux par les caractéristiques de la lumière ambiante a récemment été testée en comparant la couleur des oiseaux australiens de milieu ouvert ou fermé (McNaught et Owens 2002). De même, Gomez et Théry (2004) ont mis en évidence des différences de couleurs dans le sens attendu chez 40 espèces d'oiseaux vivant en sous-bois ou dans la voûte d'une forêt tropicale de Guyane. Ces études confirment donc

que les disponibilités de la lumière ambiante peuvent influencer la sélection de l'habitat et la convergence phénotypique des espèces.

L'influence de la lumière sur les parades d'espèces d'oiseaux formant des leks a été étudiée chez les manakins et le coq de Roche orange *Rupicola rupicola* (Théry 1987, 1990a, b, Théry et Vehrencamp 1995, Endler et Théry 1996, Théry et Endler 2001). Ces oiseaux maximisent leur visibilité aux congénères, et minimisent leur visibilité vis-à-vis des prédateurs, en choisissant des habitats lumineux qui génèrent ces différences de visibilité. Chaque espèce optimise sa visibilité par différentes combinaisons de mouvements de parade, de couleurs et d'habitats lumineux. Chez cinq espèces de manakins de Guyane, la disposition des taches de couleur sur les parties supérieures ou inférieures du corps est corrélée à la hauteur de parade et l'incidence de la lumière en relation avec la géométrie forestière. Chez le manakin à gorge blanche *Corapipo gutturalis*, les caractéristiques d'éclairement des sites de parade et la durée de présence du mâle déterminent l'attractivité des parades auprès des femelles (Figure 14.15). Comme chez les guppys, les contrastes de couleur et/ou de clarté sont maximaux aux heures et lieux de parade, et ces signaux colorés sont utilisés dans le choix du partenaire sexuel.



Figure 14.15 La parade du manakin à gorge blanche *Corapipo gutturalis*.

Chez le manakin à gorge blanche, chaque mâle adulte défend un tronc moussu où il parade et cherche à attirer des femelles. Un mâle (à gauche) est en train d'effectuer le comportement de parade appelé la parade de frétillement des ailes (*wing-shiver display*) en direction de la femelle. Après un vol de parade extrêmement rapide et spectaculaire, le mâle marche à reculons vers la femelle, frottant sa gorge sur la mousse qui recouvre le tronc et ouvrant ses ailes alternativement, exposant ainsi les taches blanches de la gorge et des ailes. Ce faisant, les taches de son plumage exposées dans de petites taches de soleil provoquent un fort contraste visuel (Endler et Théry 1996). Pour signaler l'acceptation de l'accouplement, la femelle touche du bec l'extrémité des ailes du mâle. Les caractéristiques comportementales des mâles, mais aussi les caractéristiques d'éclairement des sites de parade, interviennent dans l'attraction des femelles. D'après Théry (1990a), Théry et Vehrencamp (1995). Photographie Marc Théry.

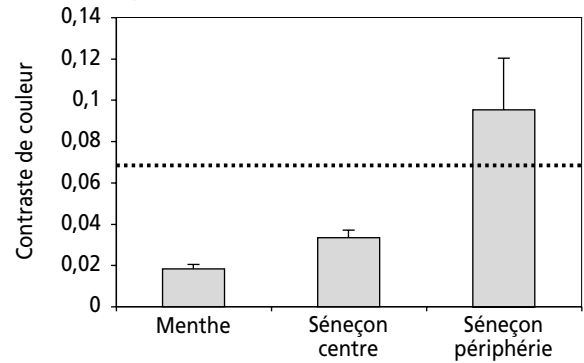
Un autre exemple d'utilisation des habitats lumineux est donné par la variation de la couleur de la toile d'une araignée, *Nephila clavipens*, largement distribuée dans les parties chaudes du Nouveau Monde (Craig *et al.* 1996). Le jaune est une couleur très attractive pour les insectes herbivores ou pollinisateurs, et cette araignée attire et intercepte plus d'insectes en construisant des toiles avec des pigments jaunes (qui apparaissent dorés sous un fort éclairement). La couleur de la toile est adaptée aux différences d'intensité et de couleur de la lumière. Elle apparaît avoir la même couleur dans les différents habitats lumineux, les araignées modulant la production de certains pigments pour l'ajuster en fonction de la couleur de la lumière. Contrairement aux poissons guppys et aux oiseaux manakins, qui choisissent un habitat lumineux pour exposer des couleurs spécifiques, cette araignée adapte son signal coloré à une large gamme d'environnements lumineux. En ce sens, elle est potentiellement moins sensible aux changements de conditions de lumière, ce qui pourrait expliquer sa large répartition dans des milieux forestiers, des lisières ou des milieux non forestiers.

L'exemple de cette araignée est intéressant car il montre l'importance de certains traits comportementaux en termes de capacité d'adaptation à d'éventuelles variations de leur milieu de vie. Nous voyons ici comment des êtres vivants spécialistes d'un environnement lumineux précis peuvent s'avérer plus susceptibles à des modifications de leur environnement lumineux, avec toutes les conséquences que l'on peut imaginer en termes de conservation. Les animaux spécialistes d'une lumière forestière peuvent disparaître si l'on perturbe leur éclairage naturel, par exemple en transformant une forêt vierge en une forêt secondaire exploitée dans laquelle certains types d'éclairage n'existent plus, ou bien ne sont plus du tout répartis de la même manière. Des espèces plus plastiques et généralistes, comme l'araignée *Nephila clavipens*, s'adapteront beaucoup plus facilement à de telles modifications.

► Systèmes visuels et perception des contrastes

On a longtemps décrit et évalué les signaux colorés des animaux à travers le filtre que constitue la vision humaine. Dans certains cas, des planches d'ouvrages dessinées pour reproduire la sensation humaine et non la véritable coloration, ont servi à estimer l'intensité de la coloration ou du dimorphisme sexuel. La plupart du temps, une telle démarche est acceptable, mais dès que l'on a affaire à des espèces ayant un spectre de vision différent du nôtre, cette démarche n'est plus vraiment tenable. Progressivement, la mise au point

(a) Oiseaux prédateurs



(b) Hyménoptères proies

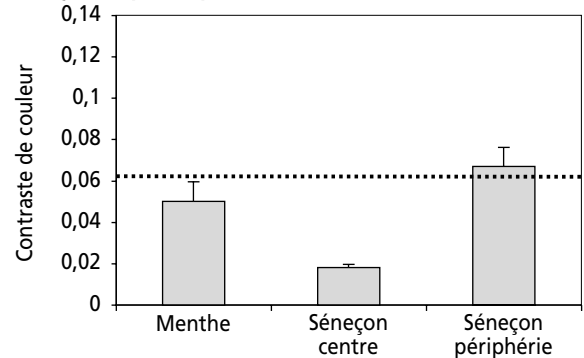


Figure 14.16 Contraste de couleur de l'araignée-crabe *Thomisus onustus* sur les fleurs.

Contraste de couleur entre l'araignée-crabe *Thomisus onustus* et les fleurs de menthe *Mentha spicata* et de séneçon *Senecio jacobea* mesuré dans les systèmes visuels (a) des oiseaux prédateurs et (b) des abeilles proies. Les figures représentent la distance euclidienne entre les spectres des araignées et des fleurs sur lesquelles on les a trouvées, distance mesurée dans les espaces visuels (a) des oiseaux et (b) des abeilles. Les traits pointillés horizontaux marquent les seuils minimaux nécessaires pour que les individus puissent détecter une différence de couleur : au-dessous de cette distance, les couleurs sont perçues comme identiques, au-dessus, les couleurs sont perçues comme différentes. Deux contrastes sont calculés : celui entre l'araignée et la zone centrale et celui entre l'araignée et les pétales à la périphérie. L'araignée n'est mimétique que sur la zone centrale qu'elle utilise, mais apparaîtrait plus contrastée si elle se positionnait sur les pétales à la périphérie de séneçon sans changer de couleur. Modifié d'après Théry et Casas (2002).

de méthodes de mesure de la sensibilité des photorécepteurs ou de la lumière ambiante et réfléchie, et celle de modèles de vision et de discrimination ont permis de prendre en compte les systèmes visuels des espèces étudiées (et de leurs prédateurs ou proies).

On s'est ainsi rendu compte par exemple que la mésange bleue (*Parus caeruleus*), espèce réputée pour

L'araignée-crabe *Thomisus onustus* sur les fleurs est mimétique pour ses prédateurs et pour ses proies

Les femelles d'araignées-crabes *Thomisus onustus* et *Misumena vatia* chassent à l'affût en se postant sur des fleurs visitées par des insectes butineurs. Il est frappant de constater que les individus de la même espèce peuvent se poster sur des fleurs de couleurs variées mais présentent généralement un fort mimétisme avec la couleur particulière de la fleur sur laquelle ils se trouvent (Figure 14.11). Ce mimétisme avait été interprété en disant qu'il procurait un double avantage : celui de n'être vu ni des prédateurs, ni des proies potentielles. Cependant, les prédateurs étant des oiseaux et les proies des insectes butineurs, rien ne prouvait que ce qui paraissait mimétique à notre œil l'était aussi pour ces deux groupes d'espèces dont les systèmes visuels sont très différents.

Pour tester cette possibilité, un chercheur français et un suisse, Marc Théry et Jérôme Casas (2002) ont mesuré les spectres de réflexion lumineuse des fleurs et des araignées *Thomisus onustus* sur deux espèces de fleurs : le séneçon *Senecio jacobea* (aux pétales jaunes à notre œil) et la menthe *Mentha spicata* (aux pétales roses). En s'appuyant sur la connaissance précise des systèmes visuels des oiseaux insectivores (quatre photopigments de l'ultraviolet au rouge) et des insectes hyménoptères (trois photopigments de l'ultraviolet au vert), il a été possible d'analyser les contrastes de couleur

et de clarté entre les spectres colorés de l'araignée et de la fleur sur laquelle elle se trouvait. Un espace de vision des couleurs différent a été reconstitué pour les prédateurs et les proies séparément en se basant sur les spectres d'absorption des pigments des systèmes visuels de ces deux groupes d'animaux. Il était ensuite possible de reporter les spectres mesurés pour l'araignée et la fleur correspondante dans ces deux systèmes visuels. Les contrastes de couleur étaient ensuite mesurés comme la distance euclidienne, dans chacun des espaces visuels, entre la couleur de la fleur et celle de l'araignée. La comparaison de ces distances aux distances minimales, calculées par ailleurs comme étant nécessaires pour que les oiseaux et les insectes soient capables de faire une discrimination, a montré que le mimétisme de couleur fonctionne avec la même efficacité simultanément dans les systèmes visuels des prédateurs et des proies : les araignées sont effectivement mimétiques aussi bien pour les oiseaux qui cherchent à les manger, que pour les insectes qu'elles cherchent à capturer (voir Figure 14.16, page suivante). À plus longue distance, les proies et les prédateurs peuvent être attirés par des différences de clarté entre les araignées et les fleurs, mais ils ne peuvent distinguer les araignées des fleurs par contraste de couleur à courte distance.

son absence de dimorphisme sexuel, était en fait clairement dimorphique dès lors que l'on prenait en compte les ultraviolets, longueur d'onde à laquelle la plupart des oiseaux sont sensibles : la couleur de la calotte bleue des mâles est plus riche en ultraviolets que celle de la femelle (Andersson *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1998) et doit donc paraître dimorphique à tout individu voyant dans les ultraviolets. Des expériences ultérieures ont montré que très probablement les femelles basaient, en partie au moins, leur choix de partenaire et leur stratégie de reproduction sur l'intensité de cette coloration ultraviolette (Hunt *et al.* 1999). Nous avons en particulier vu dans le paragraphe 11.5.1 que chez certains oiseaux comme les mésanges bleues (*Parus caeruleus*), les femelles modifiaient la sex-ratio de leur descendance en fonction de l'attractivité visuelle de leur partenaire.

Chez les oiseaux, c'est seulement à la fin des années 1970 que les différents types de photorécepteurs, les cônes notamment, ont été séparés et analysés. Actuellement, les études ont montré que la plupart des trente espèces dont les systèmes visuels sont connus possèdent des cônes sensibles aux ultraviolets qui s'ajoutent aux récepteurs sensibles au bleu, au vert et au rouge semblables à ceux de l'homme. Ces oiseaux ont donc une sensibilité plus large et une perception des couleurs différente de celle de l'homme. La mesure et l'analyse des couleurs animales (ou des signaux colorés produits par les plantes et qui attirent ou repoussent les animaux) doivent donc, si possible, prendre en compte les systèmes visuels mis en jeu. Une étude récente illustre ce problème, le cas des femelles d'araignée-crabe que nous avons vu dans la figure 14.11 et détaillé dans l'encart 14.1.

c) Les signaux chimiques

La détection de la nourriture est, depuis les premiers organismes unicellulaires, la fonction première des organes de réception chimique. Il existe plusieurs types de communication chimique. Les molécules qui agissent à l'intérieur de l'organisme et permettent la communication entre différents organes sont les **hormones** (voir le chapitre 4). Celles qui facilitent la communication entre congénères sont les **phéromones**. Celles qui sont détectées entre espèces sont les substances **allélochimiques**, réparties entre **allo-mones** ou allohormones qui bénéficient à l'émetteur, et **kairomones** qui bénéficient au récepteur. Les phéromones et les substances allélochimiques peuvent être détectées par l'**olfaction** (détection par l'odorat de composés chimiques par une source distante dans l'air ou dans l'eau) et par le **goût** (qui requiert un contact direct du récepteur avec le composé chimique).

Les phéromones peuvent être produites par des glandes sécrétrices ou par des organes impliqués dans la digestion et la reproduction. Les glandes **endocrines** déversent leur contenu dans le flux sanguin et régulent le métabolisme, alors que les glandes **exocrines** excrètent des phéromones ou des allomones.

Les méthodes de marquage chimique sont très diverses. Les sécrétions liquides peuvent être émises en un jet dirigé vers une cible spécifique, par exemple, le jet d'acide formique d'une fourmi en réponse à l'approche d'un prédateur, le marquage urinaire d'un chien, ou les marquages urinaires réciproques des lapins. Un substrat, comme un arbre ou son propre pelage, peut aussi être enduit des produits d'une glande exocrine. Certaines espèces produisent un courant d'air ou d'eau ce qui a pour effet de favoriser le déplacement des composés chimiques émis par des glandes. Enfin, des structures morphologiques en forme de brosse favorisent la diffusion des phéromones.

Les lois de diffusion des composés chimiques montrent l'importance de la dynamique des fluides. L'information sur la localisation de la source est obtenue par les organes de réception qui détectent un gradient d'intensité des molécules chimiques. Les arthropodes sentent, goûtent et touchent avec leurs antennes, mais perçoivent aussi les composés chimiques par contact avec des récepteurs situés sur leurs mandibules et leurs pattes. L'organe olfactif des poissons est séparé du système respiratoire, et leurs organes du goût se situent autour de la bouche. Chez les vertébrés terrestres, le système olfactif est un prolongement du système respiratoire qui l'alimente d'un flux d'air. Beaucoup de vertébrés possèdent un

autre récepteur de l'olfaction qui met en phase liquide les substances volatiles, l'organe voméronasal, qui est situé entre la cavité nasale et le palais.

14.3.3 Contraintes à l'émission et à la réception des signaux

a) Contraintes physiques et phylogénétiques

Nous avons vu dans le chapitre 3 en quoi l'inertie phylogénétique pose un problème méthodologique important pour comparer des espèces entre elles. Dans le cas de l'évolution de la communication, il en est de même : l'histoire évolutive des espèces contraint les possibilités de transformation des organes d'émission du signal. En d'autres termes, une espèce ancestrale qui par exemple communiquait essentiellement par voie sonore n'a pas pu se transformer rapidement en une espèce communiquant par voie chimique ou visuelle si ces sens n'existaient pas déjà chez l'espèce ancestrale. Cette contrainte vient s'ajouter à celle imposée par les mécanismes physiques qui conditionnent le mode sensoriel de communication. Pour comprendre comment les signaux ont été sélectionnés au cours de l'évolution, il est nécessaire de se donner les moyens de séparer ce qui, dans la distribution des traits de communication parmi les espèces vivantes, relève de la contrainte phylogénétique de ce qui relève de l'adaptation proprement dite. Pour cela, il faut utiliser les outils et concepts de la méthode comparative (Harvey et Pagel 1991, Martins 1996 ; voir le chapitre 2).

D'une manière générale, les contraintes physiques et phylogénétiques semblent particulièrement fortes pour l'émission des signaux acoustiques, modérées pour les signaux lumineux, et plus réduites pour les signaux chimiques et électriques.

La communication acoustique semble beaucoup plus contraignante pour la production que pour la réception des signaux. Cette affirmation est soutenue par le fait que beaucoup d'animaux utilisent l'audition pour détecter leurs prédateurs ou leurs proies sans avoir de système de communication sonore. La production de signaux sonores nécessite d'avoir un squelette externe et des appendices mobiles pour striduler, des tympanes particuliers comme la cigale, ou un système vocal complexe. Ainsi, seuls les crustacés, les insectes, les batraciens, les oiseaux et les mammifères communiquent par signaux acoustiques. La plupart des poissons, les salamandres, et la plupart des reptiles (exceptés les geckos, les tortues, les crocodiles et peut-être certains dinosaures) sont silencieux car il

leur est difficile de produire des vibrations et de les coupler efficacement au milieu. Les basses fréquences et les signaux intenses sont limités par la taille corporelle. Enfin, il semble que la communication sonore soit très coûteuse en énergie.

La communication visuelle est très dépendante des performances de l'œil. Celles-ci sont contraintes par le groupe zoologique et sa taille, qui limitent le pouvoir de résolution de l'œil. La sensibilité de l'œil est aussi adaptée à une certaine quantité et couleur de la lumière ambiante, qui contraignent l'évolution des signaux visuels. La grande taille et l'existence de structures corporelles ainsi que des prédispositions neuromusculaires permettant leur mouvement favorisent le développement des signaux visuels. Certains pigments comme les caroténoïdes ne peuvent être synthétisés par les animaux et doivent être trouvés dans l'alimentation. Le développement de ces couleurs pigmentaires est donc contraint par l'approvisionnement en pigments. Produire des signaux visuels coûte du temps et de l'énergie, augmente la susceptibilité aux prédateurs, et peut interférer avec la fonction originale des structures utilisées.

Les modes de communication chimique et électrique sont les moins contraignants pour l'émetteur et le récepteur du signal, mais leur efficacité dépend beaucoup des conditions environnementales qui limitent la transmission des signaux. La distance de transmission des molécules d'odeur dans l'air et la persistance des marquages dépendent de leur poids moléculaire. La puissance et les possibilités de détection des signaux électriques sont essentiellement limitées par la taille corporelle et ce mode de communication est strictement restreint au milieu aquatique.

b) Un mécanisme général pour l'évolution des signaux

Les éthologistes pensent généralement que les signaux ont évolué à partir de traits comportementaux, physiologiques ou morphologiques préexistants chez l'émetteur par un processus de ritualisation. Dans cette première phase, ces traits jouent le rôle d'indices. Si la présence de ce trait procure de l'information utile aux récepteurs qui peuvent le détecter, les récepteurs qui seront sensibles à cette information seront favorisés au plan évolutif. De ce fait, au cours du temps évolutif, les récepteurs devraient développer une sensibilité envers ce trait et l'utiliser comme indice pour prendre des décisions comportementales. À l'origine, cette situation s'apparente à une exploitation d'indices (ou de signaux dans un autre contexte

que celui pour lequel le signal est apparu). Un grand nombre de signaux résultant de l'évolution d'un trait préexistant ont été décrits (Bradbury et Vehrencamp 1998). Par exemple, les signaux visuels ont évolué à partir de trois sources :

1. les mouvements intentionnels sont les éléments préparatoires et incomplets de comportements d'alimentation, de fuite, d'attaque ou de toilettage. Ils informent sur ce que s'apprête à faire l'émetteur.
2. Les conflits motivationnels apparaissent quand deux systèmes de motivation opposés comme la peur et l'agression sont fortement stimulés, ce qui peut donner lieu à des comportements ambivalents qui ont souvent conduit à la ritualisation.
3. Le système nerveux autonome provoque des réponses physiologiques visibles à une variété de circonstances stressantes qui induisent le comportement. Des réponses réflexes peuvent initialement fournir des informations fiables au récepteur sur l'état de peur ou d'excitation de l'émetteur. Lorsque ces réponses deviennent plus ritualisées, elles peuvent être découplées de leur source et être utilisées pour signaler des informations très différentes. Ces comportements ritualisés peuvent être des activités substitutives, comme le fait de mimer le sommeil comme apaisement dans un conflit chez l'avocette d'Europe *Recurvirostra avosetta* (Tinbergen 1951), ou des activités de redirection du comportement vers un objet inadéquat lorsque l'objet préalablement visé ne peut être atteint.

Dans une première étape, de tels indices révélateurs de l'état de l'émetteur peuvent être exploités par des récepteurs qui en tirent un bénéfice. Cette première phase crée les conditions pour le passage à une deuxième phase, au cours de laquelle ces indices peuvent se ritualiser plus ou moins selon les bénéfices en termes d'aptitude que l'émetteur peut en retirer. On a alors affaire à un signal et une communication vraie. Nous verrons dans le paragraphe 14.4 que la véracité d'un tel processus en deux phases est soutenue par des approches théoriques.

De la même manière, les signaux acoustiques peuvent avoir leur origine dans divers comportements. Les parades visuelles et tactiles impliquent des mouvements exagérés qui peuvent produire un bruit de percussion ou une vibration, information réutilisée dans une communication à plus grande distance. De même, les sons puissants utilisés initialement pour effrayer les prédateurs, les mouvements locomoteurs normaux ou ceux liés à l'alimentation ou à

la respiration ont pu être réutilisés dans des circonstances différentes.

De même, de nombreuses substances chimiques peuvent avoir acquis un rôle de signaux olfactifs par récupération en particulier de produits du métabolisme. La présence de structures sécrétoires spécialisées, de produits chimiques spécialisés ou de comportements de dispersion des odeurs sont de bonnes indications de l'existence d'un signal chimique phéromonal.

Les caractéristiques du récepteur peuvent également jouer un rôle important comme précurseurs des signaux. Par exemple, les animaux peuvent être sensibles à certains stimuli sélectionnés pour la détection des proies ou des prédateurs, et les signaux sociaux peuvent ensuite exploiter ces sensibilités du récepteur. Deux mécanismes ont été proposés. Un premier modèle, celui de l'**entraînement sensoriel** (en anglais, *sensory drive*, Endler 1992, Endler et Basolo 1998, Ryan 1998), propose que l'environnement physique et social, en favorisant la transmission de tel ou tel type de signaux (par exemple les ondes longues dans le milieu forestier), impose par ses caractéristiques des biais de perception sur le récepteur. Ce sont donc les contraintes physiques et sociales qui façonnent les caractéristiques du récepteur, celui-ci jouant alors un rôle de filtre sur l'émetteur, et par-là sur les signaux pouvant évoluer. Clairement, un signal visuel n'a aucune chance d'évoluer dans un milieu opaque, alors que dans un même milieu un signal sonore sera favorisé. De même, un signal vert n'a aucune chance d'apparaître sur un fond visuel vert car il ne sera pas distinguable de son environnement. Si ces contraintes sont suffisamment fortes et différent entre taxons, les signaux peuvent alors diverger rapidement le long d'une phylogénie. Un second modèle, celui de l'**exploitation sensorielle** (en anglais, *sensory exploitation*, Ryan 1990) propose que des caractéristiques des récepteurs sélectionnées dans un contexte donné autre que la communication, puissent être exploitées par les émetteurs dans un contexte de communication. Dans ce second modèle, les caractéristiques du récepteur préexistent car elles procurent un avantage dans un autre domaine. Par exemple, un organisme chassant de nuit développera une ouïe très fine, ce qui le prédisposera à être beaucoup plus sensible à des signaux sonores subtils émis par des congénères en pleine journée. De même, les individus d'une espèce se nourrissant de proies ou de fruits de couleur jaune seront naturellement plus sensibles à cette couleur, si bien que lors du choix d'un partenaire, le mâle mutant développant une tâche jaune aura plus de chance de la voir détectée,

peut-être même préférée par les femelles. Les émetteurs exploiteraient ces biais à leur propre bénéfice en mimant les caractéristiques des traits auxquels sont sensibles les récepteurs (Schaefer *et al.* 2004). Dans ce modèle, l'émetteur exploite donc la sensibilité des récepteurs potentiels acquise dans un tout autre contexte. L'exploitation sensorielle peut générer de nouveaux signaux si l'émetteur comme le récepteur bénéficie de la réponse du récepteur au signal, comme ce pourrait être le cas dans l'exemple de choix du partenaire ci-dessus. Un nouveau signal peut alors évoluer sans avoir de lien historique avec le nouveau contexte, par exemple, la sélection du partenaire, mais seulement avec un usage préalable comme l'alimentation. Ces signaux peuvent prendre une forme tout à fait arbitraire car le lien entre le signal et la condition exprimée n'est établi que secondairement.

c) L'exemple des signaux lumineux : évolution de la vision des couleurs

Nous illustrerons le problème de la contrainte phylogénétique avec le cas de la vision. L'histoire phylogénétique de la vision des couleurs chez les vertébrés peut être décrite sur la base du séquençage des gènes codant pour les pigments des cônes et des bâtonnets, ainsi qu'en utilisant les données récentes sur l'anatomie de la rétine et les réponses comportementales aux couleurs (Bradbury et Vehrencamp 1998). Les cônes sensibles aux couleurs semblent être apparus en premier : le vertébré vivant le plus ancien, la lamproie, possède un œil uniquement composé de deux cônes permettant une vision dichromatique. Les bâtonnets se seraient développés à partir des cônes lors de l'évolution des poissons et apportèrent une meilleure sensibilité visuelle aux espèces des grandes profondeurs. Certaines espèces de poissons perdirent ainsi tous leurs cônes au profit des bâtonnets, mais la plupart des poissons possèdent un type de bâtonnets et deux types de cônes. Un petit nombre d'espèces d'eau douce ont alors acquis un troisième, voire un quatrième type de cônes apportant une meilleure vision des couleurs. Les amphibiens ont conservé la rétine avec bâtonnets et un petit nombre de cônes face aux contraintes de leur vie diurne et nocturne. En revanche, de nombreux oiseaux et reptiles devenus strictement diurnes utilisent moins la forte sensibilité des bâtonnets aux faibles éclaircissements. Ils ont un nombre de bâtonnets réduit et un nombre de cônes accru, et présentent donc une forte sensibilité aux différentes teintes et niveaux de saturation. Plusieurs lézards ont perdu complètement les bâtonnets.

Les geckos, groupe de lézards nocturnes, étaient soumis aux fortes contraintes de l'obscurité sans avoir de précurseurs des bâtonnets. Ils ont en fait à nouveau acquis un système proche des bâtonnets à partir des cônes sensibles au bleu. Les serpents, qui descendent aussi des lézards, pourraient avoir développé un système similaire.

Les mammifères descendent des anciens reptiles qui possédaient probablement encore des bâtonnets. Il s'agissait de petits animaux nocturnes dominés par les reptiles et les dinosaures dont les systèmes visuels comportaient des bâtonnets, mais n'avaient pas totalement perdu leurs cônes et étaient probablement dotés d'une vision dichromatique limitée. Avec la disparition des dinosaures, la radiation des mammifères s'est faite dans certaines des niches écologiques diurnes libérées, et la proportion de bâtonnets a décru. Cependant, même chez des animaux comme les écureuils qui possèdent une forte proportion de cônes, le nombre de cônes différents est resté stable. L'héritage de la nocturnalité semble avoir restreint les possibilités de développement du système de vision des couleurs chez les mammifères. C'est seulement récemment, avec l'évolution des primates, que s'est développé un système trichromate avec la duplication du gène de l'opsine sensible aux moyennes longueurs d'onde (vert) et sa sensibilité légèrement décalée vers le jaune.

On voit bien par cet exemple que les contraintes phylogénétiques sur les systèmes sensoriels sont fortes, mais qu'elles peuvent être dépassées si les bénéfices sont élevés.

CONCLUSION

Nous avons montré dans ce chapitre que l'évolution des signaux était soumise à plusieurs types de contraintes, et résultait généralement d'un compromis entre sélection naturelle (contraintes phylogénétiques, caractéristiques physiques de l'environnement, pression de prédation) et sélection sexuelle (compétition entre rivaux, préférences du partenaire sexuel, structure sociale). L'émission et la réception des signaux sont associées à des coûts et bénéfices, et l'on peut s'attendre à ce que les sélections naturelle et sexuelle favorisent certains signaux potentiels plutôt que d'autres car ils maximisent l'aptitude des participants. L'optimisation des systèmes de signalisation pose donc une question centrale : si les deux parties coopèrent, condition nécessaire pour qu'il y ait une vraie communication,

quels sont les types de signaux qu'elles doivent conjointement adopter pour maximiser leurs aptitudes respectives ?

Un point important pour répondre à une telle question est que toute communication vraie met en jeu une véritable coopération entre au moins deux individus : l'intentionnalité implique l'existence d'un bénéfice pour l'émetteur, et l'honnêteté implique un bénéfice pour le récepteur. La communication vraie est donc une interaction à bénéfice réciproque. Une telle situation offre la possibilité de tricheries, bluffs et autres tromperies, certains individus exploitant la coopération d'autres individus. Nous avons vu avec divers exemples de ces tricheries comment les deux partenaires, émetteurs ou récepteurs peuvent exploiter la communication aux dépens de l'autre. Nous avons aussi vu que des individus non impliqués dans la communication peuvent aussi en tirer un bénéfice propre, soit au détriment des acteurs de la communication (exploitation), soit sans conséquence directe pour les acteurs (indiscrétion). Nous avons vu plusieurs exemples où l'existence d'un prédateur susceptible d'exploiter une communication contraint fortement l'évolution et le maintien des signaux, une solution extrême pouvant être la disparition (ou l'absence ?) totale de la communication.

Une telle situation semble donc éminemment instable, tout tricheur semblant être favorisé par la sélection en ce sens qu'il peut augmenter son aptitude aux dépens d'autres individus. L'évolution de la communication pose en fait une série de problèmes évolutifs intéressants :

1. Comment la situation de bénéfice réciproque peut-elle être maintenue sans être envahie par des tricheurs ? Pour cette question, nous conseillons au lecteur de se référer au chapitre 13 sur l'évolution de la coopération où nous avons vu plusieurs exemples s'apparentant directement à cette situation. Par exemple, les modèles de réciprocité et de réciprocité indirecte développés dans le chapitre 13 peuvent relativement bien s'appliquer au cas de la communication.
2. Pourquoi le récepteur tient-il compte de l'information véhiculée par un signal si l'émetteur a la possibilité d'envoyer une information fausse ? Nous avons vu dans le paragraphe 14.2.6 qu'une des réponses possibles à cette question est le principe du handicap : si le signal implique un coût à l'émetteur, cela assure l'honnêteté de l'information émise, le coût du signal empêchant toute tricherie de la part de l'émetteur. D'autre part, nous avons vu avec l'exemple du jeu producteur-

chapardeur dans le chapitre 6 que même si le signal n'est pas coûteux, dans certaines circonstances, les tricheurs peuvent se maintenir à faible fréquence dans la population. Tant que les tricheurs ne sont pas trop nombreux, la coopération (et donc la communication) peut se maintenir tout de même, et nous ne devons pas nécessairement être surpris de l'existence de tricheurs.

3. Comment est apparue la précision dans le codage des informations? En effet, une certaine précision dans le codage du signal est nécessaire pour que l'émetteur obtienne la participation du récepteur. Cette question est fortement associée à la suivante.
4. Comment le récepteur peut-il décoder cette information? Le signal doit pouvoir être détecté avec assez de sensibilité par le récepteur, mais cette sensibilité est toujours limitée par une valeur maximale (qui correspondrait au récepteur idéal). Même avec le signal le plus précis possible, les récepteurs font des erreurs qui sont la part inévitable du processus de décision. L'optimum entre la précision de l'émetteur et la sensibilité du récepteur se fait généralement à un niveau de coût intermédiaire pour les deux parties tout en permettant une communication efficace. Dans une modélisation récente, deux États-Uniens, Jack Bradbury et Sandra Vehrencamp (2000) ont mis en évidence l'importance de l'existence d'une prise de décision par l'émetteur avant même l'existence du signal. Ils montrent qu'il est peu probable que les récepteurs aient fait des choix au hasard dans la phase précédant l'apparition d'un véritable signal [voir le paragraphe 14.3.3 (b)]. Cette décision avant l'apparition du signal se basait probablement sur l'utilisation d'indices. La plupart des récepteurs utiliseraient des mécanismes tels que l'estimation des probabilités de bénéfice (probabilité d'améliorer sa condition ou son aptitude) et celle des indices (estimer la valeur d'un indice) pour prendre une décision, qui peut évoluer en signal (voir le paragraphe 14.2.5). Un nouveau signal ne sera sélectionné que s'il fournit suffisamment d'information pour que le récepteur ait une réponse plus adaptée, c'est-à-dire qu'il ait une meilleure aptitude que celle qu'il obtenait avant la ritualisation du signal. D'autre part, l'émetteur qui attend une réponse différente de celle que voudrait donner le récepteur peut encore bénéficier de l'interaction en utilisant des signaux imparfaitement honnêtes et précis, c'est-à-dire en mentant un peu. Ces modèles économiques de la communication animale supportent

largement la théorie de l'entraînement sensoriel (voir le paragraphe 14.3.3) et le principe du handicap [voir le paragraphe 14.2.6 (a)].

Chacune de ces questions mériterait un développement propre. En effet, même si elle s'apparente à de la coopération, la communication présente un certain nombre de particularités qui peuvent très bien changer le fonctionnement coopératif par rapport à d'autres formes de coopération. Ces différences justifient l'adaptation des raisonnements théoriques au cas particulier de la communication, mais par souci d'économie de place, nous avons fait le choix de ne pas développer ces modèles particuliers ici.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

En plus des chapitres 6 et 13, des informations complémentaires sur l'optimisation simple et dynamique nécessaire au traitement du cas particulier de la communication peuvent être trouvées dans :

MANGEL M. et CLARK C.W. – 1988, *Dynamic Modelling in Behavioral Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Une approche par la théorie des jeux et un ouvrage absolument incontournable en communication est le livre de :

BRADBURY J.W. et VEHRENCAMP S.L. – 1998, *Principles of animal communication*. Sunderland, Sinauer Associates;

ainsi que leur synthèse des approches économiques en communication :

BRADBURY J.W. et VEHRENCAMP S.L. – 2000, Economic models of animal communication, *Animal Behaviour*, n° 59, p. 259-268.

Pour ceux qui voudraient en savoir plus sur le chant des oiseaux, le livre de :

CATCHPOLE C.K. et SLATER P.J.B. – 1995, *Bird song*, Cambridge University Press, Cambridge;

et l'ouvrage collectif de :

KROODSMA D.E. et MILLER E.H. – 1996, *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca,

ont de quoi donner une idée de ce vaste domaine d'étude.

On peut voir aussi :

ANDERSSON S., ÖRNBORG J. et ANDERSSON M. – 1998, Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating

- in blue tits. *Proceedings of The Royal Society of London B.*, n° 263, p. 445-450.
- AUBIN T., JOUVENTIN P. et HILDEBRAND C. – 2000, Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society of London B.*, n° 267, p. 1081-1087.
- DOUTRELANT C., MCGREGOR P.K. et OLIVEIRA R.F. – 2001, The effect of an audience on intrasexual communication in male siamese fighting fish. *Betta splendens. Behavioral Ecology*, n° 12, p. 283-286.
- ENDLER J.A. – 1986, *Natural selection in the wild*. Princeton, Princeton University Press.
- ENDLER J.A. – 1990, On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of The Linnean Society*, n° 41, p. 315-352.
- ENDLER J.A. et THÉRY M. – 1996, Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist*, n° 148, p. 421-452.
- HARVEY P.H. et PAGEL M.D. – 1991, *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford, University Press.
- MAYNARD SMITH J. & HARPER D. 2003. *Animal signals*. Oxford University Press.
- MCGREGOR P.K. et PEAKE T.M. – 2000, Communication networks : social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethologica*, n° 2, p. 71-81.
- THÉRY M. et CASAS J. – 2002, Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*, n° 415, p. 133.
- THÉRY M. et ENDLER J.A. – 2001, « Habitat selection, ambient light and colour patterns in some lek-displaying birds », dans BONGERS F., CHARLES-DOMINIQUE P., FORGET P.-M. et THÉRY M., *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*, Dordrecht, Kluwer Academic Publisher.
- ZAHAVI A. – 1975, Mate selection, a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, n° 53, p. 205-214.
- ZAHAVI A. – 1977, The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, n° 67, p. 603-605.

QUESTIONS DE RÉFLEXION

1. Analyser la relation existant entre les divers concepts présentés dans le présent chapitre (indiscrétion, signaux, indices) et les notions d'information publique de dissimulabilité présentées au chapitre 12, paragraphe 3.5.
 2. Décrivez les différentes étapes de la ritualisation et expliquer comment ce genre de communication peut être exempt ou non de tricherie.
 3. D'après l'information contenue dans ce chapitre, que vous attendez-vous des caractéristiques d'un signal sonore de houpilleur d'une espèce d'oiseau sylvestre dont la fonction est d'attirer le plus d'individus possible pour l'aider à attaquer et repousser un prédateur? En quoi ce signal serait-il différent dans un milieu ouvert?
 4. Spéculez sur les conditions environnementales qui favorisent et défavorisent la communication olfactive, faites le même exercice pour la communication visuelle.
-

Interactions durables

15.1 INTRODUCTION

Diverses, variées, et souvent complexes, les interactions entre individus appartenant à des espèces différentes jouent un rôle fondamental dans la structuration des communautés dont elles contribuent à déterminer la richesse et la dynamique temporelle (Begon *et al.* 1996). Elles sont ainsi particulièrement importantes dans la régulation des flux d'énergie au sein des réseaux trophiques, à l'instar de la prédation qui constitue une forme particulièrement aiguë d'interaction interspécifique, positive pour le prédateur et négative pour la proie. Au sein des écosystèmes, le partage de l'espace entre espèces implique souvent, à travers des comportements agressifs ou d'évitement, une compétition par interférence (Keddy 1989) susceptible d'induire une véritable territorialité interspécifique (Murray 1971, Wilson 1971). Le concept d'interaction interspécifique n'implique cependant pas forcément une mise en relation directe entre les protagonistes. Ainsi, la simple concurrence qui oppose deux espèces distinctes pour l'exploitation d'une même ressource peut suffire à entraîner une diminution de la disponibilité de cette ressource pour les deux espèces sans véritable confrontation.

15.1.1 Des interactions durables

Une caractéristique essentielle permettant de classer les interactions interspécifiques est leur inscription dans le temps. Certains types d'interactions sont par nature éphémères, voire instantanées. Ainsi, la prédation constitue une interaction brève limitée au temps nécessaire au prédateur pour détecter, poursuivre, capturer et ingérer sa proie. Mais d'autres interactions se prolongent dans le temps en associant les mêmes acteurs de manière pérenne ou en les confrontant régulièrement. Les systèmes hôte-parasite

en sont une excellente illustration. L'essentiel du cycle de vie du parasite se déroule en général à l'intérieur d'un hôte qui, en quelque sorte, fournit à lui tout seul le gîte et le couvert. Le Français Claude Combes (1995) a proposé le terme d'**interaction durable** pour qualifier les interactions interspécifiques qui se maintiennent dans le temps. Au-delà des différents modes de parasitisme, le concept renvoie plus largement à un ensemble de relations prolongées entre organismes de niveaux taxonomiques très variés. Il convient de préciser que la durée de l'interaction doit être lue à deux niveaux. Au niveau des individus d'abord, où, le plus souvent, l'interaction n'est interrompue que par la mort d'un des deux partenaires. Au niveau de l'histoire des espèces ensuite, où le maintien de l'interaction entraîne au cours de l'évolution une spécialisation qui se traduit par le fait qu'au moins un des deux partenaires est inféodé à l'autre au point que toute existence indépendante devient proscrite. L'espèce inféodée peut alors connaître une régression de certaines fonctions dorénavant assurées par l'espèce partenaire (Combes 1995).

15.1.2 Interactions durables, phénotype étendu, manipulation, co-évolution

D'un point de vue évolutif, la relation interspécifique peut être assimilée à une interaction où le génotype de l'un des protagonistes est susceptible d'influencer le phénotype de l'autre. C'est la notion de **phénotype étendu** introduite par Richard Dawkins dans son ouvrage éponyme (Dawkins 1982). Au sein d'une interaction hôte-parasite, le génotype du parasite est ainsi capable de prolonger son expression dans le phénotype de l'hôte, à travers diverses altérations physiologiques. La modification du phénotype de l'hôte se fait généralement à l'avantage du parasite et au détriment de l'hôte. On parle alors de **manipulation**

TABEAU 15.1 CATÉGORISATION DES INTERACTIONS DURABLES ENTRE INDIVIDUS D'ESPÈCES DIFFÉRENTES
SELON LE BILAN DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES DE CHAQUE PROTAGONISTE.

Les situations où les deux partenaires paient un coût semblent *a priori* instables car l'interaction est alors directement contre sélectionnée et les deux espèces ne peuvent pas interagir étroitement de façon durable.

		Bilan pour le second protagoniste		
		Négatif	Nul	Positif
Bilan pour le premier protagoniste	Négatif	Instable	Amensalisme	Parasitisme
	Nul		Neutralisme	Commensalisme
	Positif			Mutualisme

de l'hôte par le parasite. Les influences partagées des deux génotypes ne sont toutefois pas obligatoirement antagonistes, et l'interaction entre génotypes peut en certains cas se rapprocher d'une coopération. Quel que soit le caractère antagoniste ou synergique de l'interaction entre les deux espèces, sa prolongation à travers les générations implique qu'au cours du temps, les deux génomes évoluent de concert. Cette **co-évolution** peut prendre au sein d'une interaction antagoniste la forme d'une course aux armements discontinue, marquée par des époques de relative stabilité entrecoupées d'événements où chaque protagoniste surenchérit à son tour dans la manipulation ou la résistance à celle-ci.

(et réciproquement) si l'équilibre des coûts et des bénéfices d'un ou des deux partenaires vient à se déplacer à l'échelle des temps écologiques ou évolutifs.

Selon les organismes concernés, les interactions durables suivent différentes modalités. Leurs aspects physiologiques et génétiques ont fait l'objet de plusieurs synthèses (Boucher et al. 1982, Cushman et Beattie 1991, Bronstein 1994, Combes 1995, Begon *et al.* 1996). Au sein de ce chapitre, nous nous intéresserons exclusivement au rôle du comportement des protagonistes au sein de ces interactions, en nous efforçant d'illustrer la très large gamme d'organismes concernés et la grande subtilité des comportements impliqués.

15.1.3 Les grands types d'interactions durables

Dans un premier temps, on peut ranger schématiquement les interactions durables en deux grandes catégories : le **parasitisme** et le **mutualisme** (Boucher *et al.* 1982). Au sein de la première catégorie, le développement et la reproduction d'un partenaire, le parasite, s'effectuent aux dépens de l'autre partenaire, l'hôte. L'interaction est bénéfique pour le parasite, et nuisible à l'hôte. Dans le cas du mutualisme, chaque partenaire bénéficie *a priori* de l'interaction.

Cependant, la combinaison des coûts et des bénéfices de chaque partenaire varie largement d'une interaction durable à l'autre (Smith 1992, Bronstein 1994, Combes 1995). On peut ainsi catégoriser les interactions durables d'après le simple bilan des coûts et des bénéfices de chaque partenaire (Tableau 15.1). Mais l'inconvénient d'une telle typologie statique est de masquer le caractère essentiellement dynamique des interactions entre espèces. Les interactions durables sont en effet susceptibles de varier en intensité dans l'espace et le temps, et une interaction mutualiste est susceptible de dériver vers une relation de parasitisme

15.2 LE RÔLE DU COMPORTEMENT AU SEIN DES INTERACTIONS MUTUALISTES

Les **mutualismes** correspondent *a priori* à des interactions interspécifiques au sein desquelles chaque partenaire retire un bénéfice net. Ils sont largement répandus dans la nature et impliquent aussi bien des relations entre deux espèces animales qu'entre espèces de plantes et espèces animales (comme dans le cas de la pollinisation par exemple). Le terme **symbiose** est souvent utilisé en lieu et place du terme mutualisme par certains auteurs, alors que d'autres n'y ont recours que pour désigner des interactions mutualistes hautement spécialisées entre partenaires qui ne peuvent survivre l'un sans l'autre. Nous nous rangerons à cette deuxième définition. Le terme mutualisme est utilisé ici pour qualifier le résultat de l'interaction, indépendamment de son histoire évolutive et de l'importance des bénéfices retirés par les

protagonistes. Cette interaction consiste en une exploitation mutuelle entre deux espèces différentes et impliquant un bénéfice mutuel. En ce sens, il n'est assimilable ni à une coopération ni à un acte altruiste, deux concepts qui n'ont de sens que dans le cas d'interactions entre individus appartenant à une même espèce.

15.2.1 Le mutualisme, une relation pas si simple que cela

Si certaines interactions mutualistes semblent réellement apporter des bénéfices réciproques aux deux partenaires, il semble aujourd'hui que cet état constitue probablement l'exception plutôt que la règle. De fait, la frontière entre mutualisme et parasitisme est souvent moins nette qu'on ne pourrait le croire à première vue, et, dans de nombreux cas d'espèces, l'idée ancienne d'un mutualisme stable, basé sur des bénéfices mutuels et équivalents pour les deux parties ne résiste pas à une analyse rigoureuse. La stabilité et l'équilibre de l'interaction mutualiste dépendent, en effet, de nombreux facteurs susceptibles de modifier les coûts et les bénéfices qui y sont associés (Bronstein 1994). Par exemple, l'abondance et l'identité des autres espèces avec lesquelles les espèces mutualistes interagissent peuvent exercer une influence importante sur l'interaction. Selon le contexte écologique, le « service » rendu par une espèce mutualiste peut même être plus ou moins important pour l'espèce partenaire. Afin d'illustrer cet aspect conditionnel des interactions mutualistes, nous développons ici deux exemples d'interaction mutualiste entre espèces de vertébrés. La première interaction est de type facultatif, alors que la seconde peut être de type obligatoire.

15.2.2 L'indicateur, le ratel et l'homme

Les indicateurs, ou guide-miels, forment un groupe d'espèces d'oiseaux, particulier à plus d'un titre, dont la majorité des représentants vit dans les savanes africaines (Bakyono 1988). Fait assez rare dans la nature, plusieurs espèces d'indicateurs peuvent se nourrir et assimiler de la cire qu'ils récoltent principalement dans les nids d'abeilles, dont ils mangent aussi les larves et les adultes. Occasionnellement, ils peuvent même exploiter la cire des cierges disposés sur les autels des églises (Friedmann et Kern 1956, Diamond et Place 1988)! Mais leurs interactions avec l'espèce humaine ne se limitent pas au pillage

des lieux de culte. De fait, leur nom évoque un comportement singulier à la base d'une interaction mutualiste plutôt exceptionnelle. Certaines espèces d'indicateurs sont célèbres pour conduire les mammifères mellivores comme les ratels (*Mellivora capensis*) ou les humains vers les ruches sauvages lorsqu'ils sont incapables de les ouvrir eux-mêmes. Longtemps, l'histoire des indicateurs guidant les cueilleurs vers les essaims d'abeilles a fait figure de légende, ou, pour le moins, est restée au stade d'anecdote. Jusqu'à ce qu'une étude menée sur trois années dans le nord du Kenya (Isack et Reyer 1988) vienne fournir les preuves tangibles de l'existence d'un véritable mutualisme entre l'homme et l'indicateur.

a) Des oiseaux et des hommes

Dans cette région, vit un peuple nomade, les Borans, qui recherche les essaims sauvages pour récolter le miel. Les Borans sont souvent assistés dans leur quête par le grand indicateur (*Indicator indicator*), un oiseau mesurant environ 20 centimètres, au plumage brun, à l'exception de la queue qui au vol apparaît rayée de blanc. L'aide des indicateurs est largement bénéfique aux Borans puisque, en moyenne, elle diminue le temps nécessaire pour trouver un essaim de 8,9 heures sans guide à 3,2 heures en suivant un guide, soit une réduction de 64%! Les indicateurs bénéficient en retour de l'interaction. L'enfumage des ruches sauvages par les Borans réduit en effet le risque d'être piqué par les abeilles et l'utilisation d'outils pour ouvrir les essaims augmente la disponibilité de la nourriture pour les indicateurs. Isack et Reyer (1988) ont ainsi estimé qu'environ 96% des essaims n'étaient accessibles aux indicateurs qu'à travers leur coopération avec l'homme.

Il est difficile de dater l'interaction mutualiste entre l'homme et les indicateurs, même si des dessins rupestres retrouvés dans le Sahara ou en Afrique australe attestent que la collecte du miel par l'homme y remonte à au moins 20 000 ans. Durant cette période, l'évolution de l'interaction mutualiste s'est accompagnée d'un comportement stéréotypé de recrutement des ratels ou des humains par les indicateurs. Ces derniers, après avoir localisé un essaim, s'empressent d'attirer l'attention d'un individu de l'une ou l'autre espèce partenaire. Ils volent alors de perchoir en perchoir, déployant leur queue en éventail et émettant un signal vocal caractéristique formé de doubles notes. Lorsque le partenaire a marqué son intérêt en s'approchant de l'oiseau, celui-ci s'envole et s'éloigne de quelques mètres, puis le manège reprend

jusqu'à l'essaïm (Bakyono 1988, Isack et Reyer 1988). Les humains eux aussi ont élaboré un système de communication afin d'attirer les indicateurs. Les Borans ont confectionné à cette intention divers instruments (coquilles percées, morceaux de bois évidés) qui leur permettent d'émettre des sifflements perçants, audibles dans un rayon d'environ un kilomètre. Ces sifflements semblent être interprétés par l'oiseau comme un signal d'appel, puisque leur émission double le taux de rencontre des Borans avec les indicateurs (Isack et Reyer 1988).

b) Les conditions de maintien de cette interaction

Le mutualisme entre les indicateurs et ses partenaires repose donc sur une réciprocité et une honnêteté dans la communication (voir chapitre 14). L'analyse du comportement des indicateurs (Isack et Reyer 1988; voir aussi Bakyono 1988) a révélé que, conformément aux dires des Borans, la forme du vol de l'oiseau et la direction qu'il emprunte constituent des informations fiables permettant de localiser les essaims d'abeilles. Le système semble peu ouvert à la tricherie, car les mammifères mellivores sont principalement intéressés par le miel alors que les indicateurs sont plus friands de cire et de larves d'insectes. Cependant, l'interaction mutualiste nécessite d'être régulièrement renforcée. Ainsi, dans les zones de l'Afrique où le miel collecté dans les ruchers sauvages a été remplacé par les produits de l'apiculture ou par d'autres ersatz sucrés, les indicateurs semblent avoir cessé de diriger leur comportement de recrutement vers l'homme (Bakyono 1988, Isack et Richner 1988).

Divers facteurs peuvent expliquer cette rapide disparition. Premièrement, des interactions relativement récentes d'un point de vue évolutif pourraient être plus labiles. Deuxièmement, il a été suggéré (Bronstein 1994) que les interactions facultatives sont plus instables. Enfin, le caractère tripartite de l'interaction (indicateur-ratel-homme) pourrait aussi tendre à en diminuer la stabilité (Bronstein 1994). Il serait à cet égard intéressant de savoir si dans les zones où les hommes ont cessé de récolter le miel des ruchers sauvages, les indicateurs ont redirigé leur effort de recrutement vers le ratel, ou, de manière plus générale, si la fréquence des recrutements dirigés vers l'homme est négativement corrélée à la densité locale de ratels. L'absence de comportement de guidage chez certaines espèces d'indicateurs pourrait ainsi être due à une perte récente, liée à une modification des coûts et des bénéfices associés à l'inter-

action. En l'absence d'une phylogénie précise du groupe et de données fiables sur la présence et la fréquence du comportement de guidage chez les différentes espèces, la question reste ouverte.

15.2.3 Les symbioses de nettoyage

a) Les pique-bœufs : nettoyeurs ou vampires ?

L'indicateur n'est pas la seule espèce d'oiseau à inclure la cire dans son régime alimentaire. Les pique-bœufs (*Buphagus* spp.) s'en nourrissent aussi mais l'obtiennent en « nettoyant » les oreilles de diverses espèces de bovins et d'antilopes. Cet aspect de leur régime alimentaire est peu connu, et on s'accorde généralement à les décrire comme insectivores, se nourrissant essentiellement des tiques et autres ectoparasites qu'ils prélèvent dans le pelage de diverses espèces d'ongulés sauvages. Le spectacle des antilopes transportant placidement sur leur dos un groupe de pique-bœufs tout affairés à les débarrasser de leurs ectoparasites a ainsi été souvent présenté comme le parfait exemple d'une interaction mutualiste (Dickman 1992, Connor 1995).

Pourtant l'image prosaïque de l'oiseau qui, en se procurant sa nourriture, nettoie le vertébré et le soustrait aux morsures, piqûres et autres repas sanguins d'un vaste cortège d'arthropodes parasites, pourrait être en fait assez éloignée de la réalité. En effet, les pique-bœufs ne se limitent pas à prélever sur les ongulés de la cire ou des insectes (Weeks 1999). Ils se nourrissent aussi de leur sang, prélevé sur les blessures dont ils retardent la cicatrisation. Le caractère douloureux ou pour le moins désagréable pour l'hôte de ces repas sanguins est attesté par la réaction des mammifères qui secouent leurs corps, réussissant parfois à déloger ainsi l'oiseau vampire. Weeks (1999, 2000) a étudié le comportement d'approvisionnement des pique-bœufs à bec rouge *B. erythrorhynchus* perchés sur des bovins domestiques dans une exploitation agricole au Zimbabwe. L'ingestion de tiques ne représentait qu'un faible pourcentage de l'activité d'approvisionnement dominée par l'exploitation des blessures des bovins. Au cours d'une expérience, Weeks (2000) a empêché les pique-bœufs d'avoir accès à une partie d'un troupeau, l'autre partie restant exposée aux oiseaux. Le nombre de tiques était compté sur chaque animal au début et la fin de l'expérience, séparés de quatre semaines. Aucune différence significative dans la variation du nombre de tiques entre le début et la fin de l'expérience ne fut constatée

selon que les bovins étaient exposés ou pas aux pique-bœufs (Figure 15.1 a). En revanche, la cicatrisation des plaies était significativement plus longue dans le groupe exposé aux pique-bœufs (Figure 15.1 b).

Il est difficile de savoir jusqu'à quel point ces résultats peuvent être généralisés aux interactions liant les pique-bœufs aux espèces d'ongulés sauvages, car le bétail domestique n'a pas co-évolué avec les pique-bœufs. Ils indiquent cependant que les coûts et les bénéfices de l'interaction sont susceptibles de changer selon l'espèce hôte. On ne peut donc savoir si d'une manière générale les pique-bœufs se comportent plus souvent comme des vampires ou comme d'honnêtes nettoyeurs. Il semble qu'ils exploitent exclusivement les blessures sur les hippopotames (Olivier et Laurie 1974), mais leur relation avec les impalas ou les rhinocéros pourrait être moins désavantageuse pour les hôtes (Hart *et al.* 1990, Weeks 1999). La nette préférence des pique-bœufs pour des espèces hôtes de grande taille et à l'agilité réduite, donc moins capables de déloger les oiseaux indésirables (Koenig 1997), suggère cependant que l'interaction entre les pique-bœufs et leurs hôtes ne constitue pas un mutualisme parfaitement équilibré.

b) Poissons nettoyeurs, poissons clients

Les symbioses de nettoyage les mieux étudiées restent celles observées au sein du monde marin (Feder 1966, Arnal 2000, Côté 2000). Elles impliquent un individu d'une espèce, qualifiée de nettoyeuse, qui prélève sur le corps, la cavité buccale ou les branchies d'un individu d'une autre espèce, dite espèce cliente, divers ectoparasites, bactéries ou lambeaux de tissus morts ou putrescents. Comme dans le cas de l'interaction entre pique-bœufs et ongulés, les nettoyeurs appartiennent typiquement à des espèces de petite taille, telles que des crevettes ou de petits poissons, et leur clientèle est constituée de poissons de plus grande taille, y compris certaines espèces de raies ou de requins (Côté 2000, Sazima et Moura 2000).

La répartition du comportement de nettoyage à travers les différents taxa indique que ce comportement a évolué à plusieurs reprises indépendamment chez les crustacés et chez les poissons (Côté 2000). Si le comportement de nettoyage a été décrit chez plus d'une centaine d'espèces de poissons, il reste une activité sporadique pour la plupart d'entre elles, et seulement 18% d'entre elles peuvent être qualifiées de nettoyeurs obligatoires en ce sens que leur alimentation dépend majoritairement de l'activité

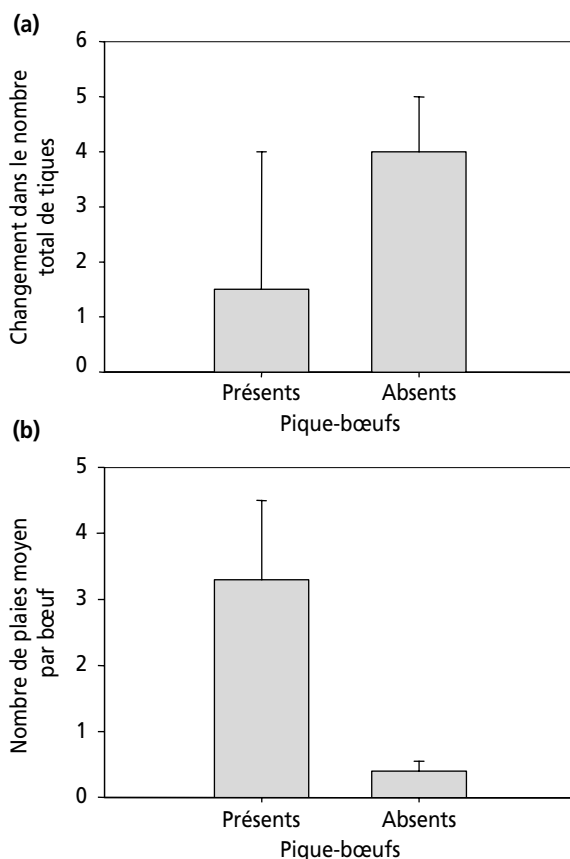


Figure 15.1 Effets de la présence des pique-bœufs sur la charge parasitaire et le nombre de plaies des bœufs domestiques.

Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les écarts-types des différences entre la fin et le début de l'expérience concernant : (a) le nombre de tiques ($P > 0,60$), et (b) le nombre de plaies par bovin. La différence n'est significative que pour le nombre de plaies ($P = 0,003$). Modifié d'après Weeks (2000).

de nettoyage (Côté 2000). Deux familles de poissons sont particulièrement concernées, les gobiidés et les labridés. Ce sont parmi les espèces appartenant à ces deux familles et leurs clients que certaines caractéristiques morphologiques et comportementales tout à fait originales sont observées. Tout d'abord, il existe une similarité dans les colorations des différentes espèces de nettoyeurs réparties dans différentes régions du Globe (Côté 2000). Bien que la forme des nettoyeurs varie largement d'une espèce à l'autre, il existe des convergences dans les colorations, notamment l'existence de rayures latérales le long de l'axe du corps. Chez les gobies nettoyeurs du genre *Elacatinus*, une analyse sommaire (Côté 2000) indique que la taille relative des rayures latérales par rapport à celle du corps est supérieure chez les espèces

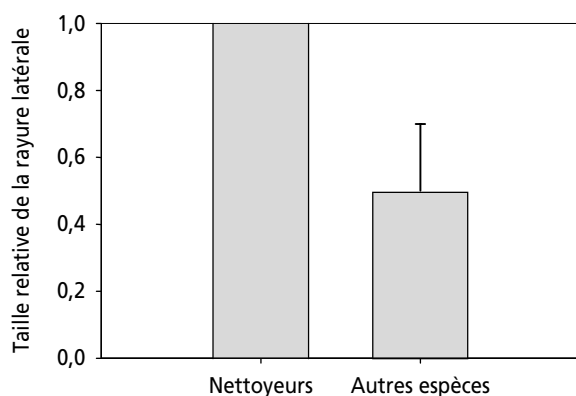


Figure 15.2 Convergence de couleur chez les divers gobies nettoyeurs.

Taille relative de la rayure latérale chez des espèces de gobies du genre *Elacatinus* selon qu'elles pratiquent le nettoyage ($n = 6$) ou pas ($n = 7$). La différence est significative ($P = 0,04$). D'après Côté (2000).

impliquées dans des interactions de nettoyage par rapport à celles qui ne le sont pas (Figure 15.2). En revanche, aucun pattern de coloration particulier n'est observé chez les espèces facultatives (Côté 2000).

► Des clients et des nettoyeurs

Ensuite, les interactions impliquant une espèce de nettoyeur obligatoire se déroulent classiquement dans un territoire fixe, appelé « station de nettoyage » (Potts 1973, Arnal et Côté 1998). L'interaction s'enclenche lorsqu'un poisson client pénètre librement dans la station ou y est activement recruté par le poisson nettoyeur qui peut à l'occasion adopter une nage en zigzag pour l'approcher. Le client, en réponse, adopte le plus souvent une posture stéréotypée, appelée « pose » (Losey 1979, Arnal 2000). Il dispose son corps verticalement, tête en bas ou tête en haut, déploie ses nageoires et ouvre ses ouïes. Les poses peuvent aussi s'accompagner chez certaines espèces de clients de brusques changements de coloration (Côté 2000). Elles ont généralement pour effet de déclencher l'activité d'inspection et de nettoyage (Côté *et al.* 1998). Au cours de l'inspection préliminaire, le nettoyeur heurte à plusieurs reprises de ses nageoires le corps du client. Il s'adonne ensuite à prélever différents éléments à la surface du corps du client ou bien interrompt l'interaction et retourne vers le centre de la station. L'interaction de nettoyage peut aussi s'interrompre sur l'initiative du client qui souvent effectue une série de soubresauts avant de quitter la station de nettoyage (Eibl-Eibesfeldt 1955, Randall 1958).

► Quel bénéfice pour le nettoyeur ?

Déterminer quels mécanismes proximaux sous-tendent l'interaction entre nettoyeurs et clients et évaluer les bénéfices adaptatifs qui en résultent pour chacune des deux parties représente un enjeu majeur dans l'étude des symbioses de nettoyage (Côté 2000, Bshary et Würth 2001, Grutter 2001). En ce qui concerne les nettoyeurs, il est largement établi qu'ils bénéficient de l'interaction en prélevant sur le corps des clients une importante source de nourriture. L'examen des contenus stomacaux de différentes espèces de nettoyeurs a en effet révélé que pour la plupart d'entre elles, les ectoparasites représentaient la principale source de nourriture prélevée sur les clients. Plusieurs espèces de nettoyeurs en revanche ne sont pas exclusivement dépendantes de leurs clients et sont capables de capturer des invertébrés directement sur le substrat. Il peut même exister pour une même espèce de poisson nettoyeur une variation géographique dans la dépendance trophique vis-à-vis des espèces clientes (Côté 2000). Il a aussi été suggéré que les nettoyeurs pourraient retirer de l'interaction mutualiste un bénéfice additionnel en termes de protection face aux prédateurs qui seraient repoussés par les clients, mais les rares données empiriques disponibles ne soutiennent pas cette hypothèse (Arnal et Côté 1998).

► Quel coût pour le nettoyeur ?

En revanche, le bénéfice net de l'interaction mutualiste peut être réduit par différents coûts. Différentes observations suggèrent en effet que le risque de prédation du nettoyeur par un client n'est pas complètement négligeable. Ainsi, plusieurs espèces concentrent leur effort d'inspection et de nettoyage sur les zones du corps du client qui les exposent le moins au risque d'être prédatés, telles que la queue et les nageoires, et évitent les zones dangereuses que sont la tête et la bouche (Francini-Filho *et al.* 2000) où, pourtant, les ectoparasites sont généralement plus abondants (Rohde 1980). Par ailleurs, différents cas de prédateurs des espèces de poissons clients sur des espèces de poissons nettoyeurs ont été signalés (*cf.* Côté 2000 pour une synthèse des données), même si leur fréquence semble rester faible. Dans certaines conditions, il existerait même un risque pour les nettoyeurs d'être à leur tour contaminés au contact des clients (Hobson 1971), mais ce désavantage ne semble pas concerner toutes les espèces (Bron et Treasurer 1992).

► Quel bénéfice pour le client ?

À première vue, les bénéfices pour les clients semblent évidents. Les nettoyeurs, en prélevant les ectoparasites, doivent réduire les différents coûts liés aux effets pathogènes induits par ces derniers. Cependant, les expériences consistant à retirer localement les poissons nettoyeurs pour mettre en évidence (par comparaison avec des zones témoins) un effet de leur présence sur la charge parasitaire des espèces clients n'ont pas toujours abouti aux mêmes résultats (Grutter 1996, Côté 2000). Cela est en partie expliqué par des problèmes méthodologiques. Il semble en effet que certains nettoyeurs concentrent leur prédation sur les parasites de plus grande taille, ce qui a pour effet de causer une augmentation concomitante du nombre de parasites de petite taille. La densité totale d'ectoparasites n'est donc pas directement influencée, mais la biomasse totale est réduite, ce qui peut constituer un bénéfice pour les clients. D'autres études (Grutter 1999, Grutter et Hendrikz 1999) suggèrent que pour certaines espèces, le moment de la journée pendant lequel la charge parasitaire est mesurée peut largement influencer les conclusions de l'étude. En effet, certaines espèces de nettoyeurs sont exclusivement diurnes, alors que la colonisation des hôtes par les ectoparasites a lieu aussi bien de jour que de nuit. Grutter (1999) a ainsi observé que des clients de l'espèce *Hemigymnus melapterus* placés dans des cages sur des récifs avec des labres nettoyeurs de l'espèce *Labroides dimidiatus* étaient moins couverts de crustacés isopodes ectoparasites que les individus placés dans des récifs sans nettoyeurs, mais cela seulement si l'examen de la charge parasitaire par les observateurs était pratiqué en fin de journée.

La visite des stations de nettoyage peut aussi impliquer des coûts réels ou potentiels pour les clients. Premièrement, plusieurs espèces clientes sont territoriales. Pour se rendre sur la station de nettoyage, les clients doivent alors abandonner temporairement leur territoire et donc encourir le risque d'y être supplanté par un intrus. Arnal et Côté (1998) ont montré que les clients de l'espèce *Stegastes dorsopunicans* qui possèdent une station de nettoyage sur leur territoire se font nettoyer presque deux fois plus souvent que les individus n'en possédant pas (Figure 15.3), ce qui suggère que le fait de devoir quitter son territoire pour se faire nettoyer limite le recours aux poissons nettoyeurs.

Deuxièmement, un déplacement vers les stations de nettoyage peut aussi obliger les individus clients à traverser des zones particulièrement exposées à la

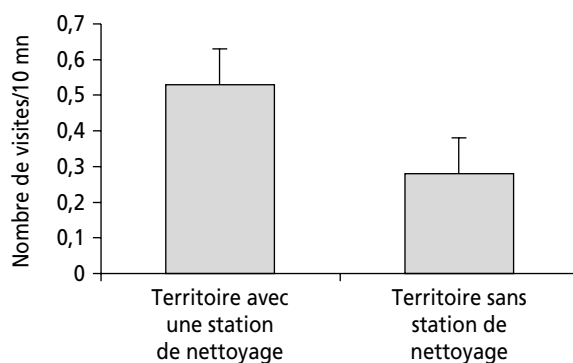


Figure 15.3 Territorialité et fréquence des visites à une station de nettoyage.

Fréquence de visites des stations de nettoyages par les clients en fonction du fait que leur territoire contient ou ne contient pas une station de nettoyage. La différence est significative; test unilatéral : $P < 0,10$, ($n_1 = n_2 = 6$).

D'après Arnal et Côté (1998).

prédation ou à pénétrer dans le territoire d'autres individus où ils sont susceptibles d'être agressés (Arnal et Côté 1998). Troisièmement la posture adoptée pendant l'interaction de nettoyage peut rendre les clients vulnérables aux tentatives de prédation par d'autres espèces de clients visitant la même station.

► Des nettoyeurs pas si propres que cela

En fait, les coûts les plus directs peuvent résulter de l'interaction de nettoyage elle-même. En effet, la plupart des espèces de nettoyeurs ne se bornent pas à prélever des ectoparasites : ils peuvent en outre ingérer des écailles et surtout du mucus (Gorlick 1980, Grutter 1997, Arnal 2000). Le mucus constitue pour les nettoyeurs une source importante de glycoprotéines. Qui plus est, alors que la biomasse d'ectoparasites disponible peut largement varier d'un client à l'autre, la présence de mucus est garantie. La perte de mucus peut être importante (Arnal 2000) et représente un coût certain pour les clients. En effet, le mucus constitue en quelque sorte le système immunitaire de l'épiderme des poissons. Sa réduction peut entraîner une augmentation de l'infestation par des agents pathogènes ou des parasites. Le remplacement du mucus prélevé s'effectue, mais le nouveau mucus tend à contenir moins de substances de défense que l'ancien (Svensden et Bogwald 1997). Arnal et Morand (2000) ont ainsi montré que chez le labre méditerranéen *Symphodus melanocercus*, l'intensité du nettoyage est directement liée à la charge des clients, mais aussi à la qualité de leur mucus.

► Une autre hypothèse :
la recherche de stimulations tactiles

Devant l'incertitude quant à un bénéfice net du nettoyage en lui-même pour le client, certains auteurs (Losey et Margules 1974, Losey 1987) ont suggéré que la première motivation des clients ne consiste pas à chercher à se débarrasser de leurs ectoparasites, mais à obtenir des stimulations tactiles. Selon cette hypothèse, le retrait des parasites par les nettoyeurs ne serait pas une composante indispensable de l'interaction. Les poissons nettoyeurs auraient plutôt profité du besoin de stimulations tactiles ressenti par les clients pour exploiter l'accès à une ressource trophique. De fait, les sensations tactiles résultant de l'activité des nettoyeurs semblent avoir sur leurs clients un effet apaisant (Potts 1973, Lemaire et Maigret 1987). Il a été suggéré (Côté 2000) que ces contacts pouvaient en fait être utiles aux nettoyeurs pour localiser d'éventuelles proies à la surface du corps des clients. Mais une étude récente (Bshary et Würth 2001) indique que durant ces contacts les positions relatives du client et du nettoyeur sont stables, la tête du nettoyeur pointant typiquement à l'opposé du corps du client, ce qui semble peu compatible avec la capture de proies.

Cependant, outre le fait que l'effet physiologique réel des stimulations tactiles reste à préciser, l'hypothèse de la stimulation tactile a été récemment infirmée. Grutter (2001) a étudié en aquarium le comportement de poissons clients confrontés à travers une glace à une espèce de nettoyeur ou à une espèce non nettoyeuse servant de témoin. L'infestation parasitaire des clients était manipulée par l'expérimentateur afin de vérifier l'influence de celle-ci sur la tendance des clients à rechercher un contact avec les nettoyeurs. Les poissons clients parasités passaient plus de temps près des poissons nettoyeurs que les individus non parasités. De plus, les poissons clients parasités passaient plus de temps près des nettoyeurs que près des poissons servant de témoin, alors qu'aucune préférence n'était observable chez les individus non parasités. Grutter (2001) conclut que l'infestation parasitaire plutôt que la recherche de stimulations tactiles sous-tend le comportement client. Ce qui ne signifie pas pour autant que les stimulations tactiles ne jouent aucun rôle dans l'interaction de nettoyage. À partir d'observations de terrain, Bshary et Würth (2001) ont mis en évidence chez *L. dimidiatus* que les stimulations tactiles des nettoyeurs ont pour effet de prolonger le temps de pose des clients notamment en apaisant les clients à la suite d'une réaction

à une morsure infligée par le nettoyeur. Ces mêmes auteurs ont aussi observé que les stimulations tactiles étaient plus souvent employées par les nettoyeurs lors d'interactions avec des espèces de clients prédatrices que lors d'interactions avec des espèces non prédatrices.

Il est important de souligner le fait que cette hypothèse de la recherche de stimulation tactile ne se situe pas sur le même plan que l'explication en termes d'élimination des parasites. L'hypothèse tactile ne constitue pas en soi une explication évolutive car, si elle propose un mécanisme proximal par lequel les nettoyeurs pourraient exploiter leurs clients, elle ne propose pas de bénéfice en termes d'aptitude du côté du client. En d'autres termes, la question de la motivation évolutive (c'est-à-dire du bénéfice en aptitude) du client à obtenir de telles stimulations tactiles reste entière.

► Quel bilan pour l'interaction ?

L'analyse détaillée des coûts et bénéfices de l'interaction client/nettoyeur révèle donc que l'interaction mutualiste de nettoyage correspond à un équilibre fragile et subtil qui fait intervenir différents coûts et bénéfices. La stabilité de la relation semble, encore une fois, dépendante du caractère plus ou moins ambigu du rôle joué par chaque protagoniste. Si le nettoyeur, attaché à sa station de nettoyage, tend plus à exploiter le mucus de ses clients plutôt que de les soulager de leur charge parasitaire, le risque est grand que les clients désertent la station. À l'inverse, si les poissons clients se présentent devant les nettoyeurs même lorsqu'ils sont faiblement parasités, ils encourrent le risque que les nettoyeurs sanctionnent une inspection peu rentable en prélevant une part conséquente de mucus. Même si divers éléments laissent supposer que les symbioses de nettoyage impliquent un certain degré d'honnêteté entre les protagonistes (Arnal 2000), notamment lié au fait que les clients visitent d'autant plus assidûment les stations qu'ils sont fortement parasités, les bénéfices retirés par chaque partie sont susceptibles de varier entre espèces et pour une même espèce d'une zone géographique à une autre. Qui plus est, cette honnêteté est parfois corrompue par certaines espèces mimétiques (Côté 2000), telles que la blennie *Aspidontus taeniatus* qui mime le labre *L. dimidiatus*, une espèce de nettoyeur commune et largement répandue (Figure 15.4). L'espèce mimétique dupe les clients puisqu'elle ne procède pas au retrait des ectoparasites, préférant se nourrir d'écailles et de tissus. L'influence des espèces mimétiques sur

la stabilité de l'interaction entre poissons nettoyeurs et clients reste cependant à évaluer. La complexité d'une telle interaction nécessite très probablement l'utilisation d'une approche formelle pour en comprendre les tenants et les aboutissants.



Figure 15.4 Deux espèces exploitant les mêmes clients, mais pas de la même manière.

L'espèce *Labroides dimidiatus* est un labre nettoyeur obligatoire de l'Indo-Pacifique. Son action comporte des aspects positifs pour ses clients. (b) L'espèce mimétique, le blennie *Aspidontus taeniatus*, n'est en fait qu'un parasite dont l'interaction est uniquement négative pour ses « clients ». Cette espèce mimétique exploite donc l'existence d'une interaction mutualiste entre nettoyeur et client à son seul avantage.

► Comment aller plus loin ?

La question de l'évolution et du maintien des symbioses de nettoyage au sein du monde marin est donc encore loin d'être résolue. Les progrès à venir sont en partie à rechercher du côté de l'analyse comparative. Certaines espèces de poissons se comportent comme de véritables parasites en se nourrissant des écailles et du mucus qu'ils prélèvent sur d'autres espèces (Hoese 1966, Major 1973). L'hypothèse d'une évolution des symbioses de nettoyage à partir de formes ectoparasites peu spécialisées (Gorlick *et al.* 1978) mériterait d'être évaluée à partir de données phylogénétiques. Cette même approche serait utile pour mieux comparer les caractéristiques des interactions entre espèces de nettoyeurs facultatives et obligatoires. Malheureusement, les relations phylogénétiques entre espèces de nettoyeurs d'une part, et de client d'autre part, demeurent mal établies. Par ailleurs, vu la complexité des interactions, des approches théoriques devraient être très utiles pour préciser les conditions dans lesquelles l'interaction mutualiste peut se maintenir. Le chapitre 13 donne des exemples de l'apport de telles approches théoriques.

15.3 LE RÔLE DU COMPORTEMENT DANS LES RELATIONS HÔTE-PARASITE

Nous avons vu dans la partie introductive de ce chapitre que les relations hôte-parasite représentent une forme d'interaction durable où un de deux partenaires reçoit un bénéfice aux dépens de l'autre. Par définition, le parasitisme est coûteux pour l'hôte car les ressources utilisées par les parasites ne peuvent être allouées aux fonctions vitales de l'hôte. Les parasites exercent donc de fortes pressions de sélection sur leurs hôtes, ce qui à l'échelle de temps évolutive a favorisé l'apparition de mécanismes de défense de la part des hôtes. La fonction de ces mécanismes de défense est multiple. Elle peut avoir pour effet :

1. d'éviter la rencontre avec les parasites ;
2. de contenir la prolifération des pathogènes lorsqu'ils ont réussi à rentrer en contact ou à pénétrer dans l'hôte ;
3. de limiter les effets négatifs sur l'aptitude phénotypique de l'hôte.

Le comportement peut jouer un rôle significatif dans chacune de ces étapes. L'évitement de la rencontre avec les parasites peut être le fait d'une série de choix comportementaux tels que la décision de s'installer dans un habitat plutôt que dans un autre, de s'accoupler avec un partenaire plutôt qu'un autre ou de choisir une proie déterminée. Bien que le deuxième volet ci-dessus (le contrôle de la population de parasites) soit essentiellement assuré par le système immunitaire, certains comportements peuvent moduler l'efficacité de la fonction immunitaire. L'ingestion de certains aliments riches en caroténoïdes peut par exemple avoir un effet stimulant sur la réponse immunitaire (Olson et Owens 1998). D'autres exemples indiquant plus directement l'existence d'une automédication chez les animaux nous viennent des oiseaux. Certaines espèces comme l'étourneau, *Sturnus vulgaris* ou la mésange bleue, *Parus caeruleus*, apportent dans leurs nids des essences végétales qui possèdent des propriétés antimicrobiennes et antiparasitaires (Clark 1990, Lafuma *et al.* 2001, Petit *et al.* 2002). La présence de ces essences végétales réduit donc le risque que des ectoparasites ou d'autres pathogènes puissent se développer dans le nid (Clark et Mason 1985).

Nous nous intéresserons dans le reste du chapitre au rôle central joué par le comportement au sein des interactions hôtes-parasites. Dans la course aux

armements qui les opposent à leurs espèces hôtes, certaines espèces de parasites semblent avoir acquis la faculté de « manipuler » le comportement et la physiologie de leurs hôtes, allant même jusqu'à précipiter leur mort. Le caractère adaptatif de cette **manipulation** est discuté dans le paragraphe suivant. Nous aborderons ensuite un phénomène complexe où toute l'interaction hôte-parasite, qu'il s'agisse de la stratégie de parasitisme ou des mécanismes de défense de l'hôte, est basée sur des comportements : le parasitisme de ponte. Enfin, les conséquences de la socialité et de la vie en groupe, en termes de risque de parasitisme, seront abordées dans la dernière partie de ce chapitre.

15.3.1 Manipulation parasitaire

Le concept de **phénotype étendu** (Dawkins 1982) souligne la capacité des gènes d'un organisme à prolonger leurs effets *via* les modifications phénotypiques que leur propre véhicule induit au sein d'un autre organisme (voir le chapitre 2 sur la relation entre les gènes et leur véhicule, c'est-à-dire les avatars que constituent les individus dont le comportement assure la pérennité à l'échelle évolutive). Ces modifications sont jugées adaptatives si elles contribuent à accroître, à travers l'augmentation de l'aptitude phénotypique du véhicule, la valeur sélective de ces mêmes gènes. Pour l'heure, les gènes des parasites leur conférant la capacité de « manipuler » le phénotype de leurs hôtes ne sont pas clairement identifiés. En revanche, il existe une abondante littérature décrivant les altérations du phénotype des hôtes infectés par certaines espèces de parasites et quanti-

fiant les conséquences de ces altérations en termes de survie et de développement du parasite (Combes 2001, Moore 2002). Ces modifications sont souvent saisissantes et inattendues.

Un cas de manipulation parasitaire particulièrement fascinant a été récemment observé dans des plantations de palmiers au Costa Rica (Eberhard 2000). Il implique une guêpe **parasitoïde**, *Hymenoepimecis* sp. et une araignée orbitèle, *Plesiometa argyra*. L'interaction débute lorsqu'une guêpe pond un œuf unique dans l'abdomen de l'araignée. Durant les deux premières semaines qui suivent la ponte, la larve se développe en suçant l'hémolymphe de son hôte, sans entraîner de changement notable dans le comportement de l'araignée qui continue à tisser sa toile géométrique. Mais, la nuit précédant la mort de l'araignée, son comportement de tissage se trouve soudainement modifié. Il en résulte une nouvelle structure, sans aucun rapport avec ce que l'araignée avait coutume de tisser auparavant : à la place de la toile classique ordinairement produite (Figure 15.5 a), l'araignée construit une sorte de cocon accroché à la végétation par deux à huit filins (Figure 15.5 b). Une fois le tissage du cocon achevé, la larve du parasitoïde effectue sa mue, tue l'araignée et la dévore. Elle s'enroule ensuite dans le cocon qu'elle suspend verticalement au réseau de filins. Selon Eberhard (2000), la nouvelle toile est plus solide et plus résistante à l'impact des fortes pluies qui constituent un important facteur de mortalité pour les guêpes. Selon cet auteur, cette plus grande solidité de la toile modifiée procurerait un avantage à la guêpe parasitoïde en termes d'aptitude phénotypique.

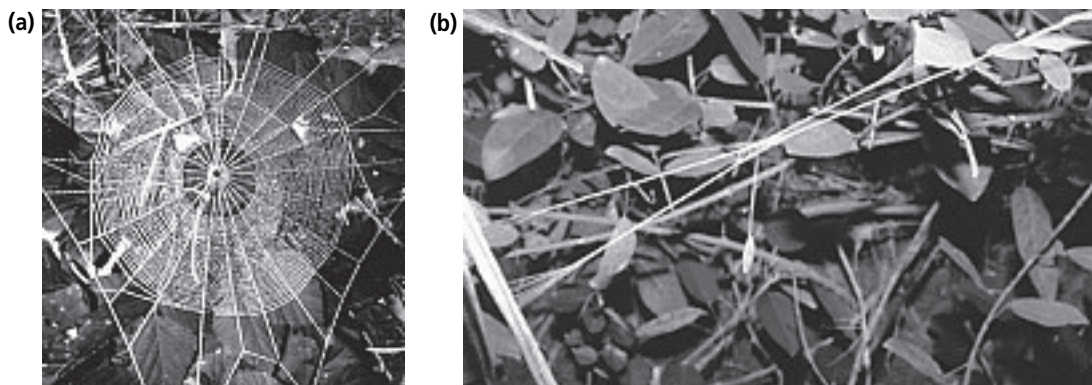


Figure 15.5 Exemple d'impact d'un parasite sur le comportement de son hôte.

(a) Toile ordinairement construite par l'araignée *Plesiometa argyra*. **(b)** Résultat de la manipulation par la guêpe parasitoïde *Hymenoepimecis* sp. lors de la nuit précédant la dernière mue du parasitoïde. Cette « toile » modifiée étant plus solide, elle procurerait une protection contre les fortes pluies fatales à l'insecte parasitoïde. D'après Eberhard (2000).

Cet exemple de manipulation, pour spectaculaire qu'il soit, n'est pas un cas unique. D'autres espèces de parasites sont capables de manipuler le phénotype de leurs hôtes à leur profit de façons surprenantes. Qui plus est, un même parasite est souvent susceptible d'entraîner plusieurs altérations dans le phénotype de son hôte. Nous détaillerons ici deux aspects particuliers des manipulations induites par des parasites. Le premier aspect concerne l'effet des parasites sur la reproduction de leur hôte. Le second aspect a trait aux modifications induites par les parasites dont le cycle de développement implique une phase de transmission trophique d'un hôte amont vers un hôte aval.

a) Manipulation de la reproduction des hôtes

► Transmission horizontale des parasites

Selon leur mode de transmission dans l'espace et dans le temps, la sélection naturelle favorise différentes sortes d'interactions entre les parasites et la reproduction de leurs hôtes. La **transmission par voie horizontale** constitue le mode de transmission le plus répandu, et le seul connu chez les parasites métazoaires. On parle de transmission horizontale des parasites lorsqu'il y a transmission des parasites d'un hôte soit lors de contacts entre hôtes (cas des ectoparasites et des parasites transmis par voie sexuelle), soit par la production, par voie sexuée ou asexuée, de propagules libres qui infecteront à leur tour de nouveaux individus hôtes.

Les parasites assurent leur propre subsistance aux dépens de leurs hôtes à travers les ressources qu'ils parviennent à détourner. Globalement, un hôte, au stade adulte, alloue ses ressources, comme tout organisme, à deux fonctions essentielles : son maintien et sa reproduction. Si le maintien de l'hôte est indispensable à la survie et la croissance du parasite, en revanche l'énergie allouée par l'hôte à sa propre reproduction n'est plus disponible pour le parasite. Qui plus est, il existe chez les organismes vivants un compromis évolutif (*trade-off*) entre survie et reproduction (Roff 1992). Tout investissement supplémentaire dans une de ces deux composantes de l'aptitude phénotypique se fait au détriment de l'autre. De manière symétrique, réduire l'allocation d'énergie à une composante peut donc permettre d'augmenter l'investissement dans l'autre composante. Les parasites ont, *a priori*, intérêt à ce que leurs hôtes ne privilégient pas leur reproduction aux dépens de leur survie. De fait, de nombreux parasites ont un effet négatif sur la reproduction de leurs hôtes.

L'infection parasitaire s'accompagne souvent d'une castration des hôtes, qui selon les systèmes hôtes-parasites considérés, peut être totale ou partielle (Poulin 1998, Hurd 2001, Bollache *et al.* 2002). Du point de vue des mécanismes, la castration peut être entraînée par la destruction mécanique des gonades ou liée à une perturbation physiologique de la gamétogenèse des hôtes.

Le terme de « **castration comportementale** » est employé lorsque la présence du parasite provoque seulement une diminution de la capacité de son hôte à avoir accès aux partenaires sexuels, sans avoir d'effet sur la capacité physiologique à se reproduire. Cela peut être dû à une diminution de l'attrait sexuel des hôtes infectés, ou de leur capacité à entrer en compétition avec des rivaux, ou encore de leur degré de réactivité à un partenaire sexuel (Hurd 2001).

Par exemple, les mâles de différentes espèces d'amphipodes parasités par des acanthocéphales ont dans la nature un succès d'appariement nettement diminué par rapport à leurs congénères non parasités (figure 15.6; Zohar et Holmes 1998). Ce déficit est apparemment lié à une moindre capacité compétitive des mâles parasités et à leur moindre réactivité lorsqu'ils sont mis en présence d'une femelle sexuellement réceptive (Bollache *et al.* 2001). L'investissement des amphipodes mâles dans la reproduction comportant

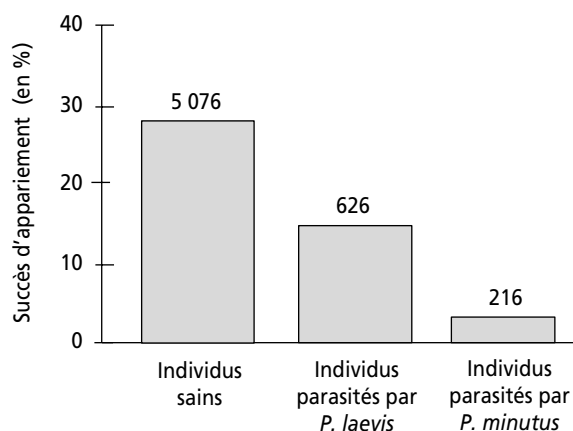


Figure 15.6 Infection parasitaire et réduction du succès d'appariement.

Succès d'appariement des mâles chez le crustacé amphipode *Gammarus pulex* infecté par deux espèces de parasites acanthocéphales, *Pomphorhynchus laevis* et *Polymorphus minutus*. Les histogrammes montrent le pourcentage d'individus appariés par catégorie. Les chiffres au-dessus des histogrammes indiquent la taille des échantillons. La différence entre ces trois situations est significative ($P = 0,001$). D'après Bollache *et al.* (2001).

un coût physiologique (Robinson et Doyle 1985, Plaistow *et al.* 2003), leur castration comportementale pourrait donc profiter aux parasites en empêchant l'épuisement partiel des ressources de l'hôte.

► Transmission verticale des parasites

On dit qu'un parasite se **transmet de façon verticale** lorsque cette transmission a lieu depuis les parents vers leur descendance. Différentes espèces de symbiontes intracytoplasmiques ont un mode de transmission vertical (Dunn *et al.* 1995, Rigaud 1997). Leur transmission est assurée d'une génération à l'autre à travers le cytoplasme d'origine maternelle que contient chaque œuf. Les femelles dont le cytoplasme est infecté produisent des œufs infectés.

Les parasites se transmettant par voie verticale offrent un exemple encore plus démonstratif de manipulation de la reproduction des hôtes. Par exemple, les symbiontes intracytoplasmiques peuvent augmenter leur transmission d'une génération à l'autre, même en l'absence d'autre effet avantageux et même si l'infection implique un coût pour l'hôte, en biaisant la sex-ratio des populations hôtes vers un excès de femelles (Werren et O'Neill 1997). De telles situations ne sont pas rares.

• *Des cloportes trop féminins*

Cette capacité a été, par exemple, mise en évidence chez plusieurs microorganismes parasites intracellulaires de crustacés (Rigaud 1997), et particulièrement par la bactérie symbionte *Wolbachia* au sein de différentes espèces d'isopodes terrestres (Bouchon *et al.* 1998, Rigaud *et al.* 1999). Chez les isopodes terrestres ou cloportes, la présence de la bactérie féminisante transforme les mâles en néo-femelles fonctionnelles, c'est-à-dire capables de s'accoupler avec les mâles intacts et de produire une descendance. *A priori*, la bactérie féminisante *Wolbachia* devrait rapidement envahir les populations de cloportes dont elle est capable de manipuler la sex-ratio. Cependant, il semble que la féminisation ne soit pas parfaite. Chez l'espèce *Armadillidium vulgare*, les mâles interagissent plus et effectuent plus de tentatives d'accouplement avec les femelles génétiques qu'avec les néo-femelles, et ces dernières s'accouplent à un taux moindre et reçoivent une quantité de sperme inférieure par rapport aux femelles génétiques non infectées (Moreau *et al.* 2001).

La féminisation des mâles n'est pas le seul impact des bactéries *Wolbachia* ayant pour effet de biaiser la sex-ratio de leurs hôtes et favorisant ainsi leur propre

transmission. Chez différentes espèces de papillons du genre *Acracea*, une autre bactérie *Wolbachia*, elle aussi héritée par voie maternelle mais différente de celles présentes chez les isopodes, a le même effet en étant létale pour les œufs mâles au cours de leur développement (Jiggins *et al.* 1998). La sélection favorise la propagation de ce parasite intracytoplasmique car la mort des mâles bénéficie à leurs sœurs, soit en réduisant la compétition au sein de la fratrie, soit en leur fournissant un apport nourricier, les femelles dévorant leurs frères morts (Hurst et Majerus 1993). Fait surprenant, la distorsion de la sex-ratio provoquée par les *Wolbachia*, qui peut être très importante dans certaines populations de papillons au sein desquelles plus de 90 % des femelles sont infectées, semble être à l'origine d'une modification du régime de reproduction des espèces hôtes. Dans la nature, une proportion importante de femelles reste vierge, ce qui suggère que leur succès reproducteur est limité par leur difficulté à rencontrer des mâles (Jiggins *et al.* 2000). Ces femelles forment en certains lieux des essaims assimilables à des **leks** inversés (*cf.* chapitres 9 et 10) et manifestent divers comportements dont la fonction semble être d'induire les mâles à copuler. Ces leks ne sont pas observés dans les populations où la sex-ratio des papillons n'est que faiblement biaisée en faveur des femelles (Jiggins *et al.* 2000).

b) Manipulation du phénotype des hôtes et transmission trophique des parasites à cycles complexes

Les cas de manipulation parasitaire sont particulièrement bien documentés chez différentes espèces de parasites à cycles hétéroxènes, c'est-à-dire faisant intervenir plus d'un hôte (Combes 2001). Au cours de tels cycles, il est courant que le parasite passe par différents stades de développement, certains impliquant une phase de reproduction asexuée. La phase finale de reproduction sexuelle ne peut cependant se réaliser qu'au sein de l'hôte terminal, appelé hôte définitif. Chez une majorité d'espèces, la transmission d'un hôte intermédiaire en amont vers l'hôte définitif en aval s'effectue par voie trophique : l'hôte intermédiaire est une proie de l'hôte définitif. Dans ce contexte, toute altération du phénotype du dernier hôte intermédiaire le rendant plus vulnérable à la prédation par l'hôte définitif est favorable au parasite. Depuis les années 1970, de multiples exemples d'altérations phénotypiques des hôtes infectés ont

été interprétés comme une manipulation de la part du parasite car facilitant sa transmission trophique vers l'hôte définitif. Le phénomène a été étudié chez différents groupes de parasites, mais est particulièrement bien marqué au sein des interactions liant les trématodes et les acanthocéphales à leurs hôtes intermédiaires invertébrés (Moore 2002).

► Des gammarus manipulés par leurs parasites

Bethel et Holmes (1973, 1977) ont été les premiers à mettre en relation le type d'altération phénotypique observé chez les hôtes parasités avec le comportement alimentaire des hôtes définitifs. Les amphipodes *Gammarus lacustris* et *Hyalella azteca* présentent une tendance spontanée à fuir la lumière, particulièrement après avoir été dérangés. Bethel et Holmes (1973) ont observé que cette tendance est altérée, à des degrés différents, chez les individus de ces mêmes espèces lorsqu'ils sont parasités par les larves des acanthocéphales *Polymorphus paradoxus*, *P. marilis* ou *Corynosoma constrictum*. La modification du comportement des amphipodes infectés a pour conséquence de modifier leur microdistribution dans l'habitat aquatique par rapport aux individus sains. De plus, chaque parasite produit une modification différente et propre à lui du comportement des amphipodes infectés. Bethel et Holmes (1977) ont observé que l'ensemble de ces changements de distribution augmente en fait la probabilité de rencontre de l'amphipode infecté avec l'hôte définitif de son parasite.

Une limite récurrente des études sur la manipulation parasitaire provient du fait qu'elles reposent essentiellement sur des expérimentations conduites avec des hôtes infectés prélevés dans la nature. Ce qui impose en toute rigueur de considérer une hypothèse alternative à l'hypothèse de manipulation : le comportement modifié pourrait en fait ne pas être la conséquence mais la cause de l'infestation parasitaire. Par exemple, les amphipodes les moins photophobes pourraient aussi être les plus exposés aux parasites. Cette hypothèse est cependant peu vraisemblable. D'une part, au moins dans le cas des acanthocéphales, l'hôte intermédiaire s'infecte en mangeant les œufs du parasite libérés dans l'eau avec les fèces de l'hôte définitif. Le fait d'être plus ou moins photophobe ne semble pas disposer les amphipodes à ingurgiter un parasite. Par ailleurs, les altérations phénotypiques ne se manifestent que lorsque le parasite a atteint le stade de développement auquel il devient infectieux pour l'hôte définitif (Maynard *et al.* 1998).

c) La manipulation est-elle adaptative ?

Si les modifications phénotypiques sont bien la conséquence de l'infection, doit-on pour autant considérer qu'elles résultent d'une manipulation de l'hôte par son parasite, c'est-à-dire qu'elles sont adaptatives pour le parasite ? En effet, certaines modifications phénotypiques peuvent être le simple sous-produit d'une réaction de défense physiologique de l'hôte à l'infection parasitaire. Il est ainsi admis que la fièvre suite à une infection peut être une modification phénotypique favorable aux hôtes infectés puisque l'élévation de température peut dans certains cas conduire à supprimer le parasite (Moore 2002). Il est cependant plus difficile d'imaginer en quoi les altérations comportementales décrites ci-dessus peuvent être bénéfiques pour les hôtes dans la mesure où elles conduisent à augmenter leur vulnérabilité à la prédation par les hôtes définitifs. Une autre hypothèse avancée est que les hôtes infectés commettraient en quelque sorte un « suicide adaptatif » permettant de freiner la progression démographique des parasites (Smith Trail 1980). Cependant, l'évolution d'un tel comportement ne peut être envisagée qu'à travers la sélection de parentèle, c'est-à-dire si ce comportement favorise des apparentés. Or, pour la majorité des interactions liant des parasites helminthes à leurs hôtes intermédiaires arthropodes, le mode de dispersion du parasite et la durée de son développement rendent l'hypothèse du suicide adaptatif peu vraisemblable (Moore 1984, 2002).

► Quels critères pour pouvoir parler d'une manipulation de l'hôte par son parasite ?

Faut-il pour autant considérer que toute altération du phénotype des hôtes infectés constitue un exemple de phénotype étendu ? Afin de se donner les moyens de trancher, le Québécois Robert Poulin (1995) a proposé une série de règles permettant d'apprécier le caractère adaptatif d'une modification comportementale de l'hôte (Tableau 15.2).

► Valeur relative et mise en application de ces critères

Les deux premiers critères visent à distinguer les altérations du phénotype de l'hôte de simples effets pathologiques. Un affaiblissement général de l'hôte peut par exemple être la conséquence directe de l'exploitation des ressources de l'hôte par le parasite. Cette perte de vigueur peut expliquer la moindre capacité de l'hôte à réagir aux prédateurs ou à des

TABEAU 15.2 CRITÈRES PERMETTANT DE CONCLURE QU'UNE MODIFICATION COMPORTEMENTALE D'UN HÔTE EST ADAPTATIVE ET RELÈVE DONC BIEN D'UNE MANIPULATION PARASITAIRE.

Paramètre	Effet attendu
Altérations phénotypiques chez les hôtes intermédiaires infectés	Doivent présenter un caractère complexe.
	Doivent être de nature à favoriser la rencontre avec l'hôte définitif approprié.
Ces mêmes altérations phénotypiques	Doivent avoir évolué de façon indépendante dans différentes lignées d'hôtes et de parasites.
L'aptitude phénotypique du parasite	Doit augmenter en conséquence directe des altérations produites chez l'hôte. C'est ce critère qui permet de parler de manipulation.

D'après Poulin (1995).

signaux issus des congénères, en particulier dans le contexte sexuel. La simple altération du comportement antiprédateur ou du comportement social de l'hôte ne constitue alors pas une adaptation au bénéfice du parasite, mais une simple expression de son effet pathologique direct.

Certaines altérations, en revanche, sont difficilement assimilables à de simples sous-produits de l'infection. Par exemple, chez différentes espèces animales, les individus sains tendent ordinairement à éviter la rencontre avec leurs prédateurs. Les signaux chimiques trahissant la présence des prédateurs ont un fort effet répulsif et suffisent à provoquer une réaction de fuite ou de mise à l'abri. Chez les hôtes intermédiaires parasités, cette aversion aux odeurs de prédateurs est souvent altérée. Une absence de réponse pourrait éventuellement être analysée comme un dysfonctionnement pathologique du système nerveux des hôtes. Mais dans certains cas, l'altération ne se réduit pas à une absence de réponse mais implique une véritable *inversion* de la réponse. De répulsive, l'odeur du prédateur devient attirante.

- *Des proies attirées par leur prédateur...*

Un tel phénomène a été constaté chez des rongeurs porteurs de la toxoplasmose. *Toxoplasma gondii* est un protozoaire intracellulaire à cycle complexe, capable d'infecter tous les mammifères (Webster 2001). Cependant, les chats sont les seuls hôtes définitifs appropriés connus pour ce parasite : les œufs de *T. gondii* se retrouvent uniquement dans les fèces des chats et jamais dans ceux d'autres mammifères infectés par le parasite. Lorsque les œufs sont ingérés par un mammifère, comme un rongeur, le parasite s'enkyste dans les tissus, principalement dans le cerveau. Un chat peut donc se contaminer de façon directe en ingérant les œufs du parasite ou de façon indirecte en ingérant les kystes d'une proie préalablement contaminée. Le rat surmulot, *Rattus norvegicus*,

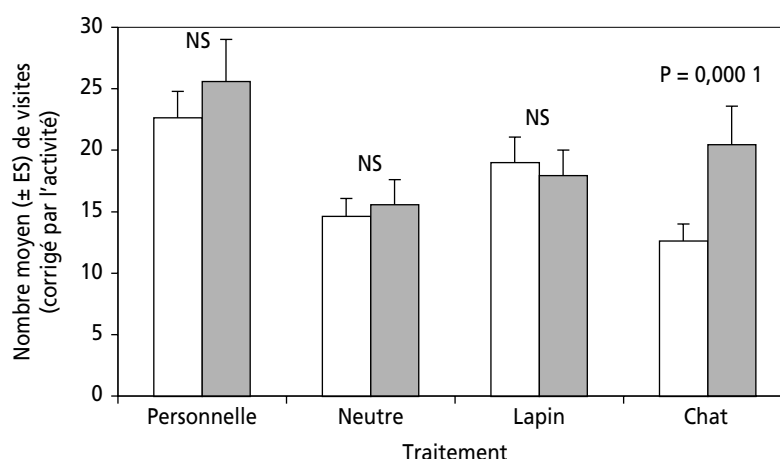
constitue un hôte intermédiaire particulièrement important pour *T. gondii* avec une prévalence moyenne d'environ 35 %. Habituellement, les rats évitent les zones où ils perçoivent les indices de la présence de chats. La manipulation exercée par *T. gondii* a pour effet de transformer l'aversion innée des rats envers l'odeur des chats en une attraction probablement fatale (Figure 15.7). Une telle expérience montre que l'altération du comportement induite par le parasite est à la fois subtile et spécifique. Seule la réaction à l'odeur des chats semble être modifiée, alors que les autres comportements et l'état de santé général des rats infectés restent inchangés. Un exemple similaire a été rapporté chez l'isopode *Caecidotea intermedius* parasité par l'acanthocéphale *Acanthocephalus dirus* (Hechtel *et al.* 1993) : les isopodes infectés tendaient à être attirés vers les poissons hôtes définitifs du parasite alors que les isopodes sains tendaient à s'en éloigner.

- ... des proies qui oublient de se cacher

Dans l'exemple qui précède, le fait que deux phénomènes de manipulation similaires aient évolué indépendamment l'un de l'autre dans des interactions hôte-parasite impliquant des organismes très éloignés du point de vue phylogénétique mais partageant le même impératif de transmission trophique, contribue à établir leur caractère adaptatif, conformément au troisième critère érigé par Poulin (1995).

La similitude des altérations produites chez un même type d'hôte par des parasites différents mais exploitant le même type d'hôte définitif est tout aussi démonstrative. Ainsi, le trématode *Microphallus papillorobustus* possède la faculté de modifier le géotropisme de son hôte intermédiaire, l'amphipode *Gammarus insensibilis*. Alors que les gammarus sains tendent à nager au fond de la colonne d'eau, les gammarus infectés montent régulièrement à la surface où ils deviennent plus vulnérables à la prédation

Figure 15.7 Infection parasitaire et comportement vis-à-vis d'un prédateur.



Comportement de rats sains (histogrammes blancs) et infectés par *T. gondii* (histogrammes noirs) envers l'odeur de chat. Quatre odeurs différentes ont été présentées simultanément, chacune à un des quatre coins d'un enclos de 2 mètres × 2 mètres :

personnelle : paille marquée par la propre odeur du rat; **neutre** : paille fraîche mouillée avec de l'eau; **lapin** : paille marquée avec de l'urine de lapin; **chat** : paille marquée avec de l'urine de chat.

Les histogrammes représentent le nombre de visites effectuées par des rats sains ou infectés dans les quatre coins marqués par une des quatre odeurs. Les rats infectés ne diffèrent des rats sains que par leur attirance pour l'odeur de chat. D'après Berdoy *et al.* (2000).

par des oiseaux aquatiques (Helluy 1983, 1984). Le même type de modification du comportement est observé chez l'amphipode *G. pulex* parasité par l'acanthocéphale *Polymorphus minutus* dont l'hôte définitif est aussi un oiseau d'eau (Cézilly *et al.* 2000). Le caractère adaptatif de la manipulation peut être encore mieux jugé en comparant les altérations induites par un parasite donné au sein d'un groupe d'espèces-hôtes apparentées avec la phylogénie de ce groupe. Une telle approche permet en effet de visualiser si une telle manipulation du comportement n'est apparue qu'une seule fois ou bien plusieurs fois de manière indépendante dans des taxa différents (Figure 15.8). En l'absence d'inertie phylogénétique, il est alors possible de conclure au caractère adaptatif de la manipulation. Cette perspective historique est souvent absente des études sur la manipulation du fait de la difficulté à contrôler expérimentalement des cycles complexes d'infestation, et aussi en partie du fait de l'absence d'information phylogénétique fiable. Cette lacune a été en partie comblée par l'étude réalisée par Moore et Gotelli (1996) sur la susceptibilité de vingt-neuf espèces de blattes à la manipulation par l'acanthocéphale *Moniliformis moniformis*. La susceptibilité des espèces à la manipulation était variable selon les sous-familles considérées, mais ne concordait pas avec la phylogénie (Figure 15.8), confirmant le caractère adaptatif de la manipulation pour le parasite (Moore et Gotelli 1996).

• ... Cela facilite-t-il la transmission du parasite ?

Le dernier critère permettant d'établir le caractère adaptatif de la manipulation consiste à vérifier que les hôtes infectés sont bien plus susceptibles que les hôtes sains à la prédation par l'hôte définitif. Dans une synthèse récente, Moore (2002) a recensé vingt-cinq études ayant conclu à une prédation accrue des hôtes infectés par l'hôte définitif du parasite. Globalement, le quatrième critère de Poulin (1995) semble être vérifié. Cependant, un examen plus attentif des études publiées incite à une certaine prudence. Premièrement, certains travaux (Urdal *et al.* 1995, Webster *et al.* 2000) n'ont pas réussi à démontrer une prédation différentielle sur les hôtes intermédiaires infectés et dont le comportement était pourtant profondément modifié par l'infection. Deuxièmement, la plupart des études ont généralement présenté aux prédateurs des individus sains et des individus infectés en proportions équivalentes, alors que dans la nature la prévalence des parasites manipulateurs est souvent faible, de l'ordre de 5 à 15%. Curieusement, l'importance de la densité relative des hôtes infectés dans le phénomène de vulnérabilité accrue à l'hôte définitif n'a pas été considérée pour l'heure. Enfin, les tests pratiqués ont tous consisté à tester la vulnérabilité des hôtes intermédiaires et sains vis-à-vis des hôtes définitifs appropriés du parasite. Cependant, les modifications phénotypiques induites par l'infection pourraient

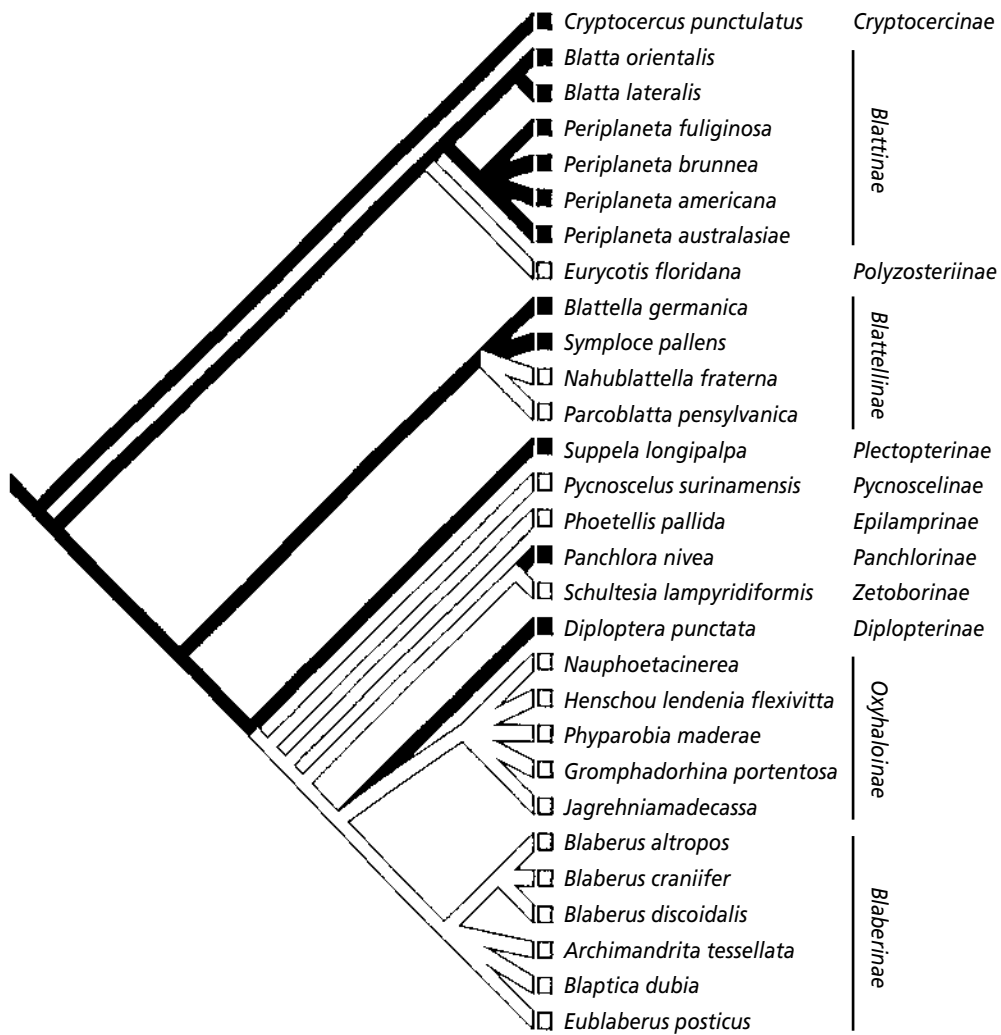


Figure 15.8 Retracer la susceptibilité des hôtes à leur pathogènes sur une phylogénie.

Phylogénie retraçant la susceptibilité et la résistance des différentes espèces de blattes à la manipulation par le parasite acanthocéphale *Moniliformis moniliformis*. Les branches en noir correspondent aux branches de la phylogénie pour lesquelles la reconstruction la plus parcimonieuse implique que les espèces étaient susceptibles à la manipulation par les pathogènes. Les branches en blanc correspondent aux parties reconstruites comme étant résistantes à la manipulation par les parasites. L'état ancestral dans ce groupe est donc l'état non résistant. Il apparaît que l'acquisition de la résistance à la manipulation s'est produite probablement trois fois dans des branches différentes de la phylogénie. De plus, parmi les taxons résistants, celle-ci a été perdue au moins deux fois. D'après Moore et Gotelli (1996).

tout aussi bien rendre les hôtes infectés plus vulnérables à d'autres prédateurs au sein desquels le parasite serait incapable de terminer son cycle. Le bénéfice de la manipulation pour le parasite serait alors considérablement réduit.

➤ Que peut-on en conclure ?

Par divers aspects, le phénomène de manipulation parasitaire semble donc dépasser les simples conséquences pathologiques ordinairement liées à l'infestation. Son caractère adaptatif ne doit cependant pas

être accepté de manière systématique tant il est peu évident en biologie de distinguer entre ce qui est complexe et ce qui est simple. Décider si une inversion de la réaction à la lumière ou une modification de la pigmentation présente un caractère complexe nécessite idéalement d'en élucider les mécanismes physiologiques sous-jacents (Thompson et Kavaliers 1994, Kavaliers *et al.* 1999). L'identification des voies d'action des parasites manipulateurs a juste débuté (Helluy et Holmes 1990, Maynard *et al.* 1996, Adamo 2002). Joint à une information phylogénétique fiable sur les parasites et leurs hôtes, ce champ d'investigation

devrait à l'avenir permettre de mieux comprendre l'évolution des altérations phénotypiques provoquées par les parasites chez leurs hôtes.

Le principal message est que la question de la valeur adaptative pour le parasite de telles manipulations comportementales chez leurs hôtes reste une question ouverte. Évidemment, d'autres travaux menés avec plus de minutie, demeurent nécessaires avant de conclure de manière décisive que la manipulation comportementale se traduit par une augmentation de la transmission trophique des parasites manipulateurs vers leurs hôtes définitifs.

15.3.2 Parasitisme de ponte

Le **parasitisme de ponte** a représenté et représente toujours une des principales énigmes en biologie évolutive. Le parasitisme de ponte peut être défini comme une stratégie de reproduction où un individu (le parasite) exploite les soins parentaux fournis par un autre individu non apparenté (l'hôte) afin de porter à terme sa reproduction. Ce parasitisme de ponte peut impliquer soit des individus de deux espèces différentes, soit des individus de la même espèce. Dans ce second cas, on parle de parasitisme de ponte intraspécifique; dans le premier cas on parle de parasitisme de ponte interspécifique ou de parasitisme de ponte tout court. On l'aura compris, l'apparition et l'évolution du parasitisme de ponte ne peuvent avoir lieu que chez les espèces qui présentent des soins parentaux ce qui limite les groupes taxonomiques susceptibles d'abriter des parasites de ponte. Le parasitisme de ponte est donc un parasitisme dans lequel la ressource exploitée par le parasite n'est autre que le comportement de soin au jeune de l'hôte.

Les bénéfices de cette stratégie de reproduction sont évidents dans la mesure où l'hôte ne détecte pas le phénomène permettant ainsi au parasite d'éviter de s'engager dans des comportements de soins parentaux qui sont souvent très coûteux en temps et en énergie et qui hypothèquent fortement les capacités de reproduction futures du parent. En revanche, le comportement de parasitisme de ponte est très coûteux pour les hôtes car le succès de reproduction immédiat est réduit, voire nul, lorsque l'hôte est parasité (Rothstein 1990), sans parler des effets à plus long terme. Malgré les coûts importants qu'il impose aux hôtes, le parasitisme de ponte est présent dans des groupes aussi différents que les insectes, les poissons et les oiseaux.

a) La grande variété des comportements de parasitisme de ponte

► Des fourmis esclavagistes ou parasites d'autres fourmis...

Chez les insectes, le parasitisme de ponte est particulièrement développé chez les hyménoptères. Les fourmis présentent des degrés différents de parasitisme (dans le cas des fourmis, on parle de parasitisme social). Les espèces esclavagistes, par exemple, effectuent des raids au sein des nids de fourmis de la même espèce ou d'espèces différentes afin de recruter des ouvrières qui, transformées en de véritables esclaves, assurent alors la tâche d'élever le couvain des parasites (Hölldobler et Wilson 1990). Les fourmis inquilines ont, elle, une stratégie différente. Contrairement aux fourmis esclavagistes, les espèces inquilines s'installent dans la fourmilière hôte, et les parasitent en détournant les soins fournis par les fourmis hôtes qui ne produisent alors plus que des individus reproducteurs de leurs parasites (Hölldobler et Wilson 1990). Dans ces deux cas cependant, la denrée parasitée est bien le soin à la descendance.

► ... Des papillons mangeurs de gentianes puis parasites de fourmis...

D'autres espèces d'insectes possèdent des comportements de parasitisme très élaborés. Certains papillons du genre *Maculinea*, par exemple, sont de redoutables parasites de fourmis du genre *Myrmica*. La femelle pond des œufs sur les bourgeons de gentianes (Thomas *et al.* 1989). Les chenilles s'alimentent pendant quelques jours sur ces bourgeons et ensuite se laissent tomber au sol. À ce stade, le sort de la chenille dépend exclusivement de la rencontre avec des ouvrières de l'espèce de fourmi hôte. En imitant les caractéristiques chimiques et acoustiques propres aux larves de la fourmi hôte, la chenille déclenche un comportement de recrutement chez les ouvrières qui, leurrées, la ramènent à la fourmilière comme s'il s'agissait d'une de leurs propres larves égarées (Akino *et al.* 1999). À l'intérieur de la fourmilière, la chenille est nourrie par les ouvrières à un rythme soutenu. La compétition entre les larves du couvain et la chenille entraîne une réduction sensible de la croissance de la fourmilière (Thomas et Elmes 1998). Dans certains cas, la chenille peut même se nourrir directement des larves du couvain (Thomas et Elmes 1998).

► ... Des poissons imitateurs et parasites d'autres poissons...

Pour surprenant qu'il puisse sembler, il existe une

espèce de poisson-chat, *Synodontis multipunctatus*, qui possède une stratégie de reproduction assez proche de celle des papillons *Maculinea* (Sato 1986). Le *Synodontis* parasite des poissons cichlidés du lac Tanganyika, en Afrique de l'Est. Les femelles cichlidés pondent un total d'une cinquantaine d'œufs par séquences de deux ou trois œufs. Les œufs sont relâchés dans l'eau en même temps que le sperme du mâle. La femelle prend ensuite les œufs pondus ainsi que le liquide séminal du mâle dans sa bouche où a lieu la fécondation. La stratégie du parasite consiste évidemment à imiter à la perfection le comportement de l'hôte. La femelle *Synodontis* s'approche de la femelle hôte et avec un synchronisme impressionnant pond ses œufs en même temps que le cichlidé hôte. De même, le mâle *Synodontis* relâche ses spermatozoïdes simultanément en sorte que lorsque la femelle cichlidé hôte récupère dans sa bouche ses œufs et les spermatozoïdes de son partenaire reproducteur, elle récupère aussi quelques œufs et des spermatozoïdes du parasite. Comme pour l'hôte, la fécondation des œufs du *Synodontis* a lieu dans la bouche de la femelle de cichlidé hôte. Le parasite a cependant un avantage considérable par rapport à son hôte : les œufs parasites éclosent avant les œufs de l'hôte. À l'instar de la chenille de *Maculinea* qui dévore les larves du couvain qui l'abrite, l'alevin de *Synodontis* dévore les œufs et les alevins de l'hôte dans la bouche de sa mère adoptive. Il va sans dire que le succès reproducteur des cichlidés parasités est sensiblement réduit par rapport aux individus non parasités.

► ... Des poissons parasites de moules...

Le comportement parasite de ponte des poissons ne se limite pas à des espèces hôtes appartenant à la même classe. Il existe, par exemple, une étroite association entre les espèces de bouvière du genre *Rhodeus* (cf. paragraphe 9.4) et plusieurs espèces de moules des genres *Unio* et *Anodonta* (Smith *et al.* 2000, Mills et Reynolds 2002). Les bouvières mâles défendent un territoire comprenant une ou plusieurs moules et courtisent les bouvières femelles. Ces dernières introduisent leur long ovipositeur dans le siphon exhalant d'une moule dans le territoire du mâle et pondent ainsi les œufs dans les branchies de l'hôte. Suite à l'introduction des œufs dans les branchies de la moule, le mâle relâche les spermatozoïdes qui sont aspirés avec le courant respiratoire de l'hôte. La fécondation a donc lieu à l'intérieur de la moule hôte. Après une incubation qui varie entre deux et quatre semaines à

l'intérieur de la moule, les alevins quittent leur hôte en empruntant le siphon exhalant de la moule.

Même si certains auteurs avaient initialement classé cette association dans la catégorie symbiose (Reynolds *et al.* 1997), des résultats récents suggèrent qu'il s'agit plutôt d'une relation hôte-parasite. En effet, d'une part, les moules parasitées souffrent d'une réduction de leur efficacité respiratoire qui semble être fonction du nombre d'œufs pondus dans les branchies, d'autre part, il existe des mécanismes de défense qui tendent à expulser les œufs de *Rhodeus* implantés dans les branchies. Cependant, ce mécanisme de défense n'existe pas chez toutes les espèces de moule exploitées par *Rhodeus* (Mills et Reynolds 2002). Il est également important de noter que ce comportement d'expulsion pourrait ne pas avoir évolué en réponse au parasitisme mais pour assurer d'autres fonctions telles que l'expulsion d'objets étrangers accidentellement parvenus dans les branchies ou le largage des stades larvaires (*glochidia*) de la moule elle-même.

► ... et des oiseaux parasites d'autres oiseaux

Si le parasitisme de ponte est présent chez les insectes et les poissons, c'est chez les oiseaux qu'il a été le mieux étudié. À peu près 1 % des espèces d'oiseaux actuellement présentes sur la Terre sont des parasites de ponte interspécifiques.

Le comportement de parasitisme intraspécifique est aussi relativement courant chez les oiseaux, mais le nombre d'espèces parasites intraspécifiques n'est pas encore totalement connu (Johnsgard 1997, Davies 2000). À la différence des parasites interspécifiques qui ne construisent pas de nid et dépendent donc complètement d'une autre espèce pour achever leur reproduction, les parasites intraspécifiques utilisent ce que l'on appelle une stratégie mixte : prendre soin d'une partie des œufs pondus et pondre quelques œufs supplémentaires dans le nid d'autres femelles appartenant à la même espèce. Dans certains cas, comme chez l'hirondelle à front blanc (*Hirundo pyr-rhonota*), les parents commencent même par incuber tous leurs œufs et vers la fin de l'incubation peuvent prendre un œuf dans leur bec et aller le déposer dans un nid proche légèrement en retard par rapport au leur (Brown et Brown 1988). Ainsi, lorsque ce jeune parasite éclôt, il a un avantage important dans la compétition pour la nourriture avec ses frères d'adoption, ce qui lui assure une forte probabilité d'envol dans de bonnes conditions. Regardés avec un œil d'évolutionniste, de tels comportements prennent

un sens évident. Ce chapitre étant dédié aux interactions durables entre espèces, nous ne détaillerons pas le cas du parasitisme de ponte intraspécifique, même si ce phénomène est relativement courant chez les oiseaux et s'il peut exister un lien évolutif entre le parasitisme de ponte intra- et interspécifique.

Qu'il s'agisse du parasitisme intra- ou interspécifique, on constate que ces deux stratégies de reproduction sont apparues plusieurs fois de façon indépendante au cours de l'évolution des oiseaux. Par exemple, le parasitisme interspécifique est réparti dans cinq familles (*Anatidae*, *Indicatoridae*, *Cuculidae*, *Icteridae* et *Estrildidae*), mais des phylogénies moléculaires suggèrent que dans certains de ces taxa, l'évolution du parasitisme de ponte a eu lieu deux fois de façon indépendante (Aragon *et al.* 1999). Ces événements évolutifs indépendants posent clairement le problème de l'origine et des mécanismes qui ont promu et favorisé l'évolution du parasitisme de ponte. Dans les deux sections suivantes, nous discuterons les hypothèses qui ont été proposées pour expliquer l'évolution du parasitisme de ponte chez les oiseaux et nous verrons comment suite à l'apparition du parasitisme de ponte, hôtes et parasites se sont engagés dans des cycles co-évolutifs.

b) Origine du parasitisme de ponte

Comment expliquer en faisant appel aux mécanismes de l'évolution biologique, l'apparition et la mise en place de la série de comportements fins, et souvent subtils qui rendent le comportement de parasitisme de ponte obligatoire possible? Cette question a hanté plus d'un biologiste évolutif depuis Darwin. Le modèle favori des études relatives au parasitisme de ponte est sans aucun doute le coucou gris (*Cuculus canorus*).

► Une histoire de coucou

La femelle coucou gris arrive sur son aire de reproduction fin avril après avoir passé les mois hivernaux en Afrique subsaharienne. Elle s'installe dans un territoire de reproduction où elle recherche les nids de l'espèce hôte. Le coucou gris présente une très grande spécificité quant au choix de l'espèce hôte. En effet, il existe au sein de l'espèce *Cuculus canorus* des races d'hôte appelées « *gentes* » (singulier « *gens* ») qui n'exploitent chacune qu'une seule espèce hôte. Lorsque la femelle coucou a trouvé un nid de l'hôte dans un stade approprié (un nid où la ponte n'a pas encore été complétée), elle y pond un de ses propres œufs. La ponte a lieu pendant l'absence de l'hôte et ne dure que quelques secondes, ce qui limite le ris-

que que la femelle hôte remarque l'acte de parasitisme (Davies 2000). Durant ce laps de temps, la femelle gobe un des œufs présents dans le nid et le remplace par le sien (Figure 15.9 a). L'œuf du parasite est dans la plupart des cas extrêmement mimétique et seul un œil expert peut le différencier des œufs de l'hôte (Figure 15.9 b; Brooke et Davies 1988). Après quelques jours d'incubation, l'œuf du parasite éclôt en premier et le poussin s'engage dans un comportement d'éjection des œufs toujours présents dans le nid (Davies 2000). L'efficacité de ce comportement d'éjection est facilitée par une structure morphologique unique aux poussins de coucou et qui consiste en une cavité située au-dessus du croupion et qui permet de « prendre » les œufs tel qu'à l'aide d'une cuillère (Figure 15.9 c). Resté seul, le coucou poussin monopolise la totalité des soins fournis par les parents adoptifs. Là encore, le parasite fait preuve d'une étonnante capacité de manipulation, car ses vocalisations reproduisent celles d'une ponte entière de poussins d'hôte, ce qui induit les parents adoptifs à apporter une quantité suffisante de nourriture au nid (Figure 15.9 d; Davies *et al.* 1998, Kilner *et al.* 1999). Après plusieurs semaines de travail intensif, les hôtes n'auront donc produit qu'un poussin parasite et par conséquent leur succès de reproduction sera nul (Figure 15.9 e).

► Les grandes hypothèses

Quel scénario évolutif peut être envisagé afin d'expliquer l'apparition de toutes ces adaptations favorisant la réussite du parasite? En particulier, comment un tel système a-t-il pu apparaître au cours de l'évolution alors qu'il implique une série de comportements différents et très spécifiques, chacun semblant avoir un impact important sur l'aptitude du coucou? On peut distinguer deux types d'hypothèses, celles qui font appel à une origine accidentelle et celles qui présupposent qu'un processus sélectif est à l'origine de l'apparition du parasitisme.

► Une évolution « accidentelle »

Hamilton et Orians (1965) ont proposé que l'évolution du parasitisme de ponte soit simplement la conséquence d'un phénomène de prédation au nid intervenant au moment de la ponte des femelles. Cette idée repose sur la considération que si une femelle perd son nid lors de la phase de ponte, lorsqu'elle est dans l'obligation physiologique de pondre les œufs déjà formés dans l'oviducte, le comportement de ponte dans le nid d'une autre femelle pourrait être favorisé. Les études qui ont



Figure 15.9 La stratégie du coucou gris *Cuculus canorus*.

(a) Femelle de coucou gris pondant dans un nid de rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*). (b) Ponte parasitée (l'œuf de coucou est légèrement plus grand que les œufs de l'hôte). (c) Coucou nouveau-né éjectant les œufs de l'hôte. (d) Rousserolle effarvatte nourrissant un jeune coucou. Photographies issues de Davies (2000).

testé les prédictions de ce modèle n'ont pas fourni des résultats en accord avec cette hypothèse (Rothstein 1993). Il existe, cependant, tout un débat sur la pertinence d'expériences effectuées à un instant précis (en l'occurrence aujourd'hui) dans le but d'inférer les processus macro-évolutifs, c'est-à-dire s'étant déroulés lors de l'évolution du trait étudié (Yezerinac et Dufour 1994, Rothstein 1994).

► Une évolution résultant d'un processus sélectif

Plus récemment, d'autres modèles ont formalisé les pressions de sélection susceptibles d'intervenir dans l'évolution du parasitisme de ponte. Un certain nombre de stratégies biodémographiques ont ainsi été identifiées comme des facteurs clés potentiellement impliqués dans l'évolution du parasitisme de ponte, notamment la taille de ponte (Lyon 1998, Robert et Sorci 2001), la période d'incubation et le différentiel entre taille du parasite et taille de l'hôte (Slagsvold

1998), ainsi que le niveau d'apparement entre espèces (Andersson 2001). Comme pour le modèle de Hamilton et Orians (1965), les prédictions issues de ces études récentes sont difficiles à tester car elles visent à reconstruire des scénarios évolutifs. L'accumulation des données sur l'écologie et les stratégies biodémographiques des parasites et des espèces phylogénétiquement proches, jointe à la disponibilité croissante des relations phylogénétiques établissant les liens de parenté entre espèces pour différents groupes d'oiseaux, devraient nous permettre d'aborder ces questions par une approche comparative permettant ainsi d'analyser les processus s'étant déroulés sur une échelle de temps macro-évolutive.

c) Co-évolution hôtes-parasites

Quel que soit le processus sélectif qui a abouti à l'émergence du parasitisme de ponte, force est de constater que l'apparition de ce mode de reproduction a été associée à un nombre impressionnant de

modifications phénotypiques chez l'hôte et le parasite ayant comme effet de favoriser respectivement la résistance chez l'hôte et le succès chez le parasite. Le cortège de modifications phénotypiques associées à l'interaction hôte-parasite de ponte est considéré comme l'un des meilleurs exemples de co-évolution (Rothstein 1990), cela en raison de deux considérations principales :

- d'abord la spécificité de l'interaction (dans la plupart des cas une seule espèce hôte est exploitée par une seule espèce parasite, bien que des exceptions notables existent) ;
- ensuite, la spécificité des adaptations impliquées.

L'exemple probablement le plus connu de spécificité d'adaptation au sein des interactions hôte-parasite de ponte concerne l'évolution de la discrimination et du mimétisme des œufs. En effet, lorsque le parasite a réussi à passer outre la première ligne de défense qui consiste à empêcher la ponte de l'œuf parasite, trois options s'offrent à l'hôte :

1. poursuivre l'incubation de la ponte parasitée, avec le coût que cela va engendrer ;
2. abandonner la ponte (entraînant des coûts variables en fonction des caractéristiques écologiques de l'espèce considérée) ;
3. reconnaître l'œuf parasite et expulser l'intrus.

Cette dernière stratégie semble *a priori* être la moins coûteuse et, de fait, on observe un grand nombre d'espèces hôtes exercer une forte discrimination envers des œufs placés expérimentalement dans leur nid (Davies 2000). Cette reconnaissance associée à l'expulsion de l'œuf impose de très fortes pressions de sélection sur le parasite qui ne possède à son tour que deux possibilités de parade

1. changer d'espèce d'hôte (stratégie qui peut s'avérer peu payante) ;
2. adopter une **stratégie** de mimétisme visant à pondre des œufs aussi semblables que possible à ceux de l'hôte (Brooke et Davies 1988).

Les bénéfices de cette seconde option sont évidents : réduire (voire annuler) les chances que l'hôte puisse reconnaître l'œuf parasite et/ou augmenter sensiblement le taux d'erreur d'un hôte qui s'engagerait quand même dans l'expulsion d'un œuf dont le phénotype s'éloigne légèrement de la moyenne de la ponte (Marchetti 1992). On assiste donc, à l'échelle évolutive, à une véritable course aux armements, où les hôtes sont sélectionnés pour une discrimination de plus en plus fine et les parasites pour un mimétisme de plus en plus efficace. Cette course aux armements peut aboutir à de véritables **cycles co-évolutifs**, où

l'hôte ou le parasite ont l'avantage pendant l'une ou l'autre phase du cycle (Robert *et al.* 1999).

➤ Décalage évolutif...

L'hypothèse des cycles co-évolutifs permet également de proposer une explication à une observation à première vue surprenante. En effet, étant donné les coûts imposés par les parasites de ponte et l'existence de mécanismes de défense chez les hôtes, on devrait s'attendre à une fixation rapide des allèles qui confèrent cette résistance de telle sorte qu'aucun individu de la population hôte ne devrait pouvoir être exploité avec succès par un parasite (Rothstein 1975, Kelly 1987, Takasu 1998). La persistance de la susceptibilité en dépit des avantages sélectifs évidents de la résistance pourrait donc traduire l'absence de variabilité génétique nécessaire à l'évolution du trait ou, en d'autres termes, une phase du cycle où le parasite a pris l'avantage sur l'hôte. Cette hypothèse, qualifiée de **décalage évolutif** (*evolutionary lag*), souligne le décalage temporel existant entre l'apparition des stratégies de parasitisme et des stratégies de défense.

➤ ... ou équilibre évolutif ?

L'hypothèse du décalage évolutif n'est cependant pas la seule à fournir une explication à la coexistence des phénotypes résistant et susceptible. Selon certains auteurs, cette coexistence traduirait plutôt une situation d'équilibre entre les bénéfices de la résistance et les coûts associés à celle-ci (Marchetti 1992, Lotem et Nakamura 1998). C'est l'hypothèse de l'**équilibre évolutif**. En effet, la discrimination de l'œuf parasite comporte des risques pour l'hôte, risques qui peuvent prendre la forme d'erreurs de reconnaissance (éjection de ses propres œufs) ou d'erreurs de manipulation (perforation de ses propres œufs lors de l'éjection de l'œuf du parasite ; Davies *et al.* 1996). Dans ce cas, si les pressions de sélection exercées par le parasite de ponte ne sont pas suffisamment fortes (faible probabilité de parasitisme, faible réduction du succès de reproduction, etc.) la meilleure stratégie pour l'hôte pourrait tout simplement être de ne pas prendre le risque d'endommager ses propres œufs (Davies *et al.* 1996).

➤ Un tisserin introduit à Hispaniola et des parasites de ponte

Plusieurs études empiriques ont fourni des résultats en accord avec l'hypothèse de l'équilibre évolutif (Rohwer et Spaw 1988, Lotem *et al.* 1992, Marchetti 1992, Davies *et al.* 1996, Brooker et Brooker 1996, Brooke *et al.* 1998). En particulier, un événement de

colonisation provoqué par l'homme dans des temps historiques a permis de tester de façon quasi expérimentale l'hypothèse de l'équilibre évolutif (Robert et Sorci 1999). Le tisserin gendarme, *Ploceus cucullatus*, est un petit passereau répandu dans toute l'Afrique subsaharienne où il coexiste avec une espèce de coucou, le coucou didric *Chrysococcyx caprius*, qui parasite ses nids. En accord avec les prédictions des modèles co-évolutifs, les tisserins gendarmes qui se trouvent en sympatrie avec le coucou didric possèdent une très grande capacité de discrimination et éjectent au dehors de leur nid tout œuf qui s'écarte du phénotype de leurs propres œufs (Victoria 1972, Lahti et Lahti 2002). Au cours du XVIII^e siècle, des tisserins gendarmes provenant d'Afrique de l'Ouest ont été introduits par l'homme à Hispaniola, une île des Antilles (Moreau de Saint-Méry 1797). À Hispaniola, les tisserins ont retrouvé des conditions environnementales similaires à celles de leur site de départ et ont colonisé avec succès la totalité de l'île. À la différence des populations d'Afrique de l'Ouest qui doivent faire face au parasitisme par le coucou didric, les tisserins d'Hispaniola ont bénéficié, après leur colonisation, d'un environnement sans parasite de ponte, car Hispaniola n'abritait aucune espèce de parasites de ponte.

En absence des pressions de sélection exercées par des coucous, les tisserins d'Hispaniola ont-ils gardé les facultés de discrimination et d'éjection d'œufs étrangers présents dans leur nid? Le modèle de l'équilibre évolutif, dont l'un des postulats principaux réside dans l'existence d'un coût de la défense en absence de parasitisme, prédit la réduction graduelle de la défense. En accord avec cette prédiction, Cruz et Wiley (1989) ont démontré qu'en 1982, à peu près 150 ans après leur arrivée à Hispaniola, les tisserins avaient effectivement perdu la capacité de discriminer des œufs étrangers expérimentalement introduits dans leurs nids. Bien que les résultats de cette expérience aillent dans le sens prédit par la théorie, il est indispensable de rappeler que d'autres facteurs pourraient expliquer le même patron, en particulier un goulot d'étranglement au moment de l'introduction qui aurait réduit la variabilité génétique de la population. Cependant, des expériences ultérieures rapportées ci-après suggèrent que cette alternative n'est probablement pas recevable.

► Une discrimination condition dépendante

Au cours des années 1970, un élément nouveau est cependant apparu à Hispaniola. Le vacher luisant, *Molothrus bonariensis*, a progressivement envahi tout

l'arc des Antilles à partir de populations présentes sur la côte Atlantique du continent sud-américain. Le vacher était ainsi observé pour la première fois en 1972 à Hispaniola (Post et Wiley 1977), et, étant un parasite extrêmement généraliste, il a rapidement commencé à exploiter le tisserin gendarme en tant qu'hôte (la proportion de nids parasités étant de 1,3% dans la période 1974-1977 et de 15,7% en 1982; Cruz et Wiley 1989). Suite à la colonisation naturelle du vacher, le rapport coût/bénéfice des mécanismes de défense a été à nouveau modifié. Cet événement de colonisation a en fait créé les conditions pour une quasi-expérience en nature. On pouvait alors aborder des questions concernant l'effet de la restauration des pressions de sélection sur l'expression de la discrimination des œufs du parasite. Une étude récente a fourni la réponse à cette question. En utilisant le même protocole expérimental adopté par Cruz et Wiley (1989), Robert et Sorci (1999) ont montré qu'en 1998, seize ans seulement après

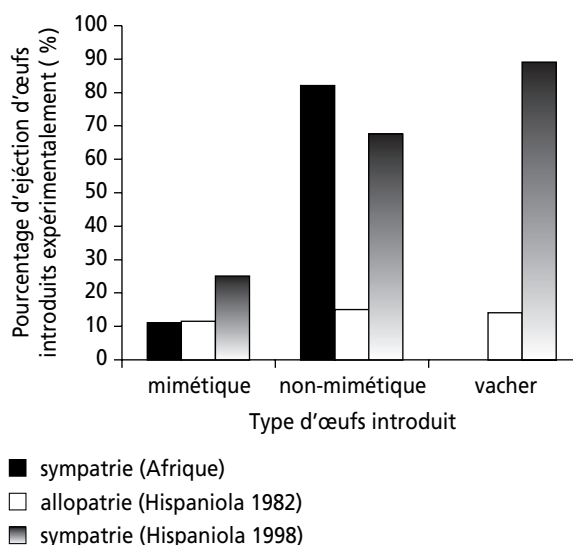


Figure 15.10 Réapparition du comportement de discrimination des œufs après une période de 150 ans sans être confronté à aucun parasite de ponte.

Pourcentage de tisserins gendarmes (*Ploceus cucullatus*) discriminant un œuf étranger expérimentalement introduit dans leur nid. Les œufs mimétiques imitaient les œufs de tisserin; les œufs non mimétiques différaient clairement des œufs de tisserins; les œufs de vacher étaient des copies fidèles d'œufs de vacher. Les histogrammes noirs représentent les valeurs obtenues dans les populations sympatriques en Afrique. Les histogrammes blancs représentent les données d'Hispaniola en 1982, les histogrammes en gris dégradés, ceux obtenus à Hispaniola en 1998. D'après Robert et Sorci (1999).

les expériences de Cruz et Wiley, les tisserins étaient en mesure de reconnaître les œufs étrangers avec la même intensité et la même précision que les populations africaines en sympathie avec le coucou didric (Figure 15.10).

Un laps de temps très court (seize ans à peine) a donc été suffisant pour que les hôtes adoptent à nouveau un comportement de défense. Ce résultat est-il compatible avec un processus micro-évolutif où la sélection aurait opéré sur un caractère héritable (ici la discrimination des œufs) et induit ainsi un changement intergénérationnel dans les fréquences des allèles impliqués? Un modèle déterministe suggère que le changement de fréquence de l'éjection observé entre 1982 et 1998 est trop important pour être compatible avec un modèle purement micro-évolutif car des périodes plus longues doivent être nécessaires pour passer de 10 % à 80 % d'éjection (Robert et Sorci 1999). Comment donc expliquer les résultats observés? Il est probable que l'éjection des œufs parasites serait un comportement plastique dont l'expression flexible dépend de facteurs environnementaux qui « renseignent » les hôtes sur les risques de parasitisme (Brooke *et al.* 1998). En absence de ces facteurs environnementaux (dont le principal est la présence des parasites), les hôtes seraient donc sélectionnés pour ne pas exprimer le comportement d'éjection, la non-observation de ce comportement n'étant pas due à l'absence de la capacité de l'exprimer.

L'ensemble de ces résultats, observations, expérimentations et prédictions théoriques conduit à penser qu'une telle rapidité de réaction serait incompatible avec un processus micro-évolutif impliquant des variations de fréquences de gènes. La capacité de discrimination et d'éjection des œufs parasites semble donc s'être maintenue dans la population pendant toute la période pendant laquelle les tisserins n'étaient pas exposés aux parasites de ponte. Dès le retour de cette contrainte, cette capacité se serait alors exprimée de nouveau. Cela suggère donc que ces comportements sont flexibles et ne s'expriment que lorsque les conditions les rendent nécessaires, ce qui permet à l'hôte de s'adapter efficacement aux risques de parasitisme.

► Pourquoi alors ne pas discriminer les poussins ?

La nécessité de la prise en compte des risques de parasitisme réside, nous l'avons déjà vu, dans le risque d'erreurs lié au mimétisme entre les œufs de l'hôte et les œufs du parasite. Mais qu'en est-il de la discrimination du poussin parasite? En effet, autant

les œufs du coucou semblent être soumis à de fortes pressions de sélection pour ressembler à ceux de l'hôte, autant le poussin possède toutes les caractéristiques (taille, forme, couleur) qui le rendent de toute évidence différent des poussins hôtes (Figure 15.9 e). On serait donc en droit de s'attendre à ce que des hôtes capables de reconnaître et discriminer les œufs en se basant sur des différences subtiles de couleur et de forme soient aussi capables de reconnaître un poussin qui atteint un poids parfois quatre fois supérieur au poids des parents adoptifs (Figure 15.9 e).

Paradoxalement, et pour surprenant que cela puisse paraître, aucune espèce parasitée par le coucou gris n'est connue pour reconnaître et éjecter le poussin parasite (Davies 2000). Comment expliquer un tel paradoxe?

La solution pourrait bien se trouver encore une fois dans le rapport coût/bénéfice de l'éjection au stade poussin. À l'aide d'un élégant modèle théorique, Lotem (1993) a démontré que si la discrimination est basée sur un phénomène d'empreinte (*imprinting*) et d'apprentissage, alors l'éjection au stade poussin pourrait se révéler mal adaptative pour l'hôte. L'idée développée par Lotem est la suivante. Imaginons que l'hôte a besoin d'apprendre les caractéristiques phénotypiques de ses propres œufs afin de pouvoir les reconnaître et d'identifier un éventuel œuf parasite. Cet apprentissage ne peut avoir lieu que lors du premier événement de reproduction dans la vie de l'hôte. Deux cas de figure sont alors envisageables (Figure 15.11 a) : 1) la ponte n'est pas parasitée et l'hôte apprend correctement le phénotype de ses propres œufs ; 2) la ponte est parasitée et l'hôte intègre le phénotype de l'œuf parasite dans la gamme de variation possible de ses propres œufs.

Quelles sont les conséquences de ces deux événements pour l'aptitude phénotypique de l'hôte? S'il apprend correctement le phénotype de ses propres œufs, il sera en mesure d'éjecter l'œuf du parasite lors des événements de reproduction futurs et son succès de reproduction en cas de parasitisme sera toujours égal au succès de reproduction en absence de parasitisme, moins le coût éventuel lié à la manipulation de l'œuf parasite (Figure 15.11 b). Si, en revanche, l'hôte apprend à reconnaître l'œuf du parasite comme étant le sien, le succès de reproduction des pontes parasitées sera invariablement égal à zéro (seul le poussin parasite est produit), celui des pontes non parasitées continuant à produire un nombre de poussins qui est indépendant de l'apprentissage de l'œuf parasite.

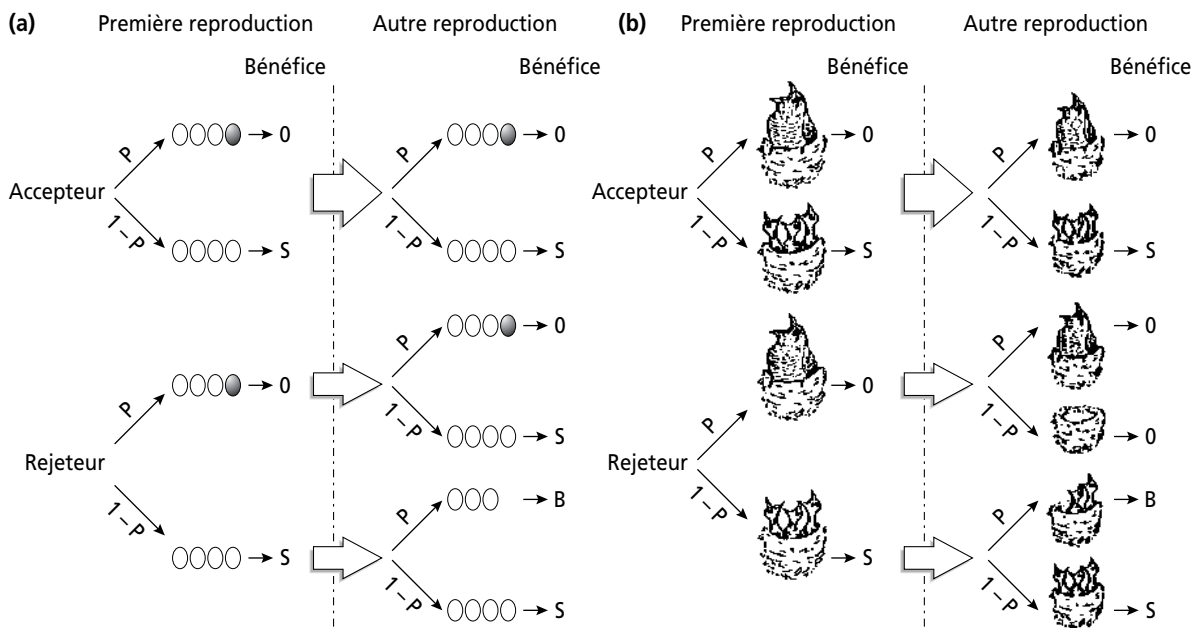


Figure 15.11 Pourquoi discriminer des œufs subtilement différents et ne pas discriminer des poussins si évidemment différents ?

Schéma illustrant le succès reproducteur d'un hôte parasité ou non en fonction de la stratégie d'éjection soit au stade œuf, soit au stade poussin.

(a) Aptitude en cas d'éjection de l'œuf du parasite. **(b)** Aptitude en cas d'éjections du poussin parasite. P est la probabilité qu'un nid soit parasité. X représente le succès de reproduction moyen. b représente le bénéfice du rejet des œufs du parasite, c'est-à-dire le succès reproductif moyen des individus éjecteurs; à cause des coûts liés à l'éjection et à cause de l'œuf enlevé par le coucou lors de la ponte, b est inférieur à $X - 1$.

Ce modèle a deux importants présupposés : **(1)** les premiers reproducteurs apprennent à reconnaître les œufs et les jeunes de leur espèce par un processus d'imprégnation pendant leur première reproduction; **(2)** le poussin parasite, dès l'éclosion, élimine tous les jeunes de l'espèce hôte. De ce fait, lorsque les premiers reproducteurs sont parasités ils s'imprègnent à la fois de leurs œufs et de celui du parasite mais seulement du poussin du parasite (leurs propres poussins ayant été éliminés très vite par le parasite). Un comportement de discrimination des poussins réduirait donc à zéro l'aptitude des individus parasités dès la première ponte sur l'ensemble de leur vie (ils rejetteraient toujours leurs propres poussins s'ils ne sont pas parasités ultérieurement et accepteraient ceux du parasite sinon). En revanche, la discrimination des œufs, elle, ne réduit pas l'aptitude de l'hôte lorsque, par la suite, il n'est pas parasité.

Il faut cependant noter que les présupposés de ce modèle peuvent être discutés car ils sont eux-mêmes soumis à une pression de sélection. On peut se demander par exemple pourquoi une espèce n'aurait pas un mécanisme de reconnaissance de ses propres poussins fixé génétiquement. D'autre part, de nombreux parasites de ponte n'ont pas ce comportement d'élimination de tous les œufs de l'hôte. Ce modèle ne s'applique donc qu'à des situations précises, mais dans de telles circonstances, il fournit une explication convaincante à l'absence de discrimination au stade poussin. D'après Lotem (1993).

Imaginons maintenant que le même phénomène d'apprentissage soit nécessaire pour mettre en place la reconnaissance du poussin parasite. À nouveau deux scénarios sont possibles : (1) lorsque la première ponte n'est pas parasitée l'hôte apprend à reconnaître ses propres poussins et est en mesure d'éjecter le poussin parasite dans l'avenir; (2) en revanche, lorsque la première ponte est parasitée, étant donné que le poussin coucou éclôt en premier et qu'il éjecte du nid les œufs de l'hôte avant qu'ils n'éclosent, l'hôte n'apprend à reconnaître que le poussin coucou comme étant le sien. Dans ce cas-là, le succès reproducteur cumulé au cours de la vie de l'hôte sera égal

à zéro, car, lorsqu'il sera parasité, il reconnaîtra le poussin parasite comme étant le sien et lorsqu'il ne sera pas parasité, il éjectera ses propres poussins. Dans de telles circonstances, l'imprégnation sur le poussin du parasite entraîne donc des coûts si forts qu'ils sont susceptibles d'empêcher l'évolution de la discrimination au stade poussin (Lotem 1993).

15.4 PARASITISME ET SOCIALITÉ

L'évolution de mécanismes de défense contre les parasites ne peut pas se faire sans que cela entraîne

des coûts pour les hôtes, ne serait-ce que parce qu'une telle résistance entraîne obligatoirement l'allocation de ressources à l'activité de défense. Dans ce contexte, on doit s'attendre à ce que la sélection naturelle ait favorisé des stratégies qui confèrent une protection maximale à moindre coût. Les stratégies comportementales de défense s'insèrent parfaitement dans ce cadre car elles visent à minimiser le coût du parasitisme en amont, en réduisant l'exposition aux pathogènes. Les comportements les plus communément impliqués dans l'évitement des pathogènes sont le choix de l'habitat, la sélection des proies, et le comportement social (Moore 2002). Nous n'aborderons ici que succinctement cette question.

Que les individus d'une population soient distribués dans l'espace de façon homogène ou agrégée a de profondes répercussions sur le taux de transmission des parasites (probabilité de transmission d'un hôte à l'autre et/ou probabilité de rencontre d'un hôte pour le stade infectieux du parasite). Un mode de vie solitaire ou en groupe (constitution de groupes sociaux stables ou instables) peut donc très largement affecter les risques de contracter des pathogènes. Bien qu'il semble évident que l'évolution de la vie en groupe et de la socialité est sous l'influence d'une multitude de facteurs qui vont de la distribution des ressources au système de reproduction (voir les chapitres 12 et 13), certains auteurs ont proposé le parasitisme comme une force susceptible à la fois de contraindre ou de promouvoir la vie en groupe.

15.4.1 Des pathogènes défavorables à la vie en groupe...

Cette action à première vue contradictoire dépend du mode de transmission du parasite et de son cycle de vie. Des pathogènes qui sont transmis horizontalement d'hôte en hôte par contact (ou par exemple *via* des aérosols contaminés) sont très largement favorisés lorsque les hôtes montrent des patrons d'agrégation spatiale. La comparaison des risques d'infection respiratoire et gastrique/intestinale entre enfants dont le mode de garde est individuel ou collectif illustre très clairement les liens qui existent entre parasitisme et taille du groupe. Wald *et al.* (1988) ont étudié la fréquence, la nature et la morbidité des infections auxquelles ont dû faire face des enfants âgés entre douze et dix-huit mois gardés (1) individuellement, (2) dans des petits groupes (entre deux et six enfants), (3) dans des grands groupes de plus de six enfants. Les résultats de cette étude montrent que le nombre

d'enfants par groupe est corrélé positivement avec le nombre d'infections respiratoires développées, leur durée et leur morbidité (Wald *et al.* 1988). Lorsqu'on est confronté à des pathogènes avec des tels modes de transmission, la socialité représente donc clairement un coût. Les pathogènes devraient donc contraindre les espèces à diminuer leurs interactions sociales.

15.4.2 ... et des pathogènes favorisant la vie en groupe

Qu'en est-il lorsque les parasites ne sont pas intimement associés à un hôte mais au contraire possèdent la capacité de se déplacer d'un hôte à un autre? Hamilton (1971) et d'autres auteurs ont proposé que face à des parasites mobiles les hôtes formant des groupes nombreux bénéficient d'un avantage dû à la dilution de la probabilité d'attaque du parasite au sein du groupe (voir paragraphe 12.2.2 (b) « Dilution et synchronisme »). Cet argument est similaire à celui qui a été avancé pour expliquer l'avantage du groupe vis-à-vis de la prédation : en admettant que chaque individu du groupe ait la même probabilité d'être attaqué par un prédateur, cette probabilité sera d'autant plus faible que le groupe est grand.

Du point de vue de la probabilité d'être contaminé, certains parasites, comme certains diptères hématophages, se comporteraient donc comme des prédateurs. Si, dans un site donné, se trouve un moustique, la probabilité pour un individu de se faire piquer est dix fois plus faible s'il se trouve dans un groupe de dix personnes (évidemment cela est vrai si le moustique ne pique qu'une seule fois). Une méta-analyse a confirmé la généralité des résultats présentés ci-dessus. Lorsque les parasites sont mobiles et recherchent activement leurs hôtes, leur intensité généralement décroît avec la taille du groupe d'hôtes, alors que pour des parasites contagieux leur intensité est positivement corrélée à la taille du groupe (Côté et Poulin 1995).

La réduction du risque de contagion peut aussi avoir des conséquences directes au plan du comportement social. L'épouillage réciproque constitue un exemple d'interaction sociale ayant très probablement évolué sous l'influence du parasitisme (Moore 2002). Il a même été proposé que le comportement xénophobe observé chez certaines espèces de primates vis-à-vis d'individus transfuges cherchant à s'immiscer dans un nouveau groupe social pourrait avoir pour fonction de maintenir une sorte de quarantaine qui limiterait l'exposition des membres du groupe à

de nouveaux parasites (Freeland 1976, 1977, Loehle 1995).

CONCLUSION

Nous avons développé dans ce chapitre certains des aspects comportementaux liés à la relation hôte parasite. Nous avons en particulier vu comment le parasitisme de ponte constitue en fait un véritable parasitisme du comportement de leur hôte, en ce sens que la ressource qui est parasitée ne l'est pas tant en termes de nourriture mais plutôt en terme de comportement de soin aux jeunes par les membres de l'espèce hôte. Plus généralement, tous les exemples développés dans ce chapitre illustrent parfaitement la complexité des relations hôte-parasite, véritables théâtres d'interactions entre les caractéristiques biologiques et écologiques d'organismes vivants appelés à co-évoluer dans un environnement changeant.

De par la dynamique même de leurs populations, les parasites constituent un des facteurs importants responsables de la dynamique de l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'environnement. Leur action est de plus susceptible de participer à l'autocorrélation temporelle de l'environnement. En effet, si un lieu est parasité aujourd'hui, il y a des chances réelles qu'il le sera encore pendant un certain temps. Dans le cadre de l'évolution de la vie en groupe que nous avons rapidement abordée à la fin de ce chapitre, si nous nous plaçons dans le contexte de l'hypothèse de la sélection des commodités développée dans le chapitre 12, il apparaît alors que le rôle important des parasites dans la genèse de l'hétérogénéité de l'environnement conduit à rendre d'autant plus nécessaires les comportements de choix du lieu de reproduction. Nous avons vu dans le chapitre 12 comment ces mêmes comportements peuvent générer eux-mêmes de l'agrégation dans l'espace. On arrive donc à un paradoxe en ce sens que le parasitisme, l'un des coûts de la vie en groupe classiquement avancé dans la littérature, peut, en fait, avoir participé indirectement à la genèse de la vie en groupe, dont il peut ensuite constituer un coût.

Nous avons vu aussi à la fin de ce chapitre un exemple impliquant le comportement de l'être humain dans les risques de transmission de pathogènes. Il est clair que compte tenu des enjeux liés à la compréhension des relations hôtes pathogènes, notamment en termes de santé publique, et du rôle manifeste du comportement dans ce contexte, l'attention portée

aux interactions durables en écologie comportementale ne devrait que croître dans l'avenir.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

- BOLLACHE L., GAMBADE G. et CÉZILLY F. – 2001, The effects of two acanthocephalan parasites, *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus*, on pairing success in male *Gammarus pulex* (Crustacea : Amphipoda). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 49 : p. 296-303.
- BOUCHON D., RIGAUD T. et JUHAULT P. – 1998, Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans : molecular identification and host feminisation. *Proceedings of the Royal Society London B.*, n° 265, 1081-1090.
- BROWN C.R. et BROWN M.B. – 1988, A new form of reproductive parasitism in cliff swallows. *Nature*, n° 331, p. 66-68.
- CÉZILLY F., GRÉGOIRE A. et BERTIN A. – 2000, Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex*. *Parasitology*, n° 120, p. 625-630.
- COMBES C. – 2001, *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. Chicago University Press, Chicago.
- CÔTÉ I.M. – 2000, Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review*, n° 38, p. 311-355.
- DAVIES N.B. – 2000, *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. et A.D. Poyser, Londres.
- DAWKINS R. – 1982, *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- LOTEM A. – 1993, Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature*, n° 362, p. 743-745.
- LOTEM A. et NAKAMURA H. – 1998, « Evolutionary equilibria in avian brood parasitism », dans ROTHSTEIN S.I. et ROBINSON S.K., *Parasitic Birds and their Hosts*, p. 223-235. Oxford University Press, Oxford.
- POULIN R. – 1998, *Evolutionary Ecology of Parasites. From Individuals to Communities*. Chapman et Hall, Londres.
- RIGAUD T., MOREAU J. et JUHAULT P. – 1999, *Wolbachia* infection in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* : sex ratio distortion and effect on fecundity. *Heredity*, n° 83, p. 469-475.
- ROBERT M. et SORCI G. – 2001, The evolution of obligate interspecific brood parasitism in birds. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 128-133.
- ROTHSTEIN S.I. – 1990, A model system for coevolution : avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 21, p. 481-508.

QUESTION DE RÉFLEXION

Pouvez-vous imaginer un ou des mécanismes pouvant expliquer pourquoi les hôtes ne différencient pas les poussins de leurs parasites dans les conditions non couvertes par l'hypothèse de Lotem [1993 ; voir paragraphe 15.3.2 (c)] ? Vous aider pour cela des différents éléments développés dans ce chapitre.

CINQUIÈME PARTIE

APPLICATIONS ET IMPLICATIONS POUR LES ACTIVITÉS HUMAINES

Nous avons vu et commenté à la fin du chapitre précédent un exemple impliquant le comportement de l'être humain dans les risques de transmission de pathogènes chez les jeunes enfants. Le lecteur n'aura pas manqué de remarquer que nous n'avons que rarement utilisé le cas de l'être humain pour illustrer notre propos tout au long de cet ouvrage. C'est l'objet de cette cinquième et dernière partie d'aborder cette importante question. Cet exercice a été tenté à maintes reprises depuis un demi-siècle et ce pas par les moindres auteurs. Cette question n'est pas simple, bien évidemment, mais il nous semble qu'elle ne peut être évitée pour la simple raison qu'elle risque de nous déranger. Tout lecteur de cet ouvrage est en droit de se demander dans quelle mesure l'espèce humaine est, elle aussi, l'objet de ces processus de sélection. *A priori*, notre nature ani-

male doit nous exposer aux mêmes processus. Notre phénotype est transmis de génération en génération selon les mêmes lois biologiques que les autres êtres vivants. Ce sera l'objet de cette cinquième et dernière partie d'envisager les implications d'un raisonnement qui consisterait à systématiquement prendre l'espèce humaine comme objet d'étude évolutionniste.

Le chapitre 16 aborde une question fondamentale pour l'avenir de l'espèce humaine : peut-on transposer les raisonnements et résultats de l'approche évolutive du comportement à la biologie de la conservation afin de se donner les moyens d'agir efficacement pour la préservation de la biodiversité?

Le chapitre 17 aborde la question délicate de l'homme en tant qu'objet de la sélection naturelle et donc par-là sujet à évolution.

Écologie comportementale et biologie de la conservation

16.1 INTRODUCTION

Les cinq cents dernières années ont été marquées par un taux d'extinction des espèces dont certains estiment qu'il est sans précédent au cours de l'histoire du Globe. Lawton et May (1995) prétendent que ce taux est aujourd'hui de 100 à 1 000 fois plus élevé qu'au cours de toute l'histoire de la planète (Stattersfield *et al.* 1998). Plusieurs des espèces menacées d'extinction le sont en raison de la perte de leur habitat d'origine, des changements climatiques et des activités humaines. Les estimations les plus alarmantes du nombre d'espèces qui pourraient disparaître au cours du siècle en cours vont jusqu'à prédire une disparition de plus de 50 % des espèces actuelles. Cette crise a conduit à mettre la conservation de la biodiversité sur la liste des priorités des rencontres nationales et internationales et des politiques de l'environnement (Myers 1989, Wilson 1992, Lawton et May 1995). Plusieurs disciplines scientifiques contribuent à l'étude de la biodiversité et de la biologie de la conservation, comme par exemple la systématique, l'écologie, la génétique, la démographie, la biologie moléculaire et l'économie, mais c'est seulement très récemment que l'écologie du comportement a commencé à aborder ces questions (Clemmons et Buchholz 1997, Caro 1998, Gosling et Sutherland 2000). Historiquement, la biologie de la conservation a surtout mis en jeu des approches génétiques puis démographiques. Le but du présent chapitre est d'illustrer en quoi l'écologie du comportement a aussi un rôle essentiel à jouer en biologie de la conservation.

La première partie de ce chapitre illustre l'intérêt de l'écologie comportementale en biologie de la conservation à l'aide de l'exemple de l'importance

de la sélection sexuelle en conservation. La sélection sexuelle peut paraître très éloignée des préoccupations des biologistes de la conservation. Cependant, la plupart des animaux et des plantes se reproduisent sexuellement et la sélection sexuelle influence de nombreuses **composantes biodémographiques** (*life history traits* en anglais) des espèces. Nous verrons en quoi il est nécessaire d'en tenir compte pour comprendre la vulnérabilité démographique des espèces en termes de risques d'extinction. Nous aborderons ensuite la question récurrente des **goulots de reproduction** dans les petites populations. En effet, beaucoup de petites populations subissent les effets d'une **densité dépendance inversée** à faible densité : plus la densité diminue, plus les paramètres de reproduction diminuent, ce qui conduit à un véritable emballement du processus d'extinction. La compréhension des mécanismes à l'origine de ces **effets Allee** est nécessaire pour les biologistes de la conservation et les gestionnaires des populations menacées, en particulier dans les zoos.

La seconde partie de ce chapitre montrera comment la prise en compte du comportement peut améliorer nos activités de réintroduction d'espèces dans le milieu naturel. Cela passe tout d'abord par l'amélioration des techniques de reproduction en captivité. Il s'agit ensuite de s'assurer que les conditions sont favorables dans l'habitat où les lâchers sont prévus (Sarrazin et Barbault 1996). Au début des programmes de réintroduction, il était communément admis qu'il suffisait de procurer de la nourriture et des abris pour que la population se mette à augmenter numériquement. L'insuccès de nombreux programmes de reproduction en captivité a fortement suggéré que le problème n'était pas aussi simple. De la même manière, les réintroductions ne comportaient aucune opération de suivi pour connaître le

destin des individus relâchés. Les opérations de réintroduction actuelles ont une approche plus intégrée et tentent davantage de s'adapter aux besoins des espèces en question.

16.2 SÉLECTION SEXUELLE ET CONSERVATION

Pourquoi des populations s'éteignent-elles ? Il y a de nombreuses réponses différentes à cette question et le présent chapitre est bien trop court pour en donner une revue exhaustive. Deux types de réponses impliquant la sélection sexuelle sont présentés dans cette section, et d'autres seront développés dans les paragraphes qui suivent. La présente section aborde le lien existant entre l'effet du hasard sur la démographie et la sélection sexuelle.

La **stochasticité démographique** est le pendant en démographie de la **dérive génétique**. Par exemple, on pourrait s'attendre à ce que le taux de mortalité moyen d'une population soit de 23,5 % ou bien que la population soit composée de 50 % de femelles et que seuls 30 % de la population se reproduise. Ces valeurs moyennes décrivent parfaitement les propriétés d'une population numériquement infinie, ou au moins de très grande taille. Le fait est que cette population est composée d'individus et ces individus sont soit vivants soit morts, soit mâles soit femelles, soit ils se reproduisent soit ils ne se reproduisent pas, etc. Ces états discrets présentent bien entendu des probabilités de se réaliser, probabilités qui sont utilisées pour décrire le fonctionnement de la population. Mais, dès que la population n'a plus une taille quasi infinie, il se peut très bien que par l'effet du hasard tous les individus meurent avant la saison suivante même s'ils avaient tous une probabilité non nulle de survivre. Une telle singularité conduirait à la disparition totale de la population pour des raisons stochastiques, c'est-à-dire à cause du hasard.

On considère en général que le hasard peut affecter de manière importante la réalisation des paramètres démographiques d'une population lorsque son effectif compte moins de cinquante individus. Cependant, nous verrons que la sélection sexuelle peut influencer de manière importante la limite à partir de laquelle les effets de cette stochasticité commencent à devenir significatifs. Ensuite, nous verrons comment des **effets Allee** tels que le faible taux de reproduction au sein de petites populations peuvent être générés, au

moins en partie, par la stochasticité démographique liée à la reproduction sexuée.

16.2.1 Sélection sexuelle et stochasticité démographique

La sélection sexuelle joue un rôle important dans le succès d'immigration et la survie des petites populations en favorisant l'évolution de caractères sexuels secondaires extravagants qui sont coûteux à produire et à maintenir. Nous avons vu au chapitre 10 comment de tels traits sont susceptibles de s'accroître jusqu'à ce que leurs coûts en termes de viabilité égalent les bénéfices en termes de succès d'appariement. Mais les coûts sont encourus par tous les individus de la population alors que les bénéfices, eux, en termes de succès d'appariement, ne profitent souvent qu'à une petite proportion des individus. L'absence d'attributs exagérés permettrait de réduire les coûts de viabilité et rendrait ainsi l'ensemble de la population mieux adaptée. Mais comme ce sont les bénéfices d'appariement individuels qui constituent la force évolutive qui pousse à l'exagération des traits, il s'ensuit qu'il est inévitable que tous les individus paient un coût en aptitude phénotypique à la sélection sexuelle. D'autre part, le fait que seule une petite proportion des mâles accède effectivement à la reproduction a pour effet de diminuer sensiblement la **taille efficace** des populations, ce qui dans certaines conditions peut augmenter encore les effets de la stochasticité démographique. Pour ces diverses raisons, la sélection sexuelle peut constituer une force importante qui augmente les risques d'extinction (McLain 1993). Cela a des conséquences importantes pour les processus populationnels et donc en conservation.

a) Sélection sexuelle et succès des introductions d'espèces

L'introduction d'espèces étrangères dans les îles du Pacifique fournit une expérience grandeur nature des effets de la sélection sexuelle sur la probabilité d'extinction. De nombreuses espèces d'oiseaux européens et asiatiques ont été introduites dans des îles comme l'archipel de Hawaï et Tahiti. Le destin de ces introductions a été enregistré, ce qui permet d'étudier les facteurs contribuant au succès d'installation de petites populations. McLain *et al.* (1995) ont analysé les introductions effectuées à Oahu dans l'archipel d'Hawaï et à Tahiti. La probabilité de succès d'introduction des **espèces monochromatiques** était pratiquement double de celle des espèces dichromatiques.

Comme le **dichromatisme sexuel** est probablement apparu et est maintenu par une forte pression de sélection sexuelle, ce résultat suggère un effet réel de la sélection sexuelle sur les succès d'introduction des espèces. Cependant, dans cette étude-là, il n'était pas possible, dans les analyses statistiques, de prendre en compte le nombre de lâchers d'individus et le nombre d'individus relâchés. Une autre analyse portant cette fois sur les introductions d'oiseaux en Nouvelle-Zélande prenait, elle, en compte les informations détaillées sur les nombres d'individus relâchés, et de nouveau, un effet significatif du dichromatisme sexuel a été mis en évidence (Sorci *et al.* 1998). Dans la mesure où la grande majorité des introductions sans succès ont échoué dans les premières années après les lâchers, il est improbable que la **consanguinité** (processus très souvent invoqué en conservation) ait joué un rôle primordial pour la genèse d'un tel effet du dichromatisme sexuel. Se pose alors la question de savoir en quoi la sélection sexuelle devrait-elle être importante pour le succès des introductions ?

b) La stochasticité démographique

Comme nous l'avons dit précédemment, la stochasticité démographique provient du fait que les paramètres démographiques décrivent les propriétés des individus à l'échelle de la population. Ces propriétés étant souvent discrètes, pour chaque individu de la population, le fait qu'il soit dans un état ou dans un autre dépendra du hasard. Un exemple simple serait celui d'un oiseau mâle qui lors de sa migration se serait égaré dans une région où son espèce n'existe pas. Imaginons maintenant qu'un autre individu de cette même espèce fasse la même erreur de navigation et arrive au même endroit. Celui-ci aurait une chance sur deux d'être du sexe opposé (si la sex-ratio de la population d'origine est équilibrée), mais dans une réalisation de ce tirage aléatoire, ce sera soit une femelle, soit un mâle. Les individus ne pourront se reproduire ensemble et peut-être fonder une nouvelle population que dans le premier cas seulement. Bien que l'on connaisse parfaitement la loi de probabilité qui détermine le sexe d'un individu pris au hasard, lors d'un tirage aléatoire le fait qu'il soit ou non du sexe opposé dépendra du hasard uniquement. Cela relève donc d'un processus stochastique.

Cet exemple illustre bien pourquoi la stochasticité démographique joue surtout un rôle important dans les petites populations : si, au lieu de n'avoir tiré au hasard qu'un second individu, on en avait tiré 100, la chance qu'ils soient tous du même sexe serait qua-

siment nulle ($1/2^{100} \approx 10^{-30}$). Cependant, la stochasticité démographique peut avoir des conséquences importantes même quand les populations atteignent des tailles de cinquante individus, par simple malchance.

c) Sex-ratio et viabilité des populations

Legendre *et al.* (1999) ont utilisé une approche théorique pour étudier l'importance de la sélection sexuelle dans la production d'effets stochastiques. Pour cela, leurs simulations démographiques intégraient l'existence de variations stochastiques de la sex-ratio. Leur approche consistait à observer l'évolution de populations virtuelles sur une période de cent ans en utilisant des paramètres démographiques moyens représentatifs des espèces de petits passereaux introduites il y a cent ans en Nouvelle-Zélande (une fécondité et une mortalité annuelles fortes) et de répéter ces simulations plusieurs fois pour un même jeu de paramètres. La proportion de populations virtuelles effectivement éteintes cent cinquante ans après leur introduction correspondait étroitement au taux d'extinction observé pour les vraies populations de diverses espèces introduites en Nouvelle-Zélande cent ans plus tôt (Legendre *et al.* 1999).

d) Régime d'appariement et viabilité des populations

Les simulations de Legendre *et al.* (1999) prennent aussi en compte le régime d'appariement. Par exemple, en opposant la monogamie stricte à la polygynie, ils ont trouvé que la stochasticité démographique pouvait avoir un effet plus important sur la probabilité d'extinction d'une population chez les espèces monogames (Figure 16.1). Ce résultat peut se comprendre de manière intuitive si on imagine que plus d'individus des deux sexes peuvent demeurer non appariés pour de simples raisons de hasard dans les espèces monogames que dans les espèces polygynes où la présence de quelques individus mâles peut suffire à fertiliser toutes les femelles.

e) Investissement dans la reproduction et viabilité des populations

Il est aussi possible que les femelles réduisent leur **effort de reproduction** quand elles sont appariées à un mâle non attractif. En effet, les femelles peuvent se reproduire à un taux élevé quand elles sont appariées à un mâle attractif, et à un taux plus faible lorsqu'elles sont appariées à un mâle peu attractif

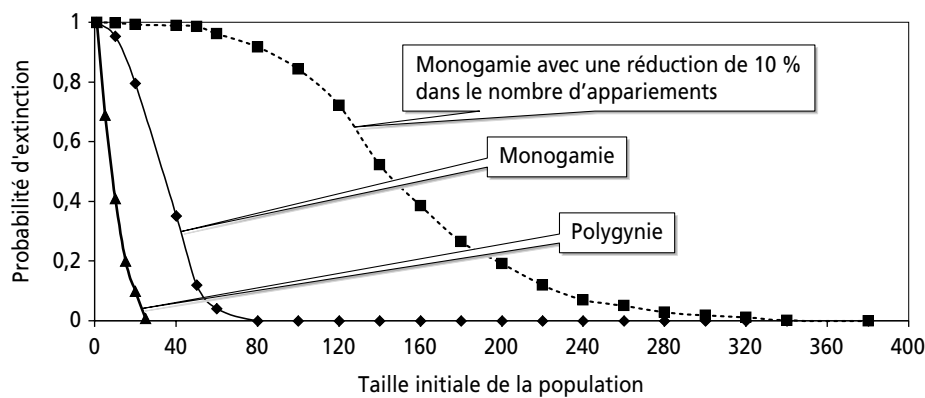


Figure 16.1 Probabilités d'extinction et régime d'appariement.

Probabilité d'extinction d'une population de petits passereaux en relation avec la taille initiale de la population et le système d'appariement. Résultats de simulations effectuées sur cent années. Le système de reproduction monogame a pour effet de rendre les populations plus sensibles à la stochasticité démographique. Adapté de Legendre *et al.* (1999).

(Burley 1986). Les simulations de Legendre *et al.* (1999) nous apprennent qu'une réduction de la fécondité de l'ordre de seulement 10 % en moyenne mène à une augmentation dramatique de la taille de la population minimale nécessaire pour éviter les effets de la stochasticité démographique (Figure 16.1). Sur la base d'une revue de la littérature, Møller et Legendre (2001) ont ensuite montré que des réductions en fécondité supérieures à 10 % se produisent dans de nombreuses espèces, ce qui suggère que la stochasticité démographique doit jouer un rôle important même dans des populations de plusieurs centaines d'individus lorsque les femelles investissent plus ou moins dans la reproduction en fonction de la qualité de leur mâle. Ce résultat peut avoir des conséquences importantes pour la gestion des programmes de reproduction en captivité, et pour estimer la taille minimale d'une **population viable**.

Il est bien évident que de tels résultats nécessitent une certaine validation empirique possiblement par des expérimentations sur le terrain. Néanmoins, les résultats de Legendre *et al.* (1999) montrent que la sélection sexuelle peut créer de la stochasticité même dans des populations de plusieurs centaines d'individus. Plusieurs espèces qui sont placées sur la liste rouge des espèces menacées d'extinction ont des tailles de population de ce type. De plus, il est clair que d'autres paramètres démographiques comme la survie, l'âge à maturité, la fécondité peuvent avoir des effets similaires qui exacerberaient ceux de la sex-ratio et de la sélection sexuelle. De telles considérations devraient conduire à une sérieuse révision de la notion de **taille minimale de la population viable**.

16.2.2 Les effets Allee

L'**effet Allee** (Allee 1931) a été invoqué en tout premier par le zoologiste et écologiste des États-Unis, Warder Clyde Allee (1885-1955), qui s'intéressait à l'évolution de l'agrégation et de la vie sociale. Ces effets se rapportent aux conséquences de l'agrégation. Ces conséquences sont souvent bénéfiques, c'est le cas par exemple d'une réduction du taux de dessiccation de cloportes en fonction de la densité de leur agrégation. Certains effets Allee se rapportent à des situations où les taux de reproduction diminuent à faible densité, conduisant inexorablement les populations en dessous d'une certaine taille à l'extinction. Ces processus ne concernent probablement pas que les populations de petite taille qui sont si souvent l'objet d'études dans le contexte de la conservation. Même des populations très abondantes peuvent s'éteindre. C'est le cas entre autres de la tourterelle voyageuse (*Ectopistes migratorius*) de l'est de l'Amérique du Nord, qui bien qu'ayant des populations de plusieurs centaines de millions d'individus, s'est éteinte relativement rapidement à cause du déclin dramatique de ses effectifs sur l'ensemble de son aire de répartition. Bien que la véritable cause de cette extinction soit toujours chaudement débattue, des facteurs comme la persécution humaine et les maladies ayant été invoquées, les effets Allee restent une alternative possible (Blockstein et Tordoff 1985). L'effet Allee est donc devenu pertinent pour les biologistes de la conservation à cause de son rapport avec l'étude des risques d'extinction associés aux petites populations (Lande 1987, Dennis 1989).

a) Une origine potentielle multiple

L'effet Allee regroupe divers phénomènes et il n'est pas nécessaire qu'un seul facteur soit responsable de la diminution des performances individuelles à basse densité. Les mécanismes sous-jacents à un effet Allee sont souvent plus difficiles à comprendre que la description du phénomène en lui-même. Les exemples de processus potentiellement impliqués incluent (1) l'augmentation des risques de prédation à faible densité diminuant la taille de la population et accroissant les risques de son extinction (Andrewartha et Birch 1954), (2) une réduction de l'efficacité de l'appariement liée à la difficulté de trouver un partenaire (Andrewartha et Birch 1954), et (3) une diminution de l'efficacité de l'approvisionnement si l'information sur les sites d'alimentation rentables doit être obtenue par parasitisme de l'effort collectif d'un assemblage d'individus (Ward et Zahavi 1973 ; voir chapitres 6, 12 et 13).

b) Le problème récurrent de la reproduction en zoo

Aucun de ces trois processus ne semble impliqué dans le cas du manque chronique de reproduction effective dans les populations captives en zoo. Par exemple, le panda géant *Ailuropoda melanoleuca* ne se reproduit que très mal en captivité, ce occasionne des dépenses conséquentes en frais de transport aérien à travers le monde pour assurer la fertilisation entre animaux de divers zoos (Kleiman 1994). Pour cette espèce, même les inséminations artificielles marchent très mal. De même, les femelles appariées de babouins hamadryas (*Papio cynocephalus hamadryas*) peuvent passer des années sans se reproduire même lorsqu'elles ont la possibilité de copuler avec plus d'un mâle (Biquand *et al.* 1994). De tels exemples d'effet Allee ont été décrits dans la plupart des taxons animaux (Fowler et Baker 1991), mais les mécanismes qui les sous-tendent restent inconnus.

c) La sélection sexuelle à l'origine de certains effets Allee ?

Récemment, Anders Møller et Stéphane Legendre ont suggéré que la sélection sexuelle pouvait générer un effet Allee (Møller et Legendre 2001). Ils expliquent que l'incapacité pour les individus de trouver un partenaire compatible ou acceptable pour la reproduction peut mener à une diminution, voire une annulation pure et simple du taux de reproduction. Ce genre d'effet Allee a été démontré dans de

nombreuses études dans lesquelles on contraste le succès reproducteur d'individus à qui on permet de choisir leur partenaire sexuel à ceux forcés de s'apparier au hasard. Chez de nombreuses espèces menacées comme l'amazone de Porto Rico, *Amazona vittata* (Brock et White 1992), le condor californien *Gymnogyps californianus* (Cox *et al.* 1993), le faucon crécerelle de Maurice, *Falco punctatus* (Jones *et al.* 1991) et la grue blanche américaine *Grus americana* (Lewis 1990), toutes choses étant égales par ailleurs, les individus pouvant choisir leur partenaire avaient un succès de reproduction sensiblement supérieur à ceux qui ne pouvaient s'apparier qu'au hasard. Un mécanisme important sous-jacent à ces différences de succès de reproduction est l'investissement différentiel des parents dans la reproduction (Burley 1986). Comme nous l'avons dit précédemment, les femelles investissent dans la reproduction souvent en fonction de la qualité de leur partenaire. Des études entre autres chez les oiseaux ont montré que la simple manipulation expérimentale du phénotype d'un mâle peut suffire à induire une augmentation du succès de reproduction d'une femelle par un facteur deux ou plus (revue dans Møller et Legendre 2001). Un effet Allee dû à de tels phénomènes a des implications évidentes en conservation car une diminution de la taille de la population diminue la probabilité de s'apparier avec un individu attractif pour une simple raison de hasard.

► Le rôle de la stochasticité liée à la sélection sexuelle

Pour analyser le rôle potentiel de la sélection sexuelle comme mécanisme pouvant générer des effets Allee, Møller et Legendre (2001) ont modélisé cette situation en analysant la relation entre la taille de la population et le succès d'appariement. Dans un modèle démographique stochastique, avec des variations aléatoires de la sex-ratio, la proportion d'individus appariés est de 100 % dans une grande population, 90 % dans une population de cinquante individus, et de seulement 75 % dans une population de dix individus. Le fait d'ajouter un processus de préférence dans le choix du partenaire dans ce même modèle, détériore considérablement la situation. Deux scénarios ont été modélisés : une **préférence directionnelle** dans lequel les individus préfèrent s'apparier avec l'individu ayant un trait donné le plus développé, et une **préférence de compatibilité**, dans lequel les individus avaient à trouver un partenaire d'un génotype

différent du leur. Dans le cas de la préférence directionnelle où seulement 50 % des partenaires potentiels sont préférés, le succès d'appariement se situe à 55 % parmi une population de dix individus. Dans une situation de préférence de compatibilité, le succès d'appariement augmente à 65 % pour une population de dix individus et grimpe à 85 % dans une population de cinquante individus (Figure 16.2). Même en retirant toute influence du hasard en fixant la sex-ratio à un mâle pour une femelle, comme cela peut se pratiquer dans un programme de reproduction artificielle, on obtient qu'un taux d'appariement de 65 % dans une population de dix individus.

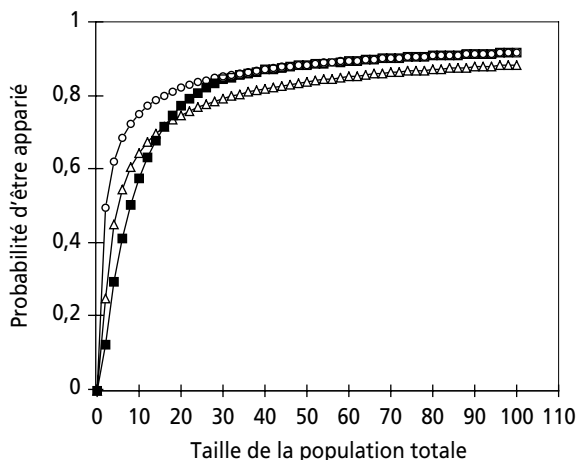


Figure 16.2 Probabilité d'appariement et taille de la population.

Probabilité d'appariement d'un individu dans un système monogame en fonction du nombre d'individus dans la population lorsque la sex-ratio est de 0,5 selon trois scénarios : **1)** la réalisation aléatoire des nombres de femelles et de mâles (cercles vides); **2)** le même scénario, mais avec deux phénotypes A et B incompatibles en proportions égales, les appariements fertiles ne se produisant qu'entre les individus de phénotype compatible (triangles vides); et **3)** même scénario que le premier, mais avec une préférence d'appariement, chaque individu choisissant son partenaire avec la probabilité de 0,5 (carrés pleins). Résultats de simulations numériques. D'après Møller et Legendre (2001).

Ainsi, dans les petites populations, le fait que la sex-ratio varie aléatoirement, combiné à une préférence directionnelle ou de compatibilité peuvent réduire considérablement le succès d'appariement et générer ainsi des effets Allee. Dans la réalité, s'ajoutent les effets de l'investissement parental différentiel qui vont encore augmenter les effets liés à la taille de la population sur le taux d'accroissement numérique de la population.

► Infanticide et conservation

D'une manière générale, les modèles démographiques, même ceux en biologie de la conservation, ne prennent pas en compte le sexe. Cependant, le fait de permettre une récolte préférentielle de mâles (par exemple pour la chasse) peut réduire plus fortement le taux de croissance d'une population que le fait de récolter un nombre équivalent d'individus des deux sexes, ou préférentiellement des femelles.

• Des ours infanticides

En 1995, Robert Wielgus et Fred Bunnell ont proposé un exemple particulièrement illustratif avec le cas de l'ours brun *Ursus arctos*. Comme les lions dont nous avons parlé dans le chapitre 2, les mâles de nombreux primates et carnivores tuent les jeunes encore dépendants de leur mère lorsqu'ils remplacent le mâle qui était jusqu'alors sur le territoire (Hrdy 1979). La principale explication évolutionniste de ce comportement est que la présence de jeunes engendrés par un autre mâle représente un obstacle pour la reproduction du nouveau mâle. Les femelles des nouveaux mâles qui tuent les descendants du précédent mâle reviennent plus rapidement en œstrus, ce qui procure une descendance plus nombreuse aux mâles infanticides qu'à ceux qui ne le seraient pas. Wielgus et Bunnell (1994, 1995) ont étudié deux populations d'ours bruns. Dans la population canadienne, la chasse portait surtout sur les mâles adultes, ce qui entraînait l'arrivée de nombreux mâles potentiellement infanticides. Dans cette population, la survie des jeunes était très faible. Dans l'autre population habitant un environnement semblable mais sans chasse aux États-Unis, les remplacements de mâles adultes étaient rares et la survie des jeunes était plus élevée.

Swenson *et al.* (1997) ont obtenu des résultats semblables en Scandinavie où seuls les mâles adultes sont chassés. Dans cette population, les jeunes meurent surtout pendant la période de reproduction en mai-juin (75 % de vingt jeunes; Swenson *et al.* 1997). La disparition des jeunes entraîne une réduction de l'intervalle entre les conceptions successives (Figure 16.3). La survie des jeunes dans une zone où les mâles adultes étaient chassés était de seulement 72 % contre 98 % dans une zone où les ours n'étaient pas chassés (Figure 16.4). Une différence semblable était observée un an et demi après la disparition du mâle résident, alors que la survie était exactement la même dans les deux zones deux ans et demi après la disparition du mâle résident (Figure 16.4). De

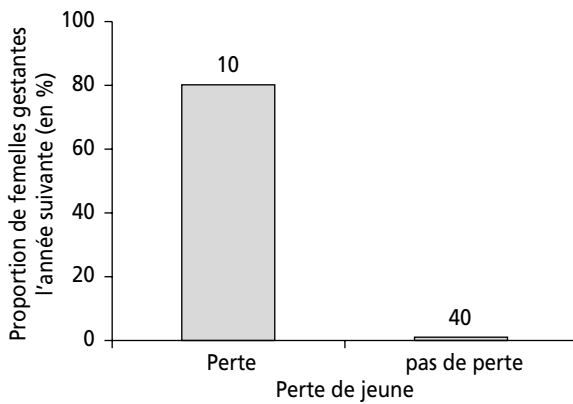


Figure 16.3 Perte des jeunes et disponibilité pour une nouvelle reproduction chez les ours bruns *Ursus arctos*.

Pourcentage de femelles d'ours brun s'engageant dans une nouvelle reproduction chez les femelles ayant ou non perdu leur petit l'année précédente. Les tailles d'échantillon sont données au-dessus des barres. La différence de durée était significative ($\chi^2 = 32,37$, $df = 1$, $P < 0,0001$). Adapté de Swenson *et al.* (1997).

même, là où aucun ours mâle n'avait été tué un an et demi auparavant, la survie des jeunes était élevée et quasi identique dans les deux zones d'étude (100 % dans l'une contre 98 % dans l'autre), ce qui suggère que les mâles résidents tuent peu de jeunes. Des simulations informatiques ont montré qu'une telle réduction de la survie juvénile conduisait à diminuer le taux de croissance de la population λ de 1,18 à 1,14, et la production nette de la population de 30 % (Wielgus *et al.* 2000).

Ainsi, l'effet du sexe et de la sélection sexuelle peut générer des effets Allee dans les petites populations, conduisant à des effets négatifs sur leur fonctionnement. Le fait d'ignorer ces processus comportementaux peut conduire les gestionnaires impliqués dans la sauvegarde d'espèces menacées à ne pas prendre les bonnes décisions, ou pire, à prendre des décisions conduisant à l'effet inverse de celui recherché, c'est-à-dire à l'accélération du déclin des populations traitées diminuant ainsi leur viabilité.

16.2.3 Le rôle des processus déterministes : le cas du kakapo

En plus des effets de la stochasticité, certains processus déterministes peuvent aussi avoir d'importantes conséquences en conservation. Le perroquet aptère néo-zélandais, le kakapo, *Strigops habroptilus*, constitue un bon exemple (Figure 16.5).

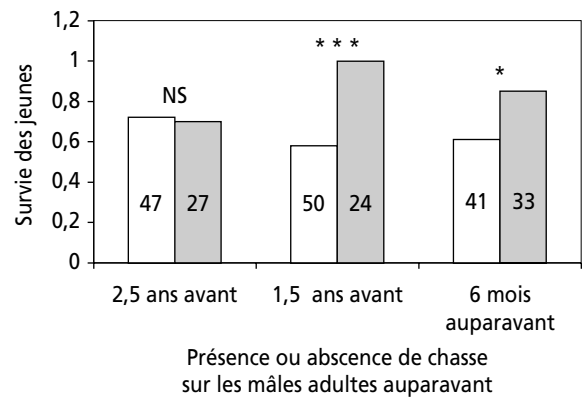


Figure 16.4 Chasse sur les mâles et survie des oursons.

Survie des jeunes ours bruns durant leurs premières années en fonction de la chasse sur des mâles adultes à trois intervalles après la disparition du mâle résident. Les données ont été recueillies sur une vaste région de 11 200 kilomètres carrés, entre 1985 à 1995. Dans la zone chassée qui était située au nord, la chasse n'a été effective que pendant quatre des onze années de l'étude. Les jeunes n'étaient pas marqués, mais leurs mères portaient un émetteur radio permettant de les localiser et de les identifier. La saison de chasse était en automne, impliquant que les mouvements de mâles et leurs effets sur la survie des jeunes survenaient au printemps suivant. Globalement, la survie des jeunes était plus faible dans la zone chassée (0,72, $N = 74$) que dans la zone non chassée (0,98, $N = 50$; $P = 0,0004$). Les nombres dans les barres donnent les tailles d'échantillon. Significativité des différences : * : $P = 0,016$, *** : $P = 0,0005$, NS : non significatif. La survie des jeunes n'était pas corrélée à la densité ($P = 0,77$) mais était négativement corrélée à la masse corporelle des femelles au printemps ($P = 0,02$). Il apparaît donc que la survie des jeunes était affectée par la chasse sur les mâles adultes pendant au moins dix-huit mois après la naissance. Au-delà, la chasse sur les mâles n'avait plus d'effet significatif. D'après Swenson *et al.* (1997).

a) Un perroquet atypique fortement menacé

Le kakapo présente un grand nombre de caractéristiques atypiques pour un perroquet. Tout d'abord, il a perdu toute capacité de voler et constitue la plus grande espèce de perroquet (d'un poids allant jusqu'à quatre kilogrammes pour les mâles). Il est actif essentiellement la nuit. D'autre part, il est strictement herbivore. Il est de plus extrêmement longévif, ne se reproduisant que lorsque la nourriture est suffisamment abondante, soit tous les trois à quatre ans. Enfin, il forme des leks et présente un fort dimorphisme sexuel de taille à la fin de la période de dépendance des jeunes, les mâles étant de 30 à 40 % plus grands que les femelles. Cependant, le poids



Figure 16.5 Le kakapo, *Strigops habroptilus* est un perroquet ne pouvant voler vivant en Nouvelle-Zélande. La femelle dénommée Alice est en train de nourrir son poussin femelle de douze jours dénommée Manu au nid, la nuit. Les deux oiseaux étaient toujours vivants fin 2002 et vivaient sur l'île Codfish en Nouvelle-Zélande. Photographie prise en 1997 sur l'île de Whenua par Don Merton, pionnier de la conservation en Nouvelle-Zélande. Gracieusement fournie par Don Merton.

des adultes des deux sexes peut varier fortement selon les saisons et les années (Clout *et al.* 2002).

La reproduction est habituellement synchrone avec les événements épisodiques de fructification des arbres podocarpes qui se produisent à des intervalles de deux à cinq ans. Les années de reproduction, les mâles forment des groupes lâches (qu'on appelle des leks éclatés) sur des sites traditionnels où ils parodent vocalement la nuit pour attirer les femelles. Les vocalisations appelées « *Booming* » sont très puissantes et peuvent s'entendre à plusieurs kilomètres. Chaque mâle en parade maintient et défend une série d'excavations peu profondes reliées entre elles par des pistes maintenues en bon état par le mâle. Les mâles peuvent rentrer en combat, allant jusqu'à la mort, sur les sites des leks. Ils ne s'investissent ensuite ni dans la nidification, ni dans l'incubation ou le nourrissage de la femelle, ni dans l'élevage des jeunes. Les mâles semblent atteindre la condition de reproducteur plus facilement que les femelles, car toutes les femelles ne se reproduisent pas lorsque les conditions sont favorables. La ponte de un à quatre œufs est déposée dans des cavités naturelles au niveau du sol, l'incubation durant environ trente jours, les femelles laissant les œufs pendant qu'elles se nourris-

sent la nuit. Les jeunes restent au nid pendant environ dix semaines. Habituellement, seul un ou deux jeunes sont élevés jusqu'à l'envol.

Toutes ces caractéristiques biologiques rendent l'espèce particulièrement exposée à la prédation par les mammifères introduits (à l'exception de chauves-souris, la Nouvelle-Zélande n'avait aucun mammifère avant l'arrivée de l'homme, il y a environ 1 500 ans).

En dehors de la saison de reproduction, les individus sont habituellement solitaires et vivent dans les forêts où ils se nourrissent de fruits, de graines, de feuillages, de jeunes tiges, de bourgeons et de racines de nombreuses espèces végétales. L'espèce, endémique de la Nouvelle-Zélande, est aujourd'hui éteinte dans la nature à cause de la prédation par les chats et les hermines introduites par l'homme. Les derniers individus trouvés dans la nature remontent à la fin des années 1970.

b) Une situation désespérée

Afin d'essayer de sauver l'espèce, tous les individus connus (soit un total de 82 individus dont seulement 22 femelles) ont été transférés sur de petites îles sans prédateur en 1982. Sur ces îles, la survie adulte est très forte : 98 % par an. Cependant, la

population a continué à diminuer jusqu'en 2001 : début 2002, la population totale n'était plus que de 62 individus dont seulement 21 femelles adultes. Nombre de ces individus avaient plus de 25 ans, et certaines femelles ne s'étaient jamais reproduites depuis 1982. La principale cause de ce déclin résidait dans la très faible production en jeunes, seuls 15 jeunes en ont été produits depuis 1977 (Clout *et al.* 2002).

De ce fait, les efforts de conservation ont cherché à améliorer le taux de reproduction et le succès des reproductions. La principale mesure a consisté à apporter de la nourriture aux oiseaux (noisettes, pommes et patates douces) mis dans des mangeoires distribuées dans les territoires des femelles. Pour des raisons diverses, toutes les femelles n'avaient pas pu être nourries chaque année. En effet, ce nourrissage pratiqué à partir de 1989 avait un effet positif sur de nombreux paramètres (Clout *et al.* 2002). Les femelles nourries étaient en moyenne 310 grammes plus lourdes (soit un gain de 15 %). Lorsqu'elles étaient nourries, les femelles se reproduisant avaient un plus fort succès de reproduction. Cependant, le nourrissage n'influait pas le taux de reproduction des femelles. Compte tenu de ces résultats encourageants, le nourrissage tendait à être généralisé à l'ensemble de la population.

c) Un problème d'allocation différentielle dans le sexe de la progéniture

Le faible taux de reproduction était dû en grande partie à une sex-ratio fortement biaisée en faveur des mâles avec trois mâles pour une femelle parmi la population adulte, caractéristiques probablement en relation avec la sélection sexuelle (Trewick 1997). Ce biais de sex-ratio se retrouvait dans la descendance produite, ce qui laissait prévoir que le déclin de l'espèce allait continuer dans les années à venir, accroissant encore les risques d'extinction définitive.

Un chercheur espagnol, José L. Tella (2001) a récemment souligné le fait que la cause de la sex-ratio fortement biaisée pourrait être attribuable au fait que les femelles sont en très bonne condition à cause de la faible densité de la population et de la grande disponibilité en ressources due en particulier au nourrissage artificiel. Nous avons vu au chapitre 11 les raisons évolutives d'un tel mécanisme. Les premiers, Trivers et Willard (1973) avaient suggéré que les femelles devaient ajuster la sex-ratio de leur descendance en fonction de la disponibilité en ressources de façon à optimiser leur aptitude. En particulier,

dans les espèces formant des leks, les mâles ont sans aucun doute une plus grande variance du succès de reproduction que les femelles. Ils sont aussi souvent plus coûteux à élever. C'est le cas chez le kakapo dont les mâles sont environ 40 % plus lourds que les femelles dès l'envol. Ainsi, les mères en bonne condition augmenteraient leur aptitude en faisant des fils, qui eux-mêmes seraient en meilleure condition et seraient alors susceptibles d'avoir une grande descendance génétique. À l'inverse, les femelles en mauvaise condition auraient avantage à faire des filles car moins coûteuses à produire et, la variance de succès des filles étant plus faible, l'impact de la mauvaise condition physique des mères serait faible sur le succès reproductif de leurs filles. Depuis, de très nombreux faits sont venus étayer cette prédiction.

Chez le kakapo, les mâles sont plus coûteux à produire parce qu'ils sont plus grands que les femelles. Il est concevable alors que les femelles aient une aptitude supérieure lorsqu'elles produisent surtout des fils quand les conditions sont bonnes et surtout des filles quand les conditions sont médiocres. Tella (2001) a suggéré que le fait de mettre les femelles au régime, ou au moins le fait d'arrêter de les nourrir, pourrait biaiser la sex-ratio des futures naissances en faveur des femelles qui constituent actuellement le sexe limitant pour le redémarrage de la croissance de la population. Cette suggestion était probablement le dernier moyen de sauver cette espèce qui est parmi les plus singulières et menacées dans le monde.

Suite à cette remarque, le Néo-zélandais Mick N. Clout et ses collaborateurs (2002) ont recherché dans les données passées s'il y avait des indications qu'effectivement les femelles nourries faisaient préférentiellement des fils alors que les femelles non nourries faisaient préférentiellement des filles. Ce fut effectivement le cas, les femelles nourries ont pondus des œufs dont la sex-ratio était de 2,6 mâles pour 1 femelle, contre 0,36 mâle pour 1 femelle chez les femelles non nourries (voir le tableau 16.1). Les femelles non nourries avaient donc produit en moyenne sept fois plus de filles que les femelles nourries. Il y avait donc de fortes indications expérimentales que la suggestion de Tella (2001) était tout à fait fondée. En effet, les données de Clout *et al.* (2002) relèvent d'une véritable expérimentation : les femelles avaient été attribuées au traitement nourri et non nourri plus ou moins aléatoirement. Les différences obtenues résultent donc bien d'une expérimentation et sont donc particulièrement convaincantes.

TABEAU 16.1 SEX-RATIO EN FONCTION DU NOURRISSAGE DES MÈRES CHEZ LE KAKAPO.

La première partie du tableau regroupe toutes les données qui ont pu être analysées pour la période avant 2002 : 6 individus produits dans la nature sur l'île Stewart entre 1977 et 1982 (avant toute expérience de nourrissage), 15 individus produits depuis 1982 après transplantation sur des îles sans prédateurs et 5 œufs non éclos et 7 poussins morts au nid. Chaque femelle a pu, pour une reproduction donnée, être rétrospectivement classée dans la catégorie nourrie ou non nourrie. Les 21 jeunes effectivement produits ont été sexés par les caractéristiques morphologiques (poids et plumage); ceux étant morts avant envol, soit au stade embryonnaire soit au stade de jeune poussin, ont été sexés par des techniques moléculaires. Au total 33 individus appartenant à 18 nichées séparées et dont la mère a pu être classée dans une des catégories ont pu être pris en compte.

Production entre 1982 et 2001 (deux groupes expérimentaux)				
	Sexe de la descendance		Sex-ratio	
	Mâles	Femelles		
Femelles nourries	13	5	2,6	Soit 7 fois plus de filles par les mères non nourries
Femelles non nourries	4	11	0,36	

D'après Clout et Merton 1998, Clout *et al.* (2002).

d) Une expérience grandeur nature de manipulation de la sex-ratio

Sur la base de ces éléments, le *Département of Conservation* en Nouvelle-Zélande, partant de l'observation que le nourrissage n'influencait pas le taux de reproduction les années de forte fructification des arbres, a pris en 2002 la décision de ne nourrir les femelles qu'après la ponte. Cela alliait les avantages d'un éventuel biais en faveur des femelles dans la descendance dû à l'absence de nourrissage avant la ponte, et d'un meilleur succès de reproduction global des femelles reproductrices sous l'effet du nourrissage après la ponte.

► Un excès de femelles produites même lors d'une année très favorable...

De nouveau, les résultats ont été édifiants (voir le tableau 16.2). Ce résultat est d'autant plus frappant que l'année 2002 a été une année de fructification particulièrement intense (une des meilleures depuis que l'on étudie cette espèce). Vingt des 21 femelles se sont reproduites. Elles ont pondu un total de 67 œufs dont 42 se sont révélés fertiles. Parmi les 26 jeunes qui en sont éclos, 24 ont survécu à l'envol

et ont été sexés. Parmi ces poussins survivants, 15 étaient des femelles soit une sex-ratio de 0,60 mâle pour une femelle (tableau 16.2).

Ce résultat est particulièrement intéressant, car alors que l'année 2002 s'est révélée être une des années les plus favorables à la reproduction du kakapo en cinquante ans d'étude, ce qui aurait dû conduire à une sex-ratio la plus élevée de cette espèce, les femelles ont produit plus de filles que de garçons. Cela veut dire que la sex-ratio naturelle au moment de l'indépendance chez cette espèce doit toujours impliquer un excédent de femelle. Cela implique que le fait de nourrir *ad libitum* certaines femelles les avait conduites à se trouver dans des conditions corporelles anormalement favorables, un peu équivalentes à l'obésité chez l'homme. Dans de telles conditions elles faisaient quasi systématiquement des mâles.

► ... malgré une sex-ratio primaire de un mâle pour une femelle

Les résultats sont devenus encore plus intéressants lorsque tous les embryons n'ayant pas donné lieu à un jeune produit ont été sexés. Il s'est alors avéré que la sex-ratio des œufs pondus était de un mâle pour

Tableau 16.2 Sex-ratio des œufs pondus lors de l'expérience de 2002 chez le kakapo.

	Mâles	Femelles	Sex-ratio
Production de l'année 2002 (femelles nourries uniquement après la ponte)	9	15	0,60
Sex-ratio des embryons n'ayant pas donné un jeune indépendant	12	6	2,00

Les données ont été fournies par Mick N. Clout et rapportées dans Sutherland 2002.

une femelle et que c'est un biais dans la sex-ratio des embryons morts entre la ponte et l'indépendance qui a conduit à un léger biais en faveur des femelles produites cette année-là : les embryons morts cette année-là avant la production étaient statistiquement plus de sexe mâle. Cela semblerait indiquer qu'une part importante de la capacité des femelles à produire des individus d'un sexe donné s'exprimerait principalement pendant l'incubation et l'élevage des jeunes. Ce résultat indique donc un mécanisme possible d'action des femelles sur la sex-ratio de leur descendance.

e) *L'espèce est probablement sauvée*

Ainsi, en une saison de reproduction, le nombre de femelles survivantes a été quasiment doublé, alors que les biologistes butaient depuis près de cinquante ans sur l'insuffisance chronique des naissances de femelles seules capables d'assurer la pérennité de l'espèce. Cela ouvre des perspectives particulièrement encourageantes pour la sauvegarde de l'espèce. Déjà le *Department of Conservation* en Nouvelle-Zélande a commencé à dératiser d'autres îlots afin de créer des habitats accueillants pour les individus supplémentaires qui seront produits dans les années à venir. Cela pourra entre autres diminuer les risques d'extinction reliée à un événement stochastique survenant en un lieu donné. Depuis les années 1950, c'est la première fois que l'on commence à envisager l'avenir de cette espèce avec optimisme.

Cet exemple montre à quel point la prise en compte du raisonnement d'écologie comportementale, et plus généralement du raisonnement évolutionniste, peut permettre d'apporter des solutions à des situations désespérées en terme de conservation. Il faut retenir que la solution à des situations de crise aiguë peut être quelquefois tout à fait contre-intuitive. C'est là une leçon importante.

16.2.4 Est-ce que les bons gènes peuvent sauver les populations ?

La **théorie des bons gènes** (*good genes theory*) repose sur l'hypothèse que les traits sexuels secondaires extravagants sont un reflet fidèle de la capacité qu'a un individu à supporter les coûts en terme de survie qui y sont associés (voir le chapitre 9). Cela implique que les mâles qui exhibent les caractères sexuels les plus extravagants possèdent aussi les gènes qui leur procurent la plus forte viabilité générale ou capacité de résistance aux parasites (Hamilton et Zuk 1982).

Donc, si la sélection sexuelle est interrompue parce que la population est petite et/ou maintenue en condition favorable en captivité, l'association entre les caractères et les bons gènes s'affaiblit. Plusieurs études montrent que la reproduction dans de telles circonstances est réduite considérablement (Møller et Legendre 2001), mais la (ou les) cause(s) réelle(s) de ce problème est (sont) moins connue(s). La plupart des cas de faible succès de reproduction semblent reliés aux problèmes de réponses phénotypiques des femelles à l'absence de partenaires attractifs. Les effets des bons gènes sur la persistance des populations ne sont peut-être distinguables qu'à plus long terme, mais nous ne pouvons exclure la possibilité que l'absence de sélection sexuelle puisse se manifester déjà par une réduction du succès de fertilisation, du succès d'éclosion et/ou de la survie des descendants.

Étonnamment, il n'existe pas d'étude expérimentale ayant analysé les effets de la sélection sexuelle sur la viabilité des petites populations. Un protocole simple pour y arriver consisterait à maintenir de petites populations sous divers régimes d'appariement ; une avec un appariement au hasard imposé par l'expérimentateur et l'autre offrant aux animaux une entière liberté de choix. Les deux types de populations devraient être maintenus dans des conditions et des contextes sociaux et sexuels identiques sauf pendant la période d'appariement. Un exemple important de l'effet de la sélection sexuelle sur la viabilité des populations provient de l'étude à long terme de saumons *Salmo salar* dans une rivière suédoise (Grahns *et al.* 1998). Tous les poissons de cette rivière sont capturés et reproduits en captivité. Pendant plusieurs décades le régime de reproduction a consisté en un appariement au hasard. Les alevins étaient ensuite libérés dans la rivière, et étaient éventuellement recrutés dans la même population reproductrice. Ce régime de reproduction a entraîné une réduction de la taille de la population, principalement à cause d'une réduction dans la viabilité des poissons. En particulier, la résistance aux maladies virales a chuté dramatiquement pendant cette période. Récemment, des expériences qui laissent les mâles avec les caractères sexuels secondaires les plus extrêmes contribuer de manière disproportionnée à la reproduction a immédiatement entraîné un accroissement de la résistance aux parasites. Des expériences du même genre, mais dans des conditions plus contrôlées devraient permettre de mieux comprendre l'importance de la sélection sexuelle dans la possibilité de maintenir et propager de petites populations.

16.3 L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT LORS DE REPRODUCTIONS EN CAPTIVITÉ ET DANS LES RÉINTRODUCTIONS

Comment peut-on améliorer le succès des programmes de reproduction en captivité et des réintroductions dans le milieu naturel qui en constituent la suite naturelle? Depuis toujours, les animaux en captivité sont conduits à se reproduire dans un système monogame. De nombreux jardins zoologiques continuent à maintenir les animaux en couple en dépit du fait que pratiquement tous les poissons, les amphibiens, les reptiles et les mammifères ne sont pas monogames. Bien que la majorité des oiseaux soient socialement monogames, il existe un nombre considérable de faits indiquant que les femelles de la plupart des espèces copulent régulièrement avec plus d'un mâle, conduisant fréquemment à de la **compétition spermatique** qui a lieu aussi dans de nombreuses autres taxa. De ce fait, le maintien en couple d'animaux de zoos provient plus d'une application anthropocentrique de principes moraux occidentaux que de principes biologiques. Pourtant, cette pratique répandue peut avoir des conséquences importantes sur le succès des programmes de reproduction en captivité.

16.3.1 Sélection sexuelle et reproduction en captivité

La pratique de garder les animaux en couples monogames pour la reproduction en captivité élimine toute possibilité de sélection intra- et intersexuelle. Bien qu'il n'y ait toujours pas de consensus sur la méthode à utiliser pour évaluer le succès d'un programme de reproduction en captivité, ou les facteurs potentiellement impliqués dans son échec il est néanmoins possible de formuler un certain nombre d'hypothèses sur les conséquences de cette pratique. L'approche qui consiste à garder les animaux en couple peut se justifier d'un point de vue purement sanitaire mais nie l'importance que pourrait avoir sur le succès reproducteur l'exercice d'un choix du partenaire sexuel ou même de la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles (Andersson 1994). La présence d'un seul partenaire empêche aussi les femelles d'avoir accès à des copulations avec de multiples partenaires. On dispose maintenant de très nombreux faits et arguments suggérant que les appariements multiples, et

la compétition spermatique qui en résulte, constituent la règle générale plutôt que l'exception dans la reproduction animale (Birkhead et Møller 1998). Le comportement, la physiologie et l'anatomie de reproduction de très nombreux organismes semblent adaptés à cet aspect de la reproduction. Il faudrait donc entreprendre une série de tests expérimentaux qui permettraient d'établir l'importance du choix du partenaire et la disponibilité de multiples copulations pour le succès d'un programme de reproduction en captivité.

16.3.2 L'empreinte sur l'homme et sur des habitats particuliers

La photographie de Konrad Lorenz suivi par une nichée d'oies cendrées *Anser anser* est devenue un classique des livres d'éthologie. En plus de sa qualité purement graphique, cette photographie illustre la découverte scientifique, l'**empreinte comportementale**, qui contribua sans doute à convaincre l'Académie Nobel de Suède de lui remettre le prix Nobel de médecine et de physiologie de 1973. L'empreinte est un phénomène d'apprentissage où pendant une période plus ou moins brève suivant l'éclosion, l'oisillon apprend à reconnaître sa mère laissant une empreinte qui lui servira aussi à reconnaître les membres de son espèce, voire même ses partenaires sexuels à l'âge adulte.

a) L'empreinte pour les partenaires sexuels potentiels

Malgré l'importance indéniable de cette découverte, les biologistes de la reproduction en captivité l'ont tout simplement ignorée en montant leurs premiers programmes de reproduction. Ce n'est que plus tard, lorsque les premiers individus issus de la reproduction en captivité devinrent adultes et donc en état de se reproduire, que l'empreinte se manifesta comme un problème sérieux. Les animaux nés en captivité recherchent souvent la compagnie des membres de leur espèce, en l'occurrence les humains. Mais quand la persécution par les humains constitue la principale cause de leur rareté, de telles associations entraînent souvent de hauts risques de mort prématurée après le lâcher. On a depuis reconnu l'importance de l'empreinte pour la reproduction et l'élevage en captivité d'espèces comme les condors et les grues blanches américaines. Dans ces situations, les jeunes nés en captivité sont soignés et nourris par des humains portant des déguisements mimant les caractéristiques morphologiques de l'espèce. Une approche alternative aux humains déguisés consiste à faire élever les

jeunes de l'espèce menacée par les reproducteurs d'une autre espèce aux caractéristiques écologiques voisines. Par exemple, des jeunes d'oie naine *Anser erythropus*, espèce menacée, ont été élevés par l'oie cendrée dans le cadre d'un programme de reproduction. Cette pratique n'est pas sans soulever d'autres problèmes. Par exemple, depuis ce temps, l'**hybridation** avec l'oie cendrée entraîne une « pollution » génétique du stock original de l'oie naine et les oies naines élevées par les oies cendrées ont tendance à migrer avec les oies cendrées vers la péninsule ibérique plutôt que de migrer vers leur lieu habituel, le Kazakhstan.

Les problèmes avec le programme de reproduction des oies naines proviennent sans doute de la trop grande proximité phylogénétique avec l'espèce utilisée pour son élevage. Certains programmes de conservation ont donc choisi des espèces phylogénétiquement plus éloignées comme espèce d'adoption. Mais l'empreinte sur leur espèce d'adoption a fortement diminué leur capacité à se reproduire une fois devenu adultes.

b) L'empreinte pour l'habitat

L'expérience précoce peut aussi marquer les préférences d'un individu pour un habitat particulier et influencer sa capacité à reconnaître un prédateur

(Curio 1976). Plusieurs programmes ont amélioré leur efficacité en ne relâchant les individus qu'après une période d'ajustement à leur nouvel habitat. Le nourrissage pendant une certaine période après le lâcher peut aussi permettre aux individus lâchés de s'adapter graduellement à la recherche de nourriture dans leur nouvel habitat.

Ces deux méthodes ont été utilisées dans le programme français de réintroduction des vautours fauves *Gyps fulvus* dans les Cévennes, programme qui est aujourd'hui considéré comme un exemple de réintroduction réussie pour ce type de grand rapace (Figure 16.6). Le suivi à long terme de la population ainsi créée a apporté un grand nombre d'informations importantes pour la conservation. Par exemple, l'estimation des paramètres démographiques des individus relâchés à l'âge adulte a montré que ceux-ci payaient un fort coût en termes de survie la première année après le lâcher (survie annuelle de 0,74 contre 0,99 dans les années qui suivent ou pour les adultes nés en captivité; Sarrazin *et al.* 1994) et un coût tout au long de la vie en termes de fécondité (Sarrazin *et al.* 1996). Ces faibles valeurs initiales des paramètres démographiques ont été observées malgré un nourrissage artificiel régulier de la population. Elles proviennent probablement du fait que les individus élevés en captivité n'avaient aucune expérience de leur

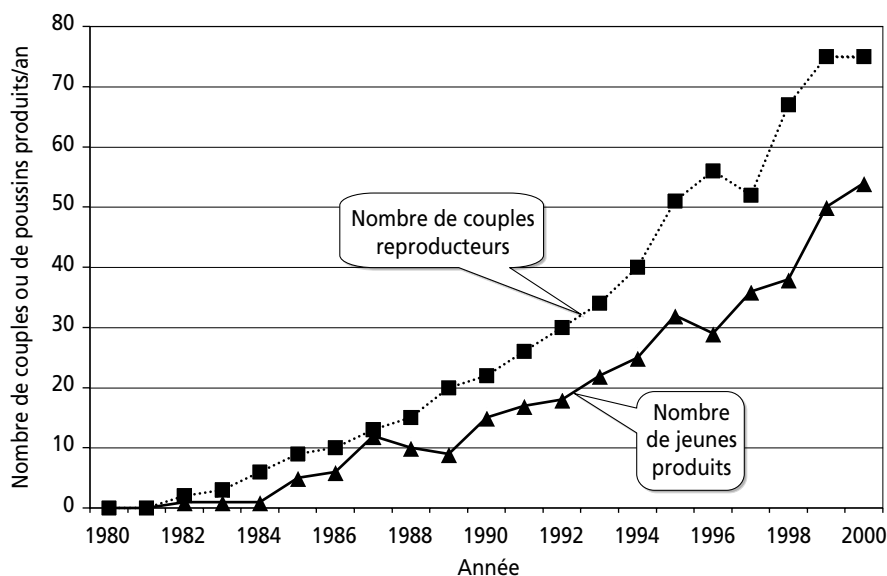


Figure 16.6 Évolution numérique de la population de vautour fauve réintroduite dans les Cévennes.

Nombre de couples reproducteurs (courbe pointillée avec des carrés) et nombre de poussins produits annuellement dans la population de vautours fauves *Gyps fulvus* réintroduite dans les Cévennes (sud du Massif central, France). La population a été constituée par le lâcher de 60 individus adultes entre 1981 et 1986. Depuis cette date, la population n'a cessé d'augmenter à un rythme soutenu pour atteindre pratiquement 80 couples reproducteurs et environ 300 individus en 2000. Adapté et complété de Sarrazin (1998).

environnement, et/ou n'avaient pas acquis certains comportements leur permettant de s'adapter à leur environnement. D'autre part, l'existence de tels coûts payés inégalement par les diverses catégories d'individus a des implications directes pour une question fortement débattue : doit-on relâcher des jeunes ou bien des adultes? Dans le cas de la population de vautours fauves, Sarrazin et Legendre (2000) ont montré que malgré ces coûts au lâcher payés essentiellement par les adultes, il était préférable de relâcher des adultes dans la nature, car cela augmentait les chances de succès de la réintroduction.

Les rencontres avec des prédateurs potentiels sont devenues une étape commune de nombreux programmes de reproduction en captivité. Cela permet aux individus nés en captivité d'apprendre le phénotype des prédateurs potentiels, mais aussi d'associer ces prédateurs potentiels à un danger. L'utilisation de cris d'alarme de congénères dans une situation donnée constitue une méthode efficace pour apprendre à des individus naïfs que tel ou tel stimulus représente un danger (Curio *et al.* 1978). En fait, cette approche scientifique a été développée pour montrer qu'après un entraînement approprié, l'on pouvait conduire des individus naïfs à donner des cris d'alarme même en présence de stimuli aussi bénins que des bouteilles de lait (Curio *et al.* 1978).

16.3.3 Qu'est-ce qui détermine et limite le taux de reproduction ?

La **facilitation sociale** et la **facilitation sexuelle** sont deux importants mécanismes supposés favoriser la reproduction. L'effet Allee décrit ce groupe de phénomènes d'une manière générale, bien que leur cause reste encore mal connue. Parmi les processus plausibles figurent les facteurs sociaux et sexuels. Cependant, des études expérimentales manquent sur le sujet pour tester l'importance de ces facteurs dans la détermination des taux de reproduction et au-delà le succès des introductions.

Bien que le but ultime de la reproduction en captivité soit de réintroduire les populations ainsi constituées dans la nature, on connaît encore très peu de choses sur les facteurs qui contribuent à leur succès. Cela est en grande partie dû au fait que les personnes impliquées dans les programmes de conservation et

les biologistes des populations ne collaborent que rarement, alors que de telles collaborations pourraient apporter des éclairages très utiles tant en conservation qu'en biologie évolutive (Sarrazin et Barbault 1996). Il est surprenant que de nombreuses opérations de reproduction en captivité et d'introduction ne gardent pas de trace de ce qui s'est passé lors des lâchers. L'analyse de telles données pourrait apporter des informations sur le nombre de lâchers et d'individus dans chaque lâcher, ainsi que la distribution spatiale des lâchers, ou encore les classes d'individus qui sont susceptibles d'augmenter les chances de succès. De telles données pourraient aussi fournir des informations précieuses sur les caractéristiques comportementales, écologiques et de traits d'histoire de vie à prendre en compte dans la conception de tels programmes.

Cade et Temple (1995) ont par exemple fait une revue du succès de trente projets de reproduction en captivité chez les oiseaux dans le but de renforcer les populations naturelles d'espèces menacées. Alors que 43 % de ces projets ont effectivement amélioré la taille des populations dans la nature, 17 % ont tout de même conduit à un échec total. Les facteurs qui contribuaient au succès des lâchers et de la gestion des populations menacées incluaient le manque de sites de nid, la diminution de la compétition, la prédation et le parasitisme, l'apport de nourriture, et la manipulation de la biologie de reproduction (comme l'enlèvement de poussins dans les espèces avec fratri-cide obligatoire). Bien que plusieurs des études analysées se sont avérées être un succès, il y avait peu de moyens d'évaluer ce qui se serait passé si les interventions humaines n'avaient pas eu lieu. Cela peut paraître trivial; cependant, le seul moyen de faire des prédictions scientifiquement fondées serait de disposer de données rigoureuses obtenues par une démarche expérimentale.

Une approche qui n'a pas été adoptée systématiquement et rigoureusement serait de rechercher les facteurs limitant la croissance de la population chez des espèces représentatives (car proches écologiquement et/ou phylogénétiquement) d'espèces typiquement en danger d'extinction. Des expériences à grande échelle chez de telles espèces apporteraient des informations de grande valeur sur les facteurs qui déterminent l'accroissement des petites populations.

CONCLUSIONS

Qu'apporte l'écologie comportementale par rapport aux autres disciplines ?

L'écologie comportementale est un outil important, quoique quasiment complètement négligé pendant longtemps en biologie de la conservation. D'une manière assez schématique, on peut dire que depuis le début de la biologie de la conservation, ce sont surtout des outils et raisonnements empruntés à la génétique des populations et la démographie qui ont été mis en jeu. Ces deux approches ont des points de vue essentiellement populationnistes. Elles travaillent sur des moyennes, sur des fréquences, ou au mieux sur les variances estimées à l'échelle de la population. Cependant, une population est constituée d'un ensemble hétérogène d'individus et ce sont les propriétés de ces individus et leurs interactions qui déterminent les propriétés de la population. En d'autres termes, le fonctionnement des populations résulte du comportement des individus qui la composent. En conséquence, en biologie de la conservation, comme dans beaucoup de domaines de la biologie évolutive, on se doit de ne pas négliger les différences dans les propriétés des individus. C'est précisément la démarche de l'écologie comportementale.

L'importance de l'hétérogénéité des individus

Ce chapitre montre en quoi les biologistes du comportement peuvent avoir un rôle important à jouer dans ce domaine. Comme l'illustrent certains des exemples ci-dessus, l'écologie comportementale en biologie de la conservation apporte une perspective centrée sur les individus, sur leurs différences, et sur leurs intérêts propres qui le plus souvent sont contradictoires avec les intérêts de la population à laquelle ils appartiennent. Nous avons vu tout au long de ce livre comment, par sa nature aveugle, la sélection naturelle conduit les espèces à adopter au cours de l'évolution des stratégies favorisant égoïstement la transmission des gènes de l'individu, stratégies qui, dans des situations de crise à l'échelle de la population, peuvent précipiter le processus d'extinction. « Seuls les caractères qui ont franchi avec succès la barre de la sélection individuelle peuvent prétendre être sélectionnés au niveau du groupe... même si cela doit conduire à l'extinction. » (Gouyon *et al.* 1997).

D'une manière générale, la prise en compte des différences de stratégie des individus au sein d'une

population conduit souvent à modifier profondément la manière dont les populations sont régulées. C'est entre autres ce que peut apporter l'écologie comportementale dans le domaine de la biologie de la conservation.

L'importance de la condition dépendance

D'autre part, l'exemple du kakapo, ou celui des ours bruns a bien montré en quoi le fait de chercher à comprendre les intérêts évolutifs des diverses catégories d'individus en fonction de la situation dans laquelle ils se trouvent peut conduire à proposer des solutions de conservation qui, quelquefois, peuvent s'avérer être notre dernier espoir de sauver une espèce de l'extinction.

L'exemple du kakapo est particulièrement éloquent : depuis de nombreuses années, les chercheurs avaient accumulé des informations sur la reproduction chez cette espèce. Bien qu'identifié depuis longtemps comme le principal frein au redémarrage de cette population au bord de l'extinction, le problème de la sex-ratio biaisée en faveur des mâles avait uniquement été abordé par le calcul de moyennes sur l'ensemble des jeunes produits. C'est à partir du moment où les auteurs ont commencé à prendre en compte la condition dépendance, c'est-à-dire l'essence même du comportement, que des patrons ont commencé à émerger, permettant alors de concevoir des actions de conservation enfin efficaces.

Un autre exemple concerne les processus de choix du partenaire, en particulier dans les programmes de reproduction d'espèces fortement menacées dans les parcs zoologiques. Très souvent, on amène à grands frais un seul mâle depuis un zoo plus ou moins éloigné dans l'espoir d'obtenir une reproduction. De ce fait, les femelles en question n'ont pas vraiment de choix. Il se peut alors que la femelle refuse de s'apparier avec le mâle pour de multiples raisons comportementales. Si toutefois elles s'apparient, il se peut que la descendance ne soit pas viable, en particulier à cause de problèmes d'incompatibilité ou de plus faible capacité immunitaire ou autre. Il en résulte que le fait de ne pas exploiter les capacités de choix dont l'évolution a doté ces espèces peut rendre vaines beaucoup de nos actions de conservation. Quels que soient les montants financiers investis dans la conservation, ignorer les processus comportementaux fins risque de trop souvent conduire à une réelle inefficacité des mesures conservatoires.

La grande leçon à en tirer est que l'on ne doit pas forcément appliquer les mêmes traitements à tous

les individus. Il est possible que l'on soit obligé dans l'avenir d'offrir des conditions différentes aux divers individus. Faute de le faire, nous risquons de voir disparaître de nombreuses espèces, et ce malgré des efforts considérables de la part de la société.

La biologie de la conservation, une science à part entière

La biologie de la conservation constitue un domaine de l'écologie qui n'est apparu que tout récemment. Avant de clore ce chapitre, il nous semble donc important de rappeler que la démarche en biologie de la conservation relève sans ambiguïté d'une démarche scientifique tout ce qu'il y a de plus classique. Chaque action de conservation doit être perçue et conçue comme telle.

Des présupposés et des tests expérimentaux...

Tout d'abord, chaque action de conservation postule, de fait, le bien-fondé d'un certain nombre de présupposés (malheureusement non énoncés la plupart du temps). L'action de conservation a alors pour effet de *tester expérimentalement*, en grandeur nature, le bien-fondé de ces présupposés. Il est donc primordial de prendre le temps d'explicitier autant que possible l'ensemble des présupposés sur lesquels se base chaque action de conservation. Si l'action ne s'avère pas efficace, il devient alors possible de *remettre en cause ces présupposés*, ce qui doit immanquablement conduire à une modification des actions de conservation. Les présupposés, eux, peuvent avoir leur origine dans la connaissance des caractéristiques d'espèces voisines ou bien dans des raisonnements purement théoriques. C'est cet aller-retour entre théorie, présupposés, expérimentation et résultats qui devrait permettre de toujours tendre vers le maximum d'efficacité. Toute action doit être évaluée en temps réel dans ses moindres implications. Faute d'une telle démarche scientifique, nous risquons fort de nous enfermer dans des actions qui loin de diminuer les risques d'extinction définitive pourront, dans certains cas, précipiter les populations vers l'extinction certaine.

Le cas du kakapo illustre très clairement ce problème. L'action qui consistait à nourrir les femelles pendant la reproduction reposait sur le présupposé que ce qui limitait le redémarrage démographique

de la population était un faible accès à la nourriture. Un autre postulat (qui n'était en fait pas du tout explicite) était qu'une telle action n'avait pas d'effets secondaires négatifs, ou que si c'était le cas, ceux-ci étaient moins importants que les effets positifs.

... et une approche interdisciplinaire...

Un autre aspect très exemplaire du cas du kakapo est que pendant plusieurs décennies, bien que les biologistes aient très clairement identifié le problème de la sex-ratio comme principale source du déclin continu, personne n'avait eu l'idée d'aller chercher dans la littérature sur l'évolution de ce trait pour voir s'il n'y avait pas moyen d'en extraire des solutions concrètes. *A posteriori*, comme pour toutes les grandes idées, cela paraît étonnant. La leçon à en tirer est que comme toutes les autres branches de la science, la biologie de la conservation doit en permanence se nourrir des résultats et concepts des autres domaines scientifiques.

... sont nécessaires pour se donner les moyens de conserver la biodiversité

Le plus souvent, lors que nous prenons des mesures de conservation, la situation est tellement critique que nous n'avons plus droit à l'erreur. Nous avons encore moins le droit de persister dans nos erreurs. Si le kakapo n'avait pas été une espèce particulièrement longévive, il y a longtemps que cette espèce aurait disparu définitivement malgré les importantes actions mises en œuvre.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

Le présent chapitre n'aborde qu'une toute petite partie des domaines dans lesquels l'écologie comportementale peut apporter des solutions en biologie de la conservation. De nombreux autres exemples peuvent être trouvés dans les ouvrages récents publiés sur le sujet :

CLEMMONS J.R. et BUCHHOLZ R. – 1997, *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.

CARO T. – 1998, *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press, New York.

GOSLING M. et SUTHERLAND W.J. – 2000, *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

QUESTIONS POUR DES DISCUSSIONS

1. Discuter les mécanismes pouvant être à l'origine d'effet Allee.
 2. Concevez une expérience pour tester l'effet de la consanguinité et de la sélection sexuelle dans les risques d'extinction.
 3. Quels sont selon vous les rôles respectifs des projets de conservation et de la nature humaine dans la détermination des ressources naturelles dans le futur? N'hésitez pas à utiliser les connaissances acquises dans les divers chapitres de cet ouvrage.
-

PROJETS À RÉALISER

1. Quels sont les systèmes d'appariement des primates qui sont menacés d'extinction aujourd'hui relativement au système d'appariement chez les primates non menacés?
 2. Concevez une liste alternative de critères pour décider de mettre une espèce sur la liste rouge des espèces menacées.
 3. Concevez un modèle d'optimalité pour les lâchers d'individus nés en captivité qui tienne compte de l'attraction sociale, de la compétition, de la prédation et des maladies.
-

L'écologie comportementale et l'espèce humaine

Un des apports fondamentaux de Darwin (1871, 1872) fut le rejet de toute idée de coupure entre l'homme et l'animal, et l'affirmation, d'une part, d'une continuité des processus mentaux au sein des organismes vivants, et, d'autre part, de l'importance de la sélection naturelle dans l'évolution du comportement humain. Iconoclaste en son temps (Browne 2002), cette proposition de Darwin continue d'alimenter un débat sans cesse renouvelé à propos de la nature humaine et de ses bases biologiques (Wilson 1978, Rose *et al.* 1984). À l'instar des autres sciences du comportement, l'écologie comportementale apporte sa contribution à ce débat. Depuis la parution de *Sociobiology* (Wilson 1975), l'importance relative de l'histoire de l'espèce humaine et de l'histoire des individus (au sens de leur ontogenèse) oppose régulièrement deux « clans » (Brown 1999, Sterelny 2001). D'un côté se situent ceux qui prêtent à l'action de la sélection naturelle dans le passé et encore aujourd'hui un rôle majeur dans le déterminisme des comportements humains contemporains (par exemple Cartwright 2000). De l'autre, ceux qui accordent aux processus d'apprentissage et à la transmission culturelle une place prépondérante, ne voyant dans l'approche des premiers qu'un réductionnisme éhonté (Rose et Rose 2000). L'objet de ce chapitre n'est évidemment pas de clore le débat. Notre but n'est pas d'opposer une approche scientifique aux autres ni d'en prétendre une supériorité morale. Nous affirmons que l'écologie comportementale peut et doit ajouter sa lumière aux autres disciplines qui tentent d'élucider les assises du comportement humain. Nous proposons donc d'illustrer quelques domaines d'application où, de concert avec d'autres disciplines telles que la psychologie évolutionniste ou l'anthropologie évolutionniste (dont elle tend à être difficilement dissociable), l'écologie comportementale apporte un éclairage original qui mérite pour le moins d'être considéré.

17.1 QU'EST-CE QUI DIFFÉRENCIE L'ESPÈCE HUMAINE ?

Il est plus facile pour plusieurs d'entre nous d'accepter la continuité biologique et physiologique entre les animaux et les humains que la continuité comportementale. À preuve, l'efficacité de la médecine à trouver des traitements à nos maladies à partir de travaux menés sur des modèles animaux, rats, porcs, primates. L'efficacité de la médecine semble une preuve tangible de cette continuité physiologique. En revanche, au niveau du comportement, cette continuité n'est pas facilement acceptée par tous. Ainsi, les êtres humains sont souvent considérés comme des êtres à part par les philosophes et les scientifiques des sciences sociales et des sciences humaines (voir Lestel 1996). Cette distinction remonte sans doute à la nuit des temps. Évidemment, les humains diffèrent des autres animaux sous plusieurs aspects importants, comme le chat est distinct du chien. Il serait faux de nier ces différences fondamentales que représentent pour l'homme une culture hyper-développée, notre capacité de raisonnement et le potentiel démesuré que nous avons de transformer notre environnement de manière à influencer notre propre avenir. Nous prétendons que ces traits distinctifs, et il en existe d'autres, ne sont pas des discontinuités entre nous et les animaux mais des différences d'ordre quantitatif ou de degré.

17.1.1 La culture ?

Si la transmission et l'accumulation de traits culturels sont particulièrement marquées chez l'espèce humaine, ils n'en sont pas, pour autant, absents chez les autres espèces animales (Avital et Jablonka 2000, Danchin *et al.* 2004 ; voir chapitres 2 et 9). Par exemple, le chant des oiseaux est le plus souvent transmis de

manière culturelle (Catchpole et Slater 1995) et il en résulte l'évolution de dialectes régionaux qui caractérisent des individus selon leur provenance géographique. Plusieurs vertébrés, en incluant les grands singes, possèdent des traits transmis culturellement, comme par exemple certaines traditions de préparation alimentaire (Lefebvre *et al.* 1997, 1998). De ce fait, même si la culture humaine semble titanesque en diversité et en complexité en comparaison des cultures animales, on ne peut pas dire que la culture soit véritablement propre à l'espèce humaine. La différence entre l'homme et l'animal ne relève en fait que d'une question de degré dans l'importance de la culture, non pas de l'existence ou de l'absence de processus culturels.

Vu l'importance de la culture dans les sociétés humaines, on peut aussi se poser la question de l'origine et du maintien de la culture. La culture n'est pas un phénomène libre et qui serait déconnecté du reste du phénotype des organismes (Cavalli-Sforza et Feldman 1981, Boyd et Richerson 1985, Richerson et Boyd 1992). En d'autres termes, la culture doit d'une manière ou d'une autre être influencée par le processus de sélection naturelle. De plus, l'efficacité de la transmission culturelle dépend d'organes sensoriels et de tissus nerveux dont l'état actuel résulte des processus de sélection naturelle et de sélection sexuelle qui se sont déroulés dans le passé.

Cependant, relativement aux autres espèces animales, les processus culturels doivent chez l'homme constituer une part plus importante de l'information qui est transmise entre les générations. En d'autres termes, la part de l'hérédité culturelle (opposée à l'hérédité génétique) doit être beaucoup plus grande dans l'espèce humaine que chez n'importe quelle autre espèce animale. Cela suggère que la variation comportementale observée entre les populations et les individus humains pourrait avoir une composante génétique moins importante que chez les autres animaux.

17.1.2 L'importance relative de l'inné et de l'acquis ?

Certains chercheurs insistent toujours pour opposer l'action de l'environnement à celui des gènes, attribuant tel trait à la génétique et tel autre à l'acquis. Cette dichotomie entre l'inné et l'acquis (*nurture-nature* en anglais) est artificielle et erronée. Un gène ne peut générer un phénotype qu'en interagissant avec l'environnement, il ne peut donc exister des traits qui soient purement d'une ou de l'autre origine.

Accepter une continuité biologique entre les animaux et les hommes n'implique pas de considérer la nature humaine (et celle de tous les organismes) comme étant déterminée par les gènes, car ce serait là une vision déterministe fautive qui ne collerait pas à la biologie contemporaine. Il s'agit plutôt d'accepter que les humains, comme n'importe quel organisme, sont le produit d'une interaction complexe entre l'héritage génétique et l'environnement dans lequel ils se sont développés et vivent. Ce que nous préconisons est que l'étude des comportements humains sans tenir compte de leurs origines biologiques est tout aussi erronée que d'étudier la biologie du comportement sans tenir compte de l'environnement dans lequel elle se développe et s'exprime.

17.1.3 Son impact sur l'environnement ?

Certains considèrent les humains uniques dans la mesure où ils sont capables d'influencer de manière dramatique leur propre environnement et que, ce faisant, ils influencent directement le régime de sélection auquel ils sont soumis. C'est peut-être le cas, mais il en est de même aussi pour plusieurs organismes. Par exemple, les fourmis constituent une part importante de la biomasse de nombreux écosystèmes, particulièrement sous les tropiques (Wilson 1990). Elles peuvent avoir un impact important sur l'environnement par le transport, la distribution et l'utilisation de leurs ressources. Elles font partie des ingénieurs écologiques les plus importants, et leurs activités ont un impact considérable sur leur propre environnement et sur celui de tous les autres organismes de leur écosystème (Wilson 1990). Des modèles théoriques ont abordé cette question de la capacité des espèces vivantes à se créer leur propre niche écologique, le tout en relation avec le processus culturel (Laland *et al.* 2000).

17.1.4 La taille de son cerveau ?

On affirme aussi que les êtres humains diffèrent des autres organismes par la grande taille de leur cerveau, et en conséquence par leurs capacités mentales. Les humains ne sont pas uniques à cet égard non plus car plusieurs autres organismes ont aussi de grands cerveaux par rapport à leur taille corporelle. C'est le cas par exemple des céphalopodes chez les invertébrés et les baleines et les dauphins chez les vertébrés. De même, des marques d'intelligence et l'utilisation de capacités cognitives dans les interactions sociales

ont été mises en évidence chez plusieurs espèces de primates, en particulier chez les grands singes (Byrne et Whiten 1988). Le niveau des capacités cognitives et de leur utilisation chez les grands singes semble différer des humains de manière quantitative plutôt que qualitative.

17.1.5 Un avertissement

Ainsi, il est si difficile d'arriver à trouver un point évident de discontinuité entre les humains et les animaux qu'il n'y a pas de raison objective pour considérer que notre espèce échappe complètement à l'influence de notre nature biologique. Il semble donc qu'il nous faille accepter d'aborder la question de savoir si les êtres humains peuvent être étudiés selon une approche évolutionniste, et plus particulièrement dans le contexte de l'écologie comportementale. Peut-on mieux comprendre les humains et la nature humaine en adoptant une perspective évolutionniste ? Est-ce que la biologie et l'écologie comportementale en particulier peuvent contribuer à la compréhension des êtres humains ?

Il va de soi, cependant, que lorsque l'on parle du comportement humain, on s'expose à toutes sortes de critiques. C'est pourtant le parti pris dans ce dernier chapitre. Il faut le prendre tout d'abord comme un essai dont la fonction première est de provoquer une réflexion constructive à propos de la pertinence des concepts centraux de l'écologie comportementale dans la sphère du comportement humain. Dans ce genre d'exercice, on risque de choquer, ou d'être choqué, par une vision par trop objective, ou explicative. Bien entendu, chaque point abordé est ouvert à la discussion, mais il nous semble que le fait de pouvoir, au moins en partie, prédire des comportements humains aussi complexes que, par exemple, l'investissement relatif dans le sexe de la progéniture (voir chapitre 11), met en lumière l'incroyable pouvoir explicatif que garde le raisonnement évolutionniste même lorsqu'il est appliqué à l'espèce humaine pour laquelle nous serions tentés de penser que d'innombrables couches de conscience, de culture et de morale tendent à occulter toute trace de ces processus.

Ne prétendant pas à l'exhaustivité, ce chapitre aborde trois sujets différents qui permettent d'illustrer les apports potentiels d'une approche du comportement humain à travers l'écologie comportementale. La première partie porte sur le comportement sexuel de l'espèce humaine car cette question est centrale pour la compréhension du rôle des sexes et des déterminants du comportement humain. La deuxième partie

aborde brièvement la question d'une médecine humaine évolutionniste, c'est-à-dire en quoi le fait de considérer l'espèce humaine comme un produit de l'évolution peut nous aider à nous soigner. Enfin, nous montrerons comment certains travaux, à travers la prise en compte de notre nature biologique, peuvent permettre d'apporter des éléments de réponse à des questions aussi difficiles que l'enfance maltraitée ou certaines formes de criminalité.

17.2 LE COMPORTEMENT SEXUEL HUMAIN

Comparé aux autres primates, l'humain se caractérise par une période de développement et de dépendance des enfants qui est relativement longue en rapport à la période pendant laquelle l'individu est capable de se reproduire. Cette caractéristique doit avoir un fort impact sur le comportement de reproduction de l'espèce humaine, et il est plus approprié de considérer le système familial dans son ensemble plutôt que seulement le régime de reproduction et les soins parentaux. Parmi les primates, l'espèce humaine est caractérisée par une taille un peu plus grande des hommes, la prédominance d'un régime de reproduction monogame, avec une tendance à la polygynie, et un rôle important des soins paternels. Bien qu'il y ait des variations sur ces points, ils sont trouvés dans un grand nombre de cultures (Deliège 1996).

17.2.1 Le comportement sexuel humain

a) Un rôle des conditions écologiques

Traditionnellement chez les animaux, la sélection sexuelle, les régimes de reproduction et les modes de soins parentaux ont été mis en relation avec les conditions écologiques, dans la mesure où certaines conditions peuvent permettre la monopolisation de plusieurs individus du sexe opposé, et où certaines conditions peuvent augmenter le taux potentiel de reproduction d'un sexe par rapport à l'autre (voir chapitre 10). Par exemple, un certain degré de polygynie est observé dans pratiquement toutes les cultures humaines, alors que seulement trois cultures montrent un fort taux de polyandrie (Smith 1984a, Deliège 1996). L'influence des conditions écologiques est assez évidente. La polygynie est particulièrement fréquente au sein des cultures marquées par une très forte variance dans la quantité de ressources dont disposent les individus de sexe masculin, alors que

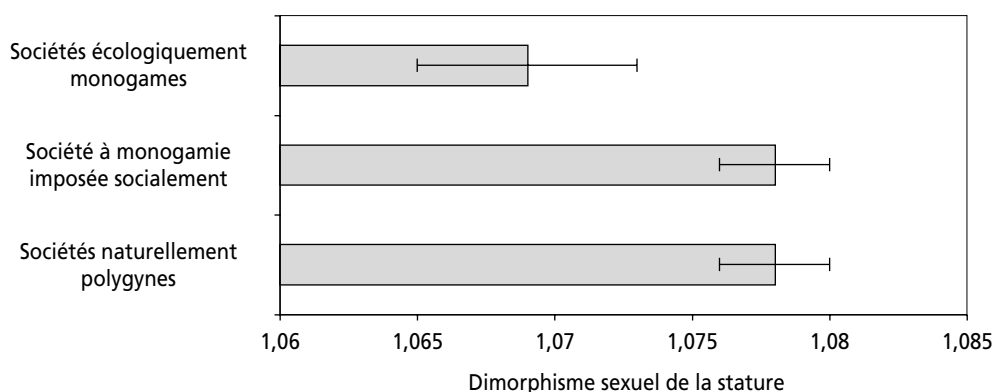


Figure 17.1 Dimorphisme sexuel pour la taille corporelle et fréquence de polygynie dans différentes cultures actuelles.

Les barres donnent le dimorphisme dans la stature des mâles relativement aux femelles observées en moyenne ($\pm$ erreur standard) dans 46 cultures polygynes, 31 cultures à monogamie socialement imposée, et 16 cultures écologiquement monogames. D'après des données de Alexander *et al.* (1979).

les très rares cas de polyandrie sont observés dans des environnements où les ressources sont très limitées et au sein de sociétés dont l'économie repose largement sur une division du travail (Levine 1988, Deliège 1996).

b) Un certain dimorphisme sexuel en relation avec le taux de polygynie

Le dimorphisme sexuel humain est faible comparativement aux autres primates, mais les hommes sont généralement plus forts et plus grands que les femmes. Cela indiquerait une plus forte sélection sexuelle (voir chapitre 9) chez les hommes que chez les femmes. De fait, la variance du succès de reproduction est considérablement plus grande chez les premiers. D'après le livre *Guinness des records*, l'homme ayant eu la plus grande descendance fut le Sultan Moulay Ismail du Maroc avec 888 enfants alors que le record pour un individu de sexe féminin s'établit « seulement » à 69 enfants en 27 grossesses. La différence entre des deux records est d'un facteur de plus de 10.

Les patrons de dimorphisme sexuel parmi les cultures humaines suivent les patrons de polygynie, avec un plus fort taux de polygynie dans les sociétés montrant le plus grand dimorphisme (Figure 17.1). Le régime de reproduction des ancêtres de l'homme moderne n'est pas précisément établi. Il a longtemps été considéré que les hommes préhistoriques présentaient un dimorphisme sexuel beaucoup plus important qu'aujourd'hui, ce qui a été interprété comme l'indication d'un régime de reproduction polygyne (Lewin 1999). Cependant, il convient d'être prudent car les données fossiles examinées sont souvent réparties sur des échelles de temps et d'espace assez larges,

ce qui peut introduire bien des biais dans l'analyse du dimorphisme sexuel. Ainsi, les premières estimations qui suivirent la découverte d'un des plus anciens hominidés, *Australopithecus afarensis*, avaient conclu à un dimorphisme sexuel bien supérieur à celui observé chez l'homme actuel. Des analyses récentes (Reno *et al.* 2003) démontrent, grâce à un échantillon plus important que ceux examinés dans les études précédentes, que le dimorphisme sexuel d'*A. afarensis* est similaire à celui de l'homme moderne et tendent à accréditer l'existence d'un régime de reproduction monogame chez cet hominidé.

c) Des soins paternels importants

Parmi les mammifères, les humains sont particuliers par l'importance des soins paternels intensifs. Chez la plupart des mammifères il n'existe pas de soins paternels, à l'exception de quelques espèces monogames ou semi-polyandres (voir chapitre 10). Le point de vue adaptationniste considère que les soins paternels humains sont associés d'une part à une forte certitude de paternité, et, d'autre part, à la dépendance prolongée de la progéniture vis-à-vis des soins parentaux qui rend difficile l'élevage par une femelle seule. Dans une telle situation, les hommes seraient mieux à même d'assurer leur descendance en contribuant aux soins parentaux qu'en cherchant à s'apparier avec d'autres femmes.

17.2.2 Sélection sexuelle humaine

Nous allons maintenant aborder plusieurs aspects du comportement sexuel humain en les interprétant

en relation avec la théorie de la sélection sexuelle dont la description détaillée est donnée au chapitre 9. Quatre questions sont abordées successivement. Peut-on interpréter la beauté humaine en relation avec le processus de sélection sexuelle? Quel est le rôle des parasites et des maladies humaines dans la sélection sexuelle? Quel est le lien entre la stabilité du développement et la sélection sexuelle? Les odeurs et l'olfaction jouent-elles un rôle dans la sélection sexuelle humaine?

a) Beauté humaine et sélection sexuelle

► Les hommes préfèrent la beauté, les femmes les ressources

Une vaste étude des critères de choix d'un partenaire a montré que, dans un très grand nombre de cultures, les hommes placent en premier rang la beauté dans la longue liste des caractéristiques préférées chez les femmes, alors que les femmes, elles, considèrent que ce sont les ressources des hommes qui sont le critère le plus important (Buss 1994; figure 17.2).

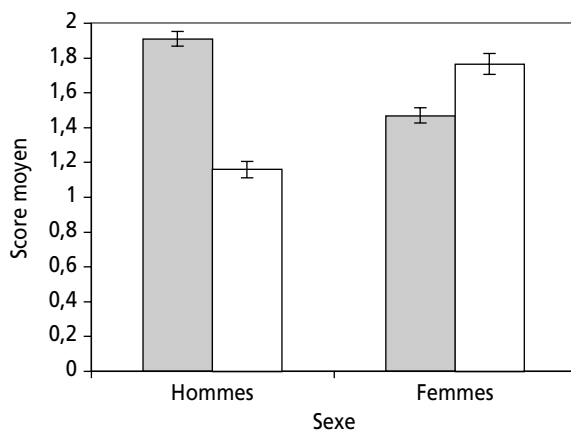


Figure 17.2 Fréquence relative des attributs préférés chez un partenaire parmi des hommes et des femmes appartenant à 37 cultures différentes.

Les personnes interrogées devaient ranger par ordre d'importance les critères qui influencent significativement leur choix de partenaire sexuel. Le critère pouvait varier de 0 (sans importance) à 3 (indispensable).

Les barres grises représentent les scores moyens ($\pm$ erreur standard) sur les 37 cultures attribués au critère de beauté. Les barres blanches les scores moyens au travers des 37 cultures au critère de ressource. La différence entre les évaluations des hommes et des femmes était toujours dans le même sens et significative dans 34 des 37 cultures concernées pour le critère beauté, et dans 36 des 37 cultures pour le critère des ressources.

D'après les données de Buss (1989).

► La beauté, une notion à fondement évolutionniste

La notion même de beauté peut avoir une origine évolutive. Sont qualifiés de beaux les traits des femmes qui attirent sexuellement les hommes. Nombre d'entre eux révèlent en fait la jeunesse, la bonne santé et la fertilité des femmes. Cela revient à dire que les hommes sont attirés par les femmes dont les caractéristiques révèlent une bonne capacité à mettre au monde et élever des enfants, ce qui, d'un point de vue évolutionniste, est tout à fait compréhensible. De leur côté, les femmes sont attirées par les caractéristiques des hommes qui vont assurer le meilleur développement possible à leurs enfants, à savoir leurs ressources. Au plan évolutif, cela est aussi compréhensible car, comme nous l'avons vu au chapitre 10, du fait du différentiel d'investissement dans la descendance, c'est l'accès aux ressources qui d'une manière très générale limite la capacité des femelles à produire des descendants.

► Les critères de beauté ont-ils une base génétique ?

Charles Darwin (1871), le premier, a écrit une synthèse au sujet des critères de beauté humaine perçus d'un point de vue biologique. Depuis, des informations en provenance de nombreuses cultures ont été amassées et il apparaît qu'il n'existe pas un seul et unique critère de beauté commun à l'ensemble des cultures humaines. Cette constatation sembler contredire l'approche biologique mais ce n'est pas nécessairement le cas. Cette diversité peut avoir une explication écologique. En effet, l'étude des préférences d'appariement chez plus de trente espèces animales aussi différentes que des coléoptères, la mouche du vinaigre et des poissons a montré dans chacun des cas l'existence de bases génétiques à la préférence d'appariement des femelles. En bref, des femelles appariées sont plus semblables en termes de leurs critères de préférence que deux femelles prises au hasard dans une population donnée.

Un autre résultat de toutes ces études est que la préférence d'appariement des femelles et les caractères sexuels secondaires des mâles peuvent diverger considérablement entre populations de la même espèce et ce en relativement peu de temps. Par exemple, certaines populations de guppies *Poecilia reticulata* vivent dans des rivières en sympatrie avec des poissons prédateurs qui se servent des couleurs orange des caractères sexuels secondaires des mâles pour repérer leurs proies, alors que d'autres populations de guppies vivent dans des

rivières sans prédateurs. Les guppies femelles tirées de populations vivant en sympatrie avec des prédateurs présentent des préférences d'appariement pour des mâles présentant moins d'orange alors que l'inverse est vrai pour les femelles issues de populations sans prédateur (Houde 1997). Donc localement, les préférences d'appariement peuvent être façonnées par les pressions de sélection.

À noter cependant que la plupart de ces études, si ce n'est leur totalité, n'ont pas vraiment contrôlé que la ressemblance parents/enfants n'est pas en partie le fruit de processus culturels. En effet, l'ensemble des résultats présentés ci-dessus sur le support génétique des préférences des femelles a été interprété en termes d'héritabilité génétique mais pourrait relever d'une héritabilité purement culturelle de la préférence des femelles, les jeunes femelles imitant les choix de leurs aînées. Nous avons vu dans le chapitre 9, section 7 l'importance de ce que l'on appelle l'**indiscrétion** (*eaves-dropping* en anglais). Ce processus pourrait très bien générer une transmission culturelle héritable de la préférence des femelles.

Quoi qu'il en soit, si on extrapole ce résultat aux populations humaines, on peut en inférer que les préférences d'appariement peuvent aussi dépendre des conditions locales. De ce fait, il n'est peut-être pas surprenant que les préférences pour de grandes réserves de graisse corporelle soient prédominantes dans les cultures vivant dans des milieux où des maladies amaigrissantes comme la schistosomie, la malaria et autres prédominent (Buss 1994), alors qu'une taille plus fine est préférée dans les environnements avec peu de parasites (Singh 1993).

D'un autre côté, l'argument de Darwin concernant le manque de critères universels de beauté peut apparaître en contradiction avec l'ampleur de l'industrie de la beauté à travers le monde. Cependant, il est clair que le développement actuel des médias qui permettent de diffuser certains critères de beauté au travers des frontières peut être responsable d'une certaine homogénéisation des critères de beauté. Quoi qu'il en soit, l'obsession humaine de la beauté dans les sociétés modernes n'est pas si différente des phénomènes de même nature dans les autres sociétés, et le simple succès de l'industrie de la beauté constitue en fait une preuve de l'immense puissance de nos préférences sexuelles. Le fait qu'un grand nombre de femmes soient d'assidues utilisatrices de produits cosmétiques et qu'on vende plusieurs de ces produits

en vantant leur capacité à procurer une jeunesse éternelle soulève quand même la possibilité que nos choix de critères esthétiques se fondent sur des principes généraux. N'importe quel livre sur l'utilisation des cosmétiques constitue un manuel de savoir-faire pour accentuer les traits qui signalent la santé et la fertilité : un visage plein et symétrique, une peau saine, des couleurs qui reflètent la santé. Avec le développement de la chirurgie esthétique, ces caractéristiques si recherchées et admirées de la beauté humaine peuvent même être acquises d'une manière plus permanente. Il n'est donc pas surprenant que la plupart des interventions de chirurgie esthétique aient pour but de corriger des asymétries (voir plus loin) et d'exagérer des traits considérés comme beaux.

b) La perception de la santé et de la beauté chez les animaux et les humains

Les parasites et les maladies jouent un rôle fondamental dans l'évolution humaine, et peut-être encore plus que chez la plupart de nos apparentés à cause de la très forte densité de la population humaine. Les parasites exercent une énorme pression de sélection sur leurs hôtes en étant responsables d'une mortalité accrue et d'une diminution de la capacité de reproduction (voir chapitre 15). Il est connu depuis longtemps que les individus des espèces animales et de l'espèce humaine diffèrent dans leur susceptibilité aux parasites. Ces variations impliquent des différences génétiques de résistance. De ce fait, la sélection pour des partenaires en bonne santé procure de toute évidence aux individus exigeants dans leur choix de partenaire un avantage sélectif conséquent (Hamilton et Zuk 1982). La sélection sexuelle en relation avec les parasites peut donc favoriser les individus exigeants en leur évitant d'acquérir des partenaires ayant des parasites contagieux qui pourraient les contaminer eux et leurs descendants, et en leur permettant aussi d'obtenir des partenaires qui seront des parents plus efficaces, et en obtenant des partenaires et des descendants plus résistants aux parasites (Møller *et al.* 1999).

Il existe plusieurs preuves que les caractères sexuels secondaires chez une grande variété d'organismes reflètent de manière fiable le niveau d'infection parasitaire et la capacité immunitaire des individus (Møller *et al.* 1999). Cependant, des études chez une grande diversité de plantes et d'animaux suggèrent que les parasites rendent leurs hôtes plus asymétriques et donc moins attractifs que les individus non parasités (Møller 1996a). Il en serait de même chez l'homme :

les hommes, à travers les cultures de par le monde, apprécie la beauté des femmes plus que tout autre attribut, mais l'importance de la beauté semble maximale dans les cultures où des maladies comme la malaria et d'autres parasites de même type de virulence ont un impact important (Gangestad et Buss 1993; figure 17.3). Cependant, ce patron souffre d'importantes exceptions, comme par exemple la Californie où l'on voue un culte à la beauté, sans pour autant qu'il y ait une incidence forte de parasites. Ces contre-exemples peuvent résulter de situations socioéconomiques particulières qu'il serait avantageux de pouvoir explorer.

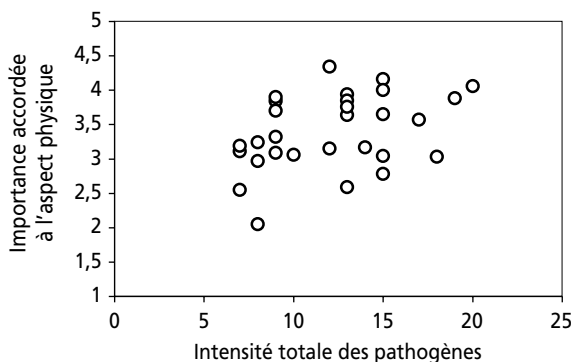


Figure 17.3 Importance de la beauté physique dans le choix d'un partenaire en relation avec l'impact de maladies graves à travers 29 différentes cultures de par le monde.

Axe des abscisses : les maladies concernées étaient la leishmaniose, trypanosome, malaria, schistosome, filaire, spirochète et lèpre. Leur présence était soit nulle (codé 1) soit existante mais sans indication de l'existence d'un niveau sévère (codé 2) soit une occurrence sévère (codé 3). Le score de l'axe des abscisses est alors la somme de ces scores sur l'ensemble des maladies.

Axe des ordonnées : chaque sujet devait attribuer un degré d'importance (de 0 = sans intérêt, à 3 = indispensable), à 18 indices susceptibles d'influencer le choix du partenaire. L'axe des ordonnées totalise l'indice moyen par culture attribué au critère de beauté par les hommes et par les femmes.

La relation est significative ($r = 0,38$; $p < 0,05$) : plus le risque parasitaire est élevé, plus les hommes et les femmes attribuent de l'importance à la beauté physique, elle-même révélatrice d'une bonne santé. D'après Gangestad et Buss (1993).

Au cours de l'évolution, les hôtes ont acquis des défenses immunitaires leur permettant de limiter les effets négatifs des parasites. Le système immunitaire pourrait donc jouer un rôle fondamental dans la sélection sexuelle si les caractères sexuels secondaires reflètent effectivement l'immunocompétence de

l'individu (Folstad et Karter 1992; voir chapitre 9). Les hormones sexuelles affectent le développement des caractères sexuels secondaires et des autres signaux sexuels comme le comportement et les vocalisations chez les animaux en général, et les humains en particulier. Chez l'homme, à la puberté, les changements qui surviennent dans la forme du visage et dans les proportions corporelles, ainsi que dans la voix et le comportement, se déroulent sous l'effet des hormones. Cependant, les hormones sexuelles ont des effets antagonistes sur le fonctionnement du système immunitaire, et seuls les individus en très bonne condition sont capables de développer les traits sexuels secondaires les plus clairs sans compromettre leur défense immunitaire. De ce fait, il est probable que seuls les individus de grande qualité peuvent faire face à de forts niveaux d'hormones sexuelles sans compromettre sérieusement leurs défenses immunitaires. Alternativement, les caractères sexuels secondaires et les défenses immunitaires pourraient se développer en réponse aux conditions, et seuls les individus en très bonne condition seraient capables d'avoir simultanément de forts taux d'hormones sexuelles circulantes sans compromettre leur système immunitaire.

c) La stabilité du développement et la beauté

► La symétrie comme indice extérieur de stabilité développementale

Il a été proposé que la stabilité du développement reflète la capacité des individus à maintenir un développement stable de leur phénotype dans un environnement donné (Møller et Swaddle 1997). Lors des nombreux bouleversements survenant durant le développement, peuvent se produire des incidents qui vont tendre à déstabiliser le développement. Il existe des mécanismes de contrôle du développement dont l'effet est d'empêcher que ces incidents n'affectent le phénotype. Une mesure extérieure de l'instabilité développementale a été proposée (Ludwig 1932) : l'asymétrie qui peut survenir lorsque la symétrie constitue une norme à partir de laquelle toute déviation peut se produire au hasard d'un côté ou de l'autre. La plupart des caractères humains comme la longueur des oreilles, la longueur des doigts et la taille du poing montrent une telle asymétrie fluctuante. De même, les cas qui sortent clairement de cette norme, comme, par exemple, lorsque le cœur se trouve à droite de la cavité du corps ou la présence d'un nombre pair de doigts sur une main reflètent aussi une telle instabilité développementale.

Le phénotype optimal étant celui qui est symétrique, puisqu'il favorise la performance biologique, toute déviation à partir de la symétrie peut être considérée comme une solution sub-optimale à un problème de conception. Il était probablement difficile à nos ancêtres de la préhistoire d'échapper au lion (*Panthera leo*), mais il était encore plus difficile de lui échapper avec deux jambes de longueurs inégales. Par exemple, les restes de squelettes des Indiens de la préhistoire ont montré que les individus qui moururent vieux avaient des os plus symétriques que ceux qui moururent jeunes (Ruff et Jones 1981). Ce résultat est particulièrement intéressant car le remodelage continu des os durant la vie conduit généralement à une augmentation de l'asymétrie des os chez les individus âgés. Ce résultat est donc **conservateur**.

► Une sélection contre l'asymétrie chez les plantes...

Il n'est peut-être pas surprenant que l'asymétrie ait été trouvée être importante chez les plantes et les animaux (y compris les humains) lorsqu'ils doivent combattre pour assurer leur survie ou accéder à des partenaires reproducteurs (Møller et Swaddle 1997). La sélection continue contre l'asymétrie commence dès le stade des spermatozoïdes et des ovules à l'intérieur de la femelle chez les espèces à fécondation interne : seule une petite fraction des gamètes remplit effectivement leur fonction, et ce sont principalement ceux avec un phénotype déviant qui sont désavantagés (Møller 1996b). Cette sélection négative envers les gamètes et les œufs déviants semble constituer un processus très général. Par exemple, l'avortement de fruits et de graines est très commun chez les plantes. Des études expérimentales ont montré que chez l'épilobe *Epilobium angustifolium*, environ trois quarts de tous les embryons avortent pendant les toutes premières divisions cellulaires à cause d'erreurs de développement (Møller 1996b). D'une manière intéressante, la fréquence d'avortement est directement liée à l'asymétrie à la fois des fleurs d'où provient le pollen et de celle qui reçoit le pollen. Cela implique que des mécanismes de développement semblables sont impliqués dans le maintien d'un phénotype régulier dans l'embryon et dans la fleur.

► ... et chez de nombreux animaux, dont les humains

Le même genre de phénomène a été décrit chez un grand nombre d'organismes allant des invertébrés aux

vertébrés en incluant les humains (Møller 1997). Par exemple, une étude chez les scorpions a montré que les nouveaux-nés doivent monter sur les dos de leur mère lors de leur premier jour. Certains jeunes nés avec des difformités étaient incapables de remplir cette tâche. La mère mange ces jeunes-là après un certain temps, un comportement qui a un sens évolutif car des jeunes mal formés élevés loin de leur mère en même temps que des jeunes ayant un phénotype normal ont toujours de mauvaises performances en tant qu'adultes (Møller 1997). L'infanticide a été et est toujours une pratique courante dans de nombreuses sociétés humaines et est principalement dirigé à l'encontre d'enfants avec des phénotypes déviants (Daly et Wilson 1984). Même si cela reste choquant, on peut comprendre l'origine évolutive d'un tel comportement, dans la mesure où il évite aux parents d'investir de l'énergie, du temps et des ressources pour un enfant dont les chances de survie sont de toute façon faibles.

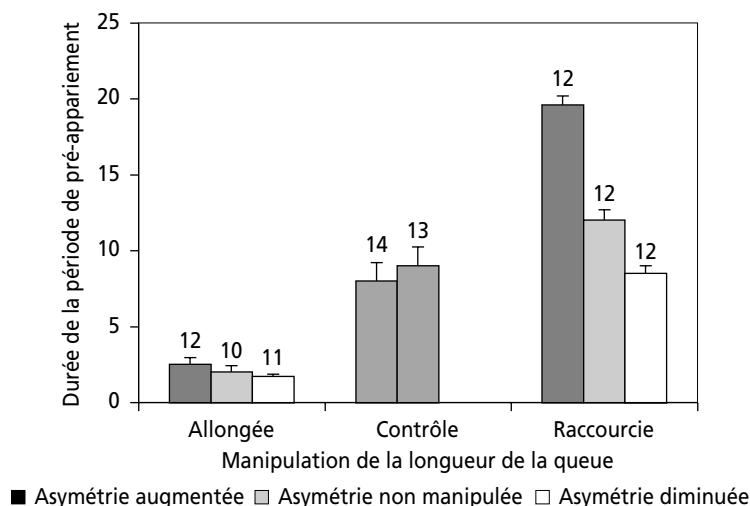
L'asymétrie est aussi importante quand il s'agit de l'appariement. L'asymétrie et la sélection sexuelle sont associées chez des organismes aussi différents que des plantes, des mouches, des sauterelles, des poissons, des oiseaux et des mammifères (Møller et Thornhill 1998a). Par exemple, chez l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), des manipulations de la symétrie des filets de la queue ont montré que les femelles préfèrent fortement les mâles ayant des filets symétriques par rapport aux mâles à queue asymétrique (Figure 17.4).

De même, il a été suggéré que les femmes préfèrent les hommes ayant un visage et un corps symétrique (Grammer et Thornhill 1994, Thornhill et Gangestad 1994), et le nombre de partenaires sexuels au cours de la vie est directement en relation avec l'asymétrie du squelette chez les hommes (Figure 17.5). Dans la mesure où la symétrie serait en relation avec la performance en termes d'aptitude, les femelles recherchant des mâles symétriques s'apparieraient avec des mâles plus à même d'apporter des ressources, mais aussi procurant des gènes favorisant le développement de leurs descendants. Cela pourrait ainsi les conduire à avoir une plus grande fécondité.

d) Attirance sexuelle, odeur et olfaction

Alors que les études des préférences sexuelles humaines dans le domaine de la vision peuvent être interprétées comme relevant essentiellement, si ce n'est exclusivement, des bases culturelles, c'est moins le cas de l'attraction aux odeurs dans la mesure où la

Figure 17.4 Durée de la période d'appariement et manipulation conjointe de la longueur et de l'asymétrie de la queue chez les hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*).



Un total de 101 mâles ont été attribués au hasard aux 8 traitements possibles.

La longueur de la queue était soit : raccourcie de 20 millimètres, ce qui correspondait à une réduction de 17,3 % pour une longueur finale de 91 millimètres; allongée de 20 millimètres conduisant à une augmentation de 16,7 % pour une longueur finale de 126 millimètres; contrôle I : les plumes extérieures de la queue étaient coupées puis recollées à l'identique, ce qui conduisait à une réduction de 1 % avec une longueur de queue finale de 105 millimètres; contrôle II : les individus étaient capturés mais ne subissaient aucune manipulation avec une longueur de queue de 106 millimètres.

L'autre traitement consistait à manipuler l'asymétrie des plumes extérieures de la queue en : augmentant l'asymétrie de 20 millimètres (jusqu'à une moyenne de 23 millimètres) sans changer la longueur moyenne de la queue (barres noires); réduisant l'asymétrie à 0 millimètre (barres blanches); ou gardant les mâles comme contrôles sans changer l'asymétrie naturelle moyenne de 3 millimètres (barres blanches).

Dans les deux groupes à droite et à gauche, la longueur de la queue a été augmentée (à gauche) ou diminuée (à droite). Dans chacun de ces groupes, l'asymétrie a aussi été soit diminuée (barres blanches) soit augmentée (barres gris foncé) soit laissée inchangée (barres gris claire). Les deux barres hachurées donnent les longueurs moyennes de la période d'appariement des individus des contrôles dont ni la longueur moyenne de la queue, ni l'asymétrie n'a été manipulée. Aucune différence de longueur de la queue avant traitement n'était détectable. En revanche, la longueur de la queue variait significativement entre les traitements après les manipulations ($F_{7,88} = 35,15$; $P < 0,0001$). Les durées sont données en jours, $\pm$ l'erreur standard. L'interaction entre la manipulation de la longueur et de l'asymétrie de la queue était fortement significative ($P < 0,001$), montrant un effet conjoint des deux manipulations. Les nombres au-dessus des barres donnent les tailles d'échantillon.

D'après Møller (1992).

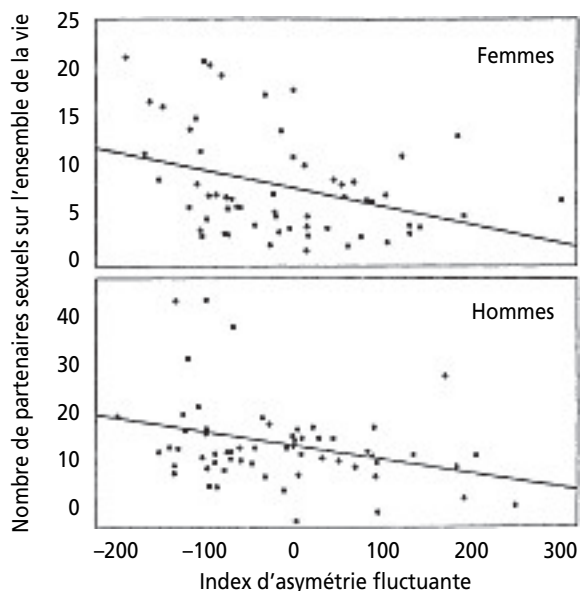


Figure 17.5 Nombre de partenaires sexuels au cours d'une vie en relation avec le degré d'asymétrie chez les hommes et les femmes.

Cette analyse tenait compte de l'âge car il pouvait influencer le nombre de partenaires sexuels au cours de la vie. Une fois pris en compte cet effet, l'effet de l'asymétrie fluctuante est significatif et de pente négative chez les hommes ($P < 0,02$) et chez les femmes ($P < 0,01$). D'après Thornhill et Gangestad (1994).

perception de ce genre d'odeurs se situe essentiellement au niveau subliminal. Il est souvent affirmé que les êtres humains sont moins réceptifs aux odeurs que les autres mammifères, et il est tout à fait vrai que notre sens de l'odorat ne supporte pas la comparaison avec celui d'un chien ou d'une souris. Cependant, les études des préférences sexuelles humaines rangent les odeurs au même niveau d'importance que les indices visuels, et même plus haut encore chez les femmes (Kohl et Francœur 1995). Il est intéressant de constater que la sensibilité des femmes aux indices olfactifs change pendant le cycle menstruel : les odeurs de dérivés d'androgènes comme l'androsténone et l'androsténol, tous deux donnant une odeur sucrée et musquée, sont préférées par les femmes autour de l'ovulation (Grammer 1993). L'importance cruciale des parfums dans les sociétés humaines de par le monde et dans toutes les chroniques historiques apporte un argument indirect en faveur d'un rôle important de l'olfaction dans les relations sexuelles de l'espèce humaine.

► Une histoire de T-shirts

Une importante composante de l'immunité chez les vertébrés implique ce que l'on appelle le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH). Ce complexe est le fruit d'un agrégat de gènes hautement variables impliqués dans la résistance envers un grand nombre de parasites comme la malaria et les schistosomes chez l'homme. Depuis les années 1980, des études menées chez la souris ont suggéré que les adultes pouvaient distinguer les génotypes des CMH de partenaires potentiels sur la seule base de leurs odeurs. Des expériences récentes chez l'homme montrent une capacité discriminatoire tout aussi étonnante. En Suisse, Claus Wedekind et ses collègues (1995) ont distribué des T-shirts à des étudiants de sexe masculin avec la consigne de les porter pendant une seule nuit, de n'utiliser ni parfum ni déodorant, de ne pas fumer, d'éviter de manger de l'ail ou d'avoir d'autres activités dont on sait qu'elles influencent les odeurs corporelles. Les T-shirts étaient ensuite ramassés dans des sacs plastiques alimentaires (c'est-à-dire, entre autres, sans odeur) individuels et donnés à évaluer à des étudiantes qui n'étaient pas informées sur l'identité des porteurs des T-shirts. Les groupes CMH des garçons et des filles étaient ensuite déterminés. La préférence des filles pour les odeurs des garçons était plus forte lorsque le porteur avait un groupe génétique CMH dissemblable (Figure 17.6).

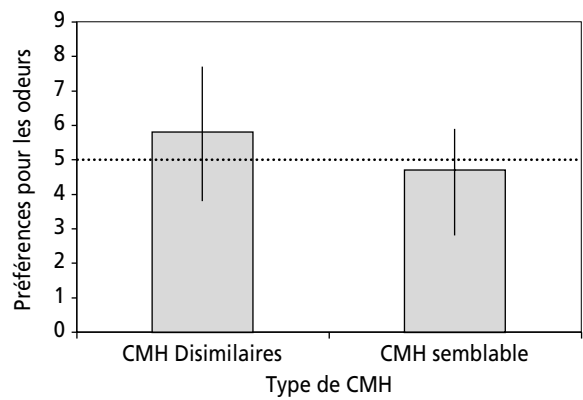


Figure 17.6 Score de préférences (médianes et quartiles) des étudiantes pour l'odeur de T-shirts en relation avec le génotype du CMH des étudiants les ayant portés.

Les barres représentent les scores moyens ($\pm$ l'écart type) donnés par les étudiantes ne prenant pas la pilule contraceptive (nombre de garçons = 38; $P = 0,04$). Les estimations statistiques sont faites avec des tests à deux queues. La barre pointillée horizontale représente un score au hasard. D'après Wedekind *et al.* (1995).

La direction de cet effet est importante car il est connu en médecine que les fausses couches spontanées et la stérilité de couples désirant avoir des enfants impliquent très souvent des individus dont les groupes génétiques CMH sont très semblables. De plus, cette préférence pour les personnes ayant une résistance distincte aux parasites produit une plus grande diversité génétique pour ces gènes CMH dans leur descendance, leur conférant ainsi une plus grande résistance aux parasites. Ce qui étonne davantage dans cette étude est que la préférence des femmes pour les T-shirt diffère selon qu'elles utilisent ou non des contraceptifs oraux (Figure 17.7). L'utilisation de tels contraceptifs renverse la préférence des femmes : elles préfèrent maintenant les odeurs de T-shirts provenant d'hommes ayant des gènes d'histocompatibilité semblables aux leurs. Ce renversement s'explique du fait que la pilule affecte les niveaux hormonaux en imitant la période de gestation.

Cette préférence pour les individus porteurs de gènes d'histocompatibilité semblables durant la période de gestation mais dissemblables en dehors de cette période, pourrait indiquer qu'au niveau biologique, les femmes préféreraient des hommes dissemblables à elles-mêmes lorsqu'il s'agit de trouver le géniteur de leurs enfants, mais des individus apparentés quand il s'agit de recruter des aides pour élever leurs enfants. Cette préférence variable n'est pas surprenante dans

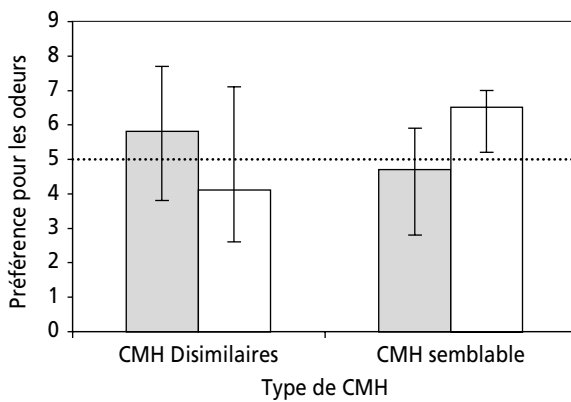


Figure 17.7 Influence de l'utilisation d'une méthode contraceptive sur les préférences (médianes et quartiles) des étudiantes pour l'odeur de T-shirts en relation avec le génotype du CMH des étudiants les ayant portés.

Les barres grises représentent les scores moyens ($\pm$ l'écart type) donnés par les étudiantes ne prenant pas la pilule contraceptive (nombre de garçons = 38; $P = 0,04$); les barres blanches représentent les scores donnés par les étudiantes prenant la pilule contraceptive (nombre de garçons = 23; $P = 0,02$). Toutes les estimations statistiques sont faites avec des tests à deux queues. La barre pointillée horizontale représente un score au hasard. D'après Wedekind *et al.* (1995).

le contexte de la biologie des mammifères où chez la plupart des espèces les femelles vivent en groupes de femelles apparentées (voir chapitre 10). Les jeunes mâles sont rejetés de leur groupe familial à la puberté. Ils ne vont pouvoir se reproduire qu'en se faisant accepter d'une manière ou d'une autre dans des groupes de femelles qui ne leur sont pas apparentés. Ces résultats ont été soutenus dans une étude ultérieure qui montra une forte relation négative entre le caractère plaisant d'une odeur de T-shirt et le degré de similarité génétique du complexe majeur d'histocompatibilité entre le porteur du T-shirt et la personne sentant l'odeur (Wedekind et Furi 1997). De plus, les hommes et les femmes qui se rappelaient l'odeur de leur propre partenaire par l'odeur du T-shirt avaient moins de gènes d'histocompatibilité en commun avec le porteur du T-shirt que par seul effet du hasard. Il y avait donc une forte préférence pour un certain niveau de dissemblance dans les gènes d'histocompatibilité. À noter cependant, que, dans cette deuxième étude, celle de Wedekind et Furi (1997), les auteurs n'ont observé qu'une association non significative de la préférence des femmes et leur utilisation de contraception orale.

► Symétrie et odeur : plusieurs facteurs peuvent agir en synergie

L'observation que l'attrance des femmes pour les odeurs corporelles des hommes se modifie au cours du cycle menstruel a été confirmée par une autre expérience réalisée cette fois par Steven Gangestad et Randy Thornhill (1998). Dans cette expérience, l'attrance d'un sujet se mesurait par l'asymétrie corporelle de neuf caractères phénotypiques dont, entre autres, la longueur de l'oreille, l'épaisseur des poignets et la largeur du pied. On demandait aux femmes de classer les T-shirts selon leur préférence pour l'odeur et elles établirent un classement cohérent. On rapporte que l'aspect agréable de l'odeur préférée était à son maximum pour les femmes qui ovulaient ou se retrouvaient autour de la période d'ovulation; c'est-à-dire quand la probabilité de fertilisation est forte. De plus, ces femmes montraient une préférence marquée pour les odeurs d'hommes dont les corps étaient symétriques alors que les femmes qui étaient éloignées de leur date d'ovulation ne montraient aucune association avec les mesures de symétrie des corps des hommes qui avaient porté le T-shirt (Figure 17.8).

Ainsi, plus la probabilité de conception est grande, plus les femmes semblent préférer les odeurs d'hommes symétriques. Ces résultats suggèrent qu'aux alentours de l'ovulation, les femmes sont attirées par les hommes symétriques et donc aussi visuellement attractifs. Nous savons aussi, grâce à des travaux antérieurs, que la période de l'ovulation correspond aussi au moment où les relations sexuelles hors couple sont les plus fréquentes. Cela est d'autant plus étonnant qu'aucun patron clair de modulation de fréquence des rapports sexuels au sein d'un couple ne semble relié au cycle menstruel (Baker et Bellis 1995). Reste à comprendre le lien éventuel entre la symétrie et le complexe majeur d'histocompatibilité à l'origine des variations d'odeurs corporelles.

Les femmes aussi produisent des odeurs qui affectent les préférences masculines. Des expériences récentes conduites avec des hommes démontrent que les sujets sont sensibles à la présence de copulines, des acides gras d'origine vaginale. Les sujets avaient à classer ces photographies sans copulines. Puis dans un second exercice de classement on leur présentait un bout de coton imbibé de copulines ou non. La présence de copulines atténuait les différences de classement entre les photographies de femmes précédemment classées. Ces odeurs particulières de femmes tendaient donc à rendre également les femmes plus attractives (Grammer *et al.* 1998). De telles études sur le rôle

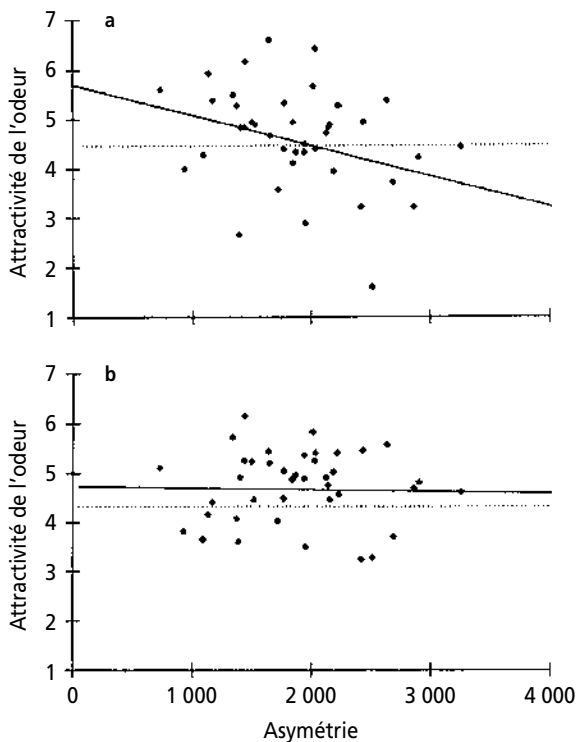


Figure 17.8 Préférence des femmes pour l'odeur d'hommes symétriques (les pentes positives indiquent une attraction relative accrue pour les hommes symétriques) selon la date dans le cycle menstruel.

(a) Évaluation de l'attractivité moyenne d'odeurs corporelles d'hommes faite par des femmes au moment du cycle menstruel où elles ont un fort risque de fertilité. La droite noire indique la droite de régression estimée par la méthode des moindres carrés ($r = -0,31$; $P < 0,03$). La ligne en pointillé indique l'attraction moyenne d'un T-shirt propre et inconnu.

(b) Évaluation de l'attractivité moyenne d'odeurs corporelles d'hommes faite par des femmes au moment du cycle menstruel où elles n'ont qu'un faible risque de fertilité. La ligne noire indique la droite de régression estimée par la méthode des moindres carrés ($r = -0,02$; non significatif). La ligne en pointillé indique l'attraction moyenne d'un T-shirt propre et inconnu. D'après Gangestad et Thornhill (1998).

des odeurs dans les préférences d'appariement humaines sont intéressantes car leur perception est quasiment inconsciente.

17.2.3 Sex-ratio à la naissance chez les humains

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 11, il existe de fortes pressions de sélection maintenant la sex-ratio d'une population à une valeur d'équilibre évolutif stable de un mâle pour une femelle. Cela est dû au fait que chaque fois que l'on s'éloigne un tant soit

peu de cet équilibre, les parents qui produisent des descendants F1 du sexe le plus rare, sont favorisés car en moyenne, ces enfants du sexe rare féconderont plus de descendants de la génération F2 que ceux du sexe en surnombre. Ce raisonnement conduit donc à faire la prédiction à l'échelle de la population que lorsque, pour une raison ou une autre, un sexe vient à manquer, il doit se produire immédiatement un excès de naissance d'individus de ce sexe.

Cette prédiction a été testée dans l'espèce humaine après les deux Guerres Mondiales. Ces événements massifs ont en effet impliqué une mortalité plus élevée des hommes que des femmes, conduisant, dans les pays impliqués dans les conflits après ces guerres à une sex-ratio biaisée en faveur des femmes. On attendait donc un excès de naissance de garçons après ces deux grandes guerres dans les pays concernés.

Dans notre espèce, il y a toujours un léger excès de naissance de garçons, de l'ordre de 51 à 52 garçons pour 100 naissances. Ce léger biais est lui-même facilement explicable au plan évolutif car, comme le montre plus loin la figure 17.11, la mortalité des jeunes garçons pendant la période d'investissement parental est plus élevée que celle des jeunes filles (voir le chapitre 11).

Après la Première Guerre mondiale, les pays impliqués dans le conflit ont montré un excès de naissance de garçons dans les années qui ont suivi le conflit (Figure 17.9) alors que les pays non impliqués dans la guerre n'ont pas montré un tel excès de naissance de garçons.

De nouveau, après la Seconde Guerre mondiale, on a constaté un excès de naissances masculines dans les années qui ont suivi le conflit (Figure 17.10).

Un tel résultat soulève bien entendu des questions concernant le mécanisme par lequel un tel biais de sex-ratio peut se produire. Une des explications avancées est que les spermatozoïdes portant le chromosome Y étant plus petits arrivent à maturité avant les spermatozoïdes portant le chromosome X. Comme après un événement traumatisant comme une guerre, lorsque les couples se reforment, ils ont tendance à avoir des rapports sexuels plus fréquents, du fait de ce léger décalage dans le temps de maturation des spermatozoïdes portant les chromosomes X ou Y, il se produit une légère augmentation de la fréquence des spermatozoïdes Y dans les éjaculats, conduisant alors, par un simple effet probabiliste, à une augmentation du nombre de naissance de garçons relativement aux filles. Cette différence dans les fréquences des deux types de spermatozoïdes dans les éjaculats est effectivement utilisée par la médecine lorsque les

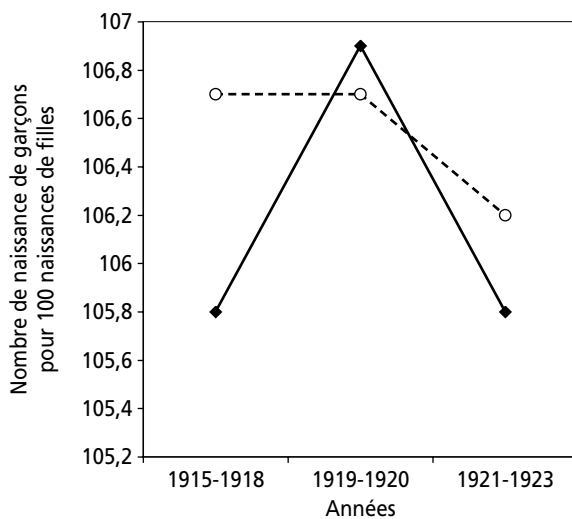


Figure 17.9 Sex-ratio à la naissance en Europe après la Première Guerre mondiale.

Nombre de naissances de garçons pour 100 naissances de filles dans les pays impliqués (ligne continue et losanges pleins) et les pays non impliqués (ligne pointillée et ronds vides) dans la Première Guerre mondiale dans les années qui ont suivi le conflit. Les données des pays impliqués sont extraites des statistiques de douze pays européens comme la France, la Belgique, l'Allemagne, l'Italie, le Royaume-Uni et la Bulgarie. Celles des pays non impliqués incluent sept autres pays européens comme la Suisse, la Finlande, la Norvège et le Danemark. Extrait de Trivers (1985).

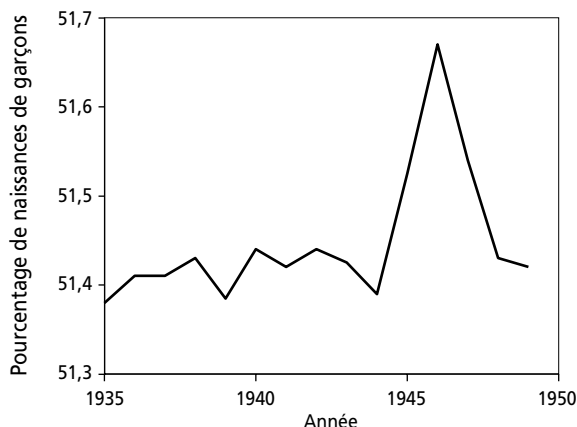


Figure 17.10 Sex-ratio à la naissance après la Seconde Guerre mondiale dans cinq États des États-Unis d'Amérique de 1935 à 1949.

Le choix de faire cette analyse sur les États-Unis d'Amérique se justifie par le fait que, dans ce pays, seuls les hommes ont été impliqués dans le conflit impliquant ainsi un biais de sex-ratio clairement en faveur des femmes. D'après Trivers (1985).

parents désirent augmenter leur chance d'avoir une fille ou un garçon : il est entre autres recommandé aux couples désirant avoir un garçon, les médecins conseillent d'avoir de nombreux rapports sexuels, alors que pour les couples voulant avoir une fille, les médecins conseillent de n'avoir qu'un seul rapport au moment favorable du cycle de la femme.

► Une situation quasi expérimentale avec réplication

Globalement, ce résultat est intéressant car la démarche des auteurs est claire : ils ont commencé par faire des prédictions à partir d'une théorie relevant des mécanismes de l'évolution, et ils ont testé ces prédictions sur l'espèce humaine. De plus, on a affaire à une situation quasi expérimentale : les guerres ont diminué la sex-ratio d'une manière artificielle que l'on peut considérer comme équivalente à une manipulation que l'on pratiquerait chez un animal. De plus, dans le cas de la Première Guerre mondiale, l'expérience contient un véritable contrôle interne avec les pays non impliqués dans le conflit. Enfin, cet exemple propose une réplication par le fait que le même résultat a été trouvé sur deux populations indépendantes après deux guerres très différentes dans leur impact et dans la période où elles se sont produites. Il n'est pas courant que ces trois conditions puissent être réunies dans les études chez l'humain.

17.3 MÉDECINE HUMAINE ET COMPORTEMENT

La médecine a des effets fondamentaux sur notre bien-être, mais aussi dans notre vie de tous les jours. Il est pour le moins surprenant de constater à quel point la médecine est complètement séparée de la théorie de l'évolution (Short 1997). Dans la plupart des pays du monde (si ce n'est dans la totalité), la grande majorité des médecins n'a jamais reçu la moindre formation en évolution à tel point que plusieurs médecins ignorent la véritable fonction de certaines des réactions de notre organisme. Prenons par exemple la fièvre. Elle est vue comme un dérèglement de l'organisme qu'il faut rétablir et la plupart des médecins en présence de fièvre prescriront des médicaments ou des moyens physiques à prendre pour abaisser la température. Pourtant, l'élévation de température du corps en présence d'agent infectieux

peut aussi être vue comme un moyen de défense efficace qu'adopte le corps pour se défendre contre un agent pathogène (Nesse et Williams 1997). L'ignorance de l'évolution par la médecine est surprenante dans la mesure où une bonne part des aspects du phénotype humain peut avoir une origine évolutive. Notre phénotype ne peut donc être pleinement compris qu'en adoptant une approche évolutionniste.

La médecine darwinienne a précisément pour objectif d'introduire l'évolution dans les programmes de médecine (Nesse et Williams 1994 1997). Dans ce chapitre, nous n'aborderons que deux aspects de la médecine qui peuvent être mieux compris à l'aune du contexte évolutif. Ces questions concernent la fréquence des cancers de l'appareil reproducteur et les différences entre les sexes en termes de mortalité.

17.3.1 Cancers reproductifs dans les sociétés modernes

Dans la mesure où les humains vivent de plus en plus vieux dans les sociétés occidentales, un certain nombre de causes de mort qui sont très rares dans les sociétés de chasseurs cueilleurs sont devenues prédominantes chez nous. La longévité moyenne dans les sociétés occidentales se situe bien au-delà de soixante-dix ans, aussi bien pour les hommes que pour les femmes ; un tel âge devait être exceptionnel dans les sociétés de chasseurs cueilleurs et donc probablement chez nos ancêtres. Des causes communes de mort dans les sociétés occidentales sont les maladies coronariennes, divers cancers et les diabètes.

En particulier, la prévalence des cancers est forte, et les médias abordent classiquement le problème de cette maladie sous l'angle de la mise au point d'un traitement médical qui permettrait d'y remédier définitivement. Une telle attitude est assez naïve parce que les cancers, comme d'autres maladies, sont en fait une série hétérogène de conditions caractérisées par des symptômes propres. Certains cancers ont une base génétique, d'autres non. L'appartenance à une famille peut augmenter les risques de certains types de cancers par des facteurs vingt ou trente. Des races de souris de laboratoire peuvent être très susceptibles au cancer parce que des mécanismes de contrôle du cancer sont absents. Des toxines naturelles, comme la nicotine ou l'alcool, les radiations et des régimes alimentaires trop riches en glucides et lipides peuvent tous avoir des effets cancérigènes, probablement parce que le corps humain n'a jamais été sélectionné pour faire face à de telles conditions.

Les cancers résultent souvent d'une diminution au cours du vieillissement des capacités de régulation de l'organisme. La croissance et la prolifération cellulaire se produisent tout au long de la vie, mais deviennent moins efficaces avec l'âge. Les fonctions premières des organes, et, de ce fait, l'alimentation en oxygène et en nutriments de leurs cellules, se détériorent aussi durant la vieillesse. La défaillance progressive des systèmes de régulation conduit à une division cellulaire incontrôlée (Prescott et Flexner 1986). D'un point de vue évolutif, la sénescence peut s'expliquer par le fait que des gènes sous-tendant des traits avantageux durant la phase de jeunesse d'un organisme seront le plus souvent sélectionnés même si l'expression de ces mêmes gènes est à l'origine de défauts majeurs durant la vieillesse (Williams 1957, Hamilton 1968). De ce fait, la capacité de contrôler les cancers durant la jeunesse peut se transformer en une incapacité de les contrôler durant la vieillesse.

a) Pourquoi les cancers reproductifs sont si communs dans nos sociétés ?

Un bon exemple d'un groupe de cancers qui sont devenus très communs dans les sociétés modernes est les cancers reproductifs, des seins, de l'utérus et des ovaires. Une synthèse récente a montré que cet accroissement semble associé avec un patron de reproduction particulier dans les sociétés occidentales, patron qui dévie substantiellement de celui qui prévalait dans notre passé récent et plus ancien (Eaton *et al.* 1994). Il semble que le risque de contracter un de ces cancers soit directement relié au nombre de cycles menstruels durant la vie. Cela impliquerait, au sein des sociétés occidentales, qu'une femme en bonne santé ayant eu ses premières règles précocement et une ménopause tardive serait particulièrement susceptible de développer un tel cancer. Pourquoi devrait-il en être ainsi ?

b) Une corrélation avec le nombre de cycles dans la vie

Imaginons la situation des hommes préhistoriques. Une femme typique de l'âge de pierre devait avoir sa puberté vers ses quinze ans ou plus tard, cela principalement à cause des mauvaises conditions et du parasitisme (il est bien connu qu'une bonne alimentation par exemple a pour effet d'abaisser l'âge des premières règles, ce qui peut s'expliquer au plan évolutif). Cette femme devait tomber enceinte relativement rapidement, puis après la naissance allaiter son enfant pendant une période allant probablement

jusqu'à deux à quatre ans. Chaque sevrage devait être suivi de quelques cycles menstruels puis d'une nouvelle gestation. Une situation semblable devait aussi se produire suite à une fausse couche ou une mortalité précoce de l'enfant. Cela devait continuer ainsi jusqu'à la ménopause, vers les quarante-cinq ans. Au total, une telle femme devait donc avoir quelque cent cinquante cycles menstruels dans toute la vie, alors que dans nos sociétés modernes, les femmes ont probablement trois cents à cinq cents cycles menstruels (Eaton *et al.* 1994).

Les cycles menstruels se caractérisent par d'énormes variations de concentration hormonale, celles-ci ayant des effets importants sur l'état des cellules de la poitrine, des ovaires et de l'utérus. Superficiellement, les cellules de l'organisme ont un coefficient de parenté entre elles qui avoisine l'unité, mais d'autres facteurs prédisposent les cellules à ne pas être le collaborateur idéal au sein d'un organisme efficace et fonctionnant bien. Les cellules interagissent avec leurs voisines en produisant des signaux coûteux indiquant leur qualité, et une cellule qui émet peu de signaux est souvent éliminée (Pagel 1993, Krakauer et Pagel 1996, Møller et Pagel 1998), le faible niveau de signalisation étant interprété par l'organisme comme un signe de mauvaise santé. Inversement, des cellules signalant trop et exigeant ainsi trop de ressources peuvent être considérées comme égoïstes et être aussi éliminées à cause de leur possibilité de devenir cancéreuses (Pagel 1993, Krakauer et Pagel 1996, Møller et Pagel 1998).

c) Un rôle possible des changements hormonaux au cours du cycle

Les réponses comportementales et tissulaires des organes de reproduction féminins aux changements hormonaux sont adaptatives dans la mesure où elles augmentent les chances d'une conception réussie, mais de telles adaptations peuvent avoir des coûts associés comme par exemple une augmentation du risque d'échapper au contrôle de la croissance et de la division cellulaire. Les coûts liés à ces changements peuvent être minimisés pendant les périodes pendant lesquelles les cycles menstruels sont interrompus. Cependant, si de telles interruptions ne se produisent jamais ou que très rarement, la capacité de contrôler ou minimiser les risques résultant de tels processus de propagation cellulaire peut décroître fortement. Par exemple, les études du cancer du sein montrent qu'un facteur de risque important inclut de forts niveaux d'œstrogènes qui sont des hormones

impliquées en grandes quantités durant le cycle menstruel. Le grand nombre de cycles menstruels chez les femmes des sociétés occidentales s'apparente en fait à une anomalie de fonctionnement de l'organisme, et nous ne pouvons donc pas espérer l'existence d'adaptations pour contrôler les risques accrus de cancer qui en résultent. De plus, de tels risques ne s'expriment que tard dans la vie. Ils n'ont donc qu'un très faible impact sur l'aptitude phénotypique et ne sont probablement que faiblement contre-sélectionnés. Il n'y a donc pas lieu d'espérer qu'un processus de sélection favorise l'apparition évolutive d'une résistance physiologique face à cette nouvelle situation.

Les femmes peuvent cependant réduire ces risques dans une certaine mesure en évitant les situations cancérogènes, comme les radiations ou la nicotine, et en ayant un régime sans excès d'acide gras. Une autre façon de diminuer les risques de cancer reproductif serait d'utiliser des traitements hormonaux. Par exemple, la pilule contraceptive induit un fonctionnement hormonal simulant la gestation, et, en effet, certains contraceptifs, comme la gestation, diminuent sensiblement la prévalence des cancers ovariens et utérins (mais apparemment pas les cancers du sein; Eaton *et al.* 1994).

d) Quelle leçon en tirer ?

Cet exemple montre bien qu'un simple raisonnement évolutionniste permet de proposer des explications et d'envisager des solutions face à des problèmes de santé publique. L'adoption d'une telle démarche permet en fait d'orienter les recherches et donc de proposer plus rapidement des solutions médicales efficaces. Cependant, force est de constater qu'une telle explication ne peut pas s'appliquer au cas des cancers reproductifs masculins qui sont aussi en forte augmentation dans les sociétés occidentales. Les raisons médicales et/ou évolutives de ces cancers sont à rechercher ailleurs. De même, la différence de mortalité liée aux maladies coronariennes entre les hommes et les femmes dans les sociétés occidentales est une question qui mériterait d'être abordée sous un angle évolutionniste.

D'autre part, alors que nous avons vu à plusieurs reprises (en particulier dans le chapitre 3) les risques d'une approche uniquement corrélative, dans le cas de l'espèce humaine, pour des raisons éthiques évidentes, il est quasiment impossible d'adopter une démarche expérimentale. Le risque constant est donc de se tromper sur les interprétations causales que l'on fait des corrélations observées.

17.3.2 Les différences de mortalité liées au sexe

Pourquoi les hommes meurent-ils moins vieux que les femmes? Nous avons vu dans le chapitre 9 que les différences de mortalité liées au sexe résultent des effets de la sélection sexuelle. Chez de nombreuses espèces, l'excès de mortalité des mâles est la conséquence de la manifestation de comportements exagérés pendant la période de la vie où ils rentrent en compétition pour obtenir des partenaires reproducteurs. Ainsi, lorsque la variance du succès reproducteur d'un sexe augmente, la compétition entre les individus de ce sexe devient plus intense. L'importance relative des gains potentiels en termes d'aptitude phénotypique explique ce phénomène. Si la variance est grande, il existe un risque important de n'avoir qu'un faible succès reproducteur. Les individus appartenant au sexe en compétition, ont donc été sélectionnés pour prendre de plus grands risques, simplement parce que cela augmente la probabilité d'obtenir un gain reproductif conséquent.

a) Une différence de mortalité s'exprimant surtout chez les jeunes adultes

Dans ce contexte, l'étude des patrons de mortalité humaine est particulièrement intéressante. Il existe

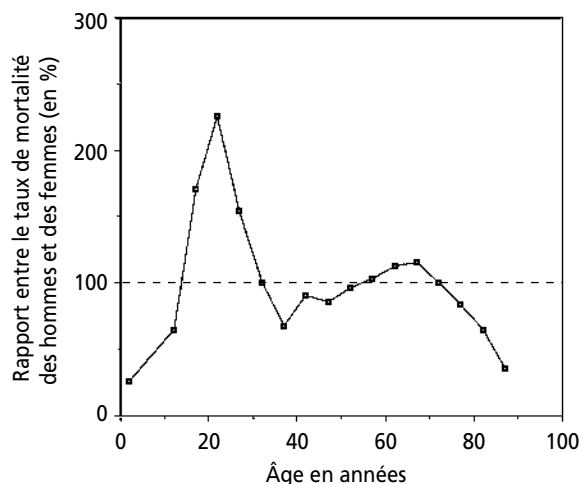


Figure 17.11 Rapport entre la mortalité des hommes et celle des femmes selon l'âge chez l'humain.

Il apparaît clairement que pour tous les âges, la mortalité des individus de sexe masculin est supérieure à celle des individus de sexe féminin. D'autre part, le ratio est maximum chez les jeunes adultes, c'est-à-dire à l'âge de la formation des couples. Données provenant du Canada, mais des résultats semblables sont obtenus dans les autres pays industriels. D'après Daly et Wilson (1983). La ligne pointillée correspond à une égalité des mortalités.

un excès très significatif de mortalité masculine à partir de la puberté, cette différence s'estompant au-delà de soixante ans. Cette différence culmine entre vingt et vingt-cinq ans quand la mortalité des jeunes hommes excède d'un facteur trois celle des jeunes femmes (Daly et Wilson 1983; figure 17.11). Cette différence de mortalité est particulièrement évidente pour les causes de mort liées aux accidents et à la violence. Par exemple, le taux d'homicide chez les humains est beaucoup plus grand chez les hommes que chez les femmes. Il est aussi connu que des caractéristiques du comportement des conducteurs comme la vitesse, l'accélération et la prise de risque diffèrent dramatiquement entre les sexes et les classes d'âge avec un pic parmi les hommes âgés de quinze à vingt-cinq ans. Le risque relatif de mort masculine est plus de 2,4 fois plus élevé que celui des femmes dans cette classe d'âge. Cette différence reste d'un facteur supérieur à deux après avoir corrigé le nombre de kilomètre parcourus (Daly et Wilson 1983). Cette mortalité différentielle constitue un fait clairement établi aujourd'hui.

b) Quelles pourraient être les causes proximales ?

En termes de mécanisme proximal pouvant expliquer ces faits, il apparaît que ce patron de différence de mortalité liée au sexe suit le patron de variation de la testostérone circulante, ce qui pourrait indiquer l'existence d'un lien entre la sélection sexuelle et le comportement en tant que conducteur. Selon cette interprétation, les raisons de la plus grande prise de risque des hommes sur les routes ne seraient pas sans lien avec la sélection sexuelle : les hommes prendraient plus de risque et de ce fait exposeraient plus les autres au risque au moment où ils sont le plus en compétition entre eux pour obtenir un statut social et des partenaires sexuels. Selon cette interprétation, ce seraient des différences de « contraintes » liées à la sélection sexuelle qui auraient généré des mécanismes de prise de décisions distincts face au risque qui se manifestent dans une société occidentale par des comportements différents et des taux de mortalité différents entre les sexes.

Une autre cause externe de mort montrant une différence claire entre les sexes concerne l'abus de substances à risque. Les jeunes hommes autour de la vingtaine d'années sont beaucoup plus impliqués dans les problèmes d'abus de substances illicites que les jeunes femmes et en subissent les conséquences en termes de risques accrus de mort. De nouveau, on peut proposer une interprétation liée à la sélection

sexuelle à ces différences de prises de risque liées au sexe. Une « expérience » naturelle testant cette affirmation s'est récemment produite dans les ex-pays communistes de l'Europe de l'Est. Après la chute des gouvernements communistes, une grande quantité de ressources ont été redistribuées, certains individus construisant d'énormes fortunes, alors que la majorité des citoyens sont devenus considérablement plus pauvres qu'avant. Dans la mesure où les femmes de toutes les sociétés préfèrent les hommes ayant beaucoup de ressources (Buss 1994), on s'attend à ce que ce soient surtout les hommes qui tentent de construire de telles fortunes pendant de telles périodes de redistribution des ressources, par des comportements risqués. En accord avec ce raisonnement, la longévité moyenne en Russie a chuté de quatorze ans pour les hommes contre sept ans pour les femmes entre 1990 et 2000. Une part importante de cette augmentation de mortalité relève de causes externes en relation avec la violence physique, l'abus de substances dangereuses et d'autres causes similaires. Malgré la multiplicité des causes de la chute de longévité des hommes de l'ex-URSS, celles qui se rapportent aux différences des processus cognitifs entourant l'évaluation et la pondération des risques mériteraient d'être étudiées plus avant.

c) Un besoin de réplication

Ce résultat est cohérent avec ce que l'on prédirait dans de telles circonstances d'après un raisonnement évolutif. Il faut bien comprendre que, dans une telle étude, chaque pays constitue en fait une réplication. La comparaison avec d'autres pays peut donc apporter une information complémentaire importante. De nombreux pays du bloc de URSS qui sont restés sous un régime de type communiste et totalitaire, comme la Biélorussie ou le Kazakhstan et l'Ouzbékistan par exemple n'ont pas montré ce type de changement. On peut aussi comparer l'Albanie et la Bulgarie. Ainsi, des études similaires dans des situations équivalentes de redistribution des ressources peuvent constituer un excellent moyen de tester si cette interprétation est générale.

17.4 ENFANCE ET MALTRAITANCE

La nature des relations parents/enfants est le fruit de l'évolution en relation avec les coûts et les bénéfices des deux parties concernées, chacune cherchant à

maximiser sa propre aptitude. Par exemple, il peut y avoir conflit sur les soins parentaux alloués à un descendant donné en relation avec les descendants à venir (Trivers 1974; voir chapitre 10).

17.4.1 Conflits au sein des portées et avec les parents

Les enfants ont un coefficient de parenté avec leur mère de 0,5, mais, entre autres à cause des risques de paternité hors couple, le coefficient de parenté avec leurs frères et sœurs peut être sensiblement plus faible. De ce fait, les descendants vont chercher à obtenir plus de ressources que leurs parents sont disposés à fournir, particulièrement si les frères et sœurs ne sont souvent que des demi-frères et sœurs, ce qu'au chapitre 10 nous avons présenté comme le conflit parent-progéniture. Les comportements coûteux de quémante de nourriture exprimés par les jeunes, comme les vocalisations, les mouvements, ou la bouche béante, ont pu évoluer parce qu'ils ont pour effet de convaincre les parents de procurer des ressources à l'individu qui en fait usage (Götmark et Ahlström 1997, Kilner 1997). Selon certains auteurs, de telles conduites constitueraient des signaux honnêtes de la valeur reproductive des jeunes, auxquels les parents seraient sensibles (Saino *et al.* 2000; se reporter au chapitre 10 pour un traitement plus complet de cette question). De ce fait, la négligence des parents envers certains jeunes peut être considérée comme une réponse adaptative (ce qui ne lui accorde pas une caution morale) basée sur l'information concernant la valeur reproductive d'un jeune en particulier, en relation avec les jeunes actuels ou à venir. De tels raisonnements sont acceptés pour des animaux, mais peuvent-ils être pertinents dans le cas des humains et de leurs enfants?

a) Le timbre des cris des bébés comme indicateur de leur santé

Les bébés humains produisent aussi un grand nombre de signaux impliqués dans la communication parent-enfant. Ces signaux peuvent être visuels, comme la coloration, ou vocaux comme par exemple le nombre et le timbre des cris. Il semblerait que les pleurs des bébés soient des indicateurs fiables de leur état de santé (Furlow 1997, Thornhill et Furlow 1998). Les enfants en bonne santé produisent des pleurs dont la fréquence principale est autour de 300-600 Hertz, bien que les bébés varient énormément dans le timbre de leurs pleurs. De nombreuses maladies comme

le diabète, la jaunisse, l'asthme et les méningites se manifestent directement dans le type de pleurs par une fréquence allant jusqu'à 1 000-2 000 Hertz. Il se trouve que les mères répondent différemment aux pleurs de fréquences différentes. Les réponses aux pleurs de haute fréquence vont de l'indifférence au dégoût et à la rudesse.

Comment se fait-il que les pleurs aigus des bébés (1 000 à 2 000 Hertz) soient perçus comme irritants, voire intolérables? De telles réponses négatives de la part des parents envers leurs bébés sont problématiques à cause de la signification culturelle de la maternité et de la paternité. On peut supposer que, chez nos ancêtres proches, le rejet des parents envers les signaux typiques des enfants en mauvaise santé pouvait fournir un avantage sélectif, les parents n'investissant pas dans des enfants dont la santé était telle que leurs chances de devenir adulte étaient très faibles. Des parents négligeant de tels enfants gardaient leur énergie pour leurs autres enfants et, de ce fait, transmettaient mieux leurs gènes.

b) Comment utiliser ce genre de résultat ?

Bien entendu, un tel raisonnement serait inacceptable si on devait, par exemple, l'utiliser pour décider dans la vie de tous les jours de la culpabilité ou de la non-culpabilité de tel ou tel parent ayant négligé son enfant. Cependant, ce n'est pas parce qu'un raisonnement est choquant qu'il ne faut pas le prendre en compte pour chercher à éviter de telles situations. Nier l'existence de tels mécanismes serait tout aussi répréhensible. Mieux vaut faire face à la réalité de notre nature biologique plutôt que de chercher à l'ignorer. De ce fait, l'étude des réponses humaines aux signaux de leurs enfants peut apporter un éclairage sur les problèmes de santé, dans la mesure où ils peuvent indiquer des pistes importantes pour résoudre, *a priori* plutôt qu'*a posteriori*, des problèmes psychologiques ayant apparemment une origine ancienne.

17.4.2 Sélection de parentèle et enfants maltraités

La littérature des contes de fée rapporte de nombreuses histoires de belles-mères cruelles, et un certain degré de réalisme biologique semble se cacher dans ces histoires (Daly et Wilson 1999). Souvenons-nous que, comme l'a souligné William Hamilton (1964 ; voir chapitres 2 et 13), partager des gènes communs par descendance revient à partager les mêmes intérêts évolutifs. Selon certains auteurs, cette règle théorique

aurait une certaine pertinence pour l'espèce humaine, par exemple dans l'étude des cas d'infanticide et des dysfonctionnements observés au sein des familles recomposées.

a) Deux types d'infanticides

L'infanticide est un phénomène assez répandu parmi de nombreux groupes animaux depuis les invertébrés, en passant par les poissons et les oiseaux et mammifères (Hausfater et Hrdy 1984). Deux types différents d'infanticide sont communément observés. Chez plusieurs espèces, les mères tuent au sein de leur descendance les rejetons qui ont peu de chances de survivre et concentrent leur effort reproducteur sur ceux qui manifestent les meilleurs signes de viabilité. Les mâles, lorsqu'ils tuent les jeunes issus d'un accouplement avec un autre mâle et encore dépendants des soins de leur mère (voir chapitre 10), pratiquent le second type d'infanticide.

b) L'infanticide dans les sociétés humaines

L'infanticide n'est pas absent des sociétés humaines, depuis les récits mythiques du passé jusqu'à l'époque contemporaine avec les situations rencontrées en Inde et en Chine (Daly et Wilson 1984). Pendant des siècles, les mères ou les sages-femmes ont régulièrement disposé de nouveau-nés supposés non viables. L'avortement d'embryons non viables ou présentant des malformations reste une pratique courante, en particulier dans les sociétés occidentales pourvues de technologie moderne. Le fait que les parents n'accordent souvent pas la même valeur à un enfant selon son sexe a contribué à rendre plus fréquente la pratique de l'infanticide dans certaines sociétés. Par exemple, les avortements sont souvent pratiqués différenciellement en fonction du sexe du fœtus, ou encore, les nouveau-nés filles sont quelquefois supprimées en Chine suite à la politique d'État imposant aux couples de n'avoir qu'un seul enfant. Cette pratique a atteint un tel point qu'un large nombre d'hommes sont condamnés à rester célibataires du fait d'un nombre insuffisant d'individus de sexe féminin d'âge compatible avec le leur.

Pour certains écologistes, la valeur différentielle accordée à un enfant selon son sexe dans certaines sociétés humaines et l'influence de cette différence de valeur sur la probabilité de pratiquer un infanticide ne semblent guère éloignées du phénomène d'ajustement adaptatif de la sex-ratio pratiqué par les femelles des autres espèces. L'importance pratique de ce

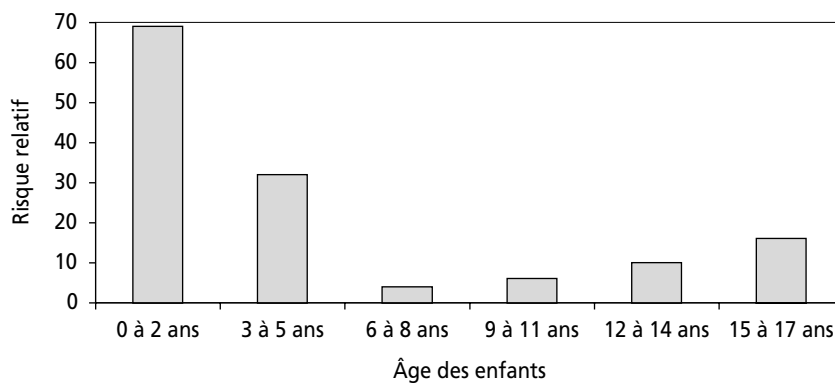


Figure 17.12 Fréquence des mauvais traitements chez des enfants vivant avec leurs deux parents biologiques, relativement à ceux vivant dans un couple constitué d'un parent biologique et d'un beau-parent en fonction de l'âge de l'enfant.

Donnée provenant du Canada entre 1974 et 1983. Ces données sont basées sur de très gros effectifs. D'après Daly et Wilson (1988).

rapprochement reste cependant à établir. L'infanticide initié par des hommes vivant avec un conjoint ayant à sa charge des enfants issus d'une relation antérieure est également fréquent à travers les différentes cultures humaines (Daly et Wilson 1984, 1999). Au sein des sociétés occidentales, le phénomène est particulièrement manifeste. Les Canadiens Martin Daly et Margo Wilson (1988) ont étudié les cas de mauvais traitements infligés aux enfants, allant jusqu'à l'infanticide, selon que les enfants vivent avec leurs deux parents biologiques, un seul ou aucun, à partir de données statistiques établies en Amérique du Nord et en Scandinavie. La fréquence de mauvais traitements infligés aux enfants par les beaux-parents était soixante-dix fois plus élevée en l'absence d'un des parents biologiques, et considérablement plus élevée encore en l'absence des deux (Daly et Wilson 1988; figure 17.12). Cet effet était indépendant d'autres facteurs susceptibles d'augmenter le risque de mauvais traitements.

D'autre part, la fréquence des infanticides par un des adultes vivants sous le même toit est très significativement plus le fait d'un beau-parent que d'un parent biologique (Figure 17.13). Par ailleurs, les études menées par Flinn (1988) au sein de familles recomposées à Trinidad ont révélé que les beaux-parents traitent les enfants de leurs conjoints plus sévèrement que leurs propres enfants, indépendamment de la durée de la relation entre l'adulte et l'enfant. Il semble donc que le fait d'initier une relation dès la naissance entre l'enfant et l'adulte ne soit pas nécessairement suffisant pour l'établissement de bonnes relations humaines, et ce qui « manque » pourrait être en fait un patrimoine génétique commun.

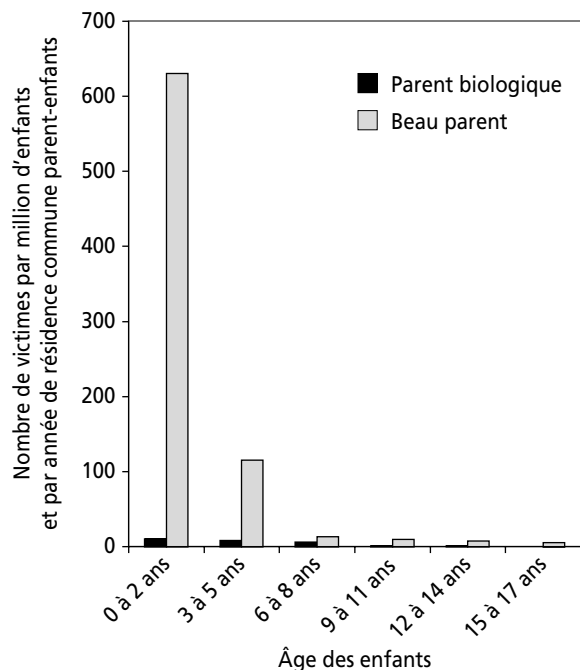


Figure 17.13 Fréquence des infanticides par un parent biologique et un beau-parent en relation avec l'âge chez les humains.

Données provenant du Canada entre 1974 et 1983. Ces données sont basées sur de très gros effectifs. D'après Daly et Wilson (1988).

c) Raisonement évolutionniste et mesure de prévention

De nouveau, il convient de reconnaître que la pertinence de ces interprétations n'est pas forcément acceptée par tous les chercheurs, notamment ceux travaillant dans le domaine des sciences sociales.

La seule chose que l'on peut dire, c'est que cette augmentation de l'infanticide précoce en relation avec le degré d'apparentement entre les parents et les enfants est une prédiction forte et largement vérifiée de l'approche évolutionniste. Force est de constater que cette prédiction est aussi vérifiée chez l'être humain. Maintenant, compte tenu du fait que, bien entendu, ces résultats sont de nature corrélative, il est possible que l'interprétation évolutionniste ne soit pas bonne. De nouveau, se pose la question de savoir si l'on doit ignorer un résultat dans la mesure où il peut paraître dérangeant, ou si malgré cela, on ne gagnerait pas à prendre en compte ce type d'information dans le but de prévenir autant que possible l'occurrence de comportement dont chacun s'accordera à dire qu'il est souhaitable d'en diminuer la fréquence. Dans ce contexte, certains aspects évolutionnistes ont commencé à être pris en compte dans les programmes d'adoption et de protection de l'enfance en Amérique du Nord au cours des dernières années.

17.4.3 Conflits entre mère et enfant *in utero*

Dès la phase intra-utérine de la vie, des interactions complexes s'établissent entre parent et enfant. On peut les comprendre à la lumière de la théorie des conflits parents-enfants (voir chapitre 10) et du phénomène d'empreinte génétique. Ce second phénomène concerne les situations où les gènes ont une action différente en fonction de leur origine parentale. En effet, les gènes hérités de la mère sont sélectionnés pour ne pas surexploiter les ressources maternelles dans la mesure où cela compromettrait le succès de reproduction futur de la mère. Il n'en est pas de même pour les gènes hérités du père. Ceux-ci n'ont pas nécessairement été sélectionnés pour n'exploiter que modérément les ressources de la mère. C'est en particulier le cas lorsque la fidélité entre partenaires de reproduction n'est pas très élevée. Des études chez la souris ont montré que certains gènes, lorsqu'ils sont d'origine paternelle, produisent un facteur de croissance fœtale qui augmente considérablement la croissance en taille de l'embryon, alors que les copies maternelles de ces mêmes gènes conduisent à la destruction de ce facteur de croissance. Le résultat est que les jeunes avec les copies maternelles de ces gènes sont plus petits que les jeunes ayant uniquement des copies paternelles de ces gènes (ce qui est réalisé expérimentalement en rendant silencieux les gènes provenant de tel ou tel parent, ici ceux de la mère).

David Haig (1993) a recensé un grand nombre d'interactions mère-embryon existant chez l'humain ainsi que leurs bases biochimiques. La plupart des substances fœtales mises en évidence concernent le transport de ressources depuis la mère vers l'embryon, alors que les substances d'origine maternelle ont pour effet de limiter l'exportation des ressources maternelles vers l'embryon. Par exemple, pendant l'implantation, les cellules fœtales envahissent l'endomètre de la mère et transforment les artères spirales endométriales en vaisseaux à faible résistance et incapables de vasoconstriction. Cela procure au fœtus un accès direct au sang maternel en rendant le volume de sang arrivant au placenta indépendant du contrôle maternel. De plus, le placenta devient ainsi capable de libérer des hormones et d'autres substances directement dans la circulation maternelle. De telles relations mère-enfant pendant la gestation ressemblent plus à des interactions conflictuelles qu'à une association pacifique.

a) Une barrière placentaire pas si étanche que l'on pensait

La barrière physiologique entre la mère et son enfant est supposée close, à l'exception des entrées de nutriments et de la sortie des déchets de l'enfant. Cependant, cette conception a commencé à être remise en cause avec la détection de cellules fœtales dans le sang de la mère (Bianchi *et al.* 1996). Vu que des cellules possédant un chromosome Y chez la mère ne peuvent provenir que de son fils, la présence de telles cellules est une preuve du passage de cellules fœtales à travers la barrière placentaire. De telles cellules peuvent subsister chez la mère pendant des décennies, le record actuellement documenté étant de vingt-sept ans.

Encore plus surprenant, la présence de fortes concentrations de cellules fœtales a été associée avec l'apparition de maladies comme diverses formes de sclérodermies et de maladies auto-immunes tard dans la vie de la mère. L'efficacité de la sélection naturelle dépend fortement du moment où se produit un processus en relation avec le moment de la reproduction. Une forte sélection négative pendant la vieillesse a en fait très peu d'effet sur l'aptitude phénotypique, parce que la reproduction a déjà eu lieu. De ce fait, des cellules fœtales peuvent envahir la mère pour le bénéfice immédiat de l'enfant, comme décrit plus haut, mais cela peut avoir des effets fortement négatifs pour la mère en termes d'augmentation de la fréquence de maladies tard dans la vie, sans

avoir de véritables conséquences évolutives. D'autre part, au plan évolutif, cette invasion de cellules fœtales dans l'organisme maternel peut très bien être aussi bénéfique à la mère, en ce sens qu'il augmente son aptitude phénotypique (c'est-à-dire le nombre et/ou la santé de ses descendants), même si cela se fait au prix d'une réduction de la durée de vie de la mère après sa période de fécondité potentielle. De ce fait, on ne peut pas s'attendre à trouver des adaptations de l'organisme de la mère permettant d'éviter de telles conséquences s'exprimant en fin de vie.

b) Agir préventivement pendant les grossesses ?

Cependant, s'il y a effectivement un lien entre l'incidence de ces maladies survenant tard dans la vie des femmes ayant eu des enfants et leur maternité, alors pour pouvoir éviter de telles maladies, c'est durant ou juste après les grossesses qu'il faut commencer à agir pour prévenir la survenance éventuelle de ces maladies.

CONCLUSIONS : POURQUOI PARLER DE L'ÊTRE HUMAIN ?

Ce chapitre avait pour objectif premier de conclure ce livre de cours sur l'approche évolutionniste du comportement par un chapitre abordant plusieurs questions fondamentales liées à l'être humain. Une première question récurrente consiste à se demander *si les principes de fonctionnement de l'évolution qui semblent si puissants à expliquer l'état actuel de toutes les espèces vivantes peuvent aussi servir à expliquer la nature humaine ?* Une deuxième question fondamentale abordée dans ce chapitre est celle de savoir *si l'adoption d'une démarche évolutionniste peut être utile à la médecine ?* La dernière grande question sous-jacente aux précédentes est de savoir ce que l'étude du comportement humain peut apporter à l'écologie comportementale en général. En d'autres termes, *est-ce que l'espèce humaine peut constituer un modèle d'étude en écologie comportementale ?*

Comprendre les fondements de la nature humaine ?

Concernant la première question, la lecture des faits rapportés dans ce chapitre incite à reconnaître un certain pouvoir prédictif et explicatif à l'éclairage évolutionniste du comportement humain. Pour autant, il convient de reconnaître aussi que d'autres systèmes

explicatifs issus d'autres disciplines peuvent, sur telle ou telle question, être capables des mêmes performances. Comprendre la nature humaine profonde est peut-être une ambition qui relève de l'illusion, et particulièrement si l'on pense pouvoir réduire la complexité du comportement humain à quelques principes élémentaires. Néanmoins, affirmer que le comportement humain n'est pas complètement dégagé de l'influence des processus sélectifs qui ont modelé l'histoire évolutive de l'espèce humaine ne semble pas abusif.

Mieux prévenir et soigner nos maladies ?

Dans le domaine de la médecine, une perspective évolutionniste nous a conduit plusieurs fois à regarder le comportement humain d'un tout autre œil. Considérons un médecin travaillant sur les relations entre la mère et son enfant pendant le développement fœtal. En partant du principe qu'il étudie là une relation physiologique uniquement de type coopératif, il risquerait de passer à côté de tout un ensemble de processus fondamentaux. Il est clair que nous devons admettre que toute relation entre individus, quelles que soient leurs relations génétiques, comporte une dimension conflictuelle. Bien entendu, l'intérêt au plan évolutif de la mère est de *fournir* à son enfant toutes les ressources dont il a besoin. Mais cette constatation ne doit pas nous faire oublier que l'intérêt de l'enfant est de *détourner* un maximum de ressources à son avantage, même au-delà du strict nécessaire. Ce conflit fondamental, comme nous l'avons vu, peut conduire à générer des maladies plusieurs décennies plus tard chez la mère. Certes, comprendre l'origine profonde de ces maladies ne permet pas de les soigner immédiatement, mais cela peut permettre de concevoir des moyens de prévenir des maladies. Par exemple, la mesure de la concentration de cellules fœtales chez la mère, suivie d'un traitement approprié si nécessaire après l'accouchement, devrait permettre de diminuer les risques encourus par la mère lors de sa vieillesse.

L'être humain : un modèle d'étude du comportement ?

Travailler sur le comportement humain ouvre un tas de possibilités par rapport à toutes les autres espèces vivantes. On peut lui poser des questions et avoir des réponses fines et subtiles. Cependant, travailler avec

l'espèce humaine pose un grand nombre de problèmes difficiles à contourner.

Le manque de réplifications

Tout d'abord, il est important de toujours avoir des réplifications des situations étudiées. Pour des raisons pratiques évidentes cela peut être difficile à obtenir. Mais sinon, le risque serait de raconter de belles histoires sur la base d'un seul fait, d'un seul point. En science comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, l'interprétation repose essentiellement sur la constance d'une réponse dans des situations répétées et, autant que faire se peut, à l'identique. Cela est très souvent impossible en ce qui concerne l'humain.

Une approche souvent corrélative

Toujours pour des raisons pratiques, les études impliquant l'être humain sont souvent corrélatives. De nouveau, il ne faut pas oublier que l'on risque de construire de belles histoires basées sur l'interprétation causale d'une corrélation. Cependant, il faut souligner le fait que la plupart des études sur l'être humain rapportées ici reposent sur une démarche hypothético-déductive : si l'on part du postulat que les processus évolutifs sont aussi effectifs dans notre espèce, alors on prédit telle ou telle relation. Les prédictions sont donc faites *a priori* et non comme des interprétations *ad hoc*, réalisées *a posteriori*.

L'importance des préjugés

L'individu questionné peut très bien avoir des préjugés de diverses natures qui le conduiront volontairement ou non à ne pas répondre correctement aux questions qui lui sont posées lorsqu'il joue le rôle de sujet dont le comportement est mesuré. Parfois, on dispose de moyens pour détecter ce type de problème. Par exemple, il existe régulièrement des enquêtes sur le nombre de partenaires sexuels hétérosexuels des hommes et des femmes. Cela aboutit toujours à un résultat impossible : les femmes annoncent en moyenne deux fois moins de partenaires sexuels que les hommes. Cette différence persiste même après avoir corrigé un éventuel effet dû à une sex-ratio légèrement biaisée en faveur des femmes. Or, un tel résultat n'est pas possible, car pour un rapport sexuel il faut bien un homme et une femme. En moyenne les hommes et les femmes ne peuvent qu'avoir autant de partenaires hétérosexuels. Ce résultat ne peut que s'expliquer par le fait que pour une raison ou pour une autre, les hommes et les femmes interviewés ont donné une

réponse systématiquement biaisée, les hommes augmentant le nombre de leurs partenaires, et/ou les femmes sous-estimant ce même nombre. Les psychologues ont développé de nombreuses méthodes pour contourner ce genre d'obstacle.

La place de la culture

Comme nous l'avons vu dans cet ouvrage, ce qui est fondamental dans les processus génétiques c'est la transmission d'informations d'une génération à la suivante. C'est cette information qui permet le développement du phénotype. Nous avons aussi discuté comment chez de nombreux animaux cette information peut prendre deux formes extrêmement différentes : l'information génétique, et l'information culturelle rendue héritable par les processus d'apprentissage. Il est probable qu'il existe des différences entre les espèces quant à l'importance relative de ces deux types d'information dans l'hérédité. Chez des organismes comme des virus ou des bactéries, on peut affirmer sans trop de risque que les processus culturels ne doivent guère jouer. Chez les vertébrés, au contraire, la place des processus culturels semble aller croissante depuis les taxa les plus anciens (les poissons) vers les taxa les plus récemment apparus (mammifères et oiseaux). La raison première de ce fait réside peut-être dans l'existence d'une véritable centralisation nerveuse dès les premiers cordés, centralisation qui est allée en s'accroissant à chaque étape de l'histoire évolutive de ce groupe. De ce fait, les processus culturels ont probablement pris de plus en plus d'importance dans l'évolution de ces groupes. Finalement, avec l'apparition du genre *Homo*, ces processus ont pris encore plus d'importance, et cela semble avoir permis une accélération décisive dans l'évolution de nos ancêtres récents. Ces processus culturels sont alors devenus un élément majeur dans notre évolution. La conséquence est que face à un tel développement, on est en droit de se demander dans quelle mesure on peut appliquer les mêmes raisonnements aux animaux et à l'espèce humaine. C'est là une question qui mérite largement d'être débattue.

L'être humain est-il indépendant de sa biologie ?

Comme abordé au début de ce chapitre, la principale caractéristique qui semble différencier l'être humain, ce n'est pas tant qu'il suive des règles biologiques différentes, que le fait qu'il cherche à échapper à ces règles biologiques communes.

Au vu des faits présentés dans ce chapitre, on peut se demander dans quelle mesure l'être humain échappe effectivement à sa biologie. La réponse à une telle question dépasse largement le domaine de ce livre. Cependant, force est de constater que dans tous les résultats présentés, on retrouve des effets significatifs des facteurs prédits par le raisonnement évolutionniste ne tenant pas nécessairement compte de la composante culturelle de l'hérédité. C'est là un fait relativement étonnant, car comme nous l'avons dit dans le paragraphe précédent, on peut soupçonner que l'hérédité culturelle a pris un rôle important dans notre évolution. Retrouver encore une trace significative de mécanismes évolutifs dans nos comportements montre que nous sommes probablement encore liés à notre nature biologique. Des études sur des jumeaux vrais ont toutefois montré l'existence d'effets génétiques réels indépendants de l'environnement de développement.

Cependant, comme c'est bien entendu le cas dans les études chez l'animal, dans nombre des études sur l'espèce humaine, les analyses n'expliquent qu'une petite partie de la variance du comportement : le coefficient de détermination (le coefficient r^2) n'a souvent qu'une valeur relativement faible. Ainsi, le plus souvent seul 10 à 20 % de la variation du comportement n'est effectivement expliqué par les mécanismes proposés.

En d'autres termes, il reste toute une bonne partie de la variance du comportement qui ne semble pas expliquée par les mécanismes évolutifs en question. À notre sens, le fait de trouver des effets significatifs des processus évolutifs malgré les nombreuses couches de culture, de morale et de contraintes sociales agissant sur notre comportement est en soi indicatif de l'utilité de l'écologie comportementale à apporter un éclairage parmi d'autres dans l'étude du compor-

tement humain. Comme Dobzhansky l'a formulé : « Rien en biologie n'a de sens, excepté à la lumière de l'évolution. »

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

CARTWRIGHT J. – 2000, *Evolution and Human Behaviour*. MacMillan, Londres.(2000).

Cet ouvrage constitue une excellente introduction à l'approche évolutionniste du comportement humain.

L'influence de la pensée darwinienne sur l'analyse du comportement humain et particulièrement sur les fondements de la morale est abordable à partir de l'essai de Robert Wright :

WRIGHT R. – 1994, *The Moral Animal : Evolutionary Psychology and Everyday Life*. Little Brown, Londres (Traduction française : *L'Animal Moral*, Editions Michalon, Paris 1995).

L'importance et l'originalité du point de vue darwinien en médecine sont parfaitement exposées dans les ouvrages suivants :

NESSE R.M. et WILLIAMS G.C. – 1994, *Why we get sick : The new science of Darwinian medicine*. Times Books, New York ;

STEARNS S.C., 1998, *Evolution in health and disease*. Oxford University Press, Oxford.

Et enfin :

ROSE H. et ROSE S. – 2000, *Alas, Poor Darwin*. Vintage, Londres.

Cet ouvrage collectif présente un point de vue critique sur les excès de l'approche adaptationniste du comportement humain.

QUESTIONS

1. L'existence de la culture est-elle une objection recevable face à l'étude biologique du comportement humain ?
 2. La morale peut-elle avoir une base biologique ?
 3. La connaissance du processus de sélection sexuelle peut-elle permettre de prédire les phénomènes de mode relatifs à la beauté plastique et à l'habillement ?
-

Quel avenir à l'écologie comportementale?

Arrivés au terme de cet ouvrage sur l'étude du comportement dans le cadre de l'évolution, nous espérons avoir convaincu le lecteur de *l'extraordinaire pouvoir prédictif* et structurant de l'approche évolutionniste dans la compréhension des stratégies comportementales (mais aussi de tout autre trait) des espèces aujourd'hui présentes à la surface du Globe. Ce pouvoir prédictif constitue en lui-même une validation des plus convaincantes des principes de l'approche évolutionniste.

L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE CONSTITUE UNE APPROCHE

Un premier message général sous-jacent tout au long de cet ouvrage est celui de l'importance de la méthodologie. Une hypothèse n'est faite que pour être mise en défaut de prédiction. Une prédiction faite sur la base de présupposés clairement énoncés et qui s'avère vérifiée a plus de valeur qu'un résultat obtenu et interprété *a posteriori*. Autant de petites phrases qu'il faut garder en mémoire. De plus, il ne faut pas négliger l'importance des techniques dans le développement du savoir. C'est l'arrivée des techniques de biologie moléculaires qui, en permettant les recherches de paternité, a conduit à reconsidérer tous les systèmes d'appariement en distinguant clairement les systèmes sociaux des systèmes génétiques sous-jacents. Cela a conduit à de profonds chamboulements dans le domaine de la sélection sexuelle qui s'est, en partie de ce fait, de plus en plus révélée comme un processus majeur de l'évolution.

D'autre part, toutes hypothèses aussi stimulantes soient-elles risquent inévitablement de mener vers

un dogmatisme avec toutes les implications que cela peut avoir sur l'inhibition de la créativité et de l'imagination des chercheurs. Il faut savoir remettre en cause les idées considérées comme acquises et, de ce fait, éviter de les transformer plus ou moins en dogmes. Très souvent, lors de leur émergence, les idées conduisant à remettre en cause les dogmes apparaissent comme essentiellement iconoclastes, mais à terme, cela s'avère positif pour le développement de la pensée. Que serait aujourd'hui la géologie sans l'idée, au départ totalement farfelue, de la dérive des continents? Enfin, la remise en cause des idées acquises peut quelquefois conduire à la reformulation des questions que l'on se pose au sujet de tel ou tel trait. Il faut toujours attacher une attention particulière à la formulation des questions scientifiques. Cette formulation n'est jamais anodine et contribue à orienter, parfois fortement, les observations des chercheurs. C'est là aussi un important message méthodologique.

L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE CONSTITUE UNE PARTIE DES SCIENCES DE L'ÉVOLUTION

Nous avons vu au cours des chapitres que le domaine des sciences du comportement est vaste et on peut se poser la question des limites de ce champ scientifique. Maintenant que nous en avons parcouru les grands champs, nous pouvons tenter à nouveau d'en définir les contours : *l'écologie comportementale n'est autre que la biologie évolutive appliquée à l'étude du comportement, c'est-à-dire l'ensemble des processus de décision par lesquels les individus ajustent leur état et leur situation par rapport aux variations du milieu (abiotique et*

biotique). Le comportement est avant tout une propriété de *l'individu*, qu'il soit animal, ou végétal, pluri ou unicellulaire et donc *l'écologie comportementale est la partie de la biologie évolutive qui se situe à l'échelle de l'individu et de leurs interactions* (Figure 18.1). L'écologie comportementale forme l'interface entre les sciences moléculaires (génomique, génétique des populations, physiologie évolutive) et l'écologie (fonctionnement des communautés et changements globaux; voir la figure 18.1).

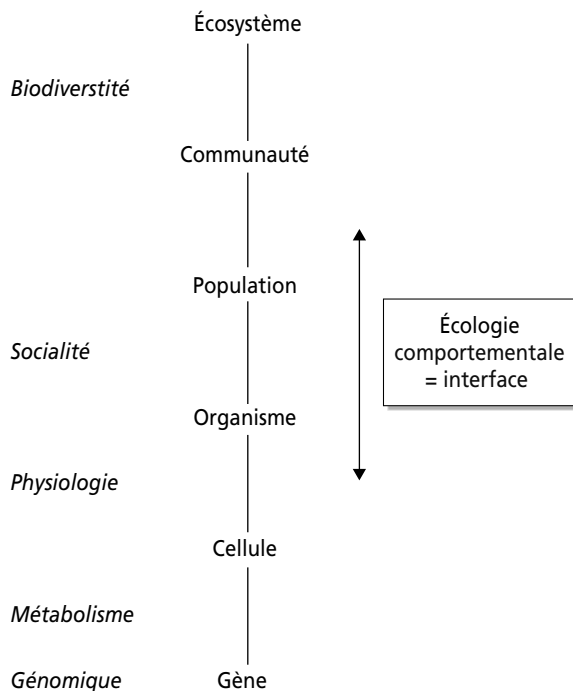


Figure 18.1 Un schéma de l'organisation du vivant. L'écologie comportementale est centrée autour des interactions entre individus au sein des populations. Schéma inspiré de Gilddon et Gouyon (1989).

LES GRANDES PHASES DE L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

Globalement, et d'une manière très simplificatrice, on peut dire que depuis qu'elle s'est constituée en une science clairement identifiée, l'écologie comportementale est passée par trois phases ayant duré chacune une dizaine d'années. Du milieu des années 1970 jusque vers le milieu des années 1980, l'écologie comportementale se développait principalement dans le domaine de l'**approvisionnement optimal**. Ensuite,

à partir de la fin des années 1980, les recherches les plus actives se sont tournées vers la **sélection sexuelle**. Enfin, depuis le milieu des années 1990, il s'est développé une approche plus mécaniste et l'on a vu apparaître au sein de cette communauté une branche nouvelle que l'on pourrait presque baptiser la *physiologie évolutive en incluant la cognition évolutive*. Alors que les deux premières phases situaient clairement leur centre d'intérêt au niveau des populations et des individus et de leurs interactions, la tendance mécaniste des années 1990 s'intéresse plus aux niveaux inférieurs de l'organisation du vivant (Figure 18.1). Compte tenu de la grande technicité nécessaire à la prise en compte des mécanismes physiologiques et cognitifs qui sous-tendent le comportement, la tentation pourrait être grande pour cette fraction de la communauté de perdre la perspective de l'individu et des interactions sociales, c'est-à-dire la perspective tournée vers les niveaux d'organisation supérieurs à l'individu. Si cette tendance devait se confirmer, cela impliquerait à terme la disparition de l'écologie comportementale. Cependant, une telle éventualité ne nous paraît pas constituer l'hypothèse la plus probable.

L'INFORMATION : UN THÈME RÉCURRENT

Au vu de cette histoire, la question que l'on est en droit de se poser aujourd'hui est celle de savoir quels sont les domaines de l'écologie comportementale qui seront porteurs dans les années à venir. Il nous semble que cet ouvrage peut apporter une indication possible pour répondre à cette question. Si l'on regarde l'ensemble du présent ouvrage, un thème revient de manière récurrente aux travers de divers chapitres : la plupart des chapitres ont conclu à l'importance capitale de l'**information**. Ce fut le cas dès les chapitres 5, 6 et 7 consacrés aux processus d'approvisionnement et de choix de l'habitat. Ce fut aussi le cas dans le chapitre 8 dédié à l'évolution de la dispersion. De nouveau, l'information est une notion latente à la plupart des approches développées dans les chapitres 9, 10 et 11 présentant les problèmes découlant de la sélection sexuelle, des régimes de reproduction et d'allocation dans le sexe de la progéniture. Enfin, ce fut bien évidemment le cas dans les chapitres 12 et 13 qui parlent de la socialité, et dans le chapitre 14 sur la communication. De nouveau, dans le chapitre 15 sur l'importance du comportement dans les interactions durables, les acteurs de ces interactions

font preuve d'une grande subtilité dans leur capacité à intégrer les informations venant de leur environnement. *Cela signifie que dans tous les grands domaines de l'approche comportementale, la question de l'information apparaît aujourd'hui comme centrale.*

LE VIVANT, UNE HISTOIRE D'INFORMATION

D'une manière plus générale, on peut considérer que *ce qui caractérise le vivant c'est, en fait, essentiellement l'information*, qu'elle soit génétique ou comportementale. Nous avons vu dans le chapitre 2 les ressemblances et différences existant entre la **transmission génétique** et la **transmission culturelle**. L'héritabilité de ces deux processus fait qu'ils constituent les deux grandes caractéristiques qui créent les conditions pour le processus de l'évolution. Concernant l'information génétique, Gildon et Gouyon (1989) ont insisté sur le fait que ce qui définit effectivement le gène, c'est l'information qu'il transmet, et non la séquence d'ADN qui n'est qu'un des avatars de cette information. Concernant la transmission culturelle, celle-ci repose de toute évidence sur l'information qui transite entre le démonstrateur (ou l'enseignant) et l'imitateur (ou l'élève). Nous avons vu à quel point cette information comportementale peut être de nature variée et prendre des formes très différentes selon les situations, allant de simples indices à de véritables signaux façonnés par la sélection naturelle. Mais l'information reste le ciment de la plupart des processus impliquant le comportement. C'est là à notre avis le message fondamental de cet ouvrage.

On peut donc tenter la prédiction que la question de l'information et ses conséquences en termes de transmission culturelle pourrait devenir un des thèmes structurant de l'écologie comportementale dans les années à venir. Ce thème se situe clairement au niveau du social, en d'autres termes, autour de l'individu dans son environnement, c'est-à-dire au niveau d'organisation du vivant qui est propre à l'écologie comportementale (Figure 18.1).

QUI DIT INFORMATION DIT COGNITION

Le thème de l'information fait intervenir l'importante question de la **cognition**, thème jusqu'ici ignoré de

l'écologie comportementale. Nous avons par exemple vu dans le chapitre 11 que les animaux pouvaient changer la sex-ratio de leur descendance en fonction de conditions extrêmement subtiles. Cela suggère que les animaux ont, d'une manière ou d'une autre, la capacité de détecter et de répondre de manière adaptative à des variations très subtiles de leur environnement. Cette question de la dimension cognitive de la notion d'information est pareillement sous-jacente à quasiment tous les chapitres de ce livre. Cependant, il est notoire qu'aucun de ces chapitres n'aborde clairement cette question cognitive. C'est là sans aucun doute un des grands défis de l'écologie comportementale dans les années à venir que d'intégrer cette importante dimension.

INFORMATION ET CONDITION DÉPENDANCE, DEUX CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU VIVANT

Étudier l'information conduit à se poser la question des conséquences importantes de la **condition dépendance** qui résulte du fait que les animaux extraient et intègrent un grand nombre d'informations sur leur environnement, et sur le fonctionnement social et démographique des populations à diverses échelles. Dans telle condition l'animal, répond en adoptant le comportement A alors que dans telle autre condition c'est le comportement B qui est adopté. De ce fait, une recherche centrée autour de l'information se situe d'une manière équilibrée à la charnière entre les approches mécanistes (infra-individuelles) et les approches plus ultimes, tournées vers les conséquences des comportements sur la survie et la reproduction de l'individu et les processus au niveau des populations et des communautés (niveau supra-individuel). Par exemple, le chapitre 16 a montré à quel point il est important que les spécialistes de l'évolution du comportement s'investissent dans les implications de leurs connaissances dans le domaine de la conservation. Nous n'en sommes qu'aux balbutiements dans ce domaine. Quasiment tous les chapitres de cet ouvrage ont des implications potentielles dans le domaine de la conservation.

Cette condition dépendance est liée à la notion même de compromis (*trade off* anglais). Cette notion qui constitue le propre du vivant est peut-être insuffisamment développée dans le présent ouvrage.

ÉVOLUTION DARWINIENNE ET ÉVOLUTION CULTURELLE

Enfin, en toile de fond à cette notion de l'information, se situe l'épineuse question de l'importance de l'évolution par **mutation et sélection culturelle** relativement à l'évolution par **mutation et sélection darwinienne** dont nous avons parlé dans les chapitres 2, 9 et 13. En fait, jusqu'à présent, la communauté des écologistes du comportement n'a fait qu'à peine effleurer la question du rôle des processus culturels dans l'évolution. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 9, les divers auteurs ne sont pas même

d'accord sur la définition de ce que l'on entend par culture. Ce n'est que tout récemment que certains auteurs ont insisté sur la nécessité que les modifications comportementales résultant de l'apprentissage soient durables pour que l'on puisse effectivement parler de processus culturel. Gageons que c'est là un des domaines d'avenir de l'écologie comportementale.

LECTURE COMPLÉMENTAIRE

Gildon C.J. et Gouyon P.H. – 1989, The units of selection. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 4, p.204-208.

Chaque entrée du glossaire, écrite en gras, est suivie de sa traduction anglaise, puis de la définition proprement dite. Des expressions françaises équivalentes susceptibles d'être rencontrées dans la littérature figurent ensuite. Lorsqu'il y a lieu, un renvoi est indiqué vers le chapitre qui développe la notion. Afin de faciliter la mise en relation des divers concepts, nous avons mis en gras les termes utilisés qui ont une entrée propre dans le glossaire.

Accouplement hors couple (*extra-pair copulation*; *EPC*). Désigne chez les espèces socialement monogames, l'accouplement d'un individu d'un sexe avec tout autre individu de sexe opposé autre que son partenaire social (accouplement illégitime).

Adaptation (*adaptation*). Ce terme peut désigner deux choses différentes. Un trait phénotypique fixé ou stabilisé au sein d'une population à travers le processus de sélection naturelle (état d'adaptation); le processus graduel d'ajustement des caractéristiques des organismes aux conditions du milieu sous l'effet de la sélection naturelle (mécanisme d'adaptation).

Agrégation (*aggregation*). Distribution des individus dans l'espace ou le temps de manière différente de celle prédite par la **distribution idéale libre**, c'est-à-dire qui ne résulte pas du seul effet des variations spatiales ou temporelles des ressources.

Allocation selon les sexes (*sex investment ratio*, *sex allocation*). Proportions de ressources parentales investies dans la progéniture mâle et femelle.

Altruisme (*altruism*). Comportement, *a priori* paradoxal d'un point de vue évolutif, qui à la fois diminue l'**aptitude** de celui qui le manifeste et augmente celle d'un ou de plusieurs de ses congénères. Un comportement apparemment altruiste au niveau des phénotypes peut s'interpréter comme une stratégie égoïste au niveau des gènes sous-tendant ce comportement. Alternativement, un comportement altruiste peut se maintenir s'il implique une réciprocité directe ou indirecte entre les protagonistes (altruisme réciproque). Voir **coopération**; **réciprocité**.

Amplexus (*amplexus*). Voir **gardiennage précopulatoire**.

Amplificateur (*amplifier*). Trait morphologique ou comportemental d'un individu dont la fonction est de faciliter l'évaluation de la condition de l'individu possédant ce trait. Contraire d'un atténuateur.

Analogie (*analogy*). Ressemblance entre deux traits présents chez des espèces distinctes procédant de l'action d'une même pression sélective sur des structures à l'origine différentes (phénomène de convergence évolutive). La ressemblance entre les silhouettes des poissons et celles des cétacés relève de l'analogie (homoplasie).

Anisogamie (*anisogamy*). Désigne une asymétrie dans la taille des gamètes chez une espèce à reproduction sexuée. Le sexe femelle produit un petit nombre de gros gamètes, généralement peu mobiles. Le sexe mâle, à l'inverse produit en grand nombre de petits gamètes très mobiles.

Aposématisme (*aposematism*). Désigne l'association chez certaines espèces entre des signaux visuels saillants et leur caractère non comestible qui résulte de leur toxicité ou de leur goût piquant, irritant ou désagréable pour un prédateur. De tels signaux d'avertissement conduisent les prédateurs à éviter ces proies potentielles. Plusieurs espèces peuvent arborer des signaux très voisins par convergence au sein d'une communauté d'espèces (**mimétisme müllérien**). D'autres espèces de la même communauté peuvent exploiter cette situation : tout en étant tout à fait comestibles, elles arborent des signaux très semblables aux espèces non comestibles, se protégeant ainsi de la prédation (mimétisme batésien). Voir **mimétisme**.

Apprentissage (*learning*). Processus par lequel le phénotype d'un individu, en incluant le comportement, est modifié par des **informations** acquises. Cet apprentissage peut se faire par **imitation**, **empreinte**, ou enseignement. Voir **culture**.

Approvisionnement (*foraging*). Ensemble des activités d'exploitation d'une ressource. Le terme est princi-

palement employé pour la recherche de nourriture mais peut s'appliquer à d'autres types de ressources : matériel de construction du nid, partenaires sexuels, etc.; le terme « affouragement », parfois rencontré, est une traduction maladroite qui *sensu stricto* signifie approvisionner en fourrage.

Approvisionnement centralisé (*central place foraging*).

Désigne une situation où le comportement d'approvisionnement s'organise en trajets aller-retour à partir d'un point fixe (nid, terrier, etc.). La ressource est amassée et transportée vers le lieu central au lieu d'être consommée sur son lieu de prélèvement. L'approche théorique de cette situation a donné lieu à une variante du théorème de la valeur marginale.

Approche comparative (*comparative approach*).

Démarche consistant à juger du caractère adaptatif d'un trait à travers la mise en évidence au niveau interspécifique d'une corrélation entre la valeur du trait et une variable écologique ou biodémographique. L'analyse des corrélations doit tenir compte des relations phylogénétiques entre espèces pour être valide d'un point de vue statistique.

Approche économique (*economic approach*).

Approche consistant à analyser l'aspect adaptatif d'un trait phénotypique à partir de l'estimation de ses **coûts** et de ses **bénéfices** en termes d'**aptitude**.

Aptitude phénotypique (*fitness* ou *individual fitness*).

Capacité d'un individu (ou capacité moyenne d'un phénotype) à produire des descendants matures, relativement aux autres individus de la même population et au même moment (voir aussi **valeur sélective**). N.B. : nous avons retenu le mot **aptitude** aux dépens des autres expressions plus souvent utilisées car : il correspond très exactement au mot *fitness*; et, comme *fitness*, il présente l'avantage d'être très concis.

Aptitude inclusive (*inclusive fitness*). Aptitude d'un individu calculée en tenant compte des conséquences de son comportement à la fois sur sa propre reproduction et sur la reproduction des congénères qui lui sont apparentés. Elle se mesure par le nombre de descendants matures directement issus de sa propre reproduction, diminuée des effets positifs ou négatifs de son environnement social (composante directe), et augmentée des effets positifs ou négatifs (pondérés par le coefficient de similarité génétique) que l'individu cause lui-même à son environnement social (aptitude globale).

Arène d'accouplement (*mating arena*). Emplacement où les mâles et les femelles d'une population se retrouvent pour l'accouplement. Voir aussi **lek**.

Armement (*armament*). Tout trait offensif ou défensif ayant évolué à travers un processus de sélection intrasexuelle. S'oppose à **ornement**.

Assistant (*helper*). Individus non reproducteurs (ou ayant échoué précocement dans leur tentative de reproduction) et qui aident un couple de congénères à se reproduire en les assistant dans l'élevage des jeunes. Le terme s'applique essentiellement aux vertébrés (oiseaux et mammifères). (aides; auxiliaires de reproduction).

Atténuateur (*attenuator*). Trait morphologique ou comportemental qui rend plus difficile l'évaluation d'une condition par un autre individu (contraire : amplificateur).

Attraction sociale (*social attraction*). Tendance à être attiré par la présence de congénères; par exemple lors du **choix** d'un habitat.

Audience (*audience*). Le ou les individus assistant à une interaction sociale sans y participer.

Autocommunication (*autocommunication*). Utilisation par un même individu de la différence entre les versions émises et reçues de son propre signal permettant d'extraire de l'information sur les conditions ambiantes. Le même individu est à la fois l'émetteur et le **récepteur**. Cas de l'écholocation ou de l'électrolocation.

Aversif au risque (*risk averse*). Jargon de la théorie de l'approvisionnement. L'expression est utilisée pour un individu qui évite l'alternative (parcelle ou proie) dont le bénéfice net est le plus incertain (variance du bénéfice plus élevée). Il est important de ne pas confondre cette utilisation de « risque » et celle qui se rapporte à un danger, comme par exemple un danger (risque) de prédation.

Badge ou étiquette (*badge*). Trait révélant le statut de l'individu qui le porte.

Bayésien (*bayesian*). En référence au théorème de Bayes qui permet la combinaison d'une information préalable à une information courante afin d'obtenir une estimation de la valeur d'un objet à la suite de l'événement d'échantillonnage.

Bénéfice (*benefit*). Tout gain exprimé en devise de conversion ou en **aptitude** qui est la conséquence d'un comportement ou d'un trait. (avantage).

Bénéfice direct ou indirect (*direct benefit* ou *indirect benefit*).

En **sélection sexuelle** :

– bénéfice direct : gain en **aptitude** découlant de la

qualité du partenaire sexuel ou parental affectant la viabilité immédiate de la progéniture;

– bénéfice indirect : gain en **aptitude** découlant aussi de la qualité du partenaire choisi mais qui se transmet génétiquement et qui ne sera effectif qu'à la génération à venir.

En **sélection de parentèle** :

– bénéfice direct : gain affectant la partie de l'**aptitude inclusive** qui concerne seulement l'**aptitude** de l'individu sans tenir compte de l'**aptitude** de la parentèle.

– bénéfice indirect : gain affectant la partie de l'**aptitude inclusive** qui se rapporte uniquement à l'**aptitude** de la parentèle.

Bluff (*bluff*). Utilisation d'un signal dont le niveau n'exprime pas une information honnête. Voir **tromperie**.

Brigand à deux bras (*two-armed bandit*). Mot issu du nom donné à certaines machines à sous des casinos américains où, après avoir inséré une pièce, le joueur doit choisir d'activer une des deux manettes afin de pouvoir gagner le gros lot. Il s'agit pour le joueur de deviner laquelle des deux manettes est la plus susceptible de le faire gagner.

Capacité cognitive (*cognitive ability*). Capacité d'un organisme de percevoir, acquérir, mémoriser et utiliser l'information extraite des caractéristiques de son environnement.

Capacité de charge (*carrying capacity*). Taille de population maximale que peut supporter un environnement. Souvent dénoté par le symbole *k* dans les modèles de dynamique des populations.

Choix (*choice*). Série d'alternatives disponibles à un animal à un moment donné. L'animal choisit dans la mesure où il adopte l'une des alternatives disponibles. Ce choix n'implique pas nécessairement un mécanisme conscient. En revanche, un choix non aléatoire implique d'une manière ou d'une autre une certaine prise d'information sur les diverses alternatives possibles. Voir **décision**.

Choix cryptique (*cryptic choice*). Capacité des femelles à contrôler, grâce à différents mécanismes internes (et donc cryptiques), les probabilités de fertilisation de leurs ovules par les spermatozoïdes de différents mâles.

Co-évolution (*coevolution*). Évolution conjointe de deux espèces à travers leurs influences respectives l'une sur l'autre. Par extension, on peut considérer que deux traits différents au sein d'une seule et même espèce co-évoluent si un changement dans

l'un de ces traits entraîne systématiquement un changement dans la valeur optimale de l'autre.

Colonialité (*coloniality*). Caractéristique des espèces dont la reproduction prend place au sein de territoires **agregés** dans l'espace et ne contenant pas d'autres ressources que les emplacements des nids. La colonialité implique que les reproducteurs doivent quitter leur lieu de reproduction pour aller chercher leur nourriture à l'extérieur de leur territoire.

Commodité (*commodity*). Toutes les ressources nécessaires à une activité donnée ainsi que l'ensemble des facteurs (conditions climatiques, la protection contre les prédateurs ou contre les aléas climatiques, etc.) susceptibles d'influencer le succès de cette activité.

Communauté (*community*). Assemblage des populations des différentes espèces qui coexistent au sein des écosystèmes dans l'espace et le temps.

Communication (*communication*).

Au sens large : utilisation d'une information émise (volontairement ou involontairement) par un individu (l'**émetteur**) vers un autre individu (le **récepteur**).

Au sens strict (communication vraie) : émission et réception d'un signal dont la fonction évolutive est d'influencer le comportement du récepteur. La communication est souvent envisagée comme une interaction entre seulement deux individus. Cependant, lorsqu'il y a une **audience**, on parle plutôt d'un **réseau de communication**.

Compétition spermatique (*sperm competition*).

Tout processus de compétition entre spermatozoïdes de mâles différents pour la fertilisation des ovules de la même femelle.

Compétition locale pour les partenaires sexuels (*local mate competition*). Compétition entre individus apparentés pour l'accès aux partenaires sexuels. Plus communément, il s'agit de compétition entre frères pour l'accès aux femelles.

Compétition locale pour les ressources (*local resource competition*). Compétition entre apparentés pour l'accès aux ressources. Il s'agit plus communément de compétition entre sœurs pour l'accès aux ressources nécessaires à la reproduction.

Compétition par exploitation (*scramble competition*). Diminution du gain individuel d'exploitation d'une ressource en conséquence exclusive de la consommation simultanée de la même ressource par d'autres individus, et en l'absence de toute interaction directe entre tous les individus exploitant la ressource.

Compétition par interférence (*interference competition*). Diminution du gain individuel d'exploitation d'une ressource attribuable aux interactions antagonistes entre compétiteurs.

Composante biodémographique (*life-history trait*). Composante des stratégies biodémographiques d'une espèce ou d'un phénotype. Par exemple, âge à la première reproduction, survie, fécondité, etc. Cette expression est préférable à « trait d'histoire de vie » qui est aussi employée mais qui n'a pas de sens en français.

Compromis (*trade-off*). Ajustement adaptatif des valeurs de deux caractères, ou plus, qui ne peuvent être optimisés simultanément.

Conflit (*conflict*). Interaction au sein de laquelle les intérêts des protagonistes diffèrent.

Conflit parent-progéniture (*parent offspring conflict*). Conflit dans lesquels sont impliqués les parents et leurs enfants (conflit parent-enfant).

Confusion (effet de) (*confusion*). Effet produit par l'adoption simultanée de nombreuses trajectoires imprévisibles par des proies lors de l'attaque d'un prédateur. L'effet de confusion réduit l'efficacité d'attaque du prédateur. Voir chapitre 12.

Consanguinité (*inbreeding*). Reproduction entre individus directement apparentés (endogamie). Opposé à non-consanguinité (*outbreeding*).

Conservateur (*conservative*). On dit qu'un test statistique est conservateur si les biais que l'on peut imaginer de par nos capacités d'estimer les paramètres impliqués vont à l'encontre de la prédiction testée.

Convergence évolutive (*convergence*). Voir **analogie**.

Coopération (*co-operation*). Action conjointe mutuellement bénéfique en termes d'**aptitude** pour les différents protagonistes. Voir : **altruisme**, si l'action a un **coût** pour l'acteur ; **réciprocité directe**, si les gestes **altruistes** s'échangent entre les mêmes individus ; **mutualisme**, si l'acteur et les récipiendaires bénéficient de chaque action de coopération.

Coopération locale entre mâles (*local mate enhancement*). Coopération entre frères pour accéder à des femelles.

Coopération locale pour les ressources (*local resource enhancement*). Coopération entre apparentés pour accéder aux ressources.

Courbe d'exploitation (*exploitation function*). Fonction décrivant le gain cumulé d'un animal exploitant une parcelle en fonction du temps écoulé.

Course aux armements (*arms race*). Phénomène de co-évolution antagoniste caractérisé par une escalade dans les moyens d'attaque et de défense des protagonistes au cours du temps ; en référence à la course aux armements nucléaires entre les États-Unis et l'Union soviétique durant la Guerre froide.

Coût (*cost*). Toute perte d'**aptitude** (éventuellement mesurée en **devise de conversion**) associée à un comportement ou à un trait. (Terme équivalent : désavantage).

Coût de la reproduction (*cost of reproduction*).

Ensemble des **coûts** directement associés à la reproduction. Ces **coûts** peuvent être mesurés en termes de diminution de la probabilité survie dans l'avenir ou de diminution du potentiel reproducteur résiduel.

Culture (*culture*). Pour un évolutionniste, c'est l'ensemble des conduites et informations propres à un groupe ou une population dont la transmission à travers les générations dépend d'interactions sociales (**imprégnation**, **imitation**, **apprentissage**, enseignement). La culture est donc l'ensemble des informations capables de modifier durablement le **phénotype**, informations acquises en dehors du système génétique. On ne parle de culture que si ces modifications socialement induites sont transmises entre les générations, verticalement ou obliquement. Dès lors, il existe une **héritabilité** des différences culturelles. Les variations culturelles donnent alors prise à la **sélection naturelle** car : (a) il existe des variations de culture ; (b) ces variations peuvent être sous l'influence de pressions de sélection ; et (c) les variations sont **héritables**. On peut alors parler d'évolution culturelle. Pour un évolutionniste la culture constitue donc un autre moyen de générer des différences hérissables et donc soumises à sélection.

Décision (*decision*). Processus non aléatoire conduisant à sélectionner l'une des alternatives disponibles lors d'une situation de **choix**. Le concept de décision n'implique pas forcément un processus conscient. En revanche, il implique une certaine prise d'information sur les alternatives disponibles. La théorie de la décision explore les facteurs cognitifs qui peuvent influencer la décision.

Démarche hypothético-déductive (*hypothetico-deductive approach*). Démarche consistant à poser une hypothèse et à en tirer des prédictions qui peuvent être soumises à un test **empirique**. L'absence de congruence entre les faits observés et les prédictions conduit au rejet de l'hypothèse.

Densité dépendance (*density dependence*). Lorsque l'**aptitude phénotypique** varie avec la densité. La forme de cette relation peut être soit négative, soit positive, soit en forme de cloche : l'**aptitude phénotypique** augmente tout d'abord avec la densité, puis au-delà d'un certain seuil l'**aptitude** diminue quand la densité augmente. Dans ce dernier cas, on dit qu'il y a un **effet Allee**. Lorsque la diminution de la densité d'une population a un effet délétère sur la capacité de cette population à croître, on parle de densité dépendance inversée.

Dépense parentale (*parental expenses*). Traduit la part de ressource parentale, en temps ou en énergie, investie dans les soins parentaux apportés à un ou plusieurs jeunes. La dépense parentale relative correspond à la fraction des ressources parentales allouée aux soins parentaux.

Déplacement de caractères reproductifs (*displacement of reproductive characters*). Suite à une divergence allopatrique entre deux populations, la moindre viabilité des hybrides peut conduire à un déplacement des caractères reproductifs, conduisant à l'accentuation des différences entre les deux formes dans les zones de contact. Le mécanisme de déplacement de caractères reproductifs n'intervient que lorsque l'isolement est devenu total, c'est-à-dire entre espèces distinctes. Le déplacement réduit les risques de gaspillage de gamètes dans des accouplements infertiles, et réduit les risques d'interférence entre espèces en rendant les signaux plus différenciés et donc plus efficaces. Voir **divergence allopatrique** et **sympatrique** et **processus de renforcement**.

Dérive génétique (*genetic drift*). Fluctuation aléatoire de la fréquence des gènes au cours des générations liée à un effet d'échantillonnage.

Déséquilibre de liaison (*linkage disequilibrium*). Dans une population, association non aléatoire d'allèles appartenant à des locus différents.

Désinformation (*disinformation*). Voir **tromperie**.

Devise de conversion (*currency*). Composante de l'**aptitude** utilisée comme valeur approximative pour comparer d'un point de vue adaptatif les conséquences de différentes stratégies sur l'**aptitude**. Cette variable doit donc être directement liée à l'**aptitude**. Voir figure 5.1 (devise d'échange; monnaie d'échange; devise de comparaison).

Dilution (effet de) (*dilution*). Réduction de la probabilité d'être la victime d'un prédateur du fait de la présence de victimes potentielles alternatives. La

probabilité d'être la victime au sein d'un groupe de n individus est $1/n$.

Dispersion (*dispersal*). Phénomène par lequel les individus s'éloignent de leur lieu de naissance (dispersion de naissance) ou de leur précédent lieu de reproduction (dispersion de reproduction).

Disposition (*disposition*). Capacité à réaliser une action, sans pour autant la réaliser (voir **Performance**).

Dissimulabilité (*excludability*). Une information dissimulable peut être cachée aux congénères. Une information non dissimulable ne peut être cachée aux congénères. Voir chapitre 12.

Distribution idéale despotique (*ideal despotic distribution*). Voir **distribution idéale libre**.

Distribution idéale libre (*ideal free distribution*).

Modèle définissant la distribution à l'équilibre d'une population d'individus dans un **habitat** hétérogène contenant plusieurs **parcelles** de qualités différentes. Le modèle de base considère que tous les individus ont la même capacité compétitive, connaissent parfaitement la **qualité** des parcelles de l'environnement (d'où le qualificatif idéal) et sont capables de se déplacer sans aucun coût entre les parcelles de cet environnement (d'où le qualificatif de libre). À l'équilibre, les individus ont tous la même **aptitude** moyenne quelle que soit la parcelle qu'ils exploitent. Il existe différents développements de ce concept. Par exemple, la distribution idéale despotique correspond à une **DIL** impliquant des individus de capacités compétitives différentes.

Divergence allopatrique (*allopatric divergence*). L'hypothèse de la divergence allopatrique suggère que les caractères d'isolement divergent par hasard au sein de populations séparées géographiquement à travers l'accumulation de différentes mutations, sous l'effet de pressions de sélection contrastées et/ou de la dérive génétique. Quand les deux formes se retrouvent en contact pour une raison ou une autre, la reconnaissance des partenaires peut avoir divergé au point que les deux formes ne se croisent plus. Voir **divergence sympatrique**.

Divergence sympatrique (*sympatric divergence*).

Selon ce mécanisme, les traits impliqués dans l'isolement reproductif de deux sous-espèces continuent à évoluer dans les zones de contact secondaire entre deux formes ayant entamé une divergence allopatrique. Les individus d'une forme qui ressemblent le plus à l'autre, ou qui ne discriminent pas entre les deux formes, risquent de s'apparier avec des individus de la forme opposée. Si de tels appariements hybrides produisent des descendants

moins viables, la sélection favorise les individus capables de différencier entre les deux formes. Voir **processus de renforcement et déplacement de caractères** reproductifs.

Échantillonnage vicariant (*vicarious sampling*). Le fait pour un individu d'acquérir de l'**information** à travers l'échantillonnage effectué par d'autres individus. Équivalent à **information publique**.

Économie dispersive (*dispersion economy*). Situation où, en absence de bénéfices, les coûts augmentent avec l'accroissement de la densité des congénères. L'**aptitude** est alors maximale lorsque la densité des individus est minimale.

Économie agrégative (*aggregation economy*). Situation où, en absence de coûts importants, l'**aptitude** d'un individu augmente avec l'accroissement de la densité des congénères. L'**aptitude** est alors augmentée par l'agrégation des individus. Voir **effet Allee**.

Effet Allee (*Allee effect*). Proposé par l'américain Warder Clyde Allee lorsque, à faible densité, la présence de congénères confère des **bénéfices**.

Effet maternel (*maternal effect*). Influence du phénotype maternel sur le phénotype des descendants; influence indépendante de la similarité génétique.

Effort de reproduction (*reproductive effort*). Quantité de ressources investie par un individu dans la production de progéniture viable.

Égoïsme (*selfishness*). Comportement dont le bénéfice se rapporte uniquement à l'acteur (par opposition à coopération ou altruisme).

Émancipation (*emancipation*). Phase du développement des jeunes marquée par la fin des soins parentaux.

Emballement (processus d') (*runaway process*). Processus de **co-évolution** entre un trait phénotypique chez un sexe et une préférence pour ce même trait chez le sexe opposé. Du fait que les descendants héritent à la fois du trait choisi et de la préférence pour ce trait, il en résulte une association entre ce qui est **héritable** dans le trait et ce qui est **héritable** dans la préférence, ce qui génère une **rétroaction** positive entre le trait et la préférence qui conduit à l'exagération du trait au-delà de la valeur qu'il devrait avoir s'il n'était soumis qu'à la sélection utilitaire.

Émergence (*emergence*). Voir **propriété émergente**.

Émetteur (*transmitter*). Individu qui émet un signal.

Empirisme (*empiricism*). Approche fondant la connaissance sur l'observation et l'**expérimentation**. S'oppose à l'approche théorique.

Empreinte (*imprinting*). Forme d'apprentissage massif, généralement limitée à une période précoce du développement, qui consiste en l'établissement d'un lien irréversible entre un individu et une configuration de stimuli. Le phénomène d'**empreinte** est notamment impliqué dans l'apprentissage du chant et dans l'orientation sociosexuelle chez les oiseaux.

Enclen au risque (*risk prone*). Qualifie un individu dont le comportement l'amène à privilégier l'option qui présente la variance la plus forte dans l'espérance des gains.

Enjambement (*crossing over*). Processus survenant au cours de la méiose au cours duquel les chromosomes d'une cellule diploïde échangent des fragments d'ADN. Ce processus assure la recombinaison du matériel génétique.

Entraînement sensoriel (*sensory drive*). Limitation de l'efficacité des signaux imposée par les caractéristiques de l'environnement physique ou social. Peut influencer toutes les étapes depuis la génération des signaux jusqu'à leur perception. Par exemple, sauf condition particulière, un **signal** de communication vert ne peut évoluer s'il doit s'exprimer dans un environnement où la couleur largement dominante du fond visuel est le vert.

Équilibre de Nash (*Nash equilibrium*). Au sein de la théorie des jeux, situation d'équilibre entre les fréquences des différentes stratégies assurant un gain identique à chaque joueur quelle que soit sa stratégie. Toute déviation unilatérale de l'équilibre d'un équilibre de Nash ne peut être que désavantageuse.

Espèce dichromatique (*dichromatic species*). Se dit d'une espèce où mâles et femelles arborent des couleurs différentes. Par extension, se dit des espèces où les mâles diffèrent des femelles sur un (ou plusieurs) trait(s) morphologique(s) (longueur et forme des phanères, etc.), par opposition à monochromatique où les sexes sont semblables en tout point. Dans ce cas on parle aussi de dimorphisme.

Espèce monochromatique (*monochromatic species*). Voir **Espèce dichromatique**.

État (*state*).

En communication, un état correspond à un signal perceptible en permanence – *e.g.* les plumages colorés et les odeurs corporelles persistantes. Voir **événement**.

En modélisation dynamique, l'état correspond à un facteur interne à l'animal (satiété, réserve énergétique, réserve spermatique etc.) qui exerce une influence sur sa prise de décision.

Eusocialité (*eusociality*). Mode d'organisation sociale particulier, rencontré par exemple chez plusieurs hyménoptères sociaux et les termites. Il se caractérise par l'existence de castes stériles assistant la reproduction des autres individus du groupe social.

Exigence ou **sélectivité** (*choosiness*). Tendance d'un individu à sélectionner ses partenaires sexuels sur la base de caractères phénotypiques particuliers.

Exigeant (*choosy*). Se dit du sexe qui exerce une sélection sur l'autre sexe. En général, ce sont les femelles qui exercent ce **choix** (sélectif).

Expérience, expérimentation (*experiment, experimentation*). Épreuve pratique consistant à manipuler une composante d'un phénomène pour en préciser l'influence. Toute **expérience** doit comporter un contrôle (ou témoin) servant de référence pour mesurer les effets des manipulations effectuées. Contrairement à une approche basée uniquement sur des corrélations, l'approche expérimentale permet de s'assurer que les effets observés résultent uniquement de la manipulation effectuée.

Exploitation (*exploitation*).

En rapport avec les **ressources**, se dit de l'acte d'utiliser une ressource.

En rapport avec les autres, se dit d'un acte qui profite de l'effort investit par un autre individu.

En **communication**, il s'agit de l'utilisation d'indices ou de signaux par un **récepteur** extérieur au détriment des acteurs. Voir **indiscrétion**.

Il peut aussi s'agir d'une relation sociale d'exploitation dans la mesure où un individu tire profit de l'investissement ou l'effort d'un ou de plusieurs autres. C'est le cas notamment dans les relations producteur-chapardeur.

Exploitation sensorielle (principe de l') (*sensory exploitation*). Principe expliquant l'évolution initiale d'un **signal** à partir d'une correspondance fortuite avec un biais sensoriel préexistant chez les **récepteurs**.

Facilitation sexuelle (*sexual facilitation*). Augmentation de l'activité sexuelle et reproductive induite par la présence d'autres individus.

Facilitation sociale (*social facilitation*). Intensification d'une activité induite par la présence d'individus de la même espèce engagés simultanément dans la même activité.

Finalité apparente. Voir **téléonomie**.

Fonction objective (*objective function*). Fonction maximisée par un individu à travers ses **choix**.

Fonction de coût (*cost function*). Fonction que devrait maximiser un individu de par ses **choix** pour maximiser son **aptitude phénotypique**. L'approche adaptationniste considère que, sous l'effet de la sélection naturelle, l'écart entre la fonction objective et la fonction de coût est généralement faible.

Fréquence dépendance (*frequency-dependence*).

Caractérise une stratégie dont le bénéfice dépend de sa proportion dans la population. La fréquence dépendance est positive lorsque le bénéfice augmente avec un accroissement de la proportion des individus utilisant cette stratégie. La fréquence dépendance est négative lorsque le bénéfice décroît avec une augmentation de la proportion d'utilisation de la stratégie.

Gardiennage du partenaire (*mate guarding*).

Tendance des individus d'un sexe (généralement les mâles) à maintenir une étroite proximité spatiale avec leur partenaire reproducteur, particulièrement pendant sa période fertile. Dans le cas du **gardiennage précopulatoire** ou **amplexus**, les mâles tendent à demeurer à proximité ou même à s'accrocher temporairement à une femelle jusqu'au moment où elle peut être fécondée. Une fois l'accouplement réalisé, le mâle cesse de garder la femelle. À l'inverse, dans le cas du gardiennage postcopulatoire, le mâle reste un certain temps près de la femelle après l'accouplement, ce qui a pour effet de limiter la capacité de la femelle à s'accoupler à nouveau et donc limite le risque de **compétition spermatique**.

Génome (*genome*). Ensemble de l'information génétique portée par un individu (Gouyon *et al.* 1997).

Dans un sens restreint : ensemble des gènes formant une unité fonctionnelle (génome mitochondrial, génome hérité d'une espèce ancestrale chez un individu polyploïde, etc.).

Génotype (*genotype*). Composition allélique du ou des loci étudiés chez un individu (Gouyon *et al.* 1997).

Goulot d'étranglement reproductif (*reproductive bottleneck*). Période pendant laquelle un nombre très restreint d'individus peut participer à la reproduction, ce qui tend à faire chuter la diversité génétique d'une population.

Habitat (*habitat*). Type de milieu présentant des caractéristiques plus ou moins favorables à la reproduction des organismes.

Handicap (principe du) (*handicap principle*). Principe visant à expliquer l'évolution de caractères extravagants *a priori* désavantageux (comme par exemple la queue du paon) dans un contexte de communication. La pleine expression du trait ne peut se produire que chez les individus de bonne qualité, seuls capables d'en supporter le coût. Ces traits constituent donc des signaux honnêtes de condition individuelle. Le coût élevé du trait scelle la fiabilité du signal.

Handicap dépendant de la condition (*condition-dependent handicap*). Handicap dont le degré d'expression augmente avec la condition de l'individu. Les mâles de plus faible condition ne développent pas, ou très peu, le handicap, même s'ils possèdent l'allèle correspondant. (Autre terme employé : Handicap épistatique).

Handicap fixe (*fixed handicap*). Cas où la pleine expression d'un handicap est codée par un seul allèle. Les individus possédant cet allèle expriment tous le handicap, mais les individus de faible viabilité sont plus pénalisés que ceux de forte viabilité. L'action de la sélection augmente la proportion des individus possédant une forte viabilité parmi ceux présentant le handicap et non chez les individus ne portant pas le handicap. En choisissant les partenaires avec le handicap, les individus sélectifs obtiennent plus souvent des « bons gènes » pour leur descendance. Il n'existe donc aucune corrélation entre le degré de développement du handicap et la qualité des individus.

Handicap révélateur (*revealing handicap*). Cas dans lequel tous les individus développent le trait initialement, quelle que soit leur qualité génétique. Mais au cours de la vie, l'ornement fonctionnant comme un handicap, il s'use et s'abîme en fonction de la capacité des individus à le maintenir en bonne condition. Les individus malades ou affaiblis auront plus de mal à maintenir le handicap. La propension à tomber malade dépendant de la qualité génétique, les individus qui choisissent leur partenaire sexuel en fonction de la qualité de l'ornement obtiendront un bénéfice indirect sous forme de bons gènes pour leur progéniture.

Harem (*harem*). Forme particulière de polygynie dans laquelle un mâle monopolise non pas un territoire mais un groupe de femelles qu'il défend contre les tentatives d'intrusion d'autres mâles. Le mâle et son harem mènent généralement une existence nomadique.

Héritabilité (*heritability*). Pour un généticien, c'est la part de la variabilité interindividuelle dans l'expression d'un trait due à des différences génétiques. Comme il est quasiment impossible d'éliminer tous les effets non génétiques, l'héritabilité peut être définie d'une manière plus utile en écologie comportementale, en disant que c'est l'hérédité des différences. Une telle définition est plus adaptée à l'approche évolutionniste car ce qui compte pour la sélection naturelle, c'est la partie des différences entre les individus qui est transmise d'une génération à l'autre. De plus, elle ne réduit pas la transmission des caractères à la seule génétique en incluant l'hérédité culturelle.

Homogamie (*homogamy*). Désigne au sein d'une population une ressemblance (homogamie positive) ou une dissemblance (homogamie négative) entre partenaires sexuels significativement différente de ce qui serait attendu sous l'hypothèse d'un appariement aléatoire des individus.

Homologie (*homology*). Rapport de ressemblance entre deux ou plusieurs espèces différentes attribuable à leur parenté phylogénétique. Les traits de deux ou plusieurs espèces sont dits homologues s'ils ont été hérités au départ d'un ancêtre commun puis se sont transformées dans des lignées séparées. À ce titre, l'aile des oiseaux, les nageoires pectorales des poissons et les pattes antérieures des tétrapodes constituent des structures homologues (opposé à *analogue*).

Honnête (*honest*). Qualifie un signal qui véhicule une information fiable au sujet de l'état d'un individu, de ses intentions, de son statut ou de sa qualité. Voir **handicap (principe du)**.

Horizon temporel (*time horizon*). Espace de temps borné dont dispose un animal pour accomplir une activité donnée. La durée de l'horizon temporel dépend du contexte. Il peut varier de quelques heures pour un prédateur diurne qui doit chaque jour acquérir une certaine quantité d'énergie avant la nuit, jusqu'à plusieurs semaines pour un individu à la recherche d'un partenaire reproducteur en début de saison de reproduction.

Hormone (*hormone*). Substance chimique fabriquée par un organe appelé glande endocrine et qui, une fois libérée dans le sang, a un effet sur d'autres cellules de l'organisme, appelées cellules cibles. L'action de l'hormone sur les cellules cibles implique l'intervention d'un récepteur spécifique de l'hormone en question.

Hybridation (*hybridization*). Croisement entre deux espèces différentes.

Hypothèse (*hypothesis*). Proposition résultant d'une observation ou d'une déduction logique dont la validité est soumise au contrôle de l'**expérience**. L'hypothèse repose sur un certain nombre de **pré-supposés**.

Identique par filiation (*identical by descent*). Deux gènes peuvent être identiques pour diverses raisons liées à leur histoire. Ils sont dits identiques par filiation lorsqu'ils sont la copie du même gène ancestral récent. Par exemple, deux frères ont en moyenne 50 % de leurs gènes identiques par filiation car ils résultent d'une copie des gènes de leur père ou de leur mère. La similarité des gènes entre les chimpanzés et les humains ne correspond pas à une identité par filiation récente.

Imitation, Copiage (*imitation, copying*). Action consistant à reproduire le comportement ou le **choix** (**habitat**, partenaire sexuel) d'un autre individu d'imitation d'habitat. Intervient notamment dans les processus d'**apprentissage**.

Imitation sexuelle (*mate copying*). Le fait qu'un individu naïf copie le **choix** de partenaire sexuel d'un congénère Voir **information publique**.

Imitation d'habitat (*habitat copying*). Le fait qu'un individu copie le **choix** d'habitat d'un autre individu Voir **information publique**.

Investissement parental (*parental investment*). L'investissement parental est défini d'après les conséquences des soins parentaux sur l'**aptitude** des parents. La dépense qu'ils effectuent peut en effet avoir diverses conséquences pour leur survie et leur reproduction, à court, moyen ou long terme. L'investissement parental est donc défini comme toute dépense parentale qui est bénéfique pour la progéniture aux dépens des chances du parent de se reproduire dans l'avenir (Trivers 1972). Cet investissement se mesure au travers des coûts de reproduction. Voir **soins parentaux** et **régime d'appariement**.

Immunocompétence (*immunocompetence*). Ensemble des capacités du système immunitaire d'un individu lui permettant de lutter contre des agents pathogènes extérieurs. En l'absence de précision, il s'agit d'un terme générique qui englobe les diverses composantes de l'immunité.

Indice (*cue*). Désigne tout élément renseignant sur l'état d'un individu ou de l'environnement dont le design n'a pas été façonné par la sélection naturelle

dans un contexte de communication, par opposition à **signal**.

Indiscrétion (*eavesdropping*). Dans le contexte de la communication, comportement d'un **récepteur** qui extrait de l'information à partir des signaux ou indices émis lors d'une interaction à laquelle il ne participe pas.

Information (*information*). Contenu sémantique d'un signal ou d'un indice. L'information permet une réduction dans le niveau de l'incertitude de l'observateur au sujet d'un objet, d'une composante de l'environnement, ou de l'état, de la qualité ou des intentions d'un **émetteur**. La valeur de l'information réside dans le fait qu'elle permet de prédire l'**aptitude** de celui qui la détient dans telle ou telle alternative. On dit qu'un individu possède plus d'information qu'un autre s'il a effectué plus de mesures indépendantes de la même grandeur qu'un autre individu – ou observé le résultat de la mesure effectuée par d'autres.

Information courante (*current information*). Toute information directement issue d'un événement d'échantillonnage. Tirer un as de cœur d'un jeu de carte dont la composition exacte est inconnue constitue une information courante.

Information préalable (*prior information*). Information à propos d'un environnement qui précède un événement d'échantillonnage. Par exemple, le fait de savoir que tous les jeux de cartes complets contiennent quatre as est une information préalable.

Information privée (*private information*). Par opposition à information publique, désigne une information dont dispose un individu mais qui n'est pas disponible aux autres. Le goût d'un aliment, par exemple, est une information privée.

Information publique (*public information*). Par opposition à information privée, désigne une information au sujet de la qualité d'une ressource qui est acquise à partir de la performance des congénères. Le nombre de proies découvertes dans une parcelle peut être une information publique.

Intentionnalité (*intentionality*). Se dit d'un **signal**, c'est-à-dire d'un comportement qui possède les caractéristiques attendues d'un comportement dont la fonction adaptative est de communiquer. À ne pas confondre avec l'intention consciente d'un acteur.

Intensité de la sélection (*intensity of selection*). Au sein d'une population donnée, différence entre la valeur moyenne d'un trait après et avant sélection divisée

par l'écart type de la distribution du trait dans la population avant sélection.

Interaction durable (*intimate interaction*). Toute interaction entre des individus d'espèces différentes qui se maintient dans le temps. Exemple : parasitisme, mutualisme, symbiose, etc.

Intérêt (*interest*). Lié à la notion de **bénéfice** en termes d'**aptitude phénotypique**.

Isogamie (*isogamy*). Production de gamètes de taille identique par les deux sexes.

Itéropare (*iteroparous*). Qualifie une espèce dont les individus se reproduisent plusieurs fois au cours de leur vie (opposé à **sémelpare**).

Lek (*lek*). Agrégation des territoires de parade nuptiale des mâles (en règle générale, les territoires ne possèdent aucune ressource susceptible d'intéresser les femelles). Le terme désigne à la fois le lieu de l'agrégation et le régime de reproduction correspondant.

Lek caché (hypothèse du) (*hidden lek*). Chez certaines espèces socialement monogames, arènes situées au sein des colonies où se déroulent des copulations hors couple. Le lek est alors « caché » derrière la monogamie sociale. Par extension, l'intérêt d'avoir accès à des copulations hors couple a été invoqué pour expliquer la genèse d'agrégations de couples reproducteurs.

Manipulation (*manipulation*). Altération du phénotype d'un hôte induite par un parasite et résultant en une augmentation de l'**aptitude** du parasite aux dépens de celle de l'hôte.

Mensonge (*lie*). Voir **tromperie**.

Métapopulation (*metapopulation*). Ensemble de **populations** plus ou moins connectées entre elles par la **dispersion**, soumises à extinction récurrente et pouvant être colonisées par des propagules venant d'autres populations appartenant à cette métapopulation. Voir **population**.

Migration (*migration*). Mouvement aller-retour d'animaux entre une zone de reproduction et une zone d'hivernage. Désigne en génétique des populations le flux de gènes entre sous-populations d'une même métapopulation.

Mimétisme (*mimicry*). Phénomène de convergence évolutive augmentant la ressemblance entre (a) un individu et le substrat sur lequel il vit et (b) un individu et les membres d'une autre espèce. Mimétisme agressif : forme de similarité par laquelle un prédateur (ou un parasite) bénéficie de sa ressemblance

avec sa proie (ou son hôte) ou avec une autre espèce que la proie (ou l'hôte) ne juge pas dangereuse. Mimétisme müllérien : phénomène de convergence morphologique au sein d'une communauté d'espèces vénéneuses ou toxiques d'origines phylogénétiques différentes. Voir **aposématisme**.

Mimétisme batésien : phénomène de convergence au cours duquel l'apparence d'une espèce non toxique et non vénéneuse rejoint celle d'une espèce toxique ou vénéneuse avec laquelle elle vit en sympatrie.

Monogamie sociale (*social monogamy*). Régime d'appariement consistant en l'association d'un seul mâle avec une seule femelle au cours d'un ou plusieurs épisodes de reproduction et impliquant le plus souvent un certain degré de coopération dans les soins parentaux. N'implique pas forcément une fidélité sexuelle entre partenaires.

Monogamie génétique (ou **monogamie stricte**) (*genetic monogamy*). Régime monogame accompagné d'une fidélité sexuelle absolue entre partenaires.

Motivation (*motivation*). Disposition à manifester un comportement sous l'effet de l'interaction entre des mécanismes internes (physiologie, hormones, horloge interne, etc.) et des déclencheurs externes (événement climatique, luminosité, présence de nourriture, présence d'un partenaire sexuel).

Mutualisme (*mutualism*). Forme d'**interaction durable** assurant un bénéfice net aux deux protagonistes. Le terme « symbiose », souvent utilisé en lieu et place du terme mutualisme, est plus approprié pour désigner des interactions mutualistes obligatoires où les protagonistes ne peuvent survivre l'un sans l'autre.

Néodarwinisme (*neodarwinism*). Synthèse conceptuelle amorcée au milieu du XX^e siècle consistant à incorporer au sein de la théorie initialement formulée de Darwin les données modernes de la génétique, de la biologie du développement, de la paléontologie et de la systématique; aussi appelée Nouvelle Synthèse.

Nidicole (*altricial*). Se dit de poussins présentant une longue phase de dépendance au nid, par opposition aux poussins précoces ou **nidifuges** qui, eux, quittent le nid rapidement après l'éclosion.

Nidifuge (*precocial*). Voir **Nidicole**.

Norme de réaction (*reaction norm*). Ensemble des phénotypes pouvant être obtenus à partir d'un seul **génotype** dans une gamme d'environnements.

L'étendue de la norme de réaction illustre la plasticité phénotypique.

Œstrus (*œstrus*). Période de réceptivité et de fécondité des femelles chez les mammifères.

Ontogenèse (*ontogeny*). Ensemble des processus de développement et de maturation du comportement prenant place au cours du développement post-embryonnaire et se poursuivant éventuellement jusqu'à l'atteinte de la maturité.

Optimal (*optimal*). Qualifie l'option comportementale la plus favorable en termes de maximisation de l'**aptitude phénotypique**.

Optimalité simple (*simple optimality*). Approche formelle visant à identifier l'option comportementale la plus favorable en termes de maximisation de l'**aptitude phénotypique**. S'applique aux cas où les bénéfices d'une stratégie ne dépendent pas de sa fréquence dans la population. Voir **théorie des jeux**.

Optimisation (principe d') (*optimisation*). Principe qui consiste à considérer que les traits phénotypiques tendent sous l'effet de la sélection naturelle vers des valeurs optimales en terme de maximisation de l'**aptitude phénotypique**. Ce principe est utilisé pour générer des prédictions qui peuvent ensuite être éprouvées **expérimentalement**.

Ornement (*ornament*). Caractère sexuel secondaire ayant évolué à travers un processus de sélection intersexuelle. S'oppose à **armement**.

Paradoxe du lek (*lek paradox*). Le concept de lek présuppose qu'il existe une hétérogénéité génétique des mâles dans la population et que les mâles sélectionnent les mâles de meilleure qualité. Or, si l'accès des mâles à l'accouplement dépend de leur qualité génétique, les meilleurs gènes devraient augmenter en fréquence dans la population au fil des générations jusqu'à fixation. À ce stade, tous les mâles sont devenus équivalents d'un point de vue génétique et il n'existe plus aucune pression de sélection pour maintenir le lek. La solution de ce paradoxe est à rechercher dans les mécanismes qui maintiennent l'hétérogénéité génétique des mâles. (paradoxe des bons gènes).

Paradoxe du grégarisme (*aggregation paradox*). Paradoxe résultant du fait que l'avantage sélectif d'être en groupe conduit la taille du groupe à croître jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'avantage à être en groupe.

Parasite (*parasite*). Espèce dont l'existence dépend étroitement de son association avec une autre espèce

dont elle réduit la viabilité. Voir **interaction durable**. L'essentiel du cycle de vie du parasite se déroule en général en liaison étroite avec un hôte, qui, en quelque sorte, fournit à lui tout seul le gîte et le couvert. On distingue les endoparasites qui vivent à l'intérieur de l'hôte des ectoparasites qui se logent à la surface du corps de l'hôte.

Parasitisme de ponte (*brood parasitism*). Stratégie de reproduction qui consiste à pondre ses œufs dans le nid d'un hôte non apparenté afin d'en exploiter les soins parentaux. Peut être intra- ou interspécifique.

Parasitoïde (*parasitoid*). Insectes parasites dont le stade larvaire se développe à l'intérieur d'un hôte dont il exploite les ressources. L'émergence de l'adulte hors de l'hôte implique généralement la mort de ce dernier.

Parcelle (*patch*). Zone homogène contenant des ressources (ou portion d'habitat) dont les limites physiques sont accessibles, et qui est séparée de zones semblables par des espaces où la disponibilité des ressources (ou l'habitat) est moins favorable. Le concept de distribution parcellaire (*patchy distribution*) renvoie à un environnement hétérogène discret au sein duquel les ressources sont concentrées dans différentes parcelles.

Partage d'information (*information sharing*).

L'**information** est dite « partagée » au sein d'un groupe quand tous ses membres possèdent la même **information** à propos d'une ressource. Voir **information publique** et **dissimulabilité**.

Patron (*pattern*). Configuration, aspect d'ensemble d'un phénomène. Un patron est généré par un processus, mais il est la plupart du temps difficile, voir impossible, d'inférer les processus à partir des patrons, car différents processus peuvent conduire au même patron (pattern).

Performance (*performance*). Niveau de réalisation d'une activité. Voir **disposition**.

Période de réceptivité (*receptive period*). Période pendant laquelle un individu est physiologiquement disposé à s'accoupler. À l'inverse, on parle de période de non-réceptivité ou période réfractaire (*non-receptive period* ou *time out*) pour désigner l'intervalle pendant laquelle un individu n'est physiologiquement pas disposé à s'accoupler.

Phénotype (*phenotype*). Caractéristiques d'un organisme qui résultent de l'interaction entre son **génotype** et l'influence de l'**environnement** dans lequel il s'est développé. Voir **phénotype étendu**.

Phénotype étendu (*extended phenotype*). Manifestation du phénotype d'un organisme à l'extérieur de son propre corps. Ainsi les termitières, les nids d'oiseaux et les toiles d'araignées sont des phénotypes étendus. Au sein d'une interaction hôte-parasite, le génotype du parasite est souvent capable de prolonger son expression dans le phénotype de l'hôte, à travers diverses altérations physiologiques. Voir **manipulation**.

Phéromone (*pheromone*). Molécules sécrétées vers l'extérieur de l'organisme par des glandes exocrines, et qui facilitent la communication entre individus. Celles qui sont détectées entre espèces sont les substances allélochimiques, réparties entre allomones ou allohormones qui bénéficient à l'émetteur, et kairomones qui bénéficient au **récepteur**.

Pigment (*pigment*). Molécule qui, en absorbant certaines longueurs d'ondes du spectre visible et en transmettant les autres, est à la base des couleurs.

Plasticité phénotypique (*phenotypic plasticity*). Capacité d'un génotype donné à produire différents phénotypes selon l'environnement dans lequel il s'exprime. Voir **norme de réaction**.

Pléiotropie (*pleiotropy*). Capacité d'un seul et même gène à influencer différents caractères phénotypiques fonctionnellement indépendants.

Polyandrie (*polyandry*). Régime de reproduction consistant en l'association d'une femelle avec plusieurs mâles au cours d'une saison de reproduction. Dans la plupart des cas, les mâles assurent alors l'essentiel des soins parentaux.

Polygénique (*polygenic*). Qualifie un trait phénotypique dont le déterminisme génétique implique plusieurs gènes.

Polygynie (*polygyny*). Régime de reproduction caractérisé par la reproduction d'un mâle avec plusieurs femelles, alors que chaque femelle ne se reproduit qu'avec un seul mâle. Au cours d'une même saison de reproduction, un mâle peut s'associer avec plusieurs femelles simultanément (polygynie simultanée) ou successivement (polygynie séquentielle). Au sein des régimes polygynes, les soins parentaux sont généralement assurés par les femelles.

Population (*population*). Groupe d'individus ayant une plus forte probabilité de se reproduire entre eux qu'avec d'autres individus de la même espèce.

Population viable (*viable population*). Taille minimale d'une population permettant d'en assurer la pérennité. Voir **viabilité**.

Prédateur (*predator*). Organisme se nourrissant de proies animales (prédateur carnivore) ou végétales (prédateur herbivore).

Prédiction (*prediction*). Résultat prédit par une hypothèse (ou une théorie). Une prédiction n'a de valeur que dans la mesure où l'on peut la tester, c'est-à-dire chercher à la mettre en défaut, et si elle permet de différencier clairement deux hypothèses (ou théories).

Préférence de compatibilité (*compatibility preference*). Préférence d'un partenaire sexuel fondé sur sa compatibilité avec l'individu qui le choisit.

Préférence directionnelle (*directional preference*). Lors du **choix** d'un partenaire, préférence systématique en faveur d'une certaine direction dans la gamme de variation d'un trait (préférence pour les individus plus grands, plus vieux, etc.).

Préférence partielle (*partial preference*). Désigne dans le contexte du modèle du régime optimal, la consommation occasionnelle de proies non profitables.

Prestige social (*prestige*). Voir **réciprocité indirecte**.

Présumé (*assumption*). Condition implicite accompagnant une hypothèse ou un modèle. À ne pas confondre avec l'hypothèse elle-même. Contrairement à un postulat, un présumé peut être remis en cause. Le terme de « prémisses » est équivalent à présumé, mais nous avons préféré ce dernier dans la mesure où son étymologie correspond exactement au concept : supposition faite *a priori* (postulat, prémisses).

Prévalence (*prevalence*). Rapport du nombre de cas constatés pour un phénomène à l'effectif d'une population donnée. La prévalence d'un parasite dans une population donnée correspond à la proportion d'individus infectés.

Prévisibilité (*predictability*). Une quantité est prévisible dans le temps (ou dans l'espace), si sa mesure à un instant (lieu) donné permet de prédire, avec une certaine marge d'erreur, sa valeur à n pas de temps plus tard (à une distance n). La prévisibilité est mesurée par le coefficient d'autocorrélation qui peut varier de -1 à 1 .

Principe du handicap. Voir **handicap**.

Processus (*process*). Un ensemble de phénomènes reliés dans une chaîne causale. Voir aussi **patron**.

Processus d'emballlement (*runaway process*). Voir **emballlement**.

Profitabilité (*profitability*). Rapport entre le contenu énergétique d'une proie et son temps de manipulation incluant l'ingestion.

Proie (*prey*). Organisme vivant (animal ou végétal) dévoré par un animal, le **prédateur**.

Promiscuité sexuelle (*promiscuity*). Régime de reproduction au sein duquel au cours d'une même saison de reproduction, à la fois les mâles et les femelles s'accouplent avec plusieurs partenaires.

Propriété émergente (*emergent property*). Propriété d'un ensemble qui ne peut être déduite des propriétés individuelles de ses constituants.

Prospection (*prospecting*). Action consistant à visiter des sites sans en exploiter directement la ressource principale. Un prospecteur est par exemple un individu présent sur un site de reproduction potentiel de son espèce dans lequel il ne se reproduit pas pendant la saison en cours.

Protocole (*experimental design*). Plan réglant l'organisation d'une **expérience**, ou d'une prise de données sur le terrain.

Proximal (*proximate*). Qui se rapporte aux causes immédiates (physiologiques et neurologiques) des comportements. Opposé à **ultime**.

Qualité d'un environnement (*habitat suitability*). La qualité d'un environnement se définit comme l'espérance de l'**aptitude** des individus s'y installant. Cette qualité comporte deux composantes : la qualité intrinsèque de l'**habitat** (*habitat quality*) qui correspond à l'**aptitude** attendue en l'absence d'autres congénères, et l'environnement social qui fait intervenir toutes les interactions entre congénères, qu'elles soient positives (**effets Allee**) ou négatives (**compétition**).

Récepteur (*receptor*). Voir **émetteur**.

Réciprocité indirecte (*indirect reciprocity*). Selon la théorie du prestige social, qui constitue une extension du principe du handicap, l'acte altruiste peut être vu, de par le coût qu'il implique, comme un signal honnête de qualité individuelle. De ce fait, à travers leurs actes altruistes, les individus peuvent acquérir un prestige social qui a pour effet d'augmenter la probabilité de bénéficier eux-mêmes d'un acte altruiste dans le futur. La réciprocité est indirecte dans la mesure où ce ne sont pas nécessairement les mêmes individus qui reçoivent les bénéfices de l'acte altruiste initial et qui se montrent altruistes par la suite. Voir **prestige social**.

Renforcement (processus de) (*reinforcement*).

Dans le contexte de l'évolution, suite à une divergence allopatrique entre deux populations, la moindre viabilité des hybrides conduit à un renforcement des caractères reproductifs, menant à l'accentuation des différences entre les deux formes dans les zones de contact. Pendant ce processus de renforcement, il existe toujours des flux de gènes entre populations car l'isolement n'est pas complet quand les populations en cours de divergence rentrent en contact. La divergence se renforce par l'effet d'une sélection en défaveur des hybrides. Voir **déplacement de caractère reproductif** et **divergence allopatrique et sympatrique**.

Dans le contexte de l'apprentissage, le terme renforcement fait référence à l'effet que peut avoir la conséquence d'un geste sur la probabilité qu'il soit répété. Le renforcement peut être positif, s'il augmente la probabilité de répétition ; ou négatif, s'il diminue cette même probabilité.

Régime d'appariement (ou **régime de reproduction**) (*mating system*). Ce terme désigne tout à la fois la manière dont les individus d'une espèce ou d'une population ont accès à leurs partenaires reproducteurs, le nombre de partenaires sexuels avec qui ils interagissent au sein d'une saison de reproduction, la durée des liens sociaux entre partenaires reproducteurs, et l'implication relative de chaque sexe dans les soins parentaux.

Règle du bilan énergétique (*energy budget rule*). Dans le contexte de l'**approvisionnement**, il s'agit de la règle selon laquelle un animal qui est en déficit énergétique devrait être **enclin au risque** alors que lorsque le budget est largement positif il devrait être **aversif au risque**.

Repasse (*play back*). Se dit d'**expériences** dans lesquelles on repasse dans la nature un enregistrement de sons d'une espèce de façon à en extraire des **informations** sur l'espèce concernée (capture au filet, territorialité, agressivité, etc.).

Réplication (*replicator*). Toute entité capable de répliquer. Désigne principalement les gènes.

Réplication (*replication*).

Sens statistique : répétition d'un traitement **expérimental** sur un nouveau groupe de sujets ou d'une analyse corrélationnelle sur un nouveau jeu de données.

Sens biologique : processus par lequel un gène génère une copie de lui-même.

Réponse à la sélection (*selective response*). Le fait qu'une forte pression de sélection se traduit ou

non en des variations de fréquences de gènes dans la population.

Reproduction communautaire (*cooperative breeding*). Désigne un mode particulier d'organisation sociale au sein de laquelle des individus non reproducteurs assistent d'autres individus du groupe à se reproduire, notamment en prodiguant des soins à la progéniture.

Réseau de communication (*communication network*). Voir **communication**.

Ressource (*resource*). Élément d'origine biotique ou abiotique présent dans l'environnement en quantité limitée et dont l'exploitation contribue à augmenter l'**aptitude phénotypique** des individus d'une population.

Ressource limitante (*limiting factor*). La principale ressource qui limite l'accroissement d'une population. Voir **capacité de charge**.

Retour sur investissement (*fitness return, fitness payoff per unit of investment*). Augmentation de l'**aptitude phénotypique** résultant de l'investissement dans une activité donnée.

Rétroaction (*feed back*). Action en retour d'un processus sur la cause (ou une des causes) de son déclenchement. Une rétroaction peut être positive ou négative.

Sélection de parentèle (*kin selection*). Processus de sélection s'exerçant en vertu des conséquences du comportement d'un individu sur la survie et/ou la reproduction d'autres individus qui lui sont génétiquement proches. Voir **Aptitude inclusive**.

Sélection diversifiante (*diversifying selection*). Pression de sélection favorisant au sein d'une population les phénotypes les plus extrêmes. La sélection diversifiante tend à augmenter la variance de la distribution d'un trait dans une population.

Sélection intrasexuelle (*intrasexual selection*). Sélection d'un caractère en vertu de l'avantage qu'il procure lors d'une compétition directe entre individus d'un même sexe pour accéder aux gamètes de l'autre sexe. Cette compétition directe peut s'effectuer par exploitation ou par interférence. Voir **armement**.

Sélection intersexuelle (*intersexual selection*). Sélection d'un caractère en vertu de l'avantage qu'il procure lors d'une compétition indirecte entre individus d'un même sexe pour accéder aux gamètes de l'autre sexe. Cette compétition est dite indirecte

du fait qu'elle est arbitrée par les **choix** effectués par les individus de sexe opposé. Voir **ornement**.

Sélection naturelle (*natural selection*). Processus de tri entre variants phénotypiques en fonction de leurs capacités à survivre et à produire une descendance féconde. Le processus de sélection naturelle ne peut s'enclencher que lorsque trois conditions sont simultanément remplies : (a) l'existence d'une variation sur un trait ; (b) l'existence d'une variation concomitante au trait en terme d'**aptitude phénotypique** ; (c) l'existence d'une **héritabilité** du trait. La **réponse à la sélection** consiste en un changement des fréquences alléliques à l'intérieur d'une génération ou entre deux générations. Le processus de sélection naturelle sous-tend l'adaptation des organismes au milieu. On distingue couramment deux sous-processus : la sélection utilitaire et la sélection sexuelle.

Sélection sexuelle (*sexual selection*). Processus de tri entre variants phénotypiques en vertu de leur accès différentiel aux partenaires sexuels. La sélection sexuelle est invoquée pour expliquer l'évolution des caractères sexuels secondaires.

Sélection sexuelle par course-poursuite (*chase-away sexual selection*). Processus en boucle répétitive par lequel l'évolution des traits mâles et de la préférence des femelles co-évoluent en permanence par **exploitation sensorielle** et par résistance des femelles à ces stimuli : si un trait auquel les femelles sont sensibles apparaît chez des mâles, par mutation par exemple, ceux-ci sont préférés par les femelles. Cependant, il y a peu de chances pour que l'apparition de ce trait soit liée à la qualité génétique des mâles. De ce fait, les femelles en choisissant des mâles ayant le trait en question ne choisissent pas les meilleurs mâles et leur **aptitude** diminue. Cela crée une pression de sélection en faveur des femelles qui ignorent ce trait (ces femelles sont dites résistantes à ce trait). Cela diminue l'attractivité des mâles chez qui la sélection va alors continuer à exagérer le trait en question.

Sélection utilitaire (*utilitarian selection*). Processus de tri entre variants phénotypiques en vertu de leur capacité différentielle à survivre et être fécond (indépendamment de l'accès aux partenaires sexuels).

Sémelpare (*semelparous*). Espèce dont les individus se reproduisent une seule fois au cours de leur vie, généralement de manière massive.

Sex-ratio (*sex-ratio*). Rapport numérique du nombre de mâles et de femelle. Peut être définie au niveau d'une population, ou au niveau de la progéniture

d'un seul individu. Généralement mesurée par le nombre de mâle divisé par le nombre de femelles.

Sex-ratio opérationnelle (*operational sex-ratio*). La sex-ratio effective au moment de la reproduction, c'est-à-dire le rapport numérique du nombre de mâles au nombre de femelles disponibles pour la reproduction à un moment donné.

Signal (*signal*). Tout trait ou comportement dont la fonction adaptative est de transmettre une information.

Socialité (*sociality*). Tendance des organismes à vivre en groupe avec leurs congénères.

Société (*society*). Association d'individus d'une même espèce présentant une structuration particulière et un certain degré de coordination des activités de ses membres.

Sociobiologie (*sociobiology*). Branche de l'écologie comportementale qui s'intéresse plus particulièrement aux bases biologiques du comportement social dans une perspective adaptationniste.

Soins parentaux (*parental care*). N'importe quelle manifestation du comportement parental susceptible d'augmenter l'**aptitude** de la progéniture. Les soins parentaux incluent au sens large la préparation des nids et des terriers, la production d'œufs garnis de substances de réserve, les soins apportés aux œufs et aux jeunes à la fois à l'intérieur et à l'extérieur du corps du géniteur, l'alimentation des jeunes avant et après la naissance, et les soins éventuellement apportés après l'indépendance nutritionnelle des jeunes.

Source-puits (*source-sink*). Métapopulation dans laquelle certaines populations sont excédentaires (celles qui ont un taux d'accroissement intrinsèque supérieur à 1) et d'autres sont déficitaires (celles qui ont un taux d'accroissement intrinsèque inférieur à 1).

Les puits ne se maintiennent donc que par l'arrivée d'individus en provenance des populations sources.

Stabilité évolutive (*evolutionary stability*). État d'une population qui ne peut plus évoluer. À ce stade, toute perturbation qui éloigne la population du point de stabilité évolutive induit des forces sélectives qui ramènent la population vers ce point.

Stochasticité démographique (*demographic stochasticity*). Fluctuation aléatoire du niveau d'une population, ou de ses paramètres démographiques.

Stratégie (*strategy*). Ensemble structuré de comportements ou de règles de décision ayant évolué par sélection naturelle.

Stratégie évolutivement stable/SES (*evolutionarily stable strategy/ESS*). Stratégie qui une fois installée dans une population ne peut être envahie par aucune autre stratégie et de ce fait correspond à une **stabilité évolutive**.

Succès reproductif total sur l'ensemble de la vie (*lifetime reproductive success – LRS*). Mesure du succès global d'un individu calculé d'après le nombre total de descendants produits sur l'ensemble de sa vie.

Symbiose (*symbiosis*). Le terme « symbiose » désigne un **mutualisme** impliquant des interactions mutualistes hautement spécialisées entre partenaires qui ne peuvent survivre l'un sans l'autre.

Taille efficace (*effective population size*). Effectif d'une population mesuré en terme d'individus impliqués dans la reproduction.

Taux de rencontre (*encounter rate*). Correspond au sein des modèles d'approvisionnement à la cadence de rencontre avec un type de proie donné dans l'environnement.

Taux potentiel de reproduction (*potential reproductive rate*). Nombre maximum de descendants indépendants que les parents peuvent produire par unité de temps. Cette variable contribue directement à déterminer dans quelle direction s'opère le processus de sélection sexuelle.

Téléonomie (*teleonomy*). Interprétation du but apparent d'un comportement ou d'un trait comme la conséquence d'un processus de sélection naturelle (par opposition à l'invocation de causes finales ou téléologie).

Temps de trajet (*travel time*). Au sein des modèles d'approvisionnement, temps que passe un animal à se déplacer entre les parcelles successives qu'il visite. Dans le cas de l'**approvisionnement centralisé**, correspond au temps de trajet aller-retour entre le lieu central et la parcelle exploitée.

Théorie des bons gènes (*good genes theory*). Théorie selon laquelle les femelles sont capables de discriminer les partenaires sexuels en fonction de leur qualité génétique (voir **handicap**).

Théorie des jeux (*game theory*). Approche théorique développée dans les sciences économiques et qui sert à déterminer la stratégie optimale dans le contexte d'une interaction sociale. En écologie comportementale, la théorie évolutive des jeux se différencie de l'optimalité simple de deux façons : (a) le principe de solution repose sur la recherche d'une stabilité évolutive au lieu d'un principe de maximisation de l'**aptitude**; (b) le bénéfice d'une

stratégie dépend des stratégies adoptées par les autres individus dans la population. Voir **optimisation** et **stratégie évolutivement stable**.

Transition majeure en évolution (*major transition in evolution*). Étape de l'histoire du vivant correspondant à l'apparition d'un nouveau niveau de complexité au sein de l'organisation du vivant. Par exemple, l'apparition des organismes pluricellulaires.

Transmission horizontale (*horizontal transmission*). Transmission **culturelle** d'un comportement entre individus de la même génération. Le même terme est utilisé pour décrire la transmission d'un parasite d'un individu hôte à un autre qui s'effectue (a) par contact entre les deux individus, (b) suite à la consommation de l'individu infecté par un individu sain, (c) à travers un insecte vecteur, ou encore (d) suite à l'émission hors de l'hôte infecté de propagules, produits par reproduction sexuée ou asexuée, qui pénètrent à l'intérieur d'un nouvel hôte.

Transmission verticale (*vertical transmission*). Transmission culturelle intergénérationnelle, généralement entre les parents et leur progéniture. Le même terme est utilisé pour décrire la transmission transovarienne d'un parasite.

Transfert d'information (*information transfer*).

Voir **partage d'information**.

Tromperie, tricherie (*deceit, cheating*). Production d'une information non fiable servant à manipuler le comportement d'un autre individu. Se produit dans divers domaines.

Relations sociales. Il y a tromperie quand un des partenaires d'une interaction sociale applique une stratégie qui vise à leurrer son partenaire à ses dépens.

Communication. Il y a tromperie ou tricherie quand l'**information** émise ne correspond pas à la réalité. La tromperie peut impliquer le mensonge :
– une fausse **information** émise vers un **récepteur** confronté à quelques alternatives incompatibles. C'est le cas lors de l'émission d'une fausse alerte ;
– la rétention d'**information**, ou le fait de cacher la vérité au **récepteur** (Ai-je trouvé ou non de la nourriture?) ;

– le **bluff** (ou exagération) ;

– des atténuateurs.

Tropisme (*tropism*). Chez les végétaux : il s'agit de phénomènes de croissance orientée sous l'influence d'une stimulation extérieure. Chez les animaux : les mouvements d'orientation.

Troupeau égoïste (*selfish herd*). Dynamique de groupe

qui résulte de la tentative de chaque individu de s'abriter des attaques des prédateurs en cherchant à se placer au centre du groupe.

Ultime (*ultimate*). En référence aux interprétations adaptatives et évolutives du comportement, opposé à proximal.

Valeur d'utilité (*utility value*). En microéconomie, le comportement des consommateurs est souvent envisagé comme un processus de **choix** au sein duquel une certaine valeur est maximisée. Les consommateurs sont censés se conduire comme des agents rationnels en persistant dans leurs **choix** lorsqu'ils font face de manière répétée aux mêmes alternatives. Les différentes options peuvent alors être classées selon un ordre de grandeur et le **choix** s'effectue selon un principe de maximisation. En économie, la valeur qui est maximisée par les consommateurs dans leurs **choix** est appelée valeur d'utilité. La notion de valeur d'utilité est remplacée en biologie évolutive par la notion d'**aptitude phénotypique**.

Valeur intrinsèque (*intrinsic value or basic suitability*).

Dans le contexte de l'approvisionnement, valeur d'un habitat lorsque la densité de ses habitants approche de zéro. De même, dans le contexte de la sélection de l'habitat de reproduction, succès de reproduction attendu lorsque la densité tend vers zéro.

Valeur sélective (*genotypic fitness*). Mesure, absolue ou relative, du succès d'un génotype au sein d'une population donnée, apprécié d'après sa variation de fréquence entre deux générations (valeur adaptative). Voir **aptitude**.

Viabilité (*viability*). Capacité d'une population, ou d'une stratégie ou d'un phénotype à se maintenir dans le temps. Les études de viabilité sont particulièrement importantes en biologie de la conservation.

Viscosité (*viscosity*). Ce dit d'un environnement pour traduire la difficulté pour un individu de s'y déplacer.

Voie quasi sociale et parasociale. L'évolution de la vie en groupe par la voie parasociale survient comme la conséquence de **décisions** individuelles de vivre ensemble ; celle par la voie quasi sociale implique le fait que les parents gardent les petits avec eux pour former des groupes, ce qui mène à terme à l'évolution de **sociétés**.

Bibliographie

- ABBOT P., WITHGOTT J.H. et MORAN N.A. – 2001, Genetic conflict and conditional altruism in social aphid colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 98, p. 12068-12071.
- ABLE K.P. – 1999, *Gatherings of angels : migrating birds and their ecology*. Cornell Univ., Ithaca, NY.
- ADAMO S.A. – 2002, Modulating the modulators : Parasites, neuromodulators and host behavioral change. *Brain, Behavior and Evolution*, n° 60, p. 370-377.
- ADER R. – 2000, On the development of psychoneuroimmunology. *European J. Pharmacology*, n° 405, p. 167-176.
- ADKINS E.K. – 1976, Embryonic exposure to an antiestrogen masculinizes behavior of female quail, *Physiology and Behavior*, n° 17, p. 357-359.
- ADKINS-REGAN E. – 1987, Sexual differentiation in birds. *Trends Neurosciences*, n° 10, p. 517-522.
- AGRAWAL A.A. – 2001, Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species, *Science*, n° 294, p. 321-326.
- AGRAWAL A.A., LAFORSCH C. et TOLLRIAN R. – 1999, Transgenerational induction of defences in animals and plants, *Nature*, n° 401, p. 60-63.
- AGRAWAL A.F. – 2001, Kin recognition and the evolution of altruism. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 268, p. 1099-1104.
- AHEARN J.N. et TEMPLETON A.R. – 1989, Interspecific hybrids of *Drosophila heteroneura* and *D. silvestris* courtship success. *Evolution*, n° 43, p. 347-361.
- AHIMA R.S. et FLIER J.S. – 2000, Leptin. *Annual Review of Physiology*, n° 62, p. 413-437.
- AHIMA R., DUSHAY J., FLIER S. et PRABAKARAN D. – 1997, Leptin accelerates the onset of puberty in normal female mice. *J. Clin. Invest.*, n° 99, p. 391-395.
- AKANA S.F., STRACK A.M., HANSON E.S., HORSLEY C.J., MILLIGAN E.D., BHATNAGAR S. et DALLMAN M.F. – 1999, Interactions among chronic cold, corticosterone and puberty on energy intake and deposition. *Stress*, n° 3, p. 131-146.
- AKINO T., KNAPP J.J., THOMAS J.A. et ELMES G.W. – 1999, Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 1419-1426.
- ALATALO R.V., CARLSON A., LUNDBERG A. et ULFSTRAND S. – 1981, The conflict between male polygamy and female monogamy : The case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *American Naturalist*, n° 117, p. 285-291.
- ALATALO R.V., LUNDBERG A. et GLYNN C. – 1986, Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, n° 323, p. 738-753.
- ALCOCK J. et PYLE D.W. – 1979, The complex courtship behaviour of *Physiofora demendata* F. Diptera : Oritidae. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 49, p. 352-362.
- ALEXANDER R.D. – 1974, The evolution of social behavior. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, n° 5, p. 325-383.
- ALEXANDER R.D. – 1975, « Natural selection and specialized choosing behavior in acoustical insects », dans PIMENTEL D., *Insects, Science and society*, Academic Press, New York.
- ALEXANDER R.D. – 1986, Ostracism and indirect reciprocity; The reproductive significance of humor. *Ethology and Sociobiology*, n° 7, p. 253-270.
- ALEXANDER R.D. et SHERMAN P.W. – 1977, Local mate competition and parental investment in social insects. *Science*, n° 196, p. 494-500.
- ALEXANDER R.D., HOOGLAND J., HOWARD R., NOONAN K. et SHERMAN P. – 1979, « Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans », dans CHAGNON N. et IRONS W., *Evolutionary biology and human social behavior*, p. 402-435, Duxbury Press, North Scituate.
- ALEXANDER R.McN. – 1996, *Optima for Animals*. Princeton University Press, Princeton.
- ALLEE W.C. – 1931, *Animal Aggregations. A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
- ALLEE W.C. – 1933, *Animal Life and Social Growth*. Williams et Wilkins, Baltimore.
- ALLEE W.C. – 1938, *The Social Life of Animals*. Norton, New York.
- ALLEE W.C., EMERSON A.E., PARK O., PARK T. et SCHMIDT K.P. – 1949, *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia.
- ANDERSON P.K. – 1989, Dispersal in rodents : a resident fitness hypothesis. *American Society of Mammologists Special Publication*, n° 9.
- ANDERSSON M. – 1994, *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- ANDERSSON M. – 2001, Relatedness and brood parasitism. *American Naturalist*, n° 158, p. 599-614.
- ANDERSSON M.B. – 1982, Sexual selection, natural selection, and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 17, p. 375-393.
- ANDERSSON M.B. – 1986, Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences : Sexual selection based on viability differences. *Evolution*, n° 40, p. 804-816.
- ANDERSSON M.B. – 1994, *Sexual selection*. Monographs in behavior and Ecology, Princeton University Press, Princeton.
- ANDERSSON S.J.ÖRNBORG et ANDERSSON M. – 1998, Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of The Royal Society of London B*, n° 263, 445-450.
- ANDREASSEN H.P. et IMS R.A. – 1990, Responses of female grey-backed voles *Clethrionomys rufocanus* to malnutrition : a combined laboratory and field experiment. *Oikos*, n° 59, p. 107-114.
- ANDREWARTHA H.G. et BIRCH L.C. – 1954, *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- ANISMAN H., ZAHARIA M.D., MEANEY M.J., et MERALI Z. – 1998, Do early life events permanently alter behavioral and hormonal responses to stressors? *Int. J. Dev. Neurosci.*, n° 16, p. 149-164.
- ARAGON S., MØLLER A.P., SOLER J.J. et SOLER M. – 1999, Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 12, p. 495-506.

- ARAK A. – 1988, Female mate selection in the natterjack toad : Active choice or passive attraction? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 22, p. 317-327.
- ARCESE P. – 1989, Intrasexual competition and the mating system in primarily monogamous birds : the case of the song sparrow. *Animal Behaviour*, n° 38, 96-111.
- ARCESE P. – 1989a, Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song sparrows. *Animal Behaviour*, n° 38, p.958-979.
- ARCESE P. – 1989b, Territory acquisition and loss in male song sparrows. *Animal Behaviour*, n° 37, p. 45-55.
- ARENDASH G.W. et GORSKI R.A. – 1983, Effects of discrete lesions of the sexually dimorphic nucleus of the preoptic area or other medial preoptic regions on the sexual behavior of male rats. *Brain Research Bull.*, n° 10, p. 147-154.
- ARNAL C. – 2000, *Écologie comportementale de la symbiose poisson nettoyeur/poisson client : motivations et honnêteté*. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, Perpignan.
- ARNAL C. et CÔTÉ I. – 1998, Interactions between cleaning gobies and territorial damselfish on coral reefs. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 1429-1442.
- ARNAL C. et MORAND S. – 2000, Importance of ectoparasites and mucus in cleaning interactions in the Mediterranean cleaner wrasse, *Symphodus melanocercus*. *Marine Biology*, n° 138, p. 777-784.
- ARNOLD A.P. – 1975, The effects of castration and androgen replacement on song, courtship, and aggression in zebra finches *Poephilia guttata*. *J. Exp. Zool.*, n° 191, p. 309-326.
- ARNOLD A.P. – 1996, Genetically triggered sexual differentiation of brain and behavior. *Hormones and Behavior*, n° 30, p. 495-505.
- ARNOLD K.E. et OWENS I.P.F. – 1998, Cooperative breeding in birds : a comparative test of the life-history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 739-745.
- ARNOLD K.E. et OWENS I.P.F. – 1999, Cooperative breeding in birds : the role of ecology. *Behavioral Ecology*, n° 10, p. 465-471.
- ARNOLD S.J. – 1981, Behavioural variations in natural populations, II : The inheritance of a feeding response in crosses between geographical races of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution*, n° 35, p. 510-515.
- ARNOLD S.J. et WADE M.J. – 1984a, On the measurement of natural and sexual selection : theory. *Evolution*, n° 38, p. 709-719.
- ARNOLD S.J. et WADE M.J. – 1984b, On the measurement of natural and sexual selection : applications. *Evolution*, n° 38, p. 709-719.
- ARNQUIST G. et NILSSON T. – 2000, The evolution of polyandry : multiple matings and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, n° 60, p. 145-164.
- ARNQVIST G., EDVARDSSON M., FRIBERG U. et NILSSON T. – 2000, Sexual conflict promotes speciation in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, n° 97, p. 10460-10464.
- ARON S., CAMPAN E., BOOMSMA J.J. et PASSERA L. – 1999, Social structure and split sex ratios in the ant *Pheidole pallidula*. *Ethology Ecology et Evolution*, n° 11, p. 209-227.
- ARROYO B.E., DE CORNULIER T. et BRETAGNOLLE V. – 2002, Parental investment and parent-offspring conflicts during the postfledging period in Montagu's harriers. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 235-244.
- ARTHUR S.M., MANLY B.F.J., McDONALD L.L. et GARNER G.W. – 1996, Assessing habitat selection when availability changes. *Ecology*, n° 77, p. 215-227.
- ASHMOLE N.P. – 1963, The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, n° 103b, p. 458-473.
- ASTHEIMER L.B., BUTTEMER W.A. et WINGFIELD J.C. – 2000, Corticosterone treatment has no effect on reproductive hormones or aggressive behavior in free-living male tree sparrows *Spizella arborea*. *Hormones and Behavior*, n° 37, p. 31-39.
- AUBIN T. et JOUVENTIN P. – 1998, Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 265, p. 1665-1673.
- AUBIN T., JOUVENTIN P. et HILDEBRAND C. – 2000, Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 267, p. 1081-1087.
- AVILÉS L. – 1999, Cooperation and non-linear dynamics : an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, n° 1, p. 459-477.
- AVITAL E. et JABLONKA E. – 2000, *Animal Traditions. Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- AVITAL E. et JABLONKA E. – 2000, *Animal Traditions. Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- AXELROD R. et HAMILTON W.D. – 1981, The evolution of cooperation. *Science*, n° 211, p. 1390-1396.
- BADYAEV A.V., HILL G.E., BECK M.L., DERVAN A.A., DUCKWORTH R.A., MCGRAW K.J., NOLAN P.M. et WHITTINGHAM L.A. – 2002, Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. *Science*, n° 295, p. 316-318.
- BADYAEV A.V., WHITTINGHAM L.A. et HILL G.E. – 2001, The evolution of sexual dimorphism in the house finch, III : Developmental basis. *Evolution*, n° 55, p. 176-189.
- BAERENDS G.P. – 1976, The functional organization of behaviour. *Animal Behaviour*, n° 2, p. 726-738.
- BAERENDS G.P., DRENT R.H., GLAS P. et GROENEWOLD H. – 1970, An ethological analysis of incubation behaviour in the herring gull. *Behaviour Suppl.*, n° 17, p. 135-235.
- BAIRD R.N. et DILL L.M. – 1996, Ecological and social determinants of group size in transient Killer whales. *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 408-416.
- BAIRLEIN F. – 1990, « Nutrition and food selection in migratory birds », dans Gwinner E., *Bird Migration : Physiology and Ecophysiology*, p. 198-213, Springer-Verlag, Berlin.
- BAKER R.H., ASHWELL R.I.S., RICHARDS T.A., FOWLER K., CHAPMAN T. et POMIANKOWSKI A. – 2001, Effects of multiple mating and male eye span on female reproductive output in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 732-739.
- BAKER R.R. et BELLIS M.A. – 1988, « Kamikaze » sperm in mammals? *Animal Behaviour*, n° 36, p. 936-939.
- BAKER R.R. et BELLIS M.A. – 1995, *Human sperm competition*. Chapman and Hall, Londres.
- BAKKER T.C.M. – 1986, Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) (L.) : a behaviour-genetic study. *Behaviour*, n° 98, p. 1-44.
- BAKKER T.C.M. – 1990, Genetic variation in female mating preferences. *Netherlands Journal of Zoology*, n° 40, p. 617-642.

- BAKKER T.C.M. – 1993, Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature*, n° 363, p. 255-257.
- BAKKER T.C.M. et POMIANKOWSKI A. – 1995, The genetic basis of female mate preference. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 8, p. 129-171.
- BAKYONO E. – 1988, *Contribution à l'éco-éthologie des indicateurs (Indicatoridae : Aves) de la savane herbeuse de Nazinga*. Mémoire de Diplôme Supérieur d'Etude et de Recherche, Université de Bourgogne, Dijon.
- BALDI R., CAMPAGNA C., PEDRAZA S. et LE BŒUF B.J. – 1996, Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seals in Patagonia. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 717-724.
- BALDWIN J. et KREBS H.A. – 1981, The evolution of metabolic cycles. *Nature*, n° 291, p. 381-382.
- BALL G.F. – 1991, Endocrine mechanisms and the evolution of avian parental care. *Acta XX Congr. Int. Ornithol.*, p. 984-991.
- BALTHAZART J. et FOIDART A. – 1993, « Neural bases of behavioral sex differences in the quail », dans Haug M., *The Development of Sex Differences and Similarities in Behavior*, p. 51-75, Kluwer Academic, Amsterdam.
- BALTHAZART J. et BALL G.F. – 1998, New insights into the regulation and function of brain estrogen synthase aromatase. *Trends in Neurosciences*, n° 21, p. 243-249.
- BARASH D.P. – 1982, *Sociobiology and Behavior*. 2^e éd., Hodder et Stoughton, Londres.
- BARLOW G.W. – 1968, « Ethological units of behavior », dans INGLE D., *The Central Nervous System of Fish Behavior*, p. 217-232, University of Chicago Press, Chicago.
- BARLOW G.W. – 1989, « Has sociobiology killed ethology or revitalized it? », dans BATESON P.P.G. et KLOPPER P.H., *Perspectives in Ethology*, vol. 8, p. 1-45, Plenum Press, New York.
- BARLOW G.W. – 2000, *The Cichlid Fishes. Nature's Grand Experiment in Evolution*. Perseus Publishing, Cambridge, Massachusetts.
- BARNARD C.J. et SIBLY R.M. – 1981, Producers and scroungers : A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, n° 29, p. 543-555.
- BARNARD C.J. et BROWN C.J.A. – 1985, Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 16, p. 161-164.
- BARRETT J., ABBOTT D.H. et GEORGE L.M. – 1993, Sensory cues and the suppression of reproduction in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.*, n° 97, p. 301-310.
- BARRETTE C. – 2000, *Le miroir du monde. Évolution par sélection naturelle et mystère de la nature humaine*. MultiMondes, Québec.
- BARRON A.B., OLDROYD B.P. et RATNIEKS F.L.W. – 2001, Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome : a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 50, p. 199-208.
- BART J. et TORNES A. – 1989, Importance of monogamous male birds in determining reproductive success : evidence from house wrens and a review of male-removal experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 24, p. 109-116.
- BARTA Z. et GIRALDEAU L.-A. – 2001, Breeding colonies as information centres : a re-appraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 121-127.
- BASOLO A. – 1990, Female preference predates the evolution of the sword in the swordtail fish. *Science*, n° 250, p. 808-810.
- BASOLO A. – 1995a, A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 365-375.
- BASOLO A. – 1995b, Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B*, n° 259, p. 307-311.
- BASS A.H. – 1995, « Alternative life history strategies and dimorphic males in an acoustic communication system », dans *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*, p. 258-260. Austin (Texas).
- BASS A.H. – 1996, Shaping brain sexuality. *American Scientist*, n° 84, p. 352-363.
- BASS A.H. et GROBERB M.S. – 2001, Social and neural modulation of sexual plasticity in teleost fish. *Brain Behav. Evol.*, n° 57, p. 293-300.
- BASS A.H., HORVTH B.J. et BROTHERS E.B. – 1996, Non-sequential developmental trajectories lead to dimorphic vocal circuitry for males with alternative reproductive tactics. *J. Neurobiol.*, n° 30, p. 493-504.
- BATESON P.P.G. – 1978, Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, n° 273, p. 659-660.
- BATESON P.P.G. – 1983, « Optimal outbreeding », dans BATESON P.P.G., *Mate choice*, p. 257-277, Cambridge, Cambridge University Press.
- BAULIEU E.E. – 1998, Neurosteroids : a novel function of the brain. *Psychoneuroendocrinology*, n° 23, p. 963-987.
- BAUR B. – 1994, Multiple paternity and individual variation in sperm precedence in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 35, p. 413-421.
- BAUR B. – 1998, « Sperm competition in molluscs », dans BIRKHEAD T.R. et MÖLLER P.A.P., *Sperm Competition and Sexual Selection*, p. 253-305, Academic Press, San Diego.
- BAYLIS J.R. – 1981, The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male and sexual selection. *Environmental Biology of Fish*, n° 6, p. 223-251.
- BAZZAZ F.A. et PICKETT S.T.A. – 1980, Physiological ecology of succession : a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 11, p. 287-310.
- BEACH F.A. 1955, The descent of instinct, *Psychological Review*, n° 62, p. 401-410.
- BEANI L. et DESSI-FULGHERI F. – 1995, Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix* : role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour*, n° 49, p. 347-356.
- BEATTY W.W. – 1979, Gonadal hormones and sex differences in nonreproductive behaviors in rodents : organizational and activation influences. *Hormones and Behavior*, n° 12, p. 112-163.
- BEAUCHAMP G. et GIRALDEAU L.-A. – 1997, Patch exploitation in a producer-scrounger system : Test of a hypothesis using flocks of spice finches (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology*, n° 8, p. 54-59.
- BEAUCHAMP G. et KACELNICK A. – 1990, On the fitness functions relating parental care to reproductive values. *Journal of theoretical Biology*, n° 146, p. 513-522.

- BECK C.W. – 1998, Mode of fertilization and parental care in anurans. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 439-449.
- BEDNEKOFF P.A. – 1997, Mutualism among safe, selfish sentinels : a dynamic model. *The American Naturalist*, n° 150, p. 373-392.
- BEEHLER B.M. – 1983, Lek behaviour of the lesser bird of paradise. *AR.U.*, n° 100, p. 992-995.
- BEEHLER B.M. et FOSTER M.S. – 1988, Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist*, n° 131, p. 203-219.
- BEGON M., HARPER J.L. et TOWNSEND C.R. – 1990, *Ecology : Individuals, Populations and Communities*, 2^e éd., Blackwell Scientific Publications, Boston.
- BEGON M., HARPER J.L. et TOWNSEND C.R. – 1996, *Ecology*. 3^e éd., Blackwell, Londres.
- BELETSKY L.D., GORI D.F., FREEMAN S. et WINGFIELD J.C. – 1995, « Testosterone and polygyny in birds », dans POWERS D.M., *Current Ornithology*, p. 1-41, Plenum, New York.
- BELL G. – 1978, The handicap principle in sexual selection. *Evolution*, n° 32, p. 872-885.
- BELL G. – 1985, « The origin and early evolution of germ cells as illustrated by the Volvocales », dans HALVORSON H. et MORNOY A., *The origin and evolution of sex*, p. 221-256, New York, Allan R. Liss.
- BELL G. et BURT A. – 1991, The comparative biology of parasite species diversity : Intestinal helminths of freshwater fishes. *Journal of Animal Ecology*, n° 60, p. 1046-1063.
- BELL P.D. – 1979, Acoustic attraction of herons by crickets. *New York Entomological Society*, n° 87, p. 126-127.
- BELTHOFF J.R. et DUFTY Jr. A.M. – 1995, Activity levels and the dispersal of western screech-owls, *Otus kennicottii*. *Anim. Behav.*, n° 50, p. 558-561.
- BELTHOFF J.R. et DUFTY Jr. A.M. – 1998, Corticosterone, body condition, and locomotor activity : a model for natal dispersal. *Anim. Behav.*, n° 54, p. 405-415.
- BENGTTSSON B.O. – 1978, Avoiding inbreeding : at what cost? *Journal of Theoretical Biology*, n° 73, p. 439-444.
- BENGTTSSON G., HEDLUND K. et RUNDGREN S. – 1994, Food- and density-dependent dispersal : evidence from a soil collembolan. *Journal of Animal Ecology*, n° 63, p. 513-520.
- BENNETT N.C. et FAULKES C.G. – 2000, *African mole-rats : Ecology and eusociality*. Cambridge, Cambridge University Press.
- BENNETT P.M. et OWENS I.P.F. – 2002, *Evolutionary Ecology of Birds : Life Histories, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- BENTON T.G. et FOSTER W.A. – 1992, Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 247, p. 199-202.
- BERDANIER C.D. – 1989, Role of glucocorticoids in the regulation of lipogenesis. *FASEB*, n° 3, p. 2179-2183.
- BERDOY M., WEBSTER J.P. et MACDONALD D.W. – 2000, Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proceedings of the Royal Society London Series, B* 267, p. 1591-1594.
- BERGERON J.M., CREWS D. et MCLACHLAN J.A. – 1994, PCBs as environmental estrogens : turtle sex determination as a biomarker of environmental contamination. *Environ. Health Perspect.*, n° 102, p. 780-781.
- BERGLUND A., BISAZZA A. et PILASTRO A. – 1996, Armaments and ornaments : an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 58, p. 385-399.
- BERNARD D.J. et BALL G.F. – 1997, Photoperiodic condition modulates the effects of testosterone on song control nuclei volumes in male European starlings. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 105, p. 276-283.
- BERNARD D.J., WILSON F.E. et BALL G. F. – 1997, Testis-dependent and -independent effects of photoperiod on volumes of song control nuclei in American tree sparrows (*Spizella arborea*). *Brain Research*, n° 760, p. 163-169.
- BERNASCONI G. et STRASSMANN J.E. – 1999, Cooperation among unrelated individuals : the ant foundress case. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 477-482.
- BERNSTEIN C., KACELNIK A. et KREBS J.R. – 1988, Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology*, n° 57, p. 1007-1026.
- BERNSTEIN C., KREBS J.R. et KACELNIK A. – 1991, « Distribution of birds amongst habitat : theory and relevance to conservation », dans PERRINS C.M., LEBRETON J.-D. et HIRONS G.J.M., *Bird Population Studies*, Oxford University Press, Oxford, p. 317-345.
- BERTHIER S. – 2000, *Les couleurs des papillons ou l'impérative beauté ; propriétés optiques des ailes de papillons*. Paris, Springer-Verlag.
- BERTHOLD P. – 1990, « Genetics of migration », dans GWINNER E., *Bird Migration : Physiology and Ecophysiology*, p. 269-280, Springer-Verlag, Berlin.
- BERTHOLD P. et PULIDO F. – 1994, Heritability of migratory activity in a natural bird population. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 257, p. 311-315.
- BERTRAM B.C.R. – 1975, Social factors influencing reproduction in wild lions. *Journal of Zoology*, n° 177, p. 462-482.
- BERTRAM B.C.R. – 1978, « Living in groups : Predators and Prey », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology, an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- BERVEN K.A. – 1981, Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Evolution*, n° 35, p. 707-722.
- BETHEL W.M. et HOLMES J.C. 1973, Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *Journal of Parasitology*, n° 59, p. 945-956.
- BETHEL W.M. et HOLMES J.C. 1977, Increased vulnerability of amphipods owing to altered behavior induced by larval acanthocephalan. *Canadian Journal of Zoology*, n° 55, p. 110-115.
- BIANCHI D.W., ZICKWOLF G.K., WEIL G.J., SYLVESTER S. et DEMARIA M.A. – 1996, Male fetal progenitor cells persist in maternal blood for as long as 27 years postpartum. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 93, p. 705-708.
- BIQUAND S., BOUG A., BIQUAND-GUYOT V. et GAUTIER J.P. – 1994, Management of commensal baboons in Saudi Arabia. *Rev. Ecol.*, n° 49, p. 213-222.
- BIRKHEAD T.R. – 1998, Cryptic female choice : criteria for establishing female sperm choice. *Evolution*, n° 52, p. 1212-1218.
- BIRKHEAD T.R. – 2000, Defining and demonstrating postcopulatory female choice – again. *Evolution*, n° 54, p. 1057-1060.
- BIRKHEAD T.R. et MØLLER A.P. – 1992, *Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences*. Academic Press, Lond Research.

- BIRKHEAD T.R. et MØLLER A.P. – 1992, *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Londres, Academic Press Ltd.
- BIRKHEAD T.R. et MØLLER A.P. – 1998, *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, Lond Research.
- BISAZZA A. et MARIN G. – 1991, Male size and female mate choice in the eastern mosquitofish *Gambusia Holbrooki*, *Poeciliidae*. *Copeia*, n° 1991, p. 730-735.
- BISAZZA A., MARCONATO A. et MARIN G. – 1989a, Male competition and female choice in *Padogobius martensi* Pisces, *Gobiidae*. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 406-413.
- BISAZZA A., MARCONATO A. et MARIN G. – 1989b, Male preference in the mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Ethology*, n° 83, p. 335-343.
- BISHOP C.M., BUTLER P.J. et ATKINSON N.M. – 1995, The effect of elevated levels of thyroxine on the aerobic capacity of locomotor muscles of the tufted duck, *Aythya fuligula*. *J. Comp. Physiol. B*, n° 164, p. 618-621.
- BLACK J.M. – 1996, *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*. Oxford University Press, Oxford.
- BLAUSTEIN A.R. et WALDMAN B. – 1992, Kin recognition in anuran amphibians. *Animal Behaviour*, n° 44, p. 207-221.
- BLAUSTEIN A.R., BEKOFF M., BYERS J.A. et DANIELS T.J. – 1991, Kin recognition in vertebrates : what do we really know about adaptive value? *Animal Behaviour*, n° 41, p. 1079-1083.
- BLEDSE A.H. et RAIKOW R.J. – 1990, A quantitative assessment of congruence between molecular and nonmolecular estimates of phylogeny. *Journal of Molecular Evolution*, n° 30, p. 247-259.
- BLEM C.R. – 1990, Avian energy storage, dans POWERS D.M. *Current Ornithology*, n° 7, p. 59-113, Plenum, New York.
- BLOCKSTEIN D.E. et TORDOFF H.B. – 1985, Gone forever – a contemporary look at the extinction of the passenger pigeon. *Am. Birds*, n° 39, p. 845-851.
- BLOWS M.W. – 1999, Evolution of the genetic covariance between male and female components of mate recognition : an experimental test. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 2169-2174.
- BOLAND C.R.J., HEINSOHN R.H. et COCKBURN A. – 1997, Deception by helpers in cooperatively breeding white-winged cougths and its experimental manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 41, p. 251-256.
- BOLAND C.R.J., HEINSOHN R.H. et COCKBURN A. – 1997, Deception by helpers in cooperatively breeding white-winged cougths and its experimental manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 41, p. 251-256.
- BOLLACHE L., GAMBADE G. et CÉZILLY F. – 2000, The influence of micro-habitat segregation on size assortative pairing in *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea, Amphipoda). *Archiv für Hydrobiologie*, n° 147, p. 547-558.
- BOLLACHE L., GAMBADE G. et CÉZILLY F. – 2001, The effects of two acanthocephalan parasites, *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus*, on pairing success in male *Gammarus pulex* (Crustacea : Amphipoda). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 49, p. 296-303.
- BOLLACHE L., RIGAUD T. et CÉZILLY F. – 2002, Effects of two acanthocephalan parasites on the fecundity and pairing status of female *Gammarus pulex*. *Journal of Invertebrate Pathology*, n° 79, p.102-110
- BONDRUP-NIELSEN S. – 1992, Emigration of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* : the effect of sex ratio. *Oikos*, n° 65, p. 358-360.
- BOOMSMA J.J. – 1989, Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated? *American Naturalist*, n° 133, p. 517-532.
- BOOMSMA J.J. – 1991, Adaptive colony sex ratios in primitively eusocial bees. *Trends in Ecology et Evolution*, n° 6, p. 92-95.
- BOOMSMA J.J. et GRAFEN A. – 1990, Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution*, n° 44, p. 1026-1034.
- BOOMSMA J.J. et GRAFEN A. – 1991, Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 4, p. 383-407.
- BOOMSMA J.J. – 1996, Split sex ratios and queen-male conflict over sperm allocation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 263, p. 697-704.
- BOONSTRA R. et KREBS C.J. 1977, A fencing experiment on a population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, n° 55, p. 1166-1175.
- BORGERHOFF MULDER M. – 1990, Kipsigis women prefer wealthy men : evidence for female choice in mammals? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 27, p. 255-264.
- BORGIA G. – 1979, Sexual selection and the evolution of mating systems, dans BLUM M.S. et BLUM N.A. *Sexual selection and reproductive competition in insects*, p. 19-80, Academic press, New York.
- BORGIA G. – 1981, Mate selection in the fly *Scatophaga stercoraria* : Females choice in a male controlled system. *Animal Behaviour*, n° 29, p. 71-80.
- BOSWELL T., SHARP P.J., HALL M.R. et GOLDSMITH A.R. – 1995, Migratory fat deposition in European quail : a role for prolactin? *J. Endocrinol.*, n° 146, p. 71-79.
- BOTTJER S.W., SCHOONMAKER J.N. et ARNOLD A.P. – 1986, Auditory and hormonal stimulation interact to produce neural growth in adult canaries. *J. Neurobiol.*, n° 17, p. 605-612.
- BOUCHER D.H., JAMES S. et KEELER K.H. – 1982, The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 13, p. 315-347.
- BOUCHON D., RIGAUD T. et JUHAULT P. – 1998, Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans : molecular identification and host feminisation. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 1081-1090.
- BOULINIER T. et DANCHIN E. – 1997, The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evolutionary Ecology*, n° 11, p. 505-517.
- BOULINIER T. et LEMEL J.-Y. – 1996, Spatial and temporal variations of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds : some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologica*, n° 17, p. 531-552.
- BOULINIER T., DANCHIN E., MONNAT J.Y., DOUTRELANT C. et CADIOU B. – 1996, Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology*, n° 27, p. 252-256.
- BOULINIER T., YOCOZ N.G., MCCOY K.D., ERIKSTAD K.E. et TVERAA T. – 2002, Testing the effect of conspecific reproductive

- success on dispersal and recruitment decisions in a colonial bird : design issues. *Journal of Applied Statistics*, n° 29, p. 509-520.
- BOURKE A.F.G. et FRANKS N.R. – 1995, *Social evolution in ants*. Monographs in behavior and ecology, Princeton NJ, Princeton University Press.
- BOURLIÈRE F. 1967, *The Natural History of Mammals*. 3^e éd., Alfred A. Knopf, New York.
- BOWDEN R.M., EWERT M.A., LIPAR J.L. et NELSON C.E. – 2001, Concentrations of steroid hormones in layers and biopsies of chelonian egg yolks. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 121, p. 95-103.
- BOWDEN R.M., EWERT M.A. et NELSON C.E. – 2000, Environmental sex determination in a reptile varies seasonally and with yolk hormones. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 267, p. 1745-1749.
- BOYD R. et RICHESON P.J. – 1985, *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago University Press, Chicago.
- BRADBURY J.W. – 1981, « The evolution of leks », dans ALEXANDER R.D. et TWINKLE D.W., *Natural Selection and Social Behavior : Research and Theory*, p. 138-169, Chiron, New York.
- BRADBURY J.W. – 1985, « Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice and lek mating », dans HÖLLDOBLER B. et LINDAUER M. *Experimental Ecology and Sociobiology*, p. 273-289, Gustav Fischer Verlag, New York.
- BRADBURY J.W. et GIBSON R.M. – 1983, « Leks and mate choice », dans BATESON P., *Mate Choice*, p. 109-138, Cambridge University Press, Cambridge.
- BRADBURY J.W. et VEHCAMP S.L. – 1998, *Principles of animal communication*. Sunderland, Sinauer Associates.
- BRADBURY J.W. et VEHCAMP S.L. – 2000, Economic models of animal communication. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 259-268.
- BRAIN P.F. – 1989, « Ethology and experimental psychology : from confrontation to partnership », dans BLANCHARD R.J., BRAIN P.F., BLANCHARD D.C. et PARMIGIANI S., *Ethoexperimental Approaches to the Study of Behavior*, p. 18-27, NATO ASI Series D, vol. 48, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- BRANTLEY, R. K. et A. H. BASS. – 1994, Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman fish, *Porichthys notatus* Girard *Teleostei, Batrachoididae*. *Ethology*, n° 96, p. 213-223.
- BRANTLEY R.K., WINGFIELD J.C. et BASS A.H. – 1993, Sex steroid levels in *Porichthys notatus*, a fish with alternative reproductive tactics, and a review of the hormonal basis for male dimorphism among teleost fish. *Hormones and Behavior*, n° 27, p. 332-347.
- BRÉMOND J.-C., AUBIN T., NYAMSI R.M. et ROBISSON P. – 1990, Le chant du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) : recherche des paramètres utilisables pour la reconnaissance individuelle, *C. R. Acad. Sci. Paris Serie III*, n° 311, p. 31-35.
- BRICENO R.D. et EBERHARD W.G. – 1995, The functional morphology of male cerci and associated characters in 13 species of tropical earwigs (Dermaptera : Forficulidae, Labiidae, Carcinophoridae, Pygidicranidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, n° 555, p. 1-63.
- BRIDGES R.S. – 1996, Biochemical basis of parental behavior in the rat, dans ROSENBLATT J.S. et SNOWDEN C.T. *Advances in the Study of Behavior*, n° 25, p. 215-242, Academic Press, Orlando FL.
- BRIDGES R.S. et MANN P.E. – 1994, Prolactin-brain interactions in the induction of maternal behavior in rats. *Psychoneuroendocrinology*, n° 19, p. 611-622.
- BRIDGES R.S., ROBERTSON M.C., SHIU R.P., STURGIS J.D., HENRIQUEZ B.M. et MANN P.E. – 1997, Central lactogenic regulation of maternal behavior in rats : steroid dependence, hormone specificity, and behavioral potencies of rat prolactin and rat placental lactogen I. *Endocrinology*, n° 138, p. 756-763.
- BROCK M.K. et WHITE B.N. – 1992, Application of DNA fingerprinting to the recovery program of the endangered Puerto Rican parrot. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, vol. 89, p. 11121-11125.
- BROCKMANN H.J. – 1997, « Cooperative breeding in wasps and vertebrates : the role of ecological constraints », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, Cambridge, Cambridge University Press.
- BRODIE E., MOORE A. et JANZEN F. – 1995, Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 313-318.
- BRON J.E. et TREASURER J.W. – 1992, Sea lice (Caligidae) on wrasse (Labridae) from selected British wild and salmon-farm source. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, n° 72, p. 645-650.
- BRONSON F.H. – 1989, *Mammalian Reproductive Biology*. Univ. of Chicago Press.
- BRONSTEIN J.L. – 1994, Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 214-217.
- BROOKE M. DE L. et DAVIES N.B. – 1988, Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature*, n° 335, p. 630-632.
- BROOKE M. DE L., DAVIES N.B. et NOBLE D.G. – 1998, Rapid decline of host defences in response to reduced cuckoo parasitism : behavioural flexibility of reed warblers in a changing world. *Proceedings of the Royal Society B*, n° 265, p. 1277-1282.
- BROOKER M.G. et BROOKER L.C. – 1996, Acceptance by the Splendid Fairy-wren of parasitism by the Horsfield's Bronze-Cuckoo : further evidence for evolutionary equilibrium in brood parasitism. *Behavioural Ecology*, n° 7, p. 395-407.
- BROOKS D.R. et MCLENNAN D.A. – 1991, *Phylogeny, Ecology, and Behavior : A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROOKS R. – 1998, The importance of mate copying and cultural inheritance of mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 45-46.
- BROOKS R. – 2000, Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. *Nature*, n° 406, p. 67-70.
- BROWN A. – 1999, *The Darwin Wars. The Scientific Battle for the Soul of Man*. Simon et Schuster, Lond Research.
- BROWN C.R. et BOMBERGER BROWN M. – 1987, Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 21, p. 97-107.
- BROWN C.R. et BOMBERGER BROWN M. – 1996, *Coloniality in the Cliff Swallow. The Effect of Group Size on Social Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN C.R. et BOMBERGER BROWN M.B. – 1986, Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows *Hirundo pyrrhonota*. *Ecology*, n° 67, p. 1206-1218.

- BROWN C.R. et BROWN M.B. – 1988, A new form of reproductive parasitism in cliff swallows. *Nature*, n° 331, p. 66-68.
- BROWN C.R. et BROWN M.B. – 2001, Avian coloniality : progress and problems. *Current Ornithology*, n° 16, p. 1-82.
- BROWN C.R., BOMBERGER BROWN M. et DANCHIN E. – 2000, Breeding habitat selection in cliff swallows : the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology*, n° 69, p. 133-142.
- BROWN C.R., BOMBERGER BROWN M. et IVES A.R. – 1992, Nest placement relative to food and its influence on the evolution of avian coloniality. *American Naturalist*, n° 139, p. 205-217.
- BROWN C.R., BROWN M.B. et SHAFFER, M.L. – 1991, Food-sharing signals among socially foraging cliff swallows. *Animal Behaviour*, n° 42, p. 551-564.
- BROWN C.R., STUTCHBURY B.J. et WALSH P.D. – 1990, Choice of Colony Size in Birds. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 5, p. 398-403.
- BROWN J.L. 1964, The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, n° 76, p. 160-169.
- BROWN J.L. – 1978, Avian communal breeding systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 9, p. 123-155.
- BROWN J.L. – 1987, *Helping and communal breeding in birds : Ecology and evolution*. Princeton, Princeton University Press.
- BROWN J.S., SANDERSON, M.J. et MICHOD R.E. – 1982, Evolution of social behavior by reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, n° 99, p. 319-339.
- BROWN W.D. et KELLER L. – 2000, Colony sex ratios vary with queen number but not relatedness asymmetry in the ant *Formica exsecta*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, n° 267, 1751-1757.
- BROWNE J. – 2002, *Charles Darwin : The Power of Place*. Knopf, New York.
- BSHARY R. et WÜRTH M. – 2001, Cleaner fish *Labroides dimidiatus* manipulate client reef fish by providing tactile stimulation. *Proceedings of the Royal Society London Series B*, n° 268, p. 1495-1501.
- BUICAN D. – 1989, *L'Evolution et les Evolutionnismes*. PUF, coll. « Que sais-je? », Paris.
- BULL C.M. – 2000, Monogamy in lizards. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 7-20.
- BULL J.J. – 1983, *Evolution of sex determining mechanisms*. Menlo Park (Californie), Benjamin/Cummings.
- BULL J.J. et CHARNOV E.L. – 1988, How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, n° 5, p. 96-135.
- BULLOCK J.M., KENWARD R.E. et HAILS R.S. – 2002, *Dispersal Ecology*. The British Ecological Society, Blackwell, Oxford, R.U.
- BUNTIN J.D. – 1989, Time course and response specificity of prolactin-induced hyperphagia in ring doves. *Physiol. Behav.*, n° 45, p. 903-909.
- BUNTIN J.D., ADVIS J.P., OTTINGER M.A., LEA R.W. et SHARP P.J. – 1999, An analysis of physiological mechanisms underlying the antigonadotropic action of intracranial prolactin in ring doves. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 114, p. 97-107.
- BUNTIN J.D., EL HALAWANI M.E., OTTINGER M.A., FAN Y. et FIVIZZANI A.J. – 1998, An analysis of sex and breeding stage differences in prolactin binding activity in brain and hypothalamic GnRH concentration in Wilson's phalarope, a sex role-reversed species. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 109, p. 119-132.
- BURLEY N. – 1986, Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*, n° 127, p. 415-445.
- BURLEY N. – 1988, The differential allocation hypothesis : an experimental test. *American Naturalist*, n° 132, p. 611-628.
- BURMEISTER S. et WILCZYNSKI W. – 2000, Social signals influence hormones independently of calling behavior in the treefrog *Hyla cinerea*. *Hormones and Behavior*, n° 38, p. 201-209.
- BURNS K.J. – 1998, A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae) : the role of female versus male plumage. *Evolution*, n° 52, p. 1219-1224.
- BUSKIRK R.E.C., FROHLICH C. et ROSS K.G. – 1984, The natural selection of sexual cannibalism. *American Naturalist*, n° 123, p. 612-625.
- BUSS D.M. – 1989, Sex differences in human mate preferences : Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, n° 12, p. 1-49.
- BUSS D.M. – 1994, *The evolution of desire : Strategies of human mating*. Basic Books, New York.
- BUSS L.W. – 1987, *The evolution of individuality*. Princeton, Princeton University Press.
- BUTLER P.J. et WOAKES A.J. – 2001, Seasonal hypothermia in a large migrating bird : saving energy for fat deposition? *J. Exp. Biol.*, n° 204, p. 1361-1367.
- BUTLIN R.K., WOODHATCH C.W. et HEWITT G.M. – 1987, Male spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution*, n° 41, p. 221-225.
- BYERS J.A., MOODIE J.D. et HALL N. – 1994, Pronghorn females choose vigorous mates. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 33-43.
- BYRNE R. et WHITEN A. – 1988, *Machiavellian intelligence*. Clarendon Press, Oxford.
- CADE C.J. et TEMPLE S.A. – 1995, Management of threatened bird species – evaluation of the hands-on approach. *Ibis*, n° 137, p. 161-172.
- CADE W. – 1975, Acoustically orienting parasitoids : fly phonotaxis to cricket song. *Science*, n° 190, p. 1312-1313.
- CADE W.H. – 1981, Alternative mating strategies : genetic differences in crickets. *Science*, n° 212, p. 563-564.
- CADET C., FERRIERE R., METZ J.A.J. et VAN BAALEN M. – 2003, The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *American Naturalist*, n° 162, p. 427-441.
- CADIOU B., MONNAT J.Y. et DANCHIN E. – 1994, Prospecting in the kittiwake, *Rissa tridactyla* : different behavioural patterns and the role of squatting in recruitment. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 847-856.
- CAIRNS D.K. – 1986, Plumage colour in pursuit-diving seabirds : why do penguins wear tuxedos? *Bird Behaviour*, n° 6, p. 58-65.
- CAIRNS D.K. – 1992, « Population regulation of seabird colonies », in POWER D.M., *Current Ornithology*, vol. 9, p. 37-61, Plenum Press, New York.
- CALDER W.A. III – 1984, *Size, Function and Life History*. Harvard University Press, Harvard.
- CAM E., LINK W.A., COOCH E.G., MONNAT J.Y. et DANCHIN E. – 2002, Individual covariation in life-history traits : seeing the tree despite the forest. *American Naturalist*, n° 159, p. 96-105.

- CANDOLIN U. – 2000, Increased signalling effort when survival prospects decrease : male-male competition ensures honesty. *Animal Behaviour*, n° 60, p. 417-422.
- CANDOLIN U. et REYNOLDS J.D. – 2001, Sexual signaling in the European bitterling : females learn the truth by direct inspection of the resource. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 407-411.
- CARACO T. et PULLIAM R. – 1984, « Sociality and survivorship in animals exposed to predation », dans PRICE P.W., SLOBODCHIKOFF C.N. et GAUD W.S., *A New Ecology : Novel Approaches to Interactive Systems*, p 179-309, Wiley Interscience, New York.
- CARDINALI D.P., CUTRERA R.A., et ESQUIFINO A.I. – 2000, Psychoimmune neuroendocrine integrative mechanisms revisited. *Biol. Signals Recept.*, n° 9, p. 215-230.
- CARLIN N.F. et FRUMHOFF P.C. – 1990, Nepotism in the honey bee. *Nature*, n° 346, p. 706-707.
- CARLISLE T.R. et ZAHAVI A. – 1986, Helping at the nest, allofeeding and social status in immature Arabian babblers. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 18, p. 339-351.
- CARLSON A.A. et ISBELL L.A. – 2001, Causes and consequences of single-male and multimale mating in free-ranging patas monkeys *Erythrocebus patas*. *Animal Behaviour*, n° 62, p. 1047-1058.
- CARO T. – 1998. *Behavioral Ecology and conservation biology*. Oxford University Press, New York.
- CARO T.M. – 1994, Ungulate predator behaviour; preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour*, n° 128, p. 189-228.
- CARO T.M. et HAUSER M.D. – 1992, Is there teaching in nonhuman animals. *Quarterly Review of Biology*, n° 67, p. 151-174.
- CARRIÈRE Y., DELAND J.P., ROFF D. et VINCENT C. – 1994, Life-history costs associated with the evolution of insecticide resistance. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 258, p. 35-40.
- CARSON H.L., KANESHIRO K.Y. et VAL F.C. – 1989, Natural hybridization between the sympatric hawaiian species *Drosophila silvestris* and *Drosophila heteroneura*. *Evolution*, n° 43, p. 190-203.
- CARTER C.S., LEDERHENDLER I.I. et KIRKPATRICK B. – 1999, *The Integrative Neurobiology of Affiliation*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- CARTWRIGHT J. – 2000, *Evolution and Human Behaviour*. MacMillan Press, Londres.
- CATCHPOLE C.K. et SLATER P.J.B. – 1995, *Bird song*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CATCHPOLE C.K. et SLATER P.J.B. – 1995, *Bird Song : Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press.
- CATRY P., RATCLIFFE N. et FURNESS R.W. – 1997, Partnerships and mechanisms of divorce in the great skua. *Animal Behaviour*, n° 54, p. 1475-1482.
- CAVALLI-SFORZA L.L. et FELDMAN M.W. – 1981, *Cultural transmission and evolution : a quantitative approach*. Princeton (New Jersey), Princeton University Press.
- CÉZILLY F. et BENHAMOU S. – 1996, Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Revue Écologie Terre et Vie*, n° 51, p. 43-86.
- CÉZILLY F. – 1993, Nest desertion in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Animal Behaviour*, n° 45, p. 1038-1040.
- CÉZILLY F. et JOHNSON A. R. – 1995, Re-mating between and within seasons in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, n° 139, p. 543-546.
- CÉZILLY F. et NAGER R.G. – 1996, Age and breeding performance in monogamous birds : the influence of pair stability. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 27.
- CÉZILLY F., PRÉAULT M., DUBOIS F., FAIVRE B. et PATRIS B. – 2000b, Pair-bonding in birds and the active role of females : a critical review of the empirical evidence. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 83-92.
- CÉZILLY F., BRUNB. et HAFNER H. – 1991, Foraging and fitness. *Acta Oecologica*, n° 12, p. 683-696.
- CÉZILLY F., DUBOIS F. et PAGEL M. – 2000a, Is mate fidelity related to site fidelity? A comparative analysis in Ciconiiforms. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 1143-1152.
- CÉZILLY F., GRÉGOIRE A. et BERTIN A. – 2000, Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex*. *Parasitology*, n° 120, p. 625-630.
- CÉZILLY F., TOURENQ C. et JOHNSON A.R. – 1994, Variation in parental care with offspring age in the Greater Flamingo. *Condor*, n° 96, p. 809-812.
- CHAN G.L. et BOURKE A.F.G. – 1994, Split sex ratios in a multiple-queen ant population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, n° 258, p. 261-266.
- CHAPMAN T., LINDSAY F., LIDDLE F., KALB J.M., WOLFNER M.F. et PARTRIDGE, L. – 1995, Cost of mating *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature*, n° 373, p. 241-244.
- CHAPUISAT M. et KELLER L. – 1999, Testing kin selection with sex allocation data in eusocial Hymenoptera. *Heredity*, n° 82, p. 473-478.
- CHAPUISAT M., SUNDSTRÖM L. et KELLER L. – 1997, Sex ratio regulation : the economics of fratricide in ants. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, n° 264, p. 1255-260.
- CHARNOV E.L. 1976, Optimal foraging : the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, n° 9, p. 129-136.
- CHARNOV E.L. – 1979, The genetical evolution of patterns of sexuality : Darwinian fitness. *American Naturalist*, n° 113, p. 460-480.
- CHARNOV E.L. et KREBS J.R. – 1975, The evolution of alarm calls : altruism or manipulation? *The American Naturalist*, n° 109, p. 107-112.
- CHARNOV E.L., LOS-DEN HARTOGH R.L., JONES W.T. et VAN DEN ASSEM J. – 1981, Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, n° 289, p. 27-33.
- CHASE I.D. – 1980, Cooperative and noncooperative behaviour in animals. *American Naturalist*, n° 115, p. 827-857.
- CHATELIN Y. – 2001, *Audubon. Peintre, naturaliste, aventurier*. Editions France-Empire, Paris.
- CHATFIELD C. et LEMON R.E. 1970, Analysing sequences of behavioural events. *Theoretical Biology*, n° 29, p. 427-445.
- CHENEY D.L. et SEYFARTH R.M. – 1985, Social and non-social knowledge in vervet monkeys. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, n° 308, p. 187-201.
- CHENEY D.L. et SEYFARTH R.M. – 1990, *How monkeys see the world*. Chicago, University of Chicago Press.

- CHENG M.F. – 1986, Female cooing promotes ovarian development in ring doves. *Physiol. Behav.*, n° 37, p. 371-374.
- CHENG M.F., DESIDERIO C., HAVENS M. et JOHNSON A. – 1988, Behavioral stimulation of ovarian growth. *Hormones and Behavior*, n° 22, p. 388-401.
- CHENG M.F., PENG J.P. et JOHNSON P. – 1998, Hypothalamic neurons preferentially respond to female nest coo stimulation : demonstration of direct acoustic stimulation of luteinizing hormone release. *J. Neurosci.*, n° 18, p. 5477-5489.
- CHEREL Y., ROBIN J.-P., WALCH O., KARMANN H., NETCHITAÏLO P. et LE MAHO Y. – 1988, Fasting in king penguin ; I : Hormonal and metabolic changes during feeding. *Am J. Physiol.*, n° 254, p. 170-177.
- CHOE J.C. et CRESPI B.J. – 1997, *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- CHRISTENSE L.W., NANCE D.M. et GORSKI R.A. – 1977, Effects of hypothalamic and preoptic lesions on reproductive behavior in male rats. *Brain Research Bulletin*, n° 2, p. 137-141.
- CHRISTIAN J.J., LLOYD J.A. et DAVIS D.E. – 1965, The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations. *Rec. Prog. Horm. Research*, n° 21, p. 501-578.
- CHUANG-DOBBS H.C., WEBSTER M.S. et HOLMES R.T. – 2001, Paternity and parental care in the black-throated blue warbler *Dendroica caerulescens*. *Animal Behaviour*, n° 62, 83-92.
- CLARK A.B. – 1978, Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, n° 201, p. 163-165.
- CLARK A.B. et LEE W.H. – 1998, Red-winged blackbird females fail to increase feeding in response to begging call playbacks. *Animal Behaviour*, n° 56, p. 563-570.
- CLARK C.W. et MANGEL M. – 1984, Foraging and flocking strategies : Information in an uncertain environment. *American Naturalist*, n° 123, p. 626-641.
- CLARK C.W. et MANGEL M. – 2000, *Dynamic State Variable Models in Ecology : Methods and Applications*. Oxford University Press, Oxford.
- CLARK L. – 1990, Starlings as herbalists : countering parasites and pathogens. *Parasitology Today*, n° 6, p. 358-360.
- CLARK L. et MASON J.R. – 1985, Use of nest material as insecticidal and antipathogenic agents by the European starling. *Ecologia*, n° 67, p. 169-176.
- CLARK M.M., MOGHADDAS M. et GALEF Jr. G. – 2002, Age at first mating affects parental effort and fecundity of female Mongolian gerbils. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 1129-1134.
- CLARK R.G. et SHUTLER D. – 1999, Avian habitat selection : pattern from process in nest-site use by ducks. *Ecology*, n° 80, p. 272-287.
- CLARKE F.M. et FAULKES C.G. – 1999, Kin discrimination and female mate choice in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 1995-2002.
- CLARKE M.F. – 1984, Cooperative breeding by the Australian Bell Miner *Manorina melanophrys* Latham : a test of kin selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 14, p. 137-146.
- CLAYTON D.H. – 1991, The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today*, n° 7, p. 329-334.
- CLEMENTS F.E. 1916, *Plant succession : analysis of the development of vegetation*. Washington, Carnegie Institute of Washington Publication.
- CLEMMONS J.R. et BUCHHOLZ R. – 1997, Behavioral approaches to conservation in the wild. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D. – 2001, *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, R.U.
- CLOBERT J., IMS R.A. et ROUSSET F. – 2003, « Dispersal and the concept of metapopulation », dans HANSKI I. et GAGIOTTY O.E., *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*, p. 307-335. Elsevier Inc.
- CLODE D., BIRKS J.D.S. et MACDONALD D.W. – 2000, The influence of risk and vulnerability on predator mobbing by terns *Sterna* spp. and gulls *Larus* spp. *J. Zool.*, n° 252, p. 53-59.
- CLOUT M.N. et MERTON D.V. – 1998, Saving the kakapo : the conservation of the world's most peculiar parrot. *Bird Cons. Int.*, n° 8, p. 281-296.
- CLOUT M.N., ELLIOTT G.P. et ROBERTSON B.C. – 2002, Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo : a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biological Conservation*, n° 107, p. 13-18.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 1984, Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist*, n° 123, p. 212-229.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 1989, Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, n° 236, p. 339-372.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 1991, *The evolution of parental care*. Monographs in behavior and ecology, Princeton (New Jersey), Princeton University Press.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 1998, Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 288-292.
- CLUTTON-BROCK T.H. – 2002, Breeding together : kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, n° 296, p. 69-72.
- CLUTTON-BROCK T.H. et ALBON S.D. – 1979, The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, n° 69, p. 145-170.
- CLUTTON-BROCK T.H. et IASON, G.R. – 1986, Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, n° 61, p. 339-374.
- CLUTTON-BROCK T.H. et MCCOMB K. – 1993, Experimental tests of copying and mate choice in fallow deer (*Dama dama*). *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 191-193.
- CLUTTON-BROCK T.H. et PARKER G.A. – 1992, Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, n° 67, p. 437-456.
- CLUTTON-BROCK T.H. et PARKER G.A. – 1995, Punishment in animal societies. *Nature*, n° 373, p. 209-216.
- CLUTTON-BROCK, T.H. et VINCENT A.C.J. – 1991, Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, n° 351, p. 58-60.
- CLUTTON-BROCK T.H., ALBON S.D. et GUINNESS F.E. – 1984, Maternal dominance, breeding success and birth sex-ratios in red deer. *Nature*, n° 308, p. 358-360.
- CLUTTON-BROCK T.H., ALBON S.D., GIBSON R.M. et GUINNESS F.E. – 1979, The logical stag : adaptive aspects of fighting in red deer. *Animal Behaviour*, n° 27, p. 211-225.
- CLUTTON-BROCK T.H., BROTHERTON P.N.M., RUSSELL A.F., O'RIAIN M.J., GAYNOR D., KANSKY R., GRIFFIN A., MANSER

- M., SHARPE L., MCLLRATH G.M., SMALL T., MOSS A. et MONFORT S. – 2001 Cooperation, control, and concession in meerkats groups. *Science*, n° 291, p. 478-481.
- CLUTTON-BROCK T.H., GAYNOR D., KANSKY R., MACCOLL A.D.C., MCLLRATH G., CHADWICK P., BROTHERTON P.N.M., O'RIAIN J.M., MANSER M. et SKINNER J.D. – 1998, Costs of cooperative behaviour in suricates *Suricata suricatta*. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 185-90.
- CLUTTON-BROCK T.H., GAYNOR D., MCLLRATH G.M., MACCOLL A.D.C., KANSKY R., CHADWICK P., MANSER M., SKINNER J.D. et BROTHERTON P.N.M. – 1999a, Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*, n° 68, p. 672-683.
- CLUTTON-BROCK T.H., GREEN D., HIRAIWA-HASEGAWA M. et ALBON S.D. – 1988, Passing the buck : ressource defence, lekking and mate choice in fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 23, p. 281-296.
- CLUTTON-BROCK T.H., GUINNESS F.E. et ALBON S.D. – 1982, *Red Deer. Behavior and Ecology of two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK T.H., O'RIAIN M.J., BROTHERTON P.N.M., GAYNOR D., KANSKY R., GRIFFIN A.S. et MANSER M. – 1999b, Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science*, n° 284, p. 1640-1644.
- CLUTTON-BROCK T.H., PRICE O.F. et MACCOLL A.D.C. – 1992, Mate retention, harassment, and the evolution of ungulate leks. *Behavioral Ecology*, n° 3, p. 234-242.
- COCKBURN A. – 1991, *An Introduction to Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres.
- COCKBURN A. – 1998, Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, n° 29, p. 141-177.
- COHEN J.A. – 1984, Sexual selection and the psychophysics of female choice. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 64, p. 1-8.
- COLE C.J. – 1984, Unisexual lizards. *Sci. Amer.*, n° 250, p. 94-100.
- COLLIAS N.E. – 1991, The role of American zoologists and behavioural ecologists in the development of animal sociology, 1934-1964. *Animal Behaviour*, n° 41, p. 613-631.
- COLLINS S.C. – 1993, Is there only one type of male handicap? *Proceedings of the Royal Society London B*, n° 252, p. 193-197.
- COMBES C. – 1995, *Interactions Durables. Ecologie et Evolution du Parasitisme*. Masson, Paris.
- COMBES C. – 2001, *Parasitism : The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. 1^{re} éd., University of Chicago Press, Chicago.
- COMBES C. – 2001, *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. Chicago University Press, Chicago.
- CONNOR R.C. – 1995, Altruism among non-relatives : alternatives to the « Prisoner's Dilemma ». *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, 84-86.
- CONNOR R.C. – 1995, The benefits of mutualism : a conceptual framework. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, n° 70, p. 427-457.
- CONNOR R.C. et CURRY R.L. – 1995, Helping non-relatives : a role for deceit? *Animal Behaviour*, n° 49, p. 389-393.
- CONSIDINE R.V., SINHA M.K., HEIMAN M.L., KRIAUCIUNAS A., STEPHENS T.W., NYCE M.R., OHANNESIAN J.P., MARCO C.C., MCKEE L.J., BAUER T.L. et al. – 1996, Serum immunoreactive leptin concentrations in normal-weight and obese humans. *New Engl. J. Med.*, n° 334, p. 292-295.
- COOLEN I., GIRALDEAU L.-A. et LAVOIE M. – 2001, Head position as an indication of producer scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 895-903.
- CÓRDOBA-AGUILAR A. – 1999, Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 266, p. 779-784.
- CORSI P. – 2001, *Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme 1770-1830*. CNRS Editions, Paris.
- CÔTÉ I.M. – 2000, Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review*, n° 38, p. 311-355.
- CÔTÉ I.M. et HUNTE W. – 1989, Male and female mate choice in the redlip blenny : Why bigger is better. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 78-88.
- CÔTÉ I.M. et POULIN R. – 1995 Parasitism and group size in social mammals : A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, n° 6, p. 159-165.
- CÔTÉ I.M., ARNAL C. et REYNOLDS J.D. – 1998, Variation in posing behaviour among fish species visiting cleaning stations. *Journal of Fish Biology*, n° 53 Suppl. A, p. 256-266.
- COTT H.B. 1940, *Adaptive coloration in animals*. Londres, Methuen.
- COTTON P.A., KACELNIK A. et WRIGHT J. – 1996, Chick begging as a signal : are nestlings honest? *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 178-182.
- COULSON J.C. 1966, The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *Journal of Animal Ecology*, n° 35, p. 269-279.
- COULSON J.C. – 1986, A new hypothesis for the adaptive significance of colonial breeding in the Kittiwake *Rissa tridactyla* and other seabirds. *Proc. XVIII Int. Orn. Congr. Moscow*, p. 892-899.
- COURCHAMP F., CLUTTON-BROCK T. et GRENFELL B. – 1999a, Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 405-410.
- COURCHAMP F., GRENFELL B. et CLUTTON-BROCK T. – 1999b, Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 557-563.
- COX C.R. et LeBOEUF B.J. 1977, Female incitation of male competition : a mechanism in sexual selection. *American Naturalist*, n° 111, p. 317-335.
- COX C.R., GOLDSMITH V.I. et ENGELHARDT H.R. – 1993, Pair formation in California condors. *Am. Zool.*, n° 33, p. 126-138.
- COYNE J.A. et ORR H.A. – 1989, Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution*, n° 43, p. 362-381.
- CRAIG C.L., WEBER R.S. et BERNARD G.D. – 1996, Evolution of predator-prey systems : spider foraging plasticity in response to the visual ecology of prey. *American Naturalist*, n° 147, p. 205-229.
- CRAIG W. 1908, The voices of pigeons as a means of social control. *American Journal of Sociology*, n° 14, p. 86-100.
- CREEL S. – 1990, How to measure inclusive fitness. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 241, p. 229-231.
- CREEL S.R. et WASER P.M. – 1991, Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*) : accident or adaptation? *Behavioral Ecology*, n° 2, p. 7-15.

- CREEL S.R., CREEL N., WILDT D.E. et MONFORT S.L. – 1992, Behavioural and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, n° 43, p. 231-245.
- CRESPI B.J. – 1992, Eusociality in the Australian gall thrips. *Nature*, n° 359, p. 724-726.
- CRESPI B.J. – 1996, « Comparative analysis of the origins and losses of eusociality : causal mosaics and historical uniqueness », dans MARTINS E., *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*, p. 253-287, New York, Oxford University Press.
- CRESPI B.J. – 2001, The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 16, p. 178-183.
- CRESPI B.J. et CHOE J.C. – 1997, « Explanation and evolution of social systems », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- CRESPI B.J. et YANEGA D. – 1995, The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, n° 6, p. 109-115.
- CREWS D. – 1987, « Diversity and evolution of behavioral controlling mechanisms », dans CREWS D., *Psychobiology of Reproductive Behavior*, p. 88-119. Prentice Hall, Englewood Cliffs NJ.
- CREWS D. – 1997, Species diversity and the evolution of behavioral controlling mechanisms. *Ann. NY Acad. Sci.*, n° 807, p. 1-21.
- CREWS D., BULL J.J. et BILLY A.J. – 1988, « Sex determination and sexual differentiation in reptiles », dans SITSEN J.M.A., *Handbook of Sexology; Vol. 6 : The Pharmacology and Endocrinology of Sexual Function*, p. 98-121. Elsevier, New York.
- CREWS D., GRASSMAN M. et LINDZEY J. – 1986, Behavioral facilitation of reproduction in sexual and unisexual whiptail lizards. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 83, p. 9547-9550.
- CRONIN E.W. et SHERMAN P.W. 1977, A resource-based mating system : the orange-rumped honey guide. *Living Bird*, n° 15, p. 5-32.
- CRONIN H. – 1991, *The ant and the peacock*. Cambridge, Cambridge University Press.
- CRONLY-DILLON J. et SHARMA S.C. 1968, Effect of season and sex on the photopic spectral sensitivity of the three-spined stickleback. *Journal of Experimental Biology*, n° 49, p. 679-687.
- CROOK J.H. 1964, The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds Ploceinae. *Behaviour Supp.*, n° 10, p. 1-178.
- CROZIER R.H. et PAMILO P. – 1996, *Evolution of social insect colonies : sex allocation and kin selection*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford, Oxford University Press.
- CRUZ A. et WILEY J.W. – 1989, The decline of an adaptation in the absence of a presumed selection pressure. *Evolution*, n° 43, p. 55-62.
- CULLEN E. 1957, Adaptations in the kittiwake to cliff nesting. *Ibis*, n° 99, p. 275-302.
- CULLEN E. 1960, « Some adaptations in the nesting behaviour of terns », dans *Proceedings of the XII Ornithological Congress*, p. 153-157. Helsinki, Finlande.
- CUNNINGHAM C.W., OMLAND K. et OAKLEY T.H. – 1998, Reconstructing ancestral character states : a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 361-366.
- CUNNINGHAM E.J.A. et RUSSEL A.F. – 2000, Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, n° 404, p. 74-76.
- CURIO E. 1976, *The ethology of predation*. Springer-Verlag, Berlin.
- CURIO E. – 1978, The adaptive significance of avian mobbing. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 48, p. 175-183.
- CURIO E., ERNST U. et VIETH W. – 1978, Cultural transmission of enemy recognition : one function of mobbing. *Science*, n° 202, p. 899-901.
- CURRY R.L. – 1988, Influence of kinship on helping behavior in Galapagos mockingbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 22, p. 141-152.
- CUSHMAN J.H. et BEATTIE A.J. – 1991, Mutualisms : assessing the benefits to hosts and visitors. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 6, p. 193-195.
- CUTHILL I.C. et HOUSTON A.I. – 1997, « Managing time and energy », dans *Behavioural Ecology. An evolutionary Approach*, 4^e éd. p. 97-120. Blackwell, Oxford.
- CZARAN T. et SZATHMARY E. – 2000, « Coexistence of replicators in prebiotic evolution », dans DIECKMANN U., LAW R. et METZ J.A.J., *The geometry of ecological interactions : simplifying spatial complexities*, p. 116-134. Cambridge, Cambridge University Press.
- DAHLGREN J. – 1990, Females choose vigilant males : an experiment with the monogamous grey partridge *Perdix perdix*. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 646-651.
- DALE S., RINDEN H. et SLAGSVOLD T. – 1992, Competition for male restricts mate search of female pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 30, p. 165-176.
- DALY M. et WILSON M. – 1983, *Sex, evolution, and behavior*. 2^e éd., Willard Grant, Boston.
- DALY M. et WILSON M. – 1984, A sociobiological analysis of human infanticide, dans HAUSFATER G. et HRDY S.B., *Infanticide : Comparative and evolutionary perspectives*, p. 487-502. Aldine, New York.
- DALY M. et WILSON M. – 1988, *Homicide*. Aldine de Gruyter, Hawthorne.
- DALY M. et WILSON, M. – 1999, The truth about Cinderella : A Darwinian view of parental love, Weidenfeld et Nicholson, Londres ; Traduction française : *La vérité sur Cendrillon : un point de vue darwinien sur l'amour parental*. Cassini, Paris, – 2002,
- DANCHIN E. – 1980, Étude immunocytologique du complexe neuro-endocrine hypothalamo-hypophysaire au cours du développement chez le macaque (*Macaca fascicularis*) et le porc (*Sus scrofa*). Thèse de 3^e cycle, Université Pierre-et-Marie-Curie, 20 novembre 1980,
- DANCHIN E., DANG D.C., DUBOIS M.P. – 1981, An immunocytological study of the adult crab-eating macaque (*Macaca fascicularis*) pituitary and its cytological differentiation during fetal life. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, n° 21, p. 441-454.
- DANCHIN, E. et DANG D.C. – 1981, La différenciation et le fonctionnement de l'axe hypothalamo-hypophysaire chez le fœtus de deux espèces de mammifères : le porc domestique (*Sus scrofa*) et le macaque crabier (*Macaca fascicularis*), primate non humain. *Cahiers d'Anthropologie*, n° 1981, p. 43-106.
- DANCHIN E. et DANG D.C. – 1982, Immunocytological study of the chronology of pituitary cytogenesis in the domestic pig *Sus scrofa* with special reference to the functioning of the hypothalamo-pituitary-gonadal axis. *Reprod. Nutr. développ.*, n° 22, p. 135-151.

- DANCHIN E. et RICHNER H. – 2001, Viable and unviable hypotheses for the evolution of raven roosts. *Animal Behaviour*, n° 61, F7-F11.
- DANCHIN E. et WAGNER R.H. – 1997, The evolution of coloniality : the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p. 342-347.
- DANCHIN E., BOULINIER T. et MASSOT M. – 1998a, Habitat selection based on conspecific reproductive success : implications for the evolution of coloniality. *Ecology*, n° 79, p. 2415-2428.
- DANCHIN E., CADIOU B., MONNAT J.Y. et RODRIGUEZ ESTRELLA R. – 1991, « Recruitment in long-lived birds : conceptual framework and behavioural mechanisms », dans *Acta XXth Congressus Internationalis Ornithologicus*, p. 1641-1656. Wellington, Hutcheson, Bowman and Stewart Ltd.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T.J. et WAGNER, R.H. – 2004, Public information : from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305, 487-491.
- DANCHIN E., HEG D. et DOLIGEZ B. – 2001, « Public information and breeding habitat selection », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 243-258. Oxford University Press, Oxford.
- DANCHIN E., WAGNER R. et BOULINIER T. – 1998b, The evolution of coloniality : does commodity selection explain it all? Reply. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 76.
- DANFORTH B.N. et EICKWORT G.C. – 1997, « The evolution of social behavior in the auglochorine sweat bees Hymenoptera : Halictidae based on a phylogenetic analysis of the genera », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- DARLING F.F. – 1938, *Bird Flocks and the Breeding Cycle. A contribution to the study of avian sociality*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DARWIN C. – 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, Londres.
- DARWIN C. – 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Lond Research.
- DARWIN C. – 1872, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. John Murray, London.
- DARWIN C. – 1874, *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2^e éd., John Murray, Londres.
- DAVIDSON J.M. – 1966, Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen, *Endocrinology*. n° 84, p. 1365-1372.
- DAVIES N.B. – 1983, Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature*, n° 302, p. 334-336.
- DAVIES N.B. – 1991, « Mating systems », dans *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 2^e éd., p. 263-294. Blackwell, Oxford.
- DAVIES N.B. – 1991, Mating systems, dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 3^e éd., p. 263-299. Blackwell, Oxford.
- DAVIES N.B. – 1992, *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES N.B. – 2000, *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. et A.D. Poyser, Londres.
- DAVIES N.B. et HALLIDAY T.R. – 1978, Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, n° 275, p. 683-685.
- DAVIES N.B., BROOKE M. DE L. et KACELNIK A. – 1996, Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society B*, n° 263, p. 925-931.
- DAVIES N.B., KILNER R.M. et NOBLE D.G. – 1998, Nestling cuckoos *Cuculus canorus* exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proceedings of the Royal Society B*, n° 265, p. 673-678.
- DAVIS M.D. 1970, *Game Theory : A Nontechnical Introduction*. Basic Books, New York.
- DAVISON G.W.H. – 1985, Avian spurs. *Journal of Zoology*, n° 206, p. 353-366.
- DAWKINS R. – 1976, *The Shelfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS R. – 1982, *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS R. – 1986, *The Blind Watchmaker*. Longman, Essex.
- DAWKINS R. – 1989a, *The Selfish Gene*. 2^e éd., Oxford University Press.
- DAWKINS R. – 1989b, *The Blind Watchmaker*. Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS R. et DAWKINS M. 1973, Decisions and the uncertainty of behaviour. *Behaviour*, n° 45, p. 83-103.
- DAY T. et TAYLOR P.D. – 1998, Unifying genetic and game theoretic models of kin selection for continuous traits. *Journal of Theoretical Biology*, n° 194, p. 391-407.
- DE BELLE J.S. et SOKOLOWSKI M.B. – 1987, Heredity of rover/sitter : Alternative foraging strategies of *Drosophila melanogaster* larvae. *Heredity*, n° 59, p. 73-83.
- DE FRAIPONT M., CLOBERT J., JOHN-ALDER H. et MEYLAN S. – 2000, Increased prenatal maternal corticosterone promotes philopatry of offspring in common lizards *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, n° 69, p. 404-413.
- DEL HOYO J., ELIOTT A. et SARGATAL J. – 1994, *Handbook of the Birds of the World*, vol. 2. Lynx Edicions, Barcelone.
- DELAY L.S., FAABORG J., NARANJO J., PAZ S.M., DE VRIES T. et PARKER P.G. – 1996, Parental care in the cooperatively polyandrous Galapagos hawk. *Condor*, n° 98, p. 300-311.
- DELIBES M., FERRERAS P. et GAONA P. – 2001, Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters*, n° 4, p. 401-403.
- DELIÈGE R. – 1996, *Anthropologie de la Parenté*. Armand Colin, Paris.
- DELIUS J.D. – 1969, Stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylarks. *Behaviour*, n° 33, p. 137-178.
- DEMARTINI E.E. – 1988, Spawning success of the male plainfin midshipman ; I : Influences of male body size and area of spawning. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, n° 121, p. 177-192.
- DENARDO D.F. et SINERVO B. – 1994, Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards. *Hormones and Behavior*, n° 28, p. 273-287.
- DENNIS B. – 1989, Allee-effects : population growth, critical density, and the chance of extinction. *Nat. Research Modeling*, n° 3, p. 481-538.
- DENVER R.J. – 1997, Environmental stress as a developmental cue : corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Hormones and Behavior*, n° 31, p. 169-179.

- DENVER R.J. – 1998, Hormonal correlates of environmentally induced metamorphosis in the Western spadefoot toad *Scaphiopus hammondi*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 110, p. 326-336.
- DENVER R.J. – 1999, Evolution of the corticotropin-releasing hormone signaling system and its role in stress-induced phenotypic plasticity. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, n° 897, p. 46-53.
- DERCOLE F., FERRIERE R. et RINALDI S. – 2002, Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution*, n° 56, p. 1081-1090.
- DESLIPPE R.J. et SAVOLAINEN R. – 1995, Sex investment in a social insect : the proximate role of food. *Ecology*, n° 76, p. 375-382.
- DESAGES G. et PIEAU C. – 1992, Aromatase activity in gonads of turtle embryos as a function of the incubation temperature of eggs. *J. Steroid Biochem. Molec. Biol.*, n° 41, p. 851-853.
- DESAGES G., GIRONDOT M. et PIEAU C. – 1993, Sensitive stages for the effects of temperature on gonadal aromatase activity in embryos of the marine turtle *Dermochelys coriacea*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 92, p. 54-61.
- DEUTSCH C.J., HALEY M.P. et LEBOEUF B.J. – 1990, Reproductive effort of male northern elephant seals : Estimate from mass loss. *Canadian Journal of Zoology*, n° 68, p. 2580-2593.
- DEVICHE P. – 1995, Androgen regulation of avian premigratory hyperphagia and fattening : from eco-physiology to neuroendocrinology. *Am. Zool.*, n° 35, p. 234-245.
- DEWITT T.J. et al. – 1998, Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.*, n° 13, p. 77-81.
- DEWSBURY D.A. – 1982, Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist*, n° 119, p. 601-610.
- DEWSBURY D.A. – 1989, « A brief history of the study of animal behavior in North America », dans BATESON P.P.G. et KLOPPER P.H., *Perspectives in Ethology*, vol. 8, p. 85-122. Plenum Press, New York.
- DEWSBURY D.A. – 1999, The proximate and ultimate : past, present, and future. *Behavioural Processes*, n° 46, p. 189-199.
- DHONDT A.A. et ADRIAENSEN F. – 1994, Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus caeruleus* L. *Journal of Animal Ecology*, n° 63, p. 979-987.
- DIAMOND A.W. et PLACE A.R. – 1988, Wax digestion in Black-throated Honeyguides. *Ibis*, n° 130, p. 558-561.
- DICKMAN C.R. – 1992, Commensal and mutualistic interactions among terrestrial vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 7, p. 194-197.
- DIETZ M.W., PIERSMA T., et DEKINGA A. – 1999, Body-building without power training : endogenously regulated pectoral muscle hypertrophy in confined shorebirds. *J. Exp. Biol.*, n° 202, p. 2831-2837.
- DINGLE H. – 1996, *Migration : the biology of life on the move*. Oxford University Press, Oxford.
- DINGLE H. – 1997, *Migration : The biology of life on the move*. Oxford Univ. Press.
- DIXON A., ROSS D., O'MALLEY S.L. et BURKE T. – 1994, Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature*, n° 371, p. 698-700.
- DIXON A.F. – 1998, *Primate Sexuality. Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings*. Oxford University Press, Oxford.
- DOBZHANSKY T. – 1940, Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist*, n° 74, p. 312-332.
- DODSON G.N. – 1997, Resource defense mating system in antlered flies, *Phytalmia* spp. Diptera : Tephritidae. *Annals of the Entomological Society of America*, n° 90, p. 80-88.
- DOLIGEZ B., CADET C., DANCHIN E. et BOULINIER T. – 2003, When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, n° 66, p. 973-988.
- DOLIGEZ B., DANCHIN E. et CLOBERT J. – 2002, Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, n° 297, p. 1168-1170.
- DOLIGEZ B., DANCHIN E., CLOBERT J. et GUSTAFSSON L. – 1999, The use of conspecific reproductive success for breeding habitat selection in a non-colonial, hole-nesting species, the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, n° 68, p. 1193-1206.
- DONCASTER C.P., CLOBERT J., DOLIGEZ B. GUSTAFSSON L. et DANCHIN E. – 1997, Balanced dispersal between spatially varying local populations an alternative to the source sink model. *American Naturalist*, n° 150, p. 425-445.
- DORÉ F.Y. – 1983, *L'Apprentissage. Une approche psycho-éthologique*. Maloine, Paris.
- DORÉ F.Y. – 1983, *L'Apprentissage. Une approche psycho-éthologique*. Chenelière et Stanké, Montréal.
- DOUMS C., CABRERA H. et PEETERS C. – 2002, Population genetic structure and male-biased dispersal in the queenless ant *Diacamma cyaneiventris*. *Molecular Ecology*, n° 11, p. 2251-2264.
- DOUTRELANT C. et MCGREGOR P.K. – 2000, Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour*, n° 137, p. 1655-1669.
- DOUTRELANT C., BLONDEL J., PERRET P. et LAMBRECHTS M.M. – 2000, Blue tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. *J. Avian Biol.*, n° 31, p. 360-366.
- DOUTRELANT C., MCGREGOR P.K. et OLIVEIRA R.F. – 2001, The effect of an audience on intrasexual communication in male siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 283-286.
- DOWNS S.G. et RATNIEKS F.L.W. – 2000, Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 326-333.
- DRAULANS D. – 1988, The importance of heronries for mate attraction. *Ardea*, n° 76, p. 187-192.
- DRENT R.H. et DAAN S. – 1980, The prudent parent : Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, n° 68, p. 225-252.
- DRUMMOND H. – 2001, A reevaluation of the role of food in brood-mate aggression. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 517-526.
- DRUMMOND H., RODRIGUEZ C., VALLARINO A., VADERABANO C., ROGEL G. et TOBON E. – 2003, Desperado siblings : uncontrollably aggressive junior chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 53, p. 287-296.
- DUBOIS F. et CÉZILLY F. – 2002, Breeding success and mate retention in birds : a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 52, p. 357-364.
- DUBOIS F., CÉZILLY F. et PAGEL M. – 1998, Mate fidelity and coloniality in waterbirds : a comparative analysis, *Oecologia*, n° 116, p. 433-440.
- DUDAI Y. – 1988, Neurogenetic dissection of learning and short-term memory in *Drosophila*. *Annu. Rev. Neurosci.*, n° 13, p. 127-195.

- DUFFY D.L., BENTLEY G.E., DRAZEN D.L. et BALL G.F. – 2000, Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult European starlings. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 654-662.
- DUFFY J.E. – 1996, Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, n° 381, p. 512-514.
- DUFFY J.E., MORRISON C.L. et RIOS R. – 2000, Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps *Synalpheus*. *Evolution*, n° 54, p. 503-516.
- DUFFY Jr. A.M., CLOBERT J. et MØLLER A.P. – 2002, Hormones, developmental plasticity, and adaptation. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 17, p. 190-196.
- DUFFY Jr. A.M. – 1989, Testosterone and survival : A cost of aggressiveness? *Hormones and Behavior*, n° 23, p. 185-193.
- DUFFY Jr. A.M. et WINGFIELD J.C. – 1986a, Temporal patterns of circulating LH and steroid hormones in a brood parasite, the brown-headed cowbird; I : Males. *J. Zool. Lond.*, n° 208, p. 191-203.
- DUFFY Jr. A.M. et WINGFIELD J.C. – 1986b, The influence of social cues on the reproductive endocrinology of male brown-headed cowbirds : field and laboratory studies. *Hormones and Behavior*, n° 20, p. 222-234.
- DUFFY Jr. A.M. et WINGFIELD J.C. – 1990, Endocrine response of captive male brown-headed cowbirds to intrasexual cues. *Condor*, n° 92, p. 613-620.
- DUFFY Jr. A.M. et BELTHOFF J.R. – 2001, « Proximate mechanisms of natal dispersal : The role of body condition and hormones », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 217-229. Oxford University Press.
- DUFFY Jr. A.M., GOLDSMITH A.R., et WINGFIELD J.C. – 1987, Prolactin secretion in a brood parasite, the brown-headed cowbird. *Molothrus ater*, *J. Zool. Lond.*, n° 212, p. 669-675.
- DUGATKIN L.A. – 1992, Sexual selection and imitation : females copy the mate choice of others. *American Naturalist*, n° 139, p. 1384-1389.
- DUGATKIN L.A. – 1996a, « Copying and mate choice », dans *Social Learning in Animals : The Roots of Culture*. p. 85-106, Academic Press, San Diego.
- DUGATKIN L.A. – 1996b, The interface between culturally-based preferences and genetic preferences : female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 93, p. 2770-2773.
- DUGATKIN L.A. – 1997, *Cooperation among animals*. Oxford University Press.
- DUGATKIN L.A. – 1998, Genes, copying, and female mate choice : shifting thresholds. *Behavioral Ecology*, n° 9, p. 323-327.
- DUGATKIN L.A. – 1999, *The imitation factor. Evolution beyond the gene*. The Free Press, New York.
- DUGATKIN L.A. et GODIN J.G.J. – 1992, Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 249, p. 179-184.
- DUGATKIN L.A. et GODIN J.G.J. – 1993, Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*) : age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 289-292.
- DUGATKIN L.A. et WILSON D.S. – 1991, ROVER : a strategy for exploiting cooperators in a patchy environment. *The American Naturalist*, n° 138, p. 687-701.
- DUNBAR R.I.M. – 1988, *Primate Social Systems*. Chapman et Hall, Londres.
- DUNBAR R.I.M. – 1995, The mating system of callitrichid primates : I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 1057-1070.
- DUNBAR R.I.M. et DUNBAR P. – 1980, The pairbond in klipspringer. *Animal Behaviour*, n° 28, p. 219-229.
- DUNLAP K.D. et WINGFIELD J.C. – 1995, External and internal influences on indices of physiological stress; I : Seasonal and population variation in adrenocortical secretion of free-living lizards, *Sceloporus occidentalis*. *J. Exp. Zool.*, n° 271, p. 36-46.
- DUNLAP P.J. – 1919, Are there any instincts? *Journal of Abnormal Psychology*, n° 14, p. 35-50.
- DUNN A.M., HATCHER M.J., TERRY R.S. et TOFTS C. – 1995, Evolutionary ecology of vertically transmitted parasites : transovarial transmission of a microsporidian sex-ratio distorter in *Gammarus duebeni*. *Parasitology*, n° 111, p. S91-S109.
- DUNN P.O. et ROBERTSON R.J. – 1992, Geographic variation in the importance of male parental care and mating systems in tree swallows. *Behavioral Ecology*, n° 3, p. 291-299.
- DUPRÉ J. – 1987, *The Latest on the Best. Essays on Evolution and Optimality*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- DURANT J.R. – 1986, The making of ethology : The Association for the Study of Animal Behaviour, 1936-1986. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 1601-1616.
- DURHAM W.H. – 1991, *Coevolution : Genes, Culture, and Human Diversity*. Stanford University Press, Stanford.
- DYBAS H.S. et LLOYD M. – 1974, The habitats of 17 year periodical cicadas Homoptera : Cicadidae : *Magicicada* spp. *Ecological Monographs*, n° 44, p. 279-324.
- EATON W.B., PIKE M.S., SHORT R.V., LEE N.C., TRUSSELL J., HATCHER R.A., WOOD J.W., WORTHMAN C.M., BLURTON JONES N.G., KONNER M.J., HILL K.R., BAILEY R. et HURTADO A.M. – 1994, Women's reproductive cancers in evolutionary perspective. *Q. Rev. Biol.*, n° 69, p. 353-367.
- EBERHARD W.G. – 1993, Evaluating models of sexual selection : genitalia as a test case. *American Naturalist*, n° 142, p. 564-571.
- EBERHARD W.G. – 1996, *Female Control : Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton.
- EBERHARD W.G. – 2000, Criteria for demonstrating postcopulatory female choice. *Evolution*, n° 54, p. 1047-1050.
- EBERHARD W.G. – 2000, Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, n° 406, p. 255-256.
- EBERHARD W.G. et GUTIERREZ E.E. – 1991, Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution*, n° 45, p. 18-28.
- EDWARDS A.W.F. – 1998, Natural selection and the sex ratio : Fisher's sources. *American Naturalist*, n° 151, p. 564-569.
- EDWARDS A.W.F. – 2000, Carl Dusing (1884) on The Regulation of the Sex-Ratio. *Theoretical Population Biology*, n° 58, p. 255-257.
- EDWARDS S.V. et NAEEM S. – 1993, The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *American Naturalist*, n° 141, p. 754-789.
- EENS B.J., WEISSING F.J. et DRENT R.H. – 1995, The despotic distribution and deferred maturity : two sides of the same coin. *American Naturalist*, n° 146, p. 625-650.

- EIBL-EIBESFELDT I. – 1955, Über symbiosen, Parasitismus und andere besondere zwischenartliche Beziehungen tropischer Meeresfische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 12, p. 203-219.
- EICHNER A.S. – 1985, The lack of progress in economy. *Nature*, n° 313, p. 427-428.
- EICKWORT G.C., EICKWORT J.M., GORDON J. et EICKWORT M.A. – 1996, Solitary behavior in a high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera : Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 38, p. 227-233.
- ELGAR M.A. – 1986, House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 169-174.
- ELGAR M.A. – 1986a, The establishment of foraging flocks in house sparrows : risk of predation and daily temperature. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 19, p. 433-438.
- ELGAR M.A. – 1992, « Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates », dans ELGAR M.A. et CRESPI B.J., *Cannibalism : Ecology and Evolution among Diverse Taxa*, p. 128-155. Oxford University Press, Oxford.
- ELGAR M.A. et NASH D.R. – 1988, Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus*. *Animal Behaviour*, n° 36, p. 1511-1517.
- ELLEGREN H., GUSTAFSSON L. et SHELDON B.C. – 1996, Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, n° 93, p. 11723-11728.
- ELNER R.W. et HUGHES R.N. – 1978, Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology*, n° 47, p. 103-116.
- ELWOOD R.W. et DICK J.T.A. – 1990, The amorous *Gammarus* : the relationship between precopula duration and size-assortative mating in *G. pulex*. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 828-833.
- EMLEN D.J. et NIJHOUT H.F. – 2000, The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, n° 45, p. 661-708.
- EMLEN J.M. – 1966, The role of time and energy in food preferences. *American Naturalist*, n° 100, p. 611-617.
- EMLEN S.T. – 1982, The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist*, n° 119, p. 29-39.
- EMLEN S.T. – 1994, Benefits, constraints and the evolution of family. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 282-285.
- EMLEN S.T. – 1996, Reproductive sharing in different kinds of kin associations. *The American Naturalist*, n° 148, p. 756-763.
- EMLEN S.T. – 1997, « Predicting family dynamics in social vertebrates », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology : an evolutionary approach*, p. 228-253. Oxford, Blackwell Science.
- EMLEN S.T. et ORING L.W. – 1977, Ecology, sexual selection and the evolution of animal mating systems. *Science*, n° 197, p. 215-223.
- EMLEN S.T. et ORING L.W. – 1977, Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, n° 197, p. 215-223.
- EMLEN S.T. et WREGE P.H. – 1988, The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 23, p. 305-315.
- EMLEN S.T. et WREGE P.H. – 1994, Gender, status and family fortunes in the white-fronted bee-eater. *Nature*, n° 367, p. 129-132.
- ENDLER J.A. – 1978, A predator's view of animal colour patterns. *Evolutionary Biology*, n° 11, p. 319-364.
- ENDLER J.A. – 1980, Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, n° 34, p. 76-91.
- ENDLER J.A. – 1983, Natural and sexual selection in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, n° 9, p. 173-190.
- ENDLER J.A. – 1986, *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- ENDLER J.A. – 1987, Predation, light intensity and courtship behaviour in *Poecilia reticulata* (Pisces : Poeciliidae). *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1376-1385.
- ENDLER J.A. – 1990, On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of The Linnean Society*, n° 41, p. 315-352.
- ENDLER J.A. – 1991, Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under visual conditions. *Vision Research*, n° 31, p. 587-608.
- ENDLER J.A. – 1992, Signals, signal conditions and the direction of evolution. *American Naturalist*, n° 139, p. 5125-5153.
- ENDLER J.A. – 1993, The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, n° 63, p. 1-27.
- ENDLER J.A. – 1995, Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends Ecol. Evol.*, n° 10, p. 22-29.
- ENDLER J.A. et BASOLO A.L. – 1998, Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 415-420.
- ENDLER J.A. et THÉRY M. – 1996, Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist*, n° 148, p. 421-452.
- ENNIS H.L., NAO D.N., PR.U.ATZKI S.U. et KESSIN R.H. – 2000, *Dictyostelium amoebae* lacking an F-box protein form spores rather than stalk in chimeras wild type. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 97, p. 3292-3297.
- ENQUIST M. et ARAK A. – 1993, Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature*, n° 361, p. 446-448.
- ENQUIST M. et LEIMAR O. – 1993, The evolution of cooperation in mobile organisms. *Animal Behaviour*, n° 45, p. 747-757.
- ENS B.J., CHOUDHURY S. et BLACK J.M. – 1996, « Mate fidelity and divorce in monogamous birds », dans BLACK J.M., *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*, p. 344-395. Oxford University Press, Oxford.
- ENS B.J., SAFRIEL U.N. et HARRIS M.P. – 1993, Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematophagus ostralegus*. Incompatibility or choosing a better option? *Animal Behaviour*, n° 45, p. 1199-1217.
- ENS B.J., WEISSING F.J., DRENT R.H. – 1995, The despotic distribution and deferred maturity; 2 sides of the same coin. *American Naturalist*, n° 146, p. 625-650.
- ERCKMANN W.J. – 1983, « The evolution of polyandry in shorebirds : An evaluation of hypotheses », dans WASSER S.K., *Social Behavior of Female Vertebrates*, p. 113-168. Academic Press, New York.
- ERWIN R.M., NICHOLS J.D., EYLER T.B., STOTTS D.B. et TRUITT B.R. – 1998, Modeling colony-site dynamics : a case study of gull-billed terns (*Sterna nilotica*) in coastal Virginia. *AR.U.*, n° 115, p. 970-978.

- ESHEL I. – 1978, On the handicap principle-a critical defence. *Journal of theoretical Biology*, n° 70, p. 245-250.
- ESHEL I. et CAVALLISFORZA L.L. – 1982, Assortment of encounters and evolution of cooperativeness. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 79, p. 1331-1335.
- ESPINAS A. – 1876. *Des Sociétés Animales*. Baillière, Paris.
- ETGES W.J. – 1996, Sexual selection operating in a wild population of *Drosophila robusta*. *Evolution*, n° 50, p. 2095-2100.
- EVANS C.S., EVANS, L. et MARLER, P. – 1993, On the meaning of alarm calls : functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, n° 46, p. 23-38.
- EVANS J.D. – 1995, Relatedness threshold for the production of female sexuals in colonies of a polygynous ant, *Myrmica tahoensis*, as revealed by microsatellite DNA analysis. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, n° 92, p. 6514-6517.
- EWALD P.W. et ROHWER S. – 1982, Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygamy in red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Animal Ecology*, n° 51, p. 429-450.
- FAABORG J., PARKER P.G., DELAY L.S., DE VRIES T., BEDNARZ J.C., PAZ S.M., NRANJO J. et WAITE T.A. – 1995, Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 36, p. 83-90.
- FABRE J.H. – 1899, *Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des insectes*. Editions Robert Laffont, Paris.
- FAIVRE B., PRÉAULT M., SALVADORI F., THÉRY M., GAILLARD M. et CÉZILLY F. – 2003, Bill colour and immunocompetence in the European Blackbird. *Animal Behaviour*, n° 65, p. 1125-1131.
- FAIVRE B., PRÉAULT M., THÉRY M., SECONDI J., PATRIS B. et CÉZILLY F. – 2001, Pairing pattern, morphological characters and individual quality in an urban population of blackbirds *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 969-974.
- FALCONER, D.S. – 1981, Introduction to quantitative genetics. 2^e éd., Longman, London.
- FARNER D.S. et FOLLETT B.K. – 1979, « Reproductive periodicity in birds » dans BARRINGTON E.J.W., *Hormones and evolution*, p. 829-872. Academic Press, New York.
- FARNER D.S. et WINGFIELD J.C. – 1980, Reproductive endocrinology of birds. *Annu. Rev. Physiol.*, n° 42, p. 457-472.
- FARR J.A. et TRAVIS J. – 1986, Fertility advertisement by female sailfin mollies, *Poecilia latipinna* (Pisces : Poeciliidae). *Copeia*, n° 1986, p. 467-472.
- FAULKES C.G. et BENNETT N.C. – 2001, Family values : group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 16, p. 184-190.
- FAULKES C.G., ABBOTT D.H., et JARVIS J.U. – 1990, Social suppression of ovarian cyclicity in captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *J. Reprod. Fertil.*, n° 88, p. 559-568.
- FEDER H.M. – 1966, Cleaning symbiosis in the marine environment, dans HENRY S.M., *Symbiosis*, p. 327-380. Academic Press, New York.
- FEENER D.H., JACOBS L.F. et SCHMIDT J.O. – 1996, Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 61-66.
- FELDMAN M.W. et LALAND K.N. – 1996, Gene-culture coevolutionary theory. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 453-457.
- FELSENSTEIN J. – 1985, Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, n° 125, p. 1-15.
- FENTRESS J.C. et STILWELL F.P. – 1973, Grammar of a movement sequence in inbred mice. *Nature, Lond.*, n° 244, p. 52-53.
- FERRIÈRE R. – 1998, Help and you shall be helped. *Nature*, n° 393, p. 517-518.
- FERRIÈRE R. – 2000, Adaptive responses to environmental threats : evolutionary suicide, insurance, and rescue. *Options Spring*, p. 12-16.
- FERRIÈRE R. et MICHOD R. – 1995, Invading wave of cooperation in a spatial iterated prisoner's dilemma. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 259, p. 77-83.
- FERRIÈRE R. et MICHOD R. – 1996, The evolution of cooperation in spatially heterogeneous populations. *The American Naturalist*, n° 147, p. 692-717.
- FERRIÈRE R., BRONSTEIN J. L., RINALDI S., LAW R. et GAUDUCHON M. – 2002, Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 269, p. 773-780.
- FERRIÈRE R., CAZELLES B., CÉZILLY F. et DESPORTES J.P. – 1996, Predictability and chaos in bird vigilant behaviour. *Animal Behaviour*, n° 52, p. 457-472.
- FICKEN M.S. et POPP J.W. – 1995, Long-term persistence of a culturally transmitted vocalization of the Black-capped chickadee. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 683-693.
- FINCKE O.M., WAAGE J.K. et KOENIG W.D. – 1997, Natural and sexual selection components of odonate mating patterns, dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *Mating Systems in Insects and Arachnids*, p. 58-74. Cambridge University Press, Cambridge.
- FISHER D.O. et LARA M.C. – 1999, Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Animal Behaviour*, n° 58, p. 121-130.
- FISHER J. et HINDE R.A. – 1949, The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, n° 42, p. 347-357.
- FISHER R.A. 1915 – The evolution of sexual preferences. *Eug. Rev.*, n° 7, p. 184-192.
- FISHER R.A. 1930 – *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- FISHER R.A. – 1958, *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, New York.
- FITZGIBBON C.D. – 1989, A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thompson's gazelles hunted by cheetahs. *Animal Behaviour*, n° 37, p. 508-510.
- FLANDRIN J.-L. – 1981, *Le Sexe et l'Occident. Evolution des Attitudes et des Comportements*. Le Seuil, Paris.
- FLEISHMAN L.J., LOEW E.R. et LEAL M. – 1993, Ultraviolet vision in lizards. *Nature*, n° 365, p. 397.
- FLEISHMAN L.J., BOWMAN M., SAUNDERS D., MILLER W.E., RURY M.J. et LOEW E.R. – 1997, The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards : habitat light and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, n° 181, p. 446-460.
- FLEMING A.S. et ANDERSON V. – 1987, Affect and nurturance : mechanisms mediating maternal behavior in two female mammals. *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry*, n° 11, p. 121-127.
- FLETCHER D.J.C. et MICHENER C.D. – 1987, *Kin Recognition in Animals*. Wiley, Chichester.

- FLEURY F., ALLEMAND R., FOUILLET P. et BOULÉTREAU M. – 1995, Genetic variation in locomotor activity rhythm among populations of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera : Eucolidae), a larval parasitoid of *Drosophila* species. *Behavior Genetics*, n° 25, p. 81-89.
- FLINN M. – 1988, *Ethol. Sociobiol.*, n° 9, p. 335-369.
- FLOURENS P. 1842 – *Recherches Expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système Nerveux dans les Animaux Vertébrés*. Baillière, Paris.
- FOLSTAD I. et KARTER A.J. – 1992, Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, n° 139, p. 603-622.
- FORAN C.M. et BASS A.H. – 1999, Preoptic GnRH and AVT : axes for sexual plasticity in teleost fish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 116, p. 141-152.
- FORBES L.S. et KAISER G.W. – 1994, Habitat choice in breeding seabirds : when to cross the information barrier. *Oikos*, n° 70, p. 377-383.
- FORSLUND P. – 2000, Male-male competition and large size mating advantage in European earwigs, *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 753-762.
- FORSLUND P. et PÄRT T. – 1995, Age and reproduction in birds - hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 374-378.
- FOSTER W.A. et TREHERNE J.E. – 1981, Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, n° 295, p. 466-467.
- FOWLER C.W. et BAKER J.D. – 1991, A review of animal population dynamics at extremely reduced population levels. *Rep. Int. Whaling Comm.*, n° 41, p. 545-554.
- FRANCINI-FILHO R.B., MOURA R.L. et SAZIMA I. – 2000, Cleaning by the wrasse *Thalassoma noronhanum*, with two records of predation by its grouper client *Cephalopholis fulva*. *Journal of Fish Biology*, n° 56, p. 802-809.
- FRANCIS C.M., ANTHONY E.L.P., BRUNTON J.A., et KUNZ T.H. – 1994, Lactation in male fruit bats. *Nature*, n° 367, p. 691-692.
- FRANCIS D.D. et MEANEY M.J. – 1999, Maternal care and the development of stress responses. *Curr. Opin. Neurobiol.*, n° 9, p. 128-134.
- FRANK S.A. – 1987, Individual and population sex allocation patterns. *Theoretical Population Biology*, n° 31, p. 47-74.
- FRANK, S. A. – 1990, Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 21, p. 13-55.
- FRANK S.A. – 1998, *Foundations of social evolution*. Monographs in Behavior and Ecology, Princeton, Princeton University Press.
- FREDERIKSEN M. et BREGNBALLE, T. – 2001, Conspecific reproductive success affects age of recruitment in a great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, colony. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 268, p. 1519-1526.
- FREEBERG T.M. – 2000, Culture and courtship in vertebrates : a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 177-192.
- FREEDBERG S. et WADE M.J. – 2001, Cultural inheritance as a mechanism for population sex-ratio bias in reptiles. *Evolution*, n° 55, p. 1049-1055.
- FREELAND W.J. – 1976, Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica*, n° 8, p. 12-24.
- FREELAND W.J. – 1977, Blood-sucking flies and primate polyspecific associations. *Nature*, n° 269, p. 801-802.
- FRENCH J.A. et INGLETTE B.J. – 1989, Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. *Animal Behaviour*, n° 37, p. 487-497.
- FRETWELL S.D. – 1972, *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton.
- FRETWELL S.D. et LUCAS H.L. – 1970, On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical developments. *Acta Biotheoretica*, n° 19, p. 16-36.
- FRICKE – 1975, Evolution of social systems through site attachment in fish. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 39, p. 206-210.
- FRIEDMAN J.M. et HALAAS J.L. – 1998, Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature*, n° 395, p. 763-770.
- FRIEDMANN H. et KERN J. – 1956, The problem of cerophagy or wax-eating in the Honey-guides. *Quarterly Review of Biology*, n° 31, p. 19-30.
- FRISCH K. VON – 1955, *Vie et Mœurs des Abeilles*. Albin Michel, Paris.
- FRUMHOFF P.C. et SCHNEIDER S. – 1987, The social consequences of honey bee polyandry : the effects of kinship on worker interactions within colonies. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 255-262.
- FUCHS A.-R. et DAWOOD M.Y. – 1980, Oxytocin release and uterine activation during parturition in rabbits. *Endocrinology*, n° 107, p. 1117-1126.
- FUGGER H.N., CUNNINGHAM S.G., RISSMAN E.F., et FOSTER T.C. – 1998, Sex differences in the activational effect of ERalpha on spatial learning. *Hormones and Behavior*, n° 34, p. 163-170.
- FURLOW F.B. – 1997, Human neonatal cry quality as an honest signal of fitness. *Evol. Human Behav.*, n° 18, p. 175-193.
- FUTUYMA D.J. – 1998, *Evolutionary Biology*. 3^e éd., Sinauer, Sunderland, Massachussets.
- FUTUYMA D.J. et MORENO G. – 1988, The evolution of ecological specialisation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 19, p. 207-233.
- GALEF B.G. et WHITE D.J. – 1998, Mate-choice copying in japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 545-552.
- GALEF B.G. et WHITE D.J. – 2000, Evidence of social effects on mate choice in vertebrates. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 167-175.
- GALEF Jr. B.G. – 1992, The question of animal culture. *Human Nature*, n° 3, p. 157-178.
- GALEF Jr. B.G. – 1995, Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 705-717.
- GAMBOA G.J., REEVE H.K., FERGUSON I.D. et WACKER T.L. – 1986, Nestmate recognition in social wasps : the origin and acquisition of recognition odours. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 685-695.
- GANDON S. – 1999, Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology*, n° 200, p. 345-360.
- GANDON S. et MICHALAKIS Y. – 2001, « Multiple causes of the evolution of dispersal », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D, *Dispersal*, p. 155-167. Oxford University Press, New York.

- GANGESTAD S.W. et BUSS D.M. – 1993, Pathogen prevalence and human mate preference. *Ethol. Sociobiol.*, n° 14, p. 89-96.
- GANGESTAD S.W. et THORNHILL R. – 1998, Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 265, p. 927-933.
- GARLAND Jr. T., MIDFORD P.E. et IVES A.R. – 1999, An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist*, n° 39, p. 374-388.
- GASPARINI J., MCCOY K.D., HAUSSY C., TVERAA T. et BOULINIER T. – 2001, Induced maternal response to the Lyme disease spirochaete *Borrelia burgdorferi* sensu lato in a colonial seabird, the kittiwake, *Rissa tridactyla*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 268, p. 647-650.
- GATES D.M. – 1965, Energy, plants, and ecology. *Ecology*, n° 46, p. 1-13.
- GAUTIER J.-P. et GAUTIER A. – 1977, « Communication in old world monkeys », dans SEBEOK T.A., *How animals communicate*, p. 890-964. Bloomington, Indiana University Press.
- GAYON J. – 1992, *Darwin et l'après-Darwin : Une Histoire de l'Hypothèse de Sélection Naturelle*. Editions Kimé, Paris.
- GEORGE F.W., JOHNSON L., et WILSON J.D. – 1989, The effect of a 5 alpha-reductase inhibitor on androgen physiology in the immature male rat. *Endocrinology*, n° 125, p. 2434-2438.
- GERHARDT H.C. – 1982, Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura : Hylidae) : implications for mate choice. *American Zoologist*, n° 22, p. 581-595.
- GERHARDT H.C. – 1994, Reproductive character displacement of female mate choice in the grey treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 959-969.
- GERVET J. – 1980, Où en est l'étude du comportement ? ou Dix thèses sur l'éthologie. *Revue des Questions Scientifiques*, n° 151, p. 305-334.
- GETTY T. et KREBS J.R. – 1985, Lagging partial preferences for cryptic prey : a signal detection analysis of great tit foraging. *American Naturalist*, n° 125, p. 39-60.
- GETZ W.M. – 1991, « The honey bee as a model of kin recognition systems », dans HEPPER P.G., *Kin recognition*, p. 358-412. Cambridge, Cambridge University Press.
- GHISELIN M.T. – 1974, *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley.
- GIARD A. – 1904. *Controverses transformistes*. C. Naud, Paris.
- GIBBONS D.W. et PAIN D. – 1992, The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *Journal of Animal Ecology*, n° 61, p. 283-289.
- GIBSON R.M., BRADBURY J.W. et VERHENCAMP S. – 1991, Mate choice in lekking sage grouse revisited : The roles of vocal display, female site fidelity, and copying. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 2, p. 165-180.
- GIL D., GRAVES J., HAZON N., et WELLS A. – 1999, Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*, n° 286, p. 126-128.
- GILDDON C.J. et GOUYON P.H. – 1989, The units of selection. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 4, p. 204-208.
- GILLETTE J.R., JAEGER R.G. et PETERSON M.G. – 2000, Social monogamy in a territorial salamander. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 1241-1250.
- GILLIS D.M. et KRAMER D.L. – 1987, Ideal interference distributions : population density and patch use by zebrafish. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1875-1882.
- GINGRICH J.A. et HEN R. – 2000, The broken mouse : the role of development, plasticity and environment in the interpretation of phenotypic changes in knockout mice. *Curr. Opin. Neurobiol.*, n° 10, p. 146-152.
- GIRALDEAU L.-A. – 1997, « The ecology of information use », dans KREBS J.R., KLOPPER P.H. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, pp. 42-68.
- GIRALDEAU L.-A. et CARACO T. – 2000, *Social Foraging Theory*. Princeton University Press.
- GIRALDEAU L.-A. et D. L. KRAMER – 1982, The marginal value theorem : a quantitative test using load size variation in a central place forager the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, n° 30, p. 1036-1042.
- GIRALDEAU L.-A. et LIVOREIL B. – 1998, « Game theory and social foraging », dans L. A. Dugatkin et H. K. Reeve éditeurs, *Game Theory and Animal Behavior*, p 16-37. Oxford University Press, New York.
- GIRALDEAU L.-A., KRAMER D.L., DESLANDES I., LAIR H. – 1994, The effect of competitors and distance on central place foraging in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 621-632.
- GIRALDEAU L.-A., VALONE T.J. et TEMPLETON J.J. – 2002, Potential disadvantages of using socially-acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, n° 357, p. 1559-1566.
- GIRALDEAU L.-A. – 1997, The Ecology of Information Use, dans *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*, 4^e éd. J.R. Krebs et N.B. Davies éditeurs, Blackwell Science, Oxford R.U.
- GIRONDOT M., ZABORSKI P., SERVAN J. et PIEAU C. – 1994, Genetic contribution to sex determination in turtles with environmental sex determination. *Genet. Research*, n° 63, p. 117-127.
- GITTLEMAN J.L. – 1989, « The comparative approach in ethology : aims and limitations », dans BATESON P.P.G. et KLOPPER P.H., *Perspectives in Ethology*, vol. 8, p. 55-83. Plenum Press, New York.
- GOCHFELD, M. – 1980, « Mechanisms and adaptative value of reproductive synchrony in colonial seabirds », dans BURGER J., OLLA B.L. et WINN H.E., *Behavior of marine animals. Current perspectives in research*, vol. 4 : Marine Birds, p. 207-270. Plenum Press. New-York, London.
- GODFRAY H.C.J. – 1995, Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature*, n° 376, p. 133-138.
- GODIN J.-G. et KEENLEYSIDE M.H.A. – 1984, Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (*Teleostei, Cichlidae*) : a test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, n° 32, p. 120-131.
- GODWIN J. et CREWS D. – 1999, Hormonal regulation of progesterone receptor mRNA expression in the hypothalamus of whiptail lizards : regional and species differences. *J. Neurobiol.*, n° 39, p. 287-293.
- GOLDSMITH A.R. – 1982, Plasma concentrations of prolactin during incubation and parental feeding throughout repeated breeding cycles in canaries (*Serinus canarius*). *J. Endocrinol.*, n° 94, p. 51-59.

- GOLDSMITH A.R. – 1983, « Prolactin in avian reproductive cycles », dans BALTHAZART J., PRÖVE E. et GILLES R., *Hormones and Behaviour in Higher Vertebrates*, p. 375-387. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.
- GOMENDIO M. et ROLDAN E.R.S. – 1993, Mechanisms of sperm competition : linking physiology and behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 8, p. 95-100.
- GOMENDIO M., HARCOURT A.H. et ROLDAN E.R.S. – 1998, « Sperm competition in Mammals », dans BIRKHEAD T.R. et MÖLLER A.P., *Sperm Competition and Sexual Selection*, p. 667-756. Academic Press, San Diego.
- GOMEZ, D. et THÉRY, M. – 2004, Influence of ambient light on the evolution of colour signals : comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecology Letters*, 7, 279-284.
- GOMULKIEWICZ R.S. et HASTINGS A. – 1990, Ploidy and evolution by sexual selection : A comparison of haploid and diploid female choice models near fixation equilibria. *Evolution*, n° 44, p. 757-770.
- GONZALEZ G., SORCI G., et DE LOPE F. – 1999, Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 46, p. 117-122.
- GOODALL J. – 1986, *The Chimpanzees of Gombe : Patterns of Behaviour*. Belknap Press, Harvard.
- GOODFELLOW P.N. et LOVELL-BADGE R. – 1993, SRY and sex determination in mammals. *Annu. Rev. Genet.*, n° 27, p. 71-92.
- GORLICK D.L. – 1980, Ingestion of host fish surface mucus by the Hawaiian cleaning wrasse, *Labroides phthiophagus* (Labridae), and its effect on host species preference. *Copeia*, n° 1980, p. 863-868.
- GORLICK D.L., ATKINS P.D. et LOSEY G.S. – 1978, Cleaning stations as water holes, garbage dumps and sites for the evolution of reciprocal altruism. *American Naturalist*, n° 112, p. 341-353.
- GORSKI R.A., GORDON J.H., SHRYNE J.E., et SOUTHAM A.M. – 1980, Evidence for the existence of a sexually dimorphic nucleus in the preoptic area of the rat. *J. Comp. Neurol.*, n° 193, p. 529-539.
- GOSLING L.M. – 1986, Selective abortion of entire litters in the Coypu : adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. *American Naturalist*, n° 127, p. 772-795.
- GOSLING M. et SUTHERLAND W.J. – 2000, *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GÖTMARK F. et AHLSTRÖM M. – 1997, Parental preference for red mouth of chicks in a songbird. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 264, p. 959-962.
- GOULD J.L. et GOULD C.G. – 1989, *Sexual Selection*. Scientific American Library, Freeman et Co., New York.
- GOULD S.J. – 1974, Darwin's dilemma. *Natural History*, n° 83, p. 16-22.
- GOULD S.J. – 1974, The origin and function of « Bizarre » structures : Antler size and skull size in the « Irish elk », *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, n° 28, p. 191-201.
- GOULD S.J. et LEWONTIN R.C. – 1979, The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm : a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 205, p. 581-598.
- GOUYON P.H., HENRY J.P. et ARNOULD J. – 1997, *Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*. Belin, Paris.
- GOWATY P.A. – 1996, « Battles of the sexes and the origins of monogamy », dans BLACK J.M., *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*, p. 21-52. Oxford University Press, Oxford.
- GRAFEN A. – 1984, « Natural Selection, Kin Selection and Group Selection » ; dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach* 2^e éd., p 62-84. Sinauer Associates, Sunderland.
- GRAFEN A. – 1986, Split sex-ratios and the evolutionary origins of eusociality. *Journal of Theoretical Biology*, n° 122, p. 95-121.
- GRAFEN A. – 1990a, Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, n° 144, p. 517-546.
- GRAFEN A. – 1990b, Do animals really recognize kin? *Animal Behaviour*, n° 39, p. 42-54.
- GRAFEN A. – 1990c, Sexual selection unhandicapped by the Fisher Process. *Journal of theoretical Biology*, n° 144, p. 473-516.
- GRAFEN A. – 1990d, Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 42-54.
- GRAFEN A. – 1991, A reply to Blaustein et al. *Animal Behaviour*, n° 41, p. 1085-1087.
- GRAFEN A. et RIDLEY M. – 1983, A model of mate guarding. *Journal of theoretical Biology*, n° 102, p. 549-567.
- GRAHN M., LANGEFORS Å. et VON SCHANTZ T. – 1998, « The importance of mate choice in improving viability in captive populations », dans CARO T., *Behavioral Ecology and conservation biology*. Oxford University Press, New York, p. 341-363.
- GRAMMER K. – 1993, 5- α -androst-16en-3 α -on : a male pheromone? A brief report. *Ethol. Sociobiol.*, n° 14, p. 201-214.
- GRAMMER K. et THORNHILL R. – 1994, Human (*Homo sapiens*) facial attractiveness and sexual selection : The role of symmetry and averageness. *J. Comp. Psychol.*, n° 108, p. 233-242.
- GRAMMER K., JÜTTE A. et FISCHMANN B. – 1998, « Der Kampf der Geschlechter und der Krieg der Signale », dans KANITSCHIEDER B., *Liebe, Lust und Leidenschaft. Sexualität im Spiegel der Wissenschaft*, p. 9-35. Hirzel, Stuttgart.
- GRANADEIRO J.P., BOLTON M., SILVA M.C., NUNES M. et FURNESS R.W. – 2000, Responses of breeding Cory's shearwater *Calonectris diomedea* to experimental manipulation of chick condition. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 274-281.
- GRAVES H.B., HABLE C.P. et JENKINS T.H. – 1985, Sexual selection in *Gallus* : effects of morphology and dominance on female spatial behavior. *Behavioural Processes*, n° 11, p. 189-197.
- GRAY P. et BROOKS P.J. – 1984, Effect of lesion location within the medial preoptic-anterior hypothalamic continuum on maternal and male sexual behaviors in female rats. *Behav. Neurosci.*, n° 98, p. 703-711.
- GRAY D.A. et CADE W.H. – 1999a, Correlated-response-to-selection experiments designed to test for a genetic correlation between female preferences and male traits yield biased results. *Animal Behaviour*, n° 58, p. 1325-1327.
- GRAY D.A. et CADE W.H. – 1999b, Quantitative genetics of sexual selection in the field cricket, *Gryllus integer*. *Evolution*, n° 53, p. 848-854.
- GREEN D.J. – 2002, Pair bond duration influences paternal provisioning and the primary sex ratio of brown thornbill broods. *Animal Behaviour*, n° 64, p. 791-800.

- GREEN S. et MARLER P.M. – 1979, « The analysis of animal communication. Handbook of behavioral neurobiology », vol. 3, dans MARLER P. et Vandebergh J.G., *Social behavior and communication*, p. 73-158. New York, Plenum Press.
- GREENE H.W. et BURGHARDT G.M. – 1978, Behavior and phylogeny: constriction in ancient and modern snakes. *Science*, n° 200, p. 74-77.
- GREENFIELD M.D. – 1997, « Sexual selection in defense polygyny: lessons from territorial grasshoppers », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *Mating Systems in Insects and Arachnids*, p. 75-88. Cambridge University Press, Cambridge.
- GREENSPAN R.J. et FERVEUR J.-F. – 2000, Courtship in *Drosophila*. *Annual Review of Genetics*, n° 34, p. 205-232.
- GREENWOOD P.J. – 1980, Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, n° 28, p. 1140-1162.
- GREENWOOD P.J. et HARVEY P.H. – 1982, The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 13, p. 1-21.
- GREGORY R.D., KEYMER A.E., et HARVEY P.H. – 1996, Helminth parasite richness among vertebrates. *Biodiversity and Conservation*, n° 5, p. 985-997.
- GRIFFIN A.S. et WEST S.A. – 2002, Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 17, p. 15-21.
- GRIFFITH B., OWENS I.P.F. et THUMAN K.A. – 2002, Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, n° 11, p. 2195-2212.
- GROSBERG R.K. et HART M.W. – 2000, Mate selection and the evolution of highly polymorphic self/non self recognition genes. *Science*, n° 289, p. 2111-2114.
- GROSBERG R.K. et QUINN J.F. – 1986, The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate. *Nature*, n° 322, p. 457-459.
- GROSS M.R. – 1994, The evolution of behavioral ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 358-360.
- GROSS M.R. et SARGENT R.C. – 1985, The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, n° 25, p. 807-822.
- GRUTTER A.S. – 1996, Experimental demonstration of no effect by the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus* (Cuvier et Valenciennes) on the host fish *Pomacentrus moluccensis* (Bleeker). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, n° 196, p. 285-298.
- GRUTTER A.S. – 1997, Spatiotemporal variation and feeding selectivity in the diet of the cleaner fish *Labroides dimidiatus*. *Copeia*, n° 1997, p. 346-355.
- GRUTTER A.S. – 1999, Cleaner fish really do clean. *Nature*, n° 398, p. 672-673.
- GRUTTER A.S. – 2001, Parasite infection rather than tactile stimulation is the proximate cause of cleaning behaviour in fish. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 268, p. 1361-1365.
- GRUTTER A.S. et HENDRIKZ J. – 1999, Diurnal variation in the abundance of juvenile parasitic gnathiid isopod coral reef fish: implications for parasite-cleaner fish interactions. *Coral Reefs*, n° 18, p. 187-191.
- GUBBAY J., COLLIGNON J., KOOPMAN P., CAPEL B., ECONOMOU A., MÜSTERBERG A., VIVIAN N., GOODFELLOW P. et LOVELL-BADGE R. – 1990, A gene mapping to the sex-determining region of the mouse Y chromosome is a member of a novel family of embryonically expressed genes. *Nature*, n° 346, p. 245-250.
- GUBERNICK D.J. et TEFERI T. – 2000, Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 267, p. 147-150.
- GUILLETTE L.J., GROSS T.S., MASSON G.R., MATTER J.M., PERCIVAL H.F., et WOODWARD A.R. – 1996, Developmental abnormalities of the gonad and abnormal sex hormone concentrations in juvenile alligators living in a contaminated environment. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 101, p. 32-42.
- GUTIÉRREZ-OSPINA G., JIMÉNEZ-TREJO F.J., FAVILA R., MORENO-MENDOZA N.A., ROJAS L.G., BARRIOS E.A., DÍAZ-CINTRA S. et MERCHANT-LARIOS H. – 1999, Acetylcholinesterase-positive innervation is present at undifferentiated stages of the sea turtle *Lepidochelys olivacea* embryo gonads: Implications for temperature-dependent sex determination. - *Journal of Comparative Neurology*, n° 410, p. 90-98.
- GWINNER E. – 1996, Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, n° 138, p. 47-63.
- GWINNER E. et WILTSCHKO W. – 1980, Circannual changes in migratory orientation of the garden warbler, *Sylvia borin*. *Behav. Ecol.*, n° 7, p. 73-78.
- GWYNNE D.T. – 1981, Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*, n° 213, p. 779-780.
- GWYNNE D.T. – 1984, Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, n° 307, p. 361-363.
- HAAG C.R., HOTTINGER J.W., RIEK M. et EBERT D. – 2002, Strong inbreeding depression in a *Daphnia* metapopulation. *Evolution*, n° 56, p. 518-526.
- HACHET-SOUPLET P. – 1928, *Les Sociétés Animales*. Alphonse Lemerre, Paris.
- HADFIELD M.G. et SWITZER-DUNLAP M. – 1984, « Opisthobranchs », dans TOMPA A.S., VERDON N.H. et VAN DEN BIGGELAAR J.A.M., *The Mollusca, vol. 7, Reproduction*, p. 209-350. Academic Press, Londres.
- HADLEY M.E. – 1996, *Endocrinology*. 4^e éd., Prentice Hall, Englewood Cliffs (New Jersey).
- HAIG D. – 1993, Genetic conflicts in human pregnancy. *Q. Rev. Biol.*, n° 68, p. 495-532.
- HAIG S. – 1997, « The Social Gene », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B. *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 4^e éd., p. 284-304. Blackwell Science, Oxford R.U.
- HAILMAN J.P. – 1965, Cliff nesting adaptations of the Galapagos swallow-tailed gull. *Wilson Bulletin*, n° 77, p. 346-362.
- HAILMAN J.P. – 1977, *Optical signals, animal communication and light*. Bloomington, Indiana, Indiana University Press.
- HALDANE J.B.S. – 1955, Genetics of population. *New Biology*, n° 18, p. 34-51.
- HAMILTON K.S., KING A.P., SENGELAUB D.R., et WEST M.J. – 1998, Visual and song nuclei correlate with courtship skills in brown-headed cowbirds. *Anim. Behav.*, n° 56, p. 973-982.
- HAMILTON W.D. – 1964a, The genetical evolution of social behaviour, I. *Journal of Theoretical Biology*, n° 7, p. 1-16.
- HAMILTON W.D. – 1964b, The genetical evolution of social behaviour, II. *Journal of Theoretical Biology*, n° 7, p. 17-52.
- HAMILTON W.D. – 1967, Extraordinary sex ratios. *Science*, n° 156, p. 477-488.

- HAMILTON W.D. – 1968, The moulding of senescence by natural selection. *Journal of theoretical Biology*, n° 12, p. 12-45.
- HAMILTON W.D. – 1971, Geometry for the selfish herd. *Journal of theoretical Biology*, n° 31, p. 295-311.
- HAMILTON W.D. – 1972, Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 3, p. 193-232.
- HAMILTON W.D. et MAY R.M. – 1977, Dispersal in stable habitat. *Nature*, n° 269, p. 578-581.
- HAMILTON W.D. et ZR.U. M. – 1982, Heritable true fitness and bright birds : A role for parasites? *Science*, n° 341, p. 289-290.
- HAMILTON W.J. et ORIANI G.H. – 1965, Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor*, n° 67, p. 361-382.
- HAMMOND R.L., BRUFORD M.W. et BOURKE A.F.G. – 2002, Ant workers selfishly bias sex ratios by manipulating female development. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, n° 269, p. 173-178.
- HANSEN A.J. et ROHWER S. – 1986, Coverable badges and resource defence in birds. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 69-76.
- HANSKI I. et THOMAS C.D. – 1994, Metapopulation dynamics and conservation : A spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, n° 68, p. 167-180.
- HARDIN G. – 1968, Tragedy of commons. *Science*, n° 162, p. 1243.
- HARFENIST A. et YDENBERG R.C. – 1995, Parental provisioning and predation risk in rhinoceros aR.U.lets (*Cerorhinca monocerata*) : effects on nestling growth and fledging. *Behavioral Ecology*, n° 6, p. 82-86.
- HARRIS M.P. – 1980, Breeding performance of puffins *Fratercula arctica* in relation to hatching date and growth. *Ibis*, n° 127, p. 243-250.
- HART B.L. et HART L.A. – 1992, Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, n° 44, p. 1073-1083.
- HART B.L., HART L.A. et MOORING M.S. – 1990, Differential foraging of oxpeckers on impala in comparison with sympatric antelope species. *African Journal of Ecology*, n° 28, p. 240-249.
- HARVEY P.H. et BENNETT P.M. – 1983, Brain size, energetics, ecology and life history patterns. *Nature*, n° 306, p. 244-292.
- HARVEY P.H. et BRADBURY J.W. – 1991, « Sexual selection », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, p. 203-233. Oxford University Press, Oxford.
- HARVEY P.H. et PAGEL M.D. – 1991, *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HASSELQUIST D., MARSH J.A., SHERMAN P.W., et WINGFIELD J.C. – 1999, Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 45, p. 167-175.
- HASSON O. – 1989, Amplifiers and the handicap principle in sexual selection : A different emphasis. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 235, p. 383-406.
- HASSON O. – 1991, Sexual displays as amplifiers : Practical examples with an emphasis on feather decorations. *Behavioral Ecology*, n° 2, p. 189-197.
- HASTINGS M.D., QUELLER D.C., EISCHEN F. et STRASSMANN J.E. – 1998, Kin selection, relatedness, and worker control of reproduction in a large-colony epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology*, n° 9, p. 573-581.
- HATCHWELL B.J., ROSS D.J., FOWLIE M.K. et MCGOWAN A. – 2001, Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 268, p. 885-890.
- HAUERT C., DE MONTE S., HOFBAUER J. et SIGMUND K. – 2002, Volunteering as Red Queen mechanism for cooperation in public goods games. *Science*, n° 296, p. 1129-1132.
- HAUSFATER G. et HRDY S.B. – 1984, *Infanticide : Comparative and evolutionary perspectives*. Aldine, New York.
- HAUSSMANN M.F., CARROLL J.A., WEESNER G.D., DANIELS M.J., MATTERI R.L. et LAY Jr. D.C. – 2000, Administration of ACTH to restrained, pregnant sows alters their pigs' hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis. *J. Anim. Sci.*, n° 78, p. 2399-2411.
- HEATH J.A. – 1997, Corticosterone levels during nest departure of juvenile American kestrels. *Condor*, n° 99, p. 806-811.
- HEATH J.A. et DUFTY Jr. A.M. – 1998, Body condition and the adrenal stress response in captive American kestrel juveniles. *Physiol. Zool.*, n° 71, p. 67-73.
- HEBB, D. O. – 1953, Heredity and environment in mammalian behaviour. *British Journal of Animal Behaviour*, n° 1, p. 43-47.
- HECHTEL L.J., JOHNSON C.L. et JULIANO S.A. – 1993, Modification of antipredator behavior of *Cacidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. *Ecology*, n° 74, p. 710-713.
- HEEB P., SCHWANDER T. et FAORO S. – 2003, Nestling detectability affects parental feeding preferences in a cavity nesting bird. *Animal Behaviour*, n° 66, p. 637-642.
- HEG D. – 1999, *Life history decisions in oystercatchers*. University of Groningen Thesis.
- HEINROTH O. – 1911, Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verhandl. 5 International Ornithologische Kongreß*, p. 589-702.
- HEINSOHN R.G. – 1991a, Kidnapping and reciprocity in cooperatively breeding white-winged coughts. *Animal Behaviour*, n° 41, 1097-1100.
- HEINSOHN R.G. – 1991b, Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged coughts. *The American Naturalist*, n° 137, p. 864-881.
- HEINSOHN R.G. et COCKBURN A. – 1994, Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged coughts. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 256, p. 299-303.
- HEINSOHN R.G. et LEGGE S. – 1999, The cost of helping. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 53-57.
- HEINSOHN R.G. et PACKER C. – 1995, Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. *Science*, n° 269, p. 1260-1262.
- HEINZE J., HOLDOBLER B. et PEETERS C. – 1994, Conflict and cooperation in ant societies. *Naturewissenschaften*, n° 81, 489-497.
- HEISENBERG M. – 1997, Genetic approaches to neuroethology. *BioEssays*, n° 19, p. 1065-1073.
- HELFENSTEIN, F. WAGNER, R. H. DANCHIN, E. – 2003, Sexual conflict over sperm disposition in monogamous pairs of kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 54, p. 370-376.
- HELLER R. – 1980, On optimal diet in a patchy environment. *Theoretical Population Biology*, n° 17, p. 201-214.

- HELLUY S. – 1983, Un mode de favorisation de la transmission parasitaire : la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, n° 38, p. 211-223.
- HELLUY S. – 1984, Relations hôtes-parasites du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin 1940); III : Facteurs impliqués dans les modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et tests de prédation. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, n° 59, p. 41-56.
- HELLUY S. et HOLMES J.C. – 1990, Serotonin, octopamine and the clinging behavior induced by the parasite *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) in *Gammarus lacustris* (Crustacea). *Canadian Journal of Zoology*, n° 68, p. 1214-1220.
- HELMES K.R. – 1999, Colony sex ratios, conflict between queens and workers, and apparent queen control in the ant *Pheidole desertorum*. *Evolution*, n° 53, p. 1470-1478.
- HELMES K.R., FEWELL J.H. et RISSING S.W. – 2000, Sex ratio determination by queens and workers in the ant *Pheidole desertorum*. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 523-527.
- HENNESSEY A.C., WALLIN K., et EDWARDS D.A. – 1986, Preoptic lesions increase the display of lordosis by male rats. *Brain Research*, n° 370, p. 21-28.
- HENSHAW M.T., STRASSMANN J.E. et QUELLER D.C. – 2000, The independent origin of a queen number bottleneck that promotes cooperation in the African swarm-founding wasp, *Polybioides tabidus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 48, p. 478-483.
- HEPPER P.G. – 1991, *Kin Recognition*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- HERBERS J.M. – 1984, Queen-worker conflict and eusocial evolution in a polygynous ant species. *Evolution*, n° 38, p. 631-643.
- HERRE E.A. – 1985, Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, n° 228, p. 896-898.
- HERRE E.A. – 1987, Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratio. *Nature*, n° 329, p. 627-629.
- HERZIG A.L. – 1995, Effects of population density on long-distance dispersal in the goldenrod beetle *Trirhabda virgata*. *Ecology*, n° 76, p. 2044-2054.
- HESS E.H. – 1962, « Ethology : An approach toward the complete analysis of behavior », dans BROWN R., GALANTER E., HESS E. H. et MANDLER G., *New Directions in Psychology*. Holt, Rinehart et Winston, New York.
- HEWISON A.J.M. et GAILLARD J.M. – 1999, Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 229-234.
- HEWS D.K. et MOORE M.C. – 1996, A critical period for the organization of alternative male phenotypes of tree lizards by exogenous testosterone? *Physiol Behav.*, n° 60, p. 425-429.
- HEWS D.K., THOMPSON C.W., MOORE I.T. et MOORE M.C. – 1997, Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards : Geographic variation and common-garden rearing studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, n° 41, p. 371-380.
- HEWS D.K., KNAPP R., et MOORE M.C. – 1994, Early exposure to androgens affects adult expression of alternative male types in tree lizards. *Horm Behav.*, n° 28, p. 96-115.
- HEYWOOD J.S. – 1989, Sexual selection by the handicap principle. *Evolution*, n° 43, p. 1387-1397.
- HILL G.E. – 1991, Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, n° 350, p. 337-339.
- HILLIS D.M. – 1987, Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 18, p. 23-42.
- HILLIS D.M., HELSENBECK J.P. et CUNNINGHAM C.W. – 1994, Applications and accuracy of molecular systematics. *Science*, n° 264, p. 671-677.
- HINDE R.A. et TINBERGEN N. – 1958, « The comparative study of species specific behavior », dans ROE A. et SIMPSON G.G., *Behavior and Evolution*, p. 251-268. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- HINTZ J.V. – 2000, The hormonal regulation of premigratory fat deposition and winter fattening in red-winged blackbirds. *Comp. Biochem. Physiol.*, n° 125A, p. 239-249.
- HOBSON E.S. – 1971, Cleaning symbioses among California inshore fishes. *Fishery Bulletin*, n° 69, p. 491-523.
- HOELZER G.A. – 1989, The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 1067-1078.
- HOESE H.D. – 1966, Ectoparasitism by juvenile sea catfish, *Galeichthys felis*. *Copeia*, n° 1966, p. 880-881.
- HOFER H. et EAST M.L. – 1998, « Biological conservation and stress », dans MØLLER A. P., MILINSKI M. et SLATER P. J. B., *Advances in the Study of Behavior*, n° 27, p. 405-525. Academic Press, New York.
- HOFFMANN A.A. – 1988, Heritable variation for territorial success in two *Drosophila melanogaster* populations. *Animal Behaviour*, n° 36, p. 1180-1189.
- HOFFMANN A.A. et CACOYANNI Z. – 1990, Territoriality in *Drosophila melanogaster* as a conditional strategy. *Animal Behaviour*, n° 40, p. 526-537.
- HÖGLUND J. et ALATALO R.V. – 1995, *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- HÖGLUND J., ALATALO R.V., LUNDBERG A., RINTAMÄKI P.T. et LINDELL J. – 1999, Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 266, p. 813-816.
- HOLBERTON R.L. – 1999, Changes in patterns of corticosterone secretion concurrent with migratory fattening in a Neotropical migratory bird. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 116, p. 49-58.
- HOLBERTON R.L., PARRISH J.D. et WINGFIELD J. C. – 1996, Modulation of the adrenocortical stress response in neotropical migrants during autumn migration. *AR.U.*, n° 113, p. 558-564.
- HOLBERTON R.L., MARRA P.P., et MOORE F.L. – 1999, « Endocrine aspects of physiological condition, weather and habitat quality in landbird migrants during the non-breeding period », dans ADAMS N.J. et SLOTOW R.H., *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, p. 847-866, Johannesburg, BirdLife South Africa.
- HOLEKAMP K.E. et SHERMAN P.W. – 1989, Why male ground squirrels disperse. *Amer. Sci.*, n° 77, p. 232-239.
- HOLEKAMP K.E., SMALE L., SIMPSON H.B. et HOLEKAMP N.A. – 1984, Hormonal influences on natal dispersal in free-living Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Hormones and Behavior*, n° 18, p. 465-483.
- HOLLAND B. et RICE W.R. – 1998, Chase-away sexual selection : Anatonistic seduction versus resistance. *Evolution*, n° 52, p. 1-7.

- HOLLAND B. et RICE W.R. – 1999, Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, n° 96, p. 5083-5088.
- HÖLLDOBLER B. et WILSON E.O. – 1990, *The ants*. Cambridge, MA, Belknap Press of Harvard University Press.
- HOLMES W.G. – 1986a, Identification of paternal half-siblings by captive Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 321-327.
- HOLMES W.G. – 1986b, Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 38-47.
- HOLMES W.G. et SHERMAN P.W. – 1982, The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist*, n° 22, p. 491-517.
- HOLT R.D., et BARFIELD M. – 2001, « On the relationship between the ideal free distribution and the evolution of dispersal », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 83-95. Oxford University Press, New York.
- HONKANIEMI J., KONONEN J., KAINU T., PYYKONEN I. et PELTO-HUIKKO M. – 1994, Induction of multiple immediate early genes in rat hypothalamic paraventricular nucleus after stress. *Brain Research Mol. Brain Research*, n° 25, p. 234-241.
- HOOGLAND J.L. et SHERMAN P.W. – 1976, Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs*, n° 46, p. 33-58.
- HORN H.S. – 1968, The adaptative significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, n° 49, p. 682-694.
- HORNER J.R. – 1982, Evidence of colonial nesting and « site fidelity » among ornithischian dinosaurs. *Nature*, n° 297, p. 675-676.
- HOSKEN D.J., GARNER T.W.J. et WARD P.I. – 2001, Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. *Current Biology*, n° 11, p. 489-493.
- HOUE A.E. – 1994, Effect of artificial selection on male colour pattern on mating preference of female guppies. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 256, p. 125-130.
- HOUE A.E. – 1997, *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*. Princeton University Press, Princeton.
- HOUE A.E. et ENDLER J.A. – 1990, Correlated evolution of female mating preference and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science*, n° 248, p. 1405-1408.
- HOUSTON A.I. – 1993, Mobility limits cooperation. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 8, p. 194-196.
- HOWARD R.D. – 1978, The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology*, n° 59, p. 789-798.
- HRDY S.B. – 1979, Infanticide among animals : a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.*, n° 1, p. 13-40.
- HUCK U.W. et BANKS E.M. – 1984, Social olfaction in male brown lemmings (*Lemmus sibiricus* = *trimucronatus*) and collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) : I. Discrimination of species, sex, and estrous condition. *J. Comp. Psychol.*, n° 98, p. 54-59.
- HUELSENBECK J.P., BULL J.J. et CUNNINGHAM C.W. – 1996, Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 152-158.
- HUGHES C. – 1998, Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior : a revolution results. *Ecology*, n° 79, p. 383-399.
- HUNT G.R. – 1996, Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, n° 379, p. 249-251.
- HUNT J. et SIMMONS L.W. – 2002, Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Animal Behaviour*, n° 64, p. 65-75.
- HUNT K.E., HAHN T.P., et WINGFIELD J.C. – 1999, Endocrine influences on parental care during a short breeding season : testosterone and male parental care in Lapland longspurs (*Calcarius lapponicus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, n° 45, p. 360-369.
- HUNT S., BENNETT A.T.D., CUTHILL I.C. et GRIFFITHS R. – 1998, Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of The Royal Society of London B*, n° 265, p. 451-455.
- HUNT S., CUTHILL I.C., BENNETT A.T.D. et GRIFFITHS R. – 1999, Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour*, n° 58, p. 809-815.
- HUNTER F.M., PETRIE M. et OTRONEN M. – 1993, Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 8, p. 21-26.
- HURD H. – 2001, Host fecundity reduction : a strategy for damage limitation? *Trends in Parasitology*, n° 17, p. 363-368.
- HURST G.D.D. et MAJERUS M.E.N. – 1993, Why do maternally inherited microorganisms kill males? *Heredity*, n° 71, p. 81-95.
- HURST L.D. et PECK J.R. – 1996, Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 46-52.
- HUTSON V.C.L. et VICKERS G.T. – 1995, The spatial struggle of Tit-for-Tat and Defect. *Philosophical Transactions of the Royal Society London. Series B*, n° 348, p. 393-404.
- HUXLEY J.S. – 1914, The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*). *Proceedings of the Zoological Society, London*, n° 1914, p. 491-562.
- HUXLEY J.S. – 1938a, Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of current research. *American Naturalist*, n° 72, p. 416-433.
- HUXLEY J.S. – 1938b, « The present standing of the theory of sexual selection », dans DE BEER G.R., *Evolution : essays on aspects of evolutionary biology*. Clarendon Press, Oxford.
- HUXLEY J.S. – 1942, *Evolution : The Modern Synthesis*. Allen et Unwin, London Research.
- IACOVIDES S. et EVANS R.M. – 1998, Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls. *Animal Behaviour*, n° 56, p. 79-85.
- IGUCHI K., MATSUBARA N. et HAKOYAMA H. – 2001, Behavioural individuality assessed from two strains of cloned fish. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 351-356.
- IMBERT E. – 1999, The effects of achene dimorphism on the dispersal in time and space in *Crepis sancta* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, n° 77, p. 508-513.
- IMS R.A. – 1989, Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. *Ecology*, n° 70, p. 607-616.
- IMS R.A. – 1990, Determinants of natal dispersal and space use in grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* : a combined field and laboratory experiment. *Oikos*, n° 57, p. 106-113.
- IMS R.A. et HJERMANN D.Ø. – 2001, « Condition-dependent dispersal », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et

- NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 203-216. Oxford University Press, New York.
- ISACK H.A. et REYER H.-U. – 1988, Honeyguides and honey gatherers : interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science*, n° 243, p. 1343-1346.
- IWASA Y. et POMIANKOWSKI A. – 1994, The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution*, p. 48, p. 853-867.
- IWASA Y., POMIANKOWSKI A. et NEE S. – 1991, The evolution of costly mate preferences II. The « handicap » principle. *Evolution*, n° 45, p. 1431-1442.
- JACOB F. – 1981, *Le Jeu des Possibles*. Fayard, Paris.
- JACOBS J.D. et WINGFIELD J.C. – 2000, Endocrine control of life-cycle stages, p. a constraint on response to the environment? *Condor*, n° 102, p. 35-51.
- JAENIKE J. – 2001, Sex chromosome meiotic drive. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 32, p. 25-49.
- JAISSON P. – 1991, « Kinship and fellowship in ants and social wasps », dans HEPPER P.G., *Kin recognition*, p. 60-93. Cambridge, Cambridge University Press.
- JAISSON P. – 1993, *La Fourmi et le Sociobiologiste*. Odile Jacob, Paris.
- JAKUBOWSKI M. et TERKEL J. – 1986, Female reproductive function and sexually dimorphic prolactin secretion in rats with lesions in the medial preoptic-anterior hypothalamic continuum. *Neuroendocrinology*, n° 43, p. 696-705.
- JAMIESON I. – 1995, Do female fish prefer to spawn in nests with eggs for reasons of mate choice copying or egg survival? *American Naturalist*, n° 145, p. 824-832.
- JARMAN P.J. – 1974, The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, n° 48, p. 215-267.
- JARVIS J.U.M. – 1981, Eu-sociality in mammal - cooperative breeding in naked mole-rat *Heterocephalus glaber* colonies. *Science*, n° 212, p. 571-573.
- JARVIS J.U.M., BENNETT N.C. et SPINKS A.C. – 1998, Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*) : implications for sociality. *Ecologia*, n° 113, p. 290-298.
- JARVIS J.U.M., O'RIAIN M.J., BENNETT N.C. et SHERMAN P.W. – 1994, Mammalian eusociality : a family affair. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 47-51.
- JAYNES J. – 1969, The historical origins of « ethology » and « comparative psychology ». *Animal Behaviour*, n° 17, p. 601-606.
- JEHL Jr. J.R. et MURRAY Jr. B.G. – 1986, « The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds », dans JOHNSTON R.F., *Current Ornithology vol. 3*, p. 1-86. Plenum Press, New York.
- JENNI D.A. et COLLIER G. – 1972, Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*). *AR.U.*, n° 89, p. 743-765.
- JENNI L., JENNI-EIERMANN S., SPINA F. et SCHWABL H. – 2000, Regulation of protein breakdown and adrenocortical response to stress in birds during migratory flight. *Am. J. Physiol.*, n° 278, p. R1182-1189.
- JENNINGS D., MOORE M. C., KNAPP R. K., MATTHEWS L. et ORCHINIK M. – 2000, Plasma steroid-binding globulin mediation of differences in stress reactivity in alternative male phenotypes in tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 120, p. 289-299.
- JENNIONS M.D., MØLLER A.P. et PETRIE M. – 2001, Sexually selected traits and adult survival : a meta-analysis. *Quarterly Review of Biology*, n° 76, p. 3-36.
- JIGGINS F.M., HURST G.D.D. et MAJERUS M.E.N. – 1998, Sex ratio distortion in *Acraea encedon* (Lepidoptera : Nymphalidae) is caused by a male-killing bacterium. *Heredity*, n° 81, p. 87-91.
- JIGGINS F.M., HURST G.D.D. et MAJERUS M.E.N. – 2000, Sex-ratio-distorting *Wolbachia* causes sex-role reversal in its butterfly host. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, n° 267, p. 69-73.
- JIGUET F., ARROYO B. et BRETAGNOLLE V. – 2000, Lek mating systems : a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 63-82.
- JIN H. et CLAYTON D.F. – 1997, Localized changes in immediate-early gene regulation during sensory and motor learning in zebra finches. *Neuron*, n° 19, p. 1049-1059.
- JOHNSGARD P.A. – 1997, *The Avian Brood Parasites : Deception at the Nest*. Oxford University Press, Oxford.
- JOHNSON C.N. – 1988, Dispersal and the sex ratio at birth in primates. *Nature*, n° 332, p. 726-728.
- JOHNSON D.H. – 1980, The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, n° 61, p. 65-71.
- JOHNSON S.G. – 1991, Effects of predation, parasites, and phylogeny on the evolution of bright colorations in North American male passerines. *Evolutionary Ecology*, n° 5, p. 52-62.
- JOHNSON J.I., JÖNSSON E. et BJÖRNSSON B.T. – 1996, Dominance, nutritional state, and growth hormones levels in rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*). *Hormones and Behavior*, n° 30, p. 13-21.
- JOHNSTON V. et RYDER J.P. – 1987, Divorce in Larids : a review. *Colonial Waterbirds*, n° 10, p. 16-26.
- JOHNSTONE R.A. – 1995, Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle : reviewing the evidence. *Biological Reviews*, n° 70, p. 1-65.
- JOHNSTONE R.A. – 1996, Begging signals and parent-offspring conflict : do parents always win? *Proceedings of the Royal Society. Series B*, n° 263, p. 1677-1681.
- JOHNSTONE R.A. – 1996, Multiple displays in animal communication : « Backup signals » and « multiple messages ». *Philosophical Transactions of the Royal Society London. Series B*, n° 351, p. 329-338.
- JOHNSTONE R.A. et CANT M.A. – 1999, Reproductive skew and the threat of eviction : a new perspective. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 275-279.
- JOHNSTONE R.A. et NORRIS K. – 1993, Badges of status and the cost of aggression. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 32, p. 127-134.
- JONES C.G., HECK W., LEWIS R.E., MUNGRÖO Y., SLADE G. et CADE T. – 1991, The restoration of the Mauritius kestrel *Falco punctatus* population. *Ibis*, n° 137, supplément 1, p. S173-S180.
- JONES D.N., DEKKER R.W.R.J. et ROSELAAR C.S. – 1995, *The Megapodes*. Oxford University Press, Oxford.
- JONES G.P. – 1981, Spawning-site choice by female *Pseudolabrus celidotus* (Pisces : Labridae) and its influence on the mating success. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 7, p. 107-112.

- JONES I.L. et HUNTER E.M. – 1998, Heterospecific mating preferences for a feather ornament in least a.R.U.lets. *Behavioural Ecology*, n° 9, p. 187-192.
- JONES J. – 2001, Habitat selection studies in avian ecology : a critical review. *The A.R.U.*, n° 118, p. 557-562.
- JONES J.S. et WYNNE-EDWARDS K.E. – 2000, Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process. *Hormones and Behavior*, n° 37, p. 116-125.
- JONES T.M. et QUINNELL R.J. – 2002, Testing predictions for the evolution of lekking in the sandfly, *Lutzomyia longipalpis*. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 605-612.
- JÖNSSÉN E., JOHNSSON J.I. et BJÖRNSSON B.T. – 1996, Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 263, p. 647-651.
- JULLIARD R. – 2000, Sex-specific dispersal in spatially varying environments leads to habitat-dependent evolutionary stable sex-ratios. *Behavioural Ecology*, n° 111, p. 421-428.
- KACELNIK A. – 1984, Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, n° 53, p. 283-299.
- KARUBIAN J. et SWADDELL J.P. – 2001, Selection on females can create « larger males ». *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 268, p. 725-728.
- KAVALIERS M., COLWELL D.D. et CHOLERIS E. – 1999, Paresites and behavior : an ethopharmacological analysis and biomedical implications. *Neurosci. Biobehav. Res.*, n° 23, p. 1037-1045.
- KAWAI M. – 1965, Newly acquired pre-cultural behaviour of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, n° 6, p. 1-30.
- KAWATA M. – 1995, Roles of steroid hormones and their receptors in structural organization in the nervous system. *Neurosci. Research*, n° 24, p. 1-46.
- KAYE H.L. – 1986, *The Social Meaning of Modern Biology*. Yale University Press, New Haven.
- KEANE B., CREEL S.R. et WASER P.M. – 1990, No evidence of inbreeding avoidance or inbreeding depression in a social carnivore. *Behavioral Ecology*, n° 7, 480-489.
- KEANE B., WASER P.M., CREEL S.R., CREEL N., ELLIOT L.F. et MINCHELLA D.J. – 1994, Subordinate reproduction in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, n° 47, 65-75.
- KEDDY P.A. – 1989, *Competition*. Chapman et Hall, Londres.
- KELLER L. – 1995, Social life : the paradox of multiple-queen colonies. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 355-360.
- KELLER L. – 1997, Indiscriminate altruism : unduly nice parents and siblings. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p. 99-103.
- KELLER L. et CHAPUISAT M. – 1999, Cooperation among selfish individuals in insect societies. *BioScience*, n° 49, p. 899-909.
- KELLER L. et NONACS P. – 1993, The role of queen pheromones in social insects : queen control or queen signal? *Animal Behaviour*, n° 45, p. 787-794.
- KELLER L. et REEVE H.K. – 1994, Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 98-102.
- KELLER L. et ROSS K.G. – 1998, Selfish genes : a green beard in the red fire ant. *Nature*, n° 394, p. 573-575.
- KELLER L.F., ARCESE P., SMITH J.N.M., HOCHACHKA W.M., et STEARNS S.C. – 1994, Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature*, n° 372, p. 356-357.
- KELLY C. – 1987, A model to explore the spread of mimicry and rejection in hypothetical populations of cuckoos and their hosts. *Journal of theoretical Biology*, n° 125, p. 283-299.
- KELLY S.J., OSTROWSKI N.L., et WILSON M.A. – 1999, Gender differences in brain and behavior : hormonal and neural bases. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, n° 64, p. 655-664.
- KEMPENAERS B. et SHELDON B.C. – 1997, Studying paternity and paternal care : pitfalls and problems. *Animal Behaviour*, n° 53, p. 4223-427.
- KEMPENAERS B., FOERSTER K., QUESTIAU B., ROBERTSON B.C. et VERMEIRSEN E.L.M. – 2000, Distinguishing between female sperm choice versus male sperm competition : a comment on Birkhead. *Evolution*, n° 54, p. 1050-1052.
- KEMPENAERS B., LANCTOT R.B. et ROBERTSON R.J. – 1998, Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 845-860.
- KENNEDY J.S. – 1954, Is modern ethology subjective? *British Journal of Animal Behaviour*, n° 2, p. 12-19.
- KENNEDY J.S. – 1992, *The New Anthropomorphism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KENNEDY, M. et GRAY, R. D. – 1993, Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical evaluation of experiments on the ideal free distribution. *Oikos*, n° 68, p. 158-166.
- KENWARD R.E. – 1978, Hawks and doves : factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons. *Journal of Animal Ecology*, n° 47, p. 449-460.
- KETTERSON E.D. et NOLAN Jr. V. – 1999, Adaptation, exaptation, and constraint : a hormonal perspective. *American Naturalist Suppl.*, n° 154, p. S4-S25.
- KETTERSON E.D., NOLAN Jr. V., CAWTHORN M.J., PARKER P.G. et ZIEGENFUS C. – 1996, Phenotypic engineering using hormones to explore the mechanistic and functional bases of phenotypic selection in nature. *Ibis*, n° 138, p. 70-86.
- KETTERSON E.D., NOLAN Jr. V., WOLF L., ZIEGUNFUS C., DUFTY Jr. A.M., BALL G.F. et JOHNSEN T.S. – 1991, Testosterone and avian life histories : the effect of experimentally elevated testosterone on corticosterone and body mass in dark-eyed juncos. *Hormones and Behavior*, n° 25, p. 489-503.
- KEVERNE E.B. – 1997, An evaluation of what the mouse knockout experiments are telling us about mammalian behaviour. *BioEssays*, n° 19, p. 1091-1098.
- KEVERNE E.B. et KENDRICK K.M. – 1994, Maternal behaviour in sheep and its neuroendocrine regulation. *Acta Paediatr.*, n° 397, p. 47-56.
- KEYSER A.J. et HILL G.E. – 2000, Structurally based plumage coloration is an honest signal of male quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 202-209.
- KILNER R. – 1995, When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 260, p. 343-348.
- KILNER R. – 1997, Mouth colour is a reliable signal of need in begging canary nestlings. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 264, p. 963-968.

- KILNER, R. et JOHNSTONE, R. A. – 1997, Begging the question : are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p. 11-15.
- KILNER R.M., NOBLE D.G. et DAVIES N.B. – 1999, Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature*, n° 397, p. 667-672.
- KIRKPATRICK M. – 1982, Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, n° 36, p. 1-12.
- KIRKPATRICK M. – 1986, The handicap mechanism of sexual selection does not work. *American Naturalist*, n° 127, p. 222-240.
- KIRKPATRICK M. – 1987, « The evolutionary forces acting on female mating preferences in polygynous animals », dans BRADBURY J.W. et ANDERSSON M.B., *Sexual Selection : Testing the Alternatives*, p. 67-82. John Wiley et Sons, Chichester.
- KIRKPATRICK M. – 1996, Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution*, n° 50, p. 2125-2140.
- KIRKPATRICK M. et BARTON N.H. – 1997, The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, n° 94, p. 1282-1286.
- KIRKPATRICK M. et DUGATKIN L.A. – 1994, Sexual selection and the evolutionary effects of copying mate choice. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 34, p. 443-449.
- KIRKPATRICK M. et RYAN M.J. – 1991, The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, n° 350, p. 33-38.
- KITCHEN D.M. et PACKER C. – 1999, « Complexity in vertebrate societies », dans KELLER L., *Levels of selection in evolution*, p. 176-196. Princeton : Princeton University Press.
- KLEIMAN D.G. – 1994, Animal behavior studies and zoo propagation programs. *Zoo Biol.*, n° 13, p. 411-412.
- KLEIN S.L. et NELSON R.J. – 1999, Influence of social factors on immune function and reproduction. *Rev. Reprod.*, n° 4, p. 168-178.
- KLEINMAN D.G. – 1977, Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, n° 52, p. 39-69.
- KLEINMAN D.G. et MALCOM J.R. – 1981, « The evolution of male parental investment in mammals », dans GUBERNICK D.J. et KLOPPER P.H., *Parental Care in Mammals*, p. 347-387. Plenum Press, New York.
- KLEMPERER H.G. – 1983, The evolution of parental behaviour in Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae): an experimental approach. *Ecological Entomology*, n° 8, p. 49-59.
- KLOPPER P.H. – 1962, *Behavioral Aspects of Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- KLOPPER P.H. et GANZHORN J.U. – 1985, « Habitat selection : behavioral aspects », dans CODY M.L., *Habitat selection in birds*, p. 435-453. Academic Press, San Diego.
- KLUMP G.M. et GERHARDT H.C. – 1987, Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray treefrog. *Nature*, n° 326, p. 286-288.
- KNAPP R., WINGFIELD J.C. et BASS A.H. – 1999, Steroid hormones and paternal care in the plainfin midshipman fish (*Porichthys notatus*). *Hormones and Behavior*, n° 35, p. 81-89.
- KNOWLTON N. – 1979, Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. *Animal Behaviour*, n° 27, p. 1022-1033.
- KODRIC-BROWN A. et BROWN J.H. – 1984, Truth in advertising : the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist*, n° 124, p. 309-323.
- KOENIG W.D. – 1997, Host preferences and behaviour of expecters : co-existence of similar species in a fragmented landscape. *Evolutionary Ecology*, n° 11, p. 91-104.
- KOHL J.V. et FRANCCEUR R.T. – 1995, *The scent of Eros*. Continuum, New York.
- KÖHLER W. – 1925, *L'Intelligence des Singes Supérieurs*. CEPL, Paris.
- KOKKO H. – 1999, Cuckoldry and the stability of biparental care. *Ecology Letters*, n° 2, p. 247-255.
- KOKKO H. et MONAGHAN P. – 2001, Predicting the direction of sexual selection. *Ecology Letters*, n° 4, p. 159-165.
- KOKKO H. et LINDSTRÖM J. – 1996, Kin selection and the evolution of leks : whose success do young males maximize? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 263, p. 919-923.
- KOKKO H. et SUTHERLAND W.J. – 1998, Optimal floating and queuing strategies : Consequences for density dependence and habitat loss. *American Naturalist*, n° 152, p. 354-366.
- KOKKO H. et SUTHERLAND W.J. – 2001, Ecological traps in changing environments : ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research*, n° 3, p. 537-551.
- KOKKO H., BROOKS R., MCNAMARA J.M. et HOUSTON A.I. – 2002, The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 269, p. 1331-1340.
- KOKKO H., JOHNSTONE R.A. et CLUTTON-BROCK T. – 2001, The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 268, p. 187-196.
- KÖLLIKER M. et RICHNER H. – 2001, Parent-offspring conflict and the genetics of offspring solicitation and parental response. *Animal Behaviour*, n° 62, p. 395-407.
- KOMDEUR J. – 1992, Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature*, n° 358, p. 493-495.
- KOMDEUR J. – 1994, The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 256, p. 17-52.
- KOMDEUR J. – 1996, Influence of helping and breeding experience on reproductive performance in the Seychelles warbler : a translocation experiment. *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 326-333.
- KOMDEUR J. – 1998, Long-term fitness benefits of egg sex modification by the Seychelles warbler. *Ecology Letters*, n° 1, p. 56-62.
- KOMDEUR J. et HATCHWELL B.J. – 1999, Kin recognition : function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 237-241.
- KOMDEUR J., DAAN S., TINBERGEN J. et MATEMAN C. – 1997, Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, n° 385, p. 522-525.
- KOMERS P.E. – 1996, Obligate monogamy without parental care in Kirk's dikdik. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 131-140.
- KOOPMAN P., GUBBAY J., VIVIAN N., GOODFELLOW P. et LOVELL-BADGE R. – 1991, Male development of chromosomally female mice transgenic for Sry. *Nature*, n° 351, p. 117-121.

- KORTLANDT A. – 1940, Wechselwirkung Zwischen Instinkten. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, n° 4, p. 443-520.
- KRACKOW S. – 1995, Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological review of the Cambridge philosophical society*, n° 70, p. 225-241.
- KRAKAUER D.C. et PAGEL M. – 1996, Selection by somatic signals : The advertisement of phenotypic state through costly intercellular signals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, n° 351, p. 647-658.
- KRAMER D.L. – 1985, Are colonies supraoptimal groups? *Animal Behaviour*, n° 33, p. 1031-1032.
- KRAMER D.L. et W. NOWELL – 1980, Central place foraging in the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, n° 28, p. 772-778.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1987, *An Introduction to Behavioural Ecology*. 2^e éd., Sinauer Associates Inc., Sunderland, É.U.A.
- KREBS C.J., KELLER B.L. et TAMARIN R.H. – 1969, *Microtus* population biology : demographic changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, n° 50, p. 587-607.
- KREBS J.R. – 1985, Sociobiology ten years on. *New Scientist*, n° 1476, p. 40-43.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1978, *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1981, *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1984, *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2^e éd., Sinauer Associates, Sunderland, É.U.A.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1987, *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1991, *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 3^e éd., Blackwell, Oxford, R.U.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. – 1997, *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*. 4^e éd., Blackwell Science, Oxford, R.U.
- KREBS J.R., ERICHSEN J. T., WEBBER M. I. et CHARNOV E. L. – 1977, Optimal prey-selection by the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, n° 25, p. 30-38.
- KRESS S.W. – 1998, « Applying research for effective management : case studies in seabird restoration » dans MARZLUFF J.M. et SALLABANKS R., *Avian Conservation*, p. 141-154, Island Press, Washington D.C.
- KRIEBER M. et BARRETTE C. – 1984, Aggregation behaviour of harbour seals at Forillon National Park, Canada. *Journal of Animal Ecology*, n° 53, p. 913-928.
- KROODSMA D.E et MILLER E. H. – 1996, *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca.
- KROODSMA D.S. et BYERS B. – 1991, The function(s) of bird song. *Am. Zool.*, n° 31, p. 318-328.
- KRUUK L.E.B., CLUTTON-BROCK T.H., ALBON S.D., PEMBERTON J.M. et GUINNESS F.E. – 1999, Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature*, n° 399, p. 459-461.
- KUO Z.Y. – 1924, A psychology without heredity. *Psychological Review*, n° 31, p. 427-451.
- LABRIE F., BELANGER A., SIMARD J., LUU-THE V. et LABRIE C. – 1995, DHEA and peripheral androgen and estrogen formation : intracrinology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, n° 774, p. 16-28.
- LACEY E.A. et SHERMAN P.W. – 1991, « Social organization of naked mole-rat colonies : evidence for division of labor », dans SHERMAN P.W., JARVIS J.U.M. et ALEXANDER R.D., *The biology of the naked mole-rat*, pp. 267-301. Princeton, Princeton University Press.
- LACHLAN R.F. et SLATER P. J. B. – 1999, The maintenance of vocal learning by gene-culture interaction : The cultural trap hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 266, p. 701-706.
- LACHMANN M., SELLA G. et JABLONKA E. – 2000, On advantages of information sharing. *Proceedings of the Royal Society of London B*, n° 267, p. 1287-1293.
- LACK D. – 1968, *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, Londres.
- LACY R.C. et SHERMAN P.W. – 1983, Kin recognition by phenotype matching. *The American Naturalist*, n° 121, p. 489-512.
- LAFUMA L., LAMBRECHTS M. et RAYMOND M. – 2001, Aromatic plants in bird nests as a protection against blood-sucking flying insects? *Behavioural Processes*, n° 56, p. 113-120.
- LAHTI D.C. et LAHTI A.R. – 2002, How precise is egg discrimination in weaverbirds? *Animal Behaviour*, n° 63, p. 1135-1142.
- LAIR H., KRAMER D.L. et GIRALDEAU L.-A. – 1994, Interference competition in central place foragers : the effect of imposed waiting on patch use decisions of eastern chipmunks. *Behavioral Ecology*, n° 5, p. 237-244.
- LANALD K. – 1994, Sexual selection with a culturally transmitted mating preference. *Theoretical Population Biology*, n° 45, p. 1-15.
- LANALD K.N., ODLING-SMEE J. et FELDMAN M.W. – 2000, Niche construction, biological evolution and cultural changes. *Behavioral and Brain Sciences*, n° 23, p. 131-175.
- LAMARCK J.-B.P.A. DE MONET DE – 1809, *Philosophie Zoologique*. Dentu, Paris.
- LAMBIN X. – 1994, Litter sex ratio does not determine natal dispersal tendency in female Townsend's voles. *Oikos*, n° 69, p. 353-356.
- LAMBIN X. – 1994, Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology*, n° 75, p. 224-235.
- LAMBIN X. et YOCOZ N.G. – 1998, The impact of population kin-structure on nestling survival in Townsend's voles, *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology*, n° 67, p. 1-16.
- LAMBIN X., AARS J. et PIERTNEY S.B. – 2001, « Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 110-122. Oxford University Press, New York.
- LANDE R. – 1979, Quantitative genetics of multivariate evolution applied to brain-body size allometry. *Evolution*, n° 33, p. 402-416.
- LANDE R. – 1981, Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science of USA*, n° 78, p. 3721-3725.
- LANDE R. – 1982, Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution*, n° 36, p. 213-223.
- LANDE R. – 1987, Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, n° 130, p. 624-635.
- LANDE R. et ARNOLD S.J. – 1983, The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, n° 37, p. 1210-1226.
- LAWTON J.H. et MAY R.M. – 1995, *Assessing extinction rates*. Oxford University Press, Oxford.

- LAZARUS J. – 1989, The logic of mate desertion. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 672-684.
- LAZARUS J. et INGLIS I.R. – 1986, Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Animal Behaviour*, n° 34, p. 1791-1804.
- LE BOEUF B.J. – 1974, Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, n° 14, p. 163-176.
- LE BOEUF B.J. – 1978, « Social behaviour in some marine and terrestrial carnivores », dans REESE E.S. et LIGHTER F.J., *Contrasts in Behavior*, p. 251-279. Wiley, New York.
- LE DOUARIN N.M. – 1993, Embryonic neural chimaeras in the study of brain development. *Trends Neurosci.*, n° 16, p. 64-72.
- LE GALLIARD J.-F., FERRIÈRE R. et DIECKMANN U. – 2003, The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution*, n° 57, p. 1-17.
- LE BOEUF B.J. – 1974, Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, n° 14, p. 163-176.
- LE BOEUF B.J. et REITER J. – 1988, « Lifetime reproductive success in northern elephant seals », dans CLUTTON-BROCK T.H., *Reproductive Success*, p. 344-362. University of Chicago Press, Chicago.
- LECOMTE J. et CLOBERT J. – 1996, Dispersal and connectivity of the common lizard *Lacerta vivipara* : an experimental approach. *Acta Oecologica*, n° 17, p. 585-598.
- LEE M.K., BORCHELT D.R., WONG P.C., SISODIA S.S. et PRICE D.L. – 1996, Transgenic models of neurodegenerative diseases. *Curr. Opin. Neurobiol.*, n° 6, p. 651-660.
- LEECH D.I., HARTLEY I.R., STEWART I.R.K., GRIFFITH S.C. et BURKE T. – 2001, No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 674-680.
- LEFEBVRE L. – 1995, Culturally-transmitted feeding behaviour in primates : evidence for accelerating learning rates. *Primates*, n° 36, p. 227-239.
- LEFEBVRE L. et BOUCHARD J. – 2003, « Social learning about food in birds », dans PERRY S. et FRAGASZY D., *The Biology of Traditions*, p. 94-126. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEFEBVRE L., WHITTLE P., LASCARIS E. et FINKELSTEIN A. – 1997, Feeding innovations and forebrain size in birds. *Anim. Behav.*, n° 53, p. 549-560.
- LEFEBVRE L., GAXIOLA A., DAWSON S. et al. – 1998, Feeding innovations and forebrain size in Australasian birds. *Behaviour*, n° 135, p. 1077-1097.
- LEFRANC A. – 2001, *Étude des facteurs déterminant les comportements de dispersion et de sélection d'habitat chez Drosophila melanogaster*. Thèse de troisième cycle, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris, France.
- LEGENDRE S., CLOBERT J., MØLLER A.P. et SORCI G. – 1999, Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations : The case of passerines introduced to New Zealand. *American Naturalist*, n° 153, p. 449-463.
- LEGRAND R.S. et MORSE D.H. – 2000, Factors driving extreme sexual size dimorphism of a sit-and-wait predator under low density. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 71, p. 643-664.
- LEHRMAN D.S. – 1953, A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. *Quarterly Review of Biology*, n° 28, p. 337-363.
- LEHRMAN D.S. – 1965, « Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove », dans BEACH F.A., *Sex and Behavior*, p. 335-380. Wiley, New York.
- LEMAIRE P. et MAIGRET J. – 1987, Importance relative des différents stimuli dans le comportement de nettoyage de *Labroides dimidiatus* (Cuv. et Val., 1839). *Annales de l'Institut Océanographique*, n° 63, p. 9-84.
- LEMEL J.Y., BELICHON S., CLOBERT J. et HOCHBERG M.E. – 1997, The evolution of dispersal in a two-patch system : some consequences of differences between migrants and residents. *Evolutionary Ecology*, n° 11, p. 613-629.
- LÉNA J.-P., CLOBERT J., DE FRAIPONT M., LECOMTE J. et GUYOT G. – 1998, The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology*, n° 9, p. 500-507.
- LEONARD M.L. et HORN A.G. – 1996, Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 38, p. 341-347.
- LESTEL D. – 1996, *L'Animalité. Essai sur le Statut de l'Humain*. Hatier, Paris.
- LESTEL D. – 2001, *Les Origines Animales de la Culture*. Flammarion, Paris.
- LETURQUE H., et ROUSSET F. – 2002, Dispersal, kin competition, and the ideal free distribution in a spatially heterogeneous population. *Theoretical Population Biology*, n° 62, p. 169-180.
- LEVIN R.N., et JOHNSTON R.E. – 1986, Social mediation of puberty : an adaptive female strategy? *Behav. Neural Biol.*, n° 46, p. 308-324.
- LEVINE N. – 1988, *The Dynamics of Polyandry : Kinship, Domesticity and Population on the Tibetan Border*. Chicago University Press, Chicago.
- LEVINS R. et MAC ARTHUR R. – 1966, The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment : variations on a theme by Howard Levene. *American Naturalist*, n° 100, p. 585-589.
- LEWIN R. – 1999, *Human Evolution. An Illustrated Introduction*. Blackwell, Oxford.
- LEWIS J.C. – 1990, Captive propagation in the recovery of the whooping crane. *Endangered Species Update* 8, p. 46-48.
- LIEBIG J., PEETERS C. et HOLDOBLER B. – 1999, Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, 1865-1870.
- LIFJELD J.T., ANTHONISEN K., BLOMQUIST D., JOHNSEN A., KROKENE C. et RIGSTAD K. – 1998, Studying the influence of paternity on parental effort : a comment on Kempenaers et Sheldon. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 235-238.
- LIGHTBODY J.P. et WEATHERHEAD P.J. – 1988, Female settling patterns and polygyny : Tests of a neutral mate-choice hypothesis. *American Naturalist*, n° 132, p. 20-33.
- LIGON J.D. – 1999, *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press, Oxford.
- LIGON J.D. et LIGON S.H. – 1978, Communal breeding in green woodhoopoes as a case for reciprocity. *Nature*, n° 276, p. 496-498.

- LIMA S. – 1984, Downy woodpecker foraging behaviour : efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, n° 65, 166-174.
- LIMA S.L. – 1995, Back to the basics of anti-predatory vigilance : the group size effect. *Animal Behaviour*, n° 49, p. 11-20.
- LIMA S.L. et ZOLLNER P.A. – 1996, Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 131-135.
- LINDBURG D.G. – 1983, « Mating behaviour and estrus in the Indian rhesus monkey », dans SETH P.K., *Perspectives in Primate Biology*, p. 45-61. Today and Tomorrow, New Delhi.
- LINDEN M. et MØLLER A.P. – 1989, Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends In Ecology and Evolution*, n° 4, p. 367-371.
- LINDGREN et NORDAHL M.G. – 1994, Evolutionary dynamics of spatial games. *Physica D*, p. 75.
- LINSENMAIR K.E. – 1987, « Kin recognition in subsocial arthropods, in particular in the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* », dans FLETCHER D.J.C. et MICHENER C.D., *Kin Recognition in Animals*, p. 21-208. Wiley, Chichester.
- LINVILLE S.U., BREITWISCH R. et SCHILLING A. – 1998, Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 119-127.
- LIPAR J.L., KETTERSON E.D., NOLAN Jr. V. et CASTO J.M. – 1999, Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 115, p. 220-227.
- LISKE E. et DAVIS W.J. – 1987, Courtship and mating behaviour of the Chinese praying mantis *Tenodera aridifolia sinensis*. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1524-1538.
- LIU D., TANNENBAUM B., CALDIJI C., FRANCIS D., FREEDMAN A., SHARMA S., PEARSON D., PLOTSKY P.M. et MEANEY M.J. – 1997, Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptor gene expression and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress. *Science*, n° 277, p. 1659-1662.
- LOYD J.E. – 1965, Aggressive mimicry in *Photuris* : firefly femmes fatales. *Science*, n° 149, p. 653-654.
- LOYD J.E. – 1975, Aggressive mimicry in *Photuris* fireflies : signal repertoires by femmes fatales. *Science*, n° 197, p. 452-453.
- LOEHLE C. – 1995, Social barriers to pathogen transmission in wild animals populations. *Ecology*, n° 76, p. 326-335.
- LOEHLE C. – 1997, The pathogen transmission avoidance theory of sexual selection. *Ecological Modelling*, n° 103, p. 231-250.
- LORDI B., PROTAIS P., MELLIER D. et CASTON J. – 1997, Acute stress in pregnant rats : effects on growth rate, learning, and memory capabilities of the offspring. *Physiol. Behav.*, n° 62, p. 1087-1092.
- LORENZ K. – 1935, Der Kumpan in der Welt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, n° 83, p. 137-213, 289-413.
- LORENZ K. – 1950, The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symposium of the Society for Experimental Biology*, n° 4, p. 221-268.
- LORENZ K. – 1958, The evolution of behavior. *Scientific American*, n° 199, p. 67-78.
- LORENZ K. – 1966, *Evolution and modification of behaviour*. Chicago, University of Chicago Press.
- LORENZ K. – 1969, *L'Agression. Une Histoire Naturelle du Mal*. Flammarion, Paris.
- LORENZ K. – 1970a, *Essais sur le Comportement Animal et Humain*. Le Seuil, Paris.
- LORENZ K. – 1970b, *Évolution et Modification du Comportement*. Payot, Paris.
- LORENZ K. – 1975, *L'Envers du Miroir. Une Histoire Naturelle de la Connaissance*. Flammarion, Paris.
- LOSEY G.S. – 1979, Fish cleaning symbiosis : proximate causes of host behaviour. *Animal Behaviour*, n° 27, p. 669-685.
- LOSEY, G. S. – 1987, Cleaning symbiosis. *Symbiosis*, n° 4, p. 229-258.
- LOSEY G. S. et MARGULES L. – 1974, Cleaning symbiosis provides a positive reinforcer for fish. *Science*, n° 1984, p. 179-180.
- LOTEM A. – 1993, Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature*, n° 362, p. 743-745.
- LOTEM A. – 1998, Differences in begging behaviour between barn swallows, *Hirundo rustica*, nestlings. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 809-818.
- LOTEM A. et NAKAMURA H. – 1998, « Evolutionary equilibria in avian brood parasitism », dans ROTHSTEIN S.I. et ROBINSON S.K., *Parasitic Birds and their Hosts*, p. 223-235. Oxford University Press, Oxford.
- LOTEM A., NAKAMURA H. et ZAHAVI A. – 1992, Rejection of cuckoo eggs in relation to host age : a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology*, n° 3, p. 128-132.
- LOZANO G.A. et LEMON R.E. – 1996, Male plumage, paternal care and reproductive success in yellow warblers, *Dendroica petechia*. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 265-272.
- LUDWIG W. – 1932, *Das Rechts-Links Problem im Tierreich und beim Menschen*. Springer-Verlag, Berlin.
- LYON B.E. – 1998, Optimal clutch size and conspecific brood parasitism. *Nature*, n° 392, p. 380-383.
- LYON B.E., EADIE J.M. et HAMILTON L.D. – 1994, Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. *Nature*, n° 371, p. 240-243.
- LYTHGOE J.N. – 1979, *The Ecology of vision*. Oxford, Clarendon Press.
- MACARTHUR R.H. et PIANKA E.R. – 1966, On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, n° 100, p. 603-609.
- MACDOUGALL-SHACKLETON S.A. et BALL G.F. – 1999, Comparative studies of sex differences in the song-control system of songbirds. *Trends Neurosci.*, n° 22, p. 432-436.
- MADDISON W.P. et MADDISON D.R. – 1992, *MacClade : Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 3.0*. Sinauer.
- MADSEN T., SHINE R. LOMAN J. et HAKANSSON T. – 1993, Determinants of mating success in male aders, *Vipera berus*. *Animal Behaviour*, n° 45, p. 491-499.
- MAGUIRE E.A., GADIAN D.G., JOHNSRUDE I.S., GOOD C.D., ASHBURNER J., FRACKOWIAK R.S. et FRITH C.D. – 2000, Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, n° 97, p. 4398-4403.
- MAJOR P.F. – 1973, Scale feeding behavior of the leatherjacket, *Scombroides layson* and two species of the genus *Oligoplites* (Pisces : Carangidae). *Copeia*, n° 1973, p. 151-154.
- MAJZOUB J.A., MCGREGOR J.A., LOCKWOOD C. J., SMITH R., TAGGART M. S. et SCHULKIN J. – 1999, A central theory of pre-term and term labor : putative role for corticotropin-releasing hormone. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, n° 180, p. S232-S241.

- MALHOTRA A. et THORPE R.S. – 1991, Experimental detection of rapid evolutionary response in natural lizard populations. *Nature*, n° 353, 347-348.
- MANGEL M. et CLARK C.W. – 1988, *Dynamic Modelling in Behavioral Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- MANLY B.F.J. – 1985, *The Statistics of Natural Selection*. Chapman et Hall, Londres.
- MANNING A. – 1979, *An Introduction to Animal Behaviour*. 3^e éd., Edward Arnold, Londres.
- MANUWALD D.A. – 1974, Effects of territoriality on breeding in a population of Cassin's aR.U.let. *Ecology*, n° 55, p. 1399-1406.
- MARCHETTI K. – 1992, Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 248, p. 41-45.
- MARCHETTI K. – 1993, Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature*, n° 362, p. 149-152.
- MARGULIS L. et DORION S. – 2002, *Acquiring genomes : a theory of the origins of species*. Perseus Book Group.
- MARGULIS S.W., SALTZMAN W. et ABBOTT D.H. – 1995, Behavioral and hormonal changes in female naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) following removal of the breeding female from a colony. *Hormones and Behavior*, n° 29, p. 227-247.
- MARKMAN S., YOM-TOV Y. et WRIGHT J. – 1995, Male parental care in the orange-tufted sunbird : behavioural adjustments in provisioning and nest guarding effort. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 655-669.
- MARKMAN S., YOM-TOV Y. et WRIGHT J. – 1996, The effect of male removal on female parental care in the orange-tufted sunbird. *Animal Behaviour*, n° 52, p. 437-444.
- MARKOW T.A. – 1988, *Drosophila* males provide a material contribution to offspring sired by other males. *Functional Ecology*, n° 2, p. 77-79.
- MARLER P. – 1956, Behaviour of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour supplement* 5, p. 1-84.
- MARLER P. – 1977, « The evolution of communication », dans SEBEOK T.A., *How animals communicate*. Bloomington, Indiana University Press.
- MARLER P., DUFTY A. et PICKERT R. – 1986a, Vocal communication in the domestic chicken : I. Does a sender communicate information about the quality of a food referent to a receiver? *Animal Behaviour*, n° 34, p. 188-193.
- MARLER P., DUFTY A. et PICKERT R. – 1986b, Vocal communication in the domestic chicken : II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? *Animal Behaviour*, n° 34, p. 194-198.
- MARLER P., PETERS S., BALL G.F., DUFTY Jr. A.M., et WINGFIELD J.C. – 1988, The role of sex steroids in the acquisition and production of birdsong. *Nature*, n° 336, p. 770-772.
- MARLOWE, F. – 2000, Paternal investment and the human mating system. *Behavioural Processes*, n° 51, p. 45-61.
- MARRA P.P. et HOLBERTON R.L. – 1998, Corticosterone levels as indicators of habitat quality : Effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. *Ecologia*, n° 116, p. 284-292.
- MARRA P.P., HOBSON K.A. et HOLMES R.T. – 1998, Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, n° 282, p. 1884-1886.
- MARTEN K. et MARLER P. – 1977, Sound transmission and its significance for animal vocalizations. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 2, p. 271-290.
- MARTIN S.J., BEEKMAN M., WOSSLER T.C. et RATNIEKS F.L.W. – 2002, Parasitic Cape honeybee workers, *Apis mellifera capensis*, evade policing. *Nature*, n° 415, 163-165.
- MARTIN T.E. – 1992, Nest predation and nest sites : new perspectives on old patterns. *Bioscience*, n° 43, p. 523-532.
- MARTIN T.L.F. et WRIGHT J. – 1993, Cost of reproduction and allocation of food between parent and young in the swift (*Apus apus*). *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 213-223.
- MARTINS E.P. – 1996, *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- MARTINS E.P. – 2000, Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 296-299.
- MARZLUFF J.M. et BALDA R.P. – 1990, « Pinyon jays : making the best of a bad job by helping » ; dans STACEY P.B. et KOENIG W.D., *Cooperative breeding in birds : long-term studies of Ecology and behavior*, p. 199-237. Cambridge, Cambridge University Press.
- MARZLUFF J.M. et HEINRICH B. – 2001, Raven roosts are still information centers. *Animal Behaviour*, n° 61, p. F14-F15.
- MARZLUFF J.M., HEINRICH B. et MARZLUFF C.S. – 1996, Raven roosts are mobile information cent Research. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 89-103.
- MASSOT M. et CLOBERT J. – 1995, Influence of maternal food availability on offspring dispersal. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, n° 37, p. 413-418.
- MASSOT M., CLOBERT J., LORENZON P. et ROSSI J.M. – 2002, Condition dependent dispersal and ontogeny of the dispersal behavior : an experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, n° 71, p. 235-261.
- MATHEVON N., AUBIN T. et BRÉMOND J.-C. – 1997, Propagation of bird acoustic signals : comparative study in starling and blackbird distress calls. *C. R. Acad. Sci. Paris Serie III*, n° 320, p. 869-876.
- MATHEVON N., AUBIN T. et DABALSTEEN T. – 1996, Song degradation during propagation : importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology*, n° 102, p. 397-412.
- MATHEWS L.M. – 2002, Territorial cooperation and social monogamy : factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 767-777.
- MATSUMOTO K. et YANAGISAWA Y. – 2001, Monogamy and sex role reversal in the pipefish *Corythoichthys haematopterus*. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 163-170.
- MATTHEWS R. – 2000, Storks deliver babies (p = 0.008). *Teaching Statistics*, n° 22, p. 36-38.
- MAUCK R.A. et GRUBB Jr. T.C. – 1995, Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Animal Behaviour*, n° 49, p. 999-1008.
- MAYNARD SMITH J. – 1974, *Models in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH J. – 1976, Sexual selection and the handicap principle. *Journal of theoretical Biology*, n° 57, p. 239-242.
- MAYNARD SMITH J. – 1977, Parental investment : a prospective analysis. *Animal Behaviour*, n° 25, p. 1-9.
- MAYNARD SMITH J. – 1978, *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge.

- MAYNARD SMITH J. – 1982, *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- MAYNARD SMITH J. – 1982, *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH J. – 1984, Game theory and the evolution of behaviour. *Behavior and Brain Sciences*, n° 7, p. 95-125.
- MAYNARD SMITH J. – 1985, Mini review : sexual selection, handicaps and true fitness. *Journal of theoretical Biology*, n° 57, p. 239-242.
- MAYNARD SMITH J. – 1989, *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- MAYNARD SMITH J. – 1991, Honest signalling : the Philip Sidney game. *Animal Behaviour*, n° 42, p. 1034-1035.
- MAYNARD SMITH J. et BROWN R.L.W. – 1986, Competition and body size. *Theoretical Population Biology*, n° 30, p. 166-179.
- MAYNARD SMITH J. et HARPER D. – 2003, *Animal signals*, Oxford University Press.
- MAYNARD SMITH J. et SZATHMARY E. – 1997, *The major transitions in evolution*, Oxford University Press.
- MAYNARD B.J., DEMARTINI L. et WRIGHT W.G. – 1996, *Gammarus lacustris* harboring *Polymorphus paradoxus* show altered patterns of serotonin-like immunoreactivity. *Journal of Parasitology*, n° 82, p. 663-666.
- MAYNARD B.J., WELLNITZ T.A., ZANINI N., WRIGHT W.G. et DEZFULI B.S. – 1998, Parasite-altered behavior in a crustacean intermediate host : field and laboratory studies. *Journal of Parasitology*, n° 84, p. 1102-1106.
- MAYR E. – 1963, *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR E. – 1982, *Histoire de la Biologie. Diversité, Evolution et Hérité*. Fayard, Paris.
- MAZUC J., CHASTEL O. et SORCI G. – 2003, No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology*, n° 14, p. 340-346.
- MCCORMICK C.M., SMYTHE J.W., SHARMA S., et MEANEY M.J. – 1995, Sex-specific effects of prenatal stress on hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress and brain glucocorticoid receptor density in adult rats. *Brain Research Dev. Brain Research*, n° 84, p. 55-61.
- MCCOY K.D., BOULINIER T., CHARDINE J.W., DANCHIN E. et MICHALAKIS Y. – 1999, Dispersal and distribution of the tick *Ixodes uriae* within and among seabird host populations : the need for a population genetic approach. *Journal of Parasitology*, n° 85, p. 196-202.
- MCCRACKEN K.G. et SHELDON F.H. – 1998, Molecular and osteological heron phylogenies : source of incongruence. *The A.R.U.*, n° 115, p. 127-141.
- MORAND, S. et POULIN, R. – 1998, Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*, n° 12, p. 717-727.
- MCEWEN B.S. – 1999, Stress and hippocampal plasticity. *Annu. Rev. Neurosci.*, n° 22, p. 105-122.
- MCEWEN B.S., BRINTON R.E., et SAPOLSKY R.M. – 1988, Glucocorticoid receptors and behavior : implications for the stress response. *Adv. Exp. Med. Biol.*, n° 245, p. 35-45.
- McFARLAND D.J. et HOUSTON A.I. – 1981, *Quantitative Ethology. The State Space Approach*. Pitman, Londres.
- MCGREGOR P.K. et PEAKE T.M. – 2000, Communication networks : social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethologica*, n° 2, p. 71-81.
- MCGREW W.C. – 1992, *Chimpanzee Material Culture : Implications for Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McKIBBEN J.R. et BASS A.H. – 1998, Behavioral assessment of acoustic parameters relevant to signal recognition and preference in a vocal fish. *J. Acoust. Soc. Am.*, n° 104, p. 3520-3533.
- McLAIN D.K. – 1993, Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos*, n° 68, p. 490-500.
- McLAIN D.K. – 1998, Non-genetic benefits of mate choice : fecundity enhancement and sexy sons. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 1191-1201.
- McLAIN D.K. et BOROMISA R.D. – 1987, Male choice, fighting ability, assortative mating and the intensity of sexual selection in the milkweed longhorn beetle *Tetraopes tetraophthalmus* (Coleoptera, Cerambycidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 20, p. 239-246.
- McLAIN D.K., MOULTON M.P. et REDFERN T.P. – 1995, Sexual selection and the risk of extinction of introduced birds on oceanic islands. *Oikos*, n° 74, p. 27-34.
- McLEAN M., BISITS A., DAVIES J., WOODS R., LOWRY P. et SMITH R. – 1995, A placental clock controlling the length of human pregnancy. *Nature Med.*, n° 1, p. 460-463.
- McNAUGHT M.K., OWENS I.P.F. – 2002, Interspecific variation in plumage colour among birds : species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 505-514.
- McPECK M.A. et HOLT R.D. – 1992, The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist*, n° 140, p. 1010-1027.
- McVEY M.E. – 1988, « The opportunity for sexual selection in a territorial dragonfly *Erythemis simplicicollis* », dans CLUTTON-BROCK T.H., *Reproductive Success : Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*, p. 44-58. University of Chicago Press, Chicago.
- McWILLIAMS S.R. et KARASOV W.H. – 2001, Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comp. Biochem. Physiol.*, n° 128A, p. 577-591.
- MEADOWS P.S. et CAMPBELL J.I. – 1972, « Habitat selection by aquatic invertebrates », dans RUSSELL F.S. et YONGE M., *Advances in Marine Biology*, vol. 10, p. 271-382. Academic Press, London, New York.
- MEANEY M.J., VIAU V., BHATNAGAR S., BETTIO K., INY L.J., O'DONNELL D. et MITCHELL J.B. – 1991, Cellular mechanisms underlying the development and expression of individual differences in the hypothalamic-pituitary-adrenal stress response. *J. Steroid Biochem. Molec. Biol.*, n° 39, p. 265-274.
- MEEK S.B. et ROBERTSON R.J. – 1994, Effects of male removal on the behaviour and reproductive success of female Eastern Bluebirds *Sialia sialis*. *Ibis*, n° 136, p. 305-312.
- MEIER A.H. et FARNER D.S. – 1964, A possible endocrine basis for premigratory fattening in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii* (Nuttall). *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 4, p. 584-595.

- MEIER A.H. et MARTIN D.D. – 1971, Temporal synergism of corticosterone and prolactin controlling fat storage in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 17, p. 311-318.
- MELLO C.V., VICARIO D.S. et CLAYTON D.F. – 1992, Song presentation induces gene expression in the songbird forebrain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 89, p. 6818-6822.
- MÉNARD N., SCHEFFRAHN W., VALLET D., ZIDANE C. et REBER C. – 1991, « Application of blood protein electrophoresis and DNA fingerprinting to the analysis of paternity and social characteristics of wild barbary macaques », dans MARTIN R.D. et DIXSON A.F., *Paternity in Primates : Genetic Tests and Theories*, p. 155-174. S. Karger AG, Bâle.
- METZ K.J. et WEATHERHEAD P.J. – 1992, *Seeing red : Uncovering coverable badges in red-winged blackbirds*. *Animal Behaviour*, n° 43, p. 223-229.
- MEYLAN S., DE FRAIPONT M. et CLOBERT J. – 2004, Maternal size, stress and dispersal in the common lizard. *EcoScience*, n° 11, p. 123-346.
- MEYLAN S., CLOBERT J. et DE FRAIPONT M. – 2001, Maternal stress and juvenile dispersal in the common lizard. *Ann. Meeting. Soc. Int. Comp. Biol.*, Chicago, Illinois, Abstract.
- MICHOD R.E. – 1999, *Darwinian dynamics - Evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton, Princeton University Press.
- MICHOR F. et NOWAK M.A. – 2002, Evolution. The good, the bad and the lonely. *Nature*, n° 419, p. 677.
- MILINKI M. – 1979, An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 51, p. 36-40.
- MILINSKI M. et PARKER G.A. – 1991, « Competition for resources », dans KREBS J.R. et DAVIS N.B., *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, p. 137-168.
- MILINSKI M. et WEDEKIND C. – 1998, Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, n° 95, p. 13755-13758.
- MILINSKI M., SEMMANN D. et KRAMBECK H.-J. – 2002, Reputation helps solve the « tragedy of the commons ». *Nature*, n° 415, p. 424-426.
- MILLER D.G.I. – 1998, Consequences of communal gall occupation and a test for kin discrimination in the aphid *Tamalia coweni* (Cockerell) (Homoptera : Aphididae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 43, p. 95-103.
- MILLS S.C. et REYNOLDS J.D. – 2002, Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and CONSEQUENCES for offspring survival. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 1029-1036.
- MITCHELL W.A. – 1990, On optimal control theory of diet selection : The effects of resource depletion and exploitative competition. *Oikos*, n° 58, p. 16-24.
- MITTLEDORF J. et WILSON D.S. – 2001, Population viscosity and the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, n° 204, p. 481-496.
- MIZRAHI D., HOLBERTON R.L. et GAUTHREAUX Jr. S.A. – 2001, Plasma corticosterone and adrenocortical stress response in Semi-palmate Sandpipers, *Calidris pusilla*, at a major stopover site during spring migration. *AR.U.*, n° 118, p. 79-91.
- MOCK D.W. – 2001, Comments on Danchin et Richner's « Viable and unviable hypotheses for the evolution of raven roosts ». *Animal Behaviour*, n° 61, p. F12-F13.
- MOCK D.W. et PARKER G.A. – 1997, *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford University Press, Oxford.
- MOCK D.W., LAMEY T.C. et THOMPSON D.B.A. – 1988, Falsifiability and the Information Centre Hypothesis. *Ornis Scandinavica*, n° 19, p. 231-248.
- MØLLER A.P. – 1987, Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 819-832.
- MØLLER A.P. – 1988a, False alarm calls as a means of resource usurpation in the great tit *Parus major*. *Ethology*, n° 79, p. 25-30.
- MØLLER A.P. – 1988b, Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, n° 332, p. 640-642.
- MØLLER A.P. – 1990, Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 458-465.
- MØLLER A.P. – 1992, Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature*, n° 357, p. 238-240.
- MØLLER A.P. – 1994, *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER A.P. – 1996a, Parasitism and developmental stability of hosts : A review. *Oikos*, n° 77, p. 189-196.
- MØLLER A.P. – 1996b, Developmental stability of flowers, embryo abortion, and developmental stability of plants. *Proc. R. Soc. Lond. Series B*, n° 263, p. 53-56.
- MØLLER A.P. – 1997, Developmental stability and developmental selection against developmentally unstable offspring. *J. theor. Biol.*, n° 185, p. 415-422.
- MØLLER A.P. – 2000, Male parental care, female reproductive success and extra-pair paternity. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 161-168.
- MØLLER A.P. et ALATALO R.V. – 1999, Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 85-91.
- MØLLER A.P. et BIRKHEAD T.R. – 1993, Cuckoldry and sociality : a comparative study of birds. *American Naturalist*, n° 142, p. 118-140.
- MØLLER A.P. et JENNIONS M.D. – 2001, How important are direct benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*, n° 88, p. 401-415.
- MØLLER A.P. et LEGENDRE S. – 2001, Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos*, n° 92, p. 27-34.
- MØLLER A.P. et PAGEL M. – 1998, Developmental stability and signalling among cells. *J. theor. Biol.*, n° 193, p. 497-506.
- MØLLER A.P. et SWADDLE J.P. – 1997, Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER A.P. et THORNHILL R. – 1998a, Developmental stability and sexual selection : A meta-analysis. *American Naturalist*, n° 151, p. 174-192.
- MØLLER A.P. et THORNHILL R. – 1998b, Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 1507-1515.
- MØLLER A.P., BIARD C., BLOUNT J.D., HOUSTON D.C., NINNI P., SAINO N. et SURAI P.F. – 2000, Carotenoid-dependent signals : indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxi-

- fication ability? *Poultry and Avian Biology Reviews*, n° 11, p. 137-159.
- MØLLER A.P., CHRISTE P. et LUX E. – 1999, Parasite-mediated sexual selection : Effects of parasites and host immune function. *Q. Rev. Biol.*, n° 74, p. 3-20.
- MONNAT J.Y., DANCHIN E. et RODRIGUEZ ESTRELLA R. – 1990, Évaluation de la qualité du milieu dans le cadre de la prospection et du recrutement : le squatterisme chez la Mouette tridactyle. *C. R. Acad. Sc. Paris, Série 3*, n° 311, p. 391-396.
- MONNIN T. et PEETERS C. – 1999, Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, n° 10, 323-332.
- MONNIN T. et RATNIEKS F.L.W. – 2001, Policing in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 50, 97-108.
- MONNIN T., RATNIEKS F.L.W., JONES G.R. et BEARD R. – 2002, Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*, n° 419, p. 61-65.
- Moore A.J. – 1990, The inheritance of social dominance, mating behaviour and attractiveness to mates in male *Nauphoeta cinerea*. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 388-397.
- MOORE A.J. et BOAKE C.R.B. – 1994, Optimality and evolutionary genetics : complementary procedures for evolutionary analysis in behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 69-72.
- MOORE A.J. et MOORE P.J. – 1999, Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 711-716.
- MOORE A.J. et WILSON P. – 1993, The evolution of sexually dimorphic earwig forceps : social interactions among adults of the toothed earwig, *Vostox apicedentatus*. *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 40-48.
- MOORE J. – 1984, Altered behavioral responses in intermediate hosts - an acanthocephalan parasite strategy. *American Naturalist*, n° 123, p. 572-577.
- MOORE J. – 2002 *Parasites and the Behavior of Animals*. Oxford University Press, Oxford.
- MOORE J. et GOTELLI N.J. – 1996, Evolutionary patterns of altered host behavior and susceptibility in parasitized hosts. *Evolution*, n° 50, p. 807-819.
- MOORE M.C. – 1982, Hormonal response of free-living male white-crowned sparrows to experimental manipulation of female sexual behavior. *Hormones and Behavior*, n° 16, p. 323-329.
- MOORE M.C. – 1991, Application of organization-activation theory to alternative male reproductive strategies : a review. *Hormones and Behavior*, n° 25, p. 154-179.
- MOORE M.C. et D. CREWS. – 1986, Sex steroid hormones in natural populations of a sexual whiptail lizard *Cnemidophorus inornatus*, a direct evolutionary ancestor of a unisexual parthenogen. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 63, p. 424-430.
- MOORE M.C., THOMPSON C.W. et MARLER C.A. – 1991, Reciprocal changes in corticosterone and testosterone levels following acute and chronic handling stress in the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 81, p. 217-226.
- MOORE M.C., HEWS D.K. et KNAPP R. – 1998, Hormonal control and evolution of alternative male phenotypes : generalizations of models for sexual differentiation. *Am. Zool.*, n° 38, p. 133-151.
- MOORING M.S. et HART B.L. – 1995, Differential grooming rate and tick load of territorial male and female impala, *Aepyceros melampus*. *Behavioral Ecology*, n° 6, p. 94-101.
- MORAND S. et POULIN R. – 1998, Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*, n° 12, p. 717-727.
- MORATALLA J.J. et POWELL J.E. – 1994, « Dinosaur nesting patterns », dans CARPENTER K., HIRSCH K.F. et HORNER J.R., *Dinosaur Eggs and Babies*, pp. 37-46. Cambridge University Press.
- MOREAU DE SAINT-MÉRY M.L.E. – 1797, *Description topographique, physique, civile, politique et historique de la partie française de l'isle de Saint-Domingue*. Dupont, Paris.
- MOREAU J., BERTIN A., CAUBER Y. et RIGAUD T. – 2001, Sexual selection in an isopod with *Wolbachia*-induced sex reversal : males prefer real females. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 14, p. 388-394.
- MORENO-MENDOZA N., HARLEY V.R. et MERCHANT-LARIOS H. – 2001, Temperature regulates SOX9 expression in cultured gonads of *Lepidochelys olivacea*, a species with temperature sex determination. *Developmental Biology*, n° 229, p. 319-326.
- MORGAN B.J.T., SIMPSON M.J.A., HANBY J.P. et HALL-CRAGGS J. – 1976, Visualizing interactions and sequential data in animal behaviour : theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*, n° 56, p. 1-43.
- MORITZ R.F.A. et HILLESHEIM E. – 1985, Inheritance of dominance in honeybees (*Apis mellifera capensis* Esch.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 17, p. 87-89.
- MORITZ R.F.A., KRYGER P. et ALLSOPP M.H. – 1996, Competition for royalty in bees. *Nature*, n° 384, p. 31.
- MORRIS M.R., WAGNER W.E. et RYAN M.J. – 1996, A negative correlation between trait and mate preference in *Xiphophorus pygmaeus*. *Animal Behaviour*, n° 52, p. 1193-1203.
- MORSE D.H. – 1980, *Behavioral Mechanisms in Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MORTON E.S., FORMAN L. et BRAUN M. – 1990, Extrapair fertilization and the evolution of colonial breeding in Purple Martins, *AR.U.*, n° 107, p. 275-283.
- MOTRO U. – 1991, Avoiding inbreeding and sibling competition : the evolution of sexual dimorphism for dispersal. *American Naturalist*, n° 137, p. 108-115.
- MOUSSEAUX T.A. et ROFF D.A. – 1987, Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, n° 59, p. 181-197.
- MUELLER U.G. – 1991, Haplodipoidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science*, n° 254, p. 442-444.
- MUMME R.L. – 1992, Do helpers increase reproductive success? An experimental analysis in the Florida scrub jay. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 31, 319-328.
- MUNN C.A. – 1986, Birds that « cry wolf ». *Nature*, n° 319, p. 143-145.
- MURRAY B.G. – 1971, The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology*, n° 52, p. 414-423.
- MURREN C.J., JULLIARD R., SCHLICHTING C.D. et CLOBERT J. – 2001, « Dispersal, individual phenotype, and phenotypic plasticity », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et

- NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 261-282. Oxford University Press, New York.
- MYERS N. – 1989, « A major extinction spasm : predictable and inevitable? », dans WESTERN D. et PEARL M., *Conservation for the twenty-first century*, p.42-49. Oxford University Press, Oxford.
- NAGUIB M. et TODT D. – 1997, Effects of dyadic interactions on other conspecific receivers in nightingales. *Animal Behaviour*, n° 54, p. 1535-1543.
- NAIR N.G., PANT K. et CHANDOLA-SAKLANI A. – 1994, Environmental and hormonal control of vernal migration in red-headed bunting (*Emberiza bruniceps*). *J. Biosci.*, n° 19, p. 453-466.
- NEILL S.R. et CULLEN J.M. – 1974, Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology London*, n° 172, p. 549-569.
- NELSON B.S. – 2000, Avian dependence on sound pressure level as an auditory distance cue. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 57-67.
- NELSON K. – 1964, The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *Behaviour*, n° 24, p. 90-146.
- NELSON R.J. – 1997, The use of genetic « knock-out » mice in behavioral endocrinology research. *Hormones and Behavior*, n° 31, p. 188-196.
- NELSON R.J. – 2000, *An introduction to behavioral endocrinology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- NELSON R.J. et DEMAS G.E. – 1996, Seasonal changes in immune function. *Quart. Rev. Biol.*, n° 71, p. 511-548.
- NESE R.M. et WILLIAMS G.C. – 1994, *Why we get sick : The new science of Darwinian medicine*. Times Books, New York.
- NESE R.M. et WILLIAMS G.C. – 1997, Evolutionary biology in the medical curriculum; what every physician should know. *BioScience*, n° 47, p. 664-666.
- NICHOLLS T.J., GOLDSMITH A.R. et DAWSON A. – 1988, Photorefractoriness in birds and comparison with mammals. *Physiol. Rev.*, n° 68, p. 133-176.
- NICHOLS R. et BONDRUP-NIELSEN S. – 1995, The effect of a single dose of testosterone propionate on activity, and natal dispersal in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Ann. Zool. Fennici*, n° 32, p. 209-215.
- NISBET I.C.T. – 1973, Courtship feeding, egg size and breeding success in common terns. *Nature*, n° 241, p. 141-142.
- NIZIELSKI S.E., LECHNER P.S., CRONIGER C.M., WANG N.D., DARLINGTON G.J. et HANSON R.W. – 1996, Animal models for studying the genetic basis of metabolic regulation. *J. Nutr.*, n° 126, p. 2697-2708.
- NOBLE G.K. – 1936, Courtship and sexual selection in the flicker, *Colaptes auratus*. *AR.U.*, n° 53, p. 269-282.
- NOBLE G.K. – 1938, Sexual selection among fishes. *Biological Review*, n° 13, p. 133-158.
- NOE R. et HAMMERSTEIN P. – 1995, Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 336-339.
- NONACS P. – 1986, Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quarterly Review of Biology*, n° 61, p. 1-21.
- NORMAN A.W. et LITWACK G. – 1987, *Hormones*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- NORRIS K. et EVANS M.R. – 2000, Ecological immunology : life-history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 19-26.
- NORRIS K.J. – 1990, Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 27, p. 275-281.
- NORRIS K.J. – 1993, Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits *Parus major*. *Nature*, n° 362, p. 537-539.
- NOTTEBOHM F. – 1981, A brain for all seasons : cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science*, n° 214, p. 1368-1370.
- NOTTEBOHM F. et ARNOLD A.P. – 1976, Sexual dimorphism in vocal control areas of the song bird brain. *Science*, n° 194, p. 211-213.
- NOTTEBOHM F., STOKES T.M. et LEONARD C.M. – 1976, Central control of song in the canary (*Serinus canarius*). *J. Comp. Neurol.*, n° 165, p. 457-486.
- NOWAK M.A. et MAY R.M. – 1992, Evolutionary games and spatial chaos. *Nature*, n° 359, p. 826-829.
- NOWAK M.A. et SIGMUND K. – 1993, A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, n° 364, p. 56-58.
- NOWAK M.A. et SIGMUND K. – 1998, Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, n° 393, p. 573-577.
- NOWICKI S., HASSELQUIST D., BENSCH S. et PETERS S. – 2000, Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers : evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proc. R. Soc. Lond. Series B*, n° 267, p. 2419-2424.
- NUNES S. et HOLEKAMP K.E. – 1996, Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. *J. Mammal.*, n° 77, p. 807-817.
- NUNES S., CO-DIEM T. H., GARRETT P. J., MUEKE E.-M., SMALE L. et HOLEKAMP K. E. – 1998, Body fat and time of year interact to mediate dispersal behaviour in ground squirrels. *Anim. Behav.*, n° 55, p. 605-614.
- NUR U., WERREN J.H., EICKBUSH D.G., BURKE W.D. et EICKBUSH T.H. – 1988, A selfish B-chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome. *Science*, n° 240, p. 512-514.
- O'CONNELL M.E., REBOULLEAU C., FEDER H.H. et SILVER R. – 1981b, Social interactions and androgen levels in birds. I. Female characteristics associated with increased plasma androgen levels in the male ring dove (*Streptopelia risoria*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 44, p. 454-463.
- O'CONNELL M. E., SILVER R., FEDER H.H. et REBOULLEAU C. – 1981a, Social interactions and androgen levels in birds. II. Social factors associated with a decline in plasma androgen levels in male ring doves (*Streptopelia risoria*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 44, p. 464-469.
- O'DONALD P. – 1962, The theory of sexual selection. *Heredity*, n° 17, p. 541-552.
- O'DONALD P. – 1967, A general model of sexual selection and natural selection. *Heredity*, n° 22, p. 499-518.
- O'DONALD P. – 1980, *Genetic models of sexual selection*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.

- O'DONALD P. – 1983, « Sexual selection by female choice », dans BATESON P., *Mate Choice*, p. 53-66. Cambridge University Press, Cambridge.
- OGAWA S., CHESTER A. E., HEWITT S. C., WALKER V. R., GUSTAFSSON J.-Å., SMITHIES O., KORACH K.S. et PFAFF D. W. – 2000, Abolition of male sexual behaviors in mice lacking estrogen receptors α and β ($\alpha\beta$ ERKO). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 97, p. 14737-14741.
- OKUDA N. – 1999, Sex roles are not always reversed when the potential reproductive rate is higher in females. *American Naturalist*, n° 153, p. 540-548.
- OLIVEIRA R.F., MCGREGOR P.K. et LATRUFFE C. – 1998, Know thine enemy : fighting fish gather information from observing conspecific interactions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 265, p. 1045-1049.
- OLIVIER R.C.D. et LAURIE W.A. – 1974, Birds associating with hippopotami. *AR.U.*, n° 91, p. 169-170.
- OLROYD B.P., SMOLENSKI A.J., CORNUET J.-M. et CROZIER R.H. – 1994, Anarchy in the beehive. *Nature*, n° 371, p. 749.
- OLSON V.A. et OWENS I.P.F. – 1998, Costly sexual signals : are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 510-514.
- OLSSON M. – 1993, Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, n° 31, p. 337-341.
- OLSTHOORN J.C.M., NELSON J.B. et HASSON O. – 1990, The Availability of Breeding Sites for Some British Seabirds. *Bird Study*, n° 37, p. 145-164.
- OPPLIGER A., CLOBERT J., LECOMTE J., LORENZON P., BOUDJEMADI K. et JOHN-ALDER H.B. – 1998, Environmental stress increases the prevalence and intensity of blood parasite infection in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Ecol. Lett.*, n° 1, p. 129-138.
- ORCHINIK M. et MCEWEN B.S. – 1995, « Rapid actions in the brain : a critique of genomic and non-genomic mechanisms », dans WEHLING M., *Genomic and non-genomic effects of aldosterone*, p. 77-108. Boca Raton, Floride, CRC Press.
- ORCHINIK M., MURRAY T.F. et MOORE E.L. – 1991, A corticosteroid receptor in neuronal membranes. *Science*, n° 252, p. 1848-1851.
- O'REILLY K.M. et WINGFIELD J.C. – 1995, Spring and autumn migration in Arctic shorebirds : Same distance, different strategies. *Amer. Zool.*, n° 35, p. 222-233.
- ORELL M., RYTKÖNEN S. et KOIVULA K. – 1994, Causes of divorce in the monogamous willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Animal Behaviour*, n° 48, p. 1143-1154.
- O'RIAIN M.J. et BRAUDE S. – 2001, « Inbreeding versus outbreeding in captive and wild populations of naked mole-rats », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 143-154. Oxford University Press, New York.
- O'RIAIN M.J. et JARVIS J.U.M. – 1997, Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Animal Behaviour*, n° 53, 487-498.
- O'RIAIN M.J., BENNETT N.C., BROTHERTON P.N.M., MCILRATH G. et CLUTTON-BROCK T.H. – 2001, Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of cooperatively breeding meerkats (*Suicatta surricata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 48, p. 471-477.
- O'RIAIN M.J., JARVIS J.U.M. et FAULKES C.G. – 1996, A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature*, n° 380, p. 619-621.
- ORIANI G.H. et PEARSON N.E. – 1979, « On the theory of central place foraging » dans HORN D.J., MITCHELL R.D. et STAIRS G.R., *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, É.U.A.
- ORIANI G.H. – 1961, The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monographs*, n° 31, p. 285-312.
- ORIANI G. H. – 1969, On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, n° 103, p. 589-603.
- ORIANI G.H. et WITTENBERGER J.F. – 1991, Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, n° 137, p. S29-S49.
- ORING L.W. – 1982, « Avian Mating systems », dans FARNER S., KING J. R. et PARKES C., *Avian Biology*, vol. 6, p. 1-92. Academic Press, New York.
- ORING L.W. – 1986, « Avian polyandry », dans JOHNSTON R. J., *Current Ornithology*, vol. 3, p. 309-351. Plenum Press, New York.
- ORING L.W., FIVIZZANI A.J., COLWELL M.A. et EL HALAWANI M.E. – 1988, Hormonal changes associated with natural and manipulated incubation in the sex-role reversed Wilson's phalarope. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 72, p. 247-256.
- ORING L.W., FIVIZZANI A.J., EL HALAWANI M.E., et GOLDSMITH A. – 1986, Seasonal changes in prolactin and luteinizing hormone in the polyandrous spotted sandpiper, *Actitis macularia*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 62, p. 394-403.
- ORO D. et RUXTON G.-D. – 2001, The formation and growth of seabird colonies : Audouin's gull as a case study. *Journal of Animal Ecology*, n° 70, p. 527-535.
- ORTIZ-PULIDO R. et RICO-GRAY V. – 2000, The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*, n° 91, p. 523-527.
- OSTER G.F. et WILSON E.O. – 1978, *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton.
- OTTE D. – 1989, « Speciation in Hawaiian crickets », dans OTTE D. et ENDLER J.A., *Speciation and its Consequences*, p. 482-526. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- OTTER K. et RATCLIFFE L. – 1996, Female initiated divorce in a monogamous songbird abandoning mate for males of higher quality. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 263, p. 351-354.
- OTTER K., MCGREGOR P.K., TERRY A.M.R., BURFORD F.R.L., PEAKE T.M. et DABALSTEEN T. – 1999, Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 266, p. 1305-1310.
- OWENS D.D. et OWENS M.J. – 1984, Helping behaviour in brown hyenas. *Nature*, n° 296, p. 740-742.
- OWENS I.P.F. et WILSON K. – 1999, Immunocompetence : a neglected life history trait or conspicuous red herring? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 170-172.
- OWEN-SMITH N. – 1977, On territoriality in ungulates and an evolutionary model. *Quarterly Review of Biology*, n° 52, p. 1-38.

- PACKER C. et PUSEY A.E. – 1987, Intrasexual cooperation and the sex ratio in african lions. *American Naturalist*, n° 130, p. 636-642.
- PACKER C., COLLINS D.A. et EBERLY L.E. – 2000, Problems with primate sex ratios. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, n° 355, p. 1627-1635.
- PACKER C., HERBST L., PUSEY A.E., BYGOTT J.D. HANBY J.P., CAIRNS S.J. et BORGERHOFF MULDER J. – 1988, « Reproductive success in lions », dans. CLUTTON-BROCK T. H., *Reproductive Success : Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*, p. 363-383. University of Chicago Press, Chicago.
- PACKER L. – 1991, The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylla* (Hymenoptera : Halictidae) : a phylogenetic approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 29, p. 153-160.
- PACKER P. et OWEN R.E. – 1994, Relatedness and sex ratio in a primitively eusocial halictine bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 34, p. 1-10.
- PAGE R.E.J. et BREED M.D. – 1987, Kin recognition in social bees. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 2, p. 272-275.
- PAGE R.E.J., ROBINSON G.E. et FONDRK M.K. – 1989, Genetic specialists, kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature*, n° 338, p. 576-579.
- PAGEL M. – 1993, Honest signalling among gametes. *Nature*, n° 363, p. 539-541.
- PAGEL M. – 1994, Detecting correlated evolution on phylogenies : a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 255, p. 37-45.
- PAGEL M. – 1997, Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta*, n° 26, p. 331-348.
- PALOKANGAS P., KORPIMÄKI E., HAKKARAINEN H., HUHTA E., TOLONEN P. et ALATALO R.V. – 1994, Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 443-448.
- PAMILO P. – 1990, Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 27, p. 1-36.
- PAMILO P. – 1991, Evolution of colony characteristics in social insects. II. Number of reproductive individuals. *The American Naturalist*, n° 138, p. 412-433.
- PAMILO P. – 1991, Evolution of colony characteristics in social insects. I. Sex allocation. *American Naturalist*, n° 137, p. 83-107.
- PAMILO P. et SEPPÄ P. – 1994, Reproductive competition and conflicts in colonies of the ant *Formica sanguinea*. *Animal Behaviour*, n° 48, p. 1201-1206.
- PANZICA G.C., CASTAGNA C., VIGLIETTI-PANZICA C., RUSSO C., TLEMCANI O. et BALTHAZART J. – 1998, Organizational effects of estrogens on brain vasotocin and sexual behavior in quail. *J. Neurobiol.*, n° 37, p. 684-699.
- PANZICA G.C., VIGLIETTI-PANZICA C., CALACAGNI M., ANSELMETTI G.C., SCHUMACHER M. et Balthazart J. – 1987, Sexual differentiation and hormonal control of the sexually dimorphic medial preoptic nucleus in the quail. *Brain Research*, n° 416, p. 59-68.
- PARKER G.A. – 1970, Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews*, n° 45, p. 525-567.
- PARKER G.A. – 1974, Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. *Behaviour*, n° 58, p. 157-184.
- PARKER G.A. – 1978, « Searching for mates », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B. *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, É.U.A.
- PARKER G.A. – 1979, « Sexual selection and sexual conflict », dans BLUM M. S. et BLUM N. A., *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, p. 123-166. Academic Press, New York.
- PARKER G.A. – 1983a, Arms races in evolution-an ESS to the opponent-independent costs game. *Journal of theoretical Biology*, n° 101, p. 619-648.
- PARKER G.A. – 1983b, « Mate quality and mating decisions », dans BATESON P., *Mate Choice*, p. 141-164. Cambridge University Press, Cambridge.
- PARKER G.A. – 1985, Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behaviour of two parents. *Animal Behaviour*, n° 33, p. 519-533.
- PARKER G.A. et MACNAIR M.R. – 1978, Models of parent-offspring conflict. I. Monogamy. *Animal Behaviour*, n° 26, p. 97-110.
- PARKER G.A. et MACNAIR M.R. – 1979, Models of parent-offspring conflict. IV. Suppression : evolutionary retaliation by the parent. *Animal Behaviour*, n° 27, p. 1210-1235.
- PARKER G.A. et MOCK D.W. – 1987, Parent-offspring conflict over clutch size. *Evolutionary Ecology*, n° 1, p. 161-174.
- PARKER G.A. et STUART R.A. – 1976, Animal Behaviour as a strategy optimizer : evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*, n° 110, p. 1055-1076.
- PARKER G.A., BAKER R.R. et SMITH W.G.F. – 1972, The origin and evolution of gamete dimorphism and the male -female phenomenon. *Journal of theoretical Biology*, n° 36, p. 529-533.
- PAROT F. – 2000, Le comportement, un « objet-couverture » ? *L'Aventure Humaine*, n° 11, p. 53-64.
- PASSERA L., ARON S., VARGO E.L. et KELLER L. – 2001, Queen control of sex ratio in fire ants. *Science*, n° 293, p. 1308-1310.
- PAYNE R. et WEBB D. – 1971, Orientation by means of long range acoustic signalling in baleen whales. *Annals of the New York Academy of Sciences*, n° 188, p. 110-141.
- PEACOCK M.M. et RAY C. – 2001, « Dispersal in pikas (*Ochotona princeps*) : combining genetic and demographic approaches to reveal spatial and temporal patterns », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J. D., *Dispersal*, p. 43-56. Oxford University Press, New York.
- PEEK F.W. – 1972, An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged black-bird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, n° 20, p. 112-118.
- PEETERS C. – 1997, « Morphologically 'primitive' ants : comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge : Cambridge University Press.
- PEETERS C. et ITO F. – 2001, Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, n° 46, p. 601-630.
- PERRIN N. et GOUDET J. – 2001, « Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal », dans CLOBERT J., DANCHIN E.,

- DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 123-142. Oxford University Press, New York.
- PERRIN N. et LEHMANN L. – 2001, Is sociality driven by the costs of dispersal of the benefits of philopatry? A role for kin-discrimination mechanisms. *The American Naturalist*, n° 158, p. 471-483.
- PERRIN N. et Mazalov V. – 2000, Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist*, n° 155, p. 116-127.
- PETIT L.J. et PETIT D.R. – 1996, Factors governing habitat selection by prothonotary warblers : Field tests of the Fretwell-Lucas models. *Ecological Monographs*, n° 66, p. 367-387.
- PETIT C., HOSSAERT-MCKEY M., PERRET P., BLONDEL J. et LAMBRECHTS M. – 2002, Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecology Letters*, n° 5, p. 585-589.
- PETRIE M. – 1994, Improved growth and survival of offsprings of peacocks with more elaborate trains. *Nature*, n° 371, p. 598-599.
- PETRIE M., KRUPA A. et BURKE T. – 1999, Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature*, n° 401, p. 155-157.
- PETRIE M., SCHWABL H., BRANDE-LAVRIDSSEN N. et BURKE T. – 2001, Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature*, n° 412, p. 498.
- PETTIFOR R.A., PERRINS C.M. et MCCLEERY R.H. – 1988, Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature*, n° 336, p. 160-162.
- PFENNIG D.W., GAMBOA G.J., REEVE H.K., SHELLMAN REEVE J. et FERGUSON I.D. – 1983, The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (*Polistes*, Hymenoptera : Vespidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 13, p. 299-305.
- PFENNIG D.W., REEVE H.K. et SHERMAN P.W. – 1993, Kin recognition and cannibalism in spadefoot toad tadpoles. *Animal Behaviour*, n° 46, p. 87-94.
- PFENNIG D.W., SHERMAN P.W. et COLLINS J.P. – 1994, Kin recognition and cannibalism in polyphenic salamanders. *Behavioral Ecology*, n° 5, p. 225-232.
- PHOENIX C.H., GOY R. W., GERALL A.A. et YOUNG W. C. – 1959, Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig. *Endocrinology*, n° 65, p. 369-382.
- PIEAU C. – 1996, Temperature variation and sex determination in reptiles. *Bioessays*, n° 18, p. 19-26.
- PIEROTTI R. et ANNETT C.A. – 1991, Diet choice in the Herring Gull : constraints imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology*, n° 72, p. 319-328.
- PIERSMA T. – 1998, Phenotypic flexibility during migration : optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? *J. Avian Biol.*, n° 29, p. 511-520.
- PIERSMA T., GUDMUNDSSON G. A. et LILLIENDAHL K. – 1999, Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiol. Biochem. Zool.*, n° 72, p. 405-415.
- PIERSMA T., RENEERKENS J. et RAMENOFISKY M. – 2000, Baseline corticosterone peaks in shorebirds with maximal energy stores for migration : a general preparatory mechanism for rapid behavioral and metabolic transitions? *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 120, p. 118-126.
- PIGLIUCCI M. et KAPLAN J. – 2000, The fall and rise of Dr. Pangloss : adaptationism and the *Spandrels* paper 20 years later. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 66-70.
- PINTO J.D. – 1980, Behavior and taxonomy of the *Epicauta maculata* group (Coleoptera : Meloidae). *University of California Publ. Entomology*, n° 89, p. 1-111.
- PITNICK S. et BROWN W.D. – 2000, Criteria for demonstrating female sperm choice. *Evolution*, n° 54, p. 1052-1056.
- PITNICK S., BROWN W.D. et MILLER G.T. – 2001a, Evolution of female remating behaviour following experimental removal of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 1467, p. 557-563.
- PITNICK S., MILLER G.T., REAGAN J. et HOLLAND B. – 2001b, Male's evolutionary responses to experimental removal of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 1471, p. 1071-1080.
- PIZZARI T. et BIRKHEAD T.R. – 2000, Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, n° 405, p. 787-789.
- PLAGEMANN A., RITTEL F., WAAS T., HARDER T. et W. ROHDE. – 1999, Cholecystokinin 8S levels in discrete hypothalamic nuclei of weanling rats exposed to maternal protein malnutrition. *Reg. Prot.*, n° 85, p. 109-113.
- PLAISTOW S.J., BOLLACHE L. et CÉZILLY F. – 2003, Energetically costly pre-copulatory mate-guarding in the amphipod *Gammarus pulex* : causes and consequences. *Animal Behaviour*, n° 65, p. 683-691.
- PLESZCZYNSKA W.K. – 1978, Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting. *Science*, n° 201, p. 935-937.
- PODOS J. – 2001, Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, n° 409, p. 185-188.
- POMIANKOWSKI A. – 1987a, Sexual selection : the handicap principle does work sometimes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 231, p. 123-145.
- POMIANKOWSKI A. – 1987b, The costs of choice in sexual selection. *Journal of theoretical Biology*, n° 128, p. 195-218.
- POMIANKOWSKI A. et IWASA Y. – 1998, Handicap signalling : loud and true? Book Review of « The Handicap Principle : a missing piece of Darwin's puzzle » (A. ZAHAVI and A. ZAHAVI, Oxford University Press). *Evolution*, n° 52, 928-932.
- POMIANKOWSKI A.N. – 1988, The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, n° 5, p. 136-184. Oxford University Press, Oxford.
- POMIANKOWSKI A.N. et MØLLER A.P. – 1995, A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 260, p. 21-29.
- POMIANKOWSKI A.N., IWASA Y. et NEE S. – 1991, The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. *Evolution*, n° 45, p. 1422-1430.
- POOLE J. – 1989, Mate guarding, reproductive success and female choice in African elephants. *Animal Behaviour*, n° 37, p. 842-849.
- POST W. – 1994, Are female boat-tailed grackle colonies neutral assemblages? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 35, p. 401-407.

- POST W. et WILEY J.W. – 1977, Reproductive interactions of the shiny cowbird and the yellow-shouldered blackbird. *Condor*, n° 79, p. 176-184.
- POTTS G.W. – 1973, The ethology of *Labroides dimidiatus* (Cuv. et Val.) (Labridae; Pisces) on Aldabra. *Animal Behaviour*, n° 21, p. 250-291.
- POULIN R. – 1995, « Adaptive » changes in the behaviour or parasitized animals : a critical review. *International Journal for Parasitology*, n° 25, p. 1371-1383.
- POULIN R. – 1998, *Evolutionary Ecology of Parasites. From Individuals to Communities*. Chapman et Hall, Londres.
- PRESCOTT D.M. et FLEXNER A.S. – 1986, *The misguided cell*. 2^e éd., Sinauer, Sunderland.
- PRICE J.J. – 1998, Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 1299-1306.
- PRICE J.J. – 1999, Recognition of family-specific calls in stripe-backed wrens. *Animal Behaviour*, n° 57, 483-492.
- PRICE K. – 1998, Benefits of begging for yellow-headed blackbird nestlings. *Animal Behaviour*, n° 56, p. 571-577.
- PRICE K., HARVEY H. et YDENBERG R. – 1996, Begging tactics of nestling yellow-headed blackbirds, *Xanthocephalus xanthocephalus*, in relation to need. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 421-435.
- PRICE T., SCHLUTER D. et HECKMAN N.E. – 1993, Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 48, p. 187-211.
- PRUETT-JONES S. – 1992, Independent versus non-independent mate choice : do females copy each other? *American Naturalist*, n° 140, p. 1000-1009.
- PRUETT-JONES S., PRUETT-JONES M.A. et JONES H.I. – 1991, Parasites and sexual selection in a New Guinea avifauna. *Current Ornithology*, n° 8, p. 213-245.
- PUGESEK B.H. – 1995, Chick growth in the California Gull : Reproductive effort and parental experience hypothesis. *Animal Behaviour*, n° 49, p. 641-647.
- PUGESEK B.H. et DIEM K.L. – 1990, The relationship between reproduction and survival in known-aged California gulls. *Ecology*, n° 71, p. 811-817.
- PULLIAM H.R., PYKE G.H. et CARACO T. – 1982, The scanning behavior of the juncos : a game-theoretical approach. *Journal of Theoretical Biology*, n° 95, p. 89-103.
- PULLIAM R.H. – 1973, On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, n° 38, 419-422.
- PULLIAM R.H. – 1988, Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist*, n° 132, p. 652-661.
- PULLIAM R.H. – 2000, On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, n° 3, p. 349-361.
- PULLIAM R.H. et CARACO T. – 1985, « Living in groups : is there an optimal group size », dans KREBS J. R. et DAVIES N. B., *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, 2^e éd., p. 122-147. Sinauer Associates, Sunderland.
- PULLIAM R.H. et DANIELSON B.J. – 1991, Sources, sinks, and habitat selection : A landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, n° 137, p. S50-S66.
- PUSEY A.E. – 1987, Sex biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 2, p. 295-299.
- QUELLER D.C. – 1992, Does population viscosity promote kin selection? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 7, p. 322-324.
- QUELLER D.C. – 1994, Genetic relatedness in viscous populations. *Evolutionary Ecology*, n° 8, p. 70-73.
- QUELLER D.C. et STRASSMANN J.E. – 1998, Kin selection and social insects. *Bioscience*, n° 48, p. 165-175.
- QUELLER D.C., STRASSMANN J.E., SOLIS C.R., HUGHES C.R. et DELOACH D.M. – 1993, A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature*, n° 365, p. 639-641.
- QUILLFELDT P. – 2002, Begging in the absence of sibling competition in Wilson's storm petrels, *Oceanites oceanicus*. *Animal Behaviour*, n° 64, p. 579-587.
- RABENOLD K.N. – 1990, « *Campylorhynchus* wrens : the ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna », dans STACEY P.B. et KOENIG W.D., *Cooperative breeding in birds : long-term studies of Ecology and behavior*, p. 159-196. Cambridge : Cambridge University Press.
- RABENOLD P.P., RABENOLD K.N., PIPER W.H., HAYDOCK J. et ZACK S.W. – 1990, Shared paternity revealed by genetic analysis in cooperatively breeding tropical wrens. *Nature*, n° 348, p. 538-540.
- RADESÄTER T. et HALLDORSDDOTTIR H. – 1993, Two male types of the common earwig : male-male competition and mating success. *Ethology*, n° 95, p. 89-96.
- RAISMAN G. et FIELD P.M. – 1973, Sexual dimorphism in the neurophil of the preoptic area of the rat and its dependence on neonatal androgen. *Brain Research*, n° 54, p. 1-20.
- RAMENOFKY M. – 1985, Acute changes in plasma steroids and agonistic behavior in male Japanese quail. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 60, p. 116-128.
- RAMENOFKY M. – 1990, « Fat storage and fat metabolism in relation to migration », dans GWINNER E., *Bird Migration : Physiology and Ecophysiology*, p. 214-231. Springer-Verlag, Berlin.
- RAMSAY A.O. – 1961, Behaviour of some hybrids of the mallard group. *Animal Behaviour*, n° 9, p. 104-105.
- RAMSAY S.M., OTTER K. et RATCLIFFE L.M. – 1999, Nest-site selection by female black-capped chickadees : settlement based on conspecific attraction? *The AR.U.*, n° 116, p. 604-617.
- RAND M.S. et CREWS D. – 1994, The bisexual brain : sex behavior differences and sex differences in parthenogenetic and sexual lizards. *Brain Research*, n° 663, p. 163-167.
- RANDALL J.E. – 1958, A review of the labrid fish genus *Labroides*, with description of two new species and notes on ecology. *Pacific Science*, n° 12, p. 327-347.
- RAOUF S.A., PARKER P. G., KETTERSON E. D., NOLAN Jr. V. et ZIEGENFUS C. – 1997, Testosterone affects reproductive success by influencing extra-pair fertilizations in male dark-eyed juncos (*Aves : Junco hyemalis*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 264, p. 1599-1603.
- RASA O.A.E. – 1989, The costs and effectiveness of vigilance behaviour in the dwarf mongoose : implication for fitness and optimal group size. *Ethology Ecology and Evolution*, n° 1, p. 265-282.
- RATNIEKS F.L. et VISSCHER P.K. – 1989, Worker policing in the honeybee. *Nature*, n° 342, p. 796-797.
- RATNIEKS F.L.W. – 1988, Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial hymenoptera. *The American Naturalist*, n° 112, p. 217-236.

- RATNIEKS F.L.W. et KELLER L. – 1998, Queen control of egg fertilization in the honey bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 44, p. 57-61.
- RAY C., GILPIN M. et SMITH A.T. – 1991, The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 42, p. 123-134.
- RAYNAUD A. et PIEAU C. – 1985, « Embryonic development of the genital system », dans GANS C., *Biology of the Reptilia*, vol. 15(B), p. 149-300. Wiley and Sons, New York.
- RAYNAUD A. et RAYNAUD J. – 1961, L'activité sécrétoire précoce des glandes endocrines de l'embryon d'orvet (*Anguis fragilis*). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, n° 253, p. 2254-2256.
- READ A.F. – 1987, Comparative evidence supports the Hamilton-ZR.U. hypothesis on parasites and sexual selection. *Nature*, 328, p. 68-70.
- READ A.F. – 1991, Passerine polygyny : A role for parasites. *American Naturalist*, n° 138, p. 434-459.
- READ A.F. et HARVEY P. – 1989, Reassessment of comparative evidence for Hamilton and ZR.U. theory on the evolution of secondary sexual characters. *Nature*, n° 339, p. 618-620.
- REAL L. et CARACO T. – 1986, Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 17, p. 371-390.
- REAL L. – 1990, Search theory and mate choice. I. Models of single sex discrimination. *American Naturalist*, n° 136, p. 376-404.
- REDONDO T. et CASTRO F. – 1992, Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology*, n° 92, p. 193-204.
- REED J.M. et DOBSON A.P. – 1993, Behavioural constraints and conservation biology : conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, n° , p. 253-256.
- REED J.M., BOULINIER T., DANCHIN E. et ORING L. – 1999, Informed dispersal : prospecting by birds for breeding sites. *Current Ornithology*, n° 15, p. 189-259.
- REES J.-F., DE VERGIFOSSE B., NOISET O., DUBUISSON M., JANSSENS B. et THOMPSON E. M. – 1998, The origin of marine bioluminescence : turning oxygen defence mechanisms into deep-sea communication tools. *Journal of Experimental Biology*, n° 201, p. 1211-1221.
- REEVE H.K. et KELLER L. – 1997, Reproductive bribing and policing as mechanisms for the suppression of within-group selfishness. *The American Naturalist*, n° 150, p. S42-S58.
- REEVE H.K. et RATNIEKS F.L.W. – 1993, « Queen-queen conflict in polygynous societies : mutual tolerance and reproductive skew », dans KELLER L. *Queen number and sociality in insects*, p. 45-85. Oxford : Oxford University Press.
- REEVE H.K., EMLEN S.T. et KELLER L. – 1998, Reproductive sharing in animal societies : reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology*, n° 9, p. 267-278.
- REEVE K. et SHERMAN P.W. – 1991, « Intracolony aggression and nepotism by the breeding female naked-mole rat », dans SHERMAN P.W., JARVIS J.U.M. et ALEXANDER R.D., *The biology of naked mole-rat*, p. 337-357. Princeton, Princeton University Press.
- REICHARD U. – 1995, Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology*, n° 100, p. 99-112.
- RENO P.L., MEINDL R.S., MCCOLLUM M. et LOVEJOY C.O. – 2003, Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 100, p. 9404-9409.
- REY R. et PICARD J. Y. – 1998, Embryology and endocrinology of genital development. *Baillieres Clin. Endocrinol. Metab.*, n° 12, p. 17-33.
- REYER H.-U. – 1984, Investment and relatedness : a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour*, n° 32, p. 1163-1178.
- REYNOLDS J.D. – 1996, Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 68-72.
- REYNOLDS J.D., DEBUSE V.J. et ALDRIDGE D.C. – 1997, Host specialisation in an unusual symbiosis : European bitterlings spawning in freshwater mussels. *Oikos*, n° 78, p. 539-545.
- RHEN T. et CREWS D. – 1999, Embryonic temperature and gonadal sex organize male-typical sexual and aggressive behavior in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Endocrinology*, n° 140, p. 4501-4508.
- RHEN T. et CREWS D. – 2000, Organization and activation of sexual and agonistic behavior in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Neuroendocrinology*, n° 71, p. 252-261.
- RICE W.R. – 1996, Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature*, n° 361, p. 232-234.
- RICHARD G. – 1975, *Les comportements instinctifs*. Presses Universitaires de France.
- RICHARD-MERCIER N., DORIZZI M., DESVAGES G., GIRONDOT M. et PIEAU C. – 1985, Endocrine sex reversal of gonads by the aromatase inhibitor Letrozole (CGS 20267) in *Emys orbicularis*, a turtle with temperature-dependent sex determination. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 100, p. 314-326.
- RICHARDS D.G. et WILEY R. H. – 1980, Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest : implications for animal communication. *American Naturalist*, n° 115, p. 381-399.
- RICHARDSON R.D., BOSWELL T., RAFFETY B.D., SEELEY R.J., WINGFIELD J.C. et WOODS S.C. – 1995, NPY increases food intake in white-crowned sparrows : effect in short and long photoperiods. *Am. J. Physiol.*, n° 268, p. R1418-1422.
- RICHESON P.J. et BOYD R. – 1992, « Cultural inheritance and evolutionary ecology », dans SMITH E. A. et WINTERHALDER B., *Evolutionary Ecology and Human Behaviour*, p. 61-92. Aldine de Gruyter, Chicago.
- RICHNER H. et DANCHIN E. – 2001, On the importance of slight nuances in evolutionary scenario. *Animal Behaviour*, n° 61, p. F17-F18.
- RICHNER H. et HEEB P. – 1995, Is the Information Center Hypothesis a Flop? *Advances in the study of behavior*, n° 24, p. 1-45.
- RICHNER H. et HEEB P. – 1996, Communal life : honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 115-118.
- RIDLEY M. – 1983, *The Explanation of Organic Diversity : The Comparative method and Adaptations for Mating*. Clarendon Press, Oxford.
- RIECHERT S.E. et HEDRICK A.V. – 1990, Levels of predation and genetically based anti-predator behaviour in the spider *Ageles nopsis aperta*. *Animal Behaviour*, n° 40, p. 679-687.

- RIGAUD T. – 1997, « Inherited microorganisms and sex determination of arthropod hosts », dans O'NEILL S.L., HOFFMANN A.A. et WERREN J.H., *Influential Passengers. Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction*, p. 81-101. Oxford University Press, Oxford.
- RIGAUD T., MOREAU J. et JUCHAULT P. – 1999, *Wolbachia* infection in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* : sex ratio distortion and effect on fecundity. *Heredity*, n° 83, p. 469-475.
- RISSMAN E.F. – 1996, Behavioral regulation of gonadotropin-releasing hormone. *Biol. Reprod.*, n° 54, p. 413-419.
- RITCHIE M.G. – 1992, Setbacks in the search for mate-preference genes. *Trends In Ecology and Evolution*, n° 7, p. 328-329.
- ROBEL R.J. et BALLARD W.B. – 1974, Lek social organization and reproductive success in the greater prairie chicken. *American Zoologist*, n° 14, p. 121-128.
- ROBERT M. et SORCI G. – 1999, Rapid increase of host defence against brood parasites in a recently parasitized area : the case of village weavers in Hispaniola. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 941-946.
- ROBERT M. et SORCI G. – 2001, The evolution of obligate interspecific brood parasitism in birds. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 128-133.
- ROBERT M., SORCI G., MOLLER A.P., HOCHBERG M.E., POMIAN-KOWSKI A. et PAGEL M. – 1999, Retaliatory cuckoos and the evolution of host resistance to brood parasites. *Animal Behaviour*, n° 58, p. 817-824.
- ROBERTS G. – 1998, Competitive altruism : from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 427-431.
- ROBERTS G. et SHERRATT T.N. – 1998, Development of cooperative relationships through increasing investment. *Nature*, n° 394, p. 175-179.
- ROBERTS R.L., WILLIAMS J.R., WANG A.K. et CARTER C.S. – 1998, Cooperative breeding and monogamy in prairie voles : influence of the sire and geographical variation. *Animal Behaviour*, n° 55, p. 1131-1140.
- ROBERTSON D.R. et HOFFMAN S.G. – 1977, The roles of female mate choice and predation in the mating system of some tropical labroid fishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 45, p. 298-320.
- ROBIN J.-P., BOUCONNET L., CHILLET P. et GROSCOLAS R. – 1998, Behavioral changes in fasting emperor penguins : evidence for a « refeeding signal » linked to a metabolic shift. *Am. J. Physiol.*, n° 274, p. R746-R753.
- ROBINSON B.W. et DOYLE R.W. – 1985, Trade-off between male reproduction (amplexus) and growth in the amphipod *Gammarus lawrencianus*. *Biological Bulletin*, n° 168, p. 482-488.
- RODD F.H., HUGHES K.A., GREYER G.F. et BARIL C.T. – 2002, A possible origin for mate preference : are male guppies mimicking fruit? *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 269, p. 475-481.
- RODENHOUSE N.L., SHERRY T.W. et HOLMES R.T. – 1997, Site dependent regulation of population size : a new synthesis. *Ecology*, n° 78, p. 2025-2042.
- RODGERS J.A. – 1987, On the antipredator advantages of coloniality : a word of caution. *Wilson Bulletin*, n° 99, p. 269-271.
- RODRIGUEZ-GIRONÉS M.A. – 1999, Sibling competition stabilizes signalling resolution of models of parent-offspring conflict. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 266, p. 2399-2402.
- ROEDER K.D. – 1935, An experimental analysis of the sexual behavior of the praying mantis (*Mantis religiosa*). *Biological Bulletin*, n° 69, p. 203-220.
- ROFF D.A. – 1992, *The Evolution of Life Histories*. Chapman et Hall, New York.
- ROFF D.A. – 1997, *Evolutionary Quantitative Genetics*. Chapman et Hall, New York.
- ROFF D.A. et FAIRBAIRN D.J. – 2001, « The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 191-202. Oxford University Press, New York.
- ROHDE K. – 1980, Comparative studies on microhabitat utilization by ectoparasites of some marine fishes from the North Sea and Papua New Guinea. *Zoologischer Anzeiger*, n° 204, p. 27-63.
- ROHLF J.F. – 2001, Comparative methods for the analysis of continuous variables : geometric interpretations. *Evolution*, n° 55, p. 2143-2160.
- ROHWER S. et SPAW C.D. – 1988, Evolutionary lag versus bill-size constraints : a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology*, n° 2, p. 27-36.
- ROLLAND C., DANCHIN E. et DE FRAIPONT M. – 1998, The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits : a comparative analysis. *American Naturalist*, n° 151, 514-529.
- ROLLINSON D., KANE R.A. et LINES J.R.L. – 1989, An analysis of fertilization in *Bulinus cernicus* (Gastropoda : Planorbidae). *Journal of Zoology*, n° 217, p. 295-310.
- ROMANES G. – 1882, *Animal Intelligence*. Appleton, New York.
- ROMERO L.M. et REMAGE-HEALEY L. – 2000, Daily and seasonal variation in response to stress in captive starlings (*Sturnus vulgaris*) : corticosterone. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 119, p. 52-59.
- RONCE O., CLOBERT J. et MASSOT M. – 1998, Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, n° 95, p. 600-605.
- RONCE O., CLOBERT J. et MASSOT M. – 1998, Natal dispersal and senescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 95, p. 600-605.
- RONCE O., OLIVIERI I., CLOBERT J. et DANCHIN E. – 2001, « Perspectives on the study of dispersal evolution », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*. Oxford University Press, New York.
- ROSE H. et ROSE S. – 2000, *Alas, Poor Darwin*. Vintage, Lond. Research.
- ROSE S., LEWONTIN R. et KAMIN L. – 1984, *Not in Our Genes*. Harmondsworth, Penguin, Lond. Research.
- RÖSELER P.F. – 1991, Social and reproductive dominance among ants. *Naturewissenschaften*, n° 78, p. 114-120.
- ROSENBLATT J.S. et SNOWDOWN C.T. – 1996, *Parental Care : Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance*. Academic Press, San Diego.
- ROSENBLATT J.S., SIEGEL H.I. et MAYER A. D. – 1979, Blood levels of progesterone, estradiol and prolactin in pregnant rats. *Adv. Study Behav.*, n° 10, p. 225-311.

- ROSENHEIM J.A., NONACS P. et MANGEL M. – 1996, Sex ratios and multifaceted parental investment. *American Naturalist*, n° 148, p. 501-535.
- ROSENTHAL G.G. et EVANS C.S. – 1998, Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 95, p. 4431-4436.
- RØSKAFT E. et ROHWER S. – 1987, An experimental study of the function of the red epaulettes and the black body colour of red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1070-1077.
- ROSS K.G. – 2001, «How to measure dispersal: the genetic approach. The example of the fire ants», dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*. Oxford University Press, New York.
- ROSS K.G. et KELLER L. – 1998, Genetic control of social organization in an ant. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 95, 14232-14237.
- ROTHENBUHLER W. – 1964, Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist*, n° 4, p. 111-123.
- ROTHSTEIN S.I. – 1975, Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *American Naturalist*, n° 109, p. 161-176.
- ROTHSTEIN S.I. – 1990, A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 21, p. 481-508.
- ROTHSTEIN S.I. – 1993, An experimental test of the Hamilton–Orians hypothesis of the origin of avian brood parasitism. *Condor*, n° 95, p. 1000-1005.
- ROTHSTEIN S.I. – 1994, Brood parasitism and the Hamilton–Orians hypothesis revisited. *Condor*, n° 96, p. 1117-1118.
- ROWE L. et HOULE D. – 1996, The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 263, p. 1415-1421.
- ROWE L.V., EVANS M.R. et BUCHANAN K.L. – 2001, The function and evolution of the tail streamer in hirundines. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 157-163.
- ROYLE N.J., HARTLEY I.R. et PARKER G.A. – 2002, Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 17, p. 434-440.
- RUBENSTEIN D.I. – 1986, «Ecology and sociality in horses and zebras», dans RUBENSTEIN D. I. et WRANGHAM R. W., *Ecological Aspects of Social Evolution*, p. 282-302. Princeton University Press, Princeton.
- RUDDMAN W.B. – 1981, Further studies on the anatomy and ecology of opisthobranch molluscs feeding on the scleractinian coral *Porites*. *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 71, p. 373-412.
- RUFF C.B. et JONES H.H. – 1981, Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibia: Sex and age factors. *Human Biol.*, n° 53, p. 69-86.
- RUNCIE M.J. – 2000, Biparental care and obligate monogamy in the rock-haunting possum, *Petroseudes dahli*, from tropical Australia. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 1001-1008.
- RUUSILA V. et PÖYSÄ H. – 1998, Shared and unshared parental investment in the precocial goldeneye (Aves: Anatidae). *Animal Behaviour*, n° 55, p. 307-132.
- RUWET – 1969, *Ethologie: Biologie du Comportement*. Charles Des-sart, Bruxelles.
- RYAN M.J. – 1990, Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, n° 7, p. 157-195.
- RYAN M.J. – 1997, «Sexual selection and mate choice», dans KREBS J. R. et DAVIES N. B., *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, p. 179-202. Blackwell, Oxford.
- RYAN M.J. – 1998, Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, n° 281, p. 1999-2003.
- RYAN M.J. – 2001, Food, song and speciation. *Nature*, n° 409, p. 139-140.
- RYAN M.J. et RAND A.S. – 1990, The sensory basis of sexual selection for complex calls in the tungara frog, *Physalaemus Pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution*, n° 44, p. 305-314.
- RYAN M.J. et WAGNER W.E. – 1987, Asymmetries in mating preferences between species: Female swordtails prefer heterospecific males. *Science*, n° 236, p. 595-597.
- RYAN M.J., FOX J.H., WILCZYNSKI W. et RAND A.S. – 1990, Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature*, n° 343, p. 66-67.
- RYAN M.J., TUTTLE M. D. et RAND A. S. – 1982, Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. *American Naturalist*, n° 119, p. 136-139.
- RYFFEL B. – 1996, Gene knockout mice as investigative tools in pathophysiology. *Int. J. Exp. Pathol.*, n° 77, p. 125-141.
- SACCHERI I., KUUSAAI M., KANKARE M. VIKMAN P., FORTIELIUS W. et HANSKI I. – 1998, Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, n° 392, p. 491-494.
- SACHS B.D. et MEISEL R. – 1988, «The physiology of male sexual behavior», dans KNOBIL E. et NEILL J., *The physiology of male sexual behavior*. p. 1393-1485. New York. Raven Press.
- SACHSER N. – 1998, Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication, and social evolution. *Naturwissenschaften*, n° 85, p. 307-317.
- SAETHER B.E., ANDERSEN R. et PEDERSEN H.C. – 1993, Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel *Thalassoica antarctica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 33, p. 147-150.
- SÆTHER S.A. – 2002, Kin selection, female preferences and the evolution of leks: direct benefits may explain kin structuring. *Animal Behaviour*, n° 63, p. 1017-1019.
- SAINO N. et MØLLER A.P. – 1995, Testosterone-induced depression of male parental behaviour in the barn swallow: female compensation and effects on seasonal fitness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 36, p. 151-157.
- SAINO N. et MØLLER A.P. – 1996, Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow. *Behavioral Ecology*, n° 7, p. 227-232.
- SAINO N., BOLZERN A.M. et MØLLER A.P. – 1997a, Immunocompetence, ornamentation, and viability of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Proceeding National Academy of Science USA*, n° 94, p. 549-552.
- SAINO N., GALEOTTI P., SACCHI R. et MØLLER A.P. – 1997b, Song and immunological condition in male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology*, n° 8, p. 364-371.

- SAINO N., NINNI P., CALZA S., MARTINELLI R., DE BERNARDI F. et MØLLER A.P. – 2000, Better red than dead : carotenoid-based gape coloration reveals health status in barn swallow nestlings. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 267, p. 57-61.
- SAINO N., STRADI R., NINNI P. et MØLLER A.P. – 1999, Carotenoid plasma concentration, immune profile and plumage ornamentation of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *American Naturalist*, n° 154, p. 441-448.
- SAINO N., STRADI R., NINNI P., PINI E. et MØLLER A.P. – 2000, Better red than dead : carotenoid-based mouth coloration reveals infection in barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 267, p. 57-61.
- SALAME-MENDEZ A., HERRERA-MUNOZ J., MORENO-MENDOZA N. et MERCHANT-LARIOS H. – 1998, Response of diencephalon but not the gonad to female-promoting temperature with elevated estradiol levels in the sea turtle *Lepidochelys olivacea*. *Journal of Experimental Zoology*, n° 280, p. 304-313.
- SALDANHA C.J., SCHLINGER B. A. et CLAYTON N. S. – 2000, Rapid effects of corticosterone on cache recovery in mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Hormones and Behavior*, n° 37, p. 109-115.
- SAMUELSON P.A. – 1965, *Foundations of Economic Analysis*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- SAPOLSKY R.M. – 1982, The endocrine stress-response and social status in the wild baboon. *Hormones and Behavior*, n° 16, p. 279-292.
- SAPOLSKY R.M. – 1992, « Neuroendocrinology of the stress-response », dans BECKER J. B., BREEDLOVE S. M. et CREWS D., *Behavioral Endocrinology*, p. 287-324. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- SAPOLSKY R.M. – 1996, Why stress is bad for your brain. *Science*, n° 273, p. 749-750.
- SAPOLSKY R.M., ROMERO L. M. et MUNCK A. U. – 2000, How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endo. Rev.*, n° 21, p. 55-89.
- SARRAZIN F. – 1998, « Modelling establishment of a reintroduced population of Griffon vultures *Gyps fulvus* in Southern France », dans CHANCELLOR R.D., MEYBURG B.U. et FERRERO J.J., *Holarctic Birds of Prey*, p. 405-416. ADENEX - WWGBP.
- SARRAZIN F. et BARBAULT R. – 1996, Reintroduction : challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 474-478.
- SARRAZIN F. et LEGENDRE S. – 2000, Demographic approach to realising adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology*, n° 14, p. 488-500.
- SARRAZIN F., BAGNOLINI C., PINNA J.L., DANCHIN E. et CLOBERT J. – 1994, High survival estimates of Griffon vultures (*Gyps fulvus fulvus*) in a reintroduced population. *AR.U.*, n° 111, p. 853-862.
- SARRAZIN F., BAGNOLINI C., PINNA J.L., et DANCHIN E. – 1996 - Breeding biology during establishment of a reintroduced Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) population. *Ibis*, n° 138, p. 315-325.
- SARTORI E. – 1999, *Histoire des Grands Scientifiques Français*. Plon, Paris.
- SASVARI L. – 1986, Reproductive effort of widowed birds. *Journal of Animal Ecology*, n° 55, p. 553-564.
- SATO T. – 1986, A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature*, n° 323, p. 58-59.
- SAUER J.R., HINES J. E., GOUGH G., THOMAS I. et PETERJOHN B. G. – 1997, *The North American Breeding Bird Survey : Results and Analysis*. Version 96.4, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD.
- SAVALLI U.D. et FOX C.W. – 1998, Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus*? *Animal Behaviour*, n° 55, p. 473-483.
- SAZIMA I. et MOURA R.L. – 2000, Shark (*Carcharinus perezii*), cleaned by the Goby (*Elacatinus randalli*), at Fernando de Noronha Archipelago, Western South Atlantic. *Copeia*, n° 1, p. 297-299.
- SCHAEFER H.M., SCHAEFER V., LEVEY D.J. – 2004, How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 577-584.
- SCHAWGMAYER P.L., MOCK D.W. et PARKER G.A. – 2002, Parental care in house sparrows : negotiation or sealed bid? *Behavioral Ecology*, n° 13, p. 713-721.
- SCHJØRRING S. – 2002, The evolution of informed dispersal : inherent versus acquired information. *Evolutionary Ecology Research*, n° 4, p. 227-238.
- SCHJØRRING S., GREGERSEN J. et BREGNBALLE T. – 1999, Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Animal Behaviour*, n° 57, p. 647-654.
- SCHLINGER B.A. – 1997, The activity and expression of aromatase in songbirds. *Brain Research Bull.*, n° 44, p. 359-364.
- SCHLINGER B.A. – 1998, Sexual differentiation of avian brain and behavior : current views on gonadal hormone-dependent and independent mechanisms. *Annu. Rev. Physiol.*, n° 60, p. 407-429.
- SCHNEIDER M.L., ROUGHTON E.C., KOEHLER A.J. et LUBACH G.R. – 1999, Growth and development following prenatal stress exposure in primates : an examination of ontogenetic vulnerability. *Child Dev.*, n° 70, p. 263-274.
- SCHNEIRLA T.C. – 1956, « Interrelationships of the "innate" and the "acquired" in instinctive behavior », dans GRASSÉ P., *L'Instinct dans le Comportement des Animaux*, p. 385-402. Masson, Paris.
- SCHOENER T.W. – 1971, Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 2, p. 369-404.
- SCHOENER T.W. – 1987, « A brief history of optimal foraging theory », dans KAMIL A. C., KREBS J. R. et PULLIAM H. R., *Foraging Behavior*, p. 5-67. Plenum Press, New York.
- SCHOENER T.W. et SCHOENER A. – 1982, Intraspecific variation in home range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*, n° 63, p. 809-823.
- SCHUCK-PAIM C. et ALONSO W.J. – 2001, Deciding where to settle : conspecific attraction and web-site selection in the orb-web spider *Nephilengys cruentata*. *Animal Behaviour*, n° 62, p. 1007-1012.
- SCHWABL H. – 1993, Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, n° 90, p. 11446-11450.
- SCHWABL H. – 1996, Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comp. Biochem. Physiol.*, n° 114A, p. 271-276.

- SCHWABL H. – 1997, The contents of maternal testosterone in house sparrow *Passer domesticus* eggs vary with breeding conditions. *Naturwissenschaften*, n° 84, p. 406-408.
- SCHWABL H., BAIRLEIN F. et GWINNER E. – 1991, Basal and stress-induced corticosterone levels of garden warblers, *Sylvia borin*, during migration. *J. Comp. Physiol. B*, n° 161, p. 576-580.
- SCHWABL H., SCHWABL-BENZINGER I., GOLDSMITH A. R. et FARNER D. S. – 1988, Effects of ovariectomy on long-day-induced premigratory fat deposition, plasma levels of luteinizing hormone and prolactin, and molt in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 71, p. 398-405.
- SCHWABL H. – 1995, Individual variation of the acute adrenocortical response to stress in the white-throated sparrow. *Zoology*, n° 99, p. 113-120.
- SCHWARZ M.P. – 1988, Local resource enhancement and sex ratios in a primitively social bee. *Nature*, n° 331, p. 346-348.
- SEARCY W.A. – 1984, Song repertoire size and female preferences in song sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, n° 14, p. 281-286.
- SEARCY W.A. et YASUKAWA K. – 1989, Alternative models of territorial polygyny in birds. *American Naturalist*, n° 134, p. 323-343.
- SEGHERS B.H. – 1974, Schooling behaviour in the guppy *Poecilia reticulata* : an evolutionary response to predators. *Evolution*, n° 28, p. 486-489.
- SEILER H.W., GAHR M., GOLDSMITH A.R. et GUTTINGER H.R. – 1992, Prolactin and gonadal steroids during the reproductive cycle of the Bengalese finch (*Lonchura striata var. domestica*, Estrildidae), a nonseasonal breeder with biparental care. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 88, p. 83-90.
- SEMSAR K., KOLMBERG K. F. et MARLER C. – 1998, Arginine vasotocin increases calling-site acquisition by nonresident male grey treefrogs. *Anim. Behav.*, n° 56, p. 983-987.
- SEYFARTH R.M. – 1978, Social relationships among adult male and female baboons, I : behaviour during sexual consortship. *Behaviour*, n° 64, p. 204-226.
- SHAPIRO A. et DWORKIN M. – 1997, *Bacteria as multicellular organisms*. Oxford University Press, Londres.
- SHARP P.J., DAWSON A. et LEA R. W. – 1998, Control of luteinizing hormone and prolactin secretion in birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, n° 119C, p. 275-282.
- SHAW K. – 1995, Phylogenetic tests of the sensory exploitation model of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 117-120.
- SHAW R.F. et MOHLER J.D. – 1953, The selective advantage of the sex ratio. *American Naturalist*, n° 87, p. 337-342.
- SHELDON B.C. – 2000, Differential allocation : tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 397-402.
- SHELDON B.C., ANDERSSON S., GRIFFITH S.C., ORNBORG J. et SENDECKA J. – 1999, Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, n° 402, p. 874-877.
- SHELLMAN REEVE J.S. – 1997, « The spectrum of eusociality in termites », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- SHELLY T.E. et WHITTIER T.S. – 1997, « Lek behavior of insects », dans CHOE J. C. et CRESPI B. J., *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*, p. 273-293. Cambridge University Press, Cambridge.
- SHELLY T.E., GREENFIELD M.D. et DOWNUM K.R. – 1987, Variation in host plant quality : influences on the mating system of a desert grasshopper. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1200-1209.
- SHERLEY G.H. – 1990, Cooperative breeding in rifleman (*Acanthisitta chloris*) : benefits to parents, offspring and helpers. *Behaviour*, n° 112, 1-22.
- SHERMAN K.J. – 1983, The adaptive significance of post-copulatory mate guarding in a dragonfly *Pachydiplax longipennis*. *Animal Behaviour*, n° 35, p. 1200-1209.
- SHERMAN P.W. – 1981, Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 8, 251-259.
- SHERMAN P.W., LACEY E.A., REEVE H.K. et KELLER L. – 1995, The eusociality continuum. *Behavioral Ecology*, n° 6, p. 102-108.
- SHERMAN P.W., REEVE H.K. et PFENNIG D.W. – 1997, « Recognition systems », dans KREBS J.R. et DAVIES N.B., *Behavioural Ecology : an evolutionary approach*, p. 69-96. Oxford, Blackwell Science.
- SHERRY D.F. et GALEF Jr. B.G. – 1990, Social learning without imitation : more about milk bottle opening by birds. *Animal behaviour*, n° 40, p. 987-989.
- SHIELDS W.M., CROOK J.R., HEBBLETHWAITE M.L. et WILES-EHMANN S.S. – 1988, « Ideal free coloniality in the Swallows », dans SLOBODCHIKOFF C.N., *The Ecology of social behavior*, p. 189-228. San Diego, Academic Press.
- SHOREY L., PIERTNEY S., STONE J. et HÖGLUND J. – 2000, Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature*, n° 408, p. 352-353.
- SHORT R.R. – 1997, Darwin, have I failed you? *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 275.
- SIBLEY C.G. et AHLQUIST J. E. – 1987, « Avian phylogeny reconstructed from comparisons of the genetic material, DNA », dans PATTERSON C., *Molecules and Morphology in Evolution : Conflict or Compromise*, p. 95-121. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIBLY R.M. – 1983, Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour*, n° 31, p. 947-948.
- SIBLY R.M. – 1983, Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour*, n° 31, p. 947-948.
- SIGMUND K. – 1993, *Games of Life*. Penguin Books, Londres.
- SIGMUND K. et NOWAK M.A. – 1999, Evolutionary game theory. *Current Biology*, n° 9, p. R503-R505.
- SIKKEL P.C. – 1989, Egg presence and developmental stage influence spawning-site choice by female garibaldi. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 447-456.
- SILLER S. – 1998, The epistatic handicap principle does work. *Journal of theoretical Biology*, n° 191, p. 141-161.
- SILVERIN B. – 1997, The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Anim. Behav.*, n° 53, p. 451-459.
- SILVERIN B. – 1998, Stress responses in birds. *Poult. Avian Biol. Rev.*, n° 9, p. 153-168.
- SILVERIN B. et GOLDSMITH A. R. – 1983, Reproductive endocrinology of free living pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) : Prolactin and FSH secretion in relation to incubation and clutch size. *J. Zool. (Lond.)*, n° 200, p. 119-130.

- SILVERIN B. et GOLDSMITH A. R. – 1990, Plasma prolactin concentrations in breeding pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) with an experimentally prolonged brooding period. *Hormones and Behavior*, n° 24, p. 104-113.
- SILVERIN B. et WINGFIELD J. C. – 1982, Patterns of breeding behavior and plasma levels of hormones in a free-living population of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *J. Zool. (Lond.)*, n° 198, p. 117-129.
- SILVERIN B., ARVIDSSON B. et WINGFIELD J.C. – 1997, The adrenocortical responses to stress in breeding willow warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden : effects of latitude and gender. *Funct. Ecol.*, n° 11, p. 376-384.
- SIMON C. – 1979, Debut of the seventeen-year-old cicada. *Natural History*, n° 88, p. 38-45.
- SIMS C.G. et HOLBERTON R. L. – 2000, Development of the corticosterone stress response in young Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 119, p. 193-201.
- SINERVO B. et BASOLO A.L. – 1996, « Testing adaptation using phenotypic manipulation », dans ROSE M. R. et LAUDER G. V., *Adaptation*, p. 149-185. Academic Press, New York.
- SINERVO B. et CLOBERT J. – 2003, Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science*, n° 300, p. 1949-1951.
- SINERVO B. et LIVELY C.M. – 1996, The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies. *Nature*, n° 380, p. 240-243.
- SINERVO B., BLEAY C. et ADAMOPOULOU C. – 2001, Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. *Evolution*, n° 55, p. 2040-2052.
- SINERVO B., CALSBEECK R. et CLOBERT J. Genetic and maternal determinants of dispersal in color morphs of side-blotched lizards. *Evolution*, (révision en cours).
- SINERVO B., MILES D.B., FRANKINO W.A., KLUKOWSKI M. et DENARDO D.F. – 2000, Testosterone, endurance, and Darwinian fitness : natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, n° 38, p. 222-233.
- SINGER M.C. – 1982, Sexual selection for small size in male butterflies. *American Naturalist*, n° 119, p. 440-443.
- SINGH D. – 1993, Adaptive significance of female physical attractiveness : Role of waist-to-hip ratio. *J. Personal. Soc. Psychol.*, n° 59, p. 1191-1201.
- SIVA-JOTHY M.T. – 1995, « Immunocompetence » : conspicuous by its absence. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 205-206.
- SIVA-JOTHY M.T., GIBBONS D.W. et PAIN D. – 1995, Female oviposition-site preference and egg hatching success in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 37, p. 39-44.
- SJERPS M. et HACCOU P. – 1994, Effects of competition on optimal patch leaving : A war of attrition. *Theoretical Population Biology*, n° 46, p. 300-318.
- SKUTCH A.F. – 1935, Helpers at the nest. *AR.U.*, n° 52, p. 257-273.
- SLAGSVOLD T. – 1998, On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds. *American Naturalist*, n° 152, p. 264-272.
- SLAGSVOLD T., AMUNDSEN T., DALE S. et LAMPE H. – 1992, Female-female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers. *Animal Behaviour*, n° 43, p. 397-407.
- SMITH TRAIL D.R. – 1980, Behavioral interactions between parasites and hosts : host suicide and the evolution of complex life cycles. *American Naturalist*, n° 116, p. 77-91.
- SMITH A.T. et PEACOCK M.M. – 1992, Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology*, n° 4, p. 320-323.
- SMITH C., REYNOLDS J.D., SUTHERLAND W.J. et JURAJDA P. – 2000, Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 48, p. 29-35.
- SMITH D.C. – 1992, The symbiotic condition. *Symbiosis*, n° 14, p. 3-15.
- SMITH D.G. – 1972, The role of epaulets in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) social system. *Behaviour*, n° 41, p. 251-268.
- SMITH H.G. et MONTGOMERIE R. – 1991, Sexual selection and the tail ornaments of North American barn swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 28, p. 195-201.
- SMITH J.L.D., MCDUGAL C. et SUNQUIST M.E. – 1987, « Female land tenure system in tigers », dans TILSON R.L. et SEAL U.S., *Tigers of the World*, p. 97-109. Noyes Publications, Park Ridge.
- SMITH M.A., KIM S.Y., VAN OERS H.J. et LEVINE S. – 1997, Maternal deprivation and stress induce immediate early genes in the infant rat brain. *Endocrinology*, n° 138, p. 4622-4628.
- SMITH R.L. – 1980, Evolution of exclusive post-copulatory parental care in the insect. *Florida Entomologist*, n° 63, p. 65-78.
- SMITH R.L. – 1984a, « Human sperm competition » ; dans SMITH R.L., *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, p. 601-659. Academic Press, Orlando.
- SMITH R.L. – 1984b, *Sperm competition and the evolution of animal mating system*. Academic Press, Orlando.
- SMITH R.L. et SMITH T.M. – 1998, *Elements of Ecology*. 4e éd., Benjamin Cummings Publishing Company Inc, Menlo Park.
- SOBER E. – 1984, *The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. MIT press, Harvard.
- SOBER E. – 1993, *Philosophy of Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- SOKOLOWSKI M.B. – 1980, Foraging strategies of *Drosophila melanogaster* : A chromosomal analysis. *Behaviour Genetics*, n° 10, p. 291-302.
- SOKOLOWSKI M.B., KENT C. et WONG J. – 1984, *Drosophila* larval foraging behaviour : Developmental stages. *Animal Behaviour*, n° 32, p. 645-651.
- SOKOLOWSKI M.B., PEREIRA H.S. et HUGHES K. – 1997, Evolution of foraging behavior in *Drosophila* by density-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 94, p. 7373-7377.
- SOLER L. – 2000, *Introduction à l'Épistémologie*. Editions Ellipses, Paris.
- SOMA K.K., TRAMONTIN A. et WINGFIELD J. C. – 2000, Oestrogen regulates male aggression in the non-breeding season. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 267, p. 1089-1096.
- SORCI G. et CLOBERT J. – 1995, Effects of maternal parasite load on offspring life-history traits in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *J. Evol. Biol.*, n° 8, p. 711-723.

- SORCI G., MASSOT M. et CLOBERT J. – 1994, Maternal parasite load predicts offspring sprint speed in the philopatric sex. *American Naturalist*, n° 144, p. 153-164.
- SORCI G., MØLLER A.P. et CLOBERT J. – 1998, Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology*, n° 67, p. 263-269.
- SPECKER J.L. et KISHIDA M. – 2000, Mouthbrooding in the black-chinned tilapia, *Sarotherodon melanotheron* (Pisces : Cichlidae) : the presence of eggs reduces androgen and estradiol levels during paternal and maternal parental behavior. *Hormones and Behavior*, n° 38, p. 44-51.
- SPIKES A.C., JARVIS J.U.M. et BENNETT N. C. – 2000, Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations : implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology*, n° 69, p. 224-234.
- STACEY P.B. et LIGON J.D. – 1987, Territory quality and dispersal options in the acorn woodpecker, and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *The American Naturalist* 130, 654-676.
- STACEY, P. B. et LIGON, J. D. – 1991, The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding : variation in territory quality and group size effects. *The American Naturalist*, n° 137, p. 831-846.
- STÄLHANDSKE P. – 2001, Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*, n° 12, p. 691-697.
- STAMPS J.A. – 1987, Conspecifics as cues to territory quality : a preference of juvenile lizard (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *American Naturalist*, n° 129, 629-42.
- STAMPS J.A. – 1988, Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist*, n° 131, p. 329-347.
- STAMPS J.A. – 1991, The effects of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 28, p. 29-36.
- STAMPS J.A. – 2001, « Habitat selection by dispersers : integrating proximate and ultimate approaches », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J., *Dispersal*, p. 230-242. Oxford University Press, Oxford.
- STAMPS J., METCALF R.A. et KRISHNAN V.V. – 1978, A genetic analysis of parent-offspring conflict. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 3, p. 369-392.
- STARKS P.T. et POE E.S. – 1997, « Male-stuffing » in waps societies. *Nature*, n° 389, p. 450.
- STATTERFIELD A.J., CROSBY M.J., LONG A.J. et WEGE D.C. – 1998, Endemic bird areas of the world. BirdLife International, Cambridge.
- STEARNS S.C. – 1992, *The evolution of life history strategies*. Oxford University Press, Oxford, R.U.
- STEARNS S.C. – 1998, *Evolution in health and disease*. Oxford University Press, Oxford.
- STECKLER T. et HOLTSBOER F. – 1999, Corticotropin-releasing hormone receptor subtypes and emotion. *Biol. Psychiatry*, n° 46, p. 1480-1508.
- STENMARK G.T., SLAGSVOLD T. et LIFJELD T. – 1988, Polygyny in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* : A test of the deception hypothesis. *Animal Behaviour*, n° 36, p. 1646-1657.
- STENSETH N.C. et LIDICKER Jr. W.Z. – 1992, *Animal Dispersal : Small Mammal as a Model*. Chapman et Hall, Londres, R.U.
- STEPHENS D.W. – 1989, Variance and the value of information. *American Naturalist*, n° 134, p. 128-140.
- STEPHENS D.W. et KREBS J.R. – 1986, *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- STERELNY K. – 2001, *Dawkins vs. Gould. Survival of the Fittest*. Icon Books, Cambridge.
- STERN D.L. et FOSTER W.A. – 1997, « The evolution of sociality in aphids : a clone's-eye view », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- STERN J.M. – 1996, Trigeminal lesions and maternal behavior in Norway rats : II. Disruption of parturition. *Physiol. Behav.*, n° 60, p. 187-190.
- STILLMAN R.A., CLUTTON-BROCK T.H. et SUTHERLAND W.J. – 1993, Black holes, mate retention, and the evolution of ungulate leks. *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 1-6.
- STODDARD P.K. – 1988, The « bugs » call of the cliff swallow : a rare food signal in a colonially nesting bird species. *Condor*, n° 90, p. 714-715.
- STOREY A.E., WALSH C.J., QUINTON R.L. et WYNNE-EDWARDS K. E. – 2000, Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. *Evol. Hum. Behav.*, n° 21, p. 79-95.
- STRASSMANN J.E., ZHU Y. et QUELLER D.C. – 2000, Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature*, n° 408, p. 965-967.
- STRICK J.E. – 2000, *Sparks of Life. Darwinism and the Victorian Debates over Spontaneous Generation*. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.
- STROHM E. et MARLIANI A. – 2002, The cost of parental care : prey hunting in a digger wasp. *Behavioral Ecology*, n° 13, p. 52-58.
- STUTCHBURY B.J. – 1988, Evidence that bank swallow colonies do not function as information centers. *Condor*, n° 90, p. 953-955.
- SULLIVAN M.S. – 1994, Mate choice as an information gathering process under time constraint : implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, n° 47, p. 141-151.
- SUNDSTRÖM L. – 1994, Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature*, n° 367, p. 266-268.
- Sundström L., Chapuisat M. et Keller L. – 1996, Conditional manipulation of sex ratios by ant workers : a test of kin selection theory. *Science*, n° 274, p. 993-995.
- SUNQUIST F. et SUNQUIST M. – 1988, *Tiger Moon*. University of Chicago Press, Chicago.
- SURYAN R.M. et IRONS D.B. – 2001, Colony and population dynamics of Black-legged Kittiwakes in a heterogeneous environment. *AR.U.*, n° 118, p. 636-649.
- SUTHERLAND W.D. – 1996, *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- SUTHERLAND W.J. – 1983, Aggregation and the « ideal free » distribution. *Journal of Animal Ecology*, n° 52, p. 821-828.
- SUTHERLAND W.J. – 2002, Science, Sex and the kakapo. *Nature*, n° 419, p. 265-266.
- SUTHERLAND W.J. et Parker G.A. – 1985, « Distribution of unequal competitors », dans SIBLY R.M. et SMITH R.H., *Behavioural Ecology*, p. 255-274. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SVENSDEN Y.S. et BOGWALD J. – 1997, Influence of artificial wound and non-intact mucus layer on mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) following a bath challenge with *Vibrio*

- anguillarum* and *Aeromonas salmonicidae*. *Fish and Shellfish Immunology*, n° 7, p. 317-325.
- SVENSSON E. et NILSSON J.A. – 1996, Mate quality affects offspring sex ratio in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 263, p. 357-361.
- SWENSON J.E., SANDEGREN F., SÖDERBERG A., BJÄRVALL A., FRANZÉN R. et WABAKKEN P. – 1997, Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature*, n° 386, p. 450-451.
- SWITZER P.V. – 1993, Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, n° 7, p. 533-555.
- SWITZER P.V. – 1997, Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 40, p. 307-312.
- SZATHMARY E. et DEMETER L. – 1987, Group selection of early replicators and the origin of life. *Journal of Theoretical Biology*, n° 128, p. 463-486.
- SZEKELY T. et REYNOLDS J.D. – 1995, Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 262, p. 57-64.
- TAIGEN T.L. et WELLS K.D. – 1985, Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology*, n° 155, p. 163-170.
- TAKASU F. – 1998, Why do all host species not show defense against avian brood parasitism: evolutionary lag or equilibrium? *American Naturalist*, n° 151, p. 193-205.
- TASKER C.R. et MILLS J.A. – 1981, A functional analysis of courtship-feeding in the red-billed gull (*Larus novaehollandiae*). *Behaviour*, n° 77, p. 222-241.
- TATAR M. – 2000, Transgenic organisms in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 207-211.
- TAVECCHIA G., PRADEL R., BOY V., JOHNSON A.R. et CÉZILLY F. – 2001, Sex- and age-related variation in survival probability and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecology*, n° 82, p. 165-174.
- TAYLOR J.B. – 1998, *Economics*. Houghton Mifflin Company. Boston, New York.
- TAYLOR P.D. – 1992a, Altruism in viscous populations - an inclusive fitness approach. *Evolutionary Ecology*, n° 6, p. 352-356.
- TAYLOR P.D. – 1992b, Inclusive fitness in a homogeneous environment. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 249, p. 299-302.
- TAYLOR P.D. et FRANK S.A. – 1996, How to make a kin selection model. *Journal of Theoretical Biology*, n° 180, p. 27-37.
- TAYLOR P.D. et WILLIAMS G.C. – 1982, The lek paradox is not resolved. *Theoretical Population Biology*, n° 22, p. 392-409.
- TELLA J.L. – 2001, Sex-ratio theory in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 16, p. 76-77.
- TEMPLETON J.J. et GIRALDEAU L.-A. – 1996, Vicarious sampling: the use of personnel and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 38, p. 105-113.
- TEN CATE C., LEA R. W., BALLINTJN M. R. et SHARP P. J. – 1993, Brood size affects behavior, interclutch interval, LH levels, and weight in ring dove (*Streptopelia risoria*) breeding pairs. *Hormones and Behavior*, n° 27, p. 539-550.
- TERBORGH J. et GOLDIZEN A.W. – 1985, On the mating system of the cooperatively-breeding saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 16, p. 293-299.
- TERHUNE J.M. et BRILLANT S.W. – 1996, Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Animal Behaviour*, n° 51, p. 757-763.
- THERAULAZ G., BONABEAU E. et DENEUBOURG J.L. – 1998, Response threshold reinforcement and division of labour in insect societies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 265, p. 327-332.
- THÉRY M. et ENDLER J.A. – 2001, « Habitat selection, ambient light and colour patterns in some lek-displaying birds », dans BONGERS F., CHARLES-DOMINIQUE P., FORGET P.-M. et THÉRY M., *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Dordrecht, Kluwer Academic Publisher.
- THÉRY M. – 1987, Influence des caractéristiques lumineuses sur la localisation des sites traditionnels, parade et baignade des manakins (Passériformes : Pipridae). *C. R. Acad. Sci. Paris Serie III*, n° 304, p. 19-24.
- THÉRY M. – 1990a Display repertoire and social organization of the White-fronted and White-throated manakins. *Wilson Bulletin*, n° 102, p. 123-130.
- THÉRY M. – 1990b, Influence de la lumière sur le choix de l'habitat et le comportement sexuel des Pipridae (Aves : Passériformes) en Guyane française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, n° 45, p. 215-236.
- THÉRY M. – 1992, The evolution of leks through female choice : differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 30, p. 227-237.
- THÉRY M. – 2001, Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology*, n° 153, p. 251-261.
- THÉRY M. et CASAS J. – 2002, Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*, n° 415, p. 133.
- THÉRY M. et VEHRENCAMP S. L. – 1995, Light patterns as cues for mate choice in the lekking white-throated manakin (*Corapipo gutturalis*). *AR.U.*, n° 112, p. 133-145.
- THIRGOOD S.J., LANGBEIN J. et PUTNAM R.J. – 1999, Intraspecific variation in ungulate mating strategies : the case of the flexible fallow deer. *Advances in the Study of Behavior*, n° 28, p. 333-361.
- THOMAS J.A. et ELMES G.W. – 1998, Higher productivity at the cost of host-specificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. *Ecological Entomology*, n° 23, p. 457-464.
- THOMAS J.A., ELMES G.W., WARDLAW J.C. et WOYCIECHOWSKI M. – 1989, Host specificity among *Maculinea* butterfly in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, n° 79, p. 452-457.
- THOMPSON S.N. et KAVALIERS M. – 1994, Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. *Parasitology*, n° 109, p. S119-S138.
- THOMPSON T.J., WINN H. E. et PERKINS P. J. – 1979, *Mysticete sounds. Behavior of marine animals: current perspectives in research*. H. E. Winn et B. L. Olla, New York, Plenum Press.
- THORNE B.L. – 1997, Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 28, p. 27-54.
- THORNHILL R. – 1983, Cryptic female choice and its applications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, n° 122, p. 765-788.

- THORNHILL R. – 1984, Alternative female choice tactics in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps* (mecoptera) and their implications. *American Zoologist*, n° 24, p. 367-383.
- THORNHILL R. – 1988, The jungle fowl hen's cackle incites male competition. *Verhandlungen Deutschen Zoologisches Gesellschaft*, n° 81, p. 145-154.
- THORNHILL R. et ALCOCK J. – 1983, *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge.
- THORNHILL R. et FURLOW E.B. – 1998, Stress and human reproductive behavior : attractiveness, women's sexual development, postpartum depression, and baby's cry. *Adv. Study Behav.*, n° 27, p. 319-369.
- THORNHILL R. et GANGESTAD S.W. – 1994, Human fluctuating asymmetry and sexual behavior. *Psychol. Sci.*, n° 5, p. 297-302.
- TIMMS B.G., PETERSEN S.L. et VOM SAAL E.S. – 1999, Prostate gland growth during development is stimulated in both male and female rat fetuses by intrauterine proximity to female fetuses. *J Urol.*, n° 161, p. 1694-1701.
- TINBERGEN N. – 1950, The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. *Symposium of the Society for Experimental Biology*, n° 4, p. 305-312.
- TINBERGEN N. – 1951, *The Study of Instinct*. Clarendon Press, Oxford.
- TINBERGEN N. – 1951, *The study of instinct*. Oxford, Oxford University Press.
- TINBERGEN N. – 1952, Derived activities : their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quarterly Review of Biology*, n° 27, p. 1-32.
- TINBERGEN N. – 1953, *Social Behaviour in Animals*. T. J. Press, Padstow, Cornwall.
- TINBERGEN N. – 1963, On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 20, p. 410-433.
- TINBERGEN N. – 1964, *Social behaviour in animals*. Londres., Chapman and Hall.
- TINBERGEN N., BROEKHUYSEN G.J., FEEKES F., HOUGHTON J.C.W., KRUUK H. et SZULC E. – 1962a, Egg shell removal by the black-headed gull *Larus ridibundus*, L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, n° 19, p. 74-117.
- TINBERGEN N., KRUUK H., PAILLETTE M. et STAMM R. – 1962b, How do black-headed gulls distinguish between eggs and eggshells? *British Birds*, n° 55, p. 120-129.
- TOKUDA H. et SENO H. – 1994, Some mathematical considerations on the parent-offspring conflict phenomenon. *Journal of theoretical Biology*, n° 170, p. 145-157.
- TOMASELLO M., KRUGER A.C. et RATNER H.H. – 1993, Cultural learning. *Behavioural and Brain Sciences*, n° 16, p. 495-552.
- TOMKINS J.L. et SIMMONS L.W. – 1996, Dimorphism and fluctuating asymmetry in the forceps of male earwigs. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 9, p. 753-770.
- TOMLINSON I.P.M. – 1988, Diploid models of the handicap principle. *Heredity*, n° 60, p. 283-293.
- TORRES-VILLA L.M., RODRIGUEZ-MOLINA M.C. GRAGERA J. et BIELZA-LINO P. – 2001, Polyandry in Lepidoptera : a heritable trait in *Spodoptera exigua* Hübner. *Heredity*, n° 86, p. 177-183.
- TORT P. – 1996, *Spencer et l'Evolutionnisme Philosophique*. PUF, coll. « Que sais-je? », Paris.
- TOTZKE U., HUBINGER A. et BAIRLEIN F. – 1997, A role for pancreatic hormones in the regulation of autumnal fat deposition of the garden warbler (*Sylvia borin*)? *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 107, p. 166-171.
- TRAIL P.W. – 1985, Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science*, n° 227, p. 778-780.
- TRAMONTIN A.D., WINGFIELD J. C. et BRENOWITZ E. A. – 1999, Contributions of social cues and photoperiod to seasonal plasticity in the adult avian song control system. *J. Neurosci.*, n° 19, p. 476-483.
- TRAVIS J.M.J, MURRELL D.J. et DYTHAM C. – 1999, The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, n° 266, p. 1837-1842.
- TREFILOV A., BERARD J., KRAWCZAK M. et SCHMIDTKE J. – 2000, Natal dispersal in Rhesus Macaques is related to transporter gene promoter variation. *Behavior Genetics*, n° 30, p. 295-301.
- TREGENZA T. – 1995, Building on the Ideal Free Distribution. *Advances in Ecological Research*, n° 26, p. 253-307.
- TREWICK S.A. – 1997, On the skewed sex ratio of the kakapo *Strigops habroptilus* : sexual and natural selection in opposition? *Ibis*, n° 139, p. 652-663.
- TRIVERS R.L. – 1971, The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, n° 46, p. 35-57.
- TRIVERS R.L. – 1972, « Parental Investment and sexual selection », dans CAMPBELL B., *Sexual Selection and the descent of man, 1871-1971*, p. 136-179. Aldine Press, Chicago.
- TRIVERS R.L. – 1974, Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, n° 11, p. 249-264.
- TRIVERS R.L. – 1975, *Social Evolution*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Californie.
- TRIVERS R.L. – 1985, *Social evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, Californie.
- TRIVERS R.L. et HARE H. – 1976, Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, n° 191, p. 249-263.
- TRIVERS R.L. et HARE H. – 1976, Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, n° 191, p. 249-263.
- TRIVERS R.L. et WILLARD D.E. – 1973, Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, n° 179, p. 90-92.
- TRUMBO S.T. – 1992, Monogamy to communal breeding : exploitation of a variable resource base in burying beetles (*Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, n° 17, p. 289-298.
- TRUMBO S.T. et EGGERT A.-K. – 1994, Beyond monogamy : territory quality influences sexual advertisement in male burying beetles. *Animal Behaviour*, n° 48, p. 1043-1047.
- TURNER P.E. et CHAO L. – 1999, Prisoner's dilemma in a RNA virus. *Nature*, n° 398, 441-443.
- TUTIN C.E.G. – 1979, Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 6, p. 29-38.
- URDAL K., TIERNEY J.F. et JAKOBSEN P.J. – 1995, The tapeworm *Schistocephalus solidus* alters the activity and response, but not the predation susceptibility of infected copepods. *Journal of Parasitology*, n° 81, p. 330-333.
- VAHED K. – 1998, The function of nuptial feeding in insects : a review of empirical studies. *Biological Reviews*, n° 73, p. 43-78.
- VALADE B. – 1996, *Introduction aux Sciences Sociales*. PUF, Paris.
- VALONE T J. – 1989, Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, n° 56, p. 357-363.

- VALONE T.J. – 1989, Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, n° 56, p. 357-363.
- VALONE T.J. et TEMPLETON J.J. – 2002, Public information for the assessment of quality : a widespread phenomenon. *Philosophical Transaction of the Royal Society, London B*, n° 357, p. 1549-1557.
- VALVERDE R.A., OWENS D. W., MACKENZIE D. S. et AMOSS M. S. – 1999, Basal and stress-induced corticosterone levels in olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) in relation to their mass nesting behavior. *J. Exp. Zool.*, n° 284, p. 652-662.
- VAN BAALEN M. et RAND D. – 1998, The unit of selection in viscous populations and the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, n° 193, 631-648.
- VAN DER STEEN W.J. – 1999, Bias in behaviour genetics : an ecological perspective. *Acta Biotheor.*, n° 46, p. 369-377.
- VAN DIJKEN F.R. et SCHARLOO W. – 1980, Divergent selection for locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. *Behavioral Genetics*, n° 9, p. 543-553.
- VAN DONGEN S., MATTHYSEN E., SPRENGERS E. et DOHNDT A.A. – 1998, Mate selection by male winter moths *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae) : adaptive male choice or female control? *Behaviour*, n° 135, p. 29-42.
- VAN HONRE B. – 1983, Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, n° 47, p. 893-901.
- VAN NOORDWIJK M.A. – 1985, Sexual behaviour of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 70, p. 277-296.
- VAN OERS H.J., DE KLOET E.R. et LEVINE S. – 1998, The ontogeny of glucocorticoid negative feedback : influence of maternal deprivation. *Endocrinology*, n° 139, p. 2838-2846.
- VAN SCHAIK C.P. et DUNBAR R.I.M. – 1990, The evolution of monogamy in large primates : a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, n° 115, p. 30-62.
- VAN VALEN L. – 1971, Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution*, n° 25, p. 591-598.
- VAUCLAIR J. – 1987, « Représentation et intentionnalité dans la cognition animale », dans SIGUAN M., *Comportement, Cognition, ConScience*, p. 59-87. PUF, Paris.
- VEASEY J.S., HOUSTON D.C. et METCALFE N.B. – 2000, Flight muscle atrophy and predation risk in breeding birds. *Functional Ecology*, n° 14, p. 115-121.
- VEEN J. – 1977, Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis* Lath.). *Behaviour Supplement*, n° 20, p. 1-193.
- VEHRENCAMP S.L. – 1983, Optimal degree of skew in cooperative societies. *American Zoologist*, n° 23, p. 327-335.
- VEHRENCAMP S.L., KOFORD R.R. et BOWEN B.S. – 1988, « The effect of breeding-unit size on fitness components in groove-billed anis », dans CLUTTON-BROCK T.H., *Reproductive success : studies on individual variation in contrasting breeding systems*, p. 291-304. Chicago, University of Chicago Press.
- VEIGA J.P. – 1992, Why are house sparrows predominantly monogamous : a test of hypotheses. *Animal Behaviour*, n° 43, p. 361-370.
- VELICER G.J., KROOS L. et LENSKE R.E. – 1998, Loss of social behaviors in *Myxococcus xanthus* during evolution in an unstructured habitat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 95, p. 12376-12380.
- VELICER G.J., KROOS L. et LENSKE R.E. – 2000, Developmental cheating in the social bacterium *Myxococcus xanthus*. *Nature*, n° 404, p. 598-600.
- VERHEMPCAMP S.L., BRADBURY J.W. et GIBSON R.M. – 1989, The energetic cost of display in male sage grouse. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 885-896.
- VERHULST S., DIELEMAN S.J. et PARMENTIER H.K. – 1999, A trade off between immunocompetence and sexual ornamentation in domestic fowl. *Proceeding National Academy of Science of USA*, n° 96, p. 4478-4481.
- VERNER J. et WILLSON M.F. – 1966, The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, n° 47, p. 143-147.
- VICTORIA J.K. – 1972, Clutch characteristics and egg discrimination ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis*, n° 114, p. 367-376.
- VIGIER B., FOREST M.G., EYCHENNE B., BÉZARD J., GARRIGOU O., ROBET P. et JOSSO N. – 1989, Anti-Müllerian hormone produces endocrine sex reversal of fetal ovaries. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, n° 86, p. 3684-3688.
- VIITALA J., Korpimäki E., Palokangas P. et Koivula M. – 1995, Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature*, n° 373, p. 425-427.
- VINCENT A.C.J. et SADLER L. – 1995, Faithful pair bonds in wild seahorses, *Hippocampus whitei*. *Animal Behaviour*, n° 50, p. 1557-1569.
- VIINE I. – 1973, Detection of prey flocks by predators. *Journal of theoretical Biology*, n° 40, p. 207-210.
- VIRGIN Jr. C.E. et SAPOLSKY R. M. – 1997, Styles of male social behavior and their endocrine correlates among low-ranking baboons. *Am. J. Primatol.*, n° 42, p. 25-39.
- VISALBERGHI E et FRAGASZY D. – 1990, « Do monkeys ape? », dans PARKER S. et GIBSON K., *Language and intelligence in monkeys and apes : Comparative developmental perspective*, p. 247-273. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- VLECK C.M., BUCHER T.L., REED W.L. et KRISTMUNSDOTTIR A.Y. – 1999, « Changes in reproductive hormones and body mass through the reproductive cycle in the Adélie Penguin (Pygoscelis adeliae), with associated data on courting-only individuals », dans ADAMS N. et SLOTOW R., *Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr.*, p. 1210-1223. Durban, University of Natal.
- VLECK C.M., ROSS L.L., VLECK D. et BUCHER T. L. – 2000, Prolactin and parental behavior in Adélie penguins : effects of absence from nest, incubation length, and nest failure. *Hormones and Behavior*, n° 38, p. 149-158.
- VOLLRATH F. – 1982, Colony foundation in a social spider. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, n° 60, p. 313-324.
- VOM SAAL F.S. – 1984, The intrauterine position phenomenon : effects on physiology, aggressive behavior and population dynamics in house mice. *Prog. Clin. Biol. Research*, n° 169, p. 135-179.
- VON FRISH K. – 1967, *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WADHWA P.D., PORTO M., GARITE T. J., CHICZ-DEMET A. et SANDMAN C.A. – 1998, Maternal corticotropin-releasing hormone levels in the early third trimester predict length of gestation in human pregnancy. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, n° 179, p. 1079-1085.

- WAGNER R.H. – 1992, Extra-pair copulations in a lek : the secondary mating system of monogamous razorbills. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 31, p. 63-71.
- WAGNER R.H. – 1993, The pursuit of extra-pair copulations by female birds : a new hypothesis of colony formation. *Journal of Theoretical Biology*, n° 163, p. 333-346.
- WAGNER R.H. – 1997, « Hidden leks : Sexual selection and the clumping of avian territories », dans PARKER P.G. et BURLEY N., *Extra-pair mating tactics in birds*, p. 123-145. Ornithological Monographs, American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- WAGNER R.H. – 1999, « Sexual selection and colony formation », dans ADAMS N. et SLOTOW R., *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, p. 1304-1313. Durban, University of Natal Press.
- WAGNER R.H. et DANCHIN E. – 2003, Conspecific copying : a general mechanism of social aggregation. *Animal Behaviour*, n° 405-408.
- WAGNER R.H., DANCHIN E., BOULINIER T. et HELFENSTEIN F. – 2000, Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 572-573.
- WAGNER R.H., HELFENSTEIN F. et DANCHIN E. – 2004, Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceeding of the Royal Society of London B* suppl. DOI : 10.1098/rsbl.2003.0142.
- WAGNER R.H., SHUG M.D. et MORTON E.S. – 1996, Confidence of paternity and parental effort by purple martins. *Animal Behaviour*, n° 52, p. 123-132.
- WALD E.R., DASHEFSKY B., BYERS C., GUERRA N. et TAYLOR F. – 1988, Frequency and severity of infections in day care. *Journal of Pediatrics*, n° 112, p. 540-546.
- WALDMAN B. – 1988, The ecology of kin recognition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 19, 543-571.
- WALIN L. et SEPPÄ P. – 2001, Resource allocation in the red ant *Myrmica ruginodis* - an interplay of genetics and ecology. *Journal of Evolutionary Biology*, n° 14, p. 694-707.
- WALLACE A.R. – 1889, *Darwinism*. 3^e éd., Macmillan, Londres.
- WALLACE A.R. – 1891 *Natural selection and tropical nature*. Macmillan, Londres.
- WANG M.-H. et VOM SAAL F. S. – 2000, Maternal age and traits in offspring. *Nature*, n° 407, p. 469-470.
- WANG Q. et BUNTIN J. D. – 1999, The roles of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behavior in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Hormones and Behavior*, n° 35, p. 241-532.
- WARD P. et ZAHAVI A. – 1973, The importance of certain assemblages of birds as 'information centres' for food finding. *Ibis*, n° 115, p. 517-534.
- WARD P.I. – 1983, Advantages and disadvantages of large size for male *Gammarus pulex* (Crustacea : Amphipoda). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 14, p. 69-76.
- WARHAM J. – 1990, *The Petrels. Their Ecology and Breeding Systems*. Academic Press, Londres.
- WATANUKI Y. – 1986, Moonlight avoidance behavior in Leach's storm petrels as a defense against sooty-backed gulls. *AR.U.*, n° 103, p. 14-22.
- WATSON P.J. – 1990, Female-enhanced male competition determines the first mate and the principal sire in the spider *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 26, p. 77-90.
- WCISLO W.T. – 1997, « Are behavioral classification blinders to studying natural variation? », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press.
- WCISLO W.T. et DANFORTH B.N. – 1997, Secondly solitary : the evolutionary loss of social behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 12, p. 468-474.
- WEARY D.M., GUILFORD T.C. et WEISMAN R.G. – 1993, A product of discriminative learning may lead to female preferences for elaborate males. *Evolution*, n° 47, p. 333-336.
- WEATHERHEAD P.J. et ROBERTSON R.J. – 1979, Offspring quality and the polygyny threshold : « The sexy son hypothesis ». *American Naturalist*, n° 113, p. 201-208.
- WEATHERHEAD P.J., BENNETT G.F. et SHUTLER D. – 1991, Sexual selection and parasites in wood-warblers. *AR.U.*, n° 108, p. 147-152.
- WEATHERHEAD P.J., MONTGOMERIE R., GIBBS H.L. et BOAG P.T. – 1995, The cost of extra-pair fertilizations to female red-winged blackbirds. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 258, p. 315-320.
- WEBSTER J.P. – 2001, Rats, cats, people and parasites : the impact of latent toxoplasmosis on behaviour. *Microbes and Infection*, n° 3, p. 1037-1045.
- WEBSTER J.P., GOWTAGE-SEQUEIRA S., BERDOY M. et HURD H. – 2000, Predation of beetles (*Tenebrio molitor*) infected with tapeworms (*Hymenolepis diminuta*) : a note of caution for the Manipulation Hypothesis. *Parasitology*, n° 120, p. 313-318.
- WEDEKIND C. – 1994, Mate choice and maternal selection for specific parasite resistances before, during and after fertilization. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, n° 346, p. 303-311.
- WEDEKIND C. et FÜRI S. – 1997, Body odour preferences in men and women : do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 264, p. 1471-1479.
- WEDEKIND C. et MILINSKI M. – 1996, Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma : Pavlov versus Generous Tit-for-Tat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, n° 93, p. 2686-2689.
- WEDEKIND C. et MILINSKI M. – 2000, Cooperation through image scoring in humans. *Science*, n° 288, p. 850-852.
- WEDEKIND C., SEEBECK T., BETTENS F. et PAEPKE A.J. – 1995, MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B*, n° 260, p. 245-249.
- WEDELL N. – 1994, Variation in nuptial gift quality in bush crickets (Orthoptera : Tettigoniidae). *Behavioural Ecology*, n° 5, p. 418-425.
- WEDELL N. et TREGENZA T. – 1999, Successful fathers sire successful sons. *Evolution*, n° 53, p. 620-625.
- WEEKS P. – 1999, Interactions between red-billed oxpeckers, *Buphagus erythrorhynchus*, and domestic cattle, *Bos taurus*, in Zimbabwe. *Animal Behaviour*, n° 58, p. 1253-1259.
- WEEKS P. – 2000, Red-billed oxpeckers : vampires or tickbirds? *Behavioral Ecology*, n° 11, p. 154-160.
- WEHLING M. – 1997, Specific, nongenomic actions of steroid hormones. *Annu. Rev. Physiol.*, n° 59, p. 365-393.

- WEIBEL E.R., TAYLOR C.R. et BOLIS L. – 1998, *Principles of Animal Design. The Optimization and Symmorphosis Debate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WEIR A.A.S., CHAPPELL J. et KACELNIK A. – 2002, Shaping of hooks in New Caledonian Crows. *Science*, n° 297, p. 981.
- WEISMANN A. – 1892, *Essais sur l'Hérédité et la Sélection Naturelle*. C. Reinwald et Cie, Paris.
- WEISSER W.W. – 2001, « The effect of predation on dispersal », dans CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. et NICHOLS J.D., *Dispersal*, p. 180-188. Oxford University Press, New York.
- WENDELAAR BONGA S.E. – 1997, The stress response in fish. *Physiol. Rev.*, n° 77, p. 591-625.
- WERNER D.I., BAKER E.M., GONZALEZ E.C. et SOSA I.R. – 1987, Kinship recognition and grouping in hatchling green Iguanas. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 21, p. 83-89.
- WERREN J.H. – 1997, Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology*, n° 42, p. 587-609.
- WERREN J.H. et BEUKERBOOM L.W. – 1998, Sex determination, sex ratios, and genetic conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 29, p. 233-261.
- WERREN J.H. et O'NEILL S.L. – 1997, « The evolution of heritable symbionts », dans O'NEILL S.L., HOFFMANN A.A. et WERREN J.H., *Influential Passengers. Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction*, p. 1-41. Oxford University Press, Oxford.
- WEST M.J. et KING A.P. – 1988, Visual displays affect the development of male song in the cowbird. *Nature*, n° 334, p. 244-246.
- WEST M.J. et KING A.P. – 1980, Enriching cowbird song by social deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, n° 94, p. 263-270.
- WEST M.J., KING A.P. et EASTZER D.H. – 1981, Validating the female bioassay of cowbird song : relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour*, n° 29, p. 490-501.
- WEST S.A. et SHELDON B.C. – 2002, Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science*, n° 295, p. 1685-1688.
- WEST S.A., MURRAY M.G., MACHADO C.A., GRIFFIN A.S. et HERRE E.A. – 2001, Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, n° 409, p. 510-513.
- WEST S.A., PEN I. et GRIFFIN A.S. – 2002, Cooperation and competition between relatives. *Science*, n° 296, p. 72-75.
- WESTNEAT D.F. et SARGENT R.C. – 1996, Sex and parenting : the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, p. 87-91.
- WESTNEAT D.F. et SHERMAN P.W. – 1993, Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology*, n° 4, p. 66-77.
- WESTNEAT D.F. et SHERMAN P.W. – 1997, Density and extra-pair fertilization in birds : a comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, n° 41, p. 205-215.
- WHEELER W.M. – 1902, « Natural history », « ecology » or « ethology »? *Science*, n° 15, p. 971-976.
- WHILLANS K.V. et FALLS J.B. – 1990, Effects of male removal on parental care of female white-throated sparrows, *Zonotrichia albicollis*. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 869-878.
- WHITE D.J. et GALEF B.G. – 1999 Mate choice copying and conspecific cueing in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, n° 57, p. 465-473.
- WHITE D.J. et GALEF B.G. – 2000, Culture in quail : Social influences on mate choice in female *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, n° 59, p. 975-979.
- WHITEN A. et HAM R. – 1992, On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom : reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behaviour*, n° 21, p. 239-283.
- WHITHAM T.G. – 1979, Territorial defense in a gall aphid. *Nature*, n° 279, p. 324-325.
- WHITMAN C.O. – 1898, Animal Behavior. *Biological Lectures of the Marine Biological Laboratory, Wood's Hole*, n° 6, p. 285-338.
- WHITMAN C.O. – 1919, The behavior of pigeons. *Publication of the Carnegie Institution*, n° 257, p. 1-161.
- WIBBELS T. et CREWS D. – 1994, Putative aromatase inhibitor induces male sex determination in a female unisexual lizard and in a turtle with temperature-dependent sex determination. *J. Endocrinol.*, n° 141, p. 295-299.
- WIBERG U.H. et GÜNTHER E. – 1985, Female wood lemmings with the mutant X-chromosome carry the H-Y transplantation antigen. *Immunogenetics*, n° 21, p. 91-96.
- WICKLER W. et SEIBT U. – 1983, « Monogamy : an ambiguous concept », dans BATESON P., *Mate Choice*, p. 33-50. Cambridge University Press, Cambridge.
- WICKLUND C. et FAGERSTRÖM T. – 1977, Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, n° 31, p. 153-158.
- WIEHN J. – 1997, Plumage characteristics as an indicator of male parental quality in the American Kestrel. *Journal of Avian Biology*, n° 28, p. 47-55.
- WIELGUS R.B. et BUNNELL F.L. – 1994, Sexual segregation and female grizzly bear avoidance of males. *Journal of Wildlife Management*, n° 58, p. 405-413.
- WIELGUS R.B. et BUNNELL F.L. – 1995, Tests of hypotheses for sexual segregation in grizzly bears. *Journal of Wildlife Management*, n° 59, p. 552-560.
- WIELGUS R.B., SARRAZIN F., FERRIÈRE R. et CLOBERT J. – 2000, Estimating effect of adult male mortality on grizzly bear population growth and persistence using matrix models. *Biological Conservation*, n° 98, 293-303.
- WIENS J.A. – 1976, Population responses to patchy environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, n° 7, p. 81-120.
- WIENS J.A. – 1985, « Habitat selection in variable environments : shrub-steppe birds », dans CODY M.L., *Habitat selection in birds*, p. 227-251. Academic Press, San Diego.
- WIENS J.J. – 2001, Widespread loss of sexually selected traits : how the peacock lost its spots. *Trends In Ecology and Evolution*, n° 16, p. 517-523.
- WIGGINS D.A. et MORRIS R.D. – 1986, Criteria for female choice of mates : Courtship feeding and parental care in the common tern. *American Naturalist*, n° 128, p. 126-129.
- WILEY R.H. – 1991, Lekking in birds and mammals : behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior*, n° 20, p. 201-291.
- WILKINSON G.S. et DODSON G.N. – 1997, « Function and evolution of antlers and eye stalks in flies », dans CHOE J.C. et CRESPI B.J., *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.

- WILKINSON G.S. et REILLO P.R. – 1994, Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a stalk-eyed fly. *Proceedings of the Royal Society London. Series B*, n° 255, p. 1-6.
- WILLIAMS G.C. – 1966, *Adaptation and Natural Selection : A critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press, Princeton, É.U.A.
- WILLIAMS C.L. et MECK W. H. – 1991, The organizational effects of gonadal steroids on sexually dimorphic spatial ability. *Psychoneuroendocrinology*, n° 16, p. 155-176.
- WILLIAMS G.C. – 1957, Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, n° 11, p. 398-411.
- WILLIAMS G.C. – 1966, *Adaptation and natural selection, a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton.
- WILLIAMS G.C. – 1966, *Adaptation and natural selection : a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- WILLIAMS T.D. – 1999, Parental and first generation effects of exogenous 17beta-estradiol on reproductive performance of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, n° 35, p. 135-143.
- WILSON D.S. – 1997, Altruism and organism : disentangling the themes of multilevel selection theory. *The American Naturalist*, n° 150, p. S122-S134.
- WILSON D.S., POLLOCK G.B. et DUGATKIN L.A. – 1992, Can altruism evolve in purely viscous populations? *Evolutionary Ecology*, n° 6, 331-341.
- WILSON E.O. – 1971, *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILSON E.O. – 1971, *The insects societies*. Cambridge, Harvard University Press.
- WILSON E.O. – 1975, *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, É.U.A.
- WILSON E.O. – 1978, *On Human Nature*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILSON E.O. – 1984, *Biophilia*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILSON E.O. – 1990, *Success and dominance in ecosystems : The case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf.
- WILSON E.O. – 1992, *The diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILSON E.O. – 1998, *Consilience : The Unity of Knowledge*. Little Brown, Lond. Research.
- WILSON E.O. – 2000, *Sociobiology. The New Synthesis. 25th anniversary edition*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WINGFIELD J.C. – 1983, « Environmental and endocrine control of reproduction : an ecological approach », dans MIKAMI S.-I. et WADA M., *Avian Endocrinology : Environmental and Ecological Aspects*, p. 205-288. Japanese Scientific Societies Press, Tokyo, et Springer-Verlag, Berlin.
- WINGFIELD J.C. – 1984a, Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow, *Melospiza melodia*. I. Temporal organization of the breeding cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.*, n° 56, p. 406-416.
- WINGFIELD J.C. – 1984b, Androgens and mating systems : testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds. *AR.U.*, n° 101, p. 665-671.
- WINGFIELD J.C. – 1988, « Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations », dans STETSON M. H., *Processing of Environmental Information in Vertebrates*, p. 121-148. Springer-Verlag, Berlin.
- WINGFIELD J.C. et SILVERIN B. – 1986, Effects of corticosterone on territorial behavior of free-living male song sparrows *Melospiza melodia*. *Hormones and Behavior*, n° 20, p. 405-417.
- WINGFIELD J.C. et RAMENOSKY M. – 1999, « Hormones and the behavioral ecology of stress », dans BALM P.H.M., *Stress physiology in animals*, p. 1-51. Sheffield Academic Press.
- WINGFIELD J.C. et HAHN T.P. – 1994, Testosterone and territorial behaviour in sedentary and migratory sparrows. *Anim. Behav.*, n° 47, p. 77-89.
- WINGFIELD J.C., BREUNER C., JACOBS J., LYNN S., MANEY D., RAMENOSKY M. et RICHARDSON R. – 1998, Ecological bases of hormone-behavior interactions : the « Emergency Life History Stage ». *Am. Zool.*, n° 38, p. 191-206.
- WINGFIELD J.C., VLECK C.M. et MOORE M.C. – 1992, Seasonal changes in the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *J. Exp. Zool.*, n° 264, p. 419-428.
- WINGFIELD J.C., SCHWABL H. et MATTOCKS Jr. P.W. – 1990b, « Endocrine mechanisms of migration », dans GWINNER E., *Bird Migration : Physiology and Ecophysiology*, p. 232-256. Springer-Verlag, Berlin.
- WINGFIELD J.C., O'REILLY K. M. et ASTHEIMER L. B. – 1995, Ecological bases of the modulation of adrenocortical responses to stress in Arctic birds. *Am. Zool.*, n° 35, p. 285-294.
- WINGFIELD J.C., HEGNER R.E., DUFTY Jr. A.M. et BALL G. F. – 1990a, The « challenge hypothesis » : theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist*, n° 136, p. 829-846.
- WINKLER D.W. – 1987, A general model for parental care. *American Naturalist*, n° 130, p. 526-543.
- WINN H.E. et WINN L.K. – 1978, The song of the humpback whale, *Megaptera novenglia*, in the West Indies. *Marine Biology*, n° 47, p. 97-114.
- WITTENBERGER J.F. – 1981, *Animal Social Behaviour*. Wadsworth Inc., Belmont, California, Duxbury Press, Boston.
- WITTENBERGER J.F. et HUNT G.L. – 1985, « The adaptive significance of coloniality in birds », dans FARNER D.S., KING J.R. et PARKES K.C., *Avian Biology*, Vol VIII, p. 1-78. Academic Press, New York.
- WOIWOOD I.P., REYNOLDS D.R. et THOMAS C.D. – 2001, *Insect Movement : Mechanisms and Consequences*. CAB Publication, Wallingford.
- WOLF J.B. – 2001, Integrating biotechnology and the behavioral sciences. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 16, p. 117-119.
- WOLF L., KETTERSON E.D. et NOLAN Jr. V. – 1990, Behavioural responses of female dark-eyed juncos to the experimental removal of their mates : implications for the evolution of parental care. *Animal Behaviour*, n° 39, p. 125-134.
- WOLFF J.O. – 1992, Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature*, n° 359, p. 409-410.

- WOLFNER M.F. – 1997, Tokens of love : functions and regulation of *Drosophila* male accessory gland products. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, n° 27, p. 179-192.
- WOODALL S.M., JOHNSTON B.M., BREIER B.H. et GLUCKMAN P. D. – 1996, Chronic maternal undernutrition in the rat leads to delayed postnatal growth and elevated blood pressure of offspring. *Pediatr. Research*, n° 40, p. 438-443.
- WOOD-GUSH D.G.M. – 1960, A study of sex drive of two strains of cockerel through three generations. *Animal Behaviour*, n° 8, p. 43-53.
- WOOLFENDEN G.E. et FITZPATRICK J.W. – 1990, « Florida scrub jay after 19 years of study », dans STACEY P.B. et KOENIG W.D., *Cooperative breeding in birds*, p. 241-266. Cambridge University Press, New York.
- WRIGHT et CUTHILL – 1990, Biparental care : short term manipulation of partner contribution and brood size in the starling *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, n° 1, p. 116-124.
- WRIGHT J. – 1997, Helping-at-the-nest in Arabian babblers : signalling social status or sensible investment in chicks? *Animal Behaviour*, n° 54, 1439-1448.
- WRIGHT J. – 1998, « Paternity and paternal care », dans BIRKHEAD T.R. et MØLLER A.P., *Sperm Competition and Sexual Selection*, p. 117-145. Academic Press, San Diego.
- WRIGHT J. – 1999, Altruism as a signal - Zahavi's alternative to kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, n° 30, 108-115.
- WRIGHT R. – 1994, *The Moral Animal : Evolutionary Psychology and Everyday Life*. Little Brown, Londres ; traduction française : *L'Animal Moral*, Editions Michalon, Paris, 1995.
- WRIGHT S. – 1932, The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics*, n° 1, p. 356-366.
- WYNNE-EDWARDS K.E. et REBURN C. J. – 2000, Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 15, p. 464-468.
- WYNNE-EDWARDS V.C. – 1962, *Animal Dispersion in relation to Social Behaviour*. Oliver et Boyd, Edingburgh.
- WYNNE-EDWARDS V.C. – 1986, *Evolution through group selection*. Blackwell, Oxford.
- YDENBERG R.C., GIRALDEAU L.-A. et KRAMER D.L. – 1986, Interference competition, payoff asymmetries and the social relationships of central place foragers. *Theoretical Population Biology*, n° 30, p. 26-44.
- YDENBERG R.C. et DILL L. M. – 1986, The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, n° 16, p. 229-249.
- YEZERINAC S.M. et DUFOUR K.W. – 1994, On testing the Hamilton-Orians hypothesis on the origin of brood parasitism. *Condor*, n° 96, p. 1115-1116.
- YEZERINAC S.M., WEATHERHEAD P.J. et BOAG P.T. – 1996, Cuckoldry and lack of parentage-dependent paternal care in yellow warblers : a cost-benefit approach. *Animal Behaviour*, n° 52, p. 821-832.
- YOM-TOV Y. – 2001, An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, n° 143, p. 133-143.
- ZABEL C.J. et TAGGART S.J. – 1989, Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Niño in the Bering Sea. *Animal Behaviour*, n° 38, p. 830-838.
- ZAHAVI A. – 1975, Mate selection -a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, n° 53, p. 205-214.
- ZAHAVI A. – 1977, The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, n° 67, p. 603-605.
- ZAHAVI A. – 1986, Some further comments on the gathering of birds. *Proc. XVIII Int. Orn. Congr. Moscow*, p. 919-920.
- ZAHAVI A. – 1990, « Arabian babblers : the quest for status in cooperative breeder », dans STACEY P.B. et KOENIG W.D., *Cooperative breeding in birds : long term studies of Ecology and behavior*, p. 105-130. Cambridge, Cambridge University Press.
- ZAHAVI A. – 1995, Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, n° 26, p. 1-3.
- ZAHAVI A. et ZAHAVI A. – 1997, *The Handicap Principle : a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford, Oxford University Press.
- ZAMUDIO K. et SINERVO B. – 2000, Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, n° 97, p. 14427-14432.
- ZANGERL R. – 1948, The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution*, n° 2, p. 351-374.
- ZEH D.W. et ZEH J.A. – 1988, Condition-dependent sex ornaments and field tests of sexual-selection theory. *American Naturalist*, n° 132, p. 454-459.
- ZEH J.A. et ZEH D.W. – 2001, Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Animal Behaviour*, n° 61, p. 1051-1063.
- ZERA A.J. et DENNO R.F. – 1997, Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, n° 42, p. 207-231.
- ZOHAR A.S. et HOLMES J.C. – 1998, Pairing success of male *Gammarus lacustris* infected by two acanthocephalans : a comparative study. *Behavioral Ecology*, n° 9, p. 206-211.
- ZUK M. et JOHNSEN T.S. – 1998, Seasonal changes in the relationship between ornamentation and immune response in red jungle fowl. *Proceeding of the Royal Society London. Series B*, n° 265, p. 1631-1635.
- ZUK M., JOHNSEN T.S. et MACLARTY T. – 1995, Endocrine-immune interactions, ornaments and mate choice in red jungle fowl. *Proceeding of the Royal Society London. Series B*, n° 260, p. 205-210.

Index alphabétique

A

- accouplement hors couple 389, 533
- acquis 524
- actions tactiques 448
- adaptation 37, 39, 42, 68, 76, 77, 96, 112, 130, 199, 359, 442, 468, 543
 - conditionnelle 348
- ADN 32, 65, 89, 202, 349, 460, 549
- Agrawal 424
- agrégation 50, 189, 196, 382, 383, 384, 385, 393, 409, 499
 - résultant de l'habitat 384
 - véritable 384, 386
- alerte précoce 151
- Alexander 350, 428
- Allée 21, 151, 161, 176, 438
- allèle 38
- allocation
 - conditionnelle 343
 - d'énergie 485
 - dans le sexe 548
 - en fonction de l'attractivité et de la qualité du père 344
 - selon les sexes 332, 513
- altruisme 217, 348, 412, 421, 434
 - conditionnel 423
- altruistes 43, 215, 407, 415, 426, 428, 437, 477
- amensalisme 476
- amplexus 29, 255
- amplificateurs 449
- analogues 76
- analyse comparative 76, 79, 291, 296, 435, 483
- Andersson 237
- anisogamie 240, 301
- aposematiques 454
- apparemment 176, 348, 350, 424, 433
- appariement 510, 531
- apprentissage 46, 47, 48, 57, 118, 127, 187, 274, 544
 - associatif 425, 426
 - social 197
- approche
 - comparative 72, 125, 290, 323, 468
 - économétrique 57
 - économique 301, 383, 414, 472
 - évolutionniste 30, 525, 536, 537, 542
 - expérimentale 185, 189
 - fonctionnelle 367, 369
 - observationnelle 189
 - théorique 184, 189, 195, 483
- approvisionnement 123, 129, 171, 173, 238, 259, 377
 - centripète 140
 - optimal 548
 - social 149, 378
- aptitude 64, 65, 112, 130, 131, 186, 204, 213, 220, 227, 229, 296, 300, 335, 415, 469
 - inclusive 177, 216, 339, 354, 431
 - phénotypique 38, 39, 44, 51, 57, 63, 65, 67, 92, 123, 175, 189, 219, 233, 241, 408, 442, 542
 - inclusive 42
- arènes d'accouplement 390
- Aristote 3, 27
- armement 242, 243
- Arnal 481
- Arnold 250, 435
- Arnqvist 295, 296
- Arroyo 328
- assistance 420
- assistants 347, 348, 360, 414, 415, 417, 421, 422, 426
- asymétrie 530, 531, 533
 - d'apparement 350
 - de parenté 359
 - fluctuante 529
- atténuateur 449
- attraction sociale 186, 188, 197, 386
- attractivité 344, 530
- audience 446
 - effet d'une 448
- Audubon 6
- autocommunication 442, 455, 458
- autocorrélation 173, 193, 204, 225, 231, 500
 - temps 188
- auto-organisation 431
- autorité morale 429
- avantage du découvreur 165
- avatars 32
- aversion au risque 151
- avortement 530
 - sélectif 358, 540
 - spontané 532
- Axelrod 418, 423

B

- badges ou étiquettes 242
- Baerends 16
- Baird 161
- Baker 277
- Bakker 267
- « barbe verte » 424
- Barnard 146, 164
- barrière placentaire 542
- Barta 378
- Barton 275
- Basolo 273

bayésien 145
 Beauchamp 168
 beauté 529
 humaine 527
 Begon 129
 béhaviorisme 11, 12
 Bell 4, 430
 Bellis 277
 bénéfiques 45, 57, 58, 215, 230, 318,
 327, 410, 414, 426, 437, 441,
 452, 469, 470
 à l'émetteur 444
 au récepteur 449
 de l'agrégation 403
 des concessions 433
 directs 256, 414, 416
 indirects 256, 327, 414, 417
 réciproques 471
 Berglund 243
 Bernstein 182
 Bethel 487
 biais de reproduction 429
 Bichat 4
 biodiversité 196, 230, 296, 520
 biogéographie 31
 biologie de la conservation 196,
 203, 230, 505
 Birkhead 243
 bistable 436
 Blows 267
 bluff 448, 449, 471
 Bomberger Brown 370
 Boonstra 209
 Boulinier 173, 187, 193
 brigand à deux bras 143
 Brown 146, 370, 383
 bruit 459
 de fond 460
 Bshary 482
 Buffon 5, 6, 7
 Bunnell 510
 Buss 428, 439

C

caches 94
 Cade 518
 cadeaux nuptiaux 258
 Cadet 211
 cancer 431, 432, 536

Candolin 275
 cannibalisme sexuel 27
 capacité
 compétitive 251, 433, 436
 de charge 211
 limite 43
 Caraco 145, 147, 157, 383
 caractères sexuels secondaires 102,
 274, 288, 324, 389, 527
 Carlson 317
 caroténoïdes 287, 329, 461, 469,
 483
 carte cognitive 13
 caste 409, 411, 429, 430
 castration 114
 comportementale 485
 Catry 315
 causes 282
 multiples 203, 217, 361
 proximales 16, 538
 sociales 219
 ultimes 16
 Cavallisforza 424
 cellules cible 93
 centre
 d'information 377
 de recrutement 379
 certitude de paternité 526
 Cézilly 313
 chant 126, 290, 445, 458, 472, 523
 Chao 412
 charge parasitaire 481
 Charnov 340, 346
 Choe 411
 choix 58, 169, 171, 172, 173, 177,
 181, 184, 256, 286, 287, 385,
 402
 cryptique 284, 295
 des femelles 276
 d'un lieu 233
 d'un partenaire 200, 233, 288
 de l'habitat 175, 188, 196,
 200, 205, 222, 229, 385,
 499, 548
 du partenaire 230, 385, 516,
 528
 optimal 178
 chromosomes 357
 sexuels 356, 360
 Clark 383

Clarke 426
 Clements 438
 Clobert 230
 Clout 513
 Clutton-Brock 247, 318
 CMH 279, 280, 281, 532, 533
 coefficient de parenté 45
 co-évolution 476, 495
 cognitifs 177, 178, 204, 428, 524
 cognition 353, 548, 549
 cognitives (capacités) 50, 424
 Cohen 266
 collecte d'information 190
 colonialité 196, 315, 369, 382
 colonies 197, 348, 349, 378, 409,
 411, 427, 432
 colonisation 201, 230
 Combes 475
 commensalisme 476
 commodité 401
 communauté 431
 communication 441, 443, 478, 548
 au sens large 442
 vraie 442, 444
 compatibilité 313, 314, 315
 compétition 147, 157, 158, 176,
 179, 181, 189, 203, 210, 214,
 231, 240, 242, 276, 296, 302,
 354, 355, 378
 entre apparentés 115, 177,
 203, 216, 228, 354, 417
 entre mâles apparentés 350
 intersexuelle 212, 242
 interspécifique 232
 intrasexuelle 212, 242
 intraspécifique 206, 209, 322
 locale
 entre les mâles 355
 pour les partenaires sexuels
 354
 pour les ressources 355
 par exploitation 150, 242
 par interférence 150, 242, 277,
 475
 parents/enfants 228
 spermatique 242, 276, 295,
 324, 516
 complexe majeur d'histocompatibi-
 lité (CMH) 279, 280, 281, 532,
 533

- comportement 33, 42, 58, 90, 201, 203, 204, 206, 547
 d'alimentation 124
 d'éjection 493
 de chant 118
 de cour 95, 106, 107, 118, 122, 276
 de prospection 191
 lié au sexe 104
 omnibus 231
 parental 119, 123, 320
 paternel 122
 plastique 497
 social 413
- composantes biodémographiques 187, 190, 195, 220, 343, 505
- compromis 60, 109, 122, 177, 179, 187, 231, 232, 326, 337, 485, 549
- concessions 431
- condition 413
 corporelle 114, 329
 environnementale 345, 525
 maternelle 344
 parentale 343
- condition-dépendance 96, 125, 204, 224, 519, 549
- conditionnement à l'état du partenaire 424
- conflits 122, 283, 300, 327, 348, 357, 428, 432, 434, 439, 448, 449, 452, 469, 539, 542, 543
 entre parents et progéniture 327
 familiaux 327
 génétiques 357
 parent-progéniture 539
 régulation 439
 reine/ouvrière 359
 sexuels 212, 241
- confusion 151
- consanguinité 212, 213, 507
 dépression de 213
 évitement de la 203, 213
- conservateur 244, 530
- conservation 346, 549
- contraceptifs oraux 532
- contraintes 177, 189, 359
 phylogénétiques 470
 physiques 456
- contraste 81, 296
- convergence 76, 464
 évolutive 42
- coopératif 347
- coopération 300, 348, 365, 407, 408, 422, 441, 471, 477
 entre apparentés 354, 356
 symétrique 408
- Córdoba-Aguilar 277, 278
- corrélation 213, 544
- corrélational 83, 290, 537
- Côté 481
- couleur 287, 461, 470
- Coulson 313, 314
- courbe d'exploitation 138
- course aux armements 251, 354, 476
- coûts 45, 57, 58, 189, 199, 215, 229, 230, 251, 270, 297, 318, 327, 400, 410, 414, 429, 433, 437, 441, 506
 à la coopération 436
 à la dispersion 216, 419
 de déplacement 179
 de la répression 433
 de la reproduction 171, 247
 de production du signal 449
 directs 415
 indirects 417
 optimisation 222
- Coyne 291
- Creel 44
- Crespi 411
- criminalité 525
- cris des bébés 539
- Crow 332
- Crozier 437
- Cruz 496, 497
- culture 45, 46, 49, 285, 287, 288, 442, 523, 525, 540, 544
- Cunningham 324
- Cuvier 14
- cycles menstruels 536
- Czaran 431
- D**
- Dahlgren 257
- Daly 541
- Danchin 187, 192, 369, 383, 384, 401
- Darwin XIX, 8, 25, 27, 28, 39, 51, 235, 251, 290, 332, 437, 439, 493, 523, 527
- Dawkins 21, 25, 475
- Day 418
- décalage évolutif 495
- décision 28, 130, 131, 139, 147, 184, 195, 200, 201, 212, 220, 222, 286, 448, 449, 472, 547
- défense concertée 151
- démarche hypothético-déductive 28, 51, 170
- Demeter 431
- densité 137, 189, 211, 212, 224, 322, 383, 508, 528
- densité-dépendance 182, 189, 195, 206
 inversée 505
- dépense parentale 318
- déplacement de caractères reproductifs 289
- dépression de consanguinité 426, 433
- dérive génétique 40, 265, 506
- Descartes 4
- déséquilibre de liaison 261
- désinformation 442
- déterminisme 360, 413
 du sexe 99, 358, 361
 génétique 260, 412, 524
- développement 210
 du phénotype 89, 108, 110, 125, 210, 225, 227, 544
- devise de conversion 64, 131, 145, 207
- dichromatisme sexuel 507
- différenciation germe/soma 429
- différentiel de sélection linéaire 250
- dilemme du prisonnier 412, 422, 423
- Dill 161, 375
- dilution 375, 410, 445, 499
 effet 151
- dimorphisme 251, 257
 sexuel 309, 351, 526
- diploïdes 346
- dispersant 229
 individu 228

disperser 196
 dispersion 113, 187, 195, 197, 199, 201, 204, 210, 221, 230, 350, 356, 407, 419, 421, 436, 548
 de naissance 113, 200
 de reproduction 177, 200
 efficace 202
 entre les sexes (biais) 212
 disposition 69
 dissimulabilité 397, 401, 443
 distorsions 458
 distribution 195, 384
 d'interférence idéale 159
 idéale despotique 182
 libre idéale 152, 181, 383, 387
 divergence
 allopatrique 288
 sympatrique 288
 divorce 313, 314, 315, 321
 Dobzhansky 293, 545
 Doligez 188, 193, 386
 Doncaster 207, 208
 Dorion 439
 Doutrelant 287
 Draulans 388
 Dufty 225
 Dugatkin 286, 423
 dynamique 195
 adaptative 407, 436
 chaotique 373
 des populations 30, 187, 201, 203, 500

E

Eberhard 484
 échantillon 186
 échantillonnage 137, 142, 183
 vicariant 172, 186
 échelles de temps 171
 écholocation 456
 écologie
 comportementale XX, 24, 27, 28, 42, 43, 50, 51, 57, 85, 89, 126, 195, 239, 439, 523, 547
 sensorielle 441
 économie de dispersion 383
 ectoparasites 479, 480, 481

effet
 Allee 151, 176, 182, 379, 436, 505, 506
 de confusion 377
 de dilution 286
 Fraser Darling 376
 maternel 34, 38, 70, 91, 110, 111, 223, 224
 effort de reproduction 507
 Eggert 311
 égoïsme 412, 417, 422, 429, 438
 égoïstes 216, 357, 361, 408, 416, 427, 429, 537
 électrolocation 456
 Elgar 380
 Elner 134
 émancipation des jeunes 337
 émetteur 442, 448, 449, 452, 455, 468, 470
 émigration 208, 209
 Emlen 299
 empreinte
 comportementale 497, 516
 génétique 542
 Endler 270, 464
 enfance 539
 maltraitée 525
 Enquist 423
 Ens 180, 199
 entraînement
 à l'habitat 179
 sensoriel 465, 470
 environnement
 génétique 203, 215, 223
 physique 174, 201, 203, 442
 social 44, 174, 177, 203, 206
 variable 204
 EPC 390
 épistasie 33
 épouillage réciproque 499
 équilibre
 de Nash 152
 évolutif 332, 495
 stable 164
 erreurs 472
 de décision 359
 de manipulation 495
 de reconnaissance 495
 Eshel 424

espace 171, 173, 174, 199, 201, 212, 224, 227, 418, 476
 espèces
 dichromatiques 506
 monochromatiques 506
 Espinas 10
 essai/erreur 171, 397
 étalement du risque 203
 états 442
 éthologie 3, 13, 16, 24, 30, 51
 études
 corrélationnelles 321
 expérimentales 321
 eusocialité 215, 348, 420, 427, 429, 430, 432, 434, 435
 Evans 272
 évolution XIX, 30, 32, 39, 46, 125, 201, 361, 544, 549
 culturelle 46, 48
 de l'altruisme 419
 de la coopération 418, 439
 de la dispersion 177, 189, 203
 de la société 367
 de la vie en groupe 402
 des signaux 456
 du comportement 127, 549
 macroévolution XX
 macroévolutive 494
 microévolution XX
 exagération 449
 exigeant 241, 242, 283
 expérience 520
 expérimentation 53, 193
 exploitation 442, 452, 471
 d'amplificateurs 448
 d'indice 444
 d'indices 444, 469
 de signaux 445
 par des prédateurs 443
 par le récepteur 444
 sensorielle 273, 274, 470
 extinction 31, 196, 201, 203, 251, 297, 357, 505, 507, 508

F

Fabre 6, 7, 11, 25
 facilitation
 par effet de groupe 421
 sexuelle 518
 sociale 518

facteurs
 cytoplasmiques 356, 357
 limitants 341, 518
 proximaux 184, 196
 ultimes 184, 196
 Faivre 272
 familiarité 45, 426
 famille 341, 343
 Faulkes 426
 fécondité 65, 208, 256
 Ferrière 373
 fidélité
 à leur site de reproduction 192
 au partenaire 313
 au site 191, 313
 entre partenaires 542
 fièvre 487, 535
 finalité de fait 40
 Fisher 21, 52, 236, 264, 288, 332, 334
 Fleishman 465
 Flinn 541
 Flourens 4
 Folstad 272
 fonction
 de coût 59
 objective 59
 Forbes 189
 Forslund 253
 fossiles 31
 Foster 377
 fourrageur centripète 369
 Frank 418
 fratricide 328, 329
 fréquence-dépendance 60, 147, 164, 189, 334, 340, 351, 451, 455
 Fretwell 161, 181, 206
 Fűri 533

G

Galef 286
 Gandon 219
 Gangestad 533
 gardiennage
 du partenaire 255, 325
 précopulatoire 29, 255
 généraliste 130

gènes 32, 413
 et comportement 90
 génétique 67, 71, 204, 260, 357, 505, 544, 549
 des populations 30
 du comportement 68, 85, 126, 328, 412, 413, 532
 moléculaire 31, 65, 439
 génome 32
 génotype 28, 32, 33, 36, 89
 Gerhardt 293, 294
 Giard 14
 Giraldeau 157, 378
 Godin 164
 Gomendio 324
 Gomez 465
 Goudet 219
 goût 468
 Greenwood 213, 214
 Grutter 481, 482

H

habitat 139, 171, 172, 369
 de reproduction 190, 230
 lumineux 463, 464
 Haccou 169
 Haig 542
 Haldane 21
 Hamilton 21, 22, 44, 151, 216, 271, 354, 417, 418, 419, 437, 438, 493, 499, 540
 handicap 416
 dépendant de la condition 269
 épistatique 269
 fixe 269
 principe 238, 450
 révélateur 269
 haplo-diploïdie 349, 356, 420
 haploïdes 346
 Hardin 428
 Hare 437
 harems 304, 316
 Harvey 213
 Hauert 429, 430
 Heeb 329, 378
 Heg 180, 199
 Heinrich 381
 Heinroth 14, 17
 Heinsohn 162
 Heller 169
 hérédité 33, 356
 des caractères acquis 8
 héritabilité 34, 36, 39, 48, 67, 71, 251, 267, 344, 528, 544, 549
 culturelle 47, 528
 de ces comportements 116
 du comportement 442
 Herzig 210
 hétérogénéité 195, 385, 519
 de l'environnement 171, 174, 181, 303, 403, 500
 hibernation 114, 175
 hiérarchie de dominance 394
 hippocampe 178
 historique 437
 Holland 283
 Holmes 487
 Holt 206
 homéostasie 110
 homogamie 28, 29
 homologie 76
 honnêteté 328, 416, 442, 448, 449, 452, 455, 471, 478, 482, 539
 hormones 16, 102, 120, 224, 358, 468, 529, 537
 et comportement 96, 107
 et régulation 92
 Hosken 283, 284
 hôte 346, 347, 479, 491
 définitif 486, 487
 intermédiaire 486, 487, 488
 hôte-parasite 444, 483, 492
 houspillage 151, 377
 Houston 23, 423
 Hughes 134
 Hull 11
 Hume 4
 Hunt 323, 383
 Huxley 14, 237
 hybridation 517
 hyperphagie 123
 hypophyse 92
 hypothèse 53, 56, 412
 du centre d'information 377, 379, 381, 446
 du centre de recrutement 379, 381
 du jeu producteur chapardeur 381
 du lek caché 389, 391

I

identiques par descendance 349
 images de recherche 186, 445
 imitation 46, 47, 48, 49, 285, 288, 306, 491
 d'habitat 401
 de l'habitat 388
 sexuelle 286
 immigrant 413
 immigration 208, 209
 immunocompétence 272, 329, 483, 529, 532
 imprévisibilité 379
 inadvertance 442
 incubation 120
 indicateurs honnêtes 450
 indice 184, 442, 448, 451, 469, 472, 549
 indiscretion 287, 442, 444, 446, 471, 528
 infanticide 27, 281, 304, 312, 358, 510, 530, 540
 infidèles à leur site de reproduction 185
 information 32, 33, 176, 177, 185, 195, 204, 206, 210, 211, 212, 220, 224, 227, 230, 231, 287, 326, 377, 379, 396, 441, 442, 448, 449, 451, 472, 544, 548, 549
 partage 441
 personnelle 172, 184, 397
 privée 167, 443
 publique 167, 172, 184, 191, 195, 287, 385, 388, 397, 443, 446, 452
 ingénierie 126
 écologique 524
 phénotypique 65
 inné 524
 intentionnalité 442, 444, 471
 interactions
 durables 365, 475, 548
 génotype-environnement 36
 hôte-parasite 475
 interspécifiques 475
 mère-embryon 542
 phénotype-environnement 179, 186
 sociales 524

intérêt 58, 119, 212, 233, 300, 327, 413, 442, 449, 540
 invasion 419, 423
 inversion des rôles des sexes 242
 investissement 241, 251, 335, 507
 parental 258, 318, 332, 341, 527, 534
 Isack 477
 Isbell 317
 itéropares 177, 187
 itéroparité 318

J

Jennings 5
 Jennions 270
 jeu
 caillou-papier-ciseaux 218
 des biens communs 429
 producteur-chapardeur 163, 378, 393, 446, 451, 471
 Johnstone 245

K

kairomone 37, 468
 Kaiser 189
 Karter 272
 Karubian 254
 Keenleyside 164
 Keverne 72
 kidnapping 421, 422
 Kirkpatrick 260, 261, 275
 knockout 90
 Kokko 247, 249, 307, 326
 Komdeur 347, 426
 Kramer 383
 Krebs 135, 142, 147, 209
 Kruuk 345

L

Lamarck XIX, 7, 9, 14, 31
 Lambin 210
 Lande 250, 260, 262, 289, 290
 Lawton 505
 Le Galliard 436
 LeBoeuf 252
 Lefranc 223

Legendre 507
 Legrand 254
 Lehmann 425
 Leimar 423
 lek 271, 305, 316, 389, 390, 511
 caché 317, 389, 391
 classique 306
 éclaté 306
 formation de 307
 Lemel 173, 206
 Lima 143, 167, 373
 Lindström 307
 Livoreil 166
 Lloyd 450
 Locke 4
 Loeb 5
 Lorenz 15, 16, 18, 25
 Lucas 161, 181, 206

M

MacArthur 130
 Magendie 4
 maladies auto-immunes 542
 mâles 392
 Malthus 9
 maltraitance 539
 Mangel 383
 manipulation 354, 446, 475, 484, 486, 487
 d'allocation 350
 de l'hôte par son parasite 487
 induite par des parasite 485
 phénotypique 320, 495
 Margulis 439
 Marler 276
 Marliani 320
 Martin 319
 Marzluff 381
 matrice de territoires 316
 Maupertuis 6
 May 216, 418, 505
 Maynard Smith 21, 22, 62, 68, 428, 439
 Mazuc 324
 McFarland 23
 McLain 506
 McPeck 206

mécanismes
 de défense 498
 de détermination du sexe 331
 de manipulation de l'allocation sexuelle 357
 médecine 535, 543, 545
 meilleure option 314, 315
 méiose 356, 360
 mémoire 178, 424
 des individus 424
 mémorisation 428
 Mendel 9
 mensonge 449, 452
 métapopulation 196, 203, 210
 méthode
 corrélationnelle 80
 de suivi 202
 Michalakakis 219
 Michod 428, 439
 migration 123, 201, 222, 224
 Milinski 154
 mimétisme 464, 467, 482, 495
 agressif 452
 batésien 455
 müllérien 455
 Mitchell 169
 Mock 378
 modèle 52, 131, 136, 184, 187, 390
 de la préférence des femelles 307
 des parcelles 137
 du « beau mec » 307, 390
 du point chaud 307, 393
 du seuil de polygynie 303, 310
 du trou noir 307
 Mohler 336
 Møller 55, 243, 323, 324, 389, 508
 Monaghan 247, 249
 monogamie 73, 283, 309, 310, 315, 389, 507, 525
 génétique 310, 344
 sociale 310, 322, 389, 391
 Morand 481
 Morgan 11
 Morgenstern 62
 Morris 268
 Morse 254

mortalité 196, 528
 différentielle 538
 différentielle 337, 348
 Morton 5, 389
 motivation 181, 380
 multicausalité 231
 mutation 33, 42, 47, 550
 culturelle 47
 germinale 430
 somatique 430
 mutualisme 476

N

Nash 62
 natalité humaine 55
 néodarwinisme 19, 28, 438
 népotisme 426
 nettoyeur 479
 facultatif 483
 obligatoire 480, 483
 neutralisme 476
 Nice 21
 Noble 21
 norme de réaction 33, 35, 36
 Norris 245, 272
 notion d'espèce 288
 nourrissage nuptial 259
 Nowak 418, 424, 427

O

O'Donald 260
 odeur 530, 532, 533
 oiseaux 411
 olfaction 468
 ontogenèse XX, 51
 optimalité 112, 130, 131, 187, 206, 283, 331, 429
 simple 148
 optimisation 57, 59, 60, 239, 338
 dynamique 60
 simple 129
 statique 60
 organisationnel 224
 organismes pluricellulaires 429
 Orians 190, 493
 Oring 299
 ornements 242, 243
 Orr 291

Otter 315
 Owens 435

P

Packer 162
 Pagel 246
 Paley 7
 Pamilo 437
 paradoxe 189, 497
 du gréganisme 162
 du lek 271
 paramètres démographiques 65
 parasite 173, 175, 370, 430, 432, 482, 483, 491, 528
 à cycles hétéroxènes 486
 parasitisme 175, 232, 365, 476
 d'information 189, 400
 de l'information 451
 de ponté 491
 interspécifique 491
 intraspécifique 491
 parasitoïdes 70, 445
 parasociale 367
 parcelles 130, 171, 172, 188, 384
 parenté 45
 Parker 168, 247, 251
 part du découvreur 166, 378
 partage d'information 163, 396, 400
 parthénogenèse 107
 paternité 326, 391, 540, 547
 hors couple 317, 539
 patterns 181, 191
 Pavlov 5, 18, 25
 performance 69, 184, 186, 187, 189, 192, 287, 322, 393
 période de réceptivité 246
 Perrin 219, 425
 persistance 203, 230
 Petit 190
 phénotype 32, 33, 36, 89
 étendu 90, 475, 484, 487
 phéromone 468
 philopatrie 188, 193, 197, 204, 210, 213, 214, 215, 217, 220, 228, 229, 230, 347, 356, 433
 phylogénétique 79, 83, 434, 483
 phylogénie 77, 314, 478, 490

physiologie 92, 199
 évolutive 30, 89, 125, 548
 Pianka 130
 piège écologique 197
 pigments 461, 465, 469
 Pitnick 283, 284
 plasticité 107, 125, 206, 231, 439
 comportementale 99, 117, 124
 de l'hippocampe 126
 phénotypique 36, 107, 109,
 117, 179, 224, 412, 413
 Platon 3
 pléiotropes 265
 Podos 290
 polarisation 464
 polyandrie 71, 257, 284, 296, 297,
 337, 525
 classique 308
 coopérative 308
 polygamie 283, 337, 343
 polygénique 69
 polygynie 73, 260, 302, 389, 410,
 413, 420, 525
 polymorphisme 107, 224, 250, 277
 comportemental 65, 69
 du comportement 85, 108
 population 63, 65, 200, 203, 341,
 349
 petite 515
 viable 508
 Poulin 487, 488
 Pöysä 318
 prédateur 30, 38, 70, 137, 147,
 175, 182, 376, 407, 410, 424,
 444, 445, 452, 454, 475, 488,
 499, 518
 prédation 73, 173, 224, 229, 232,
 247, 270, 300, 306, 312, 371,
 373, 417, 421, 471, 493
 prédictions 53, 185, 207, 260, 278,
 381
 préférence 190, 260, 267, 268, 285,
 288, 528, 532, 533
 d'appariement 527
 de compatibilité 509
 directionnelle 509
 partielle 132
 sexuelle 287
 présence de congénères 124
 pressions de sélection 230, 494, 528
 prestige social 416, 427

présupposés 52, 125, 131, 133,
 185, 228, 338, 381, 398, 520
 prévisibilité 46, 174, 188, 189, 224
 principe 52
 d'exploitation sensorielle 52,
 273
 du handicap 52, 237, 449
 processus 181
 condition-dépendant 113
 d'emballlement 237, 261, 290
 de renforcement 289
 sociaux 365
 profitabilité 132, 169
 proies 130, 147, 169, 475
 promiscuité 337
 sexuelle 301
 propriété émergente 402
 prospecter 196
 prospection 179, 183, 187, 191
 protandrie 252
 proximaux 114, 121, 224, 331, 357
 psychologie
 animale 3
 évolutionniste 23
 Pulliam 383

Q

qualité 190, 194, 344, 360
 de l'environnement 174, 183,
 211, 303, 347, 348, 384
 génétique 324
 intrinsèque 152
 phénotypique 211
 relative 183, 216

R

radiation 31
 raisonnement évolutionniste 545
 Ramsay 394
 Ratcliffe 315
 ratio des bénéfices attendus de la
 compétition 247
 Real 147
 Réaumur 5, 7
 récepteurs 94, 441, 442, 448, 460,
 468
 aux œstrogènes 94
 d'œstrogènes 105

réciprocité 378, 407, 409, 416,
 424, 451, 478
 conditionnelle 423
 indirecte 416, 427, 428
 récolte d'information 184, 188
 reconnaissance 424, 439
 de parentèle 217
 des apparentés 215, 425
 réductionnisme 4
 régime
 d'appariement 122, 299, 507
 de reproduction 65, 337, 338,
 345, 409, 420, 525, 526, 548
 règle
 de Hamilton 45, 417
 du bilan énergétique 146
 régulation 123, 195, 230, 428
 de conflits 432
 des hormones 94
 des populations 195, 209
 punitive 432
 réintroduction 505, 517
 Reiter 252
 relation
 étude corrélationnelle 53
 renforcement de populations 197
 réplicateurs 32, 33
 réplifications 229
 réponse à la sélection 34, 67
 répression 431, 439
 reproduction 42, 485
 asexuée 486
 coloniale 82, 369
 communautaire 411, 429
 coopérative 347, 411, 416, 433
 dite coopérative 410
 en captivité 516
 réputation 428
 réseau de communication 448
 réserves naturelles 197
 résistance aux parasites 431, 515,
 528, 532
 ressources 129, 175, 181, 184, 384,
 396, 524, 527
 limitantes 176
 récoltables 159
 retour sur investissement 338, 339,
 351
 rétroaction 92, 113
 réversion 76

Reyer 477
 Reynolds 275
 Rice 283
 Richner 378
 risque
 aversion au 146
 enclin au 146
 Robert 496
 Rodd 274
 Roldan 324
 rôles sexuels 242
 inversés 121, 308
 Romanes 11
 Ronce 217, 228
 Rothenbuhler 69
 Rowe 264, 265
 Russel 324
 Ruusila 318
 Ryan 290

S

Saccheri 213
 santé 528
 Schjørring 187, 191
 sciences
 humaines 523
 sociales 523, 541
 sélection 28, 41, 71, 189, 250, 321, 438, 542
 à niveaux multiples 438
 artificielle 31, 71
 au niveau supérieur 430
 culturelle 49, 550
 de l'habitat 174, 177, 201
 d'alimentation 171
 de reproduction 171
 de parentèle 215, 348, 416, 438
 des commodités 401, 500
 des proies 141
 directionnelle 41, 251
 diversifiante 41, 240
 intersexuelle 242, 246, 516
 intrasexuelle 242, 250, 516
 naturelle 8, 39, 40, 42, 57, 62, 63, 72, 162, 235, 300, 326, 331, 402, 429, 438, 441, 524
 théorie 437

pressions de 407, 437, 483, 494
 sexuelle 9, 52, 233, 235, 263, 285, 299, 345, 385, 388, 402, 441, 444, 505, 506, 524, 525, 538, 547
 par course-poursuite 284
 stabilisante 41
 semelparité 318
 sensible au risque 145
 SÉS 150, 152, 163, 245
 mixte 164
 sevrage 327
 sexe 112
 sex-ratio 29, 63, 215, 331, 436, 437, 486, 507, 508, 513, 534, 540, 544, 549
 numérique 332
 opérationnelle 246, 390
 primaire 99, 514
 stable 334
 Shaw 336
 Sheldon 347, 360
 Sherman 326, 350
 Sherrington 5
 Shields 383
 Sibly 164, 383
 Sigmund 424, 427
 signaux 251, 270, 290, 442, 529, 537, 549
 événement 442
 honnêtes 245, 539
 lumineux 470
 sélection naturelle des 443
 sélection sexuelle des 443
 sexuels 288
 sonores 456
 transmission 456
 Siller 269
 Simmons 323
 Sinervo 221
 Sjerps 169
 Skinner 11
 Skutch 21
 social 167, 348, 413, 419, 426, 508, 549
 socialité 300, 410, 411, 430, 434, 435, 439, 499, 548
 perte de la 435

sociétés 384, 408, 409, 421, 524
 humaines 424
 sociobiologie 20, 28
Sociobiology 25, 523
 soins
 dépréciatifs 318
 parentaux 119, 122, 259, 299, 311, 318, 491, 525
 soins parentaux 318
 Sorci 496
 source-puits 183, 186, 203
 sous-produit
 de la sélection d'autres fonctions 401, 436
 spécialiste 130
 spécificité d'adaptation 495
 Spencer 10
 Spinks 420
 stabilité du développement 529
 statut social 344
 Stephens 147
 stimulation tactile 482
 stochasticité 40, 201, 508
 démographique 211, 230, 419, 506
 environnementale 219, 419
 stochastique 60, 361, 418
 Stoddard 379
 Strassmann 413
 stratégies 32, 147, 173, 218, 222, 386, 412
 biodémographiques 112, 176, 178, 320, 346, 494
 chapeur 164
 conditionnelles 224
 d'allocation conditionnelle 343
 de parasitisme 484
 des jeux 188
 évolutivement stables 63, 150, 240, 336, 386, 400, 422
 individuelles 183, 195, 196, 336
 mixtes 224
 Pavlov 424
 producteur 164
 stress 92, 94, 97, 103, 107, 110, 113, 115, 117, 123, 345, 410, 469
 Strohm 320

structuration
 des populations 51
 génétique dans la population 332
 structure
 eusociale 410, 411
 génétique des populations 201
 sociale 197, 409, 410, 429
 Stutchbury 383
 succès
 de reproduction 188, 195, 344, 509, 542
 cumulé au cours de la vie 247, 498
 succès reproducteur 65, 186
 suicide 259
 adaptatif 487
 évolutif 436
 survie 39, 42, 184, 229, 238, 303, 416, 485
 Sutherland 160
 Swaddle 254
 Swenson 510
 symbiose 476, 486, 492
 de nettoyage 479
 synchronisme 376
 syndromes 222
 comportementaux 231
 syrinx 457
 système immunitaire 481
 Szathmary 428, 431, 439

T

taille
 de son cerveau 524
 du groupe 499
 efficace 506
 minimale de la population viable 508
 optimale de groupe 161, 379, 388
 taux
 d'acquisition d'énergie 131
 potentiel de reproduction 246, 299
 Taylor 418
 Tella 513
 Temple 518

temps 59, 173, 174, 199, 224, 476
 d'exploitation des parcelles 150
 de manipulation 132
 de non-réceptivité 246
 de transit 138
 territoire 396
 de parade 394
 de reproduction 394
 théorème de la valeur marginale 137, 140
 théorie 52
 des bons gènes 515
 des jeux 60, 129, 148, 441, 472
 évolutive des jeux 149
 Théry 465
 Thorndike 11, 18
 Thornhill 324, 533
 Thorpe 16
 Tinbergen 15, 16, 24, 25, 73, 438
 Tit-For-Tat 423
 toxoplasmose 488
 tractus génitaux 102, 280, 282
 tragédie des communs 428
 transfert d'information 443
 transition majeure en évolution 428
 transmission 486, 544
 culturelle 46, 523, 524, 528, 549
 des signaux 456
 horizontale 46, 485
 verticale 46, 486
 Travis 211
 Treherne 377
 tricherie 375, 378, 411, 428, 436, 441, 471, 478
 Trivers 21, 22, 249, 299, 327, 343, 345, 437, 513
 tromperie 449, 471
 tropismes 5, 205, 222
 troupeau égoïste 151, 376
 Trumbo 311
 Turner 412

U

ultraviolet 445, 460, 464, 465
 unité
 de sélection 40
 réelle 33
 sociale 430

V

Vahed 258
 valeur
 d'utilité 58
 inclusive 417
 marginale 340
 sélective 38, 63, 417, 432
 inclusive 437
 Valone 186, 385
 variabilité 145, 188, 204
 de l'environnement 190, 346
 environnementale 173, 189
 variance
 additive 33
 environnementale 33
 génétique 33
 phénotypique 33, 35
 variations
 d'allocation 341, 351
 conditionnelles 360
 de l'environnement 360
 de structure sociale 350
 Veiga 311
 viabilité 421, 428, 436, 506, 540
 des populations 507
 vie en groupe 163, 367, 499, 500
 vigilance 371, 372
 viscosité 418
 voie
 parasociale 365, 403
 quasi sociale 367
 volvocales 429
 von Frisch 17
 von Neumann 62

W

Wade 250
 Wagner 317, 383, 384, 389, 390, 393, 401
 Wald 499
 Wallace XIX, 236, 288
 Walsh 383
 Ward 377
 Watson 11
 Waxweiler 11
 Wedekind 532, 533
 Weeks 478
 Weissmann 10
 West 347, 360

Westneat 326
White 286
Whitman 14
Wielgus 510
Wiens 178
Wiley 496, 497
Willard 343, 345, 513
Williams 23, 33, 239
Wilson 20, 25, 423, 437, 439, 541

Wittenberger 190, 383
Wood-Gush 71
Wright 21, 319
Würth 482
Wynne Edwards 43, 438

Y

Yanega 411

Ydenberg 375

Z

Zahavi 238, 268, 377, 388, 416,
440
zoo 509
Zuk 271

Index des espèces

A

- abeille 6, 17, 69, 244, 348, 356, 358, 380, 409, 411, 429, 432, 435, 466, 478
à miel 413, 420, 427, 431
domestique 320
halicte 353
acanthocéphales 485, 487, 488, 489, 490
Acanthocéphalus dirus 488
acariens 355
Acarophenax tribolii 355
accenteur mouchet 242, 280
Accipiter gentilis 371, 373
Acracea 486
Acrocephalus
 scirpaceus 494
 sechellensis 216, 410, 413, 414
Acyrtosiphon pisum 220
Aegidens curviceps 155
Aegithalos caudatus 426
Aepyceros melampus 409
Aequidens curviceps 156
Agelaius phoeniceus 66
Agelenopsis aperta 70
agrion 316
aigrette 329
 bleue 270
Ailuropoda melanoleuca 509
albatros 397
Alca torda 317
Alectura lathamii 301
algues 280
Amazona vittata 509
amazone de Porto Rico 509
amibe 408, 413
amphibiens 212, 259, 310, 322, 516
amphipodes 255, 485, 487, 488, 489
Anas
 boschas 235
 platyrhynchos 235, 324
Anatidae 493
anatidés 14, 15
Anaxipha 289
ani à bec cannelé 415, 417
Anodonta 492
Anolis 465
 sp. 212
anoure pelobate de Hammond 109
Anser
 anser 516
 erythropus 517
antilopes 478
Antilocapra americana 245
Anurogryllus celerenictus 270
Aphelocoma
 c. coerulescens 415, 417
 coerulescens 216
aphidiens 435
Aphis fabae 210
Apini 434
Apis mellifera 320, 409, 413, 427, 429
 capensis 432
 scutellata 432
Apocephalus paraponerae 446
Apogon notatus 249
Aptenodytes
 forsteri 124
 patagonica 124
 patagonicus 460
Apus apus 319
araignée 70, 220, 245, 258, 466, 467
 d'eau 376
 d'eau marine 377
 orbitèle 484
araignée-crabe 452, 454, 466, 467
Ardea 389

- ardéidés 329
Armadillidium vulgare 486
Artemia salina 160
arthropodes 457
ascidie coloniale marine 425
Aspidontus taeniatus 482, 483
Athene noctua 372, 373
Augochlorella striata 353
Australopithecus afarensis 526
Austroplatypus incompertus 411
autour des palombes 371, 373
avocette d'Europe 469

B

- babouin 124, 302, 345
 hamadryas 509
 olive 361
bactéries 357, 479, 486, 544
 solitaires 397
baleines 524
Bathyerigidae 435
bathyerigidae 411
batraciens 338
Bebrornis sechellensis 347
bécasseau violet 372, 374
bétail 360
Betta splendens 245, 287, 446, 447
blatte 244
blennie 482
bœufs domestiques 479
Bombini 434
Bombus spp. 147
botrylles 280
Botryllus 280
 schlosseri 425
bourdons 147
bouvrière 275, 492
bovins domestiques 478
Brachydanio rerio 160
braconidés 346

bruant
 chanteur 21, 95, 97, 121
 hudsonien 97
 lapon 121
Bucephala clangula 318
Bufagus erythrorhynchus 478
Bufo bufo 451
Buphagus spp. 478
 busard cendré 328
 buse
 des Galápagos 309
 variable 377
Buteo
 buteo 377
 galapagoensis 309

C

Caecidotea intermedius 488
 caille japonaise 286, 288
Calcarius lapponicus 121
Calidris maritima 372
Callithrix jacchus 96
Calopteryx
 maculata 277, 278
 spendens xanthosthoma 316
 campagnol 209, 210, 444
 à flanc gris 224
 grisâtre 114
 roussâtre 407
Campylorhynchus nuchalis 415, 416
 canard 17
 colvert 235, 324
 canaris 329
Canis lupus 151
 capucins damiers 166
Carcinus maenas 134
 carouge
 à épaulette 66
 à tête jaune 190
Carpodacus mexicanus 254
Catharacta skua 315
Centrocerus urophasianus 270
 céphalopodes 524
Cercopithecus 317
 aethiops 452
 cerf 339, 344, 345
 élaphe 345
 cervidés 316
Cervus elaphus 345
 cestodes 77
 cétacés 75
 chaetodontidés 312
Chaoborus 38
 flavicans 38
 charadriiformes 308
Charadrius morinellus 309
 charançon 346, 347
 chardon 220
 chat 12, 13, 488, 523
 domestique 220
 chauves-souris 445
 hypsognathes 457
 vampires 424
 chevalier combattant 305
 chevreuil 345
 chien 5, 523
 chimpanzés 13, 302
Choristoneura
 fumiferana 224
 rosaceana 68
 chouette
 d'Athéna 372, 373
 effraie 175
Chrysococcyx caprius 496
 cichlidés 155, 156
 ciconiiformes 313
 cigale 376
 cigognes 53, 54
Circus pygargus 328
 cladocère 38
Clethrionomys
 glareolus 407
 rufocanus 114, 224
 cloportes 486
Cnemidophorus 106, 107
 uniparens 107
Colcondamyia auditrix 446
 coléoptères 210, 223, 256, 310, 457
 nécrophages 310
 colibri 453
 collembole 219
Columba palumbus 373
 combattant 245
 condor 516
 californien 509
Connochaetes taurinus 175
 copépodes 258

coq
 bankiva 272
 de roche orange 245, 465
Corcorax melanorhamphos 415, 416, 421
 corvidés 15
Corvoidea 435
Corvus corax 381
Corynosoma constrictum 487
Coturnix japonica 286
 coucou 497
 didric 496, 497
 gris 27, 493, 494, 497
 crabes 134
 crapaud 450
 grand 451
 cratérope écaillé 416, 428
 crave à bec rouge 372, 373, 374
 crécerelle d'Amérique 113, 124
Crepis sancta 220
 crevette 411, 435, 457
 criquet 71, 267, 270, 289, 445
 hawaïen 290
 crocodiles 358
Crocota crocuta 151
Crotophaga sulcirostris 415, 417
 crustacés 21, 310, 411, 486
 cirripèdes 8
 isopodes 481
Cryptomys
 damarensis 419
 hottentotus hottentotus 420
Cuculidae 493
Cuculus canorus 27, 493, 494
Cyrtodiopsis whitei 450
Cyrtodiopsis dalmanni 257

D

daim 286, 345
Dama dama 286
Daphnia
 cucullata 37, 38
 magna 154
 sp. 213
 daphnie 37, 38, 154, 213
 dauphin 76, 524
Desmondus rotundus 424
Diacamma cyaneiventre 212
 diamant mandarin 319

dicranocère 245
Dictyostelium discoideum 407, 408, 413
 digènes 77
 dik-dik 312
Dinoponera quadriceps 431, 432
 diptères 357
 hématophages 499
Drosophila 291
 heteroneura 291
 melanogaster 69, 85, 223, 279, 284
 silvestris 291
 drosophile 22, 85, 223, 283, 290
 dryade à queue fourchue 453

E

Ectopistes migratorius 508
 écureuils terrestres 114
 de Belding 425
Egretta 389
Elacatinus 479
 éléphant de mer 245, 252, 305, 363, 369
Emys orbicularis 102
 épaulards 161
Epicauta 289
 épilobe 530
Epilobium angustifolium 530
 épinoche 154, 155, 212, 244, 449
 à trois épines 267
Erythrocebus patas 317
 espèce humaine 76, 477, 523
Estrildidae 493
 étourneau 28, 149, 167, 409, 483
 sansonnet 118, 137, 459
 être humain 503, 543
Eublepharis macularis 106
Euphasipteryx ochracea 445
Exoneura bicolor 356

F

faisan 14, 305
Falco
 punctatus 509
 sparverius 113, 124
 tinnunculus 377, 444
 familiarité 425

faucou
 crécerelle 377, 444
 crécerelle de Maurice 509
 fauvettes à tête noire 222
Ficedula albicollis 193, 194, 207, 344
Ficedula hypoleuca 120, 121
 flamant rose 315, 320
Florida caerulea 270
Forficula auricularia 253
 forficule européenne 253
Formica exsecta 353, 359
Formicidae 434
 fourmis 20, 27, 212, 348, 350, 351, 353, 356, 359, 397, 411, 413, 427, 431, 446, 491, 524
 de feu 212, 354, 359
 esclavagistes 491
 inquilines 491
 légionnaires 356
 fous 329
Fratercula arctica 369
Fringilla coelebs 276

G

Gallus
 domesticus 245, 280
 gallus 272
Gambusia holbrooki 245
 gambusie 245
 gammares 28, 29
Gammarus 28
 insensibilis 488
 lacustris 487
 pulex 485, 489
 garrot à œil d'or 318
 gastéropodes pulmonés 301
Gasterosteus aculeatus 154, 155, 267, 449
Gazella thomsoni 375
 gazelle
 de Thompson 375
 gazelle dik-dik 175
 geai
 des arbustes 216
 des buissons 415, 435
 des buissons de Floride 417
 du Nouveau-Monde 435
 gecko léopard 106

gerbilles de Mongolie 321
 gibbons 457
 girafe 8
 gnou 175
 gobe-mouches 183
 à collier 193, 194, 207, 344
 noir 120, 121
 gobies nettoyeurs 479
 gobiidés 479
 goéland argenté 175
 grand labbe 315
 grands corbeaux 381
 grands cormorans 191
 grèbe huppé 14
 grenouilles 290, 293, 294
 tungara 445
 grillon 210, 222
 grimpeaux australiens 435
 grue blanche américaine 509, 516
Grus americana 509
Gryllus
 firmus 222
 integer 71, 267, 445
 guacharo des cavernes 455
 guêpe 339, 346, 348, 353, 411, 431
 des figuiers 355
 fouisseuse 320
 parasitoïde 346, 347, 355, 357, 484
 poliste 359, 363, 430
 solitaire 338
 guppy 270, 274, 286, 287, 376, 464, 527
Gymnogyps californianus 509
Gyps fulvus 197, 517

H

Haematopus ostralegus 180, 199
Halobates robustus 375
 helminthes 77, 487
Helogale parvula 433, 434
Hemigymnus melapterus 481
Hemilepistus reaumuri 216
 hémiptères 411
 héron 329, 388
Herotilapia multispinosa 155
Heterocephalus glaber 96, 419
Heterospilis prosopoidis 346
 hippocampe 212

hippopotame 479
 hirondelle 265
 à front blanc 369, 370, 372,
 379, 452, 492
 à front blanc américaine 371
 bicolore 65
 de rivage 265, 371
 noire 389
 rustique 53, 66, 264, 265, 329,
 371, 372, 373, 389, 530, 531

Hirundo

pyrrhonota 369, 370, 371, 372,
 379, 452, 492
 rustica 53, 264, 265, 329, 371,
 373, 389, 530, 531

homme 478

hûtrier-pie 180, 181, 199

humain 25

Hyaella azteca 487

hyènes tachetées 151

Hyla 293, 294

chrysoscelis 294

versicolor 294

Hymenopimecis sp. 484

hyménoptères 346, 349, 420, 421,
 435

 sociaux 350

I

Icteridae 493

Iguana iguana 216

iguanes verts 216

impala 409, 479

indicateur 477, 478

Indicator

indicator 452, 477

variegatus 452

Indicatoridae 493

insectes 21, 338

invertébrés 358

isopode 216, 486, 488

isoptères 411, 434, 435

Ixodes uriae 111

J

jacana 308

Jacana spinosa 308

junco

 ardoisé 121, 373

 aux yeux jaunes 147

Junco

hyemalis 121, 373

phaenotus 147

K

kakapo 346, 511, 512, 519

L

labre méditerranéen 481

labridés 479

Labroides dimidiatus 302, 481, 482,
 483

Lacerta vivipara 111, 115, 211,
 212, 217, 219

langouste 457

laridés 320

Lariophagus distinguendus 346

Larus

argentatus 175

novaehollandie scopulinus 259

ridibundus 73

Latrodectus revivensis 220

Lepidochelys olivacea 124

lépidoptère 68, 71, 357

Leptodora 38

kindtii 38

Leptopilina heterotoma 70

Leptothorax acervorum 359

levures 280

lézard 212, 219, 221, 223, 338, 465

 de Californie 108

 des arbres 107

 iguanidé 218

 vivipare 111, 115, 211, 212,
 217, 219, 220, 224

libellules 255

Linyphia litigiosa 245

lions 9, 27, 151, 162, 355, 530

 africains 304

 de mer de Californie 369

Lonchura punctulata 166

loups 151

lucioles 450

Luscinia megarhynchos 446

M

Macaca fascicularis 102, 103

macaque 223, 345

 crabier 102, 103

macareux moine 369, 397

Maculinea 491, 492

Madoqua kirki 312

malaria 528, 532

mammifères 21, 212, 310, 331,
 338, 343, 356, 358, 516, 530,
 540

 mellivores 477

manchot

 Adélie 120

 empereur 124

 royal 124, 460

mangouste 434

 naine 433, 434

mante religieuse 27, 259

marmotte 175

marmouset 96

martinets 319

mégapodes 301

Melanerpes formicivorus 410

Mellivora capensis 452, 477

Melospiza melodia 21, 95, 97, 121

Melospiza melodia 213

Mentha spicata 467

menthe 467

Meriones unguiculatus 321

merle noir 272, 459

mésange 49, 210

 à longue queue 426

 à tête noire 49, 131, 147, 394,
 395, 403

 à tête noire américaine 315

 bleue 315, 466, 483

 boréale 115, 315

 charbonnière 135, 142, 220,
 329, 430, 446

 de Gambel 94

microorganisme 407

Microphallus papillorobustus 488

Microtus 114

agrestis 444

pennsylvanicus 209

Mimus polyglottos 113
Mirounga
 angustirostris 245, 252, 305
 leonina 369
Misumena 254
 vatia 254, 452, 454, 467
Misumenoides 254
moineau
 chanteur 213
 domestique 117, 311, 324, 377, 380, 452
mollusques opisthobranches 310
Molothrus ater 119, 245
Molothrus bonariensis 496
Moniliformis
 moniformis 489
 moniliformis 490
moqueur polyglotte 113
mouche 129, 169, 245, 357, 446, 530
 à yeux pédonculés 257
 coprophage 284
 du vinaigre 69, 290
 parasitoïde 445
mouette
 argentée 299
 rieuse 73
 tridactyle 73, 176, 183, 184, 191, 193, 280, 314, 321, 369
mouflon 345
moules 134, 492
moustiques 357
musaraigne 75
 commune 146
Myocastor coypu 358
Myrmica 491
Mytilus edulis 134
myxobactéries 397, 435
Myxococcus xanthus 435

N

nandou 316
Nasonia vitripennis 357
Nauphoeta cinerea 244
Nephila clavipens 466
Nezara viridula 256

Nicrophorus defodiens 310

O

Oceanites oceanicus 329
Ochotona princeps 214
odonate 278
oie
 cendrée 516, 517
 naine 517
oiseaux 21, 184, 310, 338, 344, 347, 348, 356, 358, 360, 530, 540
 à berceaux 435
 indicateurs 452
 monogames 324
oiseaux-lyres 435
Onchorhynchus mykiss 67
Onchrhynchus masou macrotomus 72
ongulés 308, 343
Onthophagus taurus 323
Onychiurus armatus 219
Operophtera brumata 250
opisthobranches 301
orang-outan 457
Orcinus orca 161
Ormosia coccinea 452, 453
Otus kennicottii 115, 224
ouistiti 309
ours brun 510, 511, 519
oursins 511
outardes canepetières 306

P

Padogobius martensi 245
Pan troglodytes 302
panda géant 509
Panthera leo 151, 304, 530
papillons 213, 250, 357, 457, 486, 491, 492
 monarques 222
Papio
 anubis 124
 cynocephalus 361
 cynocephalus hamadryas 509
 ursinus 302
Paraponera clavata 446
parasitoïde 70

paruline
 flamboyante 124
 orangée 190
Parus atricapillus 147, 315
Parus
 caeruleus 315, 466, 483
 gambeli 94
 major 135, 142, 220, 329, 446
 montanus 115, 315
Passer domesticus 117, 311, 324, 377, 380, 452
passereaux 311, 329, 413, 464
patineurs marins 375
perce-oreille 253
Perdix perdix 257
perdreix grise 257
Perognathus goldmani 73
Peromyscus leucopus 213
perroquet 346, 511
petit duc des montagnes 115, 224
petit pingouin 317, 390, 391, 393
pétrel 397
 de Wilson 329
Phalacrocorax carbo 191
phalarope à cou rouge 309
Phalaropus lobatus 309
Pheidole desertorum 354, 359
Philanthus triangulum 320
Phoca vitulina 371, 372, 373, 376
Phoenixopterus ruber roseus 315, 320
phoque veau marin 371, 372, 373, 376
Photinus 450, 451
Photuris 450
Phylloscopus 464
Physalaemus
 coloradum 273
 pustulosus 273, 445
Physiphora demandata 245
pica 214
Picoides pubescens 143, 144
pics 144
 à glands 410
 mineurs 143
pigeon 12, 14, 17, 25, 371
 ramier 371, 373
pinson
 de Darwin 290
 des arbres 276

pique-bœufs 478
 à bec rouge 478
Pisaura mirabilis 258
Pitcairnia geyskessi 453
 plantes 530
 platys 273
Plesiometra argyra 484
 plocéidés 73
Plocus cucullatus 496
 pluvier guignard 309
Podiceps cristatus 14
Poecile atricapillus 49, 131, 394
Poecilia
 latipinna 245
 reticulata 270, 376, 464, 527
 poissons 21, 108, 122, 245, 259,
 310, 358, 375, 516, 530, 540
 cardinal 249
 cichlidés 492
 combattant 287, 446, 447
 nettoyeur 302
 zèbre 160
 poisson-chat 492
Polistes 430
 dominulus 359
Polymorphus
 marilis 487
 paradoxus 487
Polymorphus minutus 485, 489
Pomphorhynchus laevis 485
 porc 102, 345, 523
Porichthys notatus 108, 122
 poule domestique 245, 280
 primates 302, 312, 324, 344, 345,
 356, 523, 525
Progne subis 389
Protonotaria citrea 190
 protozoaires 5, 21, 280, 488
Prunella modularis 242, 280
Pseudolabrus celidotus 259
 pteromalidés 346
 puceron 210, 220, 224
 punaises 31, 256
Pygoscelis adeliae 120
Pyrrhocorax pyrrhocorax 372

R

ragondin 358
Rana catesbeiana 259

rapaces 320, 329
 rat 12, 25, 523
 surmulot 488
 ratel 452, 477
 rat-taupe 411, 431
 commun 420
 de Damaraland 419
 glabre 419, 426
 nu 96
Rattus norvegicus 488
Recurvirostra avosetta 469
 reptiles 21, 310, 322, 358, 516
Rhea americana 316
Rhesus sp. 223
 rhinocéros 479
Rhodeus 492
 sericeus 275
Rhynchotragus kirkii 175
Riparia riparia 265, 371
Rissa tridactyla 73, 176, 280, 314,
 321, 369
 rongeurs 357, 488
 roselin familial 254
 rossignol 446
 rotifères 21
 rousserolle
 des Seychelles 216, 347, 348,
 356, 410, 413, 414, 426, 430
 effarvatte 494
Rupicola rupicola 245, 465

S

Saguinus fuscicollis 309
Salmo salar 515
Sardinops sagax 375
Sarotherodon melanothron 122
 saumon 72, 515
 sauterelle 210, 457, 530
Scaphiopus hammondi 109
 scarabée 323, 411
Scatophaga stercoraria 129, 169,
 245, 284
 schistosomes 532
 schistosomie 528
 scorpion 258, 530
Senecio jacobea 466, 467
 séneçon 466, 467

Serinus canaria 329
 serpent jarretièrre 70
Setophaga ruticilla 124
 singe
 hurleur 457
 patas 317
 vervet 452
 socialité 425
Solenopsis invicta 212, 354, 359,
 413
Sorex araneus 146
 souris 12, 90, 532, 536, 542
 à pattes blanches 213
Spermophilus beldingi 114
Spizella arborea 97
Spodoptera exigua 71
Stator limbatus 256
Steatornis caripensis 455
Stegastes dorsopunicans 481
Sterna
 hirundo 259
 paradisea 377
 sterne 397
 arctique 377
 pierregarin 259
Streptopelia
 decaocta 372
 risoria 95, 121
Strigops habroptilus 346, 511, 512
Sturnus vulgaris 118, 137, 167, 409,
 459, 483
 sulidés 329
Suricata suricatta 433, 434
 suricate 433, 434
Sus scrofa 102
Symphodus melanocercus 481
Synalpheus 411, 435
Synodontis multipunctatus 492

T

Tachycineta bicolor 65
Taeniopygia punctata 319
 talegalle de Latham 301
 tamarin 309
 tamia 140
 rayé 129, 141
Tamias striatus 129, 141
Tenebrio molitor 135

ténébrion 135
Tetraopes tetraophthalmus 223
 tétras des armoises 270
Tetrax tetrax 306
Thalurania furcata 453
Thamnophis elegans 70
Thomisus onustus 452, 466, 467
 thysanoptères 411, 435
 tigres 302
 tilapia lagunaire 122
 tinamous 305
 tiques 111, 478
 tisserin 73, 74, 497
 gendarme 496
Tito alba 175
 tordeuse du bourgeon de l'épinette
 224
 tortue 358
 aquatique 102
 olivâtre 124
 tourterelle 95, 121
 turque 372, 374
 voyageuse 508

tousseur à ailes blanches 415, 416,
 421
Toxoplasma gondii 488
Trachops cirrhosus 445
 trématodes 77, 487, 488
Trirhabda virgata 210
 troglodyte
 à dos rayé 415, 416
 du Nouveau-Monde 435
 mignon 316, 460
Troglodytes troglodytes 316, 460
 truie 67
 tuniciers 280
Turdoides squamiceps 416, 428
Turdus merula 272, 459

U

Unio 492
Urosaurus ornatus 107
Ursus arctos 510, 511
Uta stansburiana 108, 218, 219,
 220, 221, 223

V

vacher
 à tête brune 119, 245
 luisant 496
 vautour fauve 197, 517
 virus 544
 volaille 360

W

Wolbachia 357, 486

X

Xanthocephalus xanthocephalus 190
Xiphophorus 273
 helleri 273
 maculatus 274
 pygmaeus 268
 variatus 274

Z

Zalophus californianus 369

Étienne Danchin
Luc-Alain Giraldeau
Frank Cézilly



ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

Rédigé par les meilleurs spécialistes, sous la direction de Étienne Danchin, Luc-Alain Giraldeau et Frank Cézilly, ce livre s'adresse aux étudiants en Master de Sciences de la Vie, ainsi qu'aux candidats aux concours de l'enseignement, CAPES et agrégation de Sciences de la Vie et de la Terre.

L'écologie comportementale est née de la nécessité de bien comprendre la façon dont fonctionne l'évolution pour produire l'incroyable diversité des formes du vivant.

Cet ouvrage présente d'abord l'écologie comportementale dans son histoire, ses concepts et ses méthodes. Il est ensuite organisé autour des grandes décisions que l'individu doit prendre au cours de sa vie : choisir un habitat de vie pour exploiter les ressources, choisir un partenaire, s'apparier, vivre en groupe ou isolément, coopérer, se défendre, communiquer... Il traite enfin des applications et des implications de l'écologie comportementale pour les activités humaines. Ce cours est la référence pour l'écologie comportementale. Il est illustré de nombreuses figures, et propose à chaque chapitre des questions de réflexion.

L'ouvrage offre aussi :

- le premier glossaire bilingue d'écologie comportementale jamais paru en français, riche de 260 entrées ;
- un index très complet permettant d'aller rapidement à l'essentiel ;
- une bibliographie exceptionnelle de 2 000 références.

ÉTIENNE DANCHIN
est directeur de
recherches au CNRS.

LUC-ALAIN GIRALDEAU
est professeur à
l'Université du Québec à
Montréal.

FRANK CÉZILLY
est professeur à
l'Université de
Bourgogne.



6435200

ISBN 978-2-10-005499-2



www.dunod.com

