

# CHAPITRE 54

## Biologie comportementale

### Aperçu du chapitre

- 54.1 Histoire naturelle du comportement
- 54.2 Cellules nerveuses, neuromédiateurs, hormones et comportement
- 54.3 Génétique comportementale
- 54.4 Apprentissage
- 54.5 Développement du comportement
- 54.6 Cognition animale
- 54.7 Orientation et comportement migratoire
- 54.8 Communication animale
- 54.9 Écologie comportementale
- 54.10 Stratégies de reproduction et de la sélection sexuelle
- 54.11 Altruisme
- 54.12 Évolution de la vie en groupe et sociétés animales



### Introduction

L'étude du comportement est au centre de nombreuses disciplines de la biologie. L'observation du comportement fournit des renseignements importants sur le fonctionnement du cerveau et du système nerveux, les influences des gènes et de l'environnement, quand et comment les animaux se reproduisent et comment ils s'adaptent à leur environnement. Le comportement est façonné par la sélection naturelle et est contrôlé par des mécanismes internes impliquant des gènes, des hormones, des neuromédiateurs et des circuits neuronaux. Dans ce chapitre, nous explorons la façon dont la biologie du comportement intègre les approches de plusieurs branches de la science biologique afin de fournir une compréhension détaillée des mécanismes qui expliquent le comportement et son évolution.

## 54.1 L'histoire naturelle du comportement

### Objectifs

1. Comparer la causalité proximale et ultime du comportement.
2. Expliquer la théorie de l'instinct.
3. Décrire les facteurs physiologiques qui pourraient être à la base des comportements innés.

Observer le comportement des animaux et tirer des conclusions de ce que l'on voit est à la fois simple et complexe. Le comportement est ce qu'un animal fait. C'est la façon la plus immédiate qu'il a de répondre de manière adaptée à son milieu, en détectant des stimulus environnementaux et des sensations comme les odeurs, les sons ou des signaux visuels associés à de la nourriture, des prédateurs ou des congénères. Le comportement concerne aussi la pensée et la cognition, le suivi de l'environnement social d'un individu et la décision de coopérer ou non et de poser un acte altruiste. Le comportement permet aux animaux de survivre et de se reproduire ; il est donc essentiel pour le processus évolutif. Les travaux des biologistes du comportement ont fourni des informations importantes sur celui des animaux, ainsi que sur la signification profonde du comportement humain.

### L'analyse du comportement des mécanismes et son origine évolutive

Pourquoi un animal se comporte-t-il de façon particulière ? Considérez le chant d'un oiseau. Nous pourrions nous demander comment il vocalise ou déterminer le moment de l'année où il chante le plus souvent. Nous pourrions également nous interroger sur la raison d'être du chant ; pourquoi chante-t-il ? La réponse à la question comment les oiseaux chantent-ils se réfère à des facteurs internes comme les hormones, les cellules nerveuses et d'autres processus physiologiques. Ces questions concernent la causalité immédiate : les mécanismes permettant un comportement déterminé. Pour les comprendre, nous pouvons mesurer les taux d'hormones ou étudier le développement des régions du cerveau et des circuits neuronaux associés au chant. Par exemple, un oiseau mâle peut chanter pendant la saison de reproduction en raison d'une augmentation du taux d'un stéroïde sexuel comme la testostérone, qui se lie à des récepteurs dans le cerveau et déclenche le chant. En outre, les connexions neuronales entre le cerveau et le syrinx (l'organe vocal des oiseaux) doivent se développer afin de permettre la production des sons. Ces explications décrivent la cause immédiate du chant des oiseaux.

S'interroger sur la raison d'être d'un comportement (une fois de plus, le chant des oiseaux), c'est essayer de comprendre pourquoi l'évolution l'a sélectionné. À cet effet, nous déterminons comment il a pu influencer la survie ou le succès de la reproduction. Un oiseau mâle chante pour défendre un territoire contre d'autres mâles et attirer une femelle avec qui il pourra se reproduire. Telle est l'explication ultime, basée sur l'évolution, pour la vocalisation du mâle. Maintenant nous pouvons comprendre sa causalité ultime, c'est-à-dire sa valeur adaptative. Souvent, les chercheurs étudient le comportement des deux points de vue pour apprécier pleinement ses mécanismes et sa fonction écologique, et donc son rôle dans l'évolution. Le comportement peut être analysé à quatre niveaux : (1) la physiologie (comment il est influencé par les hormones, les cellules nerveuses et d'autres facteurs internes), (2) l'ontogénie (comment il se développe chez un individu), (3) la phylogénie (son origine dans des groupes d'espèces apparentées) et (4) la signification adaptative (son rôle dans la survie et l'adaptation au milieu). Nous commencerons par retracer l'histoire de l'étude des mécanismes du comportement en nous concentrant sur les travaux des éthologues, des biologistes qui ont commencé à étudier le comportement au tournant du 20<sup>e</sup> siècle.

### L'éthologie privilégie l'étude de l'instinct et de ses origines

L'éthologie est l'étude de l'histoire naturelle du comportement, en mettant l'accent sur les comportements qui forment les instincts d'un animal ou les comportements programmés. Les éthologues ont constaté que les individus d'une espèce donnée se comportaient de manière stéréotypée, montrant le même mode de comportement en réponse à un stimulus particulier. Parce que leur comportement ressemblait à des réflexes, ils l'ont considéré comme étant instinctif ou inné. On a pensé que les comportements étaient programmés par le système nerveux, qui lui-même avait été façonné par des gènes, et que les réactions ne dépendaient pas d'expérience antérieure. Les éthologues ont basé leur modèle de comportement instinctif sur des observations et des expériences portant sur des comportements simples comme la récupération d'un œuf par une oie. Si elle constate qu'un des œufs qu'elle était en train de couvrir est sorti du nid, elle le ramène en le faisant rouler sous son bec par un mouvement du cou (figure 54.1). Même si l'œuf est enlevé durant la récupération, l'oie termine la suite d'actions entreprises, comme si elle obéissait à un programme stéréotypé activé à la vue de l'œuf hors du nid.

Cet exemple est typique de la théorie de l'instinct et illustre la façon dont les éthologues ont conceptualisé les mécanismes du comportement. La récupération de l'œuf est déclenchée par un *stimulus clé* (parfois appelé *stimulus signal*), en l'occurrence, l'œuf hors du nid. Les premiers éthologues ont pensé que le système nerveux régulait le comportement par l'intermédiaire d'un *mécanisme inné de libération*, un circuit



**Figure 54.1** Une réponse innée chez l'oie, le roulement de l'œuf. La série de mouvements utilisés par une oie pour ramener un œuf se déroule selon un schéma immuable. Une fois qu'elle a reçu le stimulus (dans ce cas, la vue de l'œuf hors du nid), l'oie exécute l'entièreté d'une série de mouvements : elle étend son cou vers l'œuf, se lève et ramène l'œuf dans le nid en le faisant rouler avec son bec par un mouvement latéral du cou.

de neurones impliqué dans la perception du stimulus clé et le déclenchement d'un programme moteur, le *mode d'action fixe*, dans ce cas l'acte de ramener l'œuf dans le nid. Selon les éthologues, le stimulus clé est un signal de l'environnement déclencheur d'événements nerveux responsables du comportement. Le mécanisme inné de libération implique l'appareil sensoriel qui détecte le signal et le circuit neural contrôlant les muscles qui appliquent le mode d'action fixé.

### Synthèse 54.1

La causalité proximale du comportement implique des mécanismes qui suscitent directement une action ; la causalité ultime se rapporte à la valeur adaptative du comportement. L'éthologie est l'étude de la nature du comportement, en insistant sur la notion d'instinct et la régulation du comportement par des facteurs internes tels que les gènes, des cellules nerveuses et des hormones. Les éthologues s'intéressent également aux origines évolutives du comportement.

- Pourquoi est-il important de comprendre la phylogénie (origines évolutives) de comportement ?

## 54.2 Cellules nerveuses, neuromédiateurs, hormones et comportement

### Objectifs

1. Relier la structure des circuits neuraux à leur fonction.
2. Décrire le rôle des hormones et des neuromédiateurs dans le comportement.

Les premiers éthologues connaissaient peu la neurobiologie, mais ils soupçonnaient que des éléments du système nerveux (le mécanisme inné de libération) contrôlaient le comportement. Aujourd'hui, les neuro-éthologues, les chercheurs qui étudient la neurobiologie du comportement, peuvent décrire en détail comment l'information venant de l'environnement est traitée par les cellules sensorielles et comment l'influx nerveux est transmis à d'autres neurones et aux muscles pour boucler les circuits neuronaux qui régulent des comportements importants pour la survie. Un comportement reflète l'organisation du système nerveux périphérique et central, et son étude peut nous aider à comprendre comment les neurones fonctionnent individuellement ou en combinaison dans des circuits neuronaux (voir les chapitres 43 et 44).

Les comportements qui requièrent une réaction rapide, comme la capture d'une proie ou la fuite pour échapper à un prédateur, font appel à des mécanismes neuronaux adaptés à de telles actions. Certains papillons de nuit ont un organe sensoriel de type auditif équipé de neurones sensoriels capables de détecter les cris ultrasoniques des chauves-souris, première condition pour échapper à la prédation. Des cellules spécialisées dans la rétine de la grenouille détectent des objets mobiles comme des insectes, ce qui déclenche l'extension de la langue



**Figure 54.2** Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

L'IRM révèle l'activité neuronale dans des régions spécifiques du cerveau. Dans le cas présent, la vue d'images de nourriture déclenche une activité dans une partie du cerveau appelée noyau accumbens.

en une fraction de seconde et la capture de la proie. De même, les mâchoires d'une fourmi prédatrice se referment brusquement lorsqu'une proie a stimulé des poils sensoriels situés entre les mandibules. Les réactions rapides aux prédateurs ou aux proies impliquent souvent des axones nerveux de large diamètre capables de transmettre les impulsions rapidement vers les muscles. Dans l'exemple des fourmis pourvues de « mâchoires piège », les axones épais du neurone moteur mandibulaire, le neurone le plus rapide connu, transmet un influx nerveux qui ferme les mâchoires en 33 millisecondes. Les circuits neuraux qui permettent des réponses rapides ne comportent souvent que quelques neurones sensoriels et moteurs avec les cellules nerveuses assurant leurs connexions.

Les biologistes du comportement étudient les relations entre des hormones et des comportements afin de comprendre les mécanismes endocriniens qui sont à la base de la reproduction, des soins parentaux de l'agressivité et du stress (voir chapitre 45). C'est ainsi qu'ils ont décrit les effets des stéroïdes sexuels, les œstrogènes et la testostérone, sur le comportement. Par exemple, la testostérone chez le mâle, régule le comportement territorial et la parade nuptiale, tandis que les œstrogènes chez la femelle contrôlent son comportement d'accouplement. Les glucocorticoïdes sont impliqués dans le stress.

Les neuroscientifiques peuvent doser les neuromédiateurs, comme la sérotonine et la dopamine dans le système nerveux ou le sang, et associer ces produits chimiques au comportement (voir chapitre 43). Ils sont libérés par les cellules nerveuses et peuvent modifier l'activité des différentes régions du cerveau. On a montré que la sérotonine avait une influence sur l'agression dans une variété considérable d'animaux, notamment les homards, les souris et les humains. Les chercheurs peuvent injecter un neuromédiateur ou changer pharmacologiquement son niveau dans le cerveau afin d'examiner comment il influence le comportement.

Les techniques de la neuroéthologie comprennent l'identification et la cartographie des neurones individuels, de leurs dendrites et des connexions à d'autres neurones, et comment leurs impulsions et des agents neurochimiques régulent les comportements. Aujourd'hui, les techniques comme l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) produisent des données intéressantes sur les fonctions spécialisées de différentes régions du cerveau humain. Un exemple frappant concerne la façon dont le cerveau réagit à des images d'aliments (figure 54.2). Contrairement aux attentes, la réponse du cerveau ne se produit pas dans le cortex visuel, la région associée à la reconnaissance d'objets, mais dans un circuit dans le noyau accumbens du cerveau antérieur, généralement impliqué dans la récompense et le plaisir.

## Synthèse 54.2

Les comportements instinctifs semblent impliquer des circuits nerveux programmés et probablement contrôlés génétiquement. La recherche en neuroéthologie soutient le concept de comportement instinctif en décrivant l'organisation des circuits neuronaux qui le régissent. Des signaux chimiques fournis par des hormones et des neuromédiateurs comme la sérotonine et la dopamine conditionnent certains comportements.

- Si on injecte de la testostérone à un oiseau mâle deux semaines avant le printemps, saison où il commence normalement à chanter, à quoi vous attendez-vous ?

## 54.3 Génétique comportementale

### Objectifs

1. Discuter les résultats des études qui ont fourni des preuves reliant gènes et comportement.
2. Expliquer comment un gène unique peut influencer un comportement.
3. Décrire le rôle des gènes dans des comportements complexes comme l'agression, les soins parentaux et la formation de couples.

La théorie de l'instinct supposait que les gènes jouaient un rôle dans le comportement, mais les éthologues ne l'ont pas démontré de manière concluante. La génétique du comportement a souvent été très controversée, les éthologues et les sociologues débattant sans fin de l'importance respective du patrimoine génétique (nature) et de l'apprentissage et expérience (culture) sur le comportement. Dans cette controverse « nature ou culture », la question a été trop souvent formulée en termes

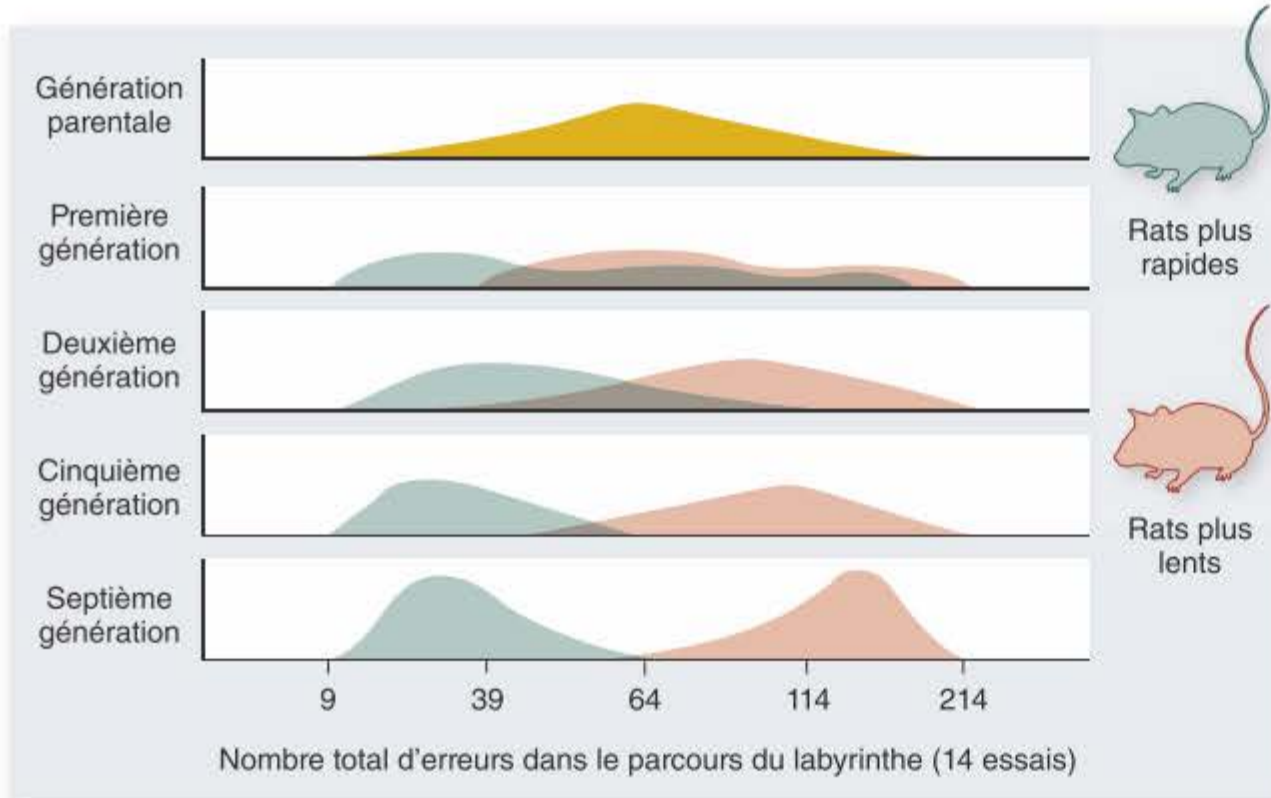
de tout ou rien, sans tenir compte que l'instinct et l'expérience peuvent intervenir, souvent en interaction complexe, dans le comportement.

La **génétique comportementale** traite de la contribution de l'hérédité au comportement. Il est évident que les gènes, les unités d'information héréditaire transmises d'une génération à l'autre, orientent le développement du système nerveux et potentiellement les réactions comportementales que celui-ci régule. Mais, les animaux peuvent aussi se développer dans un environnement social riche et vivre des expériences qui guident leurs comportements. Nous allons étudier l'importance respective de la « nature » et de la « culture » dans le comportement en commençant par l'histoire de la génétique comportementale et en examinant ensuite l'impact de l'expérience et du développement. Nous verrons alors comment génétique et apprentissage interagissent.

### Sélection artificielle, études d'hybrides et de jumeaux relient gènes et comportement

Les premières recherches indiquaient que des différences génétiques pouvaient expliquer des comportements différents entre individus. Des recherches sur diverses espèces animales ont démontré que des hybrides avaient des comportements intermédiaires entre ceux de leurs parents, que ce soit par exemple dans la construction du nid ou les parades nuptiales. Ces premiers travaux ont confirmé que le comportement pouvait avoir une composante héréditaire, mais n'ont pas identifié les gènes impliqués. Avec le développement de la biologie moléculaire, la génétique du comportement est devenue beaucoup plus précise.

L'apprentissage lui-même peut être influencé par des gènes. Dans une expérience classique, des rats devaient trouver leur chemin dans un labyrinthe comportant de nombreuses voies sans issue et une seule sortie où les attendait une récompense sous forme de nourriture. Certains rats apprenaient rapidement comment atteindre la nourriture en commettant un minimum d'erreurs, alors que d'autres se montraient beaucoup plus lents dans cet apprentissage. Les chercheurs ont alors croisé entre eux les rats les plus performants pour former une colonie de « champions », et entre eux les rats les plus lents à trouver leur chemin pour former une colonie de « médiocres ». Ils ont testé alors les capacités d'apprentissage de la progéniture de chaque colonie. Les jeunes des champions se



### Figure 54.3 La génétique de l'apprentissage

Dans une population de rats, on a croisé entre eux, d'une part, ceux qui, après apprentissage, faisaient le moins d'erreurs dans le test du labyrinthe (en vert) et, d'autre part, ceux qui faisaient le plus d'erreurs (en rouge).

**Question** Qu'arriverait-il si, après la septième génération, les rats étaient accouplés au hasard, indépendamment de leur capacité de trouver leur chemin dans le labyrinthe ?

**Analyse de données** De combien, approximativement, le nombre moyen d'erreurs a-t-il changé par rapport à la population parentale à la septième génération de la population des rats les plus rapides ? Quel type de sélection cela illustre-t-il ?

révélèrent encore plus rapides que leurs parents, tandis que les descendants des médiocres se montrèrent encore plus lents à l'apprentissage. Après plusieurs générations, deux populations de rats très différents quant à leur aptitude à trouver leur chemin dans le labyrinthe ont été obtenues (figure 54.3). Ce type d'étude suggère la manière dont la sélection naturelle peut influencer le comportement au fil du temps, favorisant la prévalence de gènes impliqués dans certaines compétences.

L'interaction entre gènes et environnement peut être observée chez les humains en comparant le comportement de jumeaux identiques au plan génétique, élevés dans des milieux semblables ou séparés à la naissance et élevés dans des conditions différentes. Des données sur des jumeaux humains élevés ensemble ou séparément permettent aux chercheurs de déterminer si des similitudes de comportement résultent de leur génome commun ou d'expériences environnementales partagées. Les études de jumeaux révèlent de nombreuses similitudes dans une grande variété de traits de caractère, même lorsque les jumeaux ont été élevés dans des environnements très différents. Par ailleurs, ces études montrent que certains traits, comme un comportement antisocial, sont la conséquence d'une combinaison des gènes et d'expériences vécues durant l'enfance. La génétique joue un rôle indubitable dans le comportement, même chez les humains, bien que l'importance relative de la génétique et de l'environnement soit encore débattue.

### Certains comportements semblent être contrôlés par un gène unique

La sélection artificielle, les études d'hybrides ou de jumeaux signalent un rôle des gènes dans le comportement. Des recherches ultérieures ont profité des progrès de la biologie moléculaire et ont conduit à l'identification des gènes impliqués. La mouche drosophile constitue un modèle traditionnel qui a permis l'identification des effets de gènes uniques. Cependant, on a trouvé que des comportements d'animaux, comme la souris, et des humains étaient influencés par des gènes uniques.

Chez la drosophile, des individus qui sont porteurs d'allèles différents d'un seul gène se nourrissent de manière très différente durant leur stade larvaire ; les larves dotées d'un allèle particulier se déplacent beaucoup lorsqu'elles mangent, alors que les individus avec l'autre allèle bougent à peine. Des mutations induites dans divers autres gènes ont modifié la parade nuptiale des mâles et des femelles. Par exemple, *fru* est un gène de régulation dont le transcrite intervient dans la formation du centre cérébral responsable de la parade nuptiale de la mouche. Ce gène active d'autres gènes impliqués dans les circuits neuronaux de la parade nuptiale.

Chez la souris, des gènes uniques sont associés à la mémoire spatiale et aux soins parentaux. Par exemple, certaines souris avec une mutation particulière ont de la peine à se souvenir d'informations récemment apprises sur la localisation d'objets. Cette déficience serait liée à l'incapacité de produire la protéine kinase II calcium / calmoduline dépendante, qui joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'hippocampe, une partie du cerveau importante pour l'apprentissage spatial.

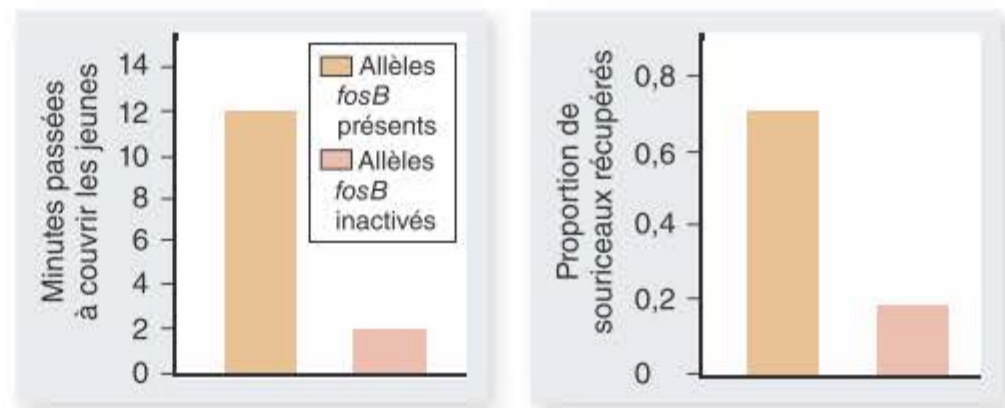
Il est particulièrement intéressant que des gènes soient impliqués dans un comportement aussi complexe que les soins parentaux. Le gène *fosB* détermine si des souris femelles vont prendre soin efficacement de leur progéniture. Lorsque les deux allèles de *fosB* sont inactivés, les femelles concernées commencent par examiner leurs souriceaux nouveaux-nés, mais ensuite les ignorent, ce qui contraste nettement avec le comportement maternel des femelles normales qui soignent et protègent leurs jeunes (figure 54.4). La cause de cette indifférence paraît être la conséquence d'une réaction en chaîne. Lorsque les mères commencent à



a.



b.



c.

d.

### Figure 54.4 Manque de soin maternel lié à une déficience génétique.

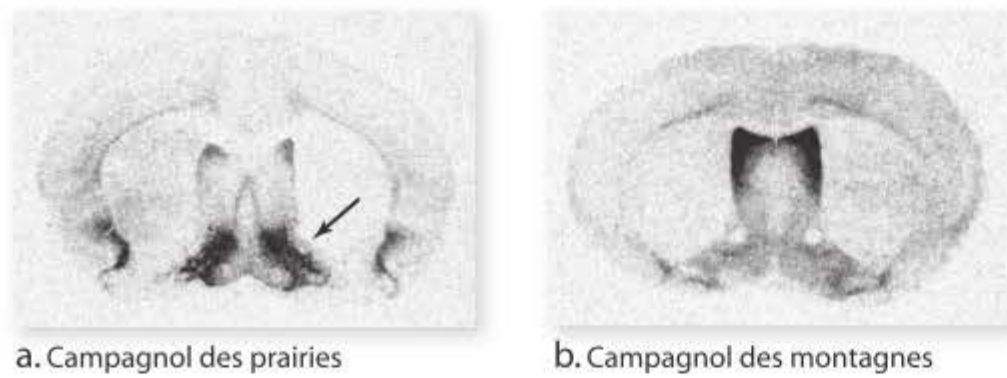
**a.** Chez les souris, les mères normales prennent grand soin de leur progéniture ; elles récupèrent les souriceaux dès qu'ils s'écartent et les couvrent de leur corps. **b.** Les mères porteuses des deux allèles déficients de *fosB* ne montrent aucun de ces comportements et laissent leurs jeunes à leur sort. **c.** Temps passé par les souris femelles à couvrir leurs jeunes. **d.** Proportion de souriceaux récupérés lorsqu'ils étaient écartés par l'expérimentateur.



**Question** Pourquoi une déficience du gène *fosB* conduit-elle à cette indifférence maternelle ?

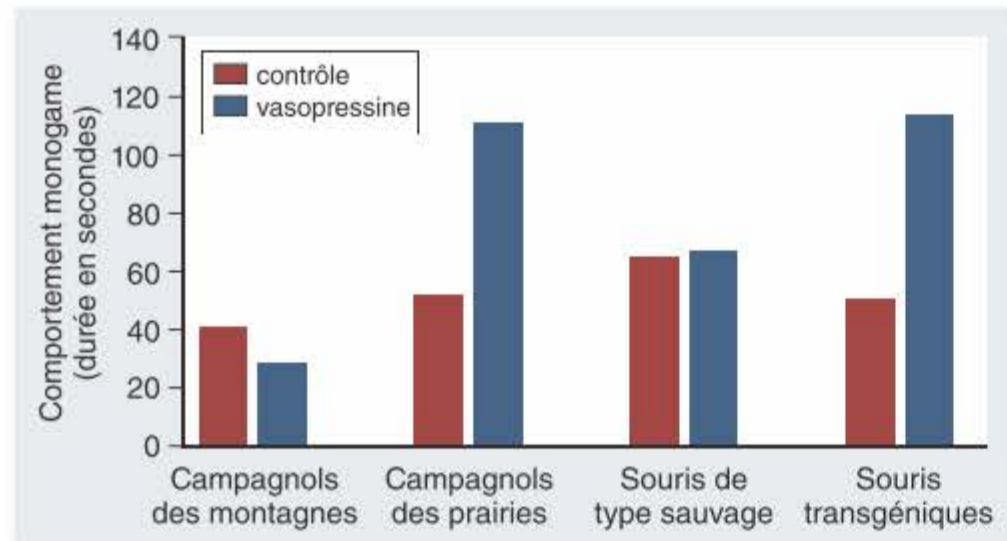
examiner leurs nouveaux-nés, les informations auditives, olfactives et tactiles sont transmises à l'hypothalamus, où les allèles de *fosB* sont activés, produisant une protéine particulière, qui à son tour active d'autres enzymes et gènes impliqués dans le circuit neural au sein de l'hypothalamus. Ces modifications dans le cerveau aboutissent à l'induction, chez les femelles, du comportement maternel envers leur progéniture. Par contre, chez les mères dépourvues des allèles *fosB*, cette réaction est arrêtée à mi-chemin. La protéine concernée n'est pas activée, le circuit neural cérébral n'est pas établi et le comportement maternel ne peut être généré. « L'instinct maternel » des souris peut donc être défini génétiquement !

Un autre exemple fascinant de la base génétique du comportement est offert par les campagnols des prairies et des montagnes, deux espèces étroitement apparentées de rongeurs d'Amérique du Nord, qui diffèrent profondément dans leur comportement social. Les campagnols de prairie mâles et femelles forment des couples monogames et partagent les soins parentaux, tandis que les campagnols de montagne s'ac-



a. Campagnol des prairies

b. Campagnol des montagnes



c.

**Figure 54.5 Bases génétiques des différences dans la formation de couple dans deux espèces de rongeurs.** *a.* et *b.* Des campagnols des prairies (*Microtus ochrogaster*) et des montagnes (*M. montanus*) diffèrent dans la distribution d'un type de récepteur cérébral à la vasopressine. *c.* Les souris transgéniques porteuses de la version du gène de récepteur du campagnol des prairies répondent aux injections de vasopressine par un comportement monogame dans des essais d'une durée de 5 min en comparaison avec leur réponse à une injection contrôle. En revanche, des souris de type sauvage (témoins) ne montrent aucune augmentation d'un tel comportement.



**Analyse de données** Quel groupe de souris montre le niveau de comportement monogame le plus élevé dans des conditions normales? Lequel montre le plus bas?

couplent avec des partenaires multiples. L'accouplement entraîne la libération de la vasopressine et de l'ocytocine, la réponse à ces neuropeptides étant radicalement différente dans chaque espèce. L'injection des peptides aux campagnols de prairie conduit à la formation d'un couple, même sans accouplement. À l'inverse, l'injection d'un produit chimique qui bloque l'action de ces neuropeptides supprime ce comportement chez les campagnols de prairie, qui ne forment donc plus de couple après l'accouplement. En revanche, le comportement des campagnols de montagne n'est pas affecté par ces manipulations.

Ces réponses différentes ont été attribuées à des variations interspécifiques dans la structure du cerveau (figure 54.5). Le campagnol de prairie a de nombreux récepteurs pour les deux neuropeptides dans une région particulière du cerveau, le noyau accumbens, ce qui semble favoriser le comportement monogame. En revanche, peu de ces récepteurs sont exprimés dans la même région cérébrale chez le campagnol de montagne. Dans les expériences de laboratoire sur les campagnols de prairie, le blocage de ces récepteurs tend à empêcher la monogamie, alors que leur stimulation renforce ce comportement. Le gène codant ce récepteur de neuropeptide a également été identifié, et une différence entre espèces dans la structure de l'ADN a été découverte. Pour tester l'hypothèse du rôle de la génétique dans ces différences de comportement, les scientifiques ont eu recours à la transgénèse. Les souris ayant reçu le gène du récepteur des campagnols de prairie ont adopté, après l'injection de vasopressine, un comportement

monogame, très similaire à celui des campagnols de prairie, alors que les souris normales ne montraient aucune réponse (voir figure 54.5).

Chez les primates, la structure du gène du récepteur de la vasopressine varie en fonction de la stabilité des couples dans les diverses espèces. Chez l'homme, on a récemment trouvé que le gène était associé à la force des liens conjugaux et à la satisfaction trouvée dans le mariage.

La production des monoamine-oxydases (MAO), enzymes qui dégradent les neuromédiateurs comme la sérotonine et la dopamine, est contrôlée, pour chacune, par un seul gène. Des souris transgéniques déficientes en MAOA (monoamine-oxydase A) ont un comportement très agressif. Chez l'homme, une seule mutation ponctuelle a comme conséquence l'incapacité de produire la MAOA et un comportement antisocial et violent. Des anomalies de la MAO sont également associées à des troubles de l'humeur chez les humains.

### Synthèse 54.3

Une relation entre les gènes et le comportement a été démontrée de nombreuses façons, notamment par des expériences de sélection artificielle et par des études sur les effets de gènes uniques. Des gènes peuvent réguler les comportements en produisant des facteurs moléculaires qui influencent le fonctionnement du système nerveux ; on a montré que des mutations de ces facteurs modifiaient le comportement.

- À propos du rôle des gènes dans la stabilité des couples chez les campagnols de prairie, si vous appreniez que les mâles cherchent parfois à s'accoupler avec des femelles autres que leur partenaire habituelle que pourriez-vous proposer comme explication ?

## 54.4 Apprentissage

### Objectifs

1. Décrire les mécanismes d'apprentissage.
2. Définir l'état de préparation à l'apprentissage.
3. Expliquer comment l'instinct influence l'état de préparation.

L'instinct peut guider les actions d'un animal, mais le comportement peut aussi être conditionné par des expériences antérieures, un processus appelé apprentissage. Traditionnellement, les psychologues ont étudié les mécanismes d'apprentissage en utilisant des rongeurs de laboratoire, mais aujourd'hui les causalités immédiates et ultimes de l'apprentissage sont comprises par son intégration dans un cadre écologique et évolutif.

### Les mécanismes d'apprentissage comprennent l'accoutumance et l'association

L'accoutumance est une forme simple d'apprentissage définie comme une diminution de la réponse à un stimulus répété, sans conséquences positives ou négatives. Au début, le stimulus peut susciter une forte réaction, mais celle-ci faiblit avec la répétition de l'exposition. Par exemple, les jeunes oiseaux voient de nombreux objets se mouvoir au-dessus d'eux. D'abord, ils peuvent réagir en s'accroupissant et en restant immobiles, mais, des objets



**Figure 54.6 Apprendre à reconnaître ce qui est comestible.** L'apprentissage associatif est impliqué dans les interactions entre les prédateurs et leurs proies. *a.* Un crapaud sans expérience se voit offrir un bourdon comme proie potentielle. *b.* Le crapaud est piqué. *c.* Il évite dorénavant de se nourrir de bourdons ou de tout autre insecte de coloration jaune et noire. Le crapaud a associé l'apparition de l'insecte avec la douleur, et a modifié son comportement.

fréquemment aperçus, des feuilles qui tombent ou des membres de leur propre espèce qui volent aux alentours, n'ont pas de conséquences positives ou négatives sur la nichée. Aussi, au fil du temps, les jeunes oiseaux peuvent s'habituer à de tels stimulus et cesser de réagir. L'accoutumance peut donc être considérée comme un apprentissage à ne pas réagir à un stimulus.

La valeur adaptative de l'accoutumance est bien illustrée par les modes de défense des proies potentielles. Par exemple, les oiseaux qui se nourrissent d'insectes recherchent leurs proies dans un environnement visuellement complexe ; ils voient couramment des brindilles ou des feuilles d'arbre et s'habituent ainsi à l'apparence de ces objets. Ils resteront donc indifférents devant des insectes dont le corps ressemble à une brindille ou à une feuille et ceux-ci pourront dès lors survivre et se reproduire.

Des formes plus complexes d'apprentissage sont les changements de comportement à la suite d'une association entre deux stimulus ou entre un stimulus et une réaction. Par exemple, dans l'apprentissage associatif (figure 54.6), un comportement est modifié, ou conditionné, par une association. Les deux types principaux d'apprentissage associatif sont le conditionnement classique et le conditionnement opérant, qui diffèrent par la manière dont les associations sont établies. Dans le **conditionnement classique**, la présentation simultanée de deux types de stimulus fait que l'animal établit une association entre les deux. Le conditionnement classique est aussi appelé conditionnement pavlovien, d'après le psychologue russe Ivan Pavlov, qui l'a décrit le premier.

I. Pavlov présentait de la poudre de viande, un stimulus inconditionné, à un chien et notait que l'animal répondait en salivant, une réaction inconditionnée. Si un stimulus sans relation avec le premier, par exemple une cloche qui sonnait, était présenté à chaque fois que la viande était fournie, le chien se mettait à saliver rien qu'en entendant le seul tintement. Le chien avait appris à associer le stimulus sonore arbitraire avec le stimulus de la viande. La réaction au stimulus auditif était, dès lors, conditionnée, le son de la cloche étant appelé stimulus conditionné.

Dans le **conditionnement opérant**, un animal apprend à associer sa réponse comportementale à une récompense ou à une punition. Le psychologue américain, B. F. Skinner étudiait le conditionnement opérant en plaçant des rats dans un appareil que l'on a fini par appeler la « boîte de Skinner ». Lorsque le rat explorait la boîte, il pressait parfois un levier par hasard, ce qui libérait un granule de nourriture. Bientôt, il apprenait à associer la pression sur le levier (la réponse comportementale) à l'obtention du granule (la récompense). Cet apprentissage par essai et erreur est d'une importance majeure pour la plupart des vertébrés. L'apprentissage fournit la souplesse qui permet au comportement d'être ajusté finement à l'environnement.

## L'instinct contrôle l'état de préparation à l'apprentissage

Les psychologues croyaient que tous les types de stimulus pouvaient être associés par l'apprentissage et que les animaux pourraient être conditionnés à réagir par tout comportement pouvant être appris. Ce point de vue a changé. Aujourd'hui, les chercheurs pensent que l'instinct guide l'apprentissage en déterminant la nature de l'information qui peut être apprise par le conditionnement. Les animaux peuvent avoir des prédispositions innées à la formation de certaines associations. Par exemple, si un rat se voit offrir un granule de nourriture alors qu'il est exposé aux rayons X (qui déclencheront plus tard des nausées), le rat se souviendra du goût du granule, mais pas de sa taille, et à l'avenir évitera les aliments de même goût, mais mangera volontiers des granules de même taille s'ils ont un goût différent. De même, les pigeons peuvent apprendre à associer la nourriture à des couleurs, mais pas à des sons. En revanche, ils peuvent associer le danger à des sons, mais pas à des couleurs.

Ces exemples d'états de préparation à l'apprentissage démontrent l'emprise biologique sur ce qu'un animal peut apprendre. En d'autres termes, l'apprentissage n'est possible que dans des limites imposées par l'instinct acquis au cours de l'évolution. Les programmes innés ont évolué parce qu'ils conditionnaient les réponses adaptatives. Dans la nature, la nourriture qui est toxique pour un rat a probablement un goût particulier ; donc, devenir capable d'associer un goût à un malaise qui peut se développer des heures après est une manière de s'adapter. Lorsqu'un pigeon mange une graine d'une couleur différente, il peut la distinguer des autres, mais il est inutile de l'associer à un son puisqu'elle n'en émet pas.

### Synthèse 54.4

L'accoutumance est une réponse atténuée à un stimulus répété qui n'est ni positif ni négatif. Les conditionnements classiques et opérants consistent respectivement en une association entre deux stimulus et une association entre un stimulus et une réaction. Par l'apprentissage, les animaux peuvent modifier leur comportement de diverses manières. Bien que les mécanismes d'apprentissage puissent se ressembler entre les espèces, celles-ci peuvent différer par leur capacité d'apprentissage en fonction de leur écologie.

- *Chez certains rongeurs, les mâles se déplacent loin du terrier alors que les femelles restent à proximité. Cette différence est-elle liée à la mémoire spatiale ? Quelle expérience suggérez-vous pour vérifier cette hypothèse ?*

## 54.5 Développement du comportement

### Objectifs

1. Discuter le rôle de la période critique de l'imprégnation.
2. Expliquer comment le contact social peut influencer la croissance et le développement.
3. Expliquer comment l'apprentissage du chant chez les bruants à couronne blanche illustre l'interaction de l'instinct et de l'apprentissage.

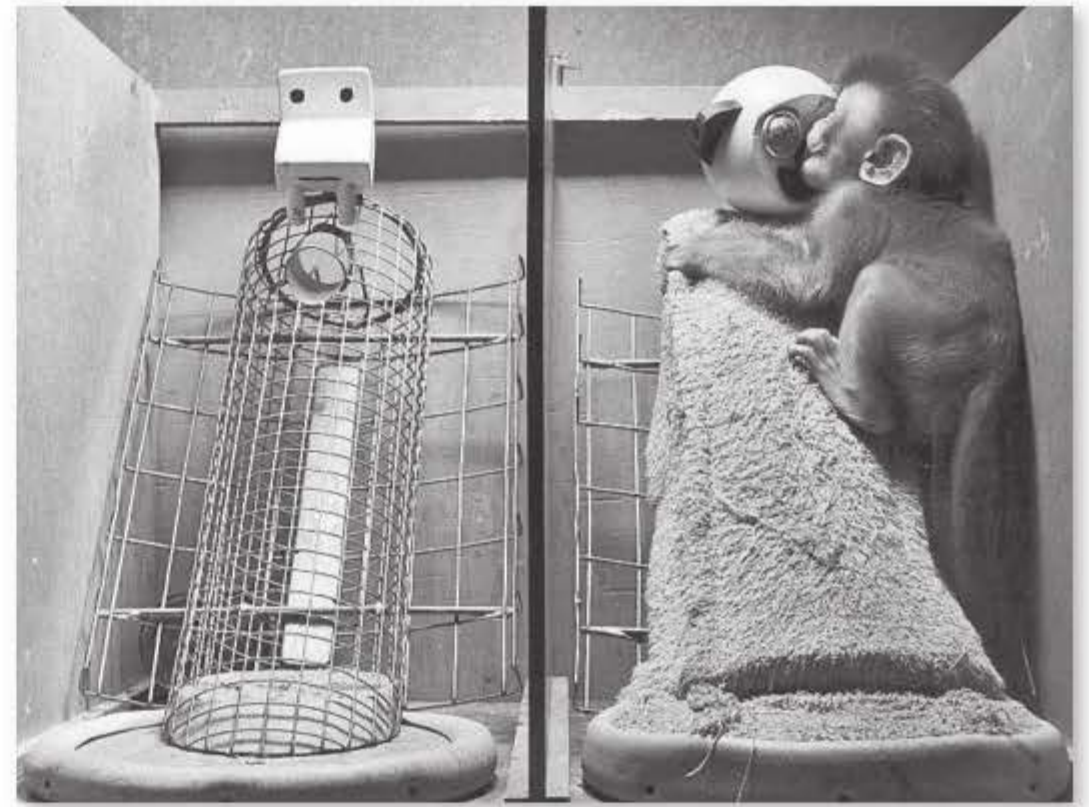
Les biologistes du comportement reconnaissent que le comportement repose à la fois sur des bases génétiques et sur l'apprentissage. Jusqu'à présent dans ce chapitre, nous avons décrit séparément l'influence des gènes et de l'apprentissage. Mais, comme nous le verrons, ces facteurs interagissent au cours du développement pour façonner le comportement.

### Les interactions entre parents et progéniture influencent le développement du comportement

Au cours de la maturation d'un animal, celui-ci peut établir des liens sociaux avec d'autres individus ou développer des préférences qui influenceront son comportement plus tard dans la vie. Ce processus de développement du comportement est appelé **imprégnation**. Son succès est le plus élevé durant une période critique (environ 13 à 16 heures après l'éclosion chez les oies), durant laquelle les informations requises



**Figure 54.7 Un parent inattendu.** Des oisons suivent le premier objet aperçu après l'éclosion. Ici, Konrad Lorenz s'est offert lui-même comme modèle d'imprégnation et les oisons le suivent comme s'il était leur mère. Lorenz a reçu le prix Nobel de médecine et physiologie en 1973.

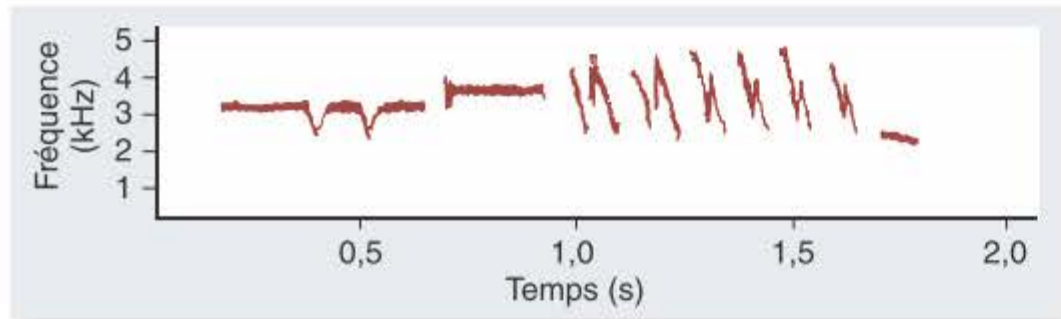


**Figure 54.8 Le choix de mères artificielles par des bébés singes.** Confronté à un choix entre une carcasse métallique qui lui donne accès à de la nourriture et un châssis semblable, mais couvert de tissu et portant une tête ressemblant à celle d'un singe, les singes rhésus (*Macaca mulatta*) orphelins ont préféré le mannequin au châssis distributeur de nourriture.

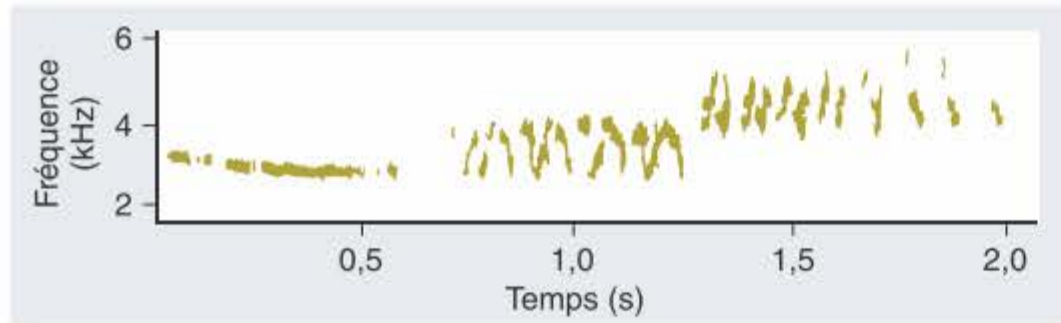
pour un développement normal doivent être acquises. Dans l'**imprégnation filiale**, un attachement social se forme entre les parents et leur progéniture. Par exemple, des oisillons, comme ceux des canards et des oies, commencent à suivre leur mère dans les heures qui suivent l'éclosion, ce comportement créant un lien entre la mère et ses jeunes. En raison de l'imprégnation, l'expérience initiale de l'oisillon peut déterminer le comportement social qu'il aura plus tard dans la vie. L'éthologue allemand, Konrad Lorenz, a montré que des oies suivaient le premier objet qu'elles avaient vu après l'éclosion et qu'elles orientaient leur comportement social envers cet objet, même si ce n'était pas leur mère ! K. Lorenz a élevé des oies dès leur éclosion, et lorsqu'il s'est offert lui-même comme modèle d'imprégnation, les oisons l'ont traité comme s'il était leur parent, le suivant assidûment (figure 54.7).

Des interactions entre les parents et leur progéniture sont déterminantes pour le développement normal du comportement social. Le psychologue Harry Harlow a donné à de jeunes singes rhésus orphelins l'opportunité de s'attacher socialement à deux « mères » de remplacement, l'une faite de tissu doux couvrant une carcasse métallique et l'autre ne comprenant que le support métallique (figure 54.8). Les jeunes ont choisi de passer leur temps avec le mannequin couvert de tissu, même si seule la mère métallique fournissait la nourriture, ce qui indique que la douceur d'un contact tactile, plus que l'apport de nourriture, peut faire partie des qualités maternelles déterminantes favorisant l'attachement social d'un jeune enfant. Si les jeunes sont privés d'un contact social normal, leur développement est anormal. Plus élevés sont les degrés de privation, plus importantes seront les anomalies dans le comportement social durant l'enfance et la vie adulte. Des études de nourrissons orphelins suggèrent que la présence constante d'une « image maternelle » est requise pour une croissance normale et le développement psychologique.

Des recherches récentes ont révélé un besoin biologique pour les stimulations provenant des interactions entre des parents et leur jeune progéniture. Des rats femelles lèchent leurs nouveaux-nés, et cette stimulation inhibe la libération par le cerveau d'un peptide qui bloque la croissance normale. Les rats bénéficiant de stimulations tactiles normales acquièrent aussi plus de récepteurs cérébraux pour les hormones glucocorticoïdes, donc une meilleure tolérance au stress, et des neurones



a.



b.

**Figure 54.9 Le développement du chant chez les oiseaux.** a.

Les sonogrammes des chants produits par des bruants à couronne blanche qui ont été exposés au chant de leur propre espèce au cours de leur développement sont différents de ceux (b.) de bruants mâles qui n'ont entendu aucun chant au cours de leur élevage. Cette différence indique que le programme génétique lui-même est insuffisant pour produire un chant normal.

cérébraux vivant plus longtemps. Des enfants prématurés qui sont cajolés gagnent du poids rapidement. Ces études indiquent que le besoin d'interactions sociales normales a une origine cérébrale et que le toucher et d'autres formes de contact entre parents et progéniture sont importants pour le développement physique et comportemental.

### Instinct et apprentissage peuvent interagir au cours du développement du comportement

Nous avons commencé ce chapitre en considérant les causalités proximales et ultimes du chant d'oiseau. Poursuivons avec les travaux classiques de Peter Marler sur l'apprentissage du chant chez les bruants à couronne blanche afin d'examiner comment des programmes innés et l'expérience peuvent contribuer au développement du comportement.

Durant la saison de reproduction, les mâles adultes émettent un chant de parade nuptiale spécifique de l'espèce. Par une série d'expériences élégantes, Peter Marler a cherché à savoir si le chant était le résultat d'un programme instinctif, d'un apprentissage ou des deux. En élevant des oiseaux mâles dans des cages isolées acoustiquement mais équipées de haut-parleurs et de microphones, P. Marler pouvait contrôler ce qu'un oiseau entendait au cours de sa croissance et enregistrer alors le chant qu'il émettait à sa maturité. Il a constaté que le chant des mâles qui n'avaient entendu aucun chant durant leur développement était peu développé (figure 54.9), ce qui indiquait que l'instinct seul ne guidait pas la production des sons. Dans une seconde expérience, les mâles furent soumis à des chants d'une espèce différente, le bruant chanteur. Dans ce cas, les chants des bruants à couronne blanche adulte étaient également médiocres. Ces expériences ont montré que, pour apprendre à chanter, les mâles n'imitaient pas n'importe quel chant. Mais, les oiseaux qui avaient entendu le chant de leur propre espèce ou les chants des deux espèces, des bruants à couronne blanche et des bruants chanteurs, émettaient à l'âge adulte un chant parfaitement développé de bruant à couronne blanche.

Ces résultats suggèrent que ces mâles héritent d'une **matrice génétique**, que l'on pourrait appeler aussi programme instinctif, qui les



**Figure 54.10 Un parasite des couvées.** Les coucous pondent leurs œufs dans les nids d'autres espèces d'oiseaux. Puisque les jeunes coucous (l'oiseau plus grand à droite) sont élevés par une espèce différente (comme ce pipit farlouse *Anthus pratensis*, l'oiseau plus petit, à gauche), ils n'ont pas l'occasion d'apprendre le chant de leur propre espèce; le chant du coucou qu'ils émettront plus tard est inné.

guide dans l'apprentissage du chant adéquat. Durant une période critique du développement, la matrice génétique acceptera le chant du bruant à couronne blanche comme modèle. Donc, l'acquisition du chant dépend de l'apprentissage, mais seul le chant de l'espèce correcte peut être appris. L'apprentissage est soumis aux contraintes imposées par la matrice génétique.

Cependant, l'apprentissage joue également un rôle essentiel. Si un jeune bruant à couronne blanche est rendu sourd après avoir entendu le chant de son espèce durant la période critique, il produira à l'âge adulte un chant peu développé. Dès lors, l'oiseau doit « s'exercer » en écoutant son propre chant et en adaptant ce qu'il entend au modèle que la matrice génétique tolère.

Bien que cette explication du développement du chant ait survécu longtemps sans être controversée, des recherches récentes ont montré que les bruants à couronne blanche mâles pouvaient apprendre le chant d'une autre espèce sous certaines conditions. Si on introduit un bengali rouge dans une cage voisine de celle du jeune bruant mâle, celui-ci apprendra le chant du bengali rouge. Cette observation indique que des stimulus sociaux – dans ce cas-ci : voir, entendre et interagir avec un autre oiseau – peuvent, mieux qu'un chant enregistré sur cassette, rompre le cadre imposé par le programme inné contrôlant le développement du chant.

Les mâles de certaines espèces d'oiseaux n'ont pas l'occasion d'entendre le chant de leur propre espèce. Dans de tels cas, il apparaît que les mâles « connaissent » d'instinct le chant de leur espèce. Par exemple, les coucous sont des **parasites de couvée**; les femelles pondent leurs œufs dans le nid d'une autre espèce d'oiseaux, et le jeune est élevé par les parents de substitution (figure 54.10). Lorsque les coucous deviennent adultes, ils émettent le chant de leur propre espèce et non celui des parents adoptifs. Puisque les mâles de ces parasites de couvée entendent, durant le développement, plus souvent le chant de l'espèce d'accueil, il est adaptatif pour eux d'ignorer ces stimulus « incorrects ». Privés du chant des adultes mâles de leur espèce, ils ne disposent donc pas d'un modèle de chant adéquat. Chez ces espèces, la sélection natu-

relle a doté le mâle d'un programme de chant guidé génétiquement. D'autres oiseaux peuvent aussi émettre un chant typique de l'espèce, même si les jeunes ne l'ont pas entendu pendant leur croissance.

**?** **Question Imaginez** qu'une seule espèce d'oiseau occupe une île. Pensez-vous que l'instinct, l'apprentissage ou les deux guideront le développement du chant ?

### Synthèse 54.5

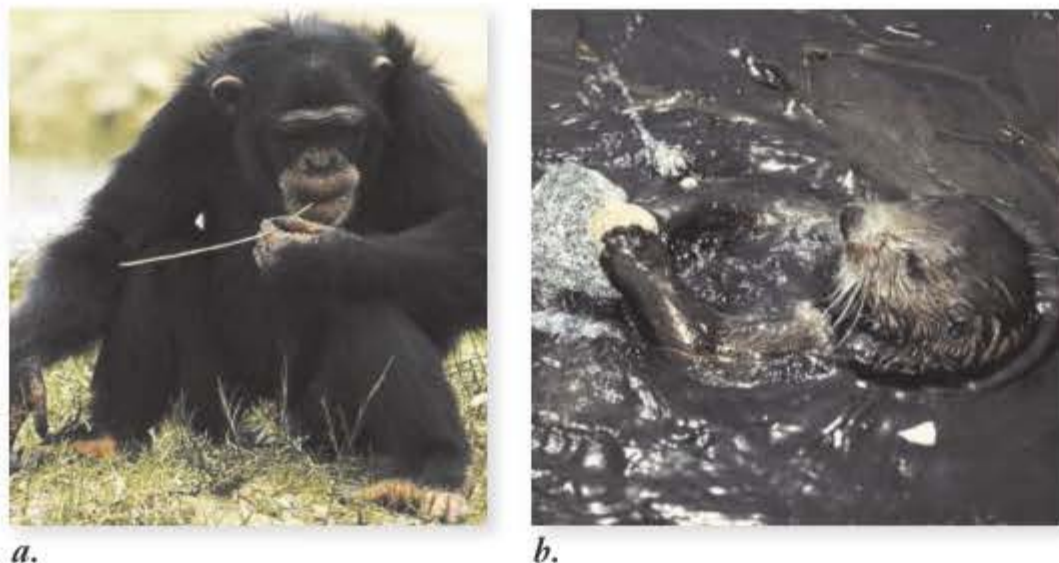
Durant la période critique, les jeunes doivent s'engager dans certaines interactions sociales pour que leur développement comportemental soit normal. Les contacts entre les parents et leur progéniture stimulent la libération de facteurs physiologiques comme des hormones ou la production de récepteurs cérébraux qui tous jouent un rôle essentiel dans la croissance et dans le développement du cerveau. Chez les bruants à couronne blanche, pour chanter correctement, les jeunes mâles doivent entendre le chant de leur espèce, ce qui indique que tant l'instinct que l'apprentissage sont impliqués dans le développement du chant.

- Certains chercheurs ont essayé de lier le QI humain à des gènes. Pourquoi de telles études sont-elles si controversées ?

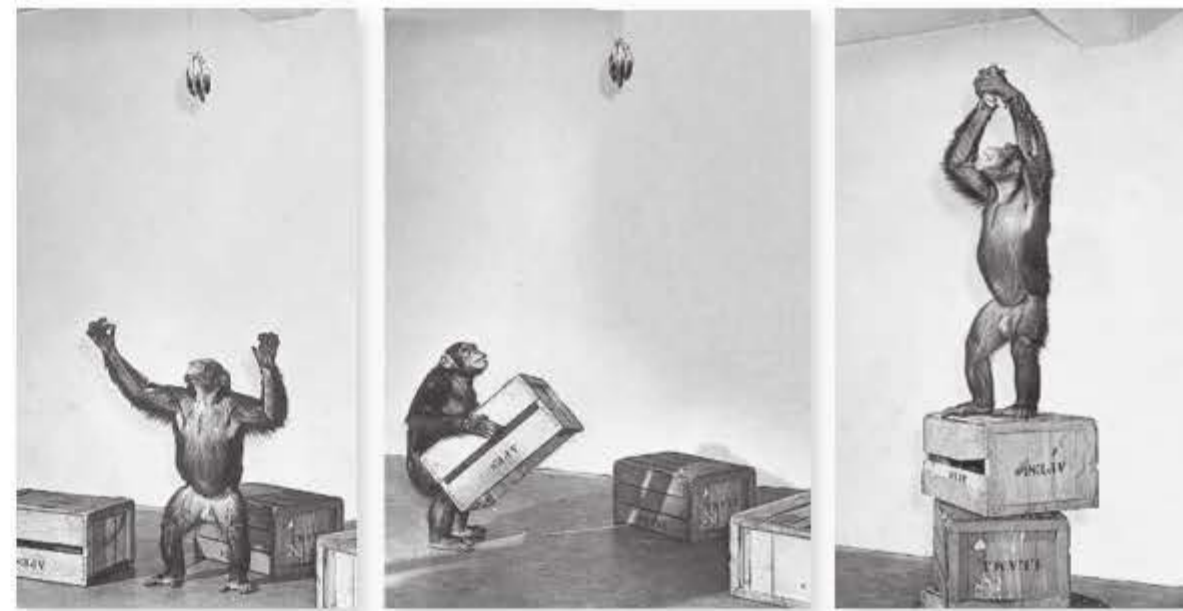
## 54.6 Cognition animale

### Objectif

1. Expliquer pourquoi, aujourd'hui, les biologistes du comportement sont davantage prêts à considérer que les animaux peuvent penser.



**Figure 54.11 L'animal pense-t-il?** *a.* Ce chimpanzé est en train d'effeuiller une tige qu'il utilisera pour sonder une termitière. Ce comportement suggère fortement que le chimpanzé planifie consciemment, en pleine connaissance, ce qu'il a l'intention de faire. *b.* Cette loutre de mer utilise un caillou comme une « enclume » contre laquelle elle brise une palourde pour l'ouvrir. Une loutre de mer garde souvent son caillou favori comme si elle avait une idée claire de ce qu'elle allait en faire. De tels comportements suggèrent que ces animaux sont dotés de capacités cognitives.



**Figure 54.12 La résolution d'un problème par un chimpanzé.**

Incapable d'atteindre les bananes en sautant, le chimpanzé a trouvé un moyen efficace de les atteindre.

Pendant de nombreuses décennies, les chercheurs intéressés par le comportement animal ont carrément rejeté l'éventualité de pensée chez des êtres non humains. Actuellement, une attention sérieuse est portée à la conscience animale. Les animaux sont-ils capables d'avoir un **comportement cognitif** ? En d'autres termes, peuvent-ils traiter l'information et y répondre d'une manière qui suggère une pensée ? De nombreuses observations le suggèrent (figure 54.11).

Dans une série d'expériences classiques menées dans les années 20, on a laissé un chimpanzé dans une pièce avec des bananes pendues au plafond et hors d'atteinte. Plusieurs caisses étaient dispersées dans la pièce. Après avoir essayé quelques fois d'attraper les bananes en sautant, le chimpanzé s'est mis à superposer les caisses sous les bananes puis à grimper dessus, ce qui lui a permis d'atteindre sa récompense (figure 54.12). Des chercheurs de terrain ont observé que des macaques japonais apprenaient à laver des pommes de terre et à faire flotter des graines pour les séparer du sable. Des chimpanzés effeuillent une branche d'arbre, l'introduisent dans l'entrée d'une termitière et ramènent ainsi les termites. Ils sont aussi capables de briser la coquille



**Figure 54.13 La résolution d'un problème par un corbeau.**

Confronté pour la première fois à un problème particulier, le corbeau a conçu le moyen d'attraper la viande attachée au bout de la ficelle en la tirant de manière répétée bout par bout qu'il bloquait sous sa patte.

des noix au moyen d'un morceau de bois selon la technique du marteau et de l'enclume. Plus remarquable encore, les parents paraissent apprendre le procédé à leurs jeunes !

Des études récentes ont montré que les chimpanzés et d'autres primates avaient des comportements étonnants constituant des arguments solides en faveur de la cognition chez animaux. Les chimpanzés mangent les feuilles de plantes médicinales lorsqu'ils sont infectés par certains parasites. Les chimpanzés coopèrent également avec leurs congénères d'une manière qui suggère une compréhension de succès antérieurs. La capacité cognitive ne se limite pas aux primates : les corbeaux et autres corvidés montrent également de la perspicacité et une aptitude remarquable à résoudre des problèmes (figure 54.13), comme le font les poulpes (voir figure 34.17).

### Synthèse 54.6

La recherche a fourni des arguments convaincants quant à la capacité de certains animaux de résoudre des problèmes et de raisonner, des aptitudes cognitives que l'on pensait réservées à l'homme

- Comment pourriez-vous savoir si un chimpanzé est capable de compter des objets ?

## 54.7 Orientation et comportement migratoire

### Objectifs

1. Définir ce qu'est une migration.
2. Distinguer l'orientation et la navigation.
3. Décrire différents systèmes de navigation.

Les papillons monarques et de nombreux oiseaux parcourent des milliers de kilomètres au-dessus des continents afin de rejoindre leur site d'hivernage dans les tropiques. De nombreux animaux s'éloignent de leur abri et y reviennent. À cette fin, ils repèrent des indices dans l'environnement, montrant souvent une aptitude exceptionnelle à l'orientation. Pour revenir chez eux, des animaux dotés d'un instinct de retour, comme les pigeons, reconnaissent des caractéristiques complexes de l'environnement. Malgré des décennies de recherche, notre compréhension de l'orientation animale est loin d'être complète.

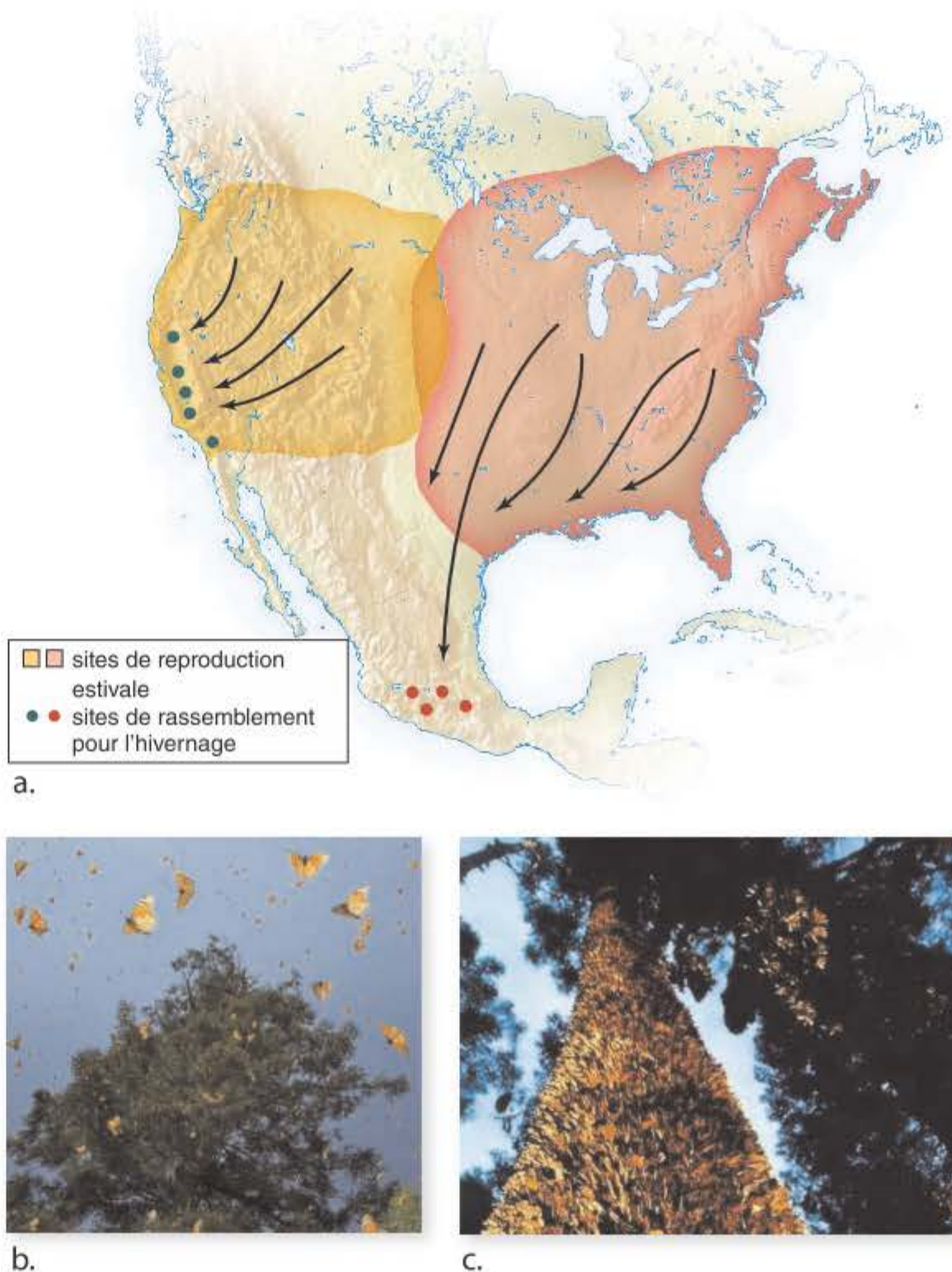
### Lorsqu'elles migrent, certaines populations parcourent de longues distances

Les déplacements aller-retour à grande distance sont dits migratoires. Chaque automne, des canards, des oies et de nombreux autres oiseaux quittent le Canada, traversent les États-Unis et vont jusqu'en Amérique du Sud, le long de voies de migration ; ils reviennent ensuite à chaque printemps.

Les papillons monarques partent chaque automne du centre et de l'est de l'Amérique du Nord pour gagner de petites zones géographiques isolées d'une forêt de conifères dans les montagnes du centre du Mexique

(figure 54.14). Au mois d'août, les papillons s'envolent vers le sud, là où ils passeront l'hiver. Ensuite, ils reviennent dans leur aire de reproduction estivale. Or, deux à cinq générations se succèdent lors du vol des papillons vers le nord. Dès lors, les papillons qui migrent en automne dans des endroits précis au Mexique n'y ont jamais été auparavant !

Des expansions récentes des aires de dispersion de certains oiseaux migrateurs ont fourni quelques informations sur les voies migratoires. Lorsque des colonies de goglus des prés se sont établies dans l'ouest des États-Unis, loin de leurs territoires situés au centre et à l'est du pays, ils n'ont pas migré directement vers leur aire hivernale en Amérique du Sud. Ils ont d'abord rejoint leur aire ancestrale dans le centre et à l'est, et de là ils ont volé vers le sud en suivant les voies migratoires habituelles (figure 54.15). Plutôt que de changer leur ancienne voie de migration, ils ont simplement ajouté une étape. Les scientifiques poursuivent l'observation des goglus des prés occidentaux afin de voir si, à un moment, les oiseaux choisiront une voie de migration plus directe ou s'ils continueront à faire le détour pour rejoindre le parcours ancestral. Les comportements des papillons et des oiseaux approfondissent encore les mystères du mécanisme qu'ils utilisent pour leur migration.



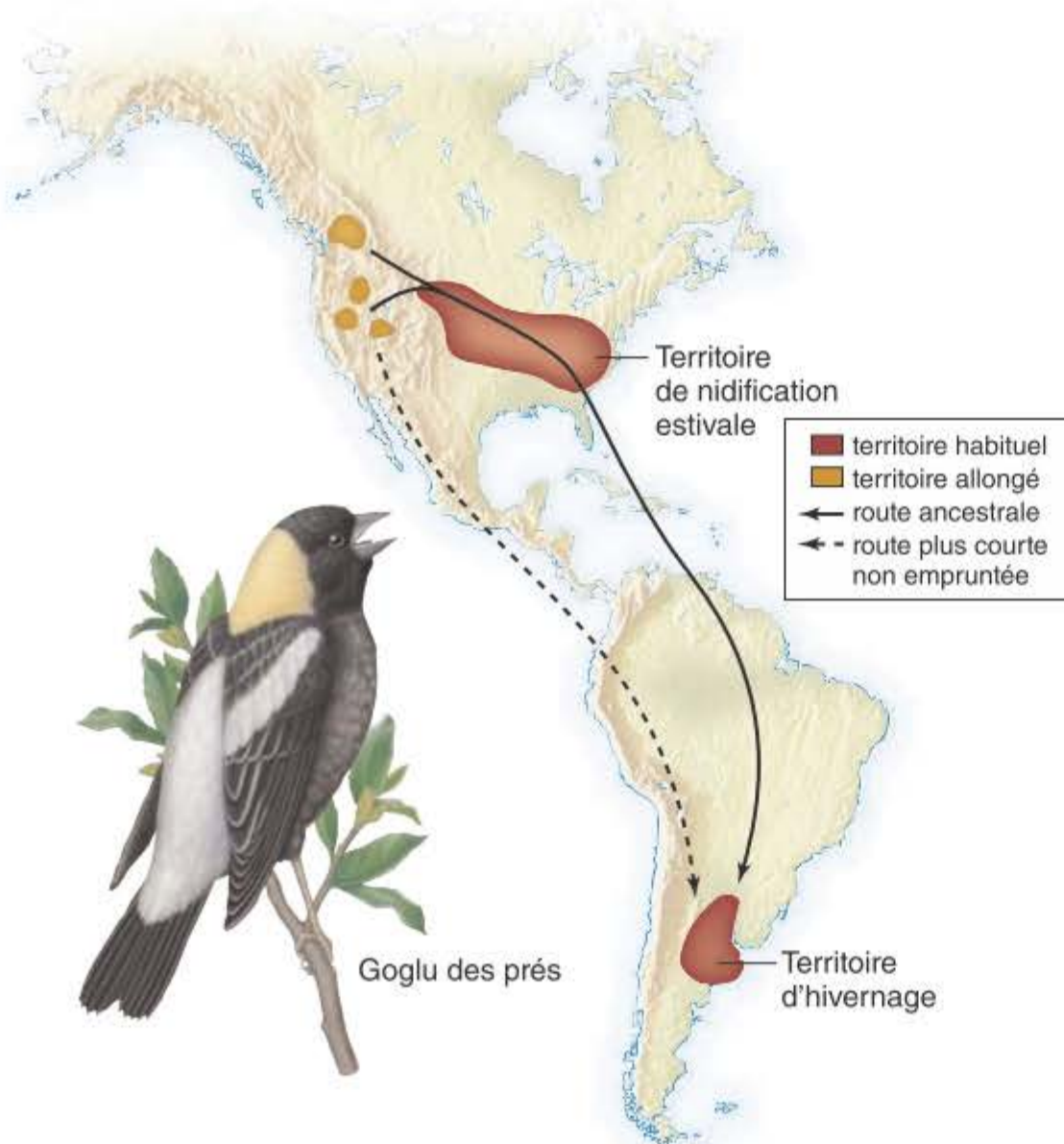
**Figure 54.14** La migration des papillons monarques. *a.* Les monarques de la partie occidentale de l'Amérique du Nord hivernent dans des sites au climat tempéré le long de la côte du Pacifique. Ceux qui proviennent de la partie orientale des États-Unis et du sud-est du Canada migrent vers le Mexique et parcourent ainsi près de 3 000 kilomètres au cours duquel naîtront deux à cinq générations de papillons. *b.* Les monarques arrivent dans leurs sites d'hivernage au Mexique, qui sont des forêts de sapins éloignées de toute agglomération, où (*c.*) ils s'agglutinent sur le tronc des arbres.

## Les animaux migrateurs doivent être capables d'orientation et de navigation

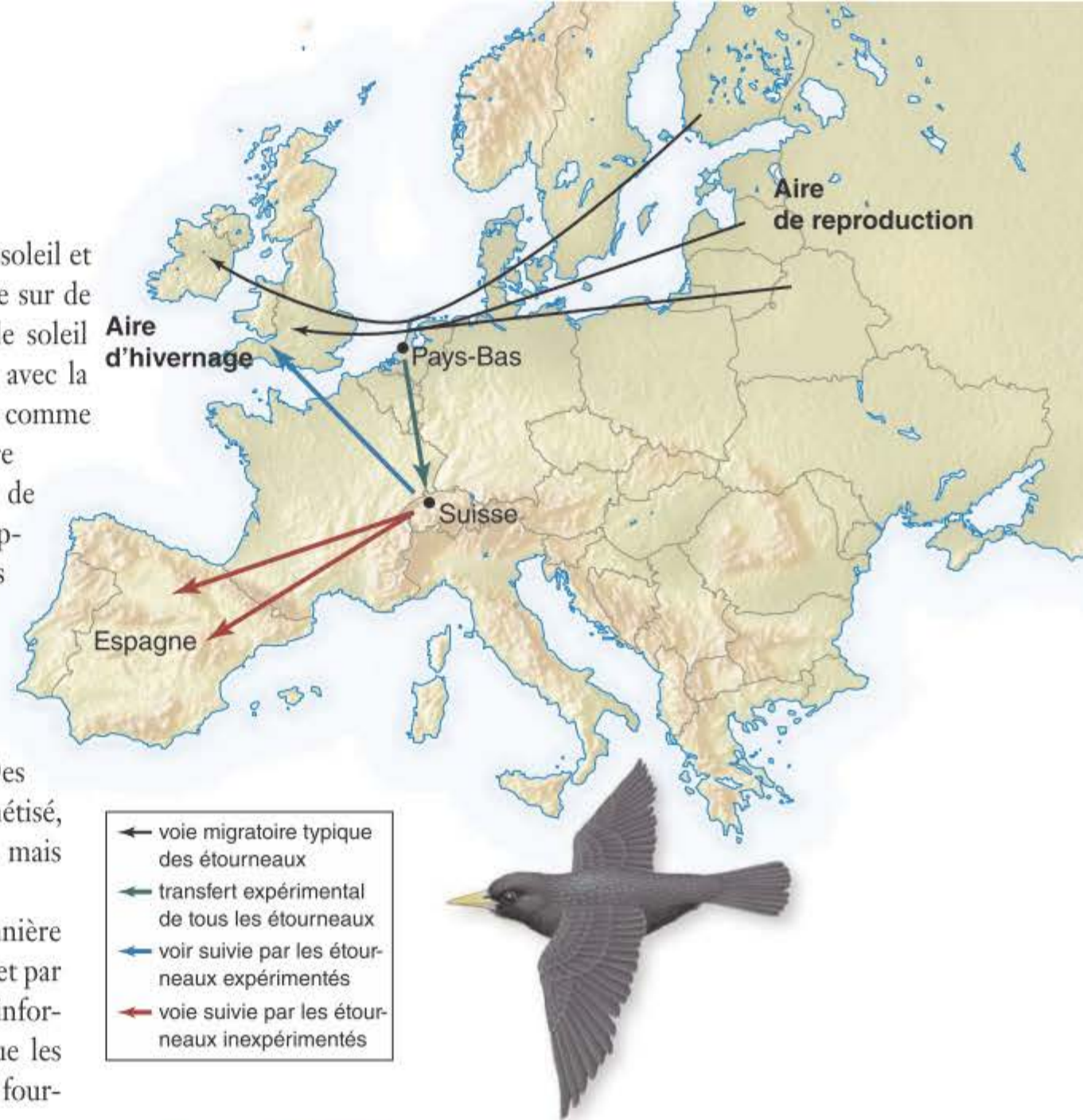
Les oiseaux et d'autres animaux naviguent en se repérant sur le soleil et les étoiles. Le passerin indigo est un oiseau migrateur nocturne sur de courtes distances. Lorsqu'il vole durant la journée, il utilise le soleil comme guide et compense le déplacement apparent du soleil avec la progression du jour. Dans le ciel nocturne, ces oiseaux utilisent comme boussole les positions des constellations autour de l'étoile polaire.

De nombreux oiseaux migrateurs ont aussi la capacité de détecter le champ magnétique terrestre et de s'orienter par rapport à lui lorsque les indications fournies par le soleil ou les étoiles ne sont pas disponibles. Dans une cage intérieure fermée, ils essaieront de se déplacer dans la direction géographique correcte, même s'il n'y a pas de repères externes visibles. Cependant, un aimant puissant placé près de la cage peut modifier la direction que les oiseaux essaient de prendre. Des chercheurs ont trouvé de la magnétite, un minéral de fer magnétisé, dans les yeux et la partie supérieure du bec de certains oiseaux, mais on ignore comment ces organes sensoriels fonctionnent.

Lors de sa première migration, un oiseau est guidé de manière innée par des repères célestes (les oiseaux volent surtout la nuit) et par le champ magnétique terrestre. Ces balises donnent les mêmes informations sur la direction générale de la migration, mais lorsque les deux repères sont manipulés expérimentalement pour qu'elles four-



**Figure 54.15** Les déplacements des oiseaux. Les territoires occupés par les goglus des prés se sont récemment étendus à la partie ouest des États-Unis à partir de leur ancien habitat dans le centre du pays. Lorsqu'ils migrent vers le sud en hiver, les oiseaux qui vivent à l'ouest ne volent pas directement vers les sites d'hivernage, mais ils se dirigent d'abord vers le centre et reprennent alors leurs anciennes voies de migration, parcourant une distance beaucoup plus grande que celle qu'ils pourraient franchir par un vol plus direct.



**Figure 54.16** Le comportement migratoire des étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*).

Les aptitudes à naviguer des oiseaux inexpérimentés diffèrent de celles des adultes qui ont déjà parcouru la route de migration. Des étourneaux sansonnets furent capturés en Hollande, à mi-chemin de leur route migratoire complète, qui part des territoires de la Baltique où les oiseaux se reproduisent et qui aboutit dans les îles britanniques où ils hivernent. Les oiseaux capturés furent transportés en Suisse et relâchés. Les oiseaux adultes expérimentés ont compensé leur déplacement et ont rejoint leurs aires d'hivernage habituelles (flèche bleue). Les jeunes oiseaux inexpérimentés ont gardé la même direction de vol et ont ainsi abouti en Espagne (flèches rouges). Ces observations indiquent que des oiseaux inexpérimentés volent par orientation, alors que les oiseaux expérimentés sont capables d'une véritable navigation.

nissent des indications conflictuelles, l'information fournie par les étoiles paraît prédominante sur celle qui est basée sur le magnétisme. Cependant, selon des études récentes, les repères célestes indiquent la direction générale de la migration, alors que les informations magnétiques les conduisent sur une voie migratoire spécifique (par exemple, une réorientation à mi-route). Des expériences sur des étourneaux indiquent que les oiseaux inexpérimentés migrent par orientation, tandis que les oiseaux plus âgés qui ont déjà migré sont capables d'une véritable navigation (figure 54.16).

Nous savons relativement peu de choses sur le mode de navigation des autres animaux. Par exemple, les tortues marines vertes migrent du Brésil jusqu'à l'île de l'Ascension, au milieu de l'Océan Atlantique, où les femelles pondent leurs œufs. Comment font-elles pour trouver cette île minuscule au milieu de l'océan, qu'elles n'ont pas vue, peut-être, depuis 30 ans ? Comment les jeunes tortues qui éclosent sur l'île trouvent-elles leur chemin vers le Brésil ? Celles qui viennent d'éclore utilisent le mouvement des vagues comme guide pour se diriger vers la mer. Certaines tortues marines utilisent le champ magnétique terrestre pour se repérer dans l'Atlantique nord, mais la migration des tortues marines reste largement un mystère.

## Synthèse 54.7

Une migration est le déplacement d'une population à longue distance, souvent de manière cyclique. S'orienter, c'est suivre un cap ou une direction ; naviguer implique d'établir un cap ou une direction sur base d'une sorte de carte ou de mémoire. De nombreuses espèces utilisent la navigation céleste, mais lorsque ces indications sont absentes, elles peuvent aussi se guider sur un champ magnétique. La précision d'une migration animale reste un mystère pour de nombreuses espèces.

- Des animaux aussi différents que des papillons et des oiseaux migrent sur de longues distances. Vous attendez-vous à ce qu'ils utilisent des systèmes de navigation différents ? Pourquoi ou pourquoi pas ?

## 54.8 Communication animale

### Objectifs

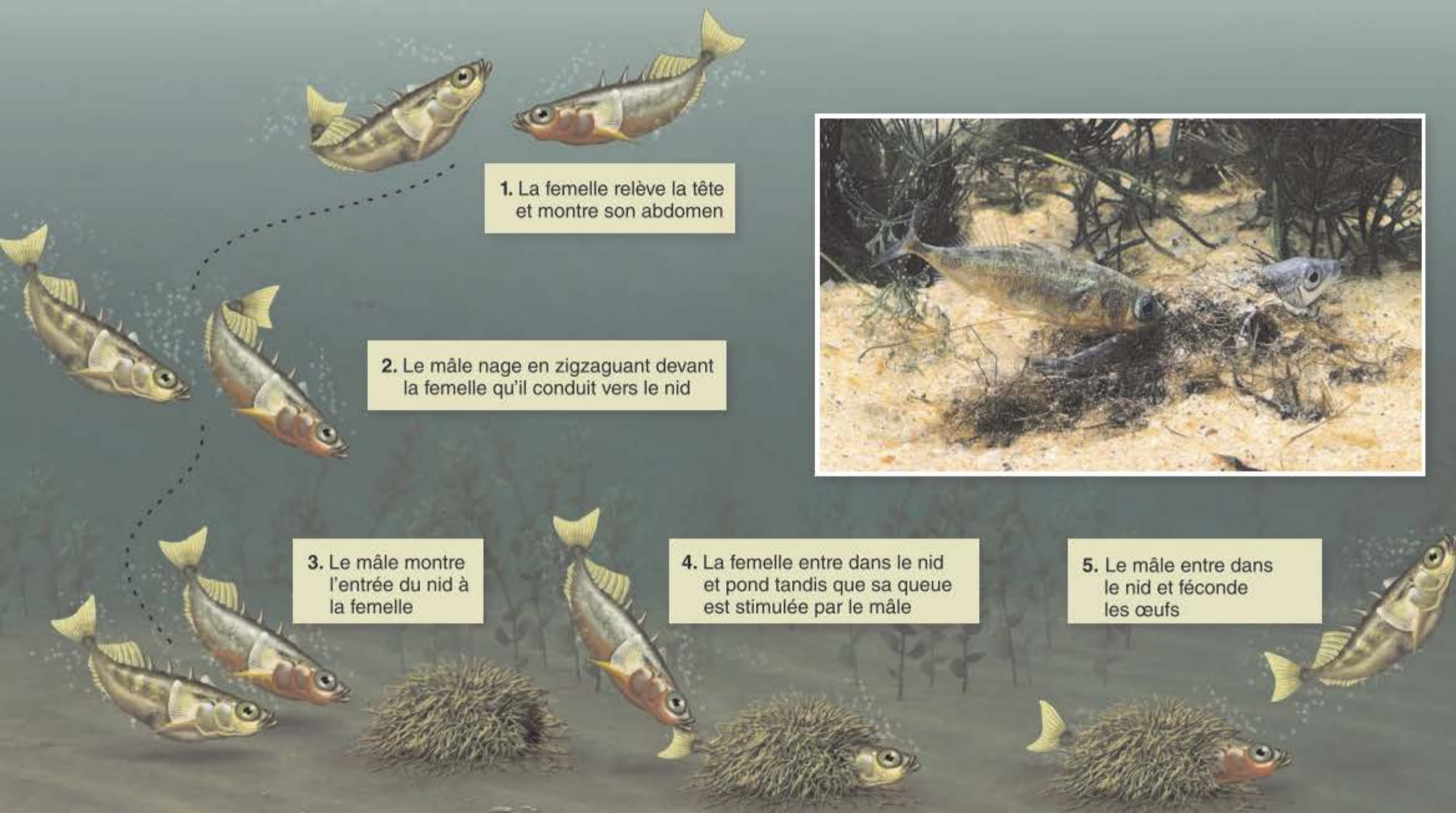
1. Expliquer la nature des signaux utilisés dans l'attraction des partenaires sexuels.
2. Expliquer le rôle de la parade nuptiale dans l'isolement reproducteur.
3. Décrire comment les abeilles transmettent des informations à propos de la localisation d'une nouvelle source de nourriture.

La communication est essentielle pour la reconnaissance au sein des espèces, pour l'isolement reproducteur ainsi que pour les interactions nécessaires au comportement social. La recherche sur le comportement porte en grande partie sur la nature des signaux de communication ainsi que sur leur mode de production et de réception ; elle tente également d'identifier leurs rôles écologiques et leurs origines évolutives. La communication implique plusieurs types de signalisation : visuels, acoustiques, chimiques, électriques et vibratoires.

### L'efficacité de la reproduction dépend du caractère approprié des signaux et des réactions

Au cours de la parade nuptiale, les animaux produisent des signaux pour communiquer avec un partenaire potentiel et avec d'autres membres de leur propre sexe. Une réaction en chaîne s'établit parfois, au cours de laquelle le comportement d'un mâle déclenche à son tour un comportement chez la femelle, aboutissant à l'accouplement (figure 54.17). Ces signaux sont habituellement hautement spécifiques de l'espèce. De nombreuses études sur la communication ont nécessité la conception d'expériences visant à identifier lesquels des principaux stimulus, que ce soit l'apparence visuelle, les sons ou les odeurs, transmettent l'information sur la nature des signaux produits par celui qui les émet. Une étude classique a porté sur la défense territoriale et la parade nuptiale de l'épinoche (figure 54.18).

**Figure 54.17** Une chaîne stimulus-réponse. La parade nuptiale de l'épinoche consiste en une suite de comportements menant à la fécondation des ovules.



## RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

**Hypothèse :** le ventre rouge de l'épinoche mâle est le facteur stimulant qui déclenche une réaction agressive par un mâle occupant un territoire.

**Prédiction :** des modèles de couleur rouge déclencheront une attaque par un mâle occupant le territoire.

**Test :** construire des modèles en plastique, dont certains ressemblent fidèlement à une épinoche mâle, mais dont le ventre n'est pas coloré en rouge ; construire d'autres modèles de poissons qui varient dans leur apparence, mais ont un ventre rouge ; exposer un mâle territorial à un modèle à la fois et enregistrer le nombre d'attaques.



**Résultat :** les modèles réalistes sans ventre rouge ne déclenchent aucune réaction ; les modèles de forme étrange déclenchent une crise s'ils ont un ventre rouge, même s'ils ressemblent peu à un poisson.

**Conclusion :** le ventre rouge d'une épinoche mâle est le stimulus qui déclenche le comportement agressif.

**Expériences supplémentaires :** comment pourriez-vous déterminer si la couleur d'une épinoche mâle est un déclencheur de comportement agressif ? Comment savoir si le son peut être important ? Pouvez-vous déterminer si les stimulus ont des effets additifs ? Comment ? Pourquoi pensez-vous que la couleur rouge est importante dans la défense territoriale ? Pourrait-elle constituer un caractère sexuel secondaire ? Quelles informations la couleur rouge pourrait

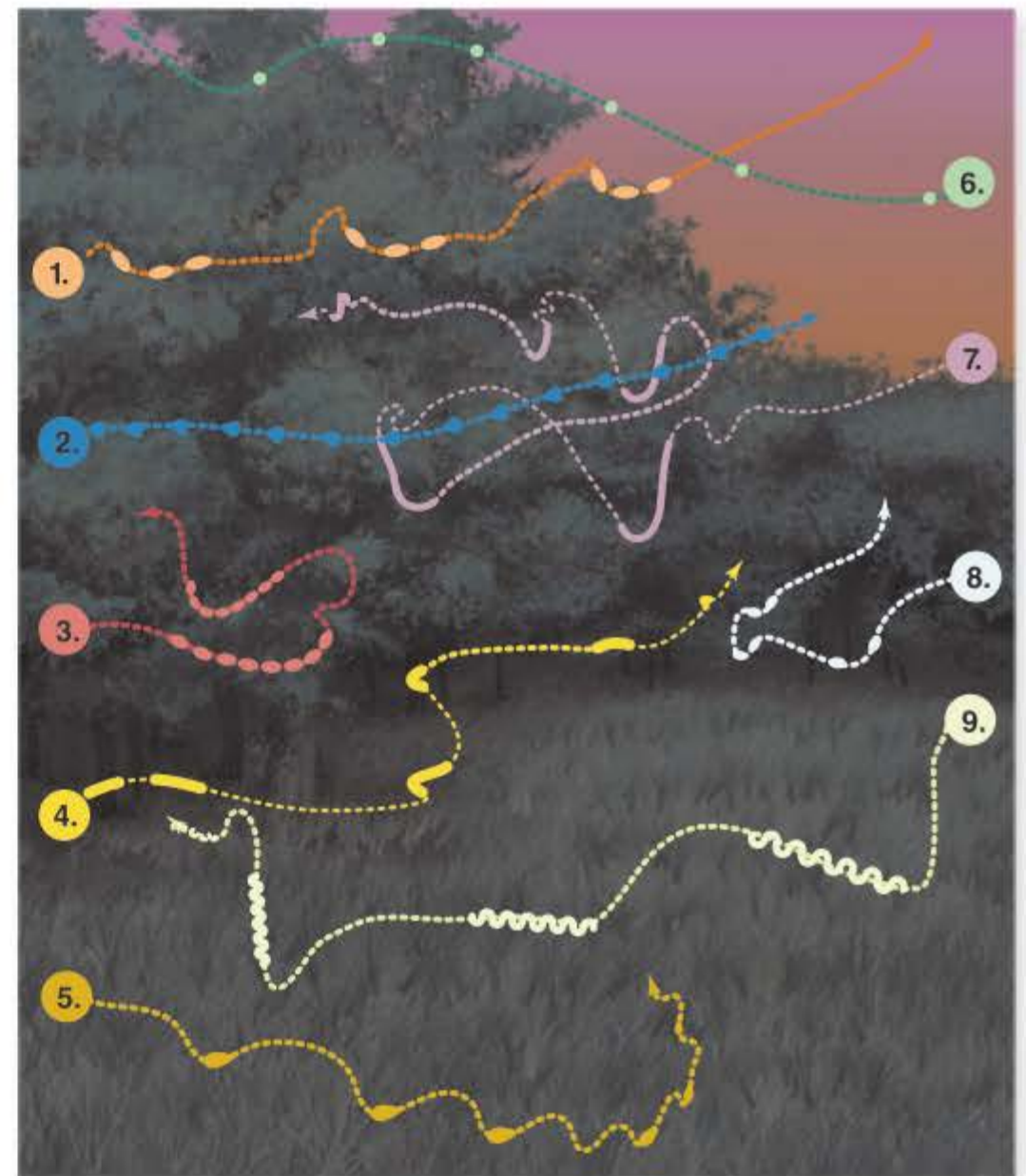
**Figure 54.18** Un stimulus important chez l'épinoche.

### Trouver un partenaire : communiquer l'information sur l'identité de l'espèce

Les signaux de la parade nuptiale limitent souvent la communication aux membres de la même espèce et jouent ainsi un rôle clé dans l'isolement reproducteur (voir chapitre 22). Les éclairs lumineux des lucioles (qui sont des coléoptères) sont des signaux spécifiques d'espèces. Les femelles reconnaissent les mâles congénères par l'aspect des signaux lumineux qu'ils émettent (figure 54.19), et les mâles reconnaissent les femelles congénères par les signaux qu'elles émettent en retour. Cette séquence de réponses réciproques assure un contrôle continu de l'identité d'espèce des partenaires potentiels.

Les phéromones, des messagers chimiques utilisés pour la communication entre individus de la même espèce, servent d'agents attractifs sexuels chez de nombreux animaux. Les vers à soie femelles (*Bombyx mori*) ont une glande associée au système reproducteur qui sécrète une phéromone sexuelle appelée bombykol. Les antennes du mâle contiennent de nombreux récepteurs sensoriels spécifiques du bombykol. Dans certaines espèces de papillons de nuit, les mâles peuvent détecter de très faibles concentrations de phéromone sexuelle et localiser des femelles qui se trouvent à une distance de 7 km. !

De nombreux insectes, amphibiens et oiseaux produisent des signaux acoustiques spécifiques de l'espèce pour attirer un partenaire. Les mâles des grenouilles taureaux appellent en gonflant d'air et en déchargeant leur sac vocal, situé sous leur mâchoire inférieure. Les femelles peuvent distinguer un appel d'un mâle congénère d'un appel d'autres grenouilles occupant le même habitat et appelant en même



**Figure 54.19** Le feu d'artifice des lucioles. La bioluminescence produite par ces coléoptères lampyrides est spécifique de l'espèce et sert de mécanisme comportemental pour l'isolement reproductif. Chaque chiffre désigne un aspect particulier des signaux lumineux émis par des mâles d'espèces différentes.

temps. Comme mentionné à la section 54.1, des oiseaux mâles chantent pour avertir de leur présence et attirer des femelles. Dans de nombreuses espèces, des variations dans le chant des mâles les identifient individuellement. Dans ces espèces, le chant est spécifique d'un individu aussi bien que de l'espèce.

Les vibrations, comme les signaux auditifs, constituent une forme de communication mécanique utilisée par des insectes, des amphibiens et d'autres animaux. Par exemple, comme nous l'avons vu au chapitre 22, les chrysopes distinguent une espèce d'une autre par le type de vibrations qu'ils génèrent en frottant leur abdomen contre une branche d'arbre (voir figure 22.4).

Les différents types de parade nuptiale jouent un rôle important dans la sélection sexuelle, ce dont il sera question à la section 54.10.

### La communication permet des échanges d'informations parmi les membres d'un groupe

De nombreux insectes, poissons, oiseaux et mammifères vivent en groupes sociaux au sein desquels l'information circule entre membres du groupe. Par exemple, certains individus dans des sociétés animales servent de « sentinelles » attentives à tout danger. Lorsqu'un prédateur apparaît, ils lancent un cri d'alarme, et les membres du groupe réagissent en cherchant un abri (figure 54.20). Des insectes sociaux, comme les fourmis et les abeilles, produisent des phéromones d'alarme qui déclenchent un comportement agressif. Les fourmis déposent également



**Figure 54.20** Cri d'alarme poussé par un chien de prairie à queue noire (*Cynomys ludovicianus*). Quant un chien de prairie voit un prédateur, il se met debout sur ses pattes arrière et pousse un cri d'alarme, ce qui permet à ses congénères de se réfugier dans leur terrier.

des phéromones de piste entre le nid et la source de nourriture pour indiquer la voie aux autres membres de la colonie vers la nourriture. Les abeilles communiquent entre elles par des mouvements de danse extrêmement complexes qui dirigent les autres membres de la ruche vers les sources de nectar.

### Le langage de la danse chez les abeilles

L'abeille européenne vit dans des colonies de dizaines milliers d'individus, dont les comportements sont intégrés dans une société coopérative complexe. Les abeilles ouvrières peuvent aller chercher la nourriture à des kilomètres de distance de la ruche, collectant le nectar et le pollen de diverses plantes et butinant d'une espèce végétale à l'autre sur base de la richesse énergétique de la nourriture fournie. Les sources de nourriture exploitées par les abeilles sont souvent distribuées en parcelles, chacune offrant beaucoup plus de nourriture que la quantité transportable par une seule abeille jusqu'à sa ruche. Une colonie est capable d'exploiter les ressources d'une parcelle ; elle sera avertie par les abeilles éclaireuses qui la localisent et communiquent sa localisation à ses compagnes de la ruche en recourant au langage de la danse. Au cours de nombreuses années d'observation, le lauréat du prix Nobel, Karl von Frisch (qui a partagé, en 1973, le prix avec Tinbergen et Lorenz), avec des générations

d'étudiants et de collègues, a réussi à révéler les détails de la communication par le langage de la danse.

Après le retour d'une éclaireuse à la ruche, si elle a découvert un site intéressant, elle exécute un rituel remarquable appelé une danse frétilante face à un rayon de cire vertical dans l'obscurité de la ruche. Le parcours de l'abeille durant la danse ressemble au chiffre huit. Sur la partie droite du parcours (indiquée par des tirets dans la figure 54.21), l'abeille fait vibrer ou frétiler son abdomen tout en produisant une succession de sons. Elle peut s'arrêter par moments pour donner à ses compagnes un échantillon du nectar qu'elle a transporté dans son jabot jusqu'à la ruche. Sa danse est suivie attentivement par les autres abeilles, qui bientôt arrivent à la nouvelle source de nourriture pour contribuer à l'approvisionnement.

K. von Frisch et ses collègues ont effectué des expériences qui ont montré que les autres abeilles utilisent les informations fournies par la danse frétilante pour localiser la source de nourriture. L'abeille éclaireuse indique la direction de l'emplacement de la source de nourriture en représentant l'angle entre la source, la ruche et le soleil comme la déviation de la verticale du parcours rectiligne de la danse exécutée sur le rayon de cire. Ainsi, si l'abeille dansait en se dirigeant directement vers le haut, alors la source serait dans la direction du soleil, mais si la nourriture était à un angle de  $30^\circ$  par rapport à la position du soleil, l'abeille se déplacerait alors vers le haut à un angle de  $30^\circ$  par rapport à la verticale (figure 54.21a). Quant à la distance de la source de nourriture, elle est indiquée par la durée du vol rectiligne. Une expérience ingénieuse conçue pour montrer que les abeilles utilisaient effectivement l'information fournie par la danse a consisté à tromper les abeilles qui ignoraient la localisation de la nourriture et à leur faire interpréter erronément les directions indiquées par la danse de l'abeille éclaireuse. De petits robots imitant des abeilles et contrôlés de manière informatique ont aussi été utilisés pour fournir des informations incorrectes ; ils ont à nouveau démontré que les abeilles suivent les directions indiquées par la danse de leur congénère.

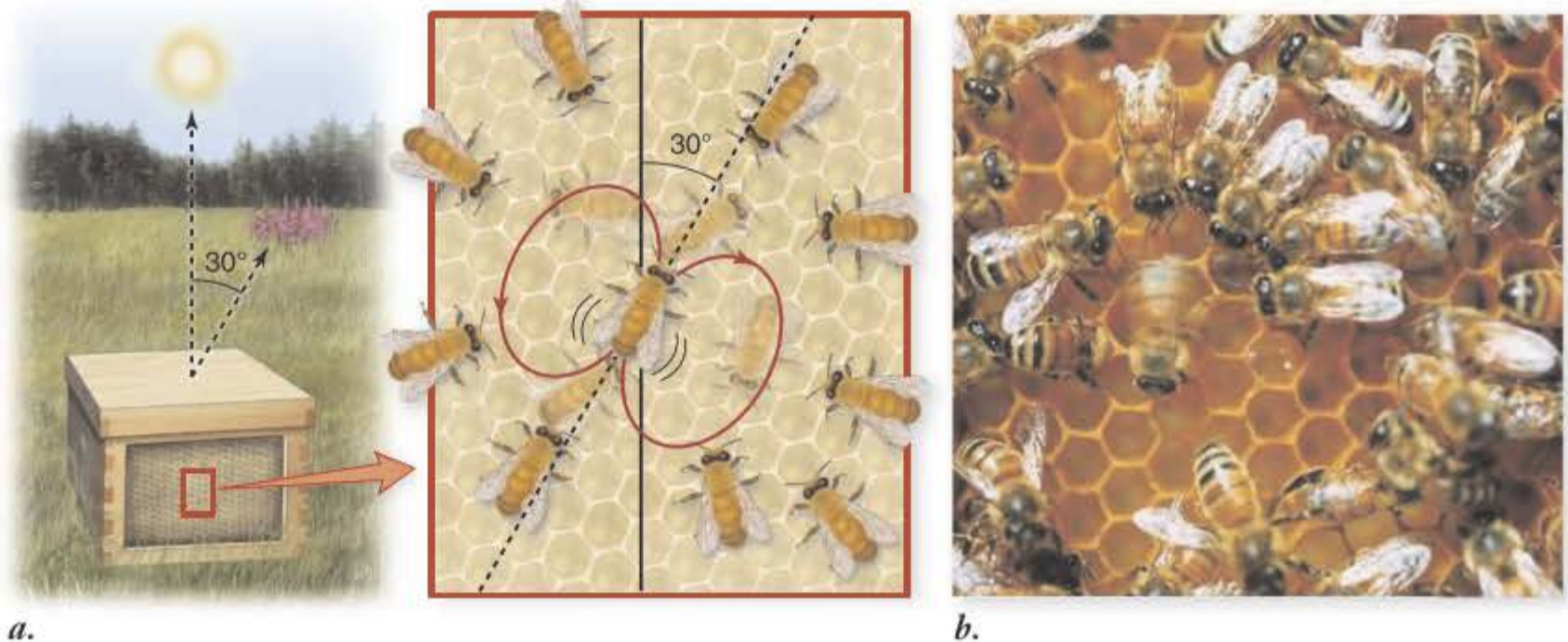
### Le langage des primates non humains et des humains

Les biologistes évolutionnistes ont cherché les origines du langage humain dans les systèmes de communication des singes. Certains primates non humains disposent d'un « vocabulaire » qui permet aux individus de communiquer l'identité de prédateurs particuliers. Les vocalisations des singes verts africains, par exemple, distinguent l'approche d'un aigle, d'un léopard et d'un serpent (figure 54.22).

La complexité du langage humain pourrait à première vue défier toute explication biologique, un examen plus attentif suggère que les différences sont en fait superficielles ; toutes les langues partagent de

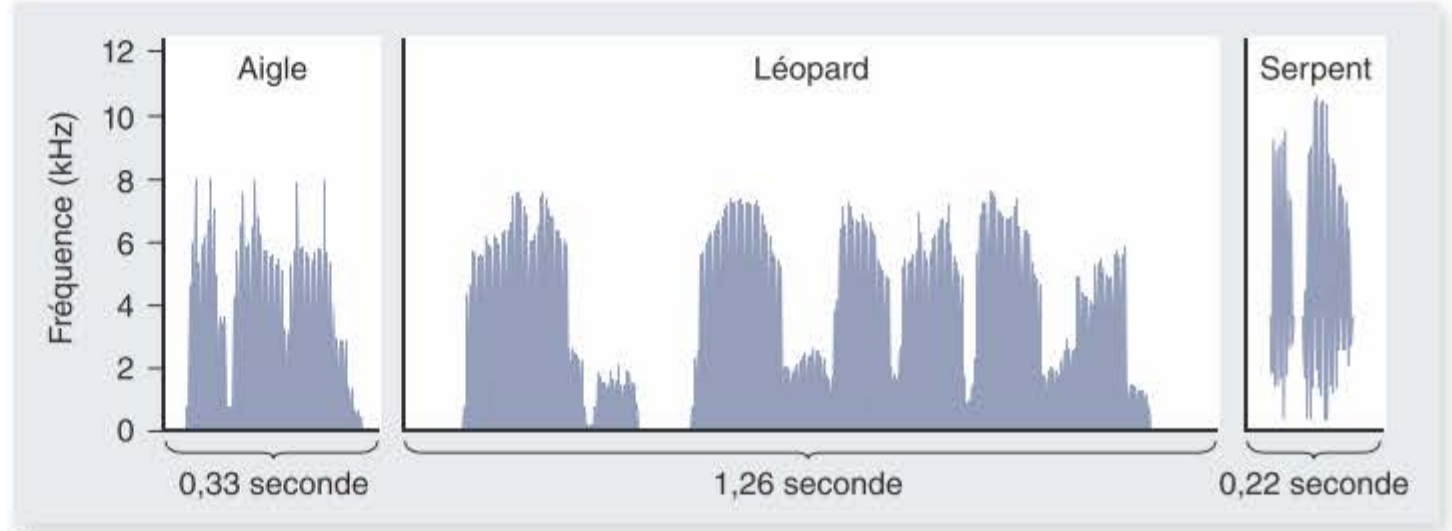
**Figure 54.21** La danse en huit des abeilles (*Apis mellifera*).

**a.** L'angle entre la source de nourriture, le nid et le soleil est représenté par la danse d'une abeille comme l'angle entre la partie droite de la danse et la verticale. La nourriture se trouve à  $30^\circ$  vers la droite du soleil, et la partie droite de la danse de l'abeille sur le rayon de la ruche est de  $30^\circ$  vers la droite de la verticale. **b.** Une abeille éclaireuse danse face à un rayon de cire dans la ruche.





a.



b.

**Figure 54.22 La sémantique chez les primates.** Les singes verts (*Cercopithecus aethiops*) émettent des cris d'alarme différents (a.) lorsque les membres du groupe aperçoivent un aigle, un léopard ou un serpent. b. Chaque cri distinctif suscite un comportement de fuite différent et adapté.

nombreuses similitudes structurelles de base. On estime à 3 000 le nombre de langues, mais elles sont toutes construites à partir de 40 consonnes et voyelles (l'anglais en utilise deux douzaines) que tout être humain, quelle que soit sa culture, peut apprendre. Les chercheurs pensent que ces similitudes reflètent la manière avec laquelle notre cerveau traite les informations abstraites. La découverte de *FoxP2*, le gène du langage, appuie l'idée que le langage humain a une base héréditaire.

### Synthèse 54.8

La communication animale implique la production et la réception de signaux, sous la forme de sons, de produits chimiques ou des mouvements, qui ont principalement une fonction écologique. Les signaux de la parade nuptiale sont très spécifiques de chaque espèce et servent de mécanisme d'isolement reproducteur. Les animaux vivant dans des groupes sociaux, comme les abeilles, peuvent utiliser des systèmes complexes de communication pour échanger des informations sur la nourriture et les prédateurs.

- Deux espèces de papillons utilisent la même phéromone sexuelle pour localiser des partenaires. Expliquez comment ces espèces pourraient néanmoins être isolées sur le plan de la reproduction.

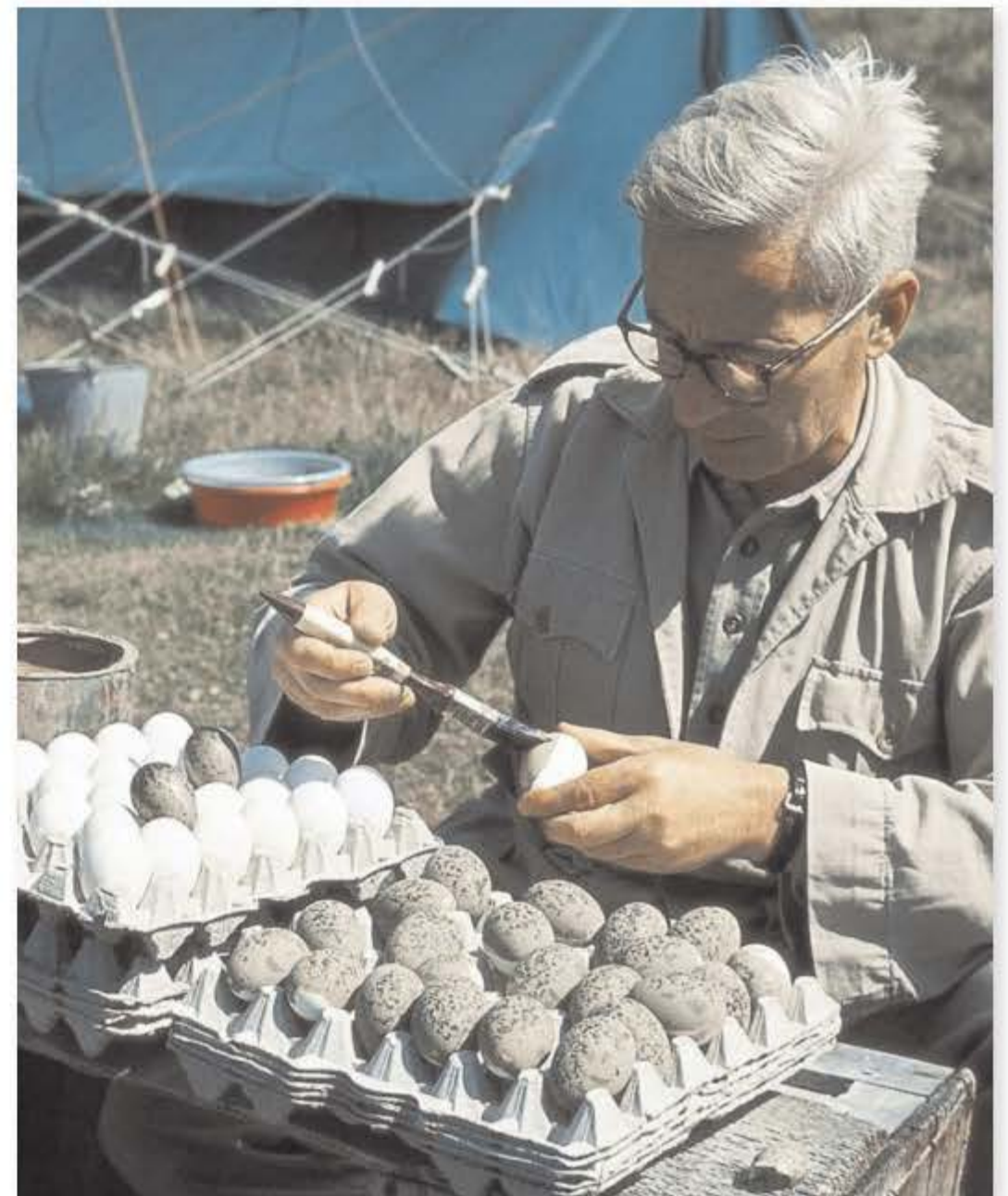
## 54.9 Écologie comportementale

### Objectifs

1. Décrire l'écologie comportementale.
2. Discuter l'analyse économique des comportements.

Niko Tinbergen a été le premier à étudier la fonction adaptative du comportement sur la survie ; c'est-à-dire comment le comportement d'un animal lui permet-il de rester en vie ou de garder en vie sa progéniture ? Par exemple, N. Tinbergen observa qu'après l'éclosion de couvées de mouettes, les parents enlevaient les coquilles du nid. Pour comprendre la raison de ce comportement (causalité ultime), il peignit des œufs de poules pour les rendre semblables aux œufs de mouettes, dont la coloration les

rend peu visibles dans le contexte naturel (figure 54.23). Il distribua alors les œufs de poule camouflés dans le site où les mouettes nichaient. Près de certains des œufs, il plaça des coquilles brisées avec leur intérieur blanc bien visible. À titre de contrôle, il laissa d'autres œufs seuls sans coquilles. Il nota alors quels œufs étaient trouvés plus facilement par les corneilles. Puisque les corneilles pouvaient utiliser l'intérieur blanc des coquilles brisées comme point de repère, elles mangèrent plus d'œufs camouflés situés près des coquilles. Ainsi, N. Tinbergen a conclu que l'élimination des coquilles par les mouettes était un comportement *adaptatif* : il réduit la prédation et augmente ainsi les chances de survie de la progéniture.



**Figure 54.23 La valeur adaptative de la coloration des œufs.** Niko Tinbergen, lauréat du prix Nobel 1973 de physiologie et médecine, a peint des œufs de poules pour qu'ils ressemblent au camouflage brun tacheté des œufs de mouettes. Les œufs ont servi à tester l'hypothèse que les œufs camouflés sont plus difficiles à trouver par les prédateurs et augmentent ainsi les chances de survie des jeunes.

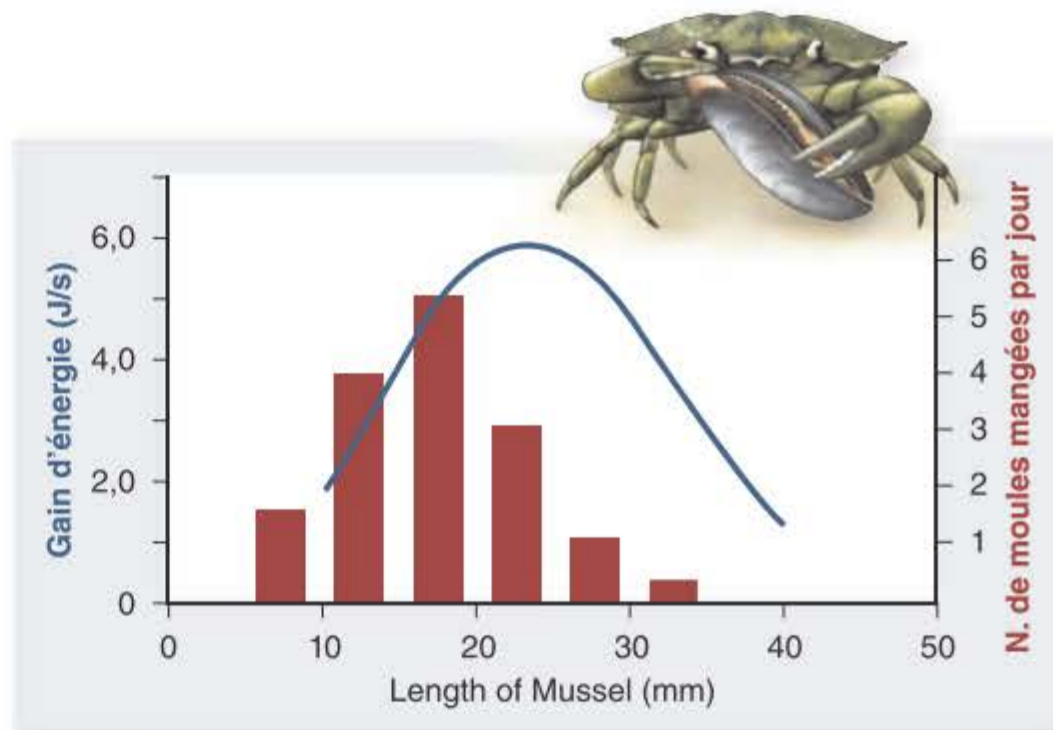
N. Tinbergen figure parmi les fondateurs de l'**écologie comportementale**, l'étude des mécanismes par lesquels la sélection naturelle façonne le comportement. Cette branche de l'écologie examine la signification adaptative du comportement, ou comment le comportement peut favoriser la survie et la reproduction. Les recherches actuelles en écologie comportementale se concentrent sur les mécanismes par lesquels le comportement contribue au succès reproducteur de l'animal ou valeur d'adaptation. Comme nous l'avons vu dans la section 54.3, des différences comportementales parmi des individus résultent souvent de différences génétiques. Donc, la sélection naturelle opérant sur le comportement a la possibilité de produire des changements évolutifs.

En conséquence, l'écologie comportementale cherche à répondre à deux questions. D'abord, le comportement est-il adaptatif ? Bien qu'il soit tentant de présumer que le comportement produit par des individus doit d'une certaine manière représenter une réponse adaptative à l'environnement, ceci n'est pas nécessairement le cas. Comme décrit au chapitre 20, les caractères peuvent évoluer pour de nombreuses raisons autres que la sélection naturelle, comme la dérive génétique, le flux génique ou les conséquences corrélées de la sélection basée sur d'autres caractères. De plus, les caractères peuvent être présents dans une population parce qu'ils ont évolué comme des adaptations du passé, mais qui sont désormais devenues inutiles. Ces possibilités restent vraies pour les caractères comportementaux aussi bien que pour tout autre type de caractère.

Si un caractère est adaptatif, la question devient alors : comment est-il adaptatif ? Bien que le critère ultime soit le succès reproducteur, les écologistes comportementaux s'intéressent aux mécanismes par lesquels un caractère peut conduire à un plus grand succès reproducteur. Augmente-t-il l'apport énergétique et, partant, le nombre de descendants produits ? Améliore-t-il le succès dans l'attraction des partenaires reproducteurs ? Diminue-t-il le risque de prédation ? La tâche de l'écologiste comportemental est de déterminer l'effet du caractère comportemental sur chacune de ces activités et de découvrir alors si l'augmentation, par exemple, de l'efficacité dans la recherche de nourriture, se traduit par une capacité d'adaptation accrue. Les bénéfices et les coûts des comportements, estimés en termes d'énergie ou de progéniture, sont souvent utilisés dans l'analyse de la nature adaptative d'un comportement.

## La quête de nourriture peut influencer directement l'apport énergétique et la valeur adaptative

Un moyen utile de comprendre l'approche de l'écologie comportementale est d'examiner en détail le comportement dans la quête de nourriture. Pour de nombreux animaux, la nourriture peut se présenter sous diverses tailles. Les plus grosses peuvent contenir plus d'énergie, mais peuvent être plus difficiles à capturer et moins abondantes. Par ailleurs, certains types de nourriture peuvent être plus distants que d'autres. Aussi, pour les animaux, chercher la nourriture nécessite un compromis entre le contenu énergétique de la nourriture et le coût à payer pour l'obtenir. L'énergie nette (en calories ou en Joules) acquise en se nourrissant à partir de proies de chaque taille est simplement le contenu énergétique de la proie moins le coût énergétique de la poursuite et des manœuvres connexes. Selon la **théorie des stratégies optimales de quête de nourriture**, la sélection naturelle favorise les individus dont le comportement dans la recherche de nourriture est aussi efficace que possible sur le plan énergétique. En d'autres mots, les animaux tendent à se nourrir à partir de proies qui maximisent leur prise d'énergie par unité de temps de recherche de nourriture.



**Figure 54.24 Le régime alimentaire idéal.** Le crabe vert choisit ses proies sur base d'un gain énergétique optimal. La courbe décrit le gain énergétique net (énergie obtenue moins énergie dépensée) fourni par une alimentation basée sur l'ingestion de moules de différentes tailles. Les colonnes du graphique représentent les nombres de moules de chaque taille dans le régime du crabe. L'animal a tendance à manger surtout les moules dont la taille lui assure un gain énergétique net optimal.



**Question** Quels sont les facteurs qui pourraient expliquer le léger décalage du pic de la longueur des moules (colonnes) par rapport à la longueur optimale pour un bénéfice énergétique maximal ?

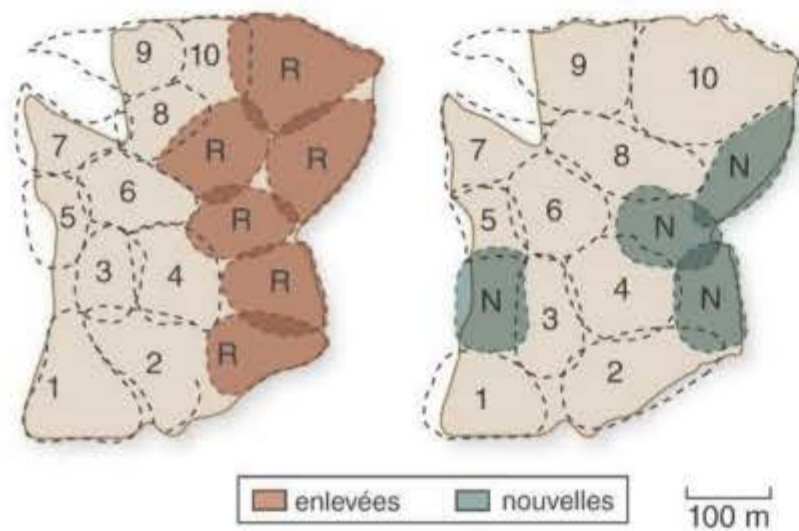


**Analyse de données** Supposons qu'un raton laveur se nourrisse pendant 10 heures par jour. Il peut soit chercher des grenouilles dans un ruisseau ou des insectes dans la boue. Il faut en moyenne 30 minutes pour trouver une grenouille, mais seulement 12 minutes pour trouver un grillon. Le raton laveur obtient 10 joules d'énergie en mangeant une grenouille et 2 joules pour chaque cricket. Où le raton laveur devrait-il chercher sa nourriture : dans le ruisseau ou la boue ?

En réalité, il faut aussi inclure le temps qu'il faut pour capturer et manger des proies (appelé « temps de traitement », ainsi que le temps qu'il faut pour les trouver). Supposons qu'il faille 15 minutes pour maîtriser et ingérer chaque grenouille, par opposition à 3 minutes pour chaque cricket. Est-ce que cela change votre réponse ?

Plusieurs études ont démontré que les prédateurs préfèrent les proies qui optimisent leur bénéfice énergétique. Les crabes verts ou crabes enragés (*Carcinus maenas*), par exemple, ont tendance à se nourrir surtout de moules de taille intermédiaire, qui fournissent le plus grand rendement énergétique ; les moules plus grandes fournissent plus d'énergie, mais pour les ouvrir, le crabe doit en dépenser davantage (figure 54.24).

On suppose que la sélection naturelle favorisera la stratégie optimale dans la quête de nourriture, celle qui optimise l'acquisition d'énergie, dans la mesure où ce gain énergétique augmente le pouvoir reproducteur. Chez l'écureuil spermophile du Columbia (*Spermophilus columbianus*) et le pinson diamant mandarin en captivité (*Taeniopygia guttata*), il existe une relation directe entre l'apport énergétique net et le nombre de descendants ; de même, le succès reproducteur des araignées orbitales est lié à la quantité de proies qu'elles peuvent capturer.



**Figure 54.25 La compétition pour l'espace.** La surface d'un territoire chez les oiseaux est ajustée en fonction du nombre de compétiteurs. Lorsque six paires de mésanges charbonnières (*Parus major*) furent enlevées de leur territoire (indiqué par R dans la figure de gauche), ces territoires furent envahis par d'autres oiseaux de la zone et par quatre nouvelles paires (indiquées par N dans la figure de droite). Les nombres correspondent aux oiseaux présents avant et après.

Cependant, les animaux ont d'autres besoins que l'énergie, et parfois ces besoins sont conflictuels. Un choix évident est d'éviter les prédateurs. Souvent, le comportement qui maximise le gain d'énergie n'est pas celui qui minimise le risque de la prédation. Aussi, la stratégie qui optimise l'aptitude peut souvent refléter un compromis entre l'obtention d'un maximum d'énergie tout en réduisant au mieux le risque d'être mangé. Il n'est donc pas surprenant, comme l'ont montré de nombreuses études que, dans une grande variété d'espèces, les animaux modifient leur stratégie alimentaire lorsque les prédateurs sont présents, par exemple, en devenant moins actifs, en passant plus de temps à surveiller les prédateurs ou en restant plus près du couvert. Dès lors, dans la quête de nourriture, des compromis, dans ce cas-ci concilier la vigilance et l'alimentation, doivent être trouvés.

Dans la théorie de la quête de nourriture optimale, on présume que l'aptitude à maximiser l'apport énergétique résulte de la sélection naturelle et doit donc avoir une base génétique. Par exemple, les femelles de l'oiseau, diamant mandarin (*Poephila guttata*), qui ont particulièrement réussi à maximiser leur gain net d'énergie tendaient également à produire une progéniture nombreuse. Dans cette étude, la même constatation a été faite, même quand les oisillons avaient été écartés de leur mère avant qu'ils ne soient capables de quitter le nid. Cette corrélation suggère que la stratégie alimentaire a une composante génétique. Des études sur d'autres espèces ont montré que l'âge, l'expérience et l'ap-



**Figure 54.26 Le bénéfice de la territorialité.** Les souimangas, que l'on trouve en Afrique et qui ressemblent écologiquement aux colibris du Nouveau Monde, augmentent leurs possibilités d'approvisionnement en nectar en empêchant leurs congénères d'accéder aux fleurs.

prentissage contribuaient également de manière considérable à l'efficacité de la quête de nourriture.

## Un comportement territorial s'acquiert dans la mesure où les bénéfices de tenir un territoire excède les coûts

Au cours de leurs activités, les animaux se déplacent souvent sur une zone étendue, leur espace vital. Dans de nombreuses espèces, les espaces vitaux de plusieurs individus se superposent dans le temps ou dans l'espace, mais chaque individu défend une partie de son espace vital et de ses ressources en s'en réservant l'exclusivité. Ce comportement, est appelé **territorialité** (figure 54.25).

La caractéristique définissant le comportement territorial est la défense contre l'intrusion et l'utilisation des ressources par d'autres individus. Les territoires sont défendus par des démonstrations avertissant qu'ils sont occupés et par des manifestations d'agressivité. Sur son perchoir, un oiseau chante au milieu d'un territoire afin d'éviter qu'un congénère du voisinage ne s'en empare. Si le chant ne suffit pas à décourager l'intrus, l'occupant du territoire peut attaquer et essayer de le mettre dehors. Cependant, la défense territoriale a un coût. Chanter est coûteux sur le plan énergétique et une attaque peut entraîner des blessures. De plus, un avertissement transmis par un chant et des démonstrations visuelles peuvent attirer un prédateur.

Pourquoi un animal supporte-t-il le coût de la défense de son territoire ? Les bénéfices énergétiques de la territorialité peuvent prendre la forme d'une ingestion accrue de nourriture due à un usage exclusif des ressources, d'un accès à des partenaires ou d'un recours à un abri protecteur des prédateurs. Des études d'oiseaux se nourrissant de nectar comme les colibris et les souimangas fournissent un exemple (figure 54.26). Un oiseau tire bénéfice de l'usage exclusif d'un massif de fleurs puisqu'il peut prélever efficacement le nectar qu'elles produisent. Toutefois, pour garder cette exclusivité, l'oiseau doit interdire à ses congénères d'accéder aux fleurs, mais le bénéfice de l'exclusivité ne dépasse le coût occasionné par la défense que dans certaines conditions.

Les souimangas, par exemple, dépensent plus de 3 000 calories par heure à chasser les envahisseurs d'un territoire. Le rapport coût/bénéfice de la défense d'un territoire dépend de la quantité de nectar dans les fleurs et de l'efficacité avec laquelle l'oiseau peut le prélever. Par exemple, si les fleurs sont très rares ou le taux de nectar très bas, un oiseau se nourrissant de nectar peut ne pas gagner assez d'énergie pour contrebalancer l'énergie dépensée pour la défense. Dans ces circonstances, la territorialité n'est pas avantageuse. De même, si les fleurs sont très abondantes, un oiseau peut facilement satisfaire ses besoins énergétiques journaliers sans défendre son territoire et ajouter le coût d'une défense. D'un point de vue énergétique, la défense de ressources abondantes ne justifie pas le coût. La territorialité ne se manifestera donc que lorsque la disponibilité de fleurs et la production de nectar se situent à un niveau intermédiaire, quand les bénéfices d'une défense excèdent les coûts.

Pour les mâles de nombreuses espèces, l'accès exclusif aux femelles détermine, plus que l'accès à la nourriture, l'importance de la surface du territoire à défendre. Chez certains lézards, par exemple, les mâles maintiennent, durant la saison de reproduction, de vastes territoires qu'ils défendent vigoureusement. Ces territoires recouvrent ceux de plusieurs femelles et sont beaucoup plus vastes que ceux qui sont requis pour fournir de la nourriture en suffisance. En dehors de la saison de reproduction, par contre, la taille du territoire des mâles diminue fortement, ainsi que leur comportement agressif dans la défense de ce territoire.

## Synthèse 54.9

L'écologie comportementale est l'étude de l'impact du comportement sur la capacité d'adaptation ; c'est estimer dans quelle mesure il influence la survie et le succès reproducteur. Une approche économique permet d'évaluer les bénéfices et les coûts énergétiques d'un comportement ; on assume que, par un comportement déterminé, les animaux gagnent plus qu'ils ne dépensent, ce qui améliore leur capacité d'adaptation. De cette façon, on peut analyser les comportements dans la quête de nourriture et la défense d'un territoire. Outre les gains d'énergie, des considérations telles qu'éviter les prédateurs important également pour la capacité d'adaptation.

- Le drépanis d'Hawaï, un oiseau se nourrissant de nectar, ne défend pas les fleurs qui sont soit rares soit très abondantes. Pourquoi ?

## 54.10 Stratégies de reproduction et sélection sexuelle

### Objectifs

1. Expliquer ce qu'est l'investissement parental et comment il intervient dans le choix du partenaire.
2. Décrire comment la sélection sexuelle conduit à l'évolution des caractères sexuels secondaires.
3. Expliquer pourquoi certaines espèces sont en général monogames et d'autres polygames.

Durant la saison de reproduction, les animaux prennent des « décisions » vitales dans le choix de leur partenaire ; combien en auront-ils et combien de temps et d'énergie à consacrer à élever la progéniture ? Toutes ces décisions font partie de la **stratégie de reproduction** d'un animal, un ensemble de comportements acquis probablement pour maximiser le succès de la reproduction. Les coûts énergétiques de la reproduction paraissent avoir joué un rôle critique dans les différences de comportement entre mâles et femelles. Des facteurs écologiques comme la distribution dans l'environnement des ressources alimentaires, des sites de nidation et des membres du sexe opposé, ainsi d'ailleurs que les maladies, sont importants pour l'évolution des décisions en matière de reproduction.

### Les sexes ont souvent des stratégies reproductrices différentes

Les mâles et les femelles ont l'objectif commun d'améliorer la quantité et la qualité de la progéniture qu'ils produisent, mais habituellement ils diffèrent dans leurs efforts de maximiser la capacité adaptative. Une telle différence dans le comportement reproducteur est clairement observée dans le choix du partenaire. Darwin fut le premier à constater qu'en général les femelles ne s'accouplent pas avec le premier mâle qu'elles rencontrent, mais semblent évaluer ses qualités et décident alors si elles s'accouplent ou non. Les paonnes préfèrent les mâles qui ont plus d'ocelles sur leurs étonnantes plumes de queue (figure 54.27b, c). De même, la préférence des grenouilles femelles va aux mâles qui émettent des appels acoustiquement plus complexes, apparemment, plus attractifs. Ce choix du partenaire a depuis lors été décrit chez de nombreuses espèces d'invertébrés et de vertébrés.

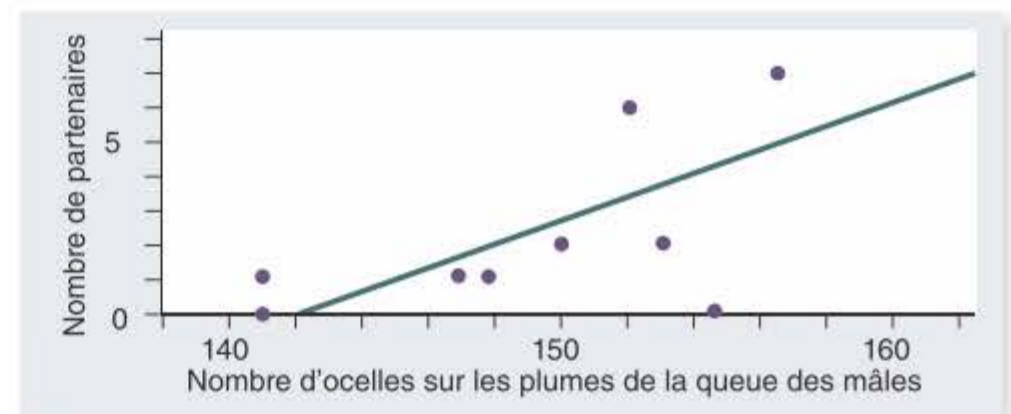
Le choix du partenaire par les mâles est beaucoup plus rare. Quelle en est la raison ? On peut interpréter la plupart des différences dans la stratégie de reproduction entre les sexes en comparant les investissements parentaux respectifs des mâles et des femelles. Par **investissement parental**, on entend la contribution de chaque sexe à la production



a.



b.

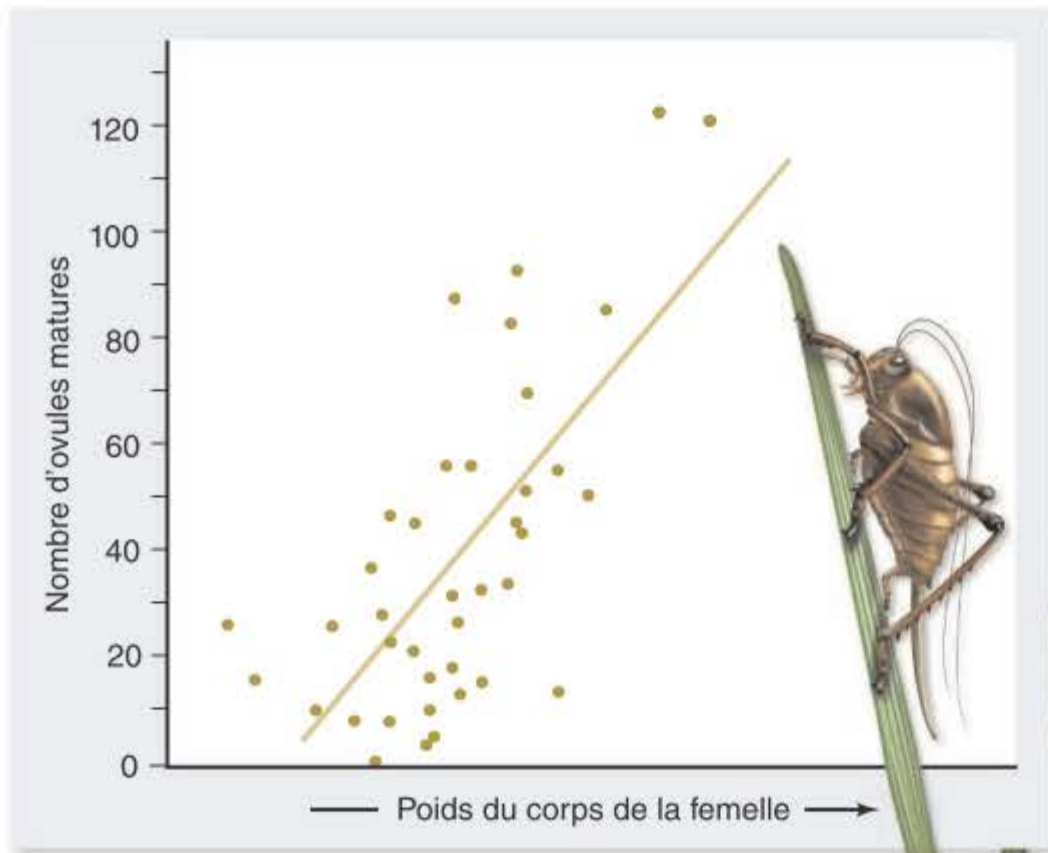


c.

**Figure 54.27 Produits de la sélection sexuelle.** Attirer des partenaires par de longues plumes est fréquent chez les espèces d'oiseaux comme (a.) l'oiseau africain appelé veuve nigérienne (*Vidua interjecta*) et (b.) le paon, qui montrent un dimorphisme sexuel prononcé. c. Les paonnes préfèrent s'accoupler avec des mâles dont les plumes de la queue comportent un plus grand nombre d'ocelles.

**?** **Question** Pourquoi les femelles préfèrent-elles les mâles dont les plumes comportent plus d'ocelles ?

**Analyse de données** Supposez qu'un mâle soit porteur de 155 ocelles. À votre avis, avec combien de femelles pourra-t-il s'accoupler ? Si vous aviez plusieurs mâles avec 155 ocelles, pensez-vous que tous s'accoupleraient avec le même nombre de femelles ?



**Figure 54.28** L'avantage du choix du partenaire par le mâle. Les mâles des sauterelles mormones (*Anabrus simplex*) choisissent des femelles plus lourdes comme partenaires et ces femelles plus grandes ont plus d'ovules. Ainsi, la sélection du partenaire par les mâles augmente la valeur adaptative.

**?** **Question** Existe-t-il un bénéfice pour les femelles de s'accoupler à des mâles de grande taille?

de la progéniture et aux soins qu'elle nécessite ; c'est, en fait, une estimation de l'énergie dépensée par les mâles et les femelles dans chaque événement reproducteur.

De nombreuses études ont montré que l'investissement parental des femelles est en général plus important, ne fût-ce que par le plus grand volume des ovules comparé à celui des spermatozoïdes, 195 000 fois chez les humains ! Les ovules contiennent des protéines et des lipides dans le vitellus et d'autres nutriments pour le futur embryon, alors que les spermatozoïdes ne sont pas beaucoup plus que de l'ADN mobile. De plus, dans certains groupes d'animaux (par exemple, les mammifères), les femelles sont responsables de la gestation et de la lactation, des fonctions reproductrices coûteuses qu'elles seules peuvent assumer.

La conséquence de telles disparités dans l'investissement parental est que les sexes devraient être confrontés à des pressions sélectives très différentes. Puisque tout événement reproducteur simple est relativement peu coûteux pour les mâles, le meilleur moyen pour eux d'augmenter leur aptitude est de s'accoupler avec autant de femelles que possible, l'aptitude des mâles étant rarement limitée par la quantité de spermatozoïdes qu'ils peuvent produire. Par contre, chaque événement reproductif pour les femelles est beaucoup plus coûteux, et le nombre d'ovules qui peuvent être produits limite souvent le succès reproducteur. Pour cette raison, une femelle sera incitée à être sélective et essaiera de trouver le mâle qui procurera le plus grand bénéfice à sa progéniture et donc à sa capacité d'adaptation.

Ces conclusions ne tiennent que pour autant que l'investissement reproducteur de la femelle soit plus grand que celui des mâles. Dans les espèces où les soins sont assurés par les deux parents, les mâles contribuent de manière égale au coût d'élever les jeunes ; dans ce cas, le choix du partenaire devrait être assumé de manière plus égale par les deux sexes.

Dans certains cas, c'est le mâle qui investit plus que la femelle. Par exemple, au cours de l'accouplement, les sauterelles mormones mâles transfèrent à la femelle, un spermatofore qui est riche en protéines et qui représente près de 30 % du poids corporel du mâle. Comme on pouvait s'y attendre dans ce cas, ce sont les femelles qui entrent en compétition les unes avec les autres pour avoir accès aux mâles, qui peuvent alors choisir leur partenaire. De fait, les mâles agissent de manière sélective en préférant les femelles les plus lourdes ; celles-ci ont plus d'ovules, ce qui explique l'avantage sélectif de cette stratégie ; les mâles qui choisissent ces femelles aux ovules abondants seront plus prolifiques (figure 54.28).

Dans diverses espèces, notamment les hippocampes et plusieurs espèces d'oiseaux et d'insectes, les mâles prennent soin des œufs et des jeunes. Comme chez les sauterelles mormones, ce sont les mâles qui, en général, choisissent, alors que les femelles se disputent les mâles.

## Le choix du partenaire passe par la compétition et la sélection

Comme décrit au chapitre 20, le succès reproducteur d'un individu est déterminé par plusieurs facteurs : sa durée de vie, la fréquence de ses accouplements et le nombre de descendants produits par accouplement. Le deuxième de ces facteurs, la compétition pour les opportunités d'accouplement, a été appelé **sélection sexuelle**. D'aucuns considèrent que la sélection sexuelle est distincte de la sélection naturelle, mais d'autres la voient comme un des mécanismes par lesquels la sélection naturelle agit, c'est-à-dire une des nombreuses manières par lesquelles les organismes peuvent augmenter leur capacité d'adaptation.

La sélection sexuelle implique à la fois la **sélection intrasexuelle**, ou les interactions entre les membres d'un même sexe, « la puissance de vaincre dans les combats entre mâles », comme Darwin le disait, et la **sélection intersexuelle**, essentiellement le choix du partenaire, « la puissance du charme ». La sélection sexuelle conduit à l'évolution de structures utilisées dans les combats entre mâles, comme la ramure des cerfs et les cornes du bélier, ainsi que les ornements qui servent à « persuader » les membres du sexe opposé de s'accoupler, comme les longues plumes de la queue et un plumage chatoyant (figure 54.27a, b) ; ce que l'on appelle les **caractères sexuels secondaires**.



**Figure 54.29** Polygynie chez les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*). Les mâles chez les éléphants de mer se battent entre eux pour la possession d'un territoire. Seuls les mâles les plus grands peuvent garder un territoire, sur lequel vivent de nombreuses femelles.

La sélection favorise fortement tout caractère qui confère une plus grande aptitude à dépasser un compétiteur. Si la dominance est importante, comme dans les espèces territoriales, une plus grande taille est un avantage évident. Les mâles peuvent ainsi être beaucoup plus grands que les femelles ; de telles différences sont appelées **dimorphisme sexuel**. Dans d'autres espèces, les mâles ont acquis des structures servant au combat, comme des cornes, des bois et de longues dents canines ; celles-ci sont souvent plus grandes chez les mâles en raison de l'avantage qu'ils procurent dans la compétition intrasexuelle.

Si une femelle s'accouple avec plusieurs mâles, une **compétition spermatique** peut survenir entre les spermatozoïdes d'origine différente. Ce type de compétition, qui survient après la copulation, a conduit au développement d'organes de déplacement des spermatozoïdes ; ils servent à éliminer ceux qui proviennent d'un accouplement antérieur. Des testicules plus volumineux permettent de produire plus de spermatozoïdes et d'en éjaculer davantage à chaque coït. Dans certaines espèces, par exemple le mulot sylvestre, les spermatozoïdes s'agglutinent pour progresser plus vite. Ces traits augmentent la probabilité de féconder un ovule.

### La sélection intrasexuelle

Dans de nombreuses espèces, des individus d'un sexe donné, habituellement les mâles, entrent en compétition les uns avec les autres afin de pouvoir s'accoupler. Ces compétitions peuvent se manifester par l'appropriation d'un territoire dans lequel les femelles mettent bas et nourrissent les jeunes. Quelques mâles vainqueurs peuvent se livrer à un nombre considérable de copulations, alors que la plupart des autres ne s'accouplent pas du tout. Chez les éléphants de mer, les mâles contrôlent des territoires sur les plages où la reproduction a lieu, et quelques mâles dominants fécondent la plupart des femelles (figure 54.30). Sur une plage, par exemple, huit mâles fécondent 348 femelles, tandis que les autres mâles s'accouplent rarement ou pas du tout.

### La sélection intersexuelle

La sélection intersexuelle concerne le choix actif d'un partenaire. Cette sélection a des avantages directs et indirects.

**Les bénéfices directs du choix du partenaire.** Dans certains cas, les bénéfices du choix du partenaire sont évidents. Si les mâles participent aux soins à prodiguer aux jeunes, les femelles auront tout avantage à choisir un mâle qui se montrera le plus attentionné ; meilleur sera le père, plus nombreuse sera la progéniture que la femelle pourra élever. Dans d'autres espèces, les mâles ne contribuent pas aux soins, mais protègent le territoire qui procure la nourriture, les sites de nidification et un refuge contre les prédateurs. Chez les cerfs roux, les mâles qui détiennent des territoires avec la plus haute qualité de graminées s'accouplent avec la plupart des femelles. Dans ce cas en effet, la femelle tire

un avantage direct d'être fécondée par le propriétaire d'un territoire qui lui procure une nourriture de qualité.

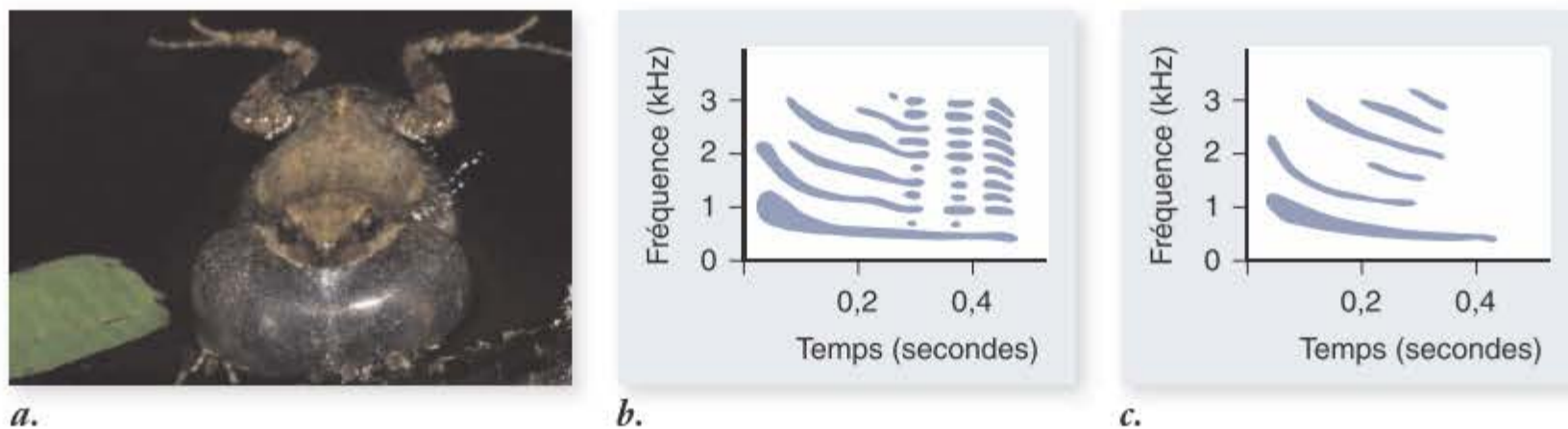
**Les bénéfices indirects du choix du partenaire.** Cependant, dans de nombreuses espèces, les mâles ne procurent aucun bénéfice direct aux femelles. Dans de tels cas, l'avantage que les femelles tirent du fait de pouvoir choisir leur partenaire n'est pas intuitivement évident. De plus, quel pourrait être le bénéfice potentiel de préférer un mâle avec une très longue queue ou un chant complexe ?

Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer l'évolution de telles préférences. Selon l'une d'entre elles, les femelles choisiraient le mâle qui est en meilleure santé ou plus âgé. De grands mâles, par exemple, ont probablement réussi à vivre plus longtemps, à obtenir une nourriture abondante et à résister aux parasites et aux maladies. Dans d'autres espèces, des caractères autres que la taille peuvent renseigner sur les qualités du mâle. Ainsi, chez les guppies et certains oiseaux, la brillance de la couleur du mâle reflète la qualité de son alimentation et, surtout, de sa santé. Les femelles peuvent tirer deux bénéfices de l'accouplement avec les mâles en meilleure santé. Premièrement, s'accoupler avec des mâles dont la santé témoigne d'une absence de maladie fait évidemment courir moins de risque de contamination. Deuxièmement, dans la mesure où la réussite du mâle à survivre longtemps et à prospérer est d'origine génétique, la femelle transmettra à sa progéniture ces gènes paternels de qualité.

Plusieurs études expérimentales chez les poissons et les papillons de nuit ont examiné si le choix des femelles conduisait à un plus grand succès reproducteur. Dans ces expériences, un groupe de femelles a pu choisir les mâles, alors que les mâles ont copulé au hasard avec un autre groupe de femelles. Les descendants de femelles qui avaient pu choisir leur partenaire se sont avérés être plus vigoureux et ont mieux survécu que la progéniture des femelles qui n'avaient pas le choix, ce qui suggère que les femelles préfèrent les mâles pourvus d'un meilleur patrimoine génétique.

Une variante de cette théorie va un pas plus loin. Dans certains cas, les femelles préfèrent des partenaires dont certains caractères menacent la survie de ces mâles (figure 54.28c). La longue queue du paon est un handicap pour le vol et le rend plus vulnérable aux prédateurs. Pourquoi les femelles préfèrent-elles les mâles dotés de tels attributs ? Selon l'**hypothèse du handicap**, seuls les partenaires génétiquement supérieurs peuvent survivre malgré un tel handicap. En choisissant un mâle avec le handicap le plus important, la femelle s'assure que sa progéniture héritera de ces gènes de qualité. Bien sûr, les descendants hériteront également des gènes responsables de l'handicap. C'est pourquoi, cette hypothèse reste contestée.

**Autres théories à propos de l'évolution du choix du partenaire.** D'autres parades nuptiales paraissent avoir évolué à partir d'une attirance particulière du système sensoriel de la femelle pour un certain type de stimulus. Par exemple, les femelles peuvent être plus sensibles à



**Figure 54.30** L'appel d'une grenouille mâle tungara (*Physalaemus pustulosus*). Des grenouilles femelles du genre *Physalaemus* préfèrent les mâles qui placent dans leur coassement un brusque changement de tonalité (*chuck* en anglais). Cependant, seuls les mâles de la grenouille tungara (a.) émettent de tels appels (b.); les mâles d'autres espèces ne le font pas (c.).

des couleurs particulières ou à des sons d'une certaine fréquence et, donc, être attirées par de tels signaux. L'exploitation sensorielle implique l'évolution chez les mâles d'un signal attractif qui « exploite » ce biais préexistant. Par exemple, si les femelles sont particulièrement aptes à détecter les objets rouges, alors les mâles acquerront souvent une couleur rouge, qui contribuera à la parade nuptiale.

Pour comprendre l'évolution des appels de parade, considérons les vocalisations de la grenouille tungara (*Physalaemus pustulosus*) (figure 54.30). Contrairement aux espèces apparentées, les mâles émettent un son particulier (en anglais, *chuck*) à la fin de leurs coassements. Des recherches récentes indiquent que non seulement les femelles de cette espèce sont attirées par des appels de ce type, mais que des femelles d'espèces apparentées le seraient également, même si les mâles de ces espèces ne produisent pas les « chucks » en question.

De multiples hypothèses ont été proposées pour expliquer l'évolution des préférences d'accouplement. De nombreuses se révéleront peut-être correctes dans certaines circonstances, mais aucune ne semble capable d'expliquer toute la variété de comportements reproducteurs dans le monde animal. Ce sujet fait l'objet de recherche intense et de nouvelles découvertes sont rapportées régulièrement.

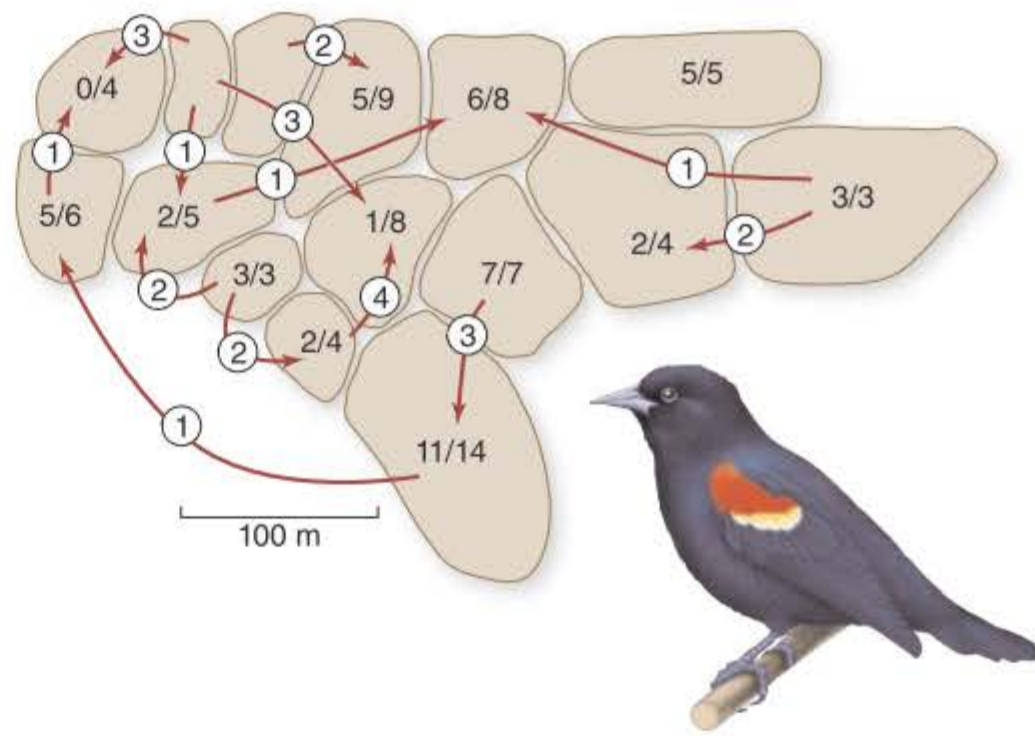
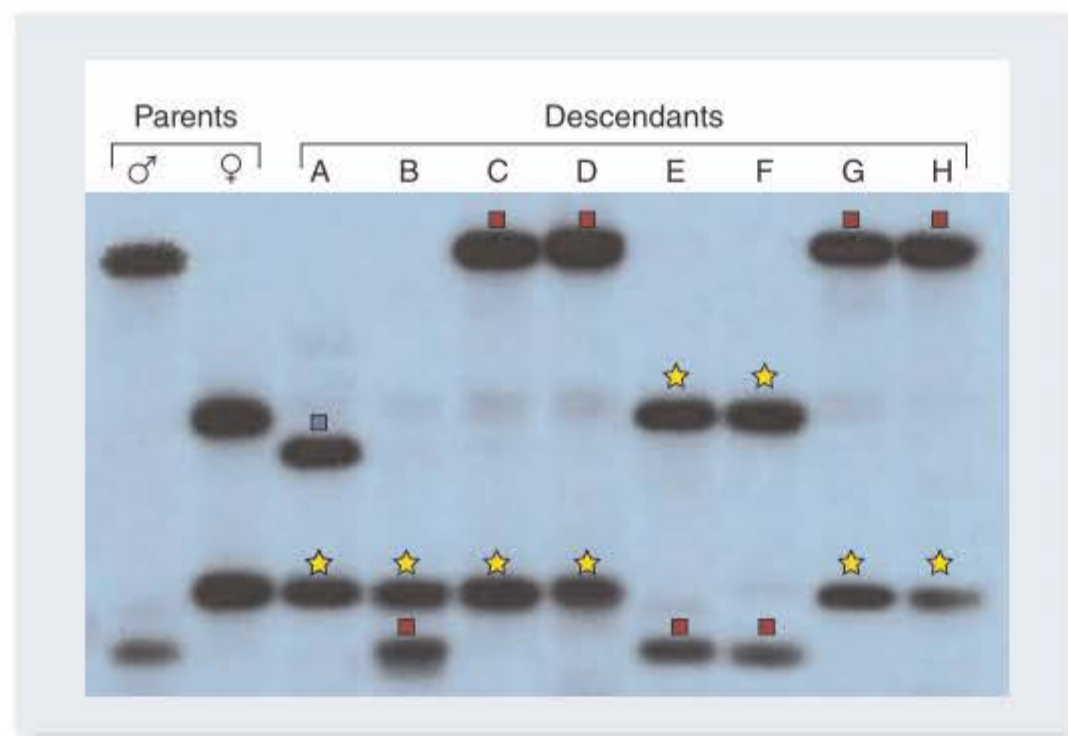
### Les systèmes d'accouplement reflètent l'aptitude des parents à prendre soin de la progéniture et sont influencés par l'écologie

Durant la saison de reproduction, le nombre d'individus avec lesquels un animal s'accouple varie fortement d'une espèce à l'autre. Les systèmes d'accouplement comprennent la monogamie (un mâle copule avec une femelle), la polygynie (un mâle copule avec plus d'une femelle ; figure 54.29) et la polyandrie (une femelle copule avec plus d'un mâle). Seul l'accouplement monogame comprend la formation d'un couple

stable, comme c'est le cas pour les campagnols des prairies. Comme le choix du partenaire, les systèmes d'accouplement ont évolué pour maximiser la capacité d'adaptation.

L'option d'avoir plus d'un partenaire peut être imposée par la nécessité des soins à la progéniture. Si les femelles et les mâles sont aptes à s'occuper des jeunes, alors la présence des deux parents peut être nécessaire pour que l'élevage des jeunes réussisse. La monogamie sera alors favorisée. En général, c'est le cas pour les oiseaux chez qui plus de 90 % de toutes les espèces paraissent être monogames. Un mâle peut rester avec sa partenaire et prodiguer des soins à la progéniture ou abandonner cette partenaire pour en chercher d'autres ; les deux stratégies peuvent augmenter sa capacité d'adaptation. La stratégie que la sélection naturelle favorisera dépend du besoin de la participation du mâle à l'alimentation ou à la protection de la progéniture. Dans certaines espèces (comme les humains !), la descendance requiert des soins attentifs et prolongés (en anglais, ils sont dits *atricial* ; s'il s'agit d'oiseaux, on dira en français qu'ils sont **nidicoles**). Aussi, la nécessité de la présence des deux parents réduit la tendance du mâle à abandonner sa partenaire et à en chercher d'autres. Dans les espèces dont les jeunes requièrent peu de soins parentaux (en anglais, ils sont dits *precocial* ; s'il s'agit d'oiseaux, on dira en français qu'ils sont **nidifuges**), les mâles sont statistiquement plus polygynes car le besoin des soins parentaux est moindre. Chez les mammifères, seules les femelles allaitent, libérant les mâles de la tâche de nourrir la progéniture. Il s'ensuit que la plupart des mammifères sont polygynes.

Les systèmes de reproduction sont fortement influencés par l'écologie. Un mâle peut défendre un territoire qui comprend des sites de nidification ou des sources de nourriture suffisantes pour plus d'une femelle. Si des territoires varient par la qualité ou la quantité des ressources, la capacité d'adaptation d'une femelle est maximisée si elle s'accouple avec un mâle dominant un territoire de haute qualité, même si ce mâle a déjà une ou des partenaires. Il est plus avantageux pour la femelle



a. Source : a : (unpubl, Douglas Ross)

**Figure 54.31** étude de paternité. **a.** Gel d'ADN servant à l'identification génétique des parents et de leurs descendants dans une nichée de gobe-mouches noirs (*Ficedula hypoleuca*). Les bandes représentent des fragments d'ADN de différentes longueurs. La femelle qui pond l'œuf et son partenaire sont tous deux hétérozygotes et ne partagent pas de bandes montrant une quelconque filiation. Tous les descendants ont une des bandes de la mère, indiquées par une étoile jaune, comme on pouvait s'y attendre, puisque les œufs appartiennent à sa nichée. Sept des descendants ont un allèle hérité du père, indiqué par un symbole rouge, mais chez le huitième, A, on trouve une bande qui n'est présente chez aucun parent, indiquée par un symbole bleu, ce qui démontre que cet oiseau était le résultat d'une copulation hors couple avec un autre mâle de la population. **b.** Résultats d'analyses génétiques chez les carouges à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*). Les fractions indiquent la proportion de jeunes engendrés par le mâle dans le territoire duquel le nid a été trouvé. Les flèches indiquent combien de descendants ont été engendrés par un mâle particulier à l'extérieur de son territoire. Des nichées dans certains territoires n'ont pas été examinées.

de s'accoupler avec lui, car son territoire est riche, plutôt qu'avec un mâle sans partenaire, mais dont le territoire est de qualité médiocre. Une telle situation favorise donc l'évolution de la polygamie

La polyandrie est relativement rare, mais son évolution est progressivement mieux comprise. Elle est particulièrement bien connue chez des oiseaux, comme le chevalier grivelé (*Actitis macularia*) et le jacana à poitrine dorée (genre *Actophilornis*), qui vivent dans des milieux fertiles, comme les marais et les terres humides. Ici, les femelles profitent de la nourriture abondante disponible pour les jeunes en pondant des séries d'œufs confiés à plusieurs mâles. Ceux-ci assurent la couvaison et les soins parentaux, alors que les femelles s'accouplent et laissent leurs œufs aux soins d'au moins deux mâles.

Les femelles peuvent aussi copuler avec plusieurs mâles afin de diversifier leur progéniture, ce qui augmente la résistance aux maladies. Cela paraît être le cas chez les abeilles ; une reine peut s'accoupler avec de nombreux mâles.

### Les copulations hors couple

La « monogamie » de nombreuses espèces d'oiseaux a été réévaluée au moyen des empreintes génétiques (voir chapitre 17), qui sont devenues d'usage courant pour déterminer la paternité et quantifier de manière précise le succès reproducteur de chacun des mâles (figure 54.31a). Chez les carouges à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*) (figure 54.31b), les chercheurs ont établi que la moitié de tous les nids contenaient au moins un oisillon résultat de la fécondation par un mâle autre que le maître du territoire ; au total, 20 % de la progéniture provenaient de **copulations hors couple**.

Quel est l'avantage évolutif des copulations hors couple ? Pour les mâles, la réponse est évidente : elles augmentent le succès reproducteur. Quant aux femelles, elles peuvent ainsi s'accoupler avec des individus génétiquement supérieurs, ce qui augmente ainsi la qualité des gènes transmis à leur progéniture. Les femelles ne produisent pas plus de jeunes, mais la progéniture hérite d'un patrimoine génétique de meilleure qualité. Chez certains oiseaux et d'autres animaux, la copulation hors couple peut augmenter l'aide que les femelles reçoivent des mâles pour l'élevage des jeunes. Si une femelle s'accouple avec plus d'un mâle, chaque mâle peut apporter sa contribution à l'encadrement de la progéniture. C'est exactement ce qui se passe chez un oiseau commun en Grande-Bretagne, l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*). Les femelles s'accouplent non seulement avec le maître du territoire, mais aussi avec des mâles subordonnés qui vivent en périphérie du territoire. Si ceux-ci s'accouplent assez fréquemment avec une femelle, ils l'aideront à élever sa progéniture, probablement parce qu'ils peuvent avoir engendré certains jeunes.

### Les stratégies alternatives d'accouplement

La sélection naturelle a conduit à l'évolution de divers moyens d'augmenter le succès reproducteur. Par exemple, dans de nombreuses espèces de poissons, il existe deux classes génétiques de mâles. Dans l'une, les animaux sont grands et défendent leur territoire pour accéder aux accouplements. Dans l'autre, les mâles sont petits et adoptent une stratégie tout à fait différente. Ils ne cherchent pas à s'octroyer un territoire, mais flânent en périphérie des territoires tenus par les grands mâles. Juste à la fin de la parade nuptiale de ces mâles, lorsque la femelle pond ses œufs et que le mâle a déposé ses spermatozoïdes, les petits mâles se précipitent pour venir déposer leurs propres spermatozoïdes dans l'eau et féconder ainsi certains des œufs. Si cette stratégie réussit, la sélection naturelle favorisera l'évolution chez les mâles de ces deux stratégies différentes de reproduction.

De tels comportements s'observent chez d'autres organismes. Chez certains coléoptères bousiers, les mâles territoriaux ont de grandes

cornes qu'ils utilisent pour garder les chambres dans lesquelles les femelles vivent, tandis que les mâles génétiquement plus petits sont dépourvus de cornes ; ils creusent des tunnels latéraux et cherchent à intercepter la femelle à l'intérieur de sa chambre. Chez les isopodes, il existe trois classes d'individus différant de taille sur base génétique. Les mâles de taille intermédiaire se confondent avec les femelles et pénètrent ainsi dans les territoires des grands mâles ; dans la classe des plus petits, les individus sont si minuscules qu'ils peuvent s'infiltrer sans être détectés.

Ceci n'était qu'un bref aperçu de la riche diversité des systèmes d'accouplement qui ont évolué. On peut en conclure que, s'il y a moyen d'augmenter le succès reproducteur, la sélection naturelle favorisera son évolution.

### Synthèse 54.10

**Le sexe qui investit le plus dans la reproduction (investissement parental) tend à choisir le partenaire. Les femelles ou les mâles peuvent être sélectifs, selon l'énergie et le temps consacrés aux soins parentaux. La sélection sexuelle dirige l'évolution des caractères sexuels secondaires, car les partenaires sont choisis sur base du phénotype le plus attirant ou du résultat de la compétition. C'est le succès reproducteur qui oriente les mâles et les femelles soit vers la monogamie, soit vers la multiplicité des partenaires.**

- *Les mâles syngnathes couvent les jeunes dans une poche ventrale. Dans cette espèce, quel est le sexe qui, à votre avis, choisit son partenaire ? Pourquoi ?*

## 54.11 Altruisme

### Objectifs

1. *Expliquer l'altruisme et ses avantages.*
2. *Expliquer la sélection de parentèle et la valeur sélective inclusive.*
3. *Discuter comment l'haplodiploidie influence la sélection de parentèle chez les insectes eusociaux.*

Comprendre l'évolution de l'altruisme est resté un défi particulier pour les biologistes évolutifs, y compris Darwin lui-même. Pourquoi un individu peut-il réduire sa propre valeur sélective pour en aider un autre ? Comment la sélection naturelle peut-elle favoriser des gènes responsables de l'altruisme, étant donné qu'au fil du temps la fréquence de tels gènes devrait diminuer dans ces populations ?

En fait, il peut être très avantageux d'être altruiste, même si l'altruisme conduit un individu à se priver de reproduction ou même à sacrifier sa propre vie. Voyons comment cela s'explique.

L'**altruisme** est un comportement qui s'avère avantageux pour un autre individu malgré le coût pour l'auteur du geste. Des humains qui se sacrifient en temps de guerre ou qui prennent des risques pour aider leurs enfants sont des exemples d'altruisme, mais un tel comportement a aussi été décrit dans une variété extraordinaire d'organismes. Dans de nombreuses espèces d'oiseaux, par exemple, les parents sont aidés par



**Figure 54.32** La réalité dépasse la fiction: l'altruisme chez les chauves-souris vampires (*Desmodus rotundus*). Les chauves-souris vampires se nourrissent du sang de grands mammifères, mais ne se transforment pas en humains dormant dans des cercueils. Les vampires vivent en groupes et partagent leurs repas de sang. Ils se souviennent des membres du groupe qui leur ont donné du sang dans le passé et ils partagent plus volontiers avec ceux-là leurs provisions de sang. Les chauves-souris se nourrissent ici sur du bétail au Brésil.

d'autres oiseaux, des « assistants », dans les soins prodigués aux jeunes. Lorsqu'ils détectent un prédateur, certains oiseaux et mammifères, au risque d'attirer l'attention du prédateur sur eux, alarment les autres membres du groupe. Chez les insectes sociaux comme les fourmis, les ouvrières sont des filles stériles qui aident leur mère, la reine de la colonie, à se reproduire.

Diverses explications ont été proposées pour expliquer l'évolution de l'altruisme. On a suggéré qu'il s'était développé pour « le bien de l'espèce ». Les individus qui ne s'accouplent pas, par exemple, ont été qualifiés d'« altruistes » parce que leur échec dans la compétition a été erronément interprété comme une volonté de renoncer à la reproduction de telle sorte que la population ou l'espèce ne croisse pas au point d'épuiser ses ressources et de disparaître. Cette explication de sélection de groupe (sélection qui agit sur une population ou une espèce) est simplement inexacte parce que les individus qui n'obtiennent pas de partenaire et ne se reproduisent pas ne laisseront aucune descendance. Par conséquent, leur « altruisme » ne pourrait être favorisé par la sélection.

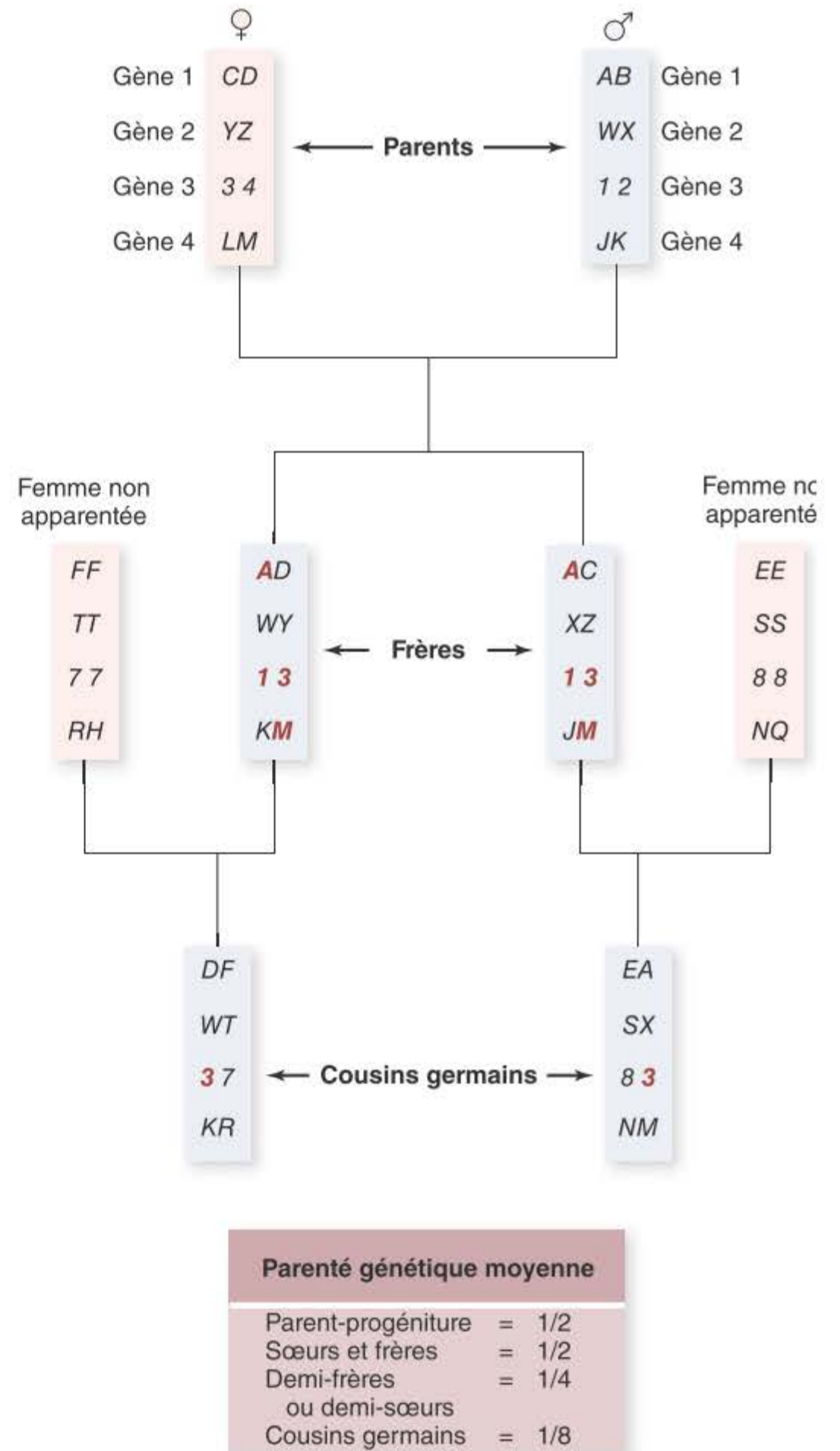
Des études actuelles de l'altruisme notent que des agissements paraissant également altruistes sont, en fait, égoïstes. Par exemple, les oiseaux assistants sont souvent jeunes et gagnent une expérience valable des soins parentaux en aidant des parents compétents, ce qui pourrait avantager ces assistants lorsqu'ils se reproduiront. De plus, pour ceux-ci, les opportunités de se reproduire peuvent être limitées ; or, en rôdant autour de couples reproducteurs, ils pourraient hériter du territoire à la mort des reproducteurs établis.

## La théorie de la réciprocité explique l'altruisme entre individus non apparentés

Selon une explication de l'altruisme, des individus non apparentés génétiquement pourraient former des « partenariats » dans lesquels les gestes altruistes seraient échangés parce qu'ils sont bénéfiques aux deux participants. Les partenaires sont prêts à aider et à postposer le « remboursement » du bienfait rendu jusqu'au moment où ils seront eux-mêmes dans

le besoin. En cas d'**altruisme réciproque**, les partenariats sont stables car les « tricheurs » (ceux qui refusent la réciprocité) sont discriminés et sont exclus de toute future aide. Selon cette hypothèse, si le geste altruiste est relativement peu coûteux, le petit bénéfice qu'un tricheur reçoit en ne réciproquant pas est de loin contrebalancé par le coût potentiel de ne pas recevoir une future aide. Dans ces circonstances, toute tendance à la tricherie serait exclue par la sélection.

Les chauves-souris vampires vivent en groupes de 8 à 12 individus dans les arbres creux, les grottes et les mines (figure 54.32). Ces animaux



**Figure 54.33** Exemple hypothétique de relations génétiques.

Des sœurs et frères partagent, en moyenne, la moitié de leurs allèles. Par contre, les cousins germains ne partagent, en moyenne, qu'un huitième de leurs allèles. Chaque lettre et nombre représente un allèle différent.

**Analyse de données** En moyenne, quel est votre degré de similitude génétique avec votre tante?

ayant un métabolisme élevé, meurent facilement en cas de privation de nourriture. Les chauves-souris qui ont trouvé une victime aspirent une grande quantité de sang, dont une petite partie sera offerte à un congénère pour qu'il ne meure pas de dénutrition, ce qui ne représente pas un coût énergétique important pour le donneur. Les chauves-souris vampires tendent à partager le sang de manière réciproque avec des congénères qui ne sont pas nécessairement des parents. Si un individu faillit à la règle et ne donne pas du sang à une chauve-souris dont il a reçu du sang auparavant, il sera exclu du prochain partage de sang. Généralement, la réciprocité existe chez de nombreux primates, y compris (bien sûr !) les humains.

## Selon la théorie de la sélection de parentèle, l'altruisme est directement bénéfique au plan génétique

Alors qu'il était dans un pub, le grand généticien des populations, J. B. S. Haldane, a déclaré, de manière passionnée, qu'il accepterait de sacrifier sa vie pour deux frères ou huit cousins germains.

Sur le plan de l'évolution, ce sacrifice a du sens puisque, pour chaque allèle qu'Haldane a reçu de ses parents, ses frères ont chacun 50 % de chances d'avoir reçu le même allèle (figure 54.33). Statistiquement, on s'attend à ce que deux de ses frères passent la combinaison particulière d'allèles d'Haldane à la génération suivante comme le ferait Haldane lui-même. De même, Haldane et un cousin germain partageraient un huitième de leurs allèles (voir figure 54.33). Leurs parents, qui sont frères ou sœurs, partagent la moitié de leurs allèles, et chacun de leurs enfants reçoit la moitié de ceux-ci, dont la moitié en moyenne sera commune :  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = 1/8$ . Huit cousins germains transmettront dès lors autant de ces allèles à la génération suivante que ceux qu'Haldane transmettrait.

L'explication la plus convaincante pour l'origine de l'altruisme liée à la parenté a été présentée en 1964 par l'un des biologistes évolutionnistes les plus influents de notre temps, William D. Hamilton. Il a bien interprété l'affirmation d'Haldane : la sélection naturelle favorise tout comportement – voire même sacrifier sa vie – qui augmente la propagation des allèles d'un individu.

Hamilton montra mathématiquement que, par l'aide fournie à des membres génétiquement apparentés, un altruiste augmentait le



**Figure 54.34** Répartition des fonctions de reproduction et de travail chez les abeilles. La reine (au centre) est la seule pondreuse d'ovules. Ses filles sont des ouvrières stériles.

succès reproducteur de ses proches suffisamment pour non seulement compenser la réduction de sa propre valeur sélective, mais aussi l'augmenter au-delà de ce qu'il serait possible sans l'assistance fournie à la parenté. Puisque l'altruisme augmente la propagation des allèles chez les proches, il sera favorisé par la sélection naturelle. La sélection qui favorise l'altruisme dirigé vers des proches est appelée sélection de la parentèle. Bien que les comportements qui sont favorisés soient altruistes, les gènes se comportent en fait de « manière égoïste », puisqu'ils encouragent l'organisme à entretenir les copies d'eux-mêmes chez d'autres individus. En d'autres mots, si un individu a un allèle dominant qui cause l'altruisme, tout geste qui augmente la fréquence de cet allèle dans les générations futures sera favorisé, même si cette action est nocive pour l'auteur du geste altruiste.

Hamilton a défini alors le succès reproducteur par un nouveau concept, la valeur sélective inclusive, qui prend en compte la propagation génique par la reproduction directe (valeur sélective personnelle) et indirecte (valeur sélective des parents). La sélection de la parentèle selon Hamilton prédit que l'altruisme sera dirigé vers des parents proches. Plus étroitement deux individus seront apparentés, plus grand sera le profit génétique potentiel et plus grande la valeur sélective inclusive. Cette relation est décrite par la **règle d'Hamilton**, qui dit que les actes altruistes sont favorisés lorsque  $rb > c$ . Dans cette expression,  $b$  et  $c$  sont respectivement le bénéfice et le coût du geste altruiste, et  $r$  est le coefficient de parenté, c'est-à-dire la proportion d'allèles partagés par deux individus à travers une descendance commune. Par exemple, un individu accepterait d'avoir un enfant en moins ( $c = 1$ ) si cela permettait à un demi-frère ou une demi-sœur, qui partage un quart de ses gènes ( $r = 0,25$ ), d'avoir au moins cinq descendants supplémentaires ( $b = 5$ ).

## Haplodiploïdie et altruisme chez les fourmis, les abeilles et le guêpes

Les relations entre les parentés génétiques, la sélection de parentèle et l'altruisme sont plus facilement comprises par l'étude du comportement des insectes sociaux. Un essaim d'abeilles comprend une reine unique, qui est la seule à pondre des œufs, et des dizaines de milliers de ses filles ouvrières dépourvues d'ovaires fonctionnels (figure 54.34). Les abeilles sont dites eusociales (« vraiment » sociales) : leurs sociétés sont définies par une répartition reproductrice du travail (seul la reine se reproduit), par des soins coopératifs donnés au couvain (les ouvrières nourrissent, nettoient et cherchent la nourriture) et par le chevauchement des générations (la reine vit avec plusieurs générations de sa progéniture).

L'eusocialité rendait Darwin perplexe. Comment la sélection naturelle pourrait-elle favoriser l'évolution d'ouvrières stériles et, donc, sans descendance ? Il revenait à Hamilton d'expliquer l'origine de l'eusocialité chez les hyménoptères (abeilles, guêpes et fourmis) par son modèle de sélection de parentèle. Chez ces insectes, les mâles sont haploïdes et les femelles diploïdes. Ce système de détermination sexuelle et de parthénogenèse, l'haplodiploïdie, aboutit à des parentés génétiques inhabituelles. Si la reine était fécondée par un seul mâle, alors toute la progéniture femelle hériterait exactement des mêmes allèles de leur père (puisque'il est haploïde et ne possède donc qu'une copie de chaque allèle). Les descendantes femelles (ouvrières et futures reines) partageront également entre elles, en moyenne, la moitié des allèles qu'elles reçoivent de leur mère, la reine. En conséquence, chaque jeune femelle partagera, en moyenne, 75 % de ses allèles avec chacune de ses sœurs (pour vérifier cela, adaptez la figure 54.33 en attribuant au père un seul allèle pour chaque gène).

Maintenant, pour comprendre cette section, rappelez-vous la déclaration d'Haldane concernant l'engagement familial. Si une ouvrière



**Figure 54.35** Sélection de la parentèle chez le guêpier à front blanc (*Merops bullockoides*). Les guêpiers sont de petits insectivores qui vivent en Afrique en grandes colonies. Ils aident souvent les autres à élever les jeunes, mais les assistants choisissent d'aider de préférence les parents proches.

devait avoir une descendance, elle ne partagerait que la moitié de ses allèles avec cette progéniture (l'autre moitié proviendrait du père). Ainsi, en raison de cette étroite parenté génétique due à l'haplodiploïdie, les ouvrières propagent plus de leurs propres allèles en renonçant à leur propre reproduction pour assister leur mère dans l'élevage de leurs sœurs, parmi lesquelles certaines deviendront reines à leur tour et constitueront de nouveaux essaims et se reproduiront.

Ainsi, ce système inhabituel d'haplodiploïdie peut avoir été à l'origine de l'évolution de l'eusocialité, et de fait, de tels systèmes ont évolué au moins 12 fois chez les hyménoptères. Cette théorie comporte cependant un point faible. Les systèmes eusociaux ont évolué chez d'autres insectes (thrips, charançons, termites) et chez des mammifères (hétérocéphales glabres). Bien que les thrips soient également haplodiploïdes, tant les termites que les hétérocéphales glabres ne le sont pas. Aussi, bien que l'haplodiploïdie puisse avoir facilité l'évolution de l'eusocialité, d'autres facteurs peuvent influencer l'évolution sociale.



**Analyse de données** Supposons que des mâles soient haploïdes (ils n'ont qu'un seul chromosome, donc un seul allèle pour chaque gène) comme chez les hyménoptères. Comment étroitement apparentées seraient les femelles cousines germaines si leurs mères étaient sœurs ? Comment étroitement apparentées seraient-elles si, par ailleurs, leurs pères étaient frères (n'oubliez pas que les cousins germaines sont les descendants des frères et sœurs (soit deux frères, deux sœurs, un frère et une sœur) ? Vous pouvez vous référer à la figure 54.33 pour vous aider à trouver la réponse à cette question.

### Autres exemples de sélection de parentèle

La sélection de parentèle peut expliquer l'altruisme chez d'autres animaux. Un écureuil aux mœurs terrestres, le spermophile de Belding, pousse un cri d'alarme lorsqu'il repère un coyote ou un blaireau. Or, de tels prédateurs peuvent attaquer plus facilement l'écureuil qui appelle car son cri révèle sa position. L'unité sociale d'une colonie de ces écureuils comprend une femelle et ses filles, sœurs, tantes et nièces. Lorsqu'ils deviennent adultes, les mâles se dispersent assez loin de l'endroit où ils sont nés ; aussi, les mâles adultes dans la colonie ne sont pas apparentés génétiquement aux femelles. En marquant tous les écureuils dans une colonie par une coloration individuelle particulière de leur fourrure et en enregistrant quels étaient les individus qui poussaient les cris d'alarme et les circonstances sociales de leur appel, les chercheurs ont trouvé que

les femelles qui avaient des parents vivant tout près jouaient plus souvent le rôle de sentinelles que les femelles qui n'avaient pas de parents dans le voisinage. Les mâles tendaient à appeler beaucoup moins fréquemment, comme on pouvait s'y attendre puisqu'ils n'étaient pas apparentés à la plupart des membres de la colonie.

Un autre exemple de sélection parentale est celui d'un oiseau appelé guêpier à front blanc ou *Merops bullockoides*, qui vit le long des rivières africaines en colonies de 100 à 200 oiseaux (figure 54.35). Au contraire des écureuils de Belding, ces sont les mâles qui restent habituellement dans les colonies où ils sont nés, alors que les femelles se dispersent et rejoignent de nouvelles colonies. De nombreux guêpiers n'élèvent pas leur propre progéniture, mais aident plutôt les autres. La plupart d'entre eux sont relativement jeunes, mais parmi ceux qui aident, on trouve aussi des oiseaux plus vieux dont leurs propres essais de nidification ont échoué. La présence d'un seul aidant double, en moyenne, le nombre de jeunes qui survivent. Deux types d'observations appuient l'idée que la sélection de parentèle détermine le comportement d'aide dans cette espèce. Premièrement, ceux qui aident sont normalement des mâles apparentés en général à d'autres oiseaux de la colonie, et non les femelles, qui elles ne sont pas apparentées. Deuxièmement, lorsque les oiseaux ont le choix entre différents parents à aider, ils choisissent presque invariablement ceux qui leur sont les plus proches.

### Synthèse 54.11

Des facteurs génétiques et écologiques ont contribué à l'évolution de l'altruisme, un comportement qui avantage un autre individu, mais qui a un coût pour l'auteur du geste altruiste. Les individus peuvent tirer un bénéfice direct si les actes de coopération sont réciproques entre les intéressés non apparentés. La sélection de parentèle explique comment des agissements altruistes envers des parents, qui partagent des allèles, augmentent la valeur adaptative inclusive d'un individu. L'haplodiploïdie a conduit, chez certains insectes, à l'eusocialité en augmentant la parenté génétique ; on ne l'observe pas chez les vertébrés.

- Vous constatez que, dans un groupe de singes, des membres plus âgés viennent à la rescousse de plus jeunes menacés par un prédateur. Comment pourriez-vous savoir si ce comportement altruiste relève de la réciprocité ou de la sélection de parentèle ?

## 54.12 L'évolution de la vie en groupe et les sociétés animales

### Objectifs

1. Expliquer les avantages possibles de la vie en groupe.
2. Comparer la nature des sociétés d'insectes et de vertébrés.
3. Décrire l'organisation sociale chez des oiseaux, comme les tisserins africains, et comment elle est influencée par l'écologie.



**Figure 54.36** Les castes chez les fourmis. Ces fourmis coupe-feuilles appartiennent à des castes différentes. La plus grande est une ouvrière transportant les feuilles vers la fourmière, tandis que les plus petites protègent l'ouvrière d'une attaque éventuelle.

Des organismes aussi divers que des cnidaires, des insectes, des poissons, des baleines des chimpanzés et les humains vivent en groupe. Pour couvrir la grande variété de phénomènes sociaux, nous pouvons définir de manière large une société comme étant un groupe d'organismes de la même espèce qui sont organisés de manière à coopérer.

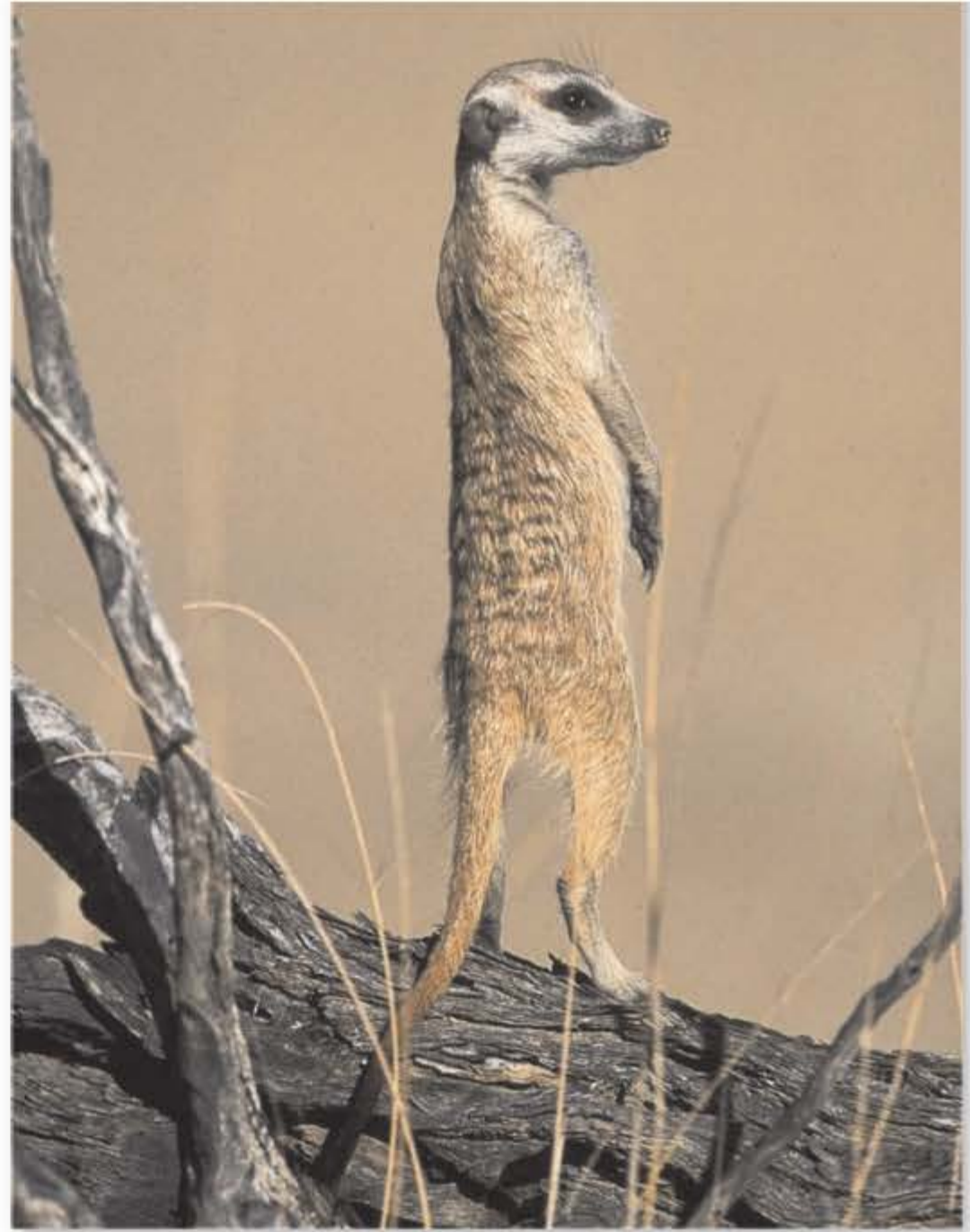
Pourquoi les individus dans certaines espèces ont-ils abandonné une existence solitaire pour devenir membres d'un groupe ? Une hypothèse propose que les individus en groupe tirent un bénéfice direct de la vie sociale. Par exemple, un oiseau dans un groupe de congénères sera mieux protégé des prédateurs. Avec la croissance du groupe, le risque de prédation diminue car plus d'individus sont susceptibles de repérer les prédateurs.

Un membre peut aussi faciliter son accès à la nourriture s'il obtient des informations de ses congénères sur la localisation de nouvelles et riches sources alimentaires. Chez certains prédateurs, chasser en groupes peut accroître le succès et permettre au groupe d'attaquer une proie trop grande pour un seul individu.

### Les sociétés d'insectes forment des colonies performantes, organisées en castes spécialisées

Nous avons déjà décrit l'origine de l'eusocialité dans l'ordre des insectes hyménoptères (fourmis, abeilles et guêpes). En outre, tous les termites (ordre des isoptères) sont aussi eusociaux, et quelques autres espèces d'insectes et d'arthropodes le sont également. Les colonies d'insectes sociaux sont composées de différentes *castes*, c'est-à-dire des groupes d'individus qui diffèrent dans leur aptitude à la reproduction (reines et ouvrières), mais aussi par la taille et la morphologie ainsi que par les différentes tâches qu'elles accomplissent. Les ouvrières nourrissent, entretiennent le nid et cherchent la nourriture, alors que les soldats sont grands et sont munis de puissantes mâchoires spécialisées dans la défense.

La structure d'une société d'insectes est illustrée par les fourmis coupe-feuilles, qui forment des colonies de plusieurs millions d'individus. Ces fourmis coupent des feuilles et les utilisent pour cultiver des champi-



**Figure 54.37** Chercher sa nourriture tout en échappant aux prédateurs. Une sentinelle suricate montant la garde. Les suricates (*Suricata suricata*) constituent une espèce très sociale de mangouste vivant dans les zones semi-arides du désert du Kalahari en Afrique australe. Ce suricate a pris son tour de garde pour détecter d'éventuels prédateurs. Grâce à la sécurité offerte par cette vigilance, les autres membres du groupe peuvent focaliser leur attention sur la quête de nourriture

gnons sous terre. Les ouvrières se répartissent les tâches selon la taille de leur corps : défense de la colonie, découpage des feuilles, paillage de la culture de champignons et l'implantation des hyphes (figure 54.36).

### La structure d'une société de vertébrés est liée à l'écologie

Au contraire des sociétés d'insectes hautement structurées et intégrées et de leurs formes remarquables d'altruisme, les groupes sociaux de vertébrés sont habituellement organisés de manière moins rigide et cohésive. Il semble paradoxal que des vertébrés, qui ont un cerveau plus développé et sont capables de comportements plus complexes, soient en général moins altruistes que les insectes (l'exception étant, bien sûr, les humains). La réciprocité et l'altruisme lié à la sélection de parentèle sont communs dans les sociétés de vertébrés, bien que les conflits et les agressions au sein du groupe y soient plus fréquents. L'accès à la nourriture et aux accouplements est souvent à l'origine de ces conflits, car une société de vertébrés est constituée d'individus qui s'efforcent d'améliorer leur propre valeur sélective.

Les groupes sociaux des vertébrés ont une taille, une stabilité des membres, un nombre de mâles et de femelles reproducteurs et un type d'accouplement caractéristique d'une espèce donnée. L'alimentation et la prédation sont d'importants facteurs façonnant les groupes sociaux. Par exemple, les suricates montent la garde à leur tour de rôle afin de repérer les prédateurs, tandis que d'autres membres du groupe recherchent la nourriture (figure 54.37).

Les tisserins africains, qui construisent des nids à partir de la végétation, fournissent un excellent exemple des relations entre écologie et organisation sociale. Ils se répartissent en près de 90 espèces qui se distinguent selon le groupe social qu'ils forment. Certaines espèces vivent dans la forêt et construisent des nids solitaires et camouflés. Les mâles et les femelles sont monogames et capturent des insectes pour nourrir leurs jeunes. Les autres espèces nichent en colonies dans les arbres de la savane. Ces oiseaux sont polygynes et, rassemblés en bandes, se nourrissent de graines.

Les modes d'alimentation et de nidification de ces deux groupes sont liés à leur système de reproduction. Dans la forêt, les insectes sont difficiles à trouver, et les deux parents doivent coopérer pour nourrir les jeunes. Les nids camouflés n'attirent pas l'attention des prédateurs sur leur couvée. Dans la savane, construire un nid caché ne paraît pas un bon choix. Aussi, les tisserins vivant dans la savane protègent leurs jeunes des prédateurs en construisant leur nid dans les arbres, peu nombreux dans la savane. Ce manque de sites de nidification sûrs signifie que les oiseaux doivent nidifier en colonies. Puisque les graines abondent, une femelle peut récolter toute la nourriture nécessaire pour alimenter les jeunes sans l'aide des mâles. Ceux-ci étant libres de tâches parentales, sont polygynes, c'est-à-dire s'accouplent avec plusieurs femelles.

S'il est vrai que plupart des sociétés de vertébrés ne sont pas organisées comme celles des insectes, il en existe cependant qui font exception. C'est le cas de l'hétérocéphale glabre, un petit rongeur dépourvu de poils qui vit en Afrique orientale et dans les environs. Contrairement aux autres espèces de rats-taupes, qui vivent seuls ou en petits groupes familiaux, les hétérocéphales forment de grandes colonies souterraines qui creusent un système de longs tunnels prolongés avec un gîte central. Il n'est pas rare pour une colonie de compter jusqu'à 80 individus.

Les hétérocéphales glabres se nourrissent de bulbes, de racines et de tubercules, qu'ils trouvent en creusant en permanence. Comme dans

les sociétés d'insectes, le travail est réparti parmi les membres de la colonie, certains étant chargés de creuser les tunnels alors que d'autres vaquent à d'autres tâches, selon la taille de leur corps. Par exemple, ce sont les plus grands qui défendent la colonie et creusent les tunnels.

Les colonies d'hétérocéphales glabres ont une division reproductive du travail comparable à celle des insectes eusociaux. Toute la reproduction est assurée par une seule femelle, ou « reine », qui a un ou deux mâles consorts. Les ouvriers, comportant des membres des deux sexes, gardent les tunnels ouverts et cherchent la nourriture.

### Synthèse 54.12

La vie en groupe offre l'avantage d'une plus grande efficacité dans la protection contre les prédateurs et dans la quête de nourriture. Les insectes sociaux forment des sociétés complexes, très altruistes, ce qui augmente la valeur sélective de la colonie. Dans les sociétés de vertébrés, malgré une fréquence plus grande de conflits et de compétition, les membres coopèrent et ont un comportement altruiste, surtout envers les individus apparentés. Certains oiseaux, les tisserins africains, ont élaboré différents types de société en fonction de l'écologie de leur habitat, notamment la sécurité des sites de nidification.

- *Quels sont les avantages et inconvénients associés à la vie en groupe ?*
- *Pourquoi l'altruisme envers des parents est-il considéré comme un comportement égoïste ?*
- *À quoi une armée humaine ressemble le plus : à une société d'insectes ou à une société de vertébrés ? Expliquez votre réponse.*



## Résumé

### 54.1 Histoire naturelle du comportement

*Le comportement peut être analysé en termes de mécanismes (cause) et d'origine évolutive (nature adaptative).*

La causalité immédiate désigne les mécanismes du comportement. La causalité ultime examine la signification évolutive d'un comportement.

*L'éthologie s'intéresse principalement à l'instinct et à ses origines.*

Le comportement inné, ou instinctif, est une réaction à un stimulus environnemental ou facteur déclenchant qui ne requiert pas d'apprentissage (voir figure 54.1)

### 54.2 Cellules nerveuses, neuromédiateurs, hormones et comportement.

Des comportements instinctifs dépendent de circuits neuraux, qui se développent sous contrôle génétique. Des hormones et des neuromédiateurs peuvent agir pour réguler le comportement.

### 54.3 Génétique du comportement.

*Une sélection artificielle et des études d'hybrides lient le comportement à des gènes.*

Croiser entre eux des rats qui apprennent vite et d'autres qui sont plus lents durant plusieurs générations aboutit à deux populations dont le comportement diffère nettement (voir figure 54.3).

*Certains comportements semblent être contrôlés par un gène unique.*

### 54.4 Apprentissage

*Les mécanismes d'apprentissage comprennent l'accoutumance et l'association.*

L'accoutumance, une forme d'apprentissage non associatif, est une atténuation de la réaction à des stimulus non essentiels répétés. L'apprentissage associatif est un changement dans le comportement par association de deux stimulus ou d'un comportement et d'une réaction (conditionnement).

Le conditionnement classique (pavlovien) survient lorsque deux stimulus sont associés l'un à l'autre. Le conditionnement opérant survient lorsqu'un animal associe un comportement avec une récompense ou une punition.

*L'instinct contrôle l'état de préparation à l'apprentissage.*

Ce qu'un animal peut apprendre est influencé biologiquement, c'est-à-dire que l'apprentissage n'est possible que dans le cadre de limites imposées par l'évolution.

## 54.5 Développement du comportement

*Les interactions entre parents et progéniture influencent le développement du comportement.*

Par imprégnation, un jeune animal s'attache à d'autres individus ou développe des préférences qui influenceront son comportement plus tard.

*Instinct et apprentissage peuvent interagir au cours du développement du comportement.*

Quand un comportement se développe chez les animaux, un cadre génétique peut guider de manière innée leur apprentissage, comme c'est le cas pour le chant des oiseaux.

Des études sur des jumeaux révèlent un rôle des gènes et de l'environnement dans le comportement humain.

## 54.6 Cognition animale

Certains animaux font preuve de comportement cognitif et peuvent réagir à de nouvelles situations de manière logique (voir figures 54.11, 54.12).

## 54.7 Orientation et comportement migratoire

*Lorsqu'elles migrent, certaines populations parcourent de longues distances.*

*Les animaux migrants doivent être capables d'orientation et de navigation (voir figure 54.15).*

L'orientation est le mécanisme par lequel des animaux se déplacent en suivant des stimulus environnementaux comme des repères célestes ou le champ magnétique terrestre. La navigation consiste à suivre une voie basée sur l'orientation et une sorte de « carte ». La nature de cette carte chez les animaux est inconnue.

## 54.8 Communication animale

*L'efficacité de la reproduction dépend du caractère approprié des signaux et des réactions.*

Les signaux de la parade nuptiale sont habituellement propres à l'espèce et contribuent à l'isolement reproducteur (voir figure 54.18).

*La communication permet des échanges d'informations parmi les membres d'un groupe (voir figures 54.19, 54.20).*

## 54.9 Écologie du comportement

*La quête de nourriture peut influencer directement l'apport énergétique et la valeur adaptative.*

La sélection naturelle favorise des stratégies optimales dans la quête de nourriture dans lesquelles le coût de l'acquisition d'énergie est minimisé et le bénéfice lié au succès reproducteur est maximisé.

*Un comportement territorial s'acquiert dans la mesure où les bénéfices de se réserver un territoire excèdent les coûts.*

## 54.10 Stratégies de la reproduction et de la sélection sexuelle

*Les sexes ont souvent des stratégies reproductrices différentes.*

Un partenaire peut être plus sélectif que l'autre, et celui qui le sera dépend souvent de son degré d'investissement parental.

*Le choix du partenaire passe par la compétition et la sélection.*

La sélection intrasexuelle est une compétition entre les membres du même sexe en vue de l'accouplement. La sélection intersexuelle est la sélection du partenaire.

*Les systèmes d'accouplement reflètent l'aptitude des parents à prendre soin de la progéniture et sont influencés par l'écologie.*

Les systèmes d'accouplement comprennent la monogamie, la polygynie et la polyandrie; ils sont influencés par l'écologie et conditionnés par les besoins de la progéniture.

## 54.11 Altruisme

*La théorie de la réciprocité explique l'altruisme entre individus non apparentés.*

Des échanges mutuels bénéficient aux deux participants; si l'un ne réciproque pas, il ne recevra plus d'aide de son congénère.

*Selon la théorie de la sélection de parentèle, l'altruisme est directement bénéfique au plan génétique.*

La sélection de la parentèle augmente le succès reproducteur des parents et augmente la fréquence des allèles partagés par les proches, et augmente ainsi la valeur sélective inclusive individuelle.

Les fourmis, abeilles et guêpes ont une reproduction haplodiploïde et dès lors un haut degré de partage génique.

## 54.12 Évolution de la vie en groupe et sociétés animales

Un système social est un groupe organisé de manière coopérative.

*Les sociétés d'insectes forment des colonies performantes organisées en castes spécialisées (voir figure 54.36).*

Les sociétés des insectes sociaux sont composées de castes différentes qui sont spécialisées dans la reproduction et dans l'exécution de certaines tâches de maintenance dans la colonie.

*La structure d'une société de vertébrés est liée à l'écologie.*

Les systèmes sociétaux des vertébrés sont organisés de manière moins rigide et moins cohésive et sont influencés par la disponibilité de la nourriture et par la prédation.



## Résumé

### COMPRENDRE

1. Un stimulus clé, un mécanisme inné de libération et un mode d'action fixe
  - a. sont des mécanismes associés à des comportements appris.
  - b. sont des composants de comportements innés.
  - c. impliquent des comportements qui ne peuvent être expliqués en termes de causalité ultime.
  - d. impliquent des comportements qui ne sont pas sujets à la sélection naturelle.
2. Dans le conditionnement opérant,
  - a. un animal apprend qu'un comportement particulier conduit à une récompense ou à une punition.
  - b. un animal associe un stimulus non conditionné à une réaction conditionnée.
  - c. l'apprentissage est inutile.
  - d. l'accoutumance est requise pour que la réaction soit appropriée.

3. L'étude du développement du chant chez les moineaux a montré que
  - a. l'acquisition d'un chant spécifique de l'espèce est innée.
  - b. il existe deux composantes dans ce comportement ; une matrice génétique et un apprentissage.
  - c. l'acquisition du chant est un exemple d'apprentissage associatif.
  - d. toutes ces affirmations sont correctes.
4. La différence entre suivre une série d'instructions qui vous sont données par quelqu'un dans la rue (par exemple « ...prendre à droite au feu suivant, avancez de quatre blocs et tournez à gauche... ») et utiliser une carte pour trouver votre destination est
  - a. la différence entre navigation et orientation.
  - b. la différence entre apprentissage et migration.
  - c. la différence entre orientation et navigation.
  - d. pourquoi les oiseaux ne sont pas capables d'orientation.
5. Au cours de la parade nuptiale
  - a. le signal est toujours spécifique de l'espèce.
  - b. Le signal communique l'identité de l'espèce.
  - c. il implique une chaîne stimulus-réponse
  - d. les signaux sont produits uniquement par les mâles.
6. L'écologie comportementale présume
  - a. que tous les comportements sont innés.
  - b. l'apprentissage est le déterminant dominant du comportement.
  - c. les comportements sont soumis à la sélection naturelle.
  - d. les comportements n'ont pas d'influence sur la valeur sélective.
7. Selon la théorie de la quête optimale de nourriture
  - a. les individus minimisent l'ingestion énergétique par unité de temps.
  - b. lors de la quête de nourriture, le contenu énergétique d'un aliment est le seul critère de choix.
  - c. lors de la quête de nourriture, le temps passé à obtenir un aliment est le seul critère de choix.
  - d. si un aliment très énergétique est difficile à obtenir, il pourrait avoir moins de valeur qu'un aliment moins énergétique.
8. Les plumes étonnantes de la queue du paon mâle ont évolué car
  - a. elles augmentent le succès reproducteur des mâles et des femelles.
  - b. améliorent la survie des mâles.
  - c. réduisent la survie
  - d. Aucun de ces explications.
9. Du point de vue des femelles, des copulations hors couple (CHC)
  - a. sont toujours désavantageuses pour les femelles.
  - b. peuvent être associées à une aide fournie par les mâles.
  - c. sont trop rares pour modifier la valeur sélective.
  - d. ne peut être avantageuses que si le mâle CHC a des caractères sexuels secondaires élaborés.
10. Dans le système d'haplodiploïdie de détermination du sexe, les mâles sont
  - a. haploïdes
  - b. diploïdes
  - c. stériles
  - d. absents puisque les abeilles forment des populations d'un seul sexe.
11. Selon la sélection de parentèle, sauver la vie de votre \_\_\_\_\_ contribuerait le moins à l'augmentation de votre valeur adaptative inclusive.
  - a. mère
  - b. frère
  - c. belle-sœur
  - d. nièce.

## 12. Altruisme

- a. n'est possible que par réciprocité.
- b. n'est possible que par la sélection de parentèle
- c. ne peut être expliquée que par sélection de groupe.
- d. ne surviendra que lorsque le bénéfice en termes de valeur sélective d'un acte donné est plus grand que le coût de la valeur adaptative.

## APPLIQUER

1. Reportez-vous à la figure 54.24. Les données sur la taille des moules consommées par les crabes verts suggèrent que celles choisies étaient de plus petite taille que ce que le modèle avait prévu comme nourriture optimale. Suggérez une hypothèse explicative et proposez une expérience afin de tester votre hypothèse.
2. Reportez-vous à la figure 54.25. Six couples d'oiseaux ont été enlevés, mais seulement quatre paires les ont remplacés. D'où viennent les nouveaux couples ? En outre, il semble que la plupart des oiseaux qui n'ont pas été retirés ont élargi leur territoire et que les nouveaux résidents se sont retrouvés avec des territoires plus petits que les couples qu'ils ont remplacés. Expliquez.
3. Reportez-vous à la figure 54.27. Les paonnes préfèrent s'accoupler avec des paons dont les plumes caudales ont plus d'ocelles (c'est-à-dire, des plumes plus longues). Il a également été suggéré que plus les plumes caudales étaient longues, plus la capacité de vol des mâles était affaiblie. Une hypothèse possible pour expliquer une telle préférence chez les femelles est que les mâles porteurs de plumes caudales plus longues sont soumis à un handicap plus grave, et si elles peuvent néanmoins survivre, cela reflète leur « vigueur ». Suggérez certaines études qui vous permettraient de tester cette idée. Votre description doit comprendre les types de caractère que vous mesureriez et pourquoi.
4. Un geste est considéré comme altruiste lorsqu'il bénéficie à un autre individu, mais à un coût pour celui qui le pose. Il existe deux théories pour expliquer comment un tel comportement a évolué : la réciprocité et la sélection de la parentèle. Dans une étude de terrain, comment pourriez-vous distinguer les deux ? Dans le contexte de la sélection naturelle, un acte altruiste est-il « coûteux » pour l'individu qui l'exécute ?

## RÉVISION

1. Les insectes qui piquent ou qui contiennent des produits chimiques toxiques ont souvent une coloration noire et jaune et par conséquent ne sont pas mangés par les prédateurs. Comment pourriez-vous déterminer si l'évitement des insectes ayant cette coloration est un caractère inné chez le prédateur ou si l'évitement est appris ? Si l'évitement est appris, comment qualifieriez-vous le mécanisme d'apprentissage en cause ? Comment pourriez-vous mesurer la signification adaptative de la coloration noire et jaune pour l'insecte servant de proie ?
2. La génétique du comportement a fait de grands progrès grâce à des études détaillées d'une seule espèce, comme la drosophile, en tant que système modèle ayant permis l'élaboration des principes généraux quant au mode de régulation génique du comportement. Quels sont les avantages et les inconvénients de cette approche par « système modèle » ? Comment pourriez-vous déterminer dans quelle mesure les résultats de ces études sont applicables à d'autres animaux ?
3. Si un oiseau femelle choisit de vivre dans le territoire d'un mâle particulier, pourquoi pourrait-elle s'accoupler avec un mâle autre que celui qui domine le territoire ?