



VOS OUTILS INTERACTIFS

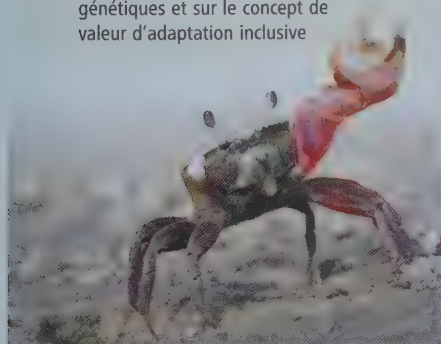


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 51.1** Qu'est-ce qui pousse un crabe violoniste mâle à exhiber sa pince géante ?

CONCEPTS CLÉS

- 51.1** Des stimulus sensoriels, même de faible intensité, peuvent déclencher des comportements simples ou complexes
- 51.2** L'apprentissage établit des liens précis entre l'expérience et le comportement
- 51.3** La sélection naturelle peut expliquer divers comportements qui favorisent la survie et le succès reproducteur de l'individu
- 51.4** L'étude de l'évolution du comportement se fonde notamment sur les analyses génétiques et sur le concept de valeur d'adaptation inclusive



Le comment et le pourquoi du comportement animal

Contrairement à la plupart des animaux, le crabe violoniste (*Uca sp.*) mâle est très asymétrique : une de ses pinces atteint des proportions géantes, jusqu'à la moitié de sa masse corporelle (**figure 51.1**). On l'appelle crabe *violoniste* en raison de ce qu'évoque son comportement quand il mange des algues sur les vasières où il vit : sa pince antérieure, plus petite, porte les aliments à sa bouche devant sa pince géante, comme s'il jouait du violon. De temps à autre, il agite sa grande pince, comme s'il saluait de la main. Qu'est-ce qui suscite ce comportement et à quoi sert-il ?

Lorsqu'il agite sa pince, qui lui sert à se défendre, le crabe *repousse* les mâles qui s'approchent trop de son terrier. Lorsqu'il l'agite vigoureusement, il peut aussi *attirer* une femelle parmi celles qui parcourent la colonie à la recherche d'un partenaire. Après avoir attiré une femelle dans son terrier, le crabe violoniste en scelle l'ouverture avec de la boue ou du sable en vue de l'accouplement.

Qu'il soit solitaire ou social, constant ou variable, le comportement animal repose sur les systèmes et les processus physiologiques. Le **comportement** individuel est une action exécutée par des muscles et régie par le système nerveux. Ainsi, un animal utilisera les muscles de sa gorge pour émettre un chant, libérera une odeur pour marquer son territoire ou, comme on l'a vu plus haut, agitera sa pince. Un comportement adapté est essentiel pour trouver à manger et pour repérer un partenaire avec qui se reproduire. Le comportement contribue aussi à l'homéostasie, comme chez les abeilles mellifères qui s'entassent pour conserver leur chaleur (voir le concept 40.3). En somme, toute la physiologie d'un animal participe à son comportement, et le comportement d'un animal influe sur toute sa physiologie.

Comme le comportement est essentiel à la survie et à la reproduction, il est soumis à une importante sélection naturelle au fil du temps. Le processus évolutif de la sélection influe également sur l'anatomie, puisque la reconnaissance et la communication qui dictent beaucoup de comportements reposent sur la forme du corps et sur son apparence. Ainsi, la pince démesurée du crabe violoniste mâle est une adaptation qui lui permet de présenter des caractéristiques reconnaissables par les autres individus de l'espèce. De même, la position de ses yeux, au bout de pédoncules situés bien au-dessus de sa tête, lui permet de voir de loin d'éventuels intrus.

Dans le présent chapitre, nous verrons comment le comportement est régulé, comment il se développe au cours de la vie d'un animal, et comment il est influencé par les gènes et par l'environnement. Nous verrons également comment le comportement évolue sur plusieurs générations. Dans les chapitres précédents, nous avons étudié le fonctionnement interne de l'animal. En passant maintenant à l'étude de ses interactions avec le monde extérieur, nous nous dirigeons vers le sujet de la huitième partie : l'écologie.

CONCEPT 51.1

Des stimulus sensoriels, même de faible intensité, peuvent déclencher des comportements simples ou complexes

Quelle méthode les biologistes utilisent-ils pour déterminer les déclencheurs d'un comportement et les fonctions de ce comportement ? Le scientifique hollandais Nikolaas Tinbergen, un pionnier de la biologie du comportement animal, a proposé quatre questions dont les réponses sont essentielles à la compréhension de tout comportement. On peut résumer ses questions comme suit :

1. Quel stimulus déclenche le comportement et quels mécanismes physiologiques participent à la réponse ?
2. Comment l'expérience d'un animal au cours de sa croissance et de son développement influe-t-elle sur la réponse ?
3. Comment le comportement contribue-t-il à la survie et à la reproduction ?
4. Quelle est l'histoire de l'évolution du comportement ?

Les deux premières questions portent sur les *causes immédiates* ou *proximales*, c'est-à-dire sur la façon dont un comportement a lieu ou est modifié, autrement dit le « *comment* ». Les deux autres portent sur les *causes fondamentales* ou *ultimes*, c'est-à-dire sur les raisons du comportement dans le contexte de l'évolution, en d'autres termes le « *pourquoi* ».

Les expériences menées par Tinbergen pour étudier les causes immédiates lui ont valu un prix Nobel en 1973, qu'il a partagé avec deux autres pionniers du comportement animal : Karl von Frisch et Konrad Lorenz. Dans la première partie de ce chapitre, nous nous intéresserons à ces expériences ainsi qu'à des travaux de recherche connexes. Quant au concept de causes fondamentales, il est au cœur de l'**écologie comportementale**, qui analyse les fondements écologiques et évolutifs du comportement animal. C'est ce domaine très dynamique de la recherche en biologie que nous explorerons dans la seconde section du chapitre.

Le schème d'action spécifique.

Pour étudier la première question de Tinbergen, à propos de la nature des stimulus qui déclenchent le comportement, nous examinerons d'abord les réponses comportementales à des stimulus bien définis. Commençons par un exemple issu d'une des expériences de Tinbergen.

Dans le cadre de ses recherches, Tinbergen a mis des épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) dans des aquariums. Chez cette espèce, les mâles ont un abdomen rouge, mais jamais les femelles. Ils attaquent les autres mâles qui empiètent sur leur territoire de nidification (**figure 51.2a**). Tinbergen a constaté que ses épinoches mâles réagissaient agressivement au passage d'un camion rouge à proximité de leur aquarium. Grâce à cette observation inattendue, Tinbergen a mené des expériences qui ont montré que la coloration rouge d'un intrus est la cause immédiate du comportement agressif chez l'épinoche à trois épines mâle. Cette épinoche mâle n'attaque pas les intrus dépourvus d'abdomen rouge, mais il foncera sur tout ce qui porte du rouge, même s'il s'agit d'un leurre (**figure 51.2b**).

▼ **Figure 51.2** Le rôle du stimulus-signal dans un schème d'action spécifique typique.



(a) Une épinoche à trois épines mâle attaque d'autres mâles qui empiètent sur son territoire de nidification. L'abdomen rouge de l'intrus (à gauche) est le stimulus-signal du comportement agressif.



(b) Le leurre de forme réaliste, mais n'ayant pas l'abdomen rouge, en haut de la figure, ne provoque aucune réaction de la part de l'épinoche à trois épines mâle. Par contre, tous les autres leurres, qui sont plutôt difformes, mais dont la partie inférieure est colorée en rouge, provoquent de fortes réactions.

❓ Expliquez pourquoi l'évolution a favorisé ce comportement (quelle en est la cause fondamentale).

La réaction territoriale des épinoches mâles est un exemple de **schème d'action spécifique (SAS)**, aussi appelé mode d'action fixe, une suite d'actions non apprises qui sont liées à un seul stimulus. Les SAS sont essentiellement invariables. Une fois le SAS déclenché, l'animal le mène habituellement à terme. C'est un stimulus sensoriel externe, appelé **stimulus-signal** (stimulus clé), qui provoque un SAS, par exemple la couleur rouge qui déclenche le comportement agressif d'une épinoche à trois épines mâle.

La migration

En plus de déclencher des comportements, les stimulus environnementaux constituent des signaux que les animaux utilisent pour adopter ces comportements. Par exemple, un grand nombre d'oiseaux, de poissons et d'autres animaux attendent certains signaux de leur environnement pour entreprendre leur **migration**, c'est-à-dire le déplacement périodique d'une espèce animale sur une grande distance (figure 51.3). Durant leur migration, de nombreux animaux migrateurs passent par des endroits où ils ne sont jamais allés auparavant. Comment font-ils, alors, pour trouver leur chemin ?

Certains animaux migrateurs s'orientent par rapport au Soleil, même si la position du Soleil relativement à la Terre change tout au long de la journée. Les animaux s'adaptent à ces changements grâce à leur *horloge biologique*, un mécanisme interne qui maintient un rythme d'activité, ou cycle, de 24 heures (voir le concept 49.2). Par exemple, des expériences ont montré que les oiseaux migrateurs s'orientent de manière différente par rapport au Soleil selon le moment de la journée. Les animaux nocturnes utilisent plutôt l'étoile du Nord (étoile Polaire), dont la position est constante la nuit.

Bien que le Soleil et les étoiles fournissent des repères utiles pour la navigation, la présence de nuages peut obscurcir ces repères. Comment les animaux migrateurs surmontent-ils cette difficulté ? Une expérience toute simple avec des pigeons voyageurs (*Columbia livia*) a fourni une partie de la réponse : si on

place un petit aimant sur la tête d'un pigeon voyageur, celui-ci est incapable de retourner efficacement jusqu'à son aire de repos quand le temps est nuageux. Les chercheurs en ont conclu que les pigeons perçoivent leur position par rapport au champ magnétique terrestre et peuvent ainsi naviguer sans repères solaires ou célestes.

Les rythmes du comportement

Si l'horloge biologique joue un rôle mineur – bien qu'important – dans la navigation de quelques espèces migratrices, elle remplit cependant une fonction majeure dans l'activité quotidienne de tous les animaux. Comme nous l'avons vu aux concepts 40.2 et 49.2, cette horloge maintient un rythme circadien, c'est-à-dire un cycle quotidien de repos et d'activité. Cette horloge est normalement synchronisée avec les cycles de clarté et d'obscurité de l'environnement, mais elle peut maintenir une activité rythmique dans des conditions environnementales constantes telles que l'hibernation.

Certains comportements, tels que la migration et la reproduction, obéissent à des rythmes biologiques dont le cycle, ou période, dure plus longtemps que le rythme circadien. Les rythmes comportementaux liés au cycle annuel des saisons sont appelés *rythmes circannuels*. La migration et la reproduction sont habituellement liées à la disponibilité de la nourriture, mais ces comportements ne sont pas des réactions directes à une modification de l'apport alimentaire. À l'instar des rythmes circadiens, les rythmes circannuels sont plutôt influencés par les périodes de clarté et d'obscurité de l'environnement. Par exemple, des études sur plusieurs espèces d'oiseaux ont montré qu'un environnement artificiel dans lequel on prolonge la durée de la clarté peut déclencher un comportement migratoire hors saison.

Ce ne sont pas tous les rythmes biologiques qui sont liés aux cycles de clarté et d'obscurité de l'environnement. Pensons, par exemple, au crabe violoniste de la figure 51.1. Le comportement que le mâle adopte pour la parade nuptiale, qui consiste à agiter sa pince géante, est lié au moment de la nouvelle lune et de la pleine lune, parce que ce moment favorise le développement des petits. Les crabes violonistes commencent leur vie sous forme de larves, puis s'installent dans des vasières au terme de plusieurs stades larvaires. Les marées dispersent les larves dans des eaux plus profondes, là où elles terminent le début de leur développement en relative sécurité avant de retourner aux estrans (replats de marée). En effectuant leur parade nuptiale au moment de la nouvelle lune ou de la pleine lune, les crabes synchronisent leur reproduction avec les mouvements de marée les plus forts.

Les signaux et la communication chez les animaux

L'agitation de la pince par le crabe violoniste durant la parade nuptiale illustre comment un animal (le crabe mâle) émet un stimulus qui guide le comportement d'un autre animal (le crabe femelle). Un **signal** peut être un stimulus qui est transmis d'un animal à l'autre, c'est-à-dire un comportement d'un individu servant à transmettre des informations à un autre individu, qui peut provoquer une modification de comportement chez ce dernier. La transmission et la réception d'un signal entre les animaux constituent la **communication**, laquelle joue souvent un rôle dans la cause immédiate d'un comportement.

▼ **Figure 51.3 La migration.** Deux fois par an, les troupes de gnous (*Connochaetes sp.*) migrent sur de longues distances et coordonnent leurs déplacements vers les pâturages en fonction de la saison sèche et de la saison des pluies.



Les formes de communication animale

Pour commencer notre exploration des quatre modes de communication courants des animaux, soit visuel, chimique, tactile et auditif, examinons la parade nuptiale de la drosophile (*Drosophila melanogaster*).

La parade nuptiale de la drosophile forme une *chaîne stimulus-réponse* dans laquelle la réponse à chaque stimulus est elle-même le stimulus du comportement suivant. D'abord, le mâle repère une femelle de la même espèce dans son champ visuel et se tourne vers elle. Ainsi, il utilise la communication visuelle. Puis, pour confirmer qu'elle est de la même espèce que lui, il utilise son appareil olfactif pour détecter les substances chimiques que la femelle a libérées dans l'air. Il s'agit alors d'une communication chimique, marquée par la transmission et la réception de signaux sous la forme de molécules particulières. Enfin, il s'approche de la femelle et lui tapote l'abdomen avec une de ses pattes antérieures (**figure 51.4**). Ce toucher, ou *communication tactile*, indique à la femelle la présence du mâle. En troisième lieu, le mâle étire son aile et la fait vibrer, ce qui émet un chant nuptial. Ce chant est un exemple de *communication auditive*; il informe la femelle que le mâle est de la même espèce. La femelle laissera le mâle tenter la copulation seulement si toutes ces communications réussissent.

En général, le mode de communication utilisé par un animal est étroitement lié à son mode de vie et à son environnement. Par exemple, étant donné que les mammifères terrestres sont pour la plupart nocturnes, les signaux visuels sont relativement inefficaces. C'est pourquoi ils recourent le plus souvent aux signaux olfactifs et auditifs qui se propagent aussi bien dans l'obscurité que dans la clarté. Les oiseaux, au contraire, sont presque tous diurnes (actifs surtout le jour) et emploient donc principalement des signaux visuels et auditifs. Les humains sont également diurnes; comme les oiseaux, ils utilisent principalement la communication visuelle et auditive. Par conséquent, nous détectons les chants et les couleurs vives avec lesquels les oiseaux communiquent entre eux, mais nous sommes incapables de détecter la multitude de signaux chimiques qui dictent le comportement d'autres mammifères.

L'information transmise dans la communication animale varie considérablement d'un animal à l'autre. Un des exemples les plus remarquables est le langage symbolique de l'abeille

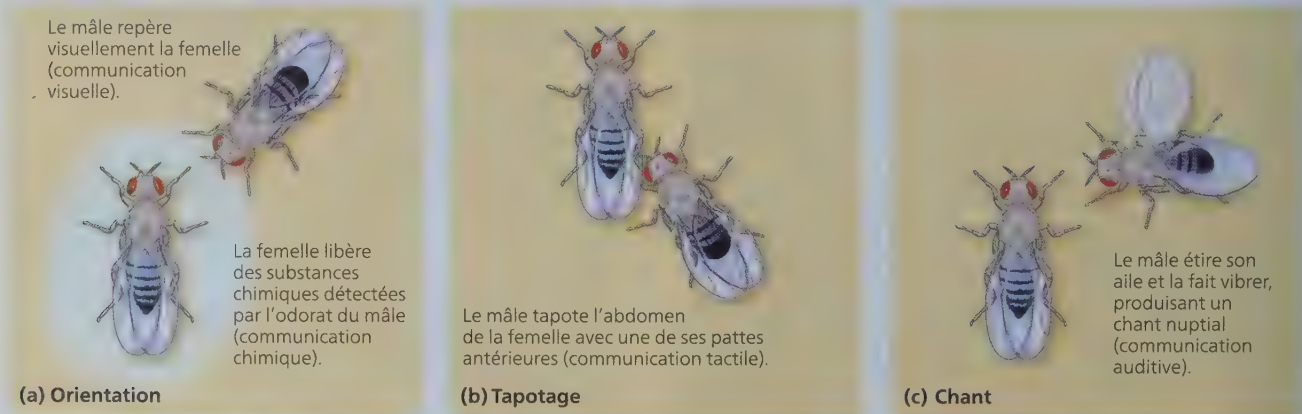
mellifère (*Apis mellifera*), découvert au début des années 1900 par le chercheur autrichien Karl von Frisch. À l'aide de ruches d'observation en verre, lui et ses étudiants ont passé plusieurs décennies à observer les abeilles. Les enregistrements méthodiques des mouvements des abeilles ont permis à von Frisch de déchiffrer le « langage de la danse » que les butineuses revenant à la ruche utilisent pour prévenir leurs congénères de la direction à prendre et la distance à parcourir pour atteindre la source de nectar découverte.

Lorsqu'une abeille butineuse revient à la ruche à la suite d'une recherche fructueuse de nourriture, ses mouvements ainsi que les odeurs et les sons qu'elle émet deviennent vite le centre d'attention des autres abeilles, appelées abeilles suiveuses (**figure 51.5**). Sur la face verticale de la ruche, l'abeille butineuse exécute une « danse frétilante » qui indique aux suiveuses à la fois la direction, la distance de la source de nourriture par rapport à la ruche ainsi que l'abondance de la nourriture disponible. Durant cette danse, elle fait un demi-cercle dans une direction, puis un trajet rectiligne durant lequel elle frétille de l'abdomen, puis un demi-cercle dans l'autre direction. Von Frisch et ses collègues ont déduit que l'angle du trajet rectiligne qu'elle décrit par rapport à la surface verticale de la ruche est le même que l'angle horizontal de la source de nourriture par rapport au Soleil. Par exemple, si l'abeille butineuse décrit un trajet à un angle de 30° à droite de la verticale, les abeilles suiveuses quittent la ruche à un angle de 30° à droite du Soleil à l'horizontale.

Et comment la danse frétilante indique-t-elle la distance de la source de nectar? Il s'avère que plus la partie rectiligne de la danse est longue et plus les frétillements abdominaux sont nombreux durant cette partie, plus la source de nourriture est éloignée de la ruche. Quand les abeilles suiveuses quittent la ruche, elles volent presque directement vers l'endroit indiqué par la danse frétilante. Grâce à l'odeur des fleurs et à d'autres indices, elles repèrent la source de nourriture à cet endroit.

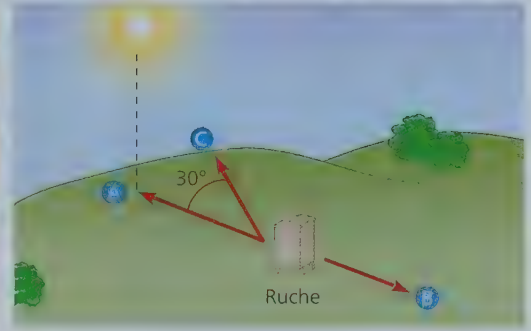
Si la source de nourriture est proche de la ruche (moins de 50 m), l'abeille butineuse exécute des mouvements qui décrivent de petits cercles tout en remuant son abdomen latéralement. Ce comportement, appelé « danse en rond », incite les abeilles suiveuses à quitter la ruche et à chercher, dans toutes les directions, des fleurs riches en nectar à proximité.

▼ **Figure 51.4** La parade nuptiale de la drosophile (*Drosophila melanogaster*). La parade nuptiale de la drosophile comprend une série de comportements qui se succèdent dans un ordre invariable.

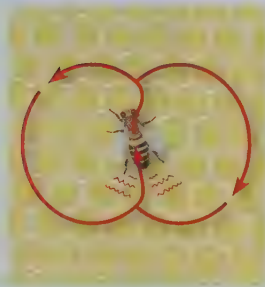


► **Figure 51.5 Le langage de la danse chez les abeilles mellifères.** Les abeilles qui reviennent à la ruche au terme d'une recherche de nourriture indiquent l'emplacement de la source de nourriture à l'aide du langage symbolique d'une danse.

HABILETÉS VISUELLES ► Les mouvements de la danse frétilante exécutés entre les parties rectilignes transmettent-ils des éléments d'information ? Indiquez lesquels, le cas échéant, et expliquez votre réponse.



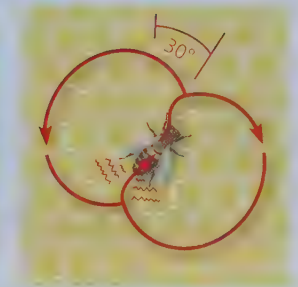
Des abeilles ouvrières se regroupent autour d'une abeille qui vient de rentrer à la ruche après avoir trouvé une source de nourriture.



Emplacement **A** : La source de nourriture est dans la même direction que le Soleil.



Emplacement **B** : La source de nourriture est dans la direction opposée au Soleil.



Emplacement **C** : La source de nourriture est à 30° à droite du Soleil.

L'abeille exécute la danse frétilante si la source de nourriture est éloignée. Cette danse ressemble à une figure en huit. Le nombre de frétillements abdominaux exécutés durant la partie rectiligne de la danse indique la distance, alors que la direction est donnée par l'angle (par rapport à la verticale de la ruche) du trajet rectiligne.

Les phéromones

Les animaux qui communiquent par l'odeur ou le goût produisent des substances (signaux) chimiques appelées **phéromones**. La sécrétion de phéromones est particulièrement répandue parmi les mammifères et les insectes. De plus, elle est fréquemment liée à la reproduction. Par exemple, la communication chimique qui s'établit durant la parade de la drosophile repose sur les phéromones (voir la figure 51.4). Les phéromones ne se limitent toutefois pas à la communication d'informations sur de courtes distances. Par exemple, les bombyx du mûrier femelles (*Bombyx mori*) émettent une phéromone que les mâles peuvent sentir à plusieurs kilomètres de distance (voir la figure 50.6).

Dans une colonie d'abeilles mellifères, les phéromones produites par la reine et ses filles, les ouvrières, maintiennent l'ordre social. Une des phéromones (autrefois appelée substance royale) a plusieurs effets : elle attire les ouvrières vers la reine, inhibe le développement des ovaires chez les ouvrières et attire les mâles (ou faux-bourçons) auprès de la reine durant ses vols nuptiaux à l'extérieur de la ruche.

Les phéromones peuvent aussi servir de signaux d'alarme. Ainsi, lorsqu'un méné (de la famille des cyprinidés) ou un

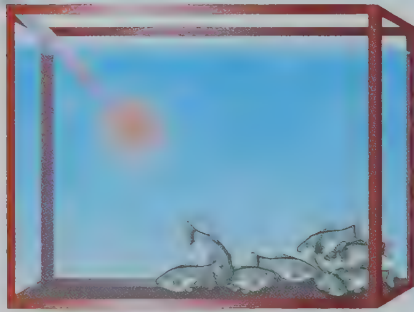
poisson-chat (par exemple, *Ictalurus sp.*) est blessé, une substance stockée dans ses glandes cutanées est dispersée dans l'eau afin de donner l'alerte. Ce signal provoque une réponse de frayeur chez les autres poissons qui se trouvent à proximité : ils deviennent alors plus vigilants et forment des bancs serrés, souvent près du fond, où ils risquent moins d'être attaqués (figure 51.6). Les phéromones peuvent être très efficaces, même à très faible concentration. Ainsi, la quantité de cette substance d'alarme contenue dans seulement 1 cm² de peau du méné à tête-de-boule (*Pimephales promelas*) est suffisante pour provoquer une réponse de frayeur, même si elle est diluée dans 58 000 L d'eau.

Jusqu'ici, nous avons exploré les types de stimulus qui déclenchent des comportements, un sujet qui correspond à la première partie de la première question de Tinbergen. La seconde partie de cette question (les mécanismes physiologiques qui participent à la réaction) relève des systèmes nerveux, musculaire et squelettique : des stimulus activent les systèmes sensoriels, sont traités par le système nerveux central et donnent lieu à des réponses motrices qui constituent le comportement. Nous sommes donc prêts à explorer la deuxième question de Tinbergen, à savoir comment l'expérience influe sur le comportement.

▼ **Figure 51.6** Des ménés réagissant à la présence d'une substance d'alarme.



1 Avant l'introduction d'une substance chimique destinée à donner l'alarme, les ménés sont dispersés dans l'aquarium.



2 Quelques secondes après l'introduction de la substance d'alarme, les ménés se rassemblent près du fond de l'aquarium et ralentissent leur activité.

RETOUR SUR LE CONCEPT 51.1

1. Si un de ses œufs roule à l'extérieur du nid, l'oie cendrée (*Anser anser*) le récupérera en le poussant délicatement de son bec et de sa tête. Si des chercheurs retirent l'œuf ou le remplacent par une balle au cours de ce processus, l'oie continuera de pousser de son bec et de la tête jusqu'au nid. De quel type de comportement s'agit-il ? Expliquez-le par une cause immédiate et par une cause fondamentale.
2. **ET SI ?** ► Imaginez que vous exposez diverses espèces de poissons à la substance d'alarme libérée par les ménés. À partir de ce que vous savez sur la sélection naturelle, expliquez pourquoi certaines espèces pourraient réagir comme des ménés, d'autres pourraient accroître leur activité et d'autres encore pourraient ne pas réagir du tout.
3. **FAITES DES LIENS** ► Au regard du mécanisme et de la fonction, en quoi la parade nuptiale d'un crabe violoniste en lien avec le cycle lunaire est-elle semblable à la période de floraison d'une plante par rapport aux saisons ? (Voir le concept 39.3.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 51.2

L'apprentissage établit des liens précis entre l'expérience et le comportement

Pour un certain nombre de comportements – tels que les schèmes d'action spécifique, la chaîne stimulus-réponse d'une parade nuptiale et la communication par phéromones –, presque tous les individus d'une population présentent le même

comportement. Un comportement fixé de cette façon au cours du développement est appelé **comportement inné**. D'autres comportements, cependant, varient selon l'expérience.

L'expérience et le comportement

La deuxième question de Tinbergen porte sur l'influence des expériences qu'un animal vit au cours de sa croissance et de son développement sur sa réaction aux stimulus. Les **expériences d'adoption interspécifique**, dans lesquelles les petits d'une espèce sont placés dans les nids d'une autre espèce vivant dans le même environnement ou dans un environnement comparable, font partie des méthodes qui leur permettent d'en savoir davantage. Les modifications que cette situation engendre dans le comportement des petits renseignent les chercheurs sur l'influence du milieu social et physique sur le comportement d'un animal.

Certaines espèces de souris présentent des différences comportementales qui facilitent les expériences d'adoption interspécifique. Par exemple, les souris de Californie (*Peromyscus californicus*) mâles sont très agressives envers les autres souris et s'occupent beaucoup de leurs petits, tandis que les souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) mâles sont peu agressives et s'occupent peu de leurs petits. Lorsqu'on a placé des souris à pattes blanches nouveau-nées dans des nids de souris de Californie, et vice versa, l'adoption interspécifique a modifié le comportement des deux espèces (**tableau 51.1**). Par exemple, les souris de Californie mâles élevées par des souris à pattes blanches étaient moins agressives envers les intrus. L'expérience vécue durant le développement peut donc fortement influencer sur le comportement agressif de ces rongeurs.

Les expériences d'adoption interspécifique avec les souris ont permis de faire une découverte encore plus importante : l'influence de l'expérience sur le comportement peut être transmise à la progéniture. En effet, quand les souris de Californie d'adoption interspécifique avaient elles-mêmes des petits, elles passaient moins de temps à ramener ceux qui se glissaient hors du nid que les souris de Californie élevées par leur propre espèce. Donc, l'expérience vécue durant le développement peut changer la physiologie d'une manière qui modifie le comportement

Tableau 51.1 L'influence de l'adoption interspécifique sur des souris mâles*

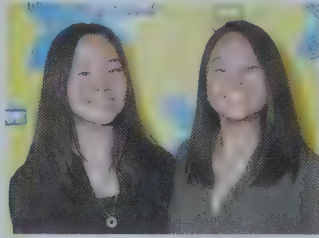
Espèce	Agressivité envers un intrus	Agressivité en situation neutre	Comportement parental
Souris de Californie élevées par des souris à pattes blanches	Diminution	Aucune différence	Diminution
Souris à pattes blanches élevées par des souris de Californie	Aucune différence	Augmentation	Aucune différence

* Ces souris ont été comparées avec des souris élevées par des parents de leur propre espèce.

parental. Autrement dit, l'influence de l'environnement se transmet à la génération suivante.

Chez les humains, ce sont les **études sur les jumeaux** qui permettent d'étudier l'influence des gènes et de l'environnement sur le comportement. Dans ces études, les chercheurs comparent le comportement de vrais jumeaux (monozygotes) élevés séparément avec le comportement de ceux qui ont été élevés ensemble. Ce type d'étude a été déterminant dans la compréhension des affections qui perturbent le comportement humain, tels les troubles anxieux, la schizophrénie et l'alcoolisme.

► De vraies jumelles qui ont été élevées séparément.



L'apprentissage

L'**apprentissage**, c'est-à-dire la modification d'un comportement à la suite d'expériences particulières, est une puissante influence de l'environnement sur le comportement. La capacité d'apprendre dépend de la façon dont le système nerveux s'est organisé durant le développement embryonnaire à partir des directives du génome. L'apprentissage lui-même implique la formation de souvenirs induits par des changements spécifiques intervenus dans les connexions neuronales (voir le concept 49.4). Par conséquent, dans les recherches sur l'apprentissage, le principal défi n'est pas de faire un choix entre l'influence de la nature (gènes) et l'influence de la culture (environnement), mais, au contraire, d'explorer le rôle des *deux* influences dans l'apprentissage et, plus généralement, dans le comportement.

L'imprégnation

Chez certaines espèces, la capacité des petits de reconnaître un parent et d'être reconnus par lui est une condition essentielle à la survie. Cet apprentissage se fait souvent par **imprégnation**, qui consiste en une réaction comportementale durable vis-à-vis d'un individu ou d'un objet particulier. L'imprégnation se distingue des autres types d'apprentissage par le fait qu'elle est limitée à une **période critique**, ou période sensible, dans la vie de l'animal, un laps de temps pendant lequel l'apprentissage d'un comportement peut se faire. Au cours de cette période critique, les petits apprennent par imprégnation les comportements élémentaires, tandis que le parent apprend à reconnaître sa progéniture. Chez les goélands (*Larus spp.*), par exemple, la période critique de formation des liens entre le parent et les petits dure un jour ou deux. S'il ne s'établit pas de liens, le parent ne prendra pas soin du petit, ce qui entraînera une mort certaine pour ce dernier et un succès reproducteur moindre pour le parent.

Comment les jeunes savent-ils sur qui – ou sur quoi – prendre modèle pour l'imprégnation ? Des expériences effectuées sur de nombreuses espèces de sauvagine (oiseaux aquatiques sauvages) indiquent que chez elles la reconnaissance de la « mère » n'est pas innée. Ces oiseaux réagissent et s'identifient au premier

objet qu'ils rencontrent, pour peu que ce dernier possède certaines caractéristiques essentielles. Dans les années 1930, des expériences menées par Konrad Lorenz ont montré que le principal stimulus d'imprégnation chez l'oie cendrée (*Anser anser*) est le mouvement d'un objet proche qui s'éloigne. Ainsi, des oisons couvés en incubateur ont passé les premières heures de leur vie avec une personne plutôt qu'avec leur mère oie : ayant appris à reconnaître cette personne par imprégnation, ils la suivaient fidèlement (**figure 51.7**). De plus, ils ne reconnaissaient pas leur mère biologique.

L'imprégnation a été utilisée dans le cadre de programmes d'élevage en captivité destinés à sauver des espèces en voie de disparition, comme les grues blanches d'Amérique (*Grus americana*). Des chercheurs ont tenté d'élever ces grues en captivité en leur donnant des grues du Canada (*Grus canadensis*) comme parents adoptifs. Toutefois, comme les grues blanches d'Amérique ont subi l'imprégnation de leurs parents adoptifs, aucune de ces grues blanches n'a formé de couple (lien d'attachement fort et durable) avec un autre membre de son espèce. Aujourd'hui, pour les besoins des programmes de reproduction en captivité, on isole donc les jeunes grues, et on leur fait voir et entendre les membres de leur propre espèce.

Par ailleurs, jusqu'à récemment, l'imprégnation a aussi été utilisée pour enseigner à des grues nées en captivité à emprunter

▼ **Figure 51.7** L'imprégnation. Ces jeunes oies cendrées ont reconnu un homme, Konrad Lorenz sur cette photo, par imprégnation et le suivent fidèlement.



ET SI ? ► Imaginez que les oies qui suivent l'homme sur la photo s'accouplent entre elles. Comment l'imprégnation par un homme pourrait-elle influencer sur leur progéniture ? Expliquez votre réponse.

de nouvelles voies de migration plus sûres. De jeunes grues blanches d'Amérique ayant subi une imprégnation de la part d'humains costumés en grues ont appris à suivre ces parents de substitution qui, aux commandes d'avions ultralégers, empruntaient de nouvelles voies de migration. Depuis 2016, la stratégie qui vise à protéger les populations de grues autonomes réduit les interventions humaines au minimum.

L'apprentissage spatial et les cartes cognitives

Tout milieu naturel présente une certaine variation spatiale, notamment l'emplacement des sites de nidification, des dangers, de la nourriture et des partenaires potentiels. En conséquence, la valeur d'adaptation d'un individu peut être améliorée grâce à sa capacité d'**apprentissage spatial**, soit la formation d'une mémoire qui rende compte de la structure spatiale du milieu.

Tinbergen s'est intéressé à l'idée d'un apprentissage de l'espace durant ses études de troisième cycle aux Pays-Bas. À cette époque, il étudiait les femelles d'une espèce de philanthes apivores (guêpes fouisseuses européennes, *Philanthus triangulum*) qui nichent à l'intérieur de petits tunnels creusés dans des dunes. Au moment de quitter son nid pour aller chasser, cette guêpe cache l'entrée de son nid avec un peu de sable pour le protéger des intrus. À son retour, elle vole directement vers son nid sans se tromper, même si elle en a dissimulé l'entrée, et même s'il y a des centaines d'autres nids semblables à proximité. Comment fait-elle ? Tinbergen a posé l'hypothèse selon laquelle une guêpe retrouve son nid en apprenant sa position par rapport à des repères visibles. Pour vérifier son hypothèse, il a réalisé une expérience dans l'habitat naturel de ces guêpes (figure 51.8). En déplaçant des objets autour des entrées des nids, il a pu démontrer que ces guêpes fouisseuses s'adonnent à l'apprentissage spatial. Son expérience était si simple et si éloquente qu'il a pu la résumer très succinctement. Tellement, en fait, que sa thèse de doctorat de 32 pages, écrite en 1932, demeure à ce jour la thèse la plus courte jamais approuvée par l'Université Leiden !

Chez certaines espèces animales, l'apprentissage spatial comporte l'établissement d'une **carte cognitive**, c'est-à-dire une représentation que le système nerveux de l'animal se fait des relations spatiales entre les objets situés dans son environnement. Un exemple remarquable de carte cognitive nous vient des casse-noix d'Amérique (*Nucifraga columbiana*), cousins des corbeaux, des corneilles et des geais. À l'automne, les casse-noix d'Amérique mettent en réserve des pignons en prévision de l'hiver. Dans certaines expériences, des chercheurs ont modifié la distance entre les repères et découvert que pour retrouver leurs réserves de nourriture, les oiseaux observés se basaient sur le point médian plutôt que sur la distance fixe entre ces repères. Ce comportement semble indiquer que les casse-noix d'Amérique sont capables d'appliquer une règle de géométrie universelle, abstraite, qui ressemble en gros à celle-ci : « Les caches se trouvent à mi-chemin entre certains repères. » Les cartes cognitives se fondent sur des règles de ce genre, dont l'avantage est de réduire la quantité de détails à mémoriser pour retrouver un objet.

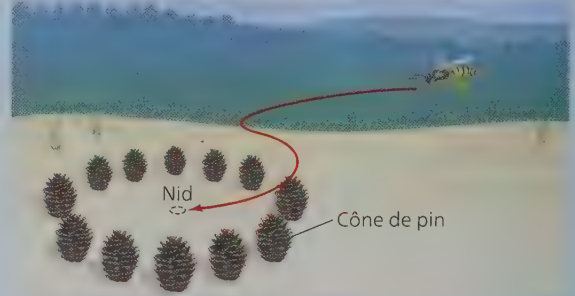
L'apprentissage associatif

L'apprentissage s'effectue souvent par associations entre les expériences. Prenons l'exemple du geai bleu (*Cyanocitta cristata*) qui ingère un monarque (*Danaus plexippus*) très coloré. Les substances que le monarque accumule dans son organisme en se nourrissant d'asclépiade (*Asclepias syriaca*) font vomir le geai presque

Le philanthe apivore utilise-t-il des repères pour retrouver son nid ?

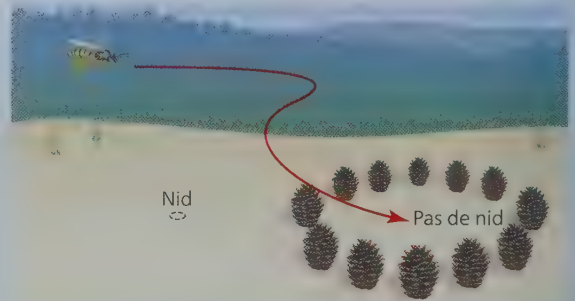
■ **HYPOTHÈSE** ■ Cette guêpe fouisseuse femelle dissimule l'entrée de son nid avant de s'absenter pour chercher de la nourriture, mais elle retrouve toujours son propre nid à son retour, 30 minutes plus tard ou davantage. Selon l'hypothèse de Niko Tinbergen, cette guêpe fouisseuse utilise des repères visuels pour localiser l'endroit où est situé son nid.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier cette hypothèse, il a commencé par marquer un nid en l'encerclant de cônes de pin. Après avoir quitté son nid pour chercher de la nourriture, la guêpe l'a retrouvé.



Deux jours plus tard, lorsque la guêpe s'est absentée de nouveau, Tinbergen a déplacé latéralement le cercle de cônes de pin de quelques mètres. Il a ensuite attendu pour observer le comportement de la guêpe.

■ **RÉSULTATS** ■ Lorsqu'elle est revenue, la guêpe s'est dirigée vers le centre du cercle de cônes de pin et non vers le nid qui était tout près. Tinbergen a répété l'expérience avec de nombreuses guêpes et a obtenu les mêmes résultats.



■ **CONCLUSION** ■ L'expérience a confirmé l'hypothèse selon laquelle les guêpes fouisseuses utilisent des repères visuels pour retrouver leurs nids.

Source des données : N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Clarendon Press, Oxford (1951).

ET SI ? ► Imaginez que la guêpe fouisseuse étudiée par Tinbergen retourne à son nid d'origine, même si les cônes de pin ont été déplacés. Quelles hypothèses pourriez-vous formuler pour expliquer comment la guêpe retrouve son nid et pourquoi le déplacement des cônes de pin ne l'empêche pas de s'orienter ?

immédiatement après qu'il l'a ingéré (**figure 51.9**). À la suite de cette expérience, le geai bleu évitera d'attaquer des monarches et d'autres papillons semblables. La capacité qu'ont de nombreux animaux à associer une caractéristique de l'environnement (par exemple, une couleur) à une autre caractéristique (par exemple, un goût désagréable) est appelée **apprentissage associatif**.

L'apprentissage associatif convient particulièrement bien aux expériences en laboratoire. En général, ces expériences font appel soit au conditionnement classique (ou répondant), soit au conditionnement opérant. Dans le *conditionnement classique*, l'animal établit un lien entre un stimulus arbitraire et une récompense ou une punition. Le physiologiste russe Ivan Pavlov a réalisé les premières expériences de conditionnement classique. Il a montré que, s'il faisait toujours tinter une cloche juste avant de nourrir un chien, le chien finissait par saliver quand la cloche tintait, sachant qu'on allait le nourrir. Dans le *conditionnement opérant*, aussi appelé apprentissage par essais et erreurs, un animal apprend à associer l'un de ses propres comportements à une récompense ou à une punition, puis il tend à répéter ou à éviter ce comportement (voir la figure 51.9). B. F. Skinner, un des premiers à avoir étudié le conditionnement opérant, a exploré ce type d'apprentissage en laboratoire. Par essais et erreurs, il a notamment montré à un rat à obtenir sa nourriture en actionnant un levier.

Des études révèlent que certains animaux peuvent apprendre à appairer des caractéristiques de leur environnement, mais pas toutes. Par exemple, les pigeons (*Columba spp.*) peuvent apprendre à associer le danger à un son, mais pas à une couleur. Ils peuvent toutefois associer une couleur à de la nourriture. Que faut-il comprendre de cela ? Il semble que le développement et l'organisation du système nerveux des pigeons restreignent les associations pouvant être faites. Par ailleurs, ces restrictions ne se limitent pas aux oiseaux. Les rats, par exemple, peuvent apprendre à éviter les aliments qui les rendent malades d'après leur odeur, mais pas d'après leurs caractéristiques visuelles ou sonores.

Considérant l'évolution du comportement, il paraît logique que certains animaux ne puissent pas apprendre à faire certaines associations. Les associations qu'un animal peut effectuer facilement rendent compte des relations susceptibles d'exister dans la nature. À l'inverse, les associations qui ne peuvent pas

▼ **Figure 51.9** L'apprentissage associatif. Après avoir ingéré et vomit un monarque, ce geai bleu a probablement appris à éviter cette espèce.



être faites sont celles qui ont peu de chance de représenter un avantage sélectif dans l'environnement natif de l'animal. Par exemple, dans le cas d'un rat dans son milieu naturel, il est plus probable qu'un aliment toxique soit associé à une certaine odeur qu'à un son en particulier.

La cognition et la résolution de problème

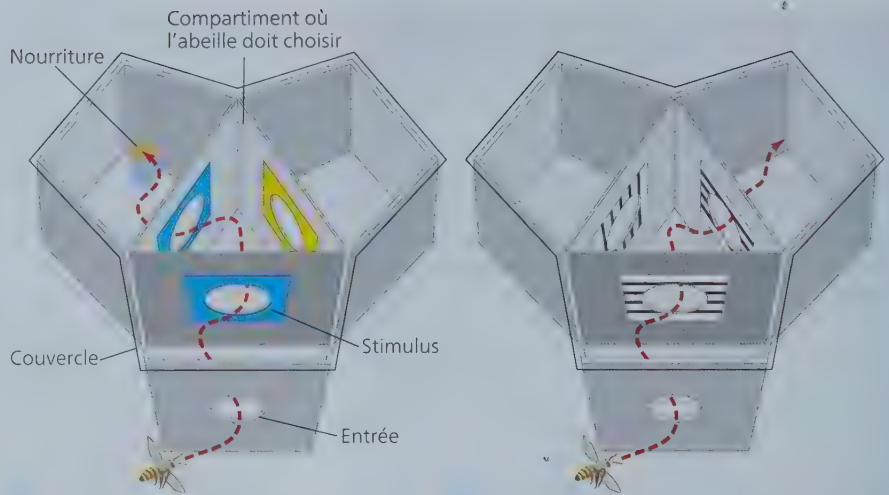
Les types d'apprentissage les plus complexes font appel à la **cognition**, le processus qui consiste à acquérir des connaissances par la perception, le raisonnement, la mémoire et le jugement. On croyait autrefois que seuls les primates et certains mammifères marins avaient des processus mentaux d'ordre supérieur, mais des études de laboratoire semblent aujourd'hui montrer que la cognition est présente chez beaucoup d'autres groupes d'animaux, notamment chez les insectes. Par exemple, une expérience comportant des labyrinthes en Y a montré que les abeilles mellifères étaient capables de pensée abstraite. Dans un des labyrinthes, les ouvertures portaient des couleurs; dans l'autre labyrinthe, les ouvertures portaient des rayures noires et blanches, soit verticales ou horizontales. Deux groupes d'abeilles ont été dressés dans le labyrinthe de couleur. En entrant, une abeille voyait une certaine couleur et elle avait ensuite le choix entre un embranchement du labyrinthe dont l'ouverture portait la même couleur ou un embranchement d'une autre couleur. Un seul des deux embranchements renfermait une récompense sous forme de nourriture. Les abeilles du premier groupe étaient récompensées lorsqu'elles volaient dans le bras de la même couleur que celle de l'entrée principale (**figure 51.10 1**), tandis que les abeilles du second groupe étaient récompensées lorsqu'elles choisissaient l'embranchement de couleur *différente*. Après les avoir ainsi dressés, on leur faisait essayer le labyrinthe à rayures, qui ne renfermait aucune nourriture en guise de récompense. Après avoir passé dans une entrée ornée de rayures noires et blanches, l'abeille avait le choix entre un embranchement dont l'ouverture portait le même motif et un autre portant un motif différent. Les abeilles du premier groupe ont le plus souvent choisi de passer par l'ouverture portant le même motif (**figure 51.10 2**), tandis que les abeilles du second groupe choisissaient habituellement l'ouverture ayant un motif différent.

Les résultats de ces expériences semblent appuyer l'hypothèse selon laquelle les abeilles mellifères sont capables de distinguer deux objets selon qu'ils sont « pareils » ou « différents ». Fait étonnant, une étude publiée en 2010 indique que les abeilles peuvent également apprendre à distinguer des visages humains.

L'aptitude d'un système nerveux à traiter l'information peut également se mesurer à la capacité dont il fait preuve dans la **résolution de problème**, c'est-à-dire dans l'activité cognitive qui consiste à concevoir une méthode visant à modifier une situation en présence d'obstacles, apparents ou réels. Par exemple, si on place un chimpanzé (*Pan troglodytes*) dans une pièce où une banane est suspendue hors de portée et où plusieurs boîtes se trouvent sur le sol, l'animal est capable d'évaluer la situation et d'empiler les boîtes afin d'atteindre la nourriture. Le comportement de résolution de problème est fortement développé chez certains mammifères, surtout chez les primates et chez les dauphins (famille des delphinidés); on en a aussi observé des exemples remarquables chez les corvidés, particulièrement chez les corneilles (*Corvus brachyrhynchos*), les corbeaux (*Corvus corax*) et les geais (*Cyanocitta spp.*). Dans une certaine expérience, les corbeaux devaient atteindre des aliments suspendus à une

► **Figure 51.10** L'épreuve du labyrinthe servant à mesurer la pensée abstraite chez les abeilles mellifères. Ces labyrinthes sont conçus pour vérifier si les abeilles mellifères sont capables de distinguer deux objets selon qu'ils sont « pareils » ou « différents ».

HABILÉTÉS VISUELLES ► Décrivez comment vous arrangeriez le labyrinthe pour vérifier si les abeilles ont une préférence innée quant à l'orientation des rayures noires.



1 Les abeilles sont dressées dans un labyrinthe dont les ouvertures portent des couleurs. Comme on le voit ici, les abeilles d'un des groupes sont récompensées lorsqu'elles choisissent la même couleur que le stimulus de départ.

2 Les abeilles sont ensuite dirigées vers le labyrinthe dont les ouvertures portent des rayures noires et blanches. Les abeilles qui avaient été récompensées d'avoir choisi la même couleur choisissent le plus souvent l'ouverture portant le même motif que le stimulus de départ.

branche par un fil. Après avoir échoué dans sa tentative d'attraper la nourriture en vol, un des corbeaux a résolu le problème en utilisant une patte pour tirer progressivement sur le fil tout en retenant celui-ci à l'aide de l'autre patte pour que la nourriture ne retombe pas. D'autres corbeaux ont trouvé des solutions semblables. Cependant, certains corbeaux n'ont pas réussi à résoudre le problème, ce qui donne à penser que la capacité de résolution de problème, chez cette espèce comme chez d'autres, varie selon l'expérience et les capacités individuelles.

Le développement des comportements appris

La plupart des comportements appris que nous avons vus s'acquièrent dans un laps de temps relativement court. Certains comportements se développent toutefois sur une période plus longue. Par exemple, certaines espèces d'oiseaux apprennent leurs chants par étape.

Dans le cas du bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), la première étape d'apprentissage a lieu au début de son développement, lorsque le jeune bruant entend le chant pour la première fois. Si un jeune bruant à couronne blanche est isolé pendant les 50 premiers jours de sa vie et qu'il n'entend ni les vrais bruants chanter ni des enregistrements de leurs chants, il ne réussit pas à produire le chant adulte caractéristique de son espèce. Bien que le jeune oiseau ne chante pas durant la période critique, il mémorise les chants de son espèce en écoutant les autres bruants à couronne blanche. Pendant cette période critique, il pépie davantage en entendant les chants propres à son espèce que ceux d'autres espèces. Donc, les jeunes bruants à couronne blanche apprennent les chants qu'ils émettront à l'âge adulte, mais cet apprentissage semble circonscrit par des préférences génétiques.

Après la période critique, pendant laquelle le bruant à couronne blanche apprend le chant caractéristique de son espèce, une deuxième étape d'apprentissage a lieu : l'oiseau juvénile essaie alors de chanter quelques notes que les chercheurs

appellent préchant. Au cours de cette étape, l'oiseau juvénile s'écoute chanter et compare son chant à celui qu'il a mémorisé durant la période critique d'apprentissage. Lorsque le chant correspond au modèle mémorisé, il se fixe en tant que chant définitif. Pendant toute sa vie, l'oiseau ne reproduit plus que le chant du bruant à couronne blanche adulte.

Le processus d'apprentissage du chant peut être très différent chez d'autres espèces d'oiseaux. Ainsi, chez les serins des Canaries (*Serinus canaria*), l'apprentissage n'est pas limité à une seule période critique. Le jeune serin commence par un préchant, mais la totalité de son chant ne se fixe pas de la même manière que chez le bruant à couronne blanche. Entre les périodes de reproduction, le chant redevient flexible et un mâle adulte peut apprendre chaque année de nouvelles « syllabes », qui prolongent le chant déjà appris.

L'apprentissage des chants est un des nombreux exemples de la façon dont les animaux apprennent des autres individus de leur espèce. Pour clore notre exploration de l'apprentissage, nous allons examiner un certain nombre d'exemples qui illustrent de manière plus générale le phénomène de l'apprentissage social.

L'apprentissage social

Un grand nombre d'animaux apprennent à résoudre des problèmes en observant le comportement d'autres individus de leur espèce. Ce type d'apprentissage par l'observation d'autres individus est appelé **apprentissage social**. Les jeunes chimpanzés sauvages, par exemple, apprennent à ouvrir des noix de palmier à huile (*Elaeis guineensis*) au moyen de deux pierres, en imitant leurs congénères expérimentés (**figure 51.11**).

Les expériences effectuées avec des vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) dans le parc national d'Amboseli, au Kenya, nous donnent un autre exemple de l'influence de l'apprentissage social sur le comportement. Ces singes, dont la taille est à peu près celle d'un chat domestique, émettent un ensemble complexe de cris d'alarme, qui diffèrent selon le prédateur qu'ils voient : léopard,

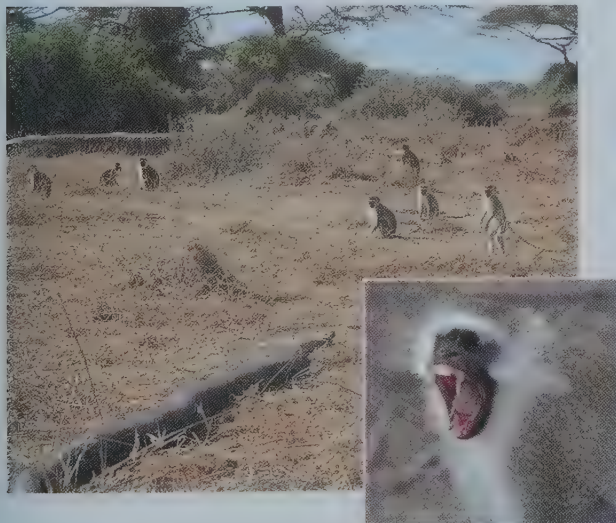
aigle ou serpent. Quand ils aperçoivent un léopard (*Panthera pardus*), ils lancent un aboiement sonore. Quand ils voient un aigle (famille des accipitridés), ils émettent une toux à double syllabe. Enfin, quand ils repèrent un serpent (sous-ordre des serpentes), ils le signalent par un cri aigu et saccadé. Selon le cri d'alarme qu'ils entendent, les vervets se comportent de la façon appropriée : ils courent escalader un arbre s'ils entendent le cri d'alarme pour un léopard (ils sont plus agiles que les léopards dans un arbre); ils lèvent les yeux lorsqu'ils entendent le cri pour un aigle; et ils regardent par terre quand la présence d'un serpent leur est signalée (figure 51.12).

Les jeunes vervets lancent des cris d'alarme, mais manquent de discernement. Ainsi, ils donnent le signal de la présence d'un aigle dès qu'ils aperçoivent un oiseau, même s'il s'agit d'un inoffensif guêpier (famille des mérépidés). En vieillissant, ils s'améliorent et deviennent plus précis. En fait, les vervets adultes

▼ **Figure 51.11** Un jeune chimpanzé apprend à ouvrir les noix du palmier à huile en observant un chimpanzé plus âgé.



▼ **Figure 51.12** Les vervets apprennent le bon usage des cris d'alarme. Quand ils aperçoivent un python (au premier plan), les vervets poussent le cri d'alarme correspondant à la présence d'un serpent (en médaillon). Les membres du groupe se tiennent alors debout et regardent par terre.



ne lancent le cri d'alarme qu'à la vue d'un aigle qui appartient à l'une des deux espèces qui s'attaquent à eux. Le mécanisme par lequel les jeunes apprennent à donner le bon signal d'alarme comporte probablement l'observation des autres membres du groupe et une confirmation sociale. En effet, si le jeune lance le cri au bon moment, c'est-à-dire s'il lance le cri d'alarme pour un aigle quand il y en a effectivement un qui survole le groupe, un autre membre du groupe crie aussi. Mais s'il lance le cri pour un aigle quand ce n'est qu'un guêpier qui survole le groupe, les adultes restent silencieux. Par conséquent, les vervets ont au départ une tendance innée à lancer un cri d'alarme quand ils voient des objets potentiellement menaçants dans leur environnement. Ensuite, l'apprentissage leur permet de perfectionner leur cri, de sorte que, parvenus à l'âge adulte, ils sont en mesure de donner l'alarme seulement en cas de danger réel et de perfectionner les cris d'alarme de la génération suivante.

L'apprentissage social constitue le fondement de la **culture**, un système de transfert d'information qui, par l'apprentissage social ou l'enseignement, influe sur le comportement des individus d'une population. Le transfert culturel d'information est susceptible de modifier les phénotypes comportementaux et, par ricochet, d'agir sur la valeur d'adaptation des individus.

Les modifications de comportement qui résultent de la sélection naturelle prennent beaucoup plus de temps que l'apprentissage à se produire. Dans le concept 51.3, nous examinerons les rapports entre les comportements particuliers et les processus de sélection qui touchent la survie et la reproduction.

RETOUR SUR LE CONCEPT 51.2

1. Comment l'apprentissage associatif permet-il d'expliquer pourquoi des espèces différentes d'insectes piqueurs ou désagréables au goût présentent des couleurs similaires ?
2. **ET SI ?** ► Comment pourriez-vous placer et manipuler des objets dans un laboratoire dans le but de vérifier si un animal peut utiliser une carte cognitive pour se rappeler l'emplacement d'une source de nourriture ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Comment un comportement appris contribue-t-il à la spéciation ? (Voir le concept 24.1.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 51.3

La sélection naturelle peut expliquer divers comportements qui favorisent la survie et le succès reproducteur de l'individu

ÉVOLUTION Nous allons maintenant tenter de répondre à la troisième question de Tinbergen : comment le comportement améliore-t-il les chances de survie et le succès reproducteur d'une population ? L'objet de notre étude passera donc des causes immédiates (les « comment ») aux causes fondamentales (les « pourquoi »). Nous commencerons par une activité essentielle tant à la survie qu'au succès reproducteur : la quête de

nourriture. Le comportement alimentaire, ou **quête de nourriture**, ne se résume pas à se nourrir, mais comprend aussi tous les mécanismes qu'un animal utilise pour rechercher, reconnaître et saisir des aliments ou capturer des proies.

L'évolution des comportements de quête de nourriture

La drosophile permet de mieux comprendre comment la quête de nourriture peut évoluer. Une variation dans un gène nommé *forager* (*for*) régule la distance que parcourt la larve pour chercher de la nourriture. En moyenne, les larves porteuses de l'allèle *for^R* (pour *Rover*, « Routier ») se déplacent sur une distance deux fois plus grande pour se nourrir que les larves porteuses de l'allèle *for^S* (pour *Sitter*, « Sédentaire »).

Les allèles *for^R* et *for^S* sont tous deux présents dans les populations naturelles. Quels facteurs peuvent favoriser l'un plutôt que l'autre ? Des chercheurs ont répondu à cette question en faisant des expériences dans lesquelles ils maintenaient des populations de mouches soit en faible ou en forte densité pendant plusieurs générations. Les larves maintenues au sein d'une population de faible densité sur plusieurs générations parcouraient des distances plus courtes pour se nourrir que celles qui étaient gardées dans des populations de forte densité (figure 51.13). De plus, des tests génétiques ont montré que la fréquence de l'allèle *for^S* avait augmenté dans les populations de faible densité, tandis que c'est la fréquence de l'allèle *for^R* qui avait augmenté dans les populations de forte densité. Ces modifications sont logiques. Dans une population peu dense, la quête de nourriture sur de courtes distances fournit suffisamment de nourriture, sans compter que sur de longues distances elle représenterait une dépense énergétique inutile. Dans une population très dense, par contre, un long parcours permettrait aux larves d'atteindre des endroits plus riches en nourriture. Un changement comportemental évolutif qu'on peut expliquer a donc eu lieu chez les populations élevées en laboratoire.

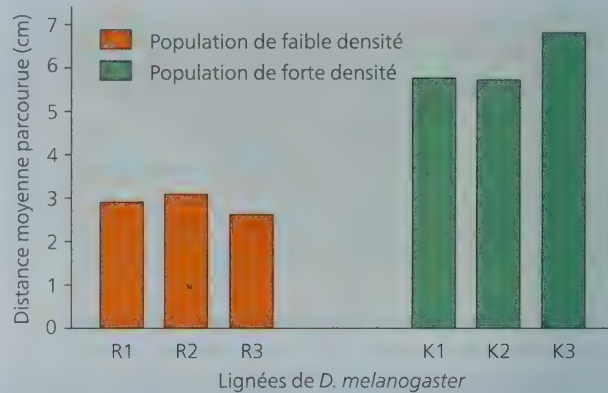
La théorie de la quête optimale de nourriture

Pour étudier les causes fondamentales des stratégies de quête de nourriture, certains biologistes ont recours à une analyse de rendement semblable à celle qu'on utilise en économie. Dans cette optique, on considère la quête de nourriture comme un compromis entre les bénéfices de la nutrition et les coûts liés à l'obtention de la nourriture, tels que la dépense énergétique ou le risque d'être mangé par un prédateur au cours de cette activité. Selon la **théorie de la quête optimale de nourriture**, la sélection naturelle doit favoriser un comportement qui réduit au minimum les coûts de la quête de nourriture tout en maximisant ses bénéfices. Dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, vous verrez comment il est possible d'appliquer cette théorie aux animaux sauvages.

L'équilibre entre le risque et la récompense

L'un des principaux coûts possibles de la quête de nourriture est le risque de prédation. Il ne sert à rien de maximiser le gain d'énergie et de réduire au minimum la dépense énergétique si le comportement de quête de nourriture d'un animal fait en sorte qu'il devient lui-même la proie d'un prédateur. Il paraît donc logique que le risque de prédation influe également sur

▼ **Figure 51.13** L'évolution du comportement de quête de nourriture chez des populations de *Drosophila melanogaster* élevées en laboratoire. Après 74 générations passées au sein d'une population de faible densité, les larves de *D. melanogaster* (populations R1 à R3) parcouraient des distances beaucoup plus courtes pour se nourrir que les larves de *D. melanogaster* de la population de forte densité (populations K1 à K3).



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► D'après vous, pourquoi est-il important d'étudier trois populations R et trois populations K plutôt qu'une seule de chacune ?

le comportement de quête de nourriture. Il semble que ce soit le cas chez le cerf-mulet (*Odocoileus hemionus*), qui vit dans les régions montagneuses de l'Ouest de l'Amérique du Nord. Une équipe de chercheurs a constaté que la nourriture était répartie à peu près uniformément dans les aires où les cerfs-mulets étaient susceptibles de s'alimenter, la quantité étant toutefois un peu moindre dans les endroits ouverts, non boisés. Par contre, le risque de prédation différait grandement d'un endroit à l'autre ; les pumas (*Puma concolor*), les principaux prédateurs, tuent la plupart des cerfs-mulets à la lisière des forêts et seulement un petit nombre dans les endroits ouverts et à l'intérieur des forêts.

Quel lien peut-on faire entre le comportement alimentaire du cerf-mulet et la variation du risque de prédation selon les endroits ? Les cerfs-mulets se nourrissent surtout dans les endroits ouverts. On peut donc penser que leur comportement alimentaire dépend davantage de l'importante variation du risque de prédation que de la faible variation de la disponibilité des aliments. Ce résultat met en évidence le fait que le comportement est souvent le reflet d'un compromis entre des pressions de sélection concurrentes.

Le comportement d'accouplement et le choix d'un partenaire

Le comportement d'accouplement et le choix d'un partenaire sont tout aussi déterminants pour le succès reproducteur que la quête de nourriture l'est pour la survie de l'individu. Ces comportements comprennent la recherche ou la conquête de partenaires, le choix parmi les partenaires potentiels, la concurrence pour la conquête des partenaires et les soins parentaux. Ces comportements comportent un coût énergétique pour chacun des partenaires. *L'investissement parental* correspond aux dépenses énergétiques des mâles et des femelles lors de chaque événement reproducteur.

Vérifier une hypothèse à l'aide d'un modèle quantitatif

■ LES CORNEILLES PRÉSENTENT-ELLES UN COMPORTEMENT DE QUÊTE OPTIMALE DE NOURRITURE ? ■

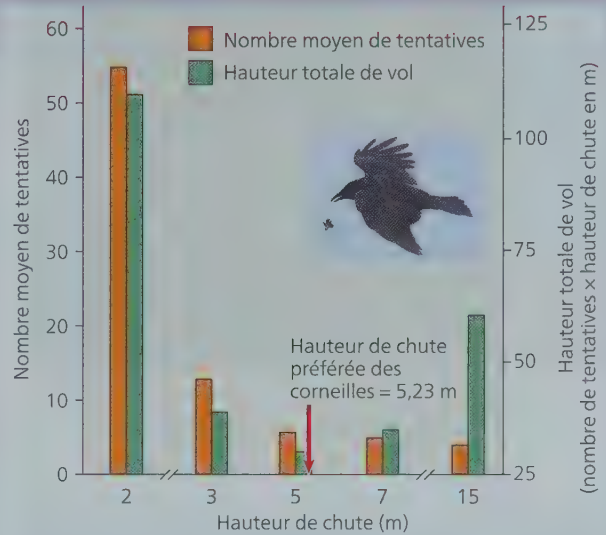
Sur des îles au large de la Colombie-Britannique, les corneilles d'Alaska (*Corvus caurinus*) fouillent les bassins d'eau laissés à marée basse, à la recherche de gastéropodes appelés buccins (*Buccinum spp.*). Elles saisissent leur proie dans leur bec, puis s'envolent et laissent tomber le buccin sur les rochers pour en briser la coquille. Si l'opération réussit, elles peuvent se nourrir de la partie molle du gastéropode. Si la coquille ne se brise pas, elles saisissent de nouveau le buccin et le laissent encore tomber. Elles continuent ainsi jusqu'à ce que la coquille se brise. Qu'est-ce qui détermine la hauteur du vol de la corneille ? Si le choix du comportement alimentaire de la corneille était dicté par des considérations énergétiques, la hauteur de vol moyenne représenterait un compromis entre les coûts liés à un vol plus haut et les bénéfices de repas plus fréquents. Dans le présent exercice, vous déterminerez dans quelle mesure la théorie de la quête optimale de nourriture permet de prédire la hauteur de vol moyenne observée chez des corneilles en liberté.

■ MÉTHODE ■ La hauteur à laquelle les corneilles laissent tomber les buccins a été mesurée par rapport à un poteau marqué planté à proximité. Pour vérifier leur hypothèse, les chercheurs ont imité le comportement des corneilles avec un appareil qui laissait tomber des coquilles de buccins sur un rocher à partir d'une plateforme qu'on pouvait régler à différentes hauteurs. Ils ont noté le nombre de tentatives de chutes nécessaires pour briser la coquille à partir des différentes hauteurs. Pour chaque hauteur, ils ont calculé le nombre moyen de tentatives. Après avoir combiné les résultats pour chaque hauteur, ils ont calculé la hauteur totale de vol, c'est-à-dire la hauteur de la chute multipliée par le nombre moyen de tentatives.

■ RÉSULTATS ■ Le diagramme de droite résume les résultats de l'expérience.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- De quelle façon le nombre moyen de chutes nécessaires pour briser la coquille dépend-il de la hauteur de la plateforme pour une chute de 5 m ou moins ? Pour une chute de plus de 5 m ?
- On peut assimiler la hauteur totale de vol à une mesure de l'énergie totale requise pour briser une coquille de buccin. Pourquoi cette valeur est-elle moindre pour une plateforme réglée à 5 m que pour une plateforme réglée à 2 ou à 15 m ?



Source des données : R. Zach, Shell-dropping : Decision-making and optimal foraging in northwestern crows, *Behavior* 68 : 106-117 (1979).

- À l'aide du diagramme de la hauteur totale de vol, comparez les hauteurs de chute que les corneilles semblent adopter de préférence. Les données sont-elles compatibles avec l'hypothèse de la quête optimale de nourriture ? Expliquez votre réponse.
- Dans le cadre de l'expérience, on présupait qu'en changeant la hauteur de vol, on ne faisait que changer l'énergie totale requise. Selon vous, s'agit-il d'une limite réaliste, ou y a-t-il des facteurs autres que l'énergie totale qui pourraient varier en fonction de la hauteur ?
- Les chercheurs ont constaté que les corneilles récoltaient et laissaient tomber seulement les plus gros buccins. Nommez quelques avantages possibles de cette préférence.
- Selon les chercheurs, il n'y a pas de différences dans les probabilités que la coquille du buccin se brise lors de la première tentative ou après plusieurs tentatives. Si la probabilité qu'elle se brise augmentait à chaque tentative, quel changement la corneille apporterait-elle à son comportement, d'après vous ?

l'accouplement d'un mâle avec plusieurs femelles, ou encore de la polyandrie, c'est-à-dire d'accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles.

Le dimorphisme sexuel, c'est-à-dire la différence de morphologie entre le mâle et la femelle d'une même espèce, varie généralement en fonction du système d'accouplement (figure 51.14). Chez les espèces monogames, les mâles et les femelles se ressemblent souvent beaucoup. À l'opposé, chez les espèces polygames, le sexe qui attire les partenaires sexuels multiples est habituellement le plus voyant et le plus gros des deux. Nous verrons bientôt le rôle de l'évolution dans ces différences.

Les systèmes d'accouplement et le dimorphisme sexuel

L'accouplement ne se résume pas à l'union du mâle et de la femelle, car les systèmes d'accouplement varient beaucoup d'une espèce à l'autre en ce qui a trait à la durée des relations et à leur nombre. Chez certaines espèces animales, l'accouplement est fondé sur la promiscuité, et les liens d'attachement entre mâles et femelles ne sont ni forts ni durables. Chez d'autres espèces, les deux individus forment un couple plutôt durable qui est monogame (les deux mêmes individus forment le couple) ou polygame (un individu s'accouple avec plusieurs autres). La polygamie peut prendre la forme de la polygynie, qui est

▼ **Figure 51.14** Les rapports entre le système d'accouplement et la morphologie des mâles et des femelles.

Les systèmes d'accouplement et les soins parentaux

Les besoins des petits constituent un important facteur limitatif de l'évolution des systèmes d'accouplement. La plupart des oisillons, par exemple, n'ont aucune autonomie et leurs besoins nutritifs sont tels qu'un seul parent ne peut y pourvoir. Les mâles ont alors avantage, afin de favoriser la survie de leur progéniture, à aider une seule femelle. C'est sans doute pourquoi de nombreux oiseaux sont monogames. Chez les oiseaux dont les petits deviennent autonomes très tôt après la naissance, comme le faisan et la caille (tous deux de la famille des phasianidés), le mâle retire moins d'avantages à rester avec la femelle. Les mâles de ces espèces maximisent alors leur succès reproducteur en approchant plusieurs femelles. De fait, la polygynie est relativement répandue parmi ces espèces. Dans le cas des mammifères, le lait de la femelle constitue la seule nourriture des petits, et les mâles ne jouent souvent aucun rôle. Parmi les espèces où les mâles protègent les femelles et les petits, comme chez le lion (*Panthera leo*), le mâle entretient souvent un harem de plusieurs femelles, seul ou en petit groupe.

La *certitude de paternité* est également un facteur déterminant dans le système d'accouplement et les soins parentaux. Les petits ou les œufs d'une femelle contiennent forcément les gènes de la femelle. Cependant, même chez les animaux habituellement monogames, il y a toujours la possibilité que les rejetons proviennent d'un autre mâle que le mâle habituel de la femelle. La certitude de paternité est relativement faible chez la plupart des espèces à fécondation interne, parce qu'un long délai sépare l'accouplement de la mise bas (ou l'accouplement de la ponte). Telle est peut-être la raison pour laquelle les soins des petits relèvent très rarement exclusivement des mâles chez les oiseaux et les mammifères. En revanche, les mâles de nombreuses espèces à fécondation interne ont des comportements qui semblent renforcer la certitude de paternité, notamment monter la garde auprès des femelles, débarrasser l'appareil reproducteur de la femelle de tout sperme avant la copulation et déloger le sperme des autres mâles en y introduisant de grandes quantités de sperme.

La certitude de paternité est beaucoup plus forte lorsque la ponte et l'accouplement se font simultanément, comme dans la fécondation externe. Voilà peut-être pourquoi, parmi les espèces d'invertébrés aquatiques, de poissons et d'amphibiens à fécondation externe, les soins parentaux, s'ils existent, proviennent autant des mâles que des femelles (**figure 51.15**; voir aussi la figure 46.6). Les mâles s'occupent des petits dans moins de 10% des familles de poissons et d'amphibiens à fécondation interne, mais dans plus de la moitié des familles à fécondation externe.

Il est important de souligner que la certitude de paternité ne signifie pas que les animaux ont conscience des facteurs qui interviennent dans leur comportement. Il existe un lien entre le comportement parental et la certitude de paternité parce que la sélection naturelle l'a favorisé au fil des générations. Ce lien demeure un domaine qui fait l'objet de recherches actives.

La sélection sexuelle et le choix d'un partenaire

Le dimorphisme sexuel au sein d'une espèce résulte de la sélection sexuelle, une forme de sélection naturelle dans laquelle les différences entre les individus en fait de succès reproducteur

(a) **Monogamie** (un seul mâle et une seule femelle)



Chez les espèces monogames, comme ces goélands d'Audubon (*Larus occidentalis*), les mâles et les femelles sont souvent si semblables qu'il est difficile de les distinguer uniquement d'après leurs caractéristiques externes.

(b) **Polygynie** (un seul mâle, plusieurs femelles)



Chez les espèces polygynes, comme le wapiti (*Cervus canadensis*), le mâle (à droite) est souvent très orné.

(c) **Polyandrie** (une seule femelle, plusieurs mâles)



Chez les espèces polyandres, comme ces phalaropes à bec étroit (*Phalaropus lobatus*), les femelles (à droite) sont généralement plus ornées que les mâles.

▼ **Figure 51.15** Des soins parentaux donnés par l'opistognate à tête jaune (*Opistognathus aurifrons*). L'opistognate mâle, qui vit dans les milieux marins tropicaux, garde dans sa bouche les œufs qu'il a fécondés afin d'assurer leur aération et de les protéger des prédateurs jusqu'à la naissance des petits.



sont une conséquence des différences relatives au succès de l'accouplement (voir le concept 23.4). La sélection sexuelle peut prendre la forme d'une *sélection intersexuelle* dans laquelle des individus de même sexe choisissent leurs partenaires en fonction de caractéristiques particulières de l'autre sexe, comme les chants nuptiaux (ce sont généralement les femelles qui choisissent les mâles), ou d'une *sélection intrasexuelle*, laquelle implique une concurrence entre des individus de même sexe pour gagner les faveurs d'un partenaire du sexe opposé.

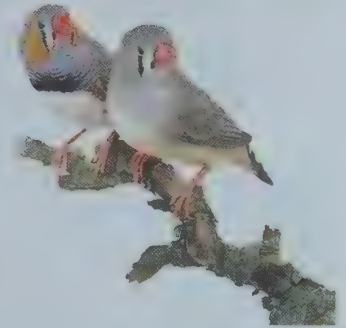
Le choix du partenaire par les femelles Les préférences des femelles pour leurs partenaires jouent sans doute un rôle crucial dans l'évolution du comportement et de l'anatomie du mâle, par sélection intersexuelle. Pour prendre un autre exemple de la façon dont le choix des femelles influe sur l'évolution des mâles, considérons la parade nuptiale des mouches aux yeux pédonculés (*Teleopsis dalmanni*). Les yeux de ces insectes sont situés aux extrémités de pédoncules qui sont plus longs chez les mâles que chez les femelles. Durant la parade nuptiale, le mâle se présente face à une femelle. Or, les chercheurs ont remarqué que les femelles s'accouplaient davantage avec les mâles qui avaient des pédoncules oculaires assez longs. Pourquoi les femelles favoriseraient-elles ce caractère en apparence arbitraire ? Il semblerait bien que les ornements comme les longs pédoncules oculaires chez ces mouches ou les plumes de couleur vive chez les oiseaux aient en général un rapport avec leur santé et leur vitalité. Une femelle qui choisit un mâle sain augmente ses chances d'engendrer des petits en bonne santé qui survivent et se reproduisent. C'est pourquoi les mâles rivalisent entre eux dans des rituels de combat pour attirer l'attention d'une femelle (**figure 51.16**). Dans les affrontements entre deux *Teleopsis dalmanni* mâles, le mâle aux pédoncules les moins longs bat habituellement en retraite avant même qu'un combat ait lieu.

L'imprégnation parentale peut aussi influencer le choix d'un partenaire, comme le révèle des expériences réalisées avec des diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*). Ces passereaux n'ont normalement pas d'aigrette sur la tête (**figure 51.17**).

► **Figure 51.16** Un affrontement entre deux mouches aux yeux pédonculés mâles pour attirer une femelle.



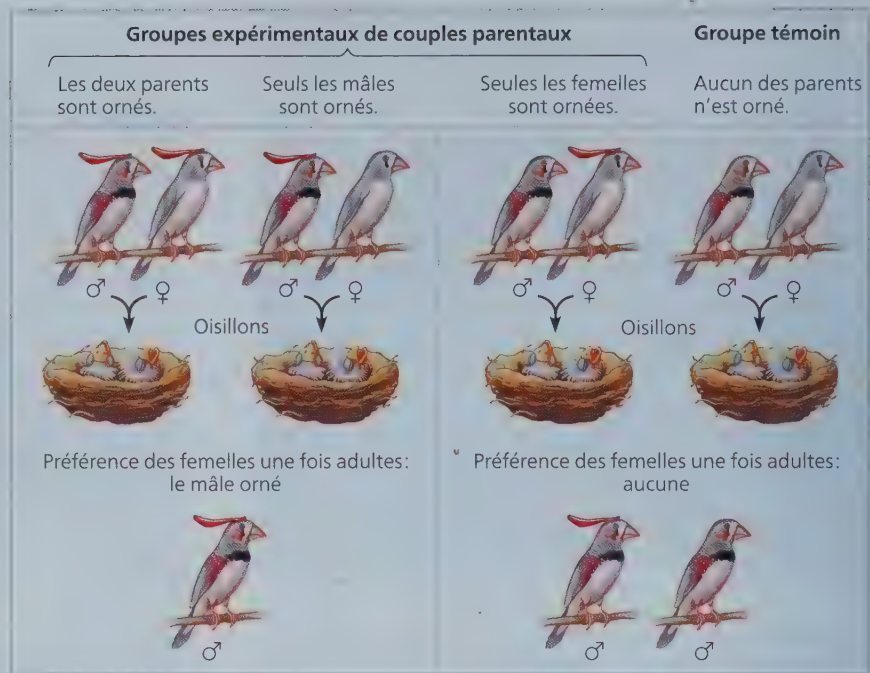
► **Figure 51.17** Des diamants mandarins tels qu'ils sont dans la nature. Le mâle (à gauche) est orné de motifs plus frappants que ceux de la femelle, et il est plus coloré qu'elle.



Pour savoir si l'aspect parental influait sur le choix d'un partenaire, indépendamment de tout facteur génétique, des chercheurs ont pourvu des diamants mandarins d'ornements artificiels. Ils ont fixé avec du ruban adhésif une plume rouge de 2,5 cm de long sur les plumes frontales des deux parents, ou uniquement sur celles du parent mâle ou du parent femelle, alors que les oisillons étaient âgés de 8 jours, soit approximativement 2 jours avant qu'ils ouvrent les yeux. Des diamants mandarins faisant partie d'un groupe témoin ont été élevés par des parents dépourvus d'ornement. Lorsque les oisillons de l'expérience sont parvenus à l'âge adulte, on leur a donné le choix entre des partenaires ornés d'une plume rouge ou non (**figure 51.18**). Les mâles n'ont montré aucune préférence. Les femelles n'ont montré aucune préférence si elles avaient été élevées par un couple dont le mâle n'était pas orné. Toutefois, les femelles élevées par un couple dont le mâle était orné ont choisi des mâles ornés pour partenaires. En conséquence, ces expériences semblent indiquer que les femelles subissent l'influence de leur père dans leur choix d'un partenaire.

L'imitation du choix du partenaire, en vertu de laquelle les individus d'une population imitent le choix de partenaire d'autres individus, a fait l'objet d'études chez le guppy (*Poecilia reticulata*). Lorsqu'une femelle guppy choisit un mâle en l'absence d'autres femelles, elle choisit presque toujours le mâle dont la coloration orangée est la plus marquée (ayant la plus grande proportion de coloration sur l'ensemble de son corps). Pour vérifier si le comportement des autres femelles pouvait influencer sur cette préférence, des chercheurs ont réalisé une expérience qui comportait des guppys femelles réels et des guppys femelles factices (**figure 51.19**). Si un guppy femelle voyait une femelle factice « courtiser » un mâle ayant une coloration moins marquée, elle imitait souvent la préférence de la femelle factice. Autrement dit,

► **Figure 51.18** La sélection sexuelle influencée par l'imprégnation. Des expériences ont montré que, chez le diamant mandarin, les oisillons femelles ayant subi l'imprégnation de la part de pères ornés ont préféré les mâles ornés d'une plume, une fois parvenus à l'âge adulte. Dans tous les groupes expérimentaux, les oisillons mâles parvenus à l'âge adulte n'ont montré aucune préférence pour les femelles ornées ou pour celles qui ne l'étaient pas.



la femelle choisissait le mâle accompagné du guppy factice plutôt que le mâle ayant une coloration plus marquée. Les exceptions ont également fourni des informations. Le choix du partenaire ne changeait généralement pas quand la différence de coloration était particulièrement importante. En deçà d'un certain seuil de différence dans la couleur des mâles, l'imitation du choix du partenaire chez les guppys femelles peut donc masquer leurs préférences génétiques, dans ce cas pour les mâles orangés.

L'imitation du choix du partenaire, un type d'apprentissage social, a aussi été observée chez d'autres espèces de poissons et d'oiseaux. Quelle est l'influence de la sélection naturelle sur un tel mécanisme ? Il se pourrait qu'une femelle qui s'accouple avec des mâles que d'autres femelles trouvent attirants augmente ses chances d'avoir une progéniture mâle attirante qui obtiendra un plus grand succès reproducteur.

La concurrence des mâles pour le choix des femelles Les exemples précédents montrent comment le choix du partenaire effectué par la femelle peut favoriser l'évolution d'un type de mâle idéal dans une situation donnée, un phénomène aboutissant à une faible variation entre les mâles. La concurrence des mâles pour le choix des femelles constitue une source de sélection intrasexuelle également susceptible de réduire cette variation chez les mâles. Cette concurrence peut donner lieu à un *comportement agonistique*, qui prend souvent la forme d'un combat ritualisé pour déterminer quel opposant aura accès à une ressource, par exemple à des aliments ou à des partenaires (figure 51.20 ; voir aussi la figure 51.16).

Bien que cette concurrence tende à atténuer la variation entre les mâles, certains vertébrés, dont des poissons et des cervidés, ainsi qu'un grand nombre d'invertébrés, présentent des variations extrêmement prononcées quant au comportement et à la morphologie des mâles. Chez certaines espèces, la sélection sexuelle a donné lieu à l'évolution d'une autre possibilité

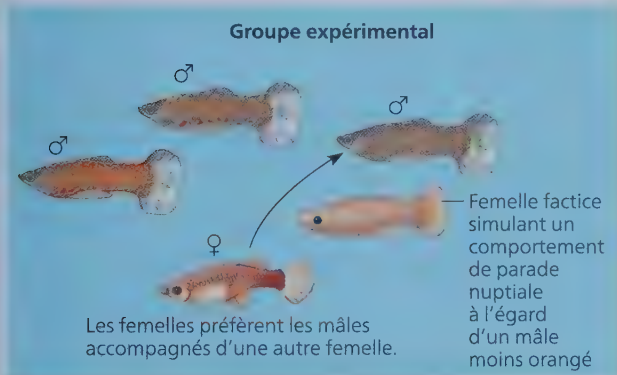
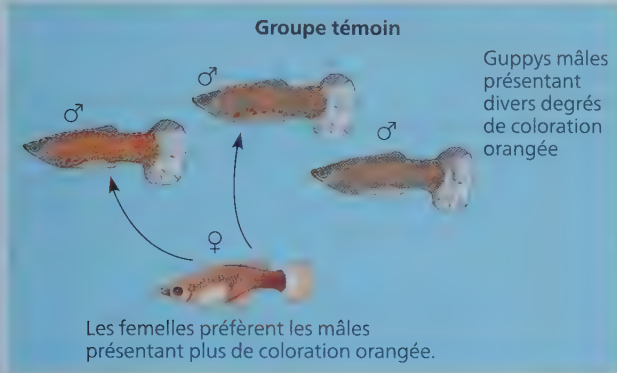
de comportement d'accouplement et de morphologie. Comment les scientifiques analysent-ils ces situations où plus d'un comportement d'accouplement peut permettre la reproduction ? Une des méthodes utilisées consiste à examiner les règles auxquelles les jeux obéissent.

L'application de la théorie des jeux

Souvent, la valeur d'adaptation d'un phénotype comportemental particulier est influencée par d'autres phénotypes comportementaux présents dans la population. Les écoéthologistes (biologistes étudiant l'écologie comportementale) qui étudient cette question utilisent une gamme d'outils, dont la théorie des jeux. À l'origine élaborée par le mathématicien américain John Nash et par d'autres mathématiciens afin de décrire le comportement économique des humains, la **théorie des jeux** évalue les différentes stratégies possibles dans des situations dont l'issue dépend de tous les individus qui participent à la situation.

Pour illustrer l'application de la théorie des jeux au comportement d'accouplement, examinons la situation des lézards à flancs maculés (*Uta stansburiana*) de Californie. En raison de variations génétiques, il existe trois types de mâles : les mâles à gorge orangée, les mâles à gorge bleue et les mâles à gorge jaune (figure 51.21). On pourrait penser que la sélection naturelle favorise l'un de ces trois types de mâles, mais ce n'est pas le cas, car les trois types coexistent. Pourquoi ? La réponse réside dans le fait que chaque couleur de gorge est associée à un comportement différent. Les mâles à gorge orangée sont les plus agressifs et défendent de vastes territoires contenant de nombreuses femelles. Les mâles à gorge bleue sont aussi territoriaux, mais ils défendent des territoires plus restreints et contenant de moins nombreuses femelles. Pour leur part, les mâles à gorge jaune sont des animaux non territoriaux qui imitent les femelles et utilisent des tactiques « surnoises » pour arriver à s'accoupler.

▼ **Figure 51.19** L'imitation du choix du partenaire chez les guppys femelles. En l'absence d'autres femelles (groupe témoin), les guppys femelles choisissent généralement les mâles présentant une coloration orangée plus marquée. Toutefois, lorsqu'on place une femelle factice près d'un des mâles (groupe expérimental), les guppys femelles ont souvent tendance à imiter le choix présumé de cette femelle factice, même si le mâle choisi présente moins de coloration orangée que les autres mâles. Les femelles négligent le choix présumé de la femelle factice uniquement quand un autre mâle a beaucoup plus de coloration orangée.



Des chercheurs ont constaté que le succès d'accouplement relatif de chaque type de mâle varie selon l'abondance relative des autres types de mâles au sein de la population. Il s'agit d'un exemple de sélection liée à la fréquence. Sur une période de plusieurs années, une des populations étudiées a compté tour à tour des nombres élevés de mâles à gorge bleue, de mâles à gorge orangée, puis de mâles à gorge jaune, et de nouveau un nombre élevé de mâles à gorge bleue.

Les chercheurs ont établi un lien entre les cycles de variation de la population des lézards à flancs maculés et la théorie des jeux. Ils ont comparé la concurrence entre les mâles chez cette espèce de lézards au jeu d'enfant appelé *roche, papier, ciseaux*. Dans ce jeu, le papier gagne contre la roche, la roche contre les ciseaux et les ciseaux contre le papier. Chaque élément figuré par la main gagne contre un des deux autres et perd contre le troisième. Selon des règles semblables, chaque type de mâle a un avantage sur un des deux autres. Quand les mâles à gorge bleue sont nombreux, ils réussissent à défendre les quelques femelles de leurs territoires des avances des surnois mâles à gorge jaune. Toutefois, les mâles à gorge bleue ne peuvent défendre leurs territoires contre les mâles à gorge orangée

▼ **Figure 51.20** Un comportement agonistique. Il arrive souvent que les kangourous géants mâles (*Macropus giganteus*) se battent pour déterminer celui qui s'accouplera avec une femelle. Habituellement, un des deux mâles émet un grognement fort avant de frapper l'autre avec ses pattes antérieures. Si le mâle attaqué ne bat pas en retraite, le combat peut s'intensifier et devenir très rude : chaque mâle prend appui sur sa queue pour frapper son rival de ses pattes avant et de ses pattes postérieures, qui portent des griffes acérées.



▼ **Figure 51.21** Le polymorphisme chez les lézards à flancs maculés mâles (*Uta stansburiana*). Un mâle à gorge orangée, à gauche ; un mâle à gorge bleue, au centre ; un mâle à gorge jaune, à droite.



hyperagressifs. Quand ces derniers deviennent les plus abondants, le plus grand nombre de femelles dans chaque territoire permet aux mâles à gorge jaune de se reproduire davantage. Les mâles à gorge jaune deviennent alors plus nombreux, mais ils perdent ensuite contre les mâles à gorge bleue dont les tactiques pour défendre de petits territoires leur permettent un meilleur succès reproducteur. En somme, lorsqu'on suit la population au fil du temps, on constate que les lézards aux trois couleurs de gorge coexistent et que chacune prédomine périodiquement.

La théorie des jeux permet de réfléchir à des problèmes complexes dans lesquels l'évolution du comportement s'explique par la réussite relative (succès reproducteur par rapport aux autres phénotypes), et non par la réussite absolue. Cette théorie constitue un outil important, puisque c'est en comparant la réussite relative d'un phénotype à celle d'autres phénotypes que la valeur d'adaptation darwinienne peut être mesurée.

RETOUR SUR LE CONCEPT 51.3

1. Pourquoi y a-t-il une corrélation entre le mode de fécondation et la présence ou l'absence de soins parentaux donnés par le mâle ?
2. **FAITES DES LIENS** ► Une sélection équilibrée peut maintenir la variation sur un locus (voir le concept 23.4). À partir des expériences décrites dans le présent chapitre au sujet de la quête de nourriture, énoncez une hypothèse simple qui pourrait expliquer la présence des allèles *for^R* et *for^S* dans les populations naturelles de mouches.
3. **ET SI ?** ► Imaginez qu'une infection tue beaucoup plus de mâles que de femelles dans une population de lézards à flancs maculés. Quel en serait l'effet immédiat sur la concurrence que se font les mâles pour se reproduire ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 51.4

L'étude de l'évolution du comportement se fonde notamment sur les analyses génétiques et sur le concept de valeur d'adaptation inclusive

ÉVOLUTION Nous allons maintenant explorer la quatrième question de Tinbergen : l'histoire évolutive des comportements. Pour commencer, nous examinerons les fondements génétiques du comportement. Nous nous intéresserons ensuite aux variations génétiques qui sous-tendent l'évolution de certains comportements. Enfin, nous verrons comment le fait d'élargir la définition du concept de valeur d'adaptation afin qu'il comprenne plus que la survie individuelle permet d'expliquer le comportement altruiste.

Les fondements génétiques du comportement

Pour explorer les fondements génétiques du comportement, nous allons d'abord examiner le comportement de parade nuptiale de la drosophile (voir la figure 51.4). Durant sa parade nuptiale, la mouche mâle accomplit une série complexe d'actions sous l'effet de multiples stimulus sensoriels. Des études génétiques ont montré qu'un seul gène, appelé *fru*, régit toute la parade nuptiale. Si le gène *fru* mute dans sa forme inactive, les mâles ne font pas de parade nuptiale ou ne s'accouplent pas avec des femelles. (Le nom *fru* vient de *fruitless*, qui signifie « sans fruit », en référence à l'absence de progéniture de ces mâles mutants.) Les mouches mâles et femelles normales expriment des formes distinctes du gène *fru*. Les femelles génétiquement modifiées pour exprimer la version mâle du gène *fru* courtisent d'autres femelles et jouent le rôle normalement dévolu au mâle.

Comment le gène *fru* régule-t-il des activités aussi différentes ? Des expériences réalisées conjointement dans plusieurs laboratoires ont montré que le gène *fru* est un gène régulateur, appelé gène maître, qui dirige l'expression et l'activité de plusieurs autres gènes secondaires dotés de fonctions plus limitées. Du haut de cette hiérarchie génétique, le gène *fru* régit un ensemble de gènes secondaires dont dépendent diverses fonctions sexuelles du système nerveux de la mouche. Le gène *fru* programme la mouche pour la parade nuptiale du mâle en coordonnant des connexions de son système nerveux central propres aux mâles.

Dans nombre de cas, les différences de comportement ne viennent pas de l'inactivation d'un gène, mais de variations dans l'activité ou dans la quantité d'un produit génétique. Un des exemples les plus éloquentes est le comportement de deux espèces de campagnols étroitement apparentées. Les campagnols sont des petits rongeurs semblables à des souris. Les campagnols des prés (*Microtus pennsylvanicus*) mâles sont solitaires et ne créent pas de liens durables avec leurs partenaires. Après l'accouplement, ils s'occupent peu des petits. En revanche, le campagnol des Prairies (*Microtus ochrogaster*) mâle forme un couple durable avec une seule femelle après l'accouplement (figure 51.22). Quelques jours après la naissance des petits, il passe beaucoup de temps à tourner autour d'eux, à les lécher et à les promener tout en veillant à ce qu'aucun intrus ne s'en approche.

Des neurotransmetteurs peptidiques interviennent dans la formation du couple et dans le comportement parental chez les campagnols mâles. Pendant l'accouplement, l'**hormone anti-diurétique (ADH)** ou **vasopressine** et l'**ocytocine** (voir le concept 44.5) sont libérées et se lient à des récepteurs spécifiques du système nerveux central. Par exemple, lorsqu'on donne à des

▼ **Figure 51.22** Un couple de campagnols des Prairies blottis l'un contre l'autre. Les campagnols des Prairies d'Amérique du Nord sont monogames; le mâle forme des liens étroits avec sa partenaire, comme le montre la photo, et consacre beaucoup de temps au soin des petits.



campagnols des Prairies mâles une substance qui inhibe le récepteur détectant l'ADH dans l'encéphale, ils ne forment pas de liens d'attachement durables après l'accouplement. De façon similaire, lorsqu'on injecte un bloqueur du récepteur de l'ocytocine à des campagnols des Prairies femelles, elles n'établissent pas de liens d'attachement durables avec un seul mâle.

Le gène du récepteur de l'ADH s'exprime beaucoup plus fortement chez les campagnols des Prairies que chez les campagnols des prés. Pour vérifier si la quantité de récepteurs de l'ADH dans le cerveau régule le comportement des campagnols après l'accouplement, des chercheurs ont introduit le gène du récepteur de l'ADH des campagnols des Prairies dans des campagnols des prés mâles. Non seulement les campagnols des prés transgéniques présentaient un encéphale dans lequel les récepteurs étaient plus nombreux, mais ils manifestaient aussi bon nombre des comportements d'accouplement des campagnols des Prairies, dont la formation de liens d'attachement durables. Par conséquent, bien que de nombreux gènes influent sur la formation de liens d'attachement durables et sur le comportement parental, un changement dans le degré d'expression des récepteurs de l'ADH suffit pour modifier le développement de ces comportements.

La variation génétique et l'évolution du comportement

Les différences de comportement entre des espèces étroitement apparentées sont fréquentes. On observe aussi d'importantes différences de comportement *au sein* d'une même espèce, mais elles ne sont pas toujours évidentes. Lorsqu'elle est en corrélation avec une variation des conditions environnementales, la variation comportementale observée chez une même espèce peut témoigner de l'effet de la sélection naturelle.

Étude de cas : la variation dans le choix des proies

L'un des exemples les mieux connus d'une variation comportementale déterminée par les gènes au sein d'une même espèce est le choix des proies chez la couleuvre de l'Ouest (*Thamnophis elegans*). Le régime alimentaire naturel de cette espèce diffère grandement au sein de son aire de répartition géographique, en Californie. Les populations des régions côtières se nourrissent surtout de limaces terrestres (*Ariolimax californicus*) (figure 51.23). Pour leur part, les populations des régions intérieures se nourrissent de grenouilles, de sangsues et de poissons, mais pas de limaces. En fait, dans les habitats intérieurs, les limaces terrestres sont rares ou absentes.

Lorsque les chercheurs présentaient des limaces terrestres à des couleuvres de l'Ouest des deux populations sauvages, la plupart des couleuvres des régions côtières mangeaient volontiers les limaces, tandis que les couleuvres des régions intérieures avaient tendance à les refuser. Jusqu'à quel point la variation génétique influe-t-elle sur la préférence alimentaire des couleuvres ? Pour répondre à cette question, les chercheurs ont recueilli des couleuvres gestantes des deux populations sauvages et les ont installées en laboratoire, dans des cages séparées. Alors qu'elles étaient encore très jeunes, les couleuvres nées en laboratoire ont reçu un petit morceau de limace terrestre chaque jour pendant 10 jours consécutifs. Plus de 60% des jeunes nés de mères des régions côtières ont mangé les limaces 8 fois sur 10 ou plus, alors que moins de 20% des jeunes nés de mères des

▼ **Figure 51.23** Une couleuvre de l'Ouest d'un habitat côtier mangeant une limace. Des expériences indiquent que la préférence de ces couleuvres pour les limaces terrestres peut relever davantage des gènes que du milieu.



régions intérieures en ont mangé à peine une fois. Sans surprise, le goût pour les limaces semble être génétiquement acquis.

Comment se fait-il qu'une différence de comportement alimentaire déterminée par les gènes concorde aussi bien avec l'habitat de ces couleuvres ? Il se trouve que les populations des régions côtières et intérieures sont différentes également en ce qui concerne leur capacité de reconnaître les molécules odorantes produites par les limaces terrestres et de réagir à ces molécules. Les chercheurs ont avancé l'hypothèse que, lorsque les couleuvres des régions intérieures ont colonisé les habitats côtiers il y a plus de 10 000 ans, une partie de la population possédait la faculté de reconnaître les limaces terrestres grâce à des chimiorécepteurs. Ces couleuvres, qui ont profité de cette abondante source de nourriture, se sont mieux adaptées que celles des populations qui dédaignaient les limaces ; par conséquent, la fréquence de la capacité à reconnaître les limaces comme des proies a augmenté dans la population des régions côtières au fil de centaines ou de milliers de générations. La différence de comportement entre les deux populations qu'on observe aujourd'hui semble témoigner de cette évolution.

Étude de cas : la variation des habitudes migratoires

La fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), une petite fauvette (ou paruline) migratrice, nous fournit d'autres données éclairantes sur les variations de comportement. Les fauvettes à tête noire qui se reproduisent en Allemagne migrent généralement vers le sud-ouest jusqu'en Espagne, puis vers le sud jusqu'en Afrique, où elles passent l'hiver. Dans les années 1950, quelques fauvettes à tête noire ont commencé à passer leurs hivers en Grande-Bretagne et, avec le temps, elles ont formé une population comptant des milliers d'individus. Les bagues portées par certaines d'entre elles ont révélé que quelques-unes de ces fauvettes avaient migré vers l'ouest depuis le centre de l'Allemagne. Ce changement migratoire est-il le fait de la sélection naturelle ? Si c'est le cas, ces oiseaux devraient présenter une différence de nature génétique quant au comportement migratoire. Pour

vérifier cette hypothèse, des chercheurs de l'Institut Max Planck d'ornithologie à Radolfzell, en Allemagne, ont conçu une stratégie pour étudier l'orientation migratoire en laboratoire (figure 51.24). Les résultats ont montré que les deux trajectoires de migration (vers l'ouest et vers le sud-ouest) reflétaient effectivement des différences génétiques entre les deux populations.

Cette étude indique que la modification du comportement migratoire des fauvettes à tête noire de l'Ouest de l'Europe est à la fois récente et rapide. En effet, avant 1950, la migration des fauvettes à tête noire vers l'ouest était inconnue en Allemagne, mais dès les années 1990 ces mêmes fauvettes migratrices représentaient une proportion de 7 à 11 % des populations de fauvettes à tête noire de l'Allemagne. Une fois commencée, la migration vers l'ouest a persisté et est devenue plus fréquente, peut-être en raison de l'usage répandu des mangeoires pour les oiseaux qui hivernent dans ce pays ainsi que de la distance de migration plus courte.

L'altruisme

On considère généralement que les animaux ont des comportements égocentriques, c'est-à-dire qu'ils agissent dans leur propre intérêt, au détriment de l'intérêt des autres, particulièrement des concurrents. Par exemple, l'individu qui adopte les stratégies de quête de nourriture les plus efficaces laisse moins de nourriture aux autres. On comprend facilement la fréquence de l'égoïsme si on admet que la sélection naturelle façonne le comportement, mais comment expliquer les manifestations d'altruisme, ou comportements « désintéressés » ? Comment ces comportements peuvent-ils apparaître dans le contexte de la sélection naturelle ? Pour répondre à cette question, examinons de plus près quelques exemples de comportement altruiste et voyons comment ils ont pu apparaître.

Il arrive que des animaux accomplissent des actes qui compromettent leur propre bien-être, mais profitent aux autres. Pour désigner ce type de comportement, nous emploierons le terme

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

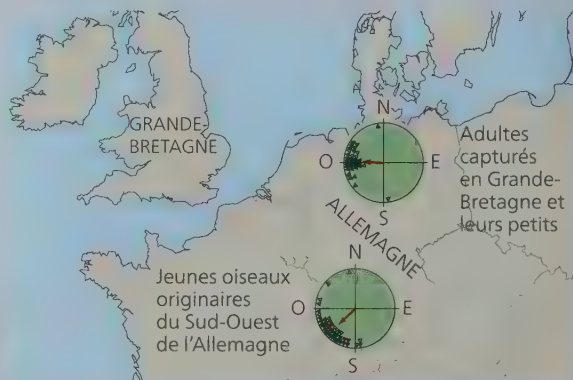
INVESTIGATION

Les différences d'orientation migratoire au sein d'une espèce sont-elles déterminées génétiquement ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Les fauvettes à tête noire qui vivent en Allemagne n'y passent pas l'hiver. La plupart migrent en Espagne et en Afrique, mais une partie d'entre elles volent jusqu'en Grande-Bretagne où elles se nourrissent dans les mangeoires installées par les citoyens. Le scientifique allemand Peter Berthold et ses collègues ont formulé l'hypothèse que cette différence migratoire serait d'origine génétique.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier leur hypothèse, ils ont capturé des fauvettes qui hivernaient en Grande-Bretagne et les ont élevées en Allemagne dans une volière extérieure. Ils ont également capturé de jeunes oiseaux dans des nids en Allemagne et les ont élevés en volière. À l'automne, l'équipe de Berthold a placé des fauvettes appartenant aux deux groupes de l'étude dans de grandes cages en forme d'entonnoir recouvertes d'une vitre et doublées de papier carbone. Une fois les cages installées dehors la nuit, les marques que les oiseaux laissaient sur le papier carbone en se déplaçant dans les entonnoirs indiquaient la direction vers laquelle ils essayaient de « migrer ».

■ **RÉSULTATS** ■ Les oiseaux adultes en hivernage capturés en Grande-Bretagne de même que leurs petits élevés en laboratoire ont tenté de migrer vers l'ouest. Par contre, les jeunes oiseaux capturés dans des nids du Sud-Ouest de l'Allemagne ont tenté de migrer vers le sud-ouest.



■ **CONCLUSION** ■ L'étude indique que l'orientation migratoire est déterminée par les gènes, puisque les petits des fauvettes à tête noire de Grande-Bretagne et les oisillons originaires d'Allemagne (groupe témoin), qui ont été élevés dans des conditions semblables, présentaient des orientations migratoires très différentes.

Source des données : P. Berthold et coll., Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species, *Nature* 360 : 668-670 (1992).

ET SI ? ► Si les deux groupes d'oiseaux avaient eu la même orientation migratoire dans cette expérience, pourriez-vous en conclure que leur comportement migratoire n'est pas déterminé par les gènes ? Expliquez votre réponse.



altruisme. Considérons l'exemple du spermophile de Belding (*Spermophilus beldingi*), un petit rongeur voisin de l'écureuil qui vit dans l'Ouest des États-Unis et qui est pourchassé par les coyotes (*Canis latrans*), les faucons et d'autres rapaces diurnes (*Falco spp.*). Si un prédateur arrive, le spermophile pousse un cri d'alarme aigu et les autres se cachent dans leur terrier. Des observations minutieuses ont confirmé que le cri augmentait le risque de capture, car il révèle la position de son émetteur.

Les sociétés d'abeilles mellifères fournissent un autre exemple de comportement altruiste. En effet, les ouvrières sont stériles, mais travaillent pour le compte d'une reine unique qui, elle, est féconde. De plus, elles piquent les intrus, défendant ainsi la ruche au prix de leur vie.

Le comportement altruiste existe aussi chez l'hétérocéphale glabre, ou rat-taupe glabre (*Heterocephalus glaber*), un petit rongeur au comportement social très développé qui vit dans des galeries souterraines en Afrique australe et en Afrique du Nord-Est. Presque totalement dépourvu de fourrure et pratiquement aveugle, cet animal vit en colonies de 20 à 300 individus (**figure 51.25**). Chaque colonie ne comporte qu'une seule femelle reproductrice, la reine, qui s'accouple avec un à trois mâles, les rois. Le reste de la colonie se compose de femelles et de mâles non reproducteurs qui parfois sacrifient leur vie pour protéger la reine ou les rois contre les serpents ou les autres prédateurs qui envahissent la colonie.

La valeur d'adaptation inclusive

En gardant à l'esprit les exemples des spermophiles de Belding, des abeilles ouvrières et des hétérocéphales glabres, revenons à la question de savoir comment l'altruisme est apparu durant l'évolution. Il est très facile de comprendre que la sélection naturelle favorise un tel comportement lorsqu'on pense à des parents qui se dévouent pour leur progéniture. En effet, des parents qui sacrifient leur bien-être pour engendrer et aider des petits augmentent leur propre valeur d'adaptation, car ils maximisent leur représentation génétique dans la population. C'est ainsi que l'évolution peut maintenir le comportement altruiste, même s'il n'améliore pas la survie et le succès reproducteur des individus qui se sacrifient.

Alors qu'en est-il des individus qui aident d'autres individus qui ne sont pas leurs petits ? Le biologiste William Hamilton a trouvé une réponse en examinant cette question sous l'angle de

▼ **Figure 51.25** Le comportement altruiste de l'hétérocéphale glabre (*Heterocephalus glaber*), une espèce de mammifère vivant en colonies. On voit ici une reine qui nourrit la progéniture tout en étant entourée d'autres membres de la colonie.



la « famille étendue » plutôt que du seul point de vue de la « famille nucléaire ». Il a été le premier à se rendre compte que les animaux pouvaient augmenter leur représentation génétique dans la génération suivante en aidant de manière « altruiste » des parents proches qui ne sont pas leurs descendants. Comme les parents et leurs petits, les frères et sœurs ont la moitié de leurs gènes en commun. Par conséquent, il peut être avantageux pour un animal d'aider ses parents à produire d'autres petits ou d'aider directement ses frères et sœurs. De cette constatation est né le concept de **valeur d'adaptation inclusive**, qui se définit comme l'effet global qu'a un individu sur la prolifération de ses gènes en produisant une descendance *et* en fournissant une aide qui permet à ses proches parents de se reproduire aussi.

POUR APPROFONDIR ■ La probabilité qu'un individu pose un geste altruiste envers un autre individu de la même population est liée au degré de parenté entre ces deux individus, selon une relation nommée « règle de Hamilton ».

La règle de Hamilton et la sélection de parentèle

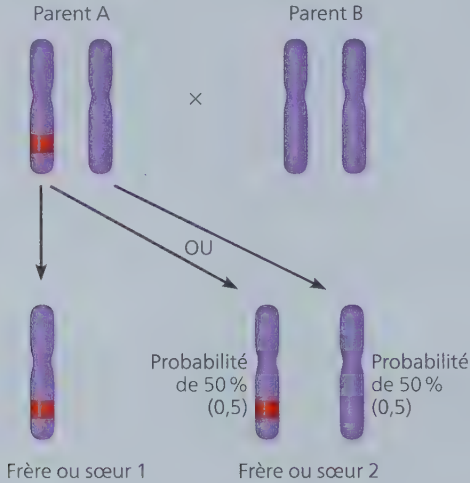
L'hypothèse de Hamilton a eu le grand avantage de proposer une façon de mesurer (ou de quantifier) l'effet de l'altruisme sur la valeur d'adaptation. Hamilton a proposé trois variables clés dans un acte altruiste : le bénéfice qu'en retire l'individu bénéficiaire, le coût pour l'individu altruiste et le coefficient de parenté. Le bénéfice (B) est le nombre moyen de descendants *supplémentaires* que le bénéficiaire d'un acte altruiste produit. Le coût (C) est le nombre de descendants produits *en moins* par l'altruiste. Le **coefficient de parenté** (r , pour *relatedness*, « parenté ») est la probabilité qu'un individu ait reçu la même portion de gènes d'un parent qu'un autre individu. La sélection naturelle favorise l'altruisme si l'avantage qu'en retire l'individu bénéficiaire multiplié par le coefficient de parenté est supérieur au coût pour l'individu altruiste, c'est-à-dire si $rB > C$. Cette inégalité est appelée **règle de Hamilton**.

Pour mieux comprendre la règle de Hamilton, appliquons-la à une population humaine dans laquelle les individus comptent en moyenne deux enfants chacun. Imaginons qu'un jeune homme est sur le point de se noyer dans une mer agitée. Sa sœur risque sa propre vie en nageant et en le ramenant sain et sauf. Si le jeune homme s'était noyé, son efficacité de reproduction aurait été nulle ; mais maintenant, si on utilise le nombre moyen de descendants, il peut engendrer 2 enfants. Son bénéfice est donc de 2 descendants ($B = 2$). Qu'en est-il du coût du comportement de sa sœur ? Supposons qu'elle avait 25 % de risques de se noyer en tentant de sauver son frère. Le coût de son comportement altruiste est de 0,25 fois 2, soit le nombre de descendants qu'elle aurait pu avoir en théorie si elle était restée sur la rive ($C = 0,25 \times 2 = 0,5$). Enfin, on considère qu'un frère et une sœur ont en commun la moitié de leurs gènes en moyenne ($r = 0,5$). Une révision de la séparation des chromosomes homologues, qui a lieu quand des parents produisent des gamètes par méiose, permet de comprendre ce calcul (**figure 51.26** ; voir aussi le concept 13.7).

Nous pouvons utiliser les valeurs de B , C et r pour voir si la sélection naturelle favorise l'acte altruiste de notre scénario fictif. Dans le cas étudié, $rB = 0,5 \times 2 = 1$ et $C = 0,5$. Étant donné que rB est supérieur à C , la règle de Hamilton est respectée, ce qui signifie que la sélection naturelle favoriserait cet acte altruiste.

▼ **Figure 51.26** Le coefficient de parenté entre frères et sœurs.

La bande rouge indique la position d'un allèle (version d'un gène) donné sur un chromosome, mais pas de son homologue, chez le parent A. Le frère ou la sœur 1 a hérité de l'allèle du parent A. Il y a une probabilité de 50 % que le frère ou la sœur 2 hérite aussi de cet allèle du parent A. Tout allèle présent sur un chromosome d'un des parents se comportera de la même façon. Le coefficient de parenté entre les deux frères ou sœurs est de 50 %, ou 0,5.



ET SI ? ► Le coefficient de parenté entre un individu et son frère ou sa sœur (non jumeaux) est le même qu'entre l'individu et un de ses parents, soit 0,5. Cette valeur est-elle la même dans les cas de polyandrie et de polygynie ?

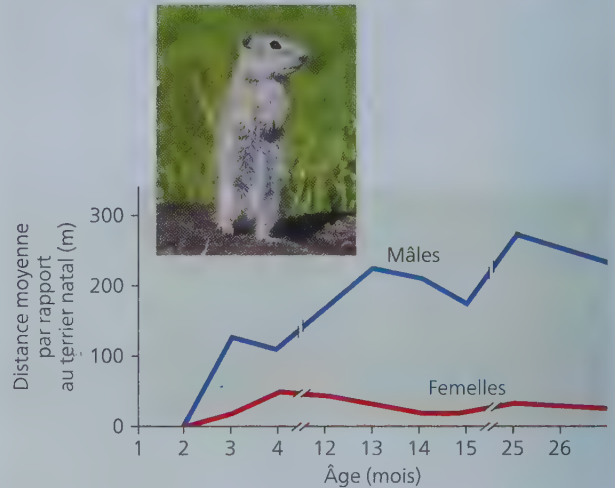
En moyenne, sur plusieurs individus et générations, la femme altruiste transmettra chacun de ses gènes à un plus grand nombre de descendants si elle tente le sauvetage que si elle ne le fait pas. Et parmi les gènes ainsi transmis, certains peuvent en fait contribuer au comportement altruiste. La sélection naturelle qui favorise l'altruisme en accroissant le succès reproducteur de parents est appelée **sélection de parentèle**.

La sélection de parentèle s'affaiblit lorsque le lien de parenté est plus faible. Ainsi, alors que le coefficient de parenté r entre frères et sœurs est de 0,5, il est de 0,25 (25 %) entre une tante et sa nièce et de 0,125 (12,5 %) entre des cousins germains. Notez qu'à mesure que le degré de parenté diminue, le terme rB de l'inégalité de Hamilton diminue également. La sélection naturelle favoriserait-elle notre excellente nageuse si elle sauvait son cousin ? Non, pas dans une mer aussi agitée ; pour cet acte altruiste, $rB = 0,125 \times 2 = 0,25$, soit seulement la moitié de la valeur de C (0,5). Le généticien britannique J. B. S. Haldane a anticipé les concepts de valeur d'adaptation inclusive et de sélection de parentèle en déclarant à la blague qu'il ne risquerait pas sa vie pour un frère, mais qu'il le ferait pour deux frères ou huit cousins. ■

Si la sélection de parentèle explique l'altruisme des animaux, alors les comportements désintéressés que nous observons devraient avoir lieu entre parents proches. C'est effectivement ce qui se produit, mais selon des modalités complexes. Ainsi, chez les spermophiles de Belding comme chez la plupart des mammifères, les femelles s'établissent à proximité de leur terrier natal, tandis que les mâles s'en éloignent (**figure 51.27**). Étant donné que presque tous les signaux d'alarme proviennent des femelles, elles ont plus de chances d'aider de proches parents.

▼ **Figure 51.27** La sélection de parentèle et l'altruisme chez le spermophile de Belding.

Ce graphique sert à expliquer les différences entre les spermophiles de Belding mâles et les spermophiles de Belding femelles en matière de comportement altruiste. Une fois sevrés (les petits sont allaités pendant environ un mois), les mâles s'établissent loin de leur terrier natal, tandis que les femelles restent à proximité. Par conséquent, les femelles ont plus de chances que les mâles de côtoyer des parents proches et de les prévenir du danger par des cris d'alarme ; elles augmentent ainsi leur propre valeur d'adaptation inclusive.



Dans le cas des abeilles, les ouvrières sont stériles, et tout ce qu'elles font au bénéfice de la ruche entière profite au seul membre permanent fécond, la reine, qui est leur mère.

Dans le cas de l'hétérocéphale glabre, les analyses d'ADN ont montré que tous les individus d'une colonie étaient parents proches. Génétiquement, il semble bien que la reine soit la sœur, la fille ou la mère des rois, et que les congénères non reproducteurs soient les descendants directs de la reine ou ses frères et sœurs. Par conséquent, quand un individu non reproducteur augmente les chances de reproduction d'une reine ou d'un roi, il augmente les chances que des gènes identiques aux siens soient transmis à la génération suivante.

L'altruisme réciproque

Il arrive que des animaux manifestent de l'altruisme envers des individus avec lesquels ils ne sont pas apparentés. On voit ainsi des babouins (*Papio spp.*) aider un congénère dans un combat et des loups (*Canis lupus*) offrir de la nourriture à d'autres loups qui n'appartiennent pas à leur famille. Ce comportement est adaptatif dans la mesure où l'individu altruiste en bénéficie ultérieurement. On traduit cet échange d'aide par l'expression **altruisme réciproque** et on l'invoque fréquemment pour expliquer l'altruisme de l'humain. L'altruisme réciproque est rare chez les animaux. Il ne s'observe que chez les espèces (les chimpanzés, par exemple) qui forment des groupes sociaux assez stables pour que les individus aient de nombreuses occasions de s'aider mutuellement. On estime généralement que l'altruisme réciproque est d'autant plus probable que les individus ont des chances de se revoir et que des conséquences défavorables peuvent être liées au fait de ne pas rendre les faveurs reçues par le passé, un modèle de comportement que les écoéthologistes appellent « tricherie ».

Toutefois, étant donné que la tricherie est susceptible de procurer un bénéfice important au tricheur, comment l'altruisme réciproque pourrait-il évoluer? On peut trouver une réponse dans la théorie des jeux, plus précisément dans une stratégie comportementale nommée *un prêt pour un rendu*. Selon cette stratégie, un individu réserve à un autre le traitement qu'il en a reçu la dernière fois qu'ils se sont rencontrés. Les individus qui adoptent ce comportement sont toujours altruistes, ou coopératifs, à leur première rencontre avec un autre et ils le restent tant que l'altruisme est réciproque. Néanmoins, lorsque la coopération n'est pas mutuelle, ces individus se vengent immédiatement, mais reviennent à la coopération dès que l'autre se montre altruiste. La stratégie « un prêt pour un rendu » a été utilisée pour expliquer les quelques interactions apparemment altruistes observées chez les animaux, que ce soit le partage de sang entre des chauves-souris vampires (sous-famille des desmodontinés) non apparentées ou les activités sociales de toilettage chez les primates.

L'évolution et la culture humaine

Le comportement animal inclut le comportement humain, qui varie beaucoup d'une personne à l'autre, de la même façon que les caractères anatomiques varient entre les individus. Le passage du génotype au phénotype est soumis à l'influence du milieu pour les caractères physiques et, dans une plus large mesure encore, pour les caractéristiques comportementales. De plus, étant donné notre grande capacité d'apprentissage, nous avons probablement la capacité, plus que tout autre animal, d'acquiescer de nouveaux comportements et de nouvelles habiletés (figure 51.28).

Au regard de la survie et de la reproduction, l'importance de certaines activités, telles que la recherche de nourriture ou

▼ Figure 51.28 L'apprentissage d'un nouveau comportement.



les rapports sexuels, est évidente, mais il est difficile de trouver la signification et le rôle de plusieurs autres. L'une de ces activités est le jeu, qu'on définit parfois comme une activité gratuite sans véritable utilité. Nous savons reconnaître le jeu chez les enfants et nous savons également reconnaître ce qui nous apparaît comme du jeu chez les petits des autres vertébrés. Les biologistes du comportement distinguent trois types de jeux : le « jeu avec objet » (un chimpanzé jouant avec des feuilles, par exemple), le « jeu locomoteur » (une antilope faisant des acrobaties, par exemple) et le « jeu social » (des lionceaux qui interagissent et se jouent des tours, par exemple). Ce classement nous en dit toutefois bien peu sur la fonction du jeu. Une des hypothèses avancées est que le jeu, plutôt que de mener à l'acquisition d'expériences ou de nouvelles aptitudes, sert à préparer l'animal aux événements inattendus ou sur lesquels il n'a pas pris.

La discipline de la **sociobiologie** applique la théorie de l'évolution à l'étude du comportement et de la culture humaine. La principale prémisse de la sociobiologie est que certaines caractéristiques du comportement existent parce qu'elles sont l'expression de gènes qui ont été perpétués par la sélection naturelle. Dans son ouvrage précurseur, publié en 1975 et intitulé *Sociobiology: The New Synthesis*, E. O. Wilson s'interroge sur l'origine de certains comportements sociaux chez les animaux en général, de même que chez l'humain, notamment la culture. Le lien entre l'évolution biologique et la culture humaine fait encore l'objet d'un vif débat.

Au cours de notre évolution récente, nous avons construit des sociétés qui, avec leurs gouvernements, leurs lois, leurs valeurs culturelles et leurs religions, permettent certains comportements et en interdisent d'autres, même si ces derniers ont le potentiel d'augmenter la valeur d'adaptation darwinienne d'un individu. Ce sont peut-être nos institutions sociales et culturelles qui nous différencient vraiment du reste du monde vivant. Il se pourrait fort bien que ces institutions nous confèrent des caractéristiques qui rendent parfois moins manifeste le continuum entre l'humain et les autres animaux. Une de ces caractéristiques est notre grande aptitude à l'altruisme réciproque, qui nous sera indispensable pour surmonter les difficultés de l'ère moderne, notamment les changements climatiques, face auxquelles les intérêts individuels et les intérêts collectifs sont souvent conflictuels.

RETOUR SUR LE CONCEPT 51.4

1. Expliquez pourquoi la variation géographique dans le choix des proies observée chez les couleuvres de l'Ouest semble montrer que ce comportement a évolué par sélection naturelle.
2. Supposons qu'un individu favorise la survie et le succès reproducteur des enfants de ses frères et sœurs. Comment ce comportement peut-il donner lieu à une sélection indirecte pour certains des gènes de cet individu ?
3. **ET SI ?** ► Supposons que vous appliquiez le raisonnement de Hamilton à une situation où un individu a passé l'âge de se reproduire. La sélection favorisera-t-elle un acte altruiste de la part de cet individu, malgré son âge ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 51



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 51.1

Des stimulus sensoriels, même de faible intensité, peuvent déclencher des comportements simples ou complexes (p. 1252 à 1256)

- Le **comportement**, qui englobe l'activité musculaire et non musculaire, est l'ensemble des réactions aux stimulus externes et internes. Dans les études sur le comportement, les questions portant sur les causes immédiates, le « comment », s'appliquent aux stimulus qui déclenchent le comportement, de même qu'aux mécanismes génétiques, physiologiques et anatomiques qui les sous-tendent. Les questions portant sur les causes fondamentales, sur le « pourquoi », s'appliquent à la signification d'un comportement sur le plan de l'évolution.
- Un **schème d'action spécifique (SAS)** est un comportement essentiellement invariable, déclenché par un seul stimulus appelé **stimulus-signal**. Les mouvements **migratoires** font intervenir la navigation, qui peut s'appuyer sur l'orientation par rapport au Soleil, aux étoiles ou au champ magnétique de la Terre. Le comportement animal est parfois synchronisé avec le cycle circadien de clarté et d'obscurité de l'environnement ou avec des signaux environnementaux périodiques au cours des saisons.
- La **communication** chez les animaux est la transmission et la réception de **signaux** ainsi que la réaction qui en résulte. Les animaux communiquent au moyen de signaux visuels, auditifs, chimiques et tactiles. Des substances chimiques appelées **phéromones** transmettent dans l'environnement des informations propres à une espèce par des comportements variés, allant de la quête de nourriture à la parade nuptiale.

7 Dans quelle mesure la migration déterminée par les rythmes circadiens est-elle mal assortie au changement climatique mondial ?

CONCEPT 51.2

L'apprentissage établit des liens précis entre l'expérience et le comportement (p. 1256 à 1261)

- Les **expériences d'adoption interspécifique** peuvent servir à mesurer l'influence du milieu social et de l'expérience sur le comportement.
- L'**apprentissage** est la modification d'un comportement à la suite d'expériences particulières. Il existe divers types d'apprentissage.



Formes d'apprentissage et de résolution de problème



7 En quoi l'imprégnation chez les oies et le développement du chant chez les bruants diffèrent-ils quant au comportement qui en résulte ?

CONCEPT 51.3

La sélection naturelle peut expliquer divers comportements qui favorisent la survie et le succès reproducteur de l'individu (p. 1261 à 1268)

- Les expériences contrôlées en laboratoire peuvent donner lieu à des changements comportementaux évolutifs qu'on peut expliquer.
- La **théorie de la quête optimale de nourriture** s'appuie sur l'idée que la sélection naturelle favorise les comportements qui réduisent au minimum les coûts de la **quête de nourriture** tout en maximisant ses bénéfices.
- Il y a une corrélation entre le dimorphisme sexuel et les systèmes d'accouplement entre les mâles et les femelles, notamment la **monogamie** et la **polygamie**. Le système d'accouplement et le mode de fécondation influent sur la certitude de paternité, laquelle influe à son tour considérablement sur le comportement avec le partenaire et les soins parentaux.
- La **théorie des jeux** représente une manière d'envisager l'évolution dans des situations où la valeur d'adaptation d'un phénotype comportemental particulier est influencée par d'autres phénotypes comportementaux présents dans la population.

7 Chez certaines espèces d'araignées, la femelle mange le mâle presque immédiatement après l'accouplement. À votre avis, comment ce comportement trouve-t-il sa raison d'être dans l'évolution ?

L'étude de l'évolution du comportement se fonde notamment sur les analyses génétiques et sur le concept de valeur d'adaptation inclusive (p. 1268 à 1273)

- Des expériences de laboratoire portant sur des populations d'insectes ont révélé l'existence de gènes régulateurs appelés gènes maîtres, qui régissent les comportements complexes. Subordonnés à ces gènes maîtres, de nombreux gènes secondaires influent sur des comportements particuliers, comme le chant nuptial. Des études portant sur des campagnols montrent comment la variation dans un seul gène suffit parfois pour expliquer des différences dans des comportements complexes.
- Lorsqu'une variation de comportement au sein d'une espèce correspond à une variation dans les conditions environnementales, elle peut témoigner d'une évolution antérieure. Des études sur le terrain et en laboratoire ont montré les fondements génétiques d'une modification du comportement migratoire de certains oiseaux; elles ont révélé, chez des serpents, des différences comportementales qui sont liées à la variation géographique de la disponibilité de la nourriture (proies).
- L'**altruisme** peut s'expliquer par le concept de la **valeur d'adaptation inclusive**, qui se définit comme l'effet global qu'a un individu sur la prolifération de ses gènes en produisant une descendance et en fournissant une aide qui permet à ses proches parents de se reproduire aussi. Le **coefficient de parenté** et la **règle de Hamilton** permettent de mesurer l'influence de la sélection sur l'altruisme par rapport à son coût potentiel. La **sélection de parentèle** favorise l'altruisme, car elle accroît le succès reproducteur des proches parents.

? Supposons que vous ayez étudié les effets des mutations de la parade nuptiale chez les mouches et les effets des liens d'attachement durables chez les campagnols. Quelles connaissances sur les fondements génétiques du comportement auriez-vous acquises?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Parmi les énoncés suivants, lequel s'applique aux comportements innés ?
 - a) Les gènes ont très peu d'influence sur l'expression des comportements innés.
 - b) Les comportements innés ont lieu avec ou sans stimulus environnementaux.
 - c) Les comportements innés s'expriment chez la plupart des individus d'une population.
 - d) Les invertébrés et certains vertébrés ont des comportements innés, mais pas les mammifères.
2. Selon la règle de Hamilton :
 - a) La sélection naturelle ne favorise pas l'altruisme si l'individu altruiste perd la vie.
 - b) La sélection naturelle favorise les actes altruistes quand le bénéfice qu'en retire l'individu bénéficiaire multiplié par le coefficient de parenté est supérieur au coût pour l'individu altruiste.
 - c) La sélection naturelle tend à favoriser les comportements altruistes dont bénéficie un descendant plutôt que ceux dont bénéficient un frère ou une sœur.
 - d) La sélection de parentèle est un facteur de sélection plus puissant que le succès reproducteur d'un individu favorisé par la sélection naturelle.

3. La femelle du chevalier grivelé (*Actitis macularia*) courtise les mâles de façon agressive, puis, après l'accouplement, elle laisse le mâle assurer l'incubation de la couvée. Elle peut répéter cela plusieurs fois auprès de différents partenaires, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de mâles disponibles. Cela l'oblige alors à assurer l'incubation de sa dernière couvée. Parmi les termes suivants, lequel décrit le mieux ce comportement ?
 - a) Polygynie.
 - b) Polyandrie.
 - c) Promiscuité.
 - d) Certitude de paternité.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

4. Chez le serin des Canaries (*Serinus canaria*), une région du prosencéphale rapetisse et se régénère à chaque saison de reproduction. Cette découverte permet d'établir une corrélation avec :
 - a) la phase de modification du chant qui donne un nouveau chant, plus complexe.
 - b) la fixation du chant adulte à partir du préchant.
 - c) la période critique au cours de laquelle les parents imprègnent les nouveaux petits.
 - d) l'élimination ou la suppression des chants mémorisés l'année précédente.
5. Bien que de nombreuses populations de chimpanzés vivent dans des milieux où on trouve des noix de palmier à huile, seuls les membres de certaines populations utilisent des pierres pour les ouvrir. L'explication la plus plausible pour cette différence de comportement entre populations est que :
 - a) elle résulte d'une différence génétique entre ces populations.
 - b) les besoins nutritionnels varient selon les populations.
 - c) l'utilisation des pierres est une tradition culturelle qui ne s'est imposée que dans certaines populations.
 - d) la capacité d'apprentissage varie selon les populations.
6. Parmi les énoncés suivants, lequel *ne s'applique pas* à l'évolution d'une caractéristique comportementale par sélection naturelle ?
 - a) Chez chaque individu, le type de comportement est entièrement déterminé par les gènes.
 - b) Le comportement diffère d'un individu à l'autre.
 - c) Le succès reproducteur d'un individu dépend en partie de la façon dont il se comporte.
 - d) Le comportement est en partie héréditaire.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

7. **FAITES UN DESSIN** ► Vous étudiez deux modèles de quête optimale de nourriture chez l'huître, un oiseau côtier qui se nourrit notamment de moules. Dans le modèle A, la récompense énergétique augmente uniquement en fonction de la taille des moules. Dans le modèle B, vous devez tenir compte du fait que les moules plus grosses sont plus difficiles à ouvrir. Pour chaque modèle, faites un diagramme de la récompense (bénéfice énergétique sur une échelle de 0 à 10) en fonction de la longueur de la moule (échelle de 0 à 70 mm). Supposez que les moules de moins de 10 mm de longueur ne donnent aucun bénéfice et que les oiseaux les ignorent. Supposez également que les moules commencent à être difficiles à ouvrir lorsqu'elles atteignent 40 mm et qu'elles sont impossibles à ouvrir lorsqu'elles mesurent 70 mm ou plus. À partir des graphiques que vous avez dessinés, indiquez quelles observations et quelles mesures de l'habitat de l'huître vous aideraient à déterminer le modèle le plus juste.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

