

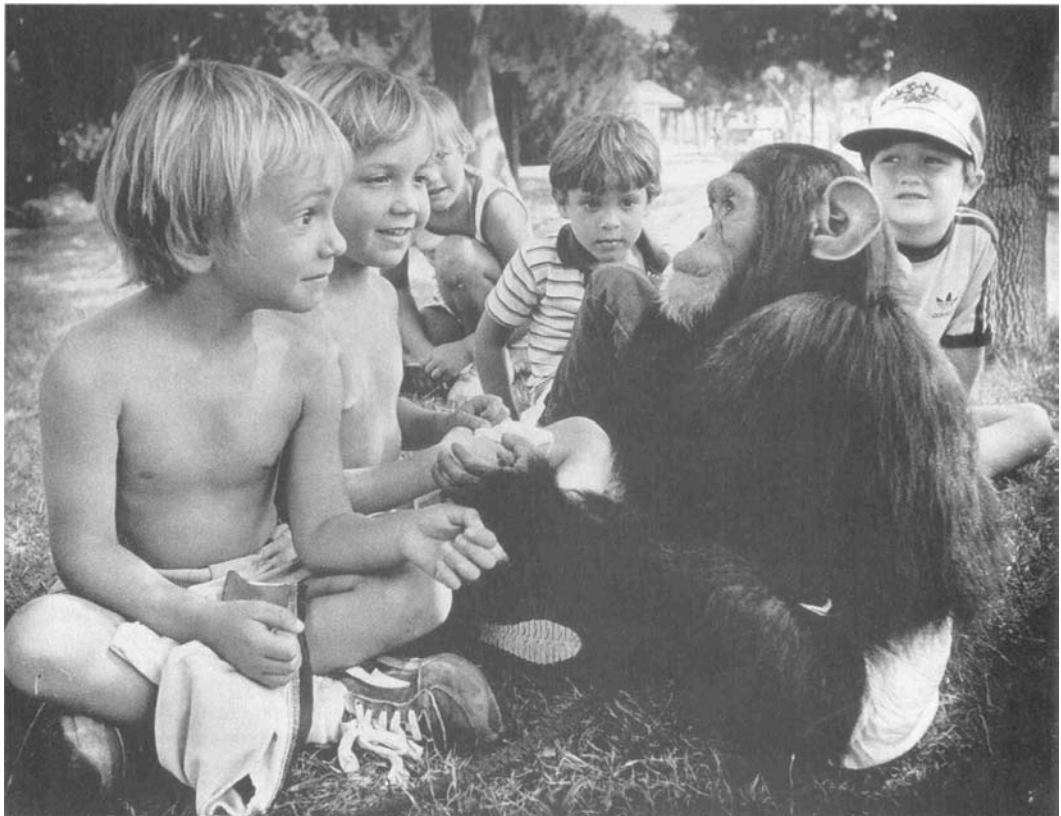


UNIVERSITÉ DE GENÈVE
FACULTÉ DE PSYCHOLOGIE ET DES
SCIENCES DE L'ÉDUCATION
SECTION DE PSYCHOLOGIE

INTRODUCTION A L'ETHOLOGIE

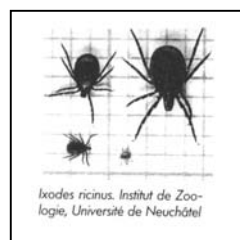
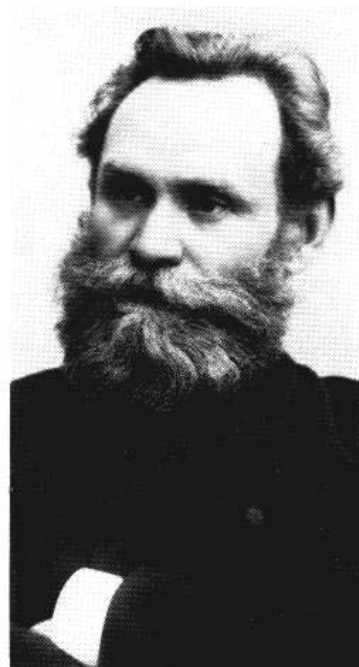
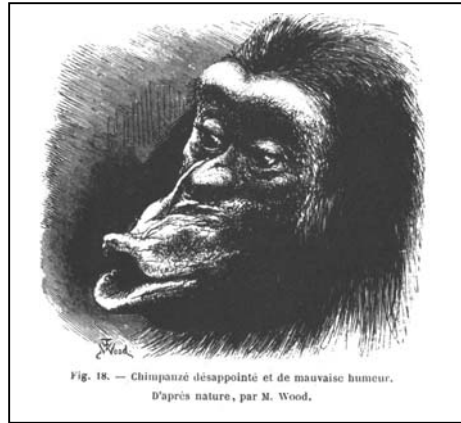
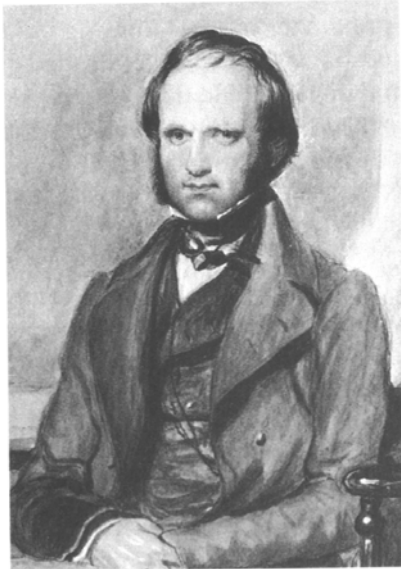
Roland Maurer

Cours de 1^{er} cycle, 2000-2001



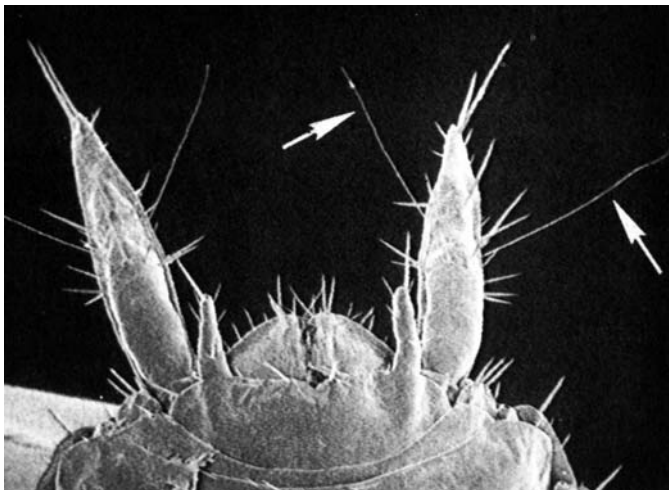
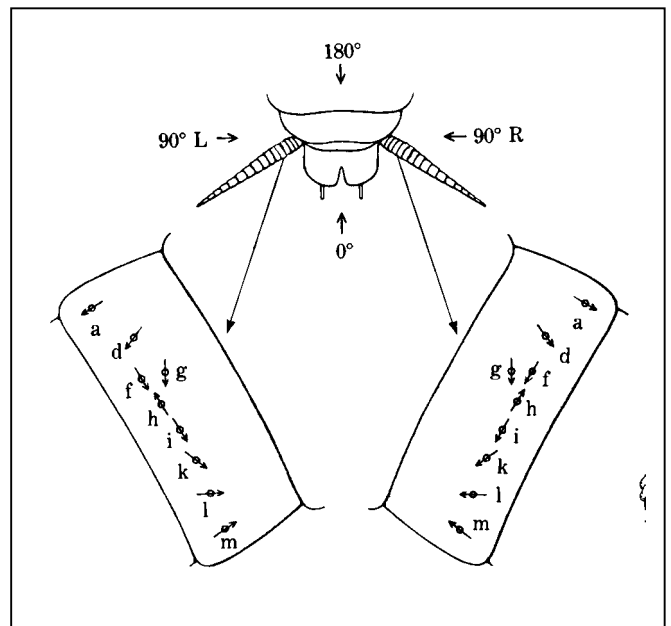
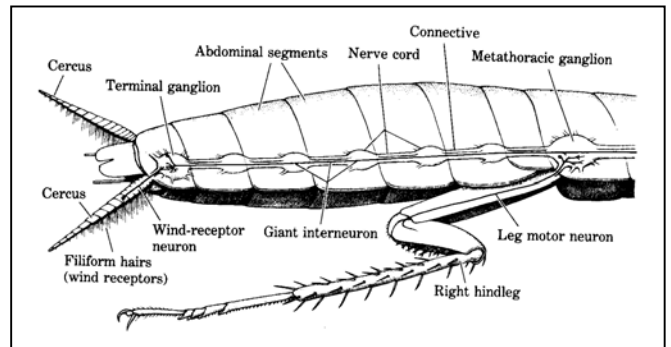
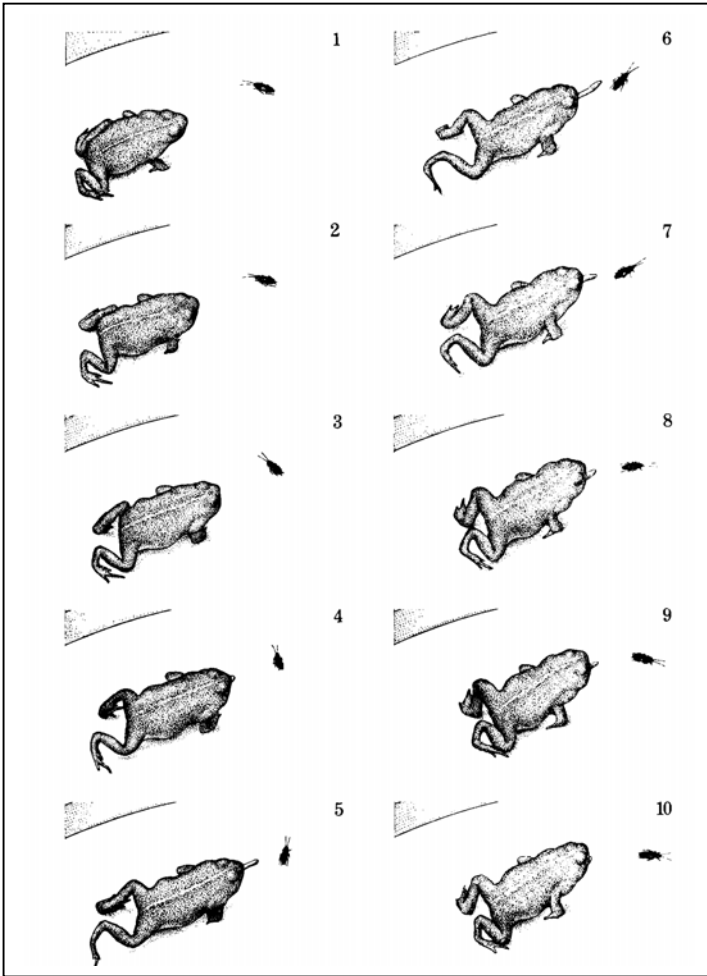
1

Quelques repères...



Darwin expose *L'expression des émotions chez l'homme et les animaux*, Pavlov découvre le conditionnement, von Uexküll explique le monde phénoménologique de l'animal en prenant la tique comme modèle, et Lorenz, von Frisch et Tinbergen obtiennent le Nobel en 1973.

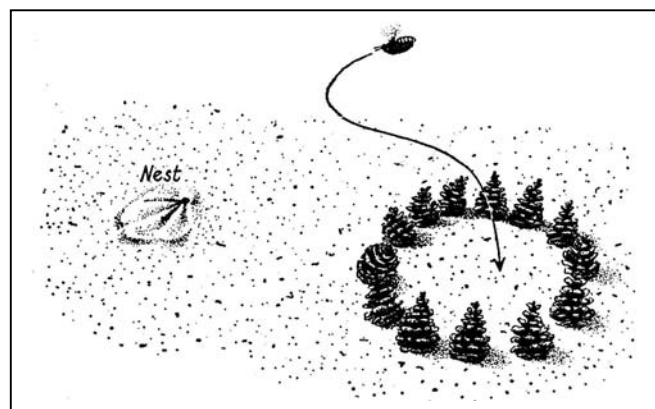
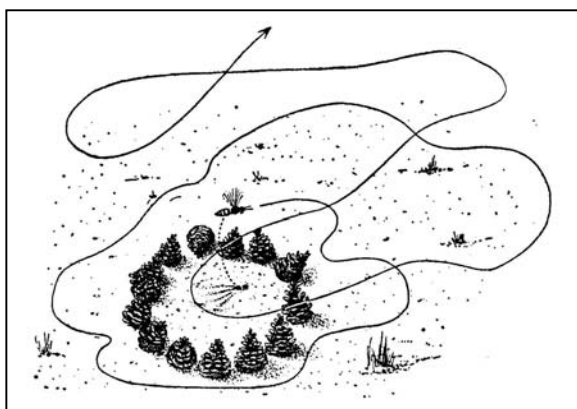
Les cerques du cafard



La **neuroéthologie** : un exemple. Si le crapaud rate le cafard, c'est parce que celui-ci détecte le vent produit par le mouvement (de début de frappe) du crapaud. Les cerques (en anglais cercus) sur l'abdomen sont reliés monosynaptiquement au ganglion nerveux commandant les pattes (et la fuite!). Sur chaque cerque, 220 poils sensoriels à réponse orientée réagissent au vent. L'ensemble du système filtre le signal (c'est un profil particulier d'accélération du vent qui est le stimulus signal) et fait démarrer l'animal au dernier moment possible, quand il est trop tard pour que le crapaud modifie sa frappe.

Le cafard nouvellement éclos n'a que 4 cerques, mais son système est aussi fonctionnel que chez l'adulte. Si l'adulte perd un cerque, ensuite il fuit dans la fausse direction ; mais il y a récupération de la fonction en une trentaine de jours (pour autant que le cerque restant soit normalement stimulé durant ce temps).

Questions et méthode des éthologues



A. objets acceptés dans le nid ; B. objets rejetés.

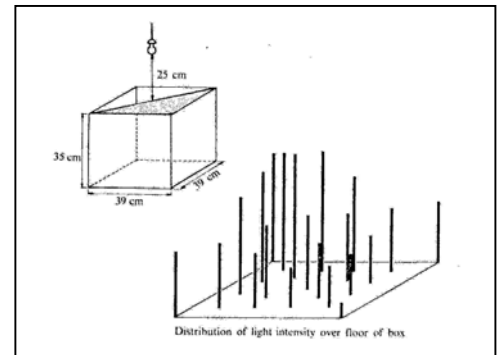
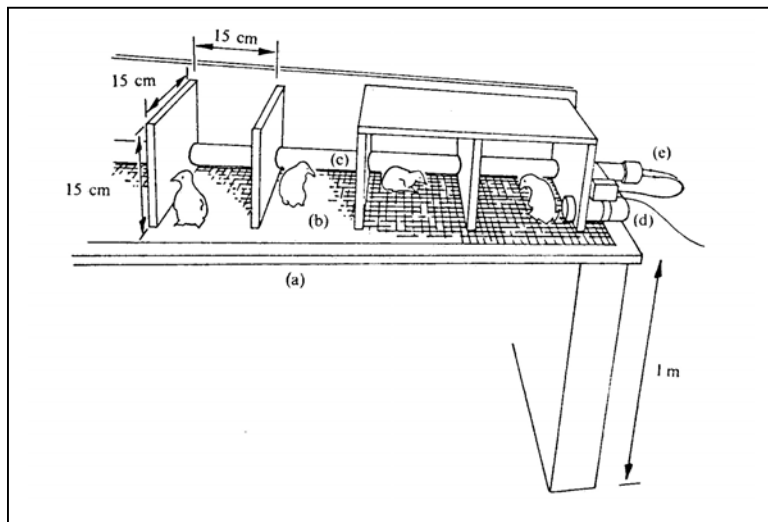
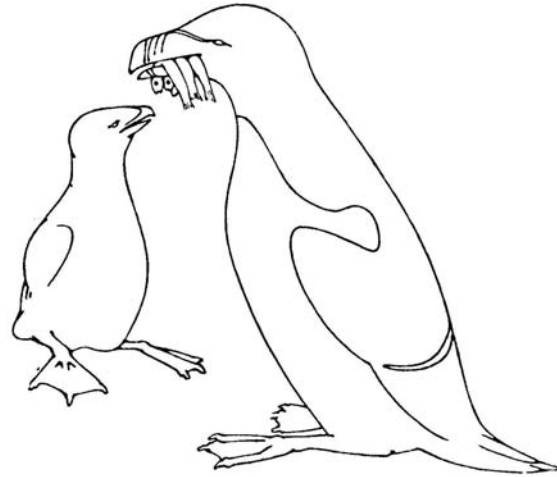
Distance (cm)	% d'œufs pris
5	65
15	42
100	32
200	21
pas de coquilles	22

La **méthode** des éthologues (dont la perspective est évolutive et comparative, cf. la *play-face* des enfants et des chimpanzés) se base sur l'**observation** méthodique (éthogramme) et sur la **méthode scientifique**. Elle permet d'approcher aussi bien des **questions causales** ou *proximales* (« comment ça marche ? ») que des **questions fonctionnelles** ou *ultimes* (« Pourquoi ce comportement ? A quoi sert-il ? »)

- Ainsi, Tinbergen teste son hypothèse causale (la guêpe utilise des repères visuels pour retrouver le nid) en déplaçant les repères autour d'un nid de guêpe *Philantus*.
- Les mouettes rejettent hors du nid les coquilles brisées et d'autres objets semblables. Tinbergen teste si la fonction de ce comportement est de diminuer la détection du nid par les prédateurs ; pour cela, il met des coquilles cassées plus ou moins près d'œufs : les prédateurs consomment davantage les œufs signalés par des coquilles proches, qui « annulent » le camouflage des œufs.

Guillemots de Troil et Pingouin torda

4



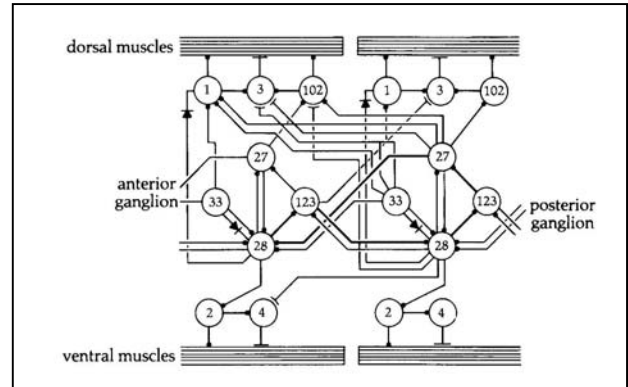
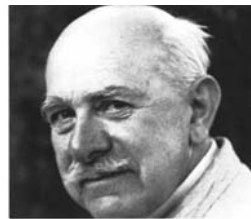
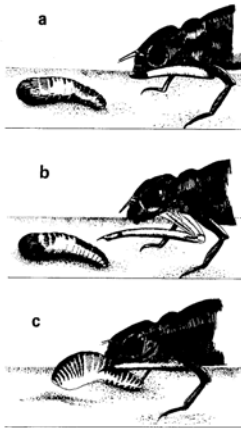
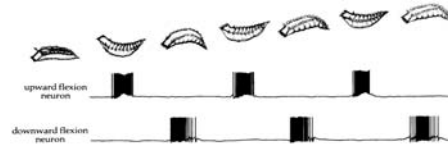
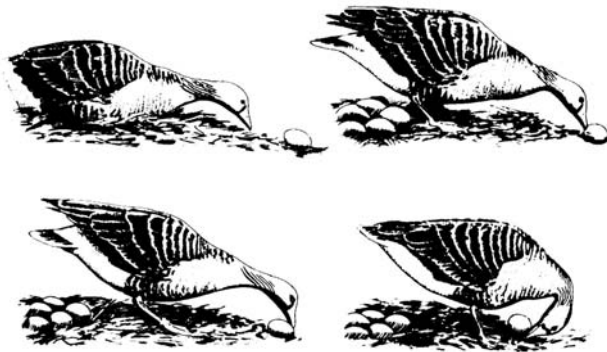
Le *Guillemot de Troil* et le *Pingouin torda* (ou *Petit pingouin*) nichent dans des bords de mer où la compétition interspécifique pour les niches de reproduction est forte. Les deux espèces ont occupé des niches différentes : le Guillemot vit en colonie sur des rebords de falaise exposés, le Pingouin, en couple dans des anfractuosités abritées. Leur comportement est adapté à ces niches différentes : entre autres différences, on observe :

- **Guillemot** : Un des parents est toujours présent. Le petit se tient assis, entre le rocher et le parent (donc loin de la falaise). Le petit répond toujours à l'appel du parent. Lorsque le parent apporte de la nourriture, il le fait d'une manière très abritée, en cachant le petit dans ses ailes et le poisson dans son bec.
- **Pingouin** : Les 2 parents peuvent s'absenter à la fois. Le petit se tient couché. Il ne répond pas forcément à l'appel du parent. L'échange de nourriture est visible.

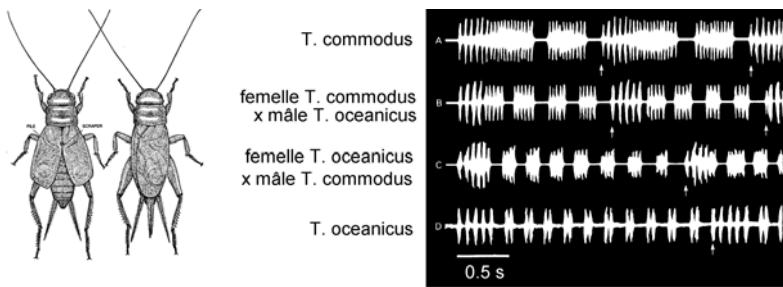
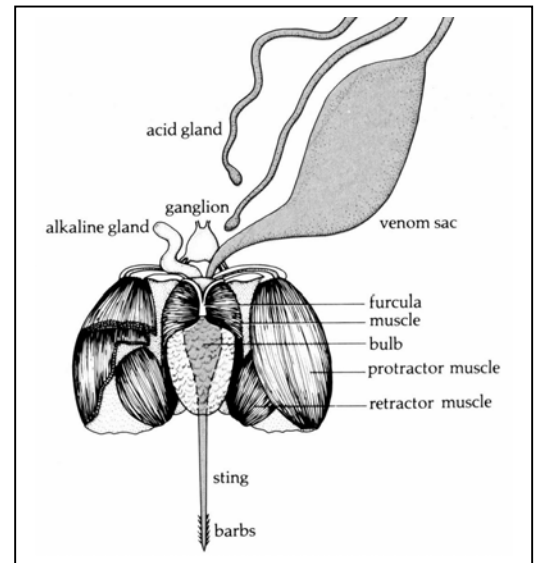
Tschanz étudie ces comportements : dans une colonie de couvaison artificielle (milieu unique pour les petits des deux espèces), il vérifie que les différences se maintiennent. De plus, il teste que c'est la lumière qui détermine la manière dont se positionne le petit (les petits Guillemots cherchent les zones sombres), et que les petits des deux espèces répondent différemment à des stimuli auditifs qui leur ont été présentés alors qu'ils étaient dans l'oeuf. Tschanz effectue également le test converse (une espèce dans 2 milieux) en faisant adopter des Pingouins par des parents Guillemots (les deux milieux sont donc : 1. le milieu parental Pingouin normal, et 2. le milieu d'adoption Guillemot).

Par ces études, Tschanz s'intéresse à des questions fonctionnelles et à des questions causales.

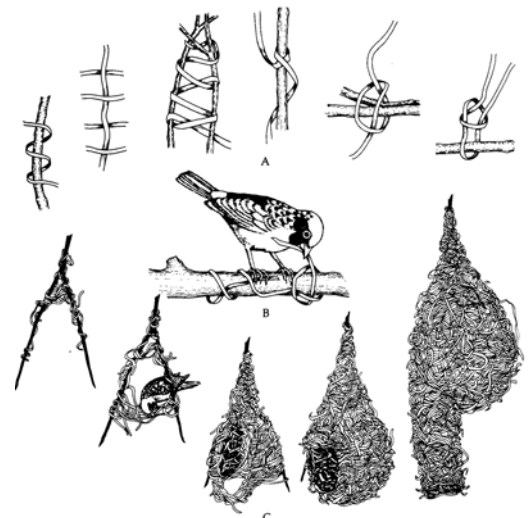
Fixed Action Patterns



Les Fixed Action Patterns ont été découverts par Heinroth (chez les anatidés) en 1910. Les FAP sont déclenchés par des stimuli externes spécifiques, mais leur déroulement n'est pas dépendant de ces stimuli : Ils ne nécessitent pas de feedback (l'oie continue à rouler l'œuf disparu). Néanmoins, ils sont souvent combinés avec des mouvements d'ajustement ou d'orientation (taxies), qui eux dépendent d'un contrôle continu par le stimulus (cf.

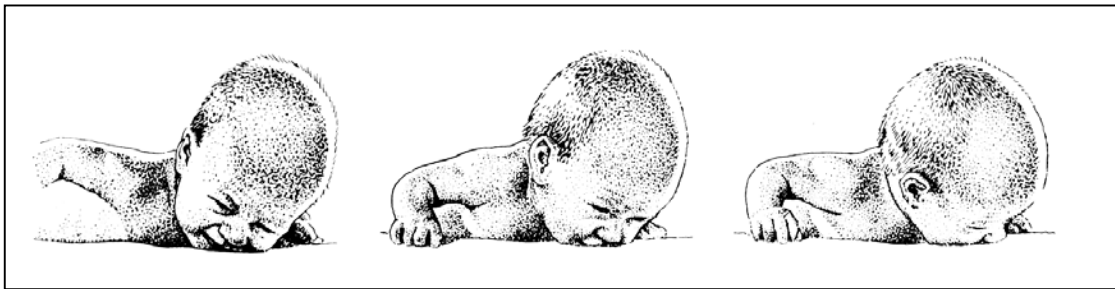


ajustement à l'œuf durant le roulement). Les FAP sont sous contrôle génétique (inné). Leur forme constante (toutes les libellules *Aeschna cyanea* projettent leur labium de la même manière) les rend propres à une espèce (invariant spécifique), au même titre que des caractères morphologiques. Leur relative simplicité permet leur étude neuroanatomique (cf. fuite du mollusque *Tritonia*, piqûre de l'abeille) ; leur innéité peut se vérifier par croisement d'espèces et obtention de FAP intermédiaires chez les hybrides (cf. chant du grillon). Dans bien des cas complexes, les mouvements de l'animal nécessitent un feedback important: il ne s'agira pas alors de FAP au sens classique, mais de programmes moteurs (dont certains éléments peuvent être des vrais FAP) : cf. nid du tisserin. On peut néanmoins montrer qu'ils sont innés. Bien entendu, il existe des programmes moteurs appris (piano!).



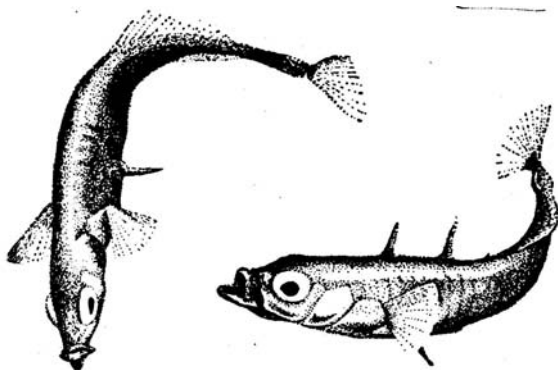


FAP chez l'être humain

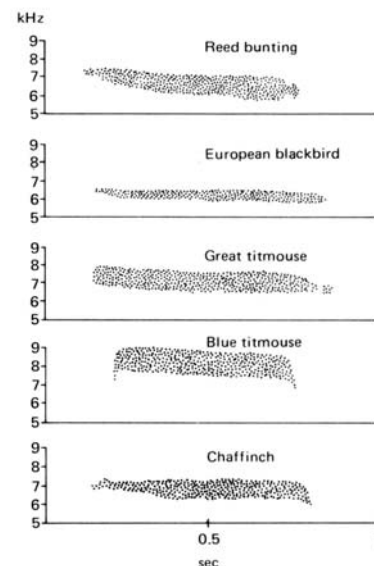
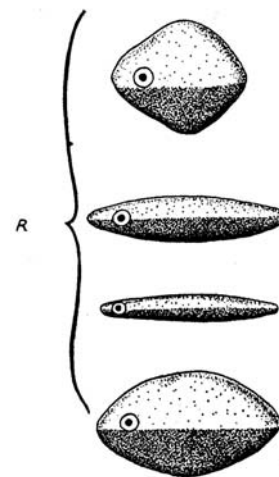
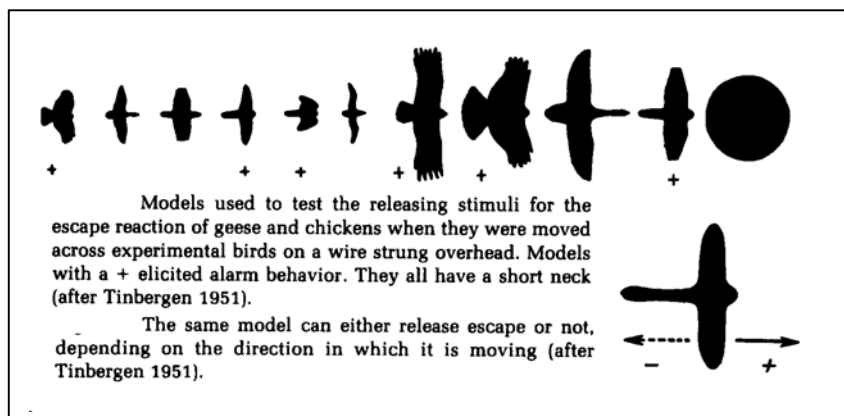
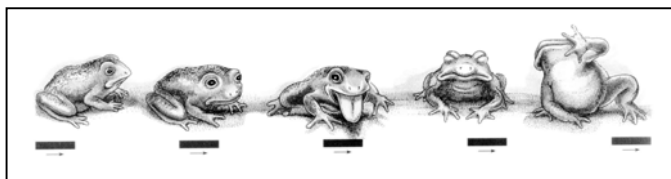


Quelques FAP bien connus chez l'être humain : Le « salut » par haussement de sourcils ; l'orientation du nouveau-né vers le mamelon, l'agrippement (jusqu'à 5 mois pour la main, 11 pour le pied) ; la marche "automatique" jusqu'à un mois ; le frottement de l'œil à l'aide du dos de la main ; diverses vocalisations, le sourire, et le bâillement, qui est un FAP et aussi un déclencheur.





Stimuli signaux et déclencheurs



Les épinoches mâles territoriaux attaquent les autres mâles. Le **stimulus signal** qui déclenche l'agression (par le biais du **mécanisme inné de déclenchement**) est le ventre rouge, ce que Tinbergen vérifie en présentant des leurres simplifiés.

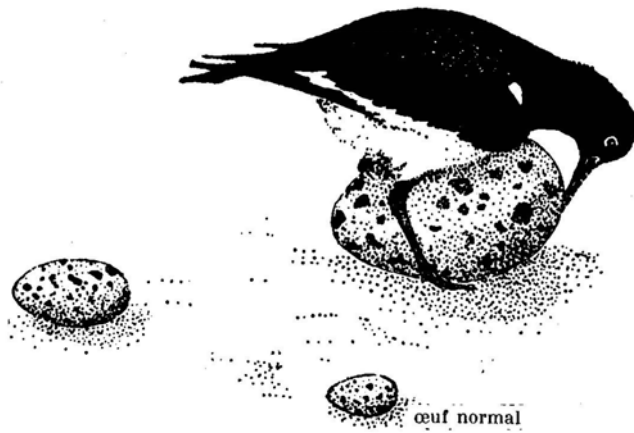
Les stimuli signaux peuvent avoir un rôle dans la **communication** (qui est définie comme un transfert d'information avec bénéfice mutuel), dans ce cas on parlera volontiers de **déclencheurs**. La communication est le plus souvent intraspécifique, mais il arrive qu'elle soit interspécifique.

Exemples de stimuli signaux (qui n'ont pas de fonction de communication): ceux émis par la proie du crapaud (proportions, mouvement) ; ceux émis par l'oiseau de proie et qui font fuir l'oison.

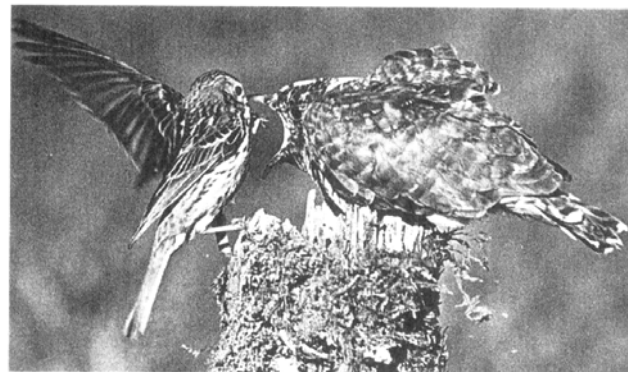
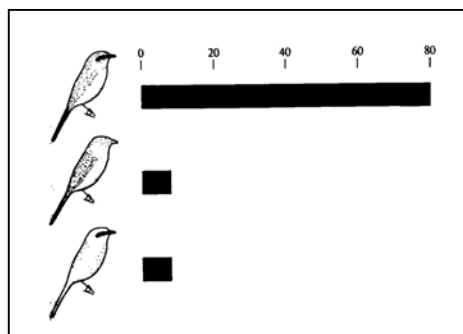
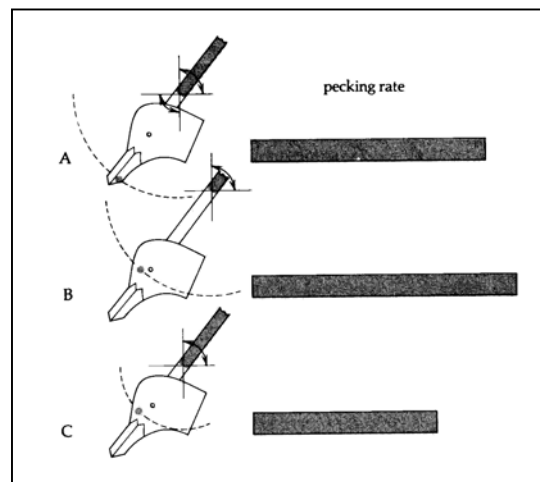
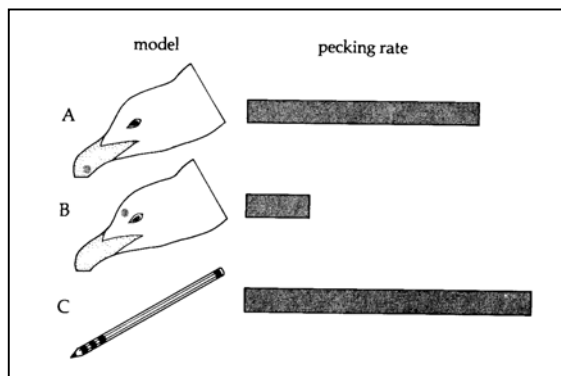
Exemples de déclencheurs interspécifiques : les cris d'alerte de différents espèces d'oiseaux sont semblables (voir sonogrammes). La coloration aposématique du frelon évite des blessures inutiles à l'oiseau et au frelon.

Sur cette page, il y a aussi un déclencheur intraspécifique : le ventre rouge de l'épinoche.





Des stimuli multi-dimensionnels

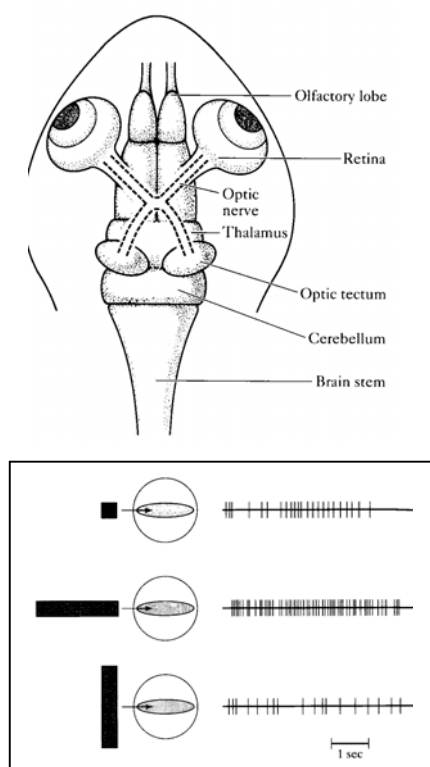


Contrairement à ce que pensait Tinbergen (et à ce que laissent supposer les résultats de la fig. « goéland » en h. à g.), en général ce ne sont pas les configurations totales (p.ex. la position relative de la tache rouge, du bec, et de la tête chez le goéland) qui sont déclenchantes. Les stimuli sont plutôt à comprendre comme composés de **différentes dimensions indépendantes** (pour l'œuf, ce sera la forme, la grandeur, la couleur, le contraste...) dont les valeurs déclenchantes se combinent de manière essentiellement additive (« *loi de sommation hétérogène* »). Ainsi, pour le goéland, en plus des éléments de couleur contrastée, c'est l'amplitude du mouvement de la tache rouge qui compte, et même si la tache est placée sur le front, elle sera fortement déclenchante pour peu que son mouvement soit sur un grand arc.

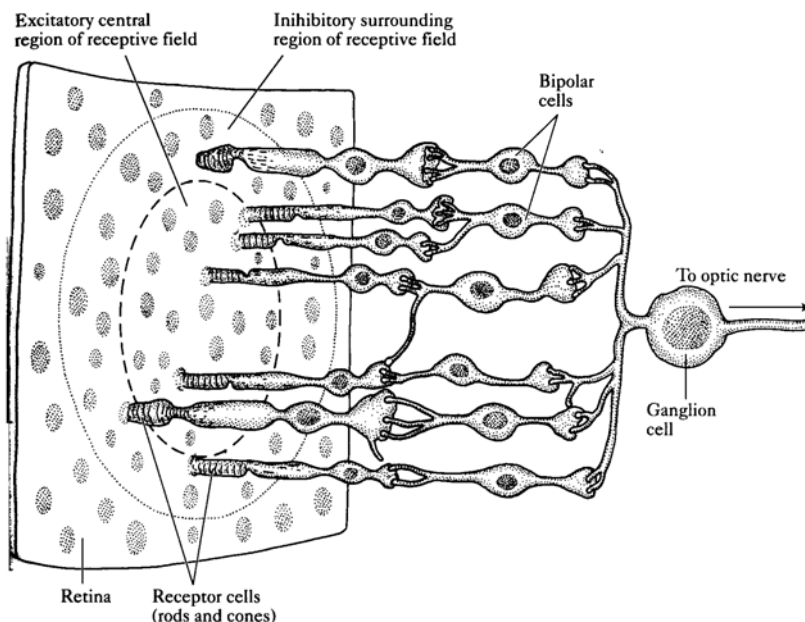
Néanmoins, il y a des cas où la configuration totale est plus déclenchante que la somme des parties (ex. du gobe-mouche noir faisant du mobbing envers une pie-grièche, ci-dessus à g.); dans ce cas la combinaison est multiplicative, et non additive.

L'encodage caricatural des propriétés du stimulus fait que l'animal peut être piégé par des **stimuli supra-normaux**, dont on a manipulé une ou plusieurs dimensions expérimentalement : cf. l'huître-pie qui essaie de couvrir un œuf d'autruche. Des cas semblables se produisent en nature : le jeune coucou, avec sa bouche immense, est un stimulus supra-normal pour les parents parasités.

Il est probable que cet encodage simplifié résulte des contraintes du système : le génome ne peut pas encoder des configurations visuelles complètes.

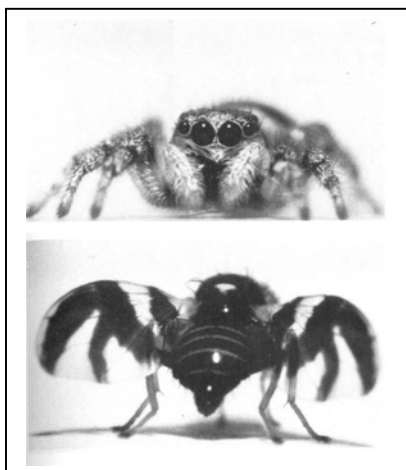
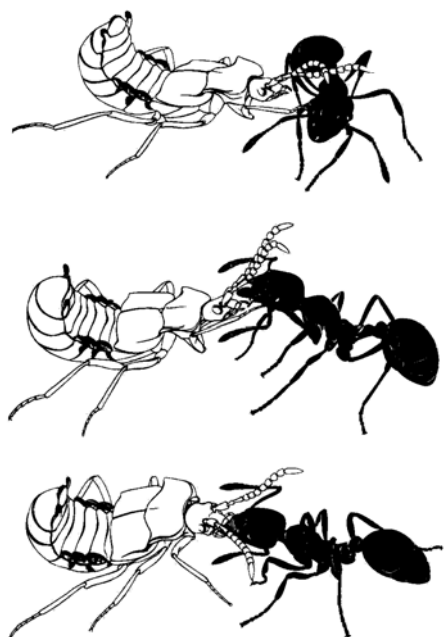


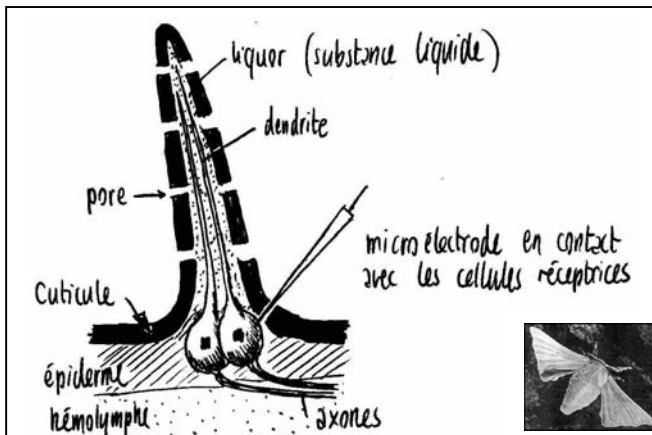
Un encodage simplifié qui peut être décrypté par d'autres



A défaut d'encoder des configurations complexes, les gènes programment le système sensoriel pour qu'il **filtre** l'information la plus pertinente (l'encodage du stimulus signal est donc réalisé, dans les gènes, en termes d'information filtrée, simplifiée : p. ex. « telle forme simple en mouvement de telle manière »). Dans le système visuel du crapaud, le premier traitement se fait comme chez nous dans la rétine (détection des contrastes). Plus loin, dans le toit optique (tectum), il y a des détecteurs de mouvement dont la partie excitatrice du champ récepteur est de forme elliptique horizontale. Le stimulus efficace est une barre allongée horizontale en mouvement horizontal, et c'est cela qui déclenche maximale la frappe (et qui est donc interprété comme proie).

Evidemment, un encodage simple peut être décrypté. Les scarabées parasites *Atemeles* obtiennent de la nourriture en imitant les codes de mouvement de quémassage des fourmis. Les mouches tephritides imitent les signaux territoriaux entre araignées salticides pour ne pas être mangées par elles. Dans le cas du **mimétisme batésien**, des espèces exploitent pour leur propre protection des signaux d'espèces dangereuses (les syrphes imitent la coloration aposématique des guêpes).

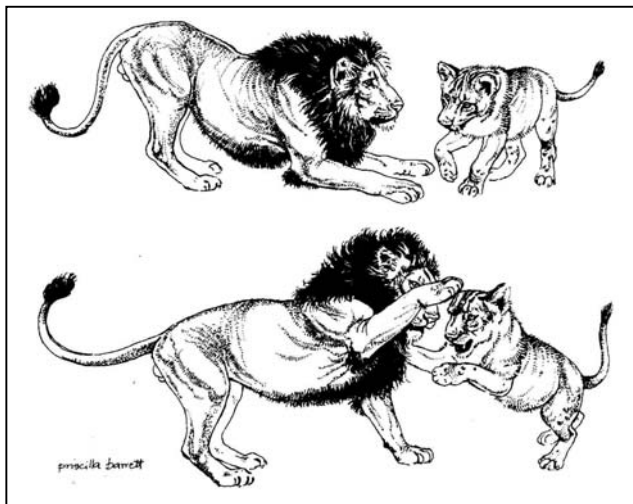
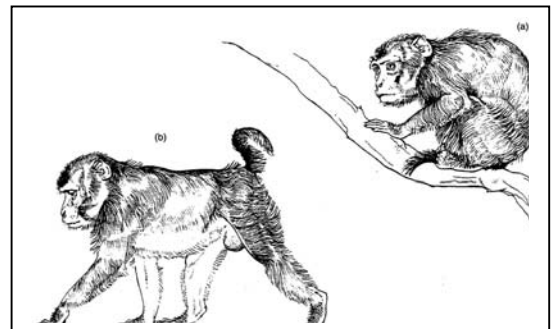




OH
(E,Z)-10,12-Hexadecadien-1-ol (Bombykol)

Butenandt extrait, à partir de 300'000 femelles de Bombyx du mûrier, la **phéromone** qu'elles émettent et qui attire les mâles de loin ; un alcool gras non saturé. L'antenne du mâle porte 17'000 poils, dont chacun contient 2 cellules réceptrices. Il suffit d'une seule molécule de bombykol (stéréochimiquement complémentaire aux pores de la membrane) pour dépolariser la membrane d'un neurone. En accord avec la théorie de l'information (pour qu'un signal soit détecté de manière sûre, il faut un certain rapport signal/bruit), le comportement n'apparaît cependant qu'à partir de 200 molécules/s.

La communication



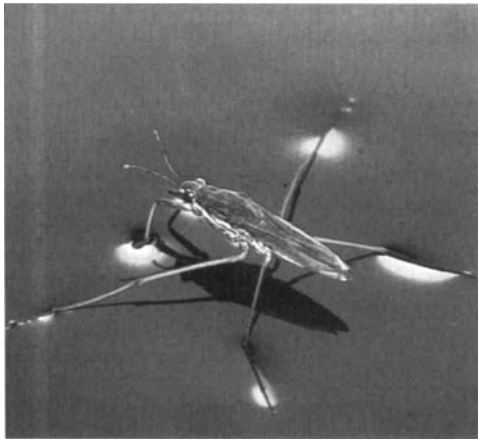
La **communication** prend de nombreuses formes.

Chez le Bombyx, des structures spécialisées sont responsables de la communication : un système hautement spécialisé (et extrêmement efficace).

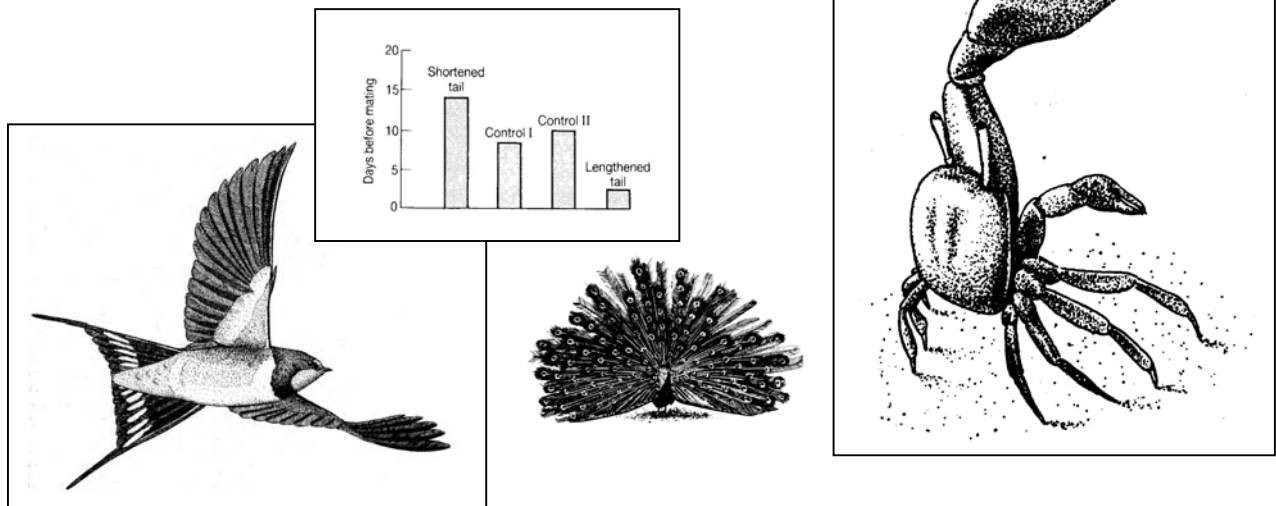
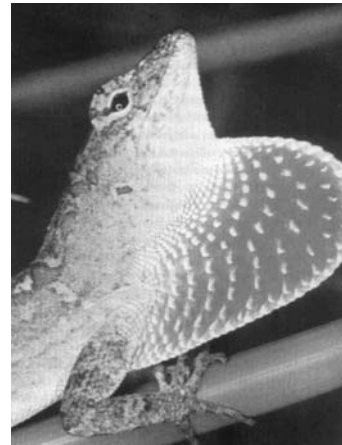
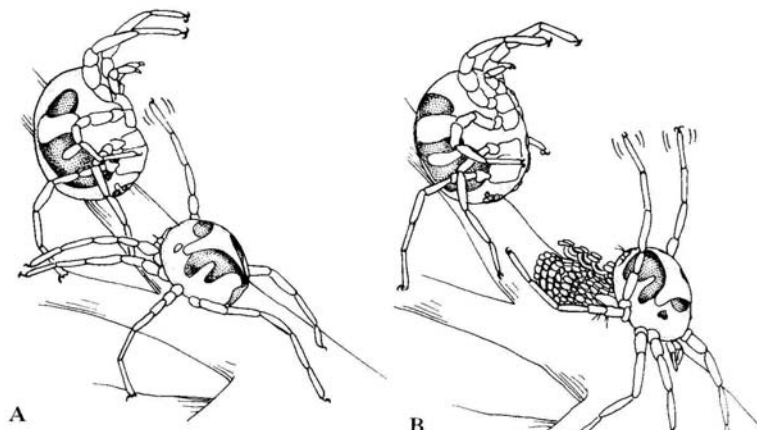
Tout n'est pas aussi clairement de la communication : Les postures du macaque rhésus (dominant et dominé) ont-elles évolué comme signal ou sont-elles des effets secondaires ? Le plastron du moineau est-il un signal de dominance puisque les conspécifiques ne respectent pas toujours la hiérarchie qu'il indique ?

Il existe des signaux de méta-communication (comme la *play-face* en page 3) qui modifient le sens des signaux qui vont suivre (ex. de l'invite au jeu chez le lion, semblable à celle qu'on observe chez le chien).

Finalement, les signaux émis par le pluvier, qui fait semblant d'être blessé pour attirer le renard loin du nid, paraissent être de la communication, mais n'en sont pas (du moins si l'on s'en tient à une définition exigeant un bénéfice mutuel).



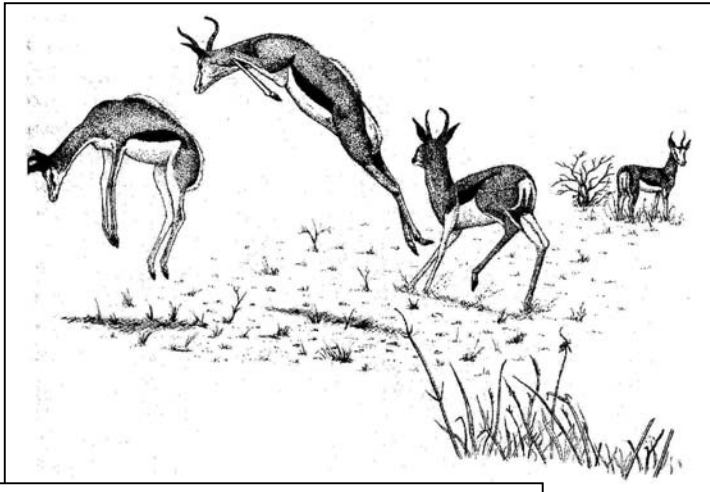
Des influences qui ont moulé les déclencheurs



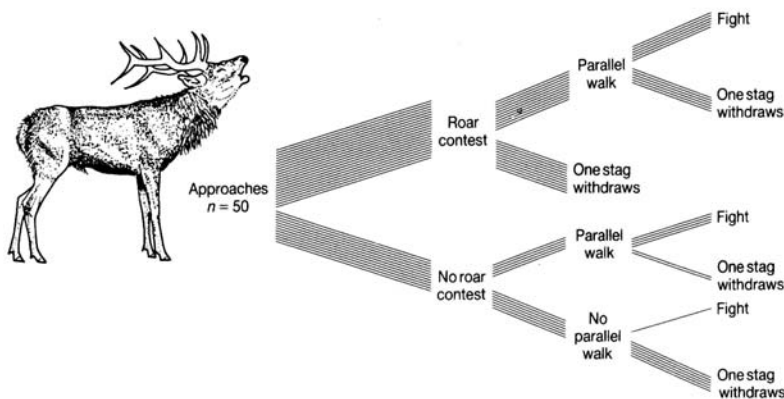
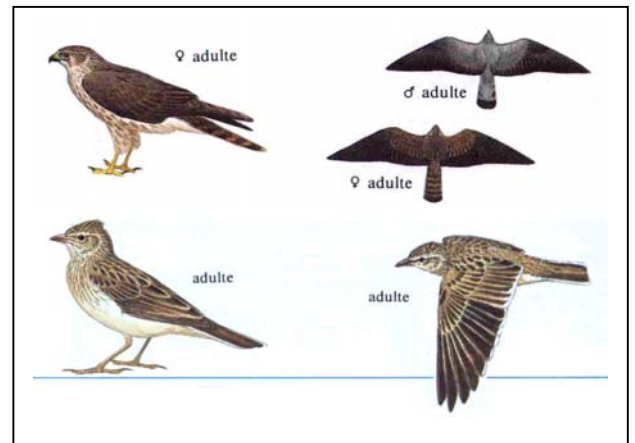
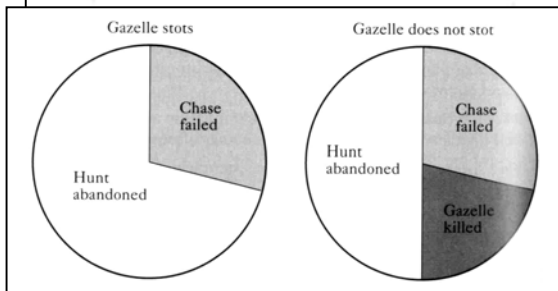
Parmi les influences qui ont moulé les signaux de communication, la première concerne simplement la **qualité de la transmission** dans le milieu physique (le *Gerris* profite de la bonne transmission des vibrations dans l'eau). Dans le même registre, la visibilité des signaux est liée aux **propriétés des systèmes sensoriels** qui doivent les recevoir (le hochement de tête du lézard *Anole* mâle stimule maximallement le système visuel périphérique du récepteur).

Comptait également la facilité de mise en place lors de l'évolution, sous la forme de la « récupération » à but de communication (ou **exploitation sensorielle**) de systèmes sensoriels utilisés à d'autres fins (p.ex. prédation : chez la tique d'eau *Neumania papillator*, le mâle se fait passer pour une proie).

D'autres pressions de sélection sont plus complexes : Dans le domaine des signaux émis par les mâles pour attirer les femelles, le mécanisme de **sélection sexuelle** aboutit à une grande visibilité, une exagération du signal (rendu en quelque sorte supra-normal), comme ici la longueur des rectrices de l'hirondelle de cheminée, (les mâles à rectrices artificiellement allongées mettent moins de temps à trouver une partenaire), le contraste de la roue du paon, ou la dimension de la pince du crabe violoniste *Uca pugilator*. Cette exagération n'est pas uniquement une question de visibilité : on y reviendra.

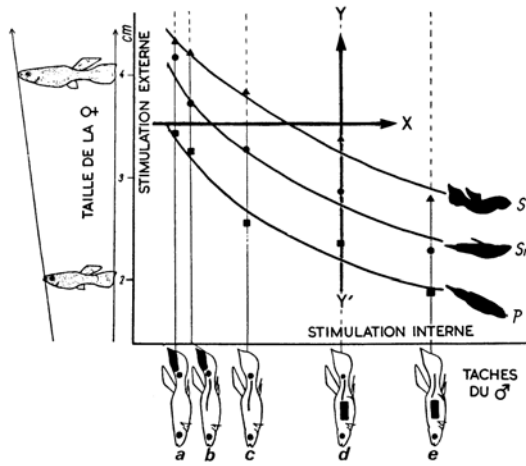


Signaux de communication nés d'un conflit d'intérêts

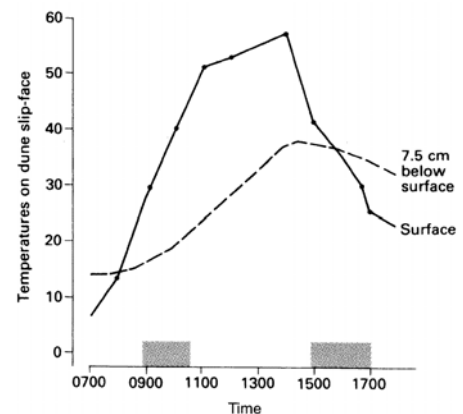
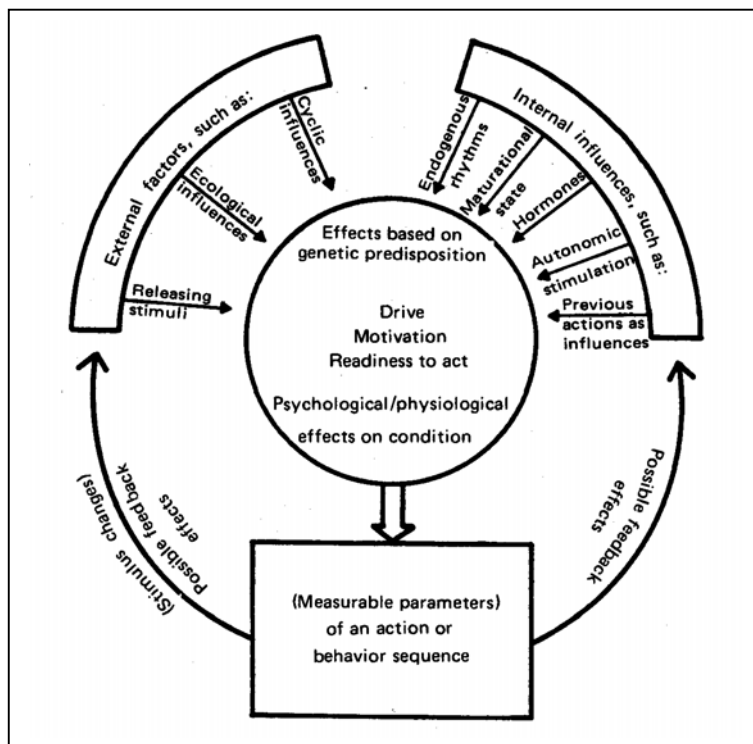
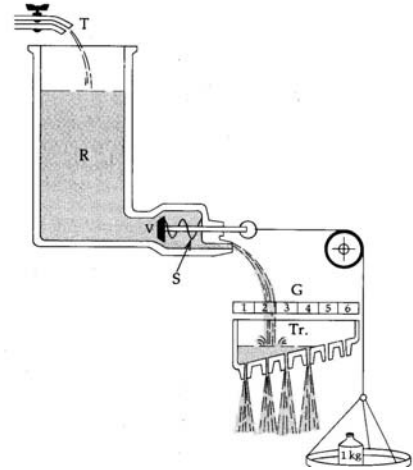


Dawkins et Krebs (1978) ont identifié la présence d'un **conflit d'intérêts** entre deux animaux comme un des déterminants majeurs des signaux utilisés. Ce conflit, où l'émetteur aurait intérêt à bluffer et le récepteur à ne pas se laisser tromper par le bluff, mène, lors de la phylogenèse, à des **signaux honnêtes** (ce qui veut souvent dire : intenses et coûteux pour celui qui émet, de sorte que seul un animal en pleine forme peut les émettre « à plein volume ») : le « stotting » de la gazelle de Thomson avertit le guépard qu'il perd son temps ; le chant territorial émis par l'alouette mâle poursuivie en fait de même à l'égard du faucon émerillon. La puissance des brames des deux cerfs qui s'affrontent indique à chacun les capacités effectives en combat de l'autre (ce qui évite de combattre quand l'issue est claire d'avance). Le rouge de la bouche de l'oisillon (canari) est aussi un signal honnête (son intensité est inversement corrélée au degré de satiété), de même que la coloration rouge de l'épinoche mâle (coloration coûteuse métaboliquement qui ne peut être produite, p. ex., par un mâle infesté de parasites) ; cette coloration s'adresse aux autres mâles mais aussi aux femelles, qui choisiront le mâle le plus rouge.

Motivation Homéostasie



Synergie entre facteurs internes (indices pigmentaires) et facteurs externes sur le déclenchement des parades de cour du *Lebistes reticulatus* (d'après Baerends).



Les comportements sont régis par des priorités (ils ne sont pas simplement réactifs, à la manière du mécanisme inné de déclenchement qui répond au stimulus signal), et l'ordre de priorité peut varier en fonction d'un ensemble de variables non réductibles à des influences externes uniquement. En plus des facteurs externes de causalité (stimuli signaux), il faut nécessairement envisager l'existence de **facteurs internes de causalité** qui se superposent aux premiers. Le comportement résultera de la combinaison des deux.

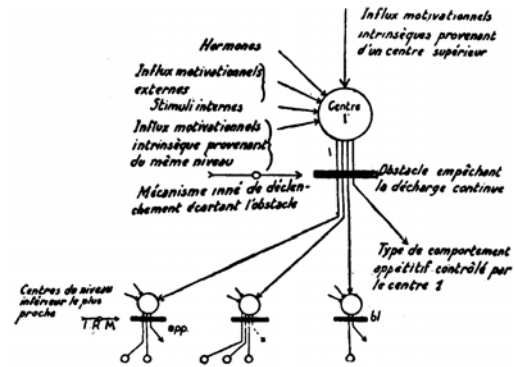
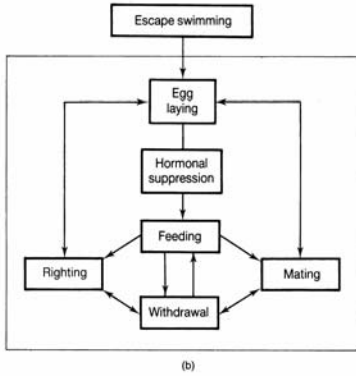
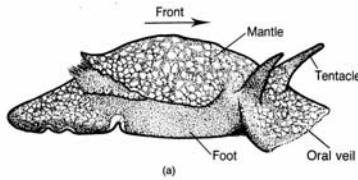
Chez le Guppy, on a mis en évidence la synergie d'un facteur externe (la taille du déclencheur, c.-à-d. de la femelle) et d'un facteur interne (le degré d'excitation sexuelle du mâle). L'apparition d'un comportement donné se produit au moment où la *combinaison* des deux facteurs est suffisante (cf. courbe de seuil ou *isocline*).

Les facteurs internes ont été conceptualisés d'abord comme une énergie d'action spécifique (qui s'accumule, cf. modèle hydraulique de Lorenz), puis par la notion plus générale de **motivation** (tendance du sujet à se comporter d'une certaine manière en fonction de changements réversibles de son état interne).

Le comportement s'inscrit dans une double boucle de rétroaction (ou « feedback ») : une idée liée à celle d'**homéostasie**. Cette dernière est réalisée physiologiquement mais aussi comportementalement (cf. sorties du lézard *Aposaura* aux heures tièdes seulement).

Mais les animaux ne sont pas des simples thermostats : ils anticipent (par exemple, les rats assoiffés, comme les humains d'ailleurs, arrêtent de boire après avoir ingéré la quantité suffisante d'eau, bien avant que l'équilibre physiologique soit atteint puisqu'il faut du temps à l'eau pour passer dans le sang)

Compétition, inhibition, et organisation hiérarchique du comportement



Le modèle de l'organisation hiérarchique de l'instinct selon TINBERGEN (1951). "L'instinct est un mécanisme nerveux, organisé hiérarchiquement, sensible à certains influx amorçants, déclenchants et dirigeants, d'origine aussi bien interne qu'externe, et répondant à ces influx par des mouvements coordonnés qui contribueront à la conservation de l'individu et de l'espèce."

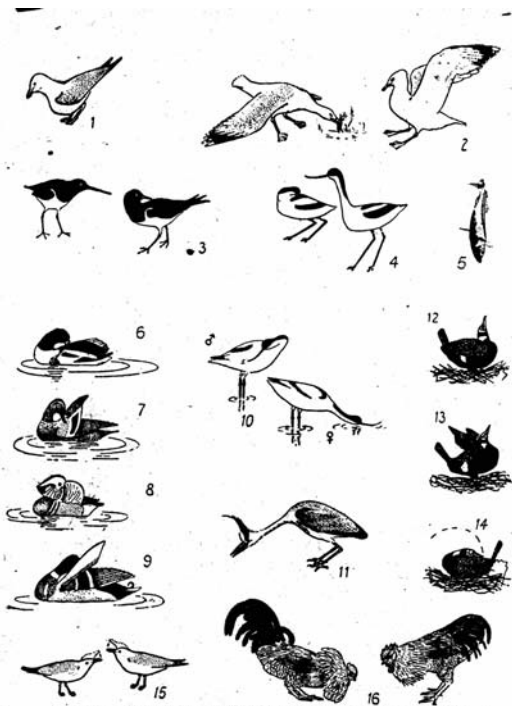
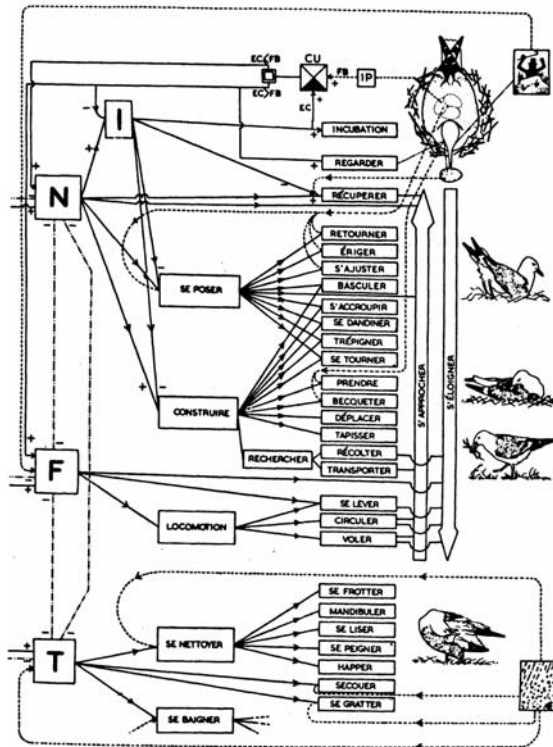


FIG. 91. — Diverses activités de déplacement (ou de substitution).
 1. Mouvements du godland argenté (analogues à ceux qu'il fait pour construire un nid), servant d'exutoire à son instinct batailleur. Intensité modérée. D'après Tinbergen, 1940.
 2. Mouvements du godland (comme ci-dessus). Forte intensité.
 3. Attitude somnolente de l'Hultrier, servant d'exutoire à l'instinct de combat.
 4. Attitude somnolente chez l'Avocette d'Europe, servant d'exutoire à l'instinct de combat. D'après Makkink, 1936.
 5. Creusage du sable par l'Épinoche mâle, servant d'exutoire à l'instinct de combat. D'après Tinbergen, 1947 b.
 6. Lissage des plumes chez le Tadorne, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Makkink, 1931.
 7. Lissage des plumes chez la Sarcelle d'hiver, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Lorenz, 1941.
 8. Lissage des plumes chez le Canard Mandarin, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Lorenz, 1941.
 9. Lissage des plumes chez le Canard col vert, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Lorenz, 1941.
 10. Lissage des plumes chez l'Avocette d'Europe, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Makkink, 1936.
 11. Mouvement comme pour attraper la nourriture, chez le Héron ordinaire d'Europe, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Verwey, 1930.
 12, 13 et 14. Mouvements sexuels du Cormoran d'Europe, servant d'exutoire à l'instinct de combat. D'après Kortland, 1934 b.
 15. Mouvements de demande de nourriture, chez le godland argenté, servant d'exutoire à l'instinct sexuel. D'après Tinbergen, 1940.
 16. Mouvements de "picorage" chez le Coq domestique, servant d'exutoire à l'instinct de combat.



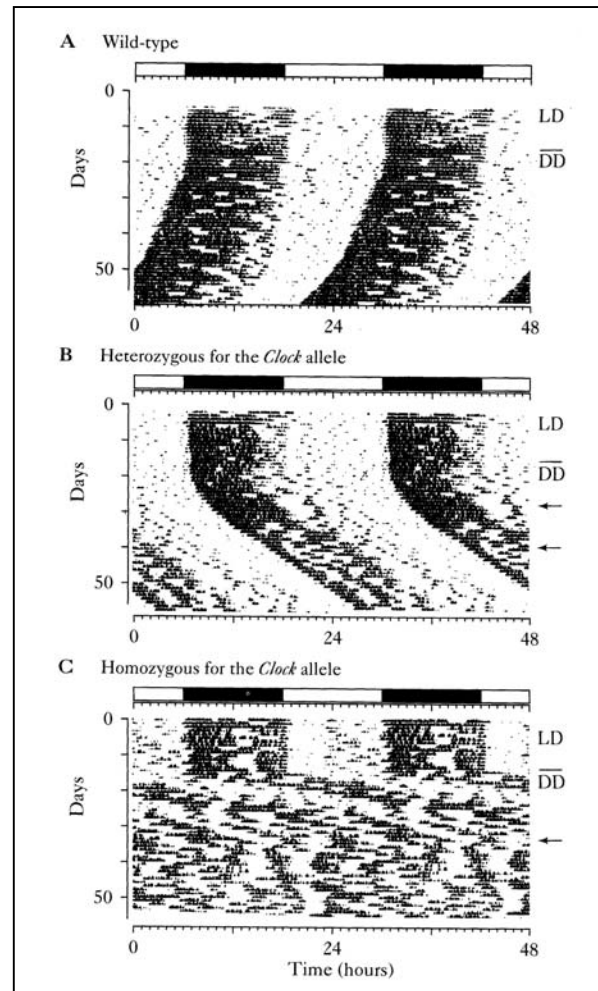
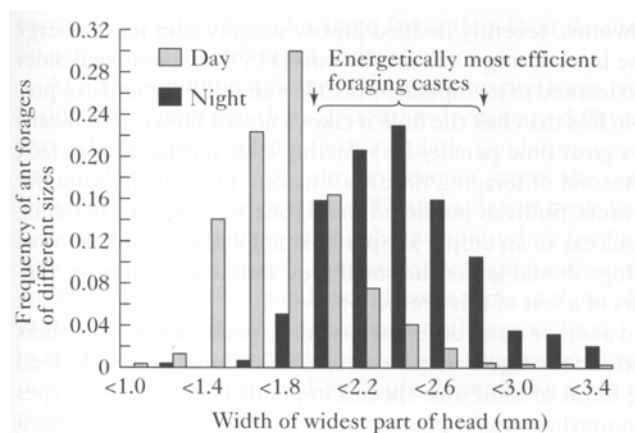
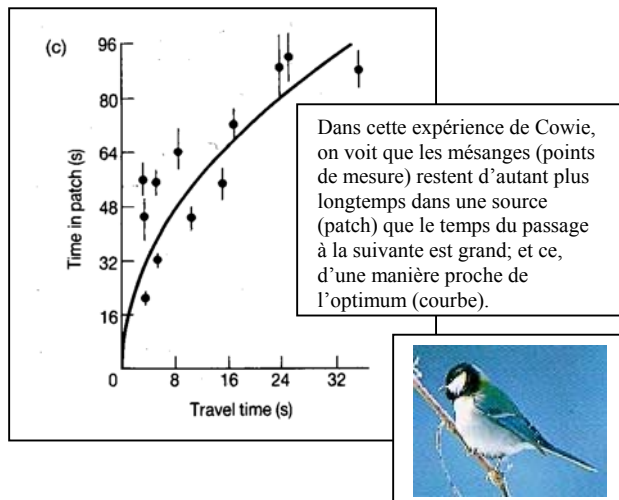
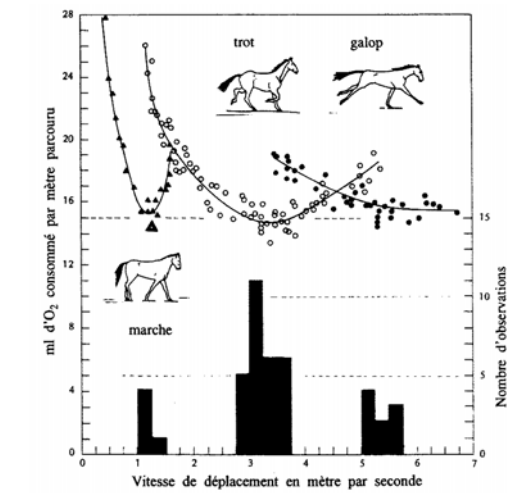
Un animal ne peut en général réaliser qu'un seul comportement à la fois, même s'il a plusieurs besoins : il est essentiel que le sujet choisisse la bonne action, le bon « candidat ». Donc à un moment donné, plusieurs systèmes motivationnels peuvent être en **compétition**. Des **mécanismes inhibiteurs** règlent les cas de compétition.

Chez la limace de mer *Pleurobranchia californica*, pondre des oeufs et se nourrir ne peuvent avoir lieu en même temps (sans quoi elle mange ses oeufs!) Il y a inhibition des muscles buccaux par l'hormone qui déclenche la ponte. (Dans le schéma, qui concerne aussi d'autres régulations, les flèches simples désignent des relations de priorité, les autres, de compatibilité)

Les conflits motivationnels se traduisent souvent par l'apparition d'*activités de déplacement (ou de substitution)*, qui n'ont pas de lien avec les comportements en conflit. On peut les expliquer par le fait que l'inhibition mutuelle de deux tendances permet l'expression d'un troisième comportement à motivation moindre. Souvent dérivées de comportements de toilette ou de prise de nourriture, ces activités peuvent acquérir par ritualisation une fonction de communication.

Il y a une **organisation hiérarchique** des conduites, qu'on a essayé de capturer dans des modèles conceptuels : strictement hiérarchique comme celui de Tinbergen, plus interactif comme celui de Baerends. La tendance actuelle est plutôt à une approche de type « espace d'états », où l'état de l'animal dans les diverses dimensions motivationnelles est représenté par un point dans un espace multidimensionnel (la même idée que le Guppy à la page précédente).

Des mécanismes à plusieurs échelles de temps

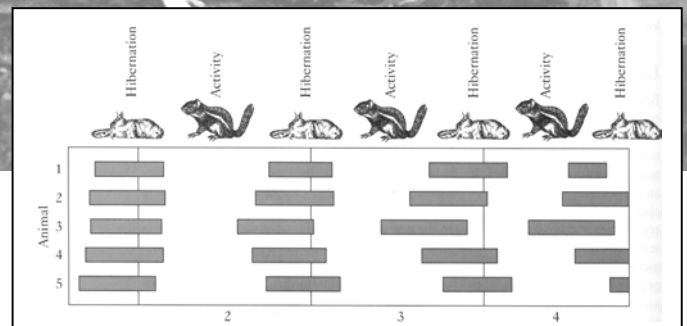
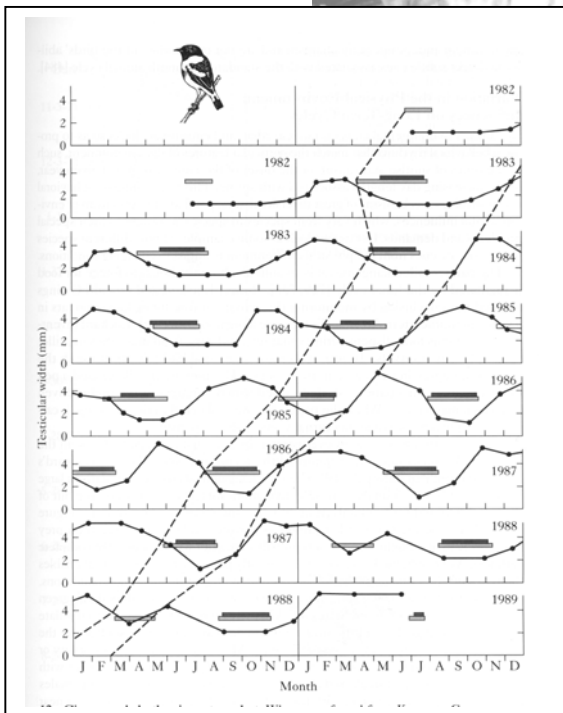
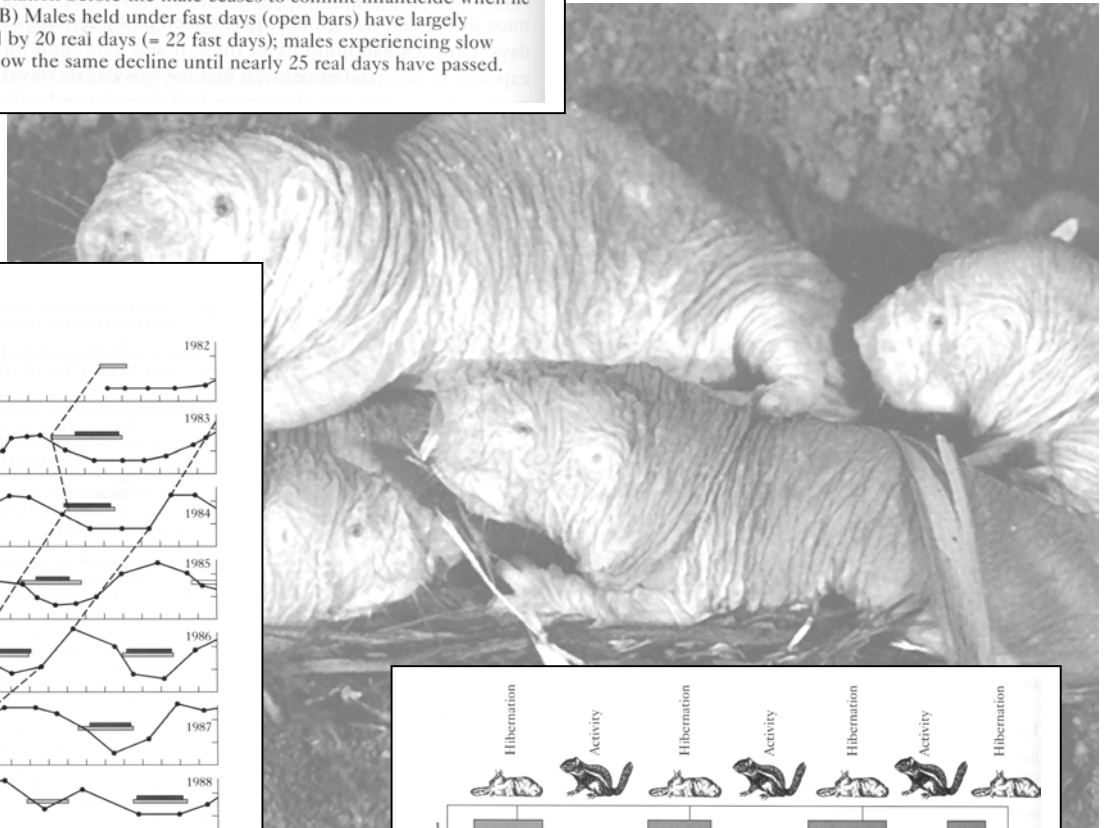
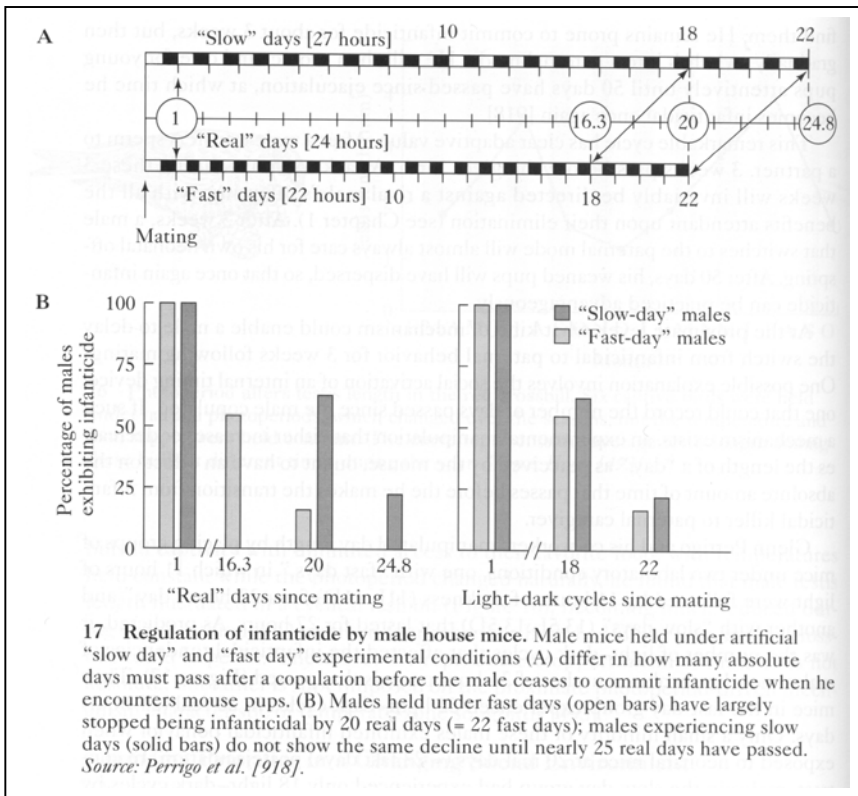


Les séquences de comportement résultent de **mécanismes de prise de décision à plusieurs échelles de temps**. A très courte échelle, un cheval décide de son allure (pas, trot, galop) en fonction de sa vitesse, et optimise sa dépense énergétique, en choisissant (barres noires) les combinaisons les moins coûteuses.

La mésange charbonnière décide du moment optimal où il faut passer à la source de nourriture suivante plutôt que de rester dans la source actuelle (qui s'appauvrit puisqu'elle y puise); pour décider, elle intègre des informations sur le rendement global de l'environnement, sur la baisse du rendement de la source actuelle, et sur le coût du passage d'une source à l'autre! (cf. Optimal Foraging Theory).

Les fourmis champignonnistes *Atta* s'approvisionnent de manière optimale de nuit (ce sont les ouvrières de dimension optimale qui sortent) mais, en apparence, pas de jour. Il leur faut en effet tenir compte du coût à long terme représenté par les effets d'un parasite diurne (la mouche Phoride) qui ne s'attaque qu'aux grandes ouvrières. A plus longue échelle, le rythme quotidien du comportement est piloté par une **horloge biologique endogène** qui génère un **rythme circadien** inné, dont la cyclicité est indépendante de l'environnement, mais qui dépend d'un **mécanisme de synchronisation** (Zeitgeber) pour rester en phase avec l'heure solaire. L'horloge biologique, par conséquent, se décale de jour en jour par rapport à l'heure solaire quand l'animal est isolé des marqueurs temporels de l'environnement (lumière, température...). Ainsi, la souris normale décale son rythme d'activité quand elle est maintenue en continu dans le noir (DD), son rythme endogène étant de moins de 24h. La souris mutante se décale dans l'autre sens, ou perd tout rythme, selon qu'elle est hétérozygote ou homozygote pour l'allèle mutant.

Rythmes annuels, fausse horloge, pas d'horloge



Certains animaux n'ont **pas d'horloge circadienne**, p.ex. les rats-taupes nus, des animaux eusociaux qui vivent sous terre en Afrique et ne sortent jamais. Ils oscillent entre activité et repos de manière irrégulière.

Il existe des horloges dont le rythme est **circannuel** : mis en conditions constantes durant des années, l'animal a néanmoins des rythmes qui perdurent d'année en année mais qui se décalent. Ainsi, l'hibernation des écureuils terrestres ou le rythme de croissance et de décroissance du volume testiculaire chez le traquet mâle (dans ce dernier exemple, on voit que l'horloge annuelle endogène donne un rythme de 10 mois au lieu de 12).

Finalement, certaines mesures de durée ne sont pas tributaires de l'horloge circadienne. Par exemple, le mâle de la souris devient immédiatement infanticide dès qu'il a monté une femelle : il tuera les bébés souris qu'il rencontre. Cette tendance infanticide dure 20 « jours », qui ne sont pas mesurés par une horloge endogène, mais par un compteur des alternances jour-nuit.

Hormones et comportement



A



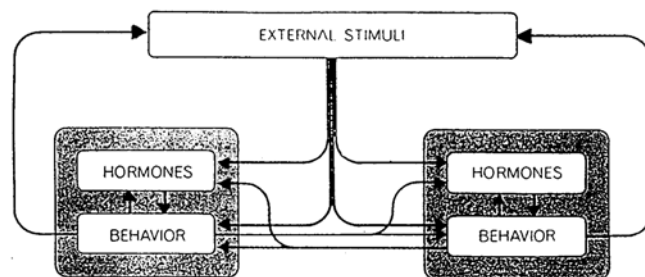
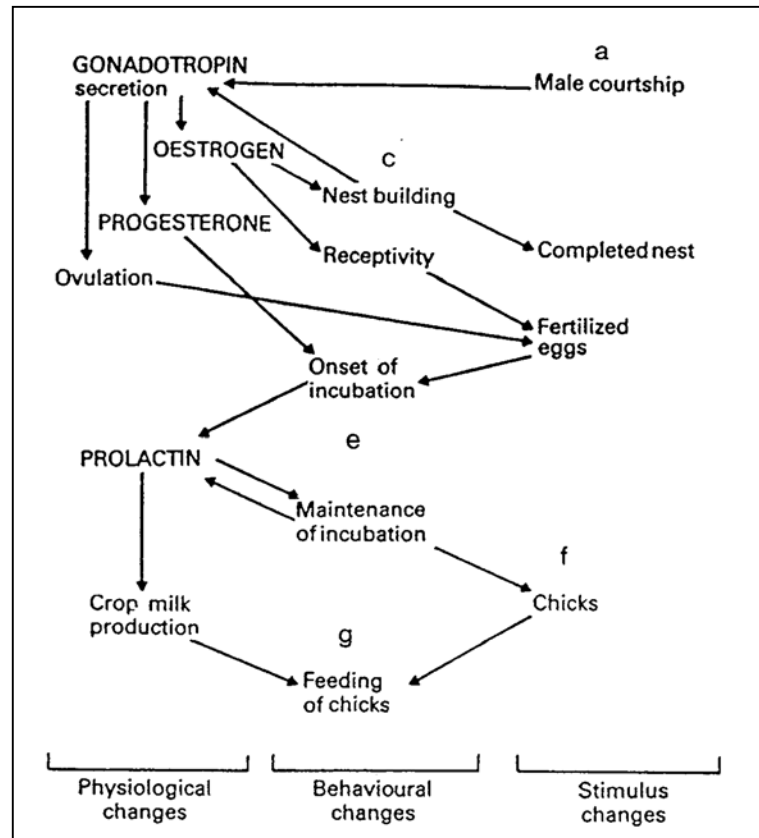
B



C



D



Les **hormones** jouent un rôle important, en particulier dans le contexte de la reproduction. Elles permettent de coordonner des effets physiologiques et des effets comportementaux. Elles influencent la motivation, et agissent sur le système nerveux aussi bien que sur des tissus périphériques.

L'exemple le mieux étudié reste celui du **comportement reproducteur de la tourterelle à collier** par Lehrman : Les **activités caractéristiques de chaque phase** du cycle et le **passage d'une phase à l'autre** sont contrôlés par trois catégories de facteurs spécifiques: les **stimuli extéroceptifs**, le **comportement des individus**, et les **hormones**.

Au départ, en raison des conditions de lumière et de température, les testicules du mâle sont devenus fonctionnels et produisent de la testostérone. Le mâle est donc motivé à avoir un comportement de cour envers la femelle. La présence de celle-ci déclenche ce comportement de cour.

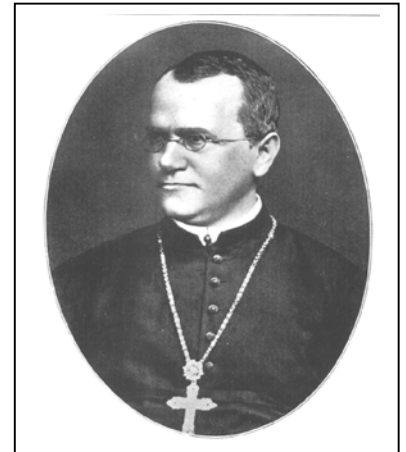
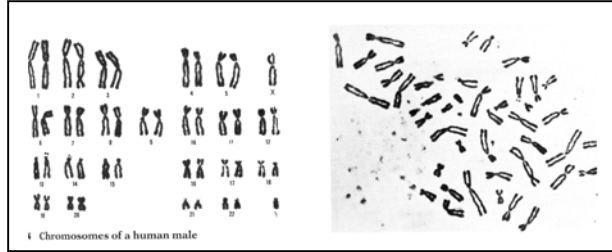
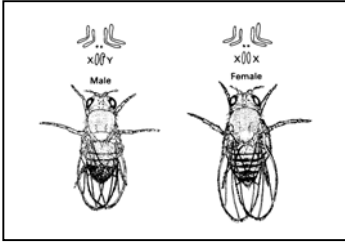
La comportement de cour du mâle provoque la réponse sexuelle chez la femelle: sécrétion d'hormones gonadotrophiques dans l'hypothalamus, qui provoque la sécrétion de FSH et de LH par l'hypophyse, qui provoque le développement des ovaires (et l'ovulation), qui sécrètent de l'œstrogène.

L'œstrogène génère le comportement de construction du nid chez la femelle. La réponse de la femelle induit également ce comportement chez le mâle.

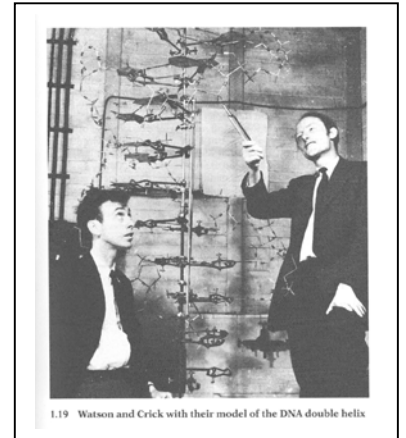
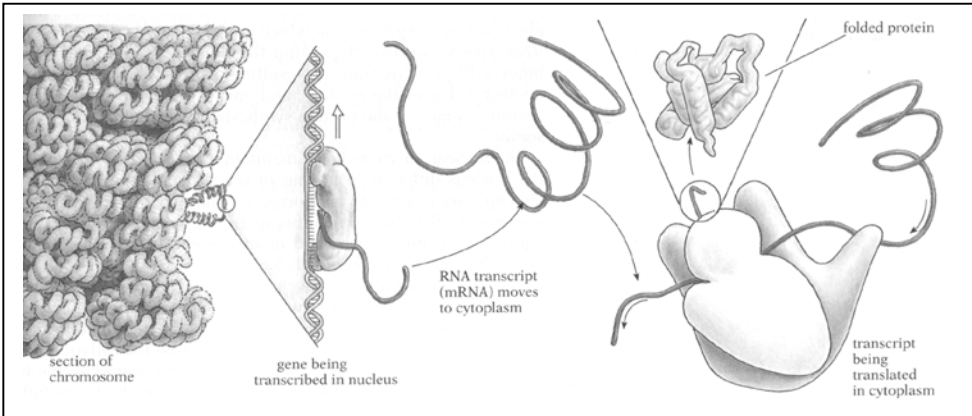
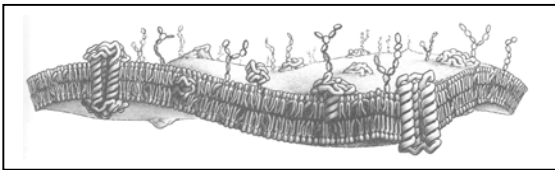
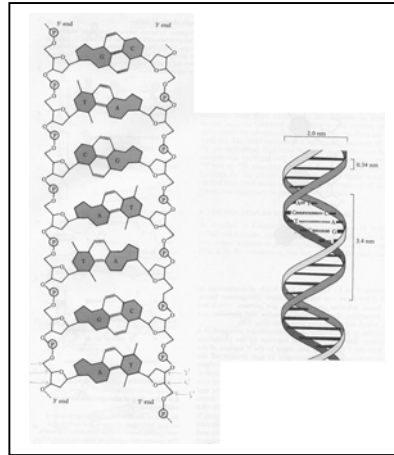
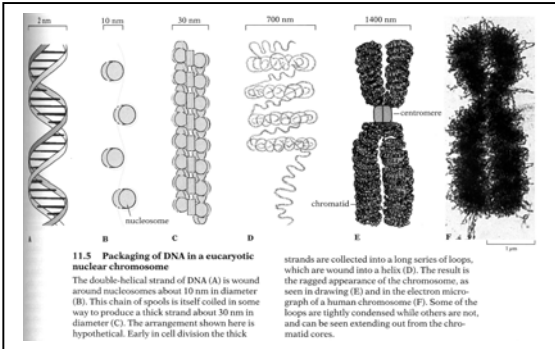
La construction du nid et tout le reste du contexte hormonal, sensoriel, etc., induit la sécrétion de progestérone, chez le mâle comme chez la femelle. Ceci induit le comportement de couvain (il est à noter que, chez le mâle, la progestérone est antagoniste à la testostérone, donc le comportement de cour et l'agressivité font place à la couvain).

Durant la couvain, les stimuli engendrés par les œufs (ou même la simple vision du partenaire en train de couver) vont produire la sécrétion de prolactine, qui fait grossir le jabot et proliférer ses cellules épithéliales, qui vont produire le lait. La prolactine inhibe également (indirectement) la production d'hormones sexuelles, ce qui fait que le couple cesse d'avoir des comportements sexuels durant cette phase.

La présence des petits déclenche le comportement de régurgitation, et, s'il y a prolactine, il y aura régurgitation de lait. Au bout de quelque temps la sécrétion de prolactine diminue, les petits quittent le nid, et les hormones sexuelles peuvent revenir en jeu.



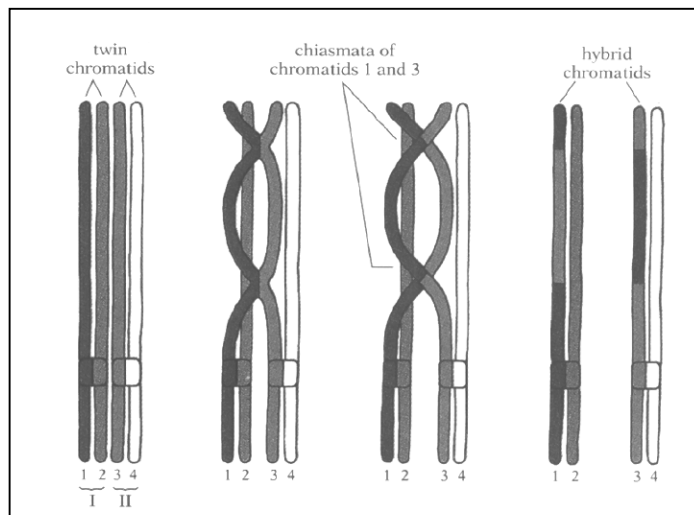
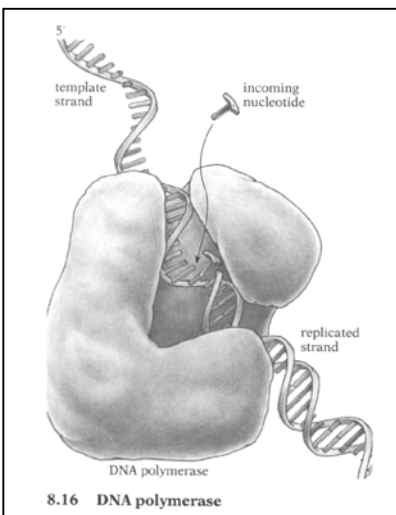
Mendel a, le premier, compris que, pour chaque caractère, tout individu reçoit un gène de chaque parent. Ils peuvent être différents (allèles), l'un pouvant dominer l'autre.



De nombreuses recherches aboutissent finalement à la découverte par Watson et Crick de la structure des chromosomes (ADN). Extraordinairement entortillés, ils sont constitués en particulier de séquences de bases azotées (Adénine, Thymine, Cytosine, Guanine) complémentaires deux à deux (A-T et C-G).

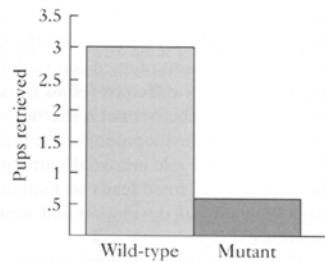
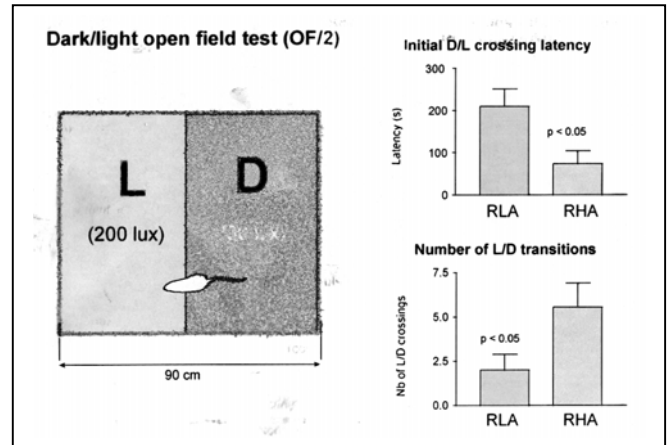
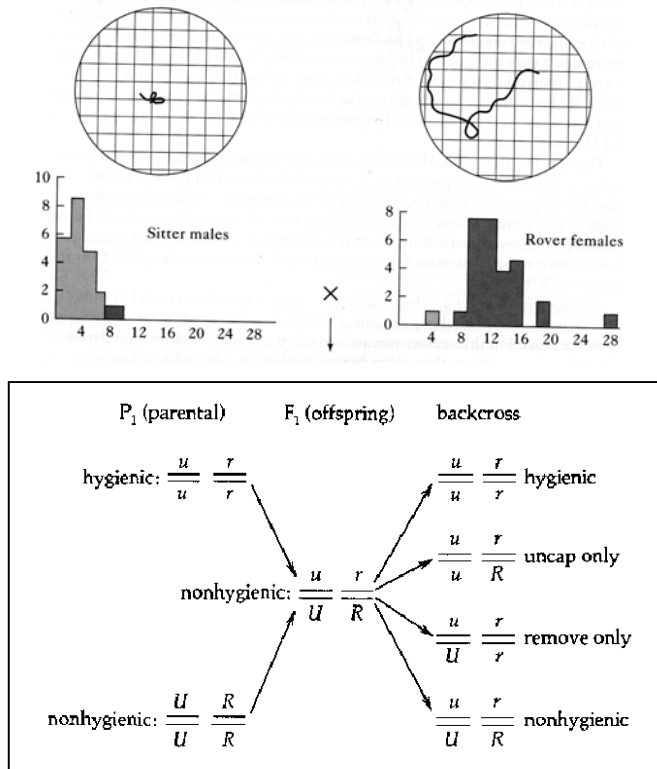
Les protéines (dont le rôle est multiple dans le corps, p.ex. les pores de la membrane cellulaire, les enzymes, le collagène de la peau, etc.) sont, elles, composées de séquences d'acides aminés. Chaque groupe de 3 bases azotées successives (codon) code un acide aminé.

Un gène (il y en a env. 35'000 chez l'homme) est une séquence de codons correspondant à une protéine. La séquence est lue par un enzyme (ARN transcriptase), et transcrite base par base en ARNmessenger. L'ARNm sort du noyau cellulaire et sert de modèle pour la synthèse (traduction) des protéines par les ribosomes, acide aminé par acide aminé.

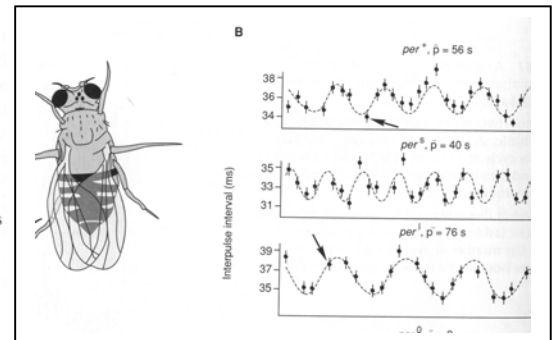
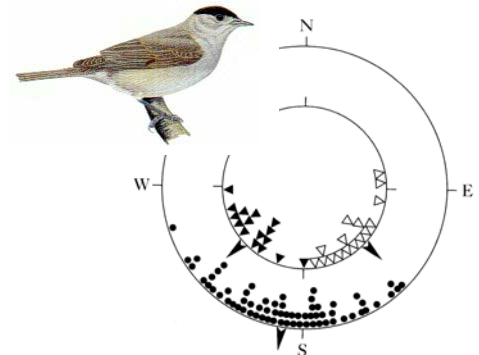


L'ADN est double : chaque brin est complémentaire de l'autre et peut servir de modèle pour répliquer un chromosome complet, lors de la division cellulaire (mitose). La division particulière (méiose) qui aboutit aux gamètes (ovules et spermatozoïdes) brasse les gènes par le crossing-over qui a lieu entre les chromosomes provenant des 2 parents de l'individu qui produit ces gamètes.

La part des gènes



7 A single gene affects maternal behavior in laboratory mice. Wild-type female mice gather their pups together and crouch over them (above), but females with inactivated *fosB* genes do not exhibit these behaviors (below; the pups are seen scattered in the foreground). A quantitative measure of the difference between the two is based on experiments in which three mouse pups were placed in the corners of their mother's cage; the number of pups retrieved in 20 minutes is shown in the graph. Source: Brown et al. [152].



Le développement de l'individu résulte de l'interaction constante entre génome et milieu. Si des individus présentent des différences de comportement, on peut se demander si (et dans quelle mesure) elles proviennent de différences génétiques. Plusieurs méthodes permettent d'approcher cette question:

Le contrôle de l'environnement de développement: individus différents élevés en milieu identique (on l'a vu pour les Guillemots et Pingouins torda élevés en laboratoire), ou individus élevés en isolation (voir chant des oiseaux).

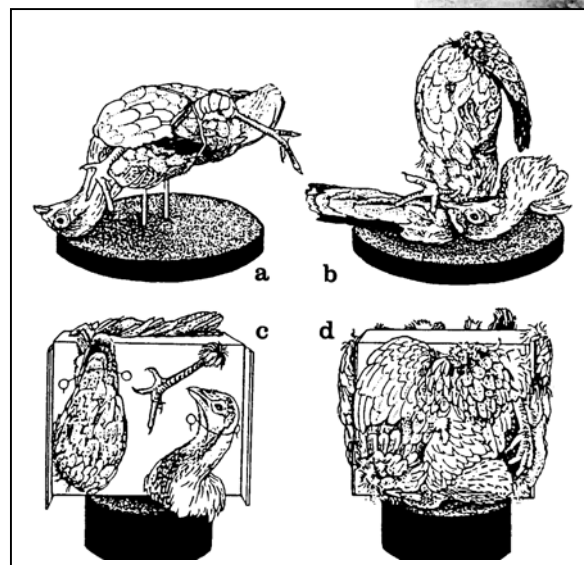
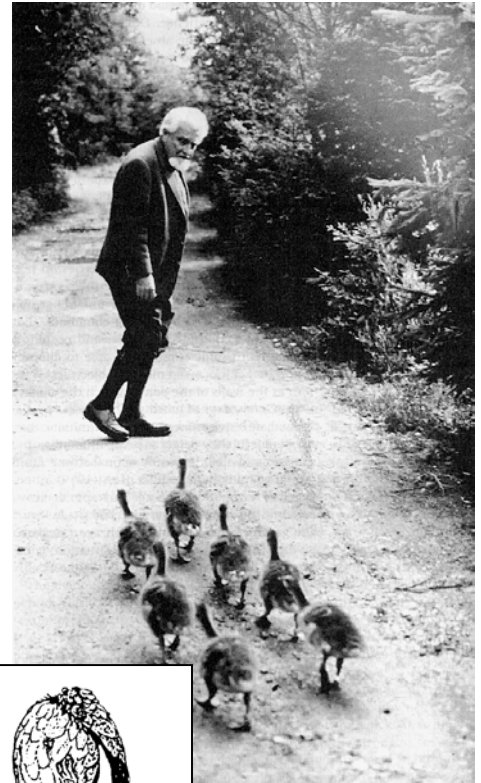
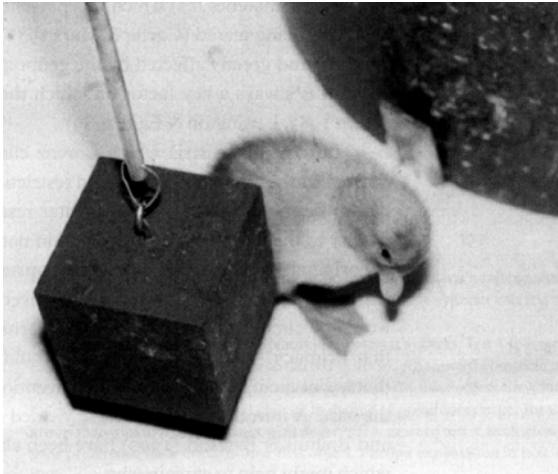
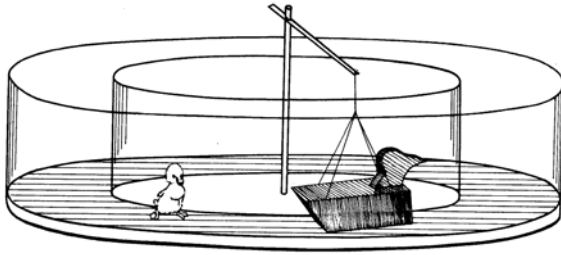
La reproduction sélective des individus: élevage sélectif; ou inbreeding (élevage consanguin). On peut ainsi obtenir par élevage sélectif deux lignées de drosophiles, l'une dont les larves sont "baladeuses" l'autre, statiques; ou deux lignées de rats, les uns émotifs (et évoquant un tableau dépressif) et les autres non.

Le croisement (hybridisation) entre variétés, populations ou espèces proches. Les abeilles "hygiéniques" (H) se débarrassent de pupes infectées en effectuant un comportement à deux composantes: "décapsule" (d) et "élimine" (e). En croisant H et non-H, on obtient en F1 des non-H. En croisant celles-ci avec des H, on obtient une F2 qui montre des proportions mendéliennes, 25% chacun de: {d+e}; {d+non-e}; {non-d+e}; {non-d+non-e}. Les fauvelles à tête noire sont migratrices. Si on croise des fauvelles d'une population qui migre vers le sud-ouest, et d'une autre qui migre vers le sud-est, les hybrides F1 (nés en captivité et sans modèle à imiter) cherchent à migrer plein sud.

Les mutations (induites artificiellement ou non). Les Drosophiles dont le gène *per* est muté ont une alteration du rythme circadien d'activité, mais aussi de celui d'éclosion, et du rythme ultradien du chant. Des souris femelles mutantes ayant le gène *fosB* inactivé examinent leurs petits à la naissance mais ensuite ne s'en occupent plus: les circuits neuronaux gouvernant le comportement maternel, qui normalement se développent dans l'hypothalamus suite aux stimulations sensorielles émanant des petits, ne se développent pas.

Par différentes de ces techniques on peut estimer l'héritabilité h^2 d'un caractère (la fraction de la variabilité d'un caractère qu'on peut attribuer à des différences génétiques).

L'imprégnation filiale



La question de l'innée et de l'acquis doit être reformulée, à la manière de Lorenz, dans les termes suivants: d'où un organisme obtient-il l'information qui lui permet d'avoir un comportement adapté?

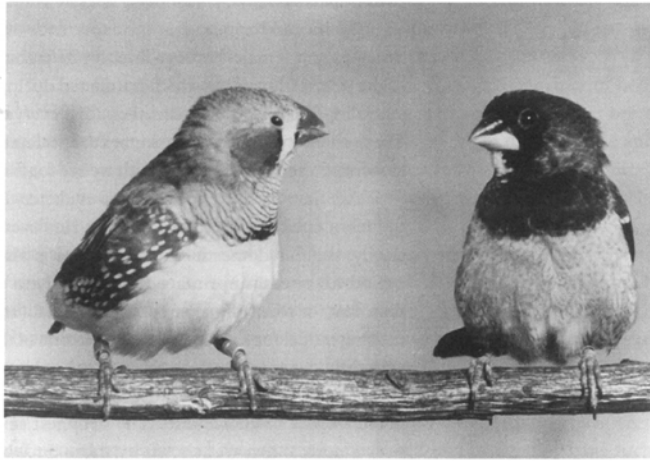
- (1) Elle peut avoir été acquise **au cours de la phylogenèse**, par sélection naturelle, et alors elle est présente dans les gènes; ou
- (2) elle peut avoir été acquise **au cours de l'ontogenèse**, donc avoir été apprise.

Dans la plupart des cas, l'information prise dans l'environnement est sélectionnée; autrement dit, l'apprentissage est contraint (les dresseurs d'animaux le savent bien): ce qui peut être appris, et comment c'est appris, est prédéterminé. Inné et acquis sont donc intimement liés l'un à l'autre.

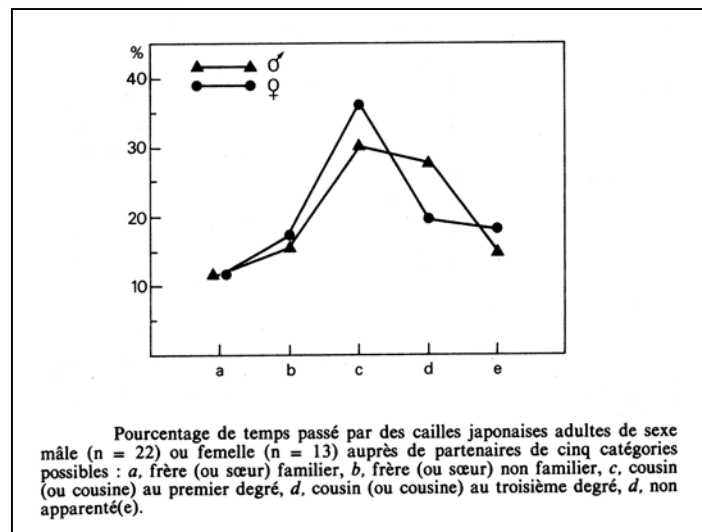
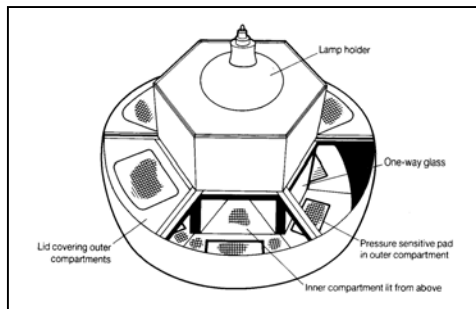
On le voit très clairement dans le phénomène d'**imprégnation filiale**: au cours d'une **période déterminée** (période sensible), et même **en l'absence de tout renforcement**, on observe un apprentissage **quasiment irréversible** d'un modèle parental vers lequel le petit cherchera refuge ensuite. Ainsi, le jeune canard colvert nouvellement éclos apprend à suivre un modèle même grossier (même un simple cube!) comme s'il était sa mère.

Cela étant, le modèle précodé est moins grossier qu'il paraît (l'oiseau s'imprègne sur le modèle caricatural faute de mieux!). Ainsi, le poussin sans expérience se base sur une image précodée de la tête et du cou de la poule pour orienter ses préférences (on l'a montré en présentant concurrentement une poule empaillée normale et une poule en pièces permutées: le modèle *c* est aussi bon que la poule normale; lorsqu'on retire des éléments, il reste bon pour autant qu'on laisse la partie tête et cou). Ensuite, par apprentissage associatif classique, il apprend les caractéristiques fines du modèle (dans la situation naturelle, il apprend à distinguer sa mère des autres poules).

Il peut également y avoir **imprégnation maternelle**: Au bout de 2 h, la brebis aura appris la signature olfactive de son petit et repoussera tous les autres.



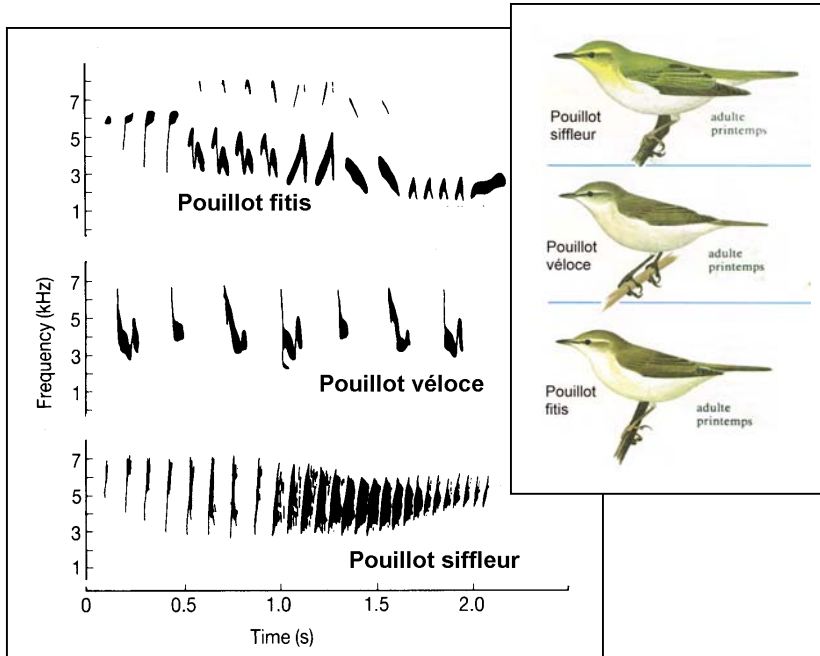
L'imprégnation sexuelle et d'autres mécanismes à période sensible



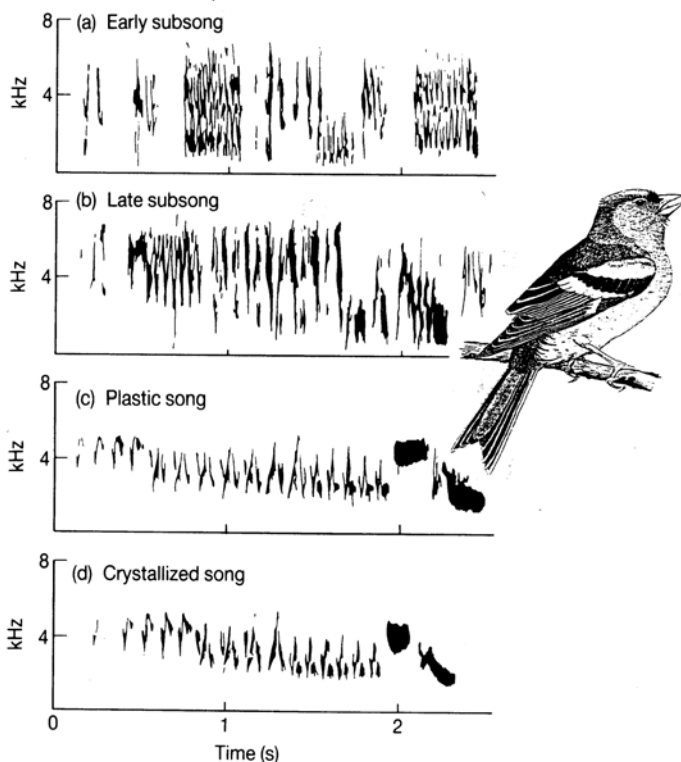
L'imprégnation sexuelle repose sur le même mécanisme que l'imprégnation filiale (mais avec en général une période sensible différente). Là aussi la préférence établie est pratiquement irréversible: mis en situation de choix, le diamant mandarin mâle imprégné sur des bengalis préférera toujours la femelle bengali plutôt que la femelle de son espèce.

L'imprégnation sexuelle est un des mécanismes proximaux de la **reconnaissance des apparentés**. Une des fonctions de celle-ci est celle du choix du partenaire optimalement différent de soi (pour éviter l'inbreeding mais également un outbreeding excessif). Ainsi, dans un dispositif à choix multiples, la caille japonaise s'intéresse davantage à un cousin du 1^{er} degré qu'à des individus plus proches (frères) ou plus lointains (cousin au 3^{ème} degré ou individu non apparenté). Notons que des mécanismes autres que l'imprégnation peuvent aussi être à l'œuvre dans la reconnaissance des apparentés, notamment des signatures olfactives transmises génétiquement.

D'autres étapes développementales présentent, comme l'imprégnation, des périodes sensibles. Les coucous (qui sont des parasites spécialisés: différentes lignées de coucous pondent chacune des œufs aux couleurs imitant ceux d'une espèce particulière) apprennent le chant de leurs parents adoptifs, pour plus tard pouvoir pondre leurs œufs dans les nids de la même espèce. Les alevins de saumon apprennent l'odeur de leur rivière natale et y reviennent plusieurs années plus tard en l'identifiant à l'odeur; les chiens se socialisent entre 3 et 10 semaines; les macaques rhésus isolés à la naissance présenteront un syndrome d'isolation sociale d'autant plus marqué et irréversible que l'isolation aura été longue (par contre, il leur suffit d'être mis en présence d'autres jeunes 15 minutes par jour pour éviter pratiquement toute séquelle).



Le chant des oiseaux et la transmission culturelle de l'information

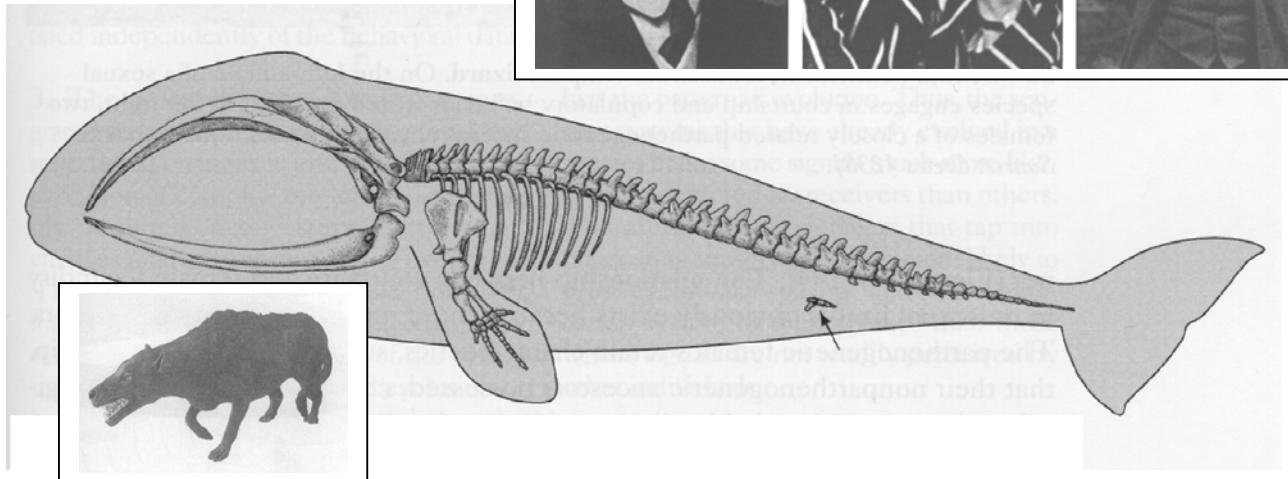
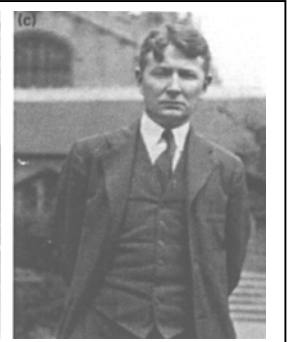
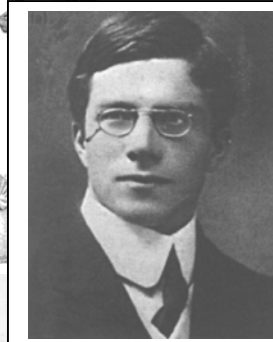
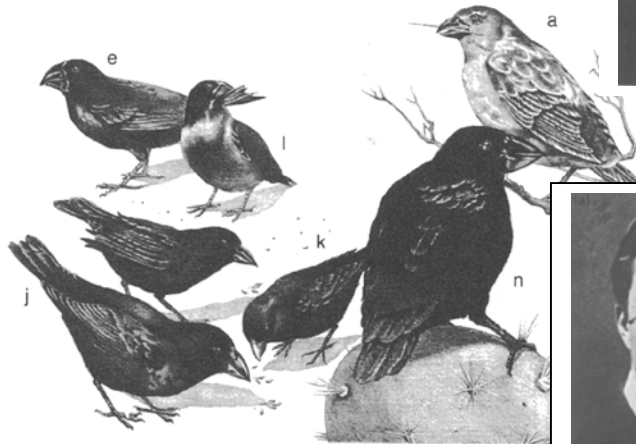
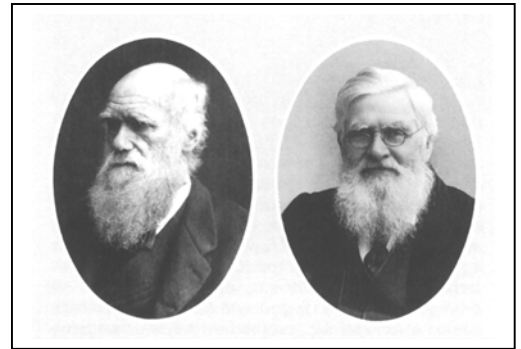
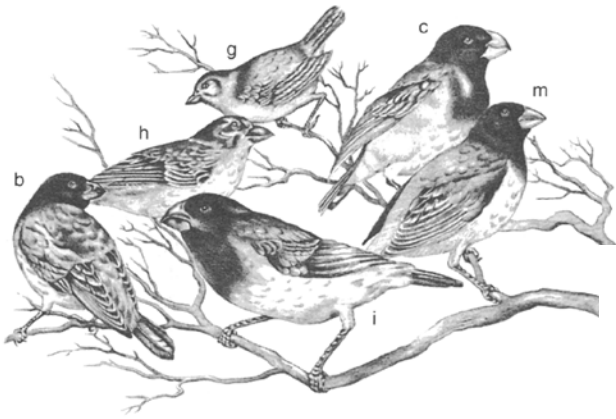


Si tous les oiseaux ont des cris, seuls certains chantent, et alors seulement les mâles. Le **chant** est un patron moteur. Il change d'une espèce à l'autre, comme le montrent les sonogrammes des chants de trois espèces proches.

Lors de leur 1^{ère} année, les pinsons ne chantent pas; au printemps suivant, ils chantent un **pré-chant** (une sorte de babillage), qui ensuite se structure en **chant plastique** (qui a déjà un phrasé) et, finalement, en **chant cristallisé**. Chaque mâle possède un répertoire de 2-3 de ces chants cristallisés; ce répertoire ne change plus. Si un mâle est élevé en isolation (et donc ne peut entendre que lui-même), au printemps suivant il produit un chant de pinson, reconnaissable mais nettement simplifié, avec peu de variation intra- et interindividus. Donc, le chant lui-même est inné (au sens lorenzien de la page 20) mais les différentes variantes qui s'y superposent sont apprises sur la base du chant des adultes que le petit entend au cours de sa première année, alors qu'il ne chante pas encore. Ceci explique l'existence de dialectes locaux.

Les dialectes du chant sont un exemple de **transmission culturelle**, comme le sont, par exemple, la tradition d'ouverture des bouteilles de lait par les mésanges dans la région de Londres, ou celle du lavage de la nourriture par les macaques japonais. La culture vient donc superposer à la sélection naturelle des mécanismes semblables (mais plutôt lamarckiens: transmission des caractères acquis!). Par ailleurs, la culture elle-même repose sur une couche comportementale résultant de l'évolution darwinienne.

Evolution, fitness, adaptation



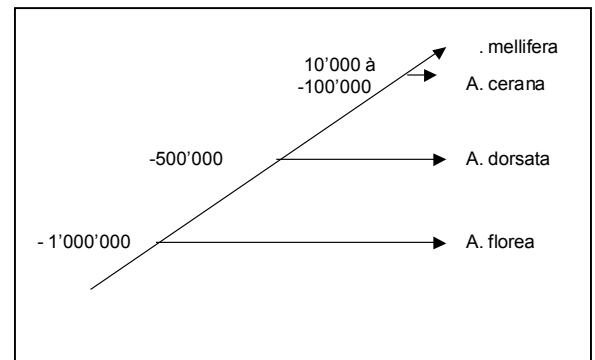
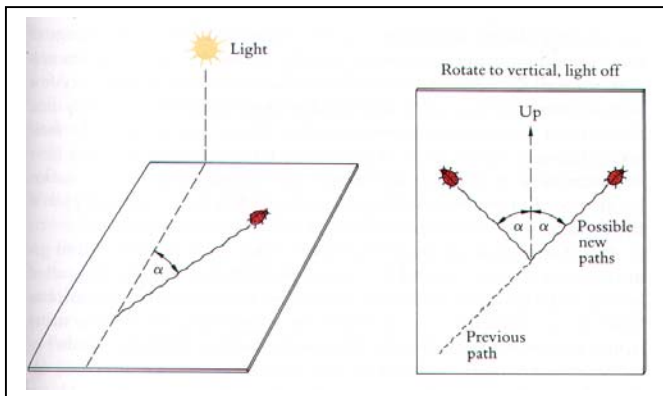
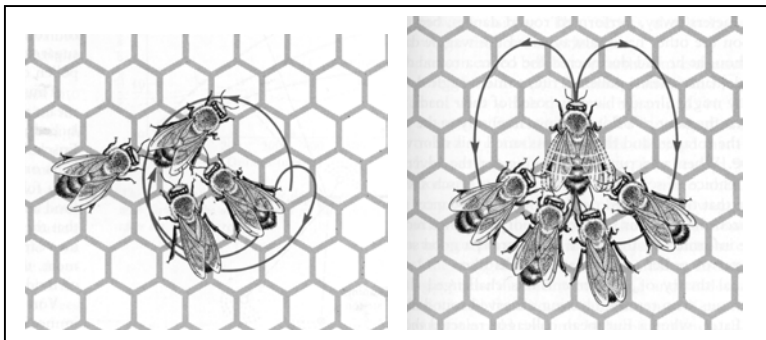
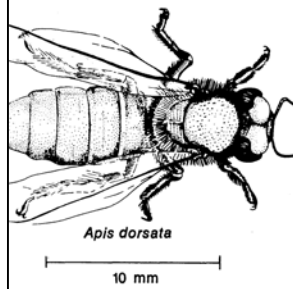
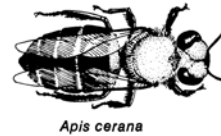
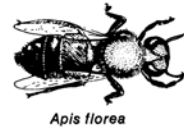
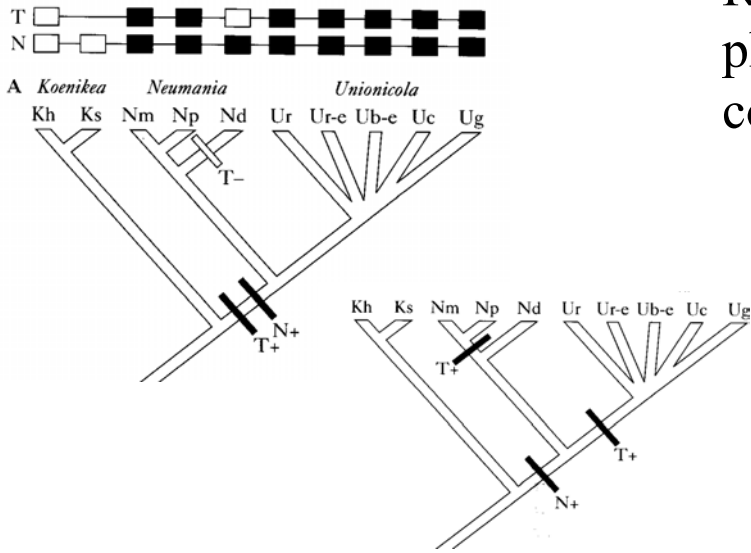
Le voyage de Darwin autour du monde, sa constatation que les pinsons des différentes îles des Galapagos étaient tous différents selon la niche qu'ils occupaient, et sa lecture de l'économiste Malthus, ont fait démarrer le train de pensée qui a conduit d'abord à la théorie de l'évolution par **sélection naturelle** (proposée par Darwin et Wallace en 1858), et, ensuite, grâce entre autres à Fisher, Haldane et Wright, à la synthèse de cette théorie et de la génétique mendélienne pour aboutir à la **théorie synthétique de l'évolution** (dans laquelle l'accent est mis sur le fait que l'évolution change la fréquence relative des gènes dans la population). On peut la condenser en trois points:

- **Variation génétique:** Les gènes existent en des formes alternatives, ou allèles, dans une espèce. Chaque individu est une combinaison particulière d'allèles, en raison du brassage génétique qu'occasionne la reproduction sexuée.
- **Hérédité:** Par définition, les allèles peuvent être transmis des parents à la descendance.
- **Reproduction différentielle:** Certains allèles produisent des effets qui mènent les organismes qui les portent à les répliquer (c.-à-d. à se reproduire!) plus souvent que des individus portant d'autres allèles du même gène.

La **fitness** (ou aptitude) correspond au succès reproducteur relatif (c.-à-d. en comparaison de celui des autres individus de la même espèce).

Une **adaptation** est un caractère sous contrôle génétique qui augmente la fitness de l'organisme qui le porte. La sélection étant cumulative, le point où a mené l'évolution contraint la suite de l'évolution. Donc, certains caractères peuvent ne pas être des adaptations: ils peuvent être des simples vestiges de caractères qui ont été adaptatifs par le passé (ils peuvent également être des "effets secondaires" d'adaptations). Ainsi, les vestiges de ceinture pelvienne chez les baleines ne sont pas une adaptation en eux-mêmes: ils résultent de la disparition progressive des pattes de l'ancêtre terrestre (quadrupède) des cétacés, disparition qui elle est une adaptation à la vie aquatique.

Reconstruction de la phylogénèse des comportements



A partir de l'arbre de similitude de différentes espèces (cladogramme) et de l'arbre phylogénétique qui en découle, on peut essayer de reconstituer la phylogénèse de certains comportements. Ainsi, chez les acariens aquatiques, la position du filet (N) chez la femelle (liée à la prédation) et le tremblement (T) du mâle (un comportement de cour) ont pu apparaître ensemble, T disparaissant ensuite chez une espèce; ou bien -- autre hypothèse compatible avec les données --, T est apparu de manière indépendante deux fois.

La **danse de l'abeille** *Apis mellifera* indique aux autres butineuses la distance et, lorsqu'elle est en 8 (pour des distances supérieures à 90 m), également la direction de la source de nourriture. Von Frisch a essayé de reconstruire la phylogénèse de la danse par l'analyse comparée de différentes espèces actuelles: *A. cerana*, qui danse à la verticale dans le noir comme *A. mellifera*; *A. dorsata*, abeille géante qui danse à la verticale sur des rayons ouverts, et *A. florea*, abeille naine qui danse à l'horizontale à ciel ouvert et aligne sa danse en direction de la cible, alors que les autres "traduisent" l'angle soleil-cible en angle entre la verticale et l'axe de la danse (mais ces mêmes autres dansent comme *florea* si on les force à danser à l'horizontale à ciel ouvert).

La danse a dû commencer par une ritualisation du mouvement d'intention (préparation au vol: on s'aligne en direction de la cible) chez un ancêtre ressemblant à *florea*. Le code de distance (durée de frémissement) se serait ritualisé à partir d'un effet physiologique consécutif à l'effort de vol (ces ritualisations seraient apparues, logiquement, avant la divergence de *florea*). Pour la traduction vers la verticale (apparue avant la divergence de *dorsata*), l'évolution aurait exploité une tendance (pré-existante et inexplicée) observée chez divers insectes: conserver un angle de marche relatif au soleil et le traduire à la verticale. Quant aux signaux sonores (vibrations des ailes), nécessaires pour les espèces dansant dans le noir, ils seraient la ritualisation (apparue avant la divergence de *cerana* et *mellifera*) de la vibration de préchauffage de la musculature qui précède le vol.

Les stratégies évolutivement stables

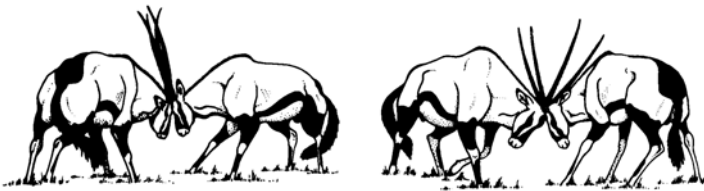
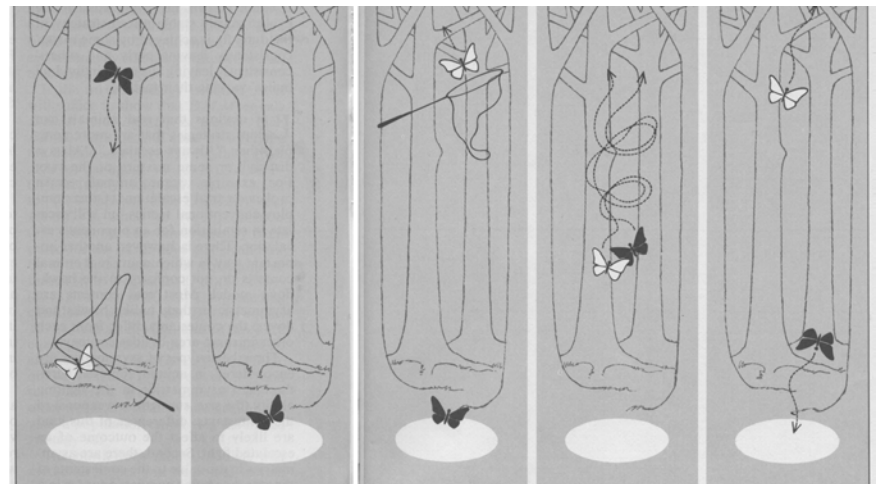
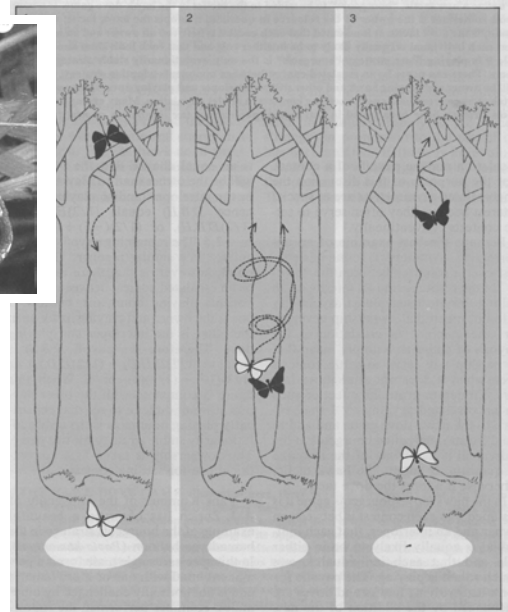


Fig. 7.6 Ritualized technique of fighting in the oryx (*Oryx gazella*) (From *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, 1981).



Fig. 7.7 Technique of fighting in the rattlesnake (*Crotalus*). The snakes do not bite each other, but each attempts to pin the other to the ground (From *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, 1981).



Comment expliquer que dans certains cas les combats entre mâles (p.ex. chez l'oryx ou le crotale) soient ritualisés? Ne vaudrait-il pas mieux combattre à outrance pour éliminer définitivement le rival? Williams a montré qu'une explication par la sélection de groupe ("au détriment de l'individu, pour le bien du groupe") ne tient pas.

A partir de la théorie des jeux, Maynard Smith élabore le concept de **Stratégie Evolutivement Stable**: Une stratégie ayant la propriété que si elle a été adoptée par tous les membres d'une population, alors aucune autre stratégie "mutante" ne peut plus venir la détrôner.

Aux comportements sont associés des **coûts** et des **bénéfices** (en termes de **fitness**) qui dépendent du comportement de l'individu et de ceux avec lesquels il interagit. Au cours de l'évolution, les stratégies possibles ont dû converger vers un état stable qui correspond au meilleur bénéfice net possible pour chaque individu.

Le comportement du papillon *Pararge aegeria* (tircis) s'expliquerait par une Stratégie ES dite "du bourgeois", qui est une stratégie mixte: se comporter en faucon (combattre à outrance) si on est résident d'un territoire, en colombe (abandonner rapidement la lutte) si on est intrus. Ceci explique que c'est toujours le tircis résident qui garde le territoire (même si on a expérimentalement ôté un résident et mis un intrus, cet intrus, devenu résident, garde ensuite le territoire)

On peut appliquer le concept de Stratégie ES à de nombreuses situations. Ainsi, le fait que la sex-ratio est généralement proche de 1 (autant de mâles que de femelles) est une SES, comme l'est également le fait que la sex-ratio peut être biaisée en faveur des mâles quand les conditions sont meilleures pour la mère: la mère en bonnes conditions peut mieux nourrir ses petits, mais l'avantage d'être mieux nourris rapporte plus aux mâles (ils seront dominants et s'accoupleront avec davantage de femelles, donc auront plus de descendants). Il est donc avantageux pour la mère (en termes de descendance) de produire plus de mâles. Cette hypothèse a été confirmée entre autres par des travaux expérimentaux chez l'opossum (des femelles qui recevaient au terrier des compléments de nourriture ont produit des petits avec une sex-ratio de 1.4, contre 1 pour les femelles non nourries)

"Faucons" et "Colombes": un modèle formel

Maynard Smith a inventé l'exemple suivant, une espèce hypothétique où chaque individu n'a que deux tactiques (stratégies) possibles: Faucon et Colombe.

La tactique Faucon consiste à combattre "à fond" jusqu'à ce qu'il gagne (en blessant l'autre ou le faisant fuir) ou qu'il soit lui-même blessé.

La tactique Colombe consiste à combattre conventionnellement et s'enfuir dès que ça devient dangereux, avant d'être blessé.

A la fin de chaque affrontement, chaque individu reçoit gain G , qui mesure son changement de fitness (en bien ou en mal).

On désigne par $G(X,Y)$ le gain suivant la rencontre de X et Y . Il est déterminé par 3 facteurs: le gain en gagnant, la perte (gain négatif) si on est blessé, et la perte résultant d'un conflit prolongé.

Supposons les valeurs suivantes:

Victoire: +10, blessure: -20, long affrontement: -3

Probabilité de gagner dans chaque rencontre où il y a effectivement combat: $\frac{1}{2}$.

Alors:

L'espérance mathématique du gain pour un Faucon affrontant un autre Faucon est: $G(F,F) = \frac{1}{2} (+10) + \frac{1}{2} (-20) = +5 - 10 = -5$

Pour une colombe affrontant une colombe (ça dure, mais sans blessures): $G(C,C) = \frac{1}{2} (+10) + (-3) = +5 - 3 = +2$

Pour un faucon affrontant une colombe (celle-ci s'enfuit rapidement, il n'y a donc pas de combat!): $G(F,C) = +10$

Et pour une colombe affrontant un faucon (idem): $G(C,F) = 0$

Ceci donne la matrice de gain:

attaquant	attaque un Faucon	attaque une Colombe
Faucon	-5	+10
Colombe	0	+2

La reproduction des individus sera affectée proportionnellement à la somme de leurs gains.

Aucune des deux stratégies pures F et C ci-dessus n'est évolutivement stable (autrement dit, une population "tout F " ou "tout C " pourrait être envahie par une autre stratégie).

En effet: Puisque le gain moyen dans une population "tout Faucon" est de $G(F;F) = -5$, un mutant Colombe serait avantagé, étant donné que $G(C,F)=0$. Il se reproduirait davantage, et sa fréquence (initialement quasi nulle) augmenterait dans la population.

De même, puisque le gain moyen dans une population "tout Colombe" est de $G(C,C) = +2$, un mutant se comportant en faucon serait avantagé, étant donné que $G(F,C) = +10$.

On peut montrer qu'une stratégie mixte (avec les probabilités $p=8/13$ pour F et $p=5/13$ pour C) est une SES.

On peut ajouter à Faucon et Colombe une troisième stratégie, fondée sur une asymétrie non corrélée, et dite du Bourgeois. Cette stratégie est une **stratégie conditionnelle**: Si l'individu est propriétaire de la ressource, il adopte la tactique Faucon, sinon, la tactique Colombe. On suppose qu'un individu a une chance sur deux d'être propriétaire.

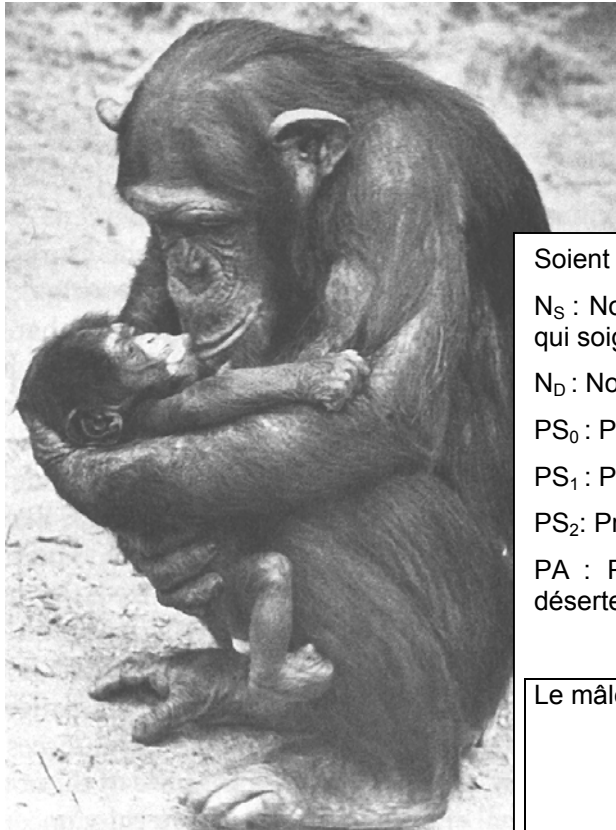
Dans le calcul de la matrice des gains, la partie Faucon et Colombe ne change pas; il faut calculer en sus les interactions impliquant un Bourgeois. Par exemple, la rencontre d'un Faucon et d'un Bourgeois: L'espérance mathématique de gain est $G(F,B) = \frac{1}{2} G(F,F) + \frac{1}{2} G(F,C) = +2.5$. (En effet, le Bourgeois a 1 chance sur 2 d'être propriétaire, auquel cas il se comporte en Faucon, et une chance sur 2 de ne pas l'être, auquel cas il se comporte en Colombe).

De même, $G(B,B)$ se traduit par $\frac{1}{2} G(F,C) + \frac{1}{2} G(C,F) = +5$. (en effet, dans une rencontre B-B, nécessairement l'un est propriétaire-Faucon et l'autre intrus-Colombe)

Les gains des autres interactions se calculent de même et on aura en fin de compte la matrice de gain suivante:

attaquant	attaque un Faucon	attaque une Colombe	attaque un Bourgeois
Faucon	-5	+10	+2.5
Colombe	0	+2	+1
Bourgeois	-2.5	+6	+5

On voit facilement que pour ce jeu, la seule stratégie évolutivement stable (celle dont le gain moyen est le plus élevé quand on considère toutes les rencontres possibles entre individus) est que *tous* adoptent *toujours* la tactique Bourgeois.



L'investissement parental

Soient les paramètres suivants:

N_S : Nombre d'oeufs pondus au cours de sa vie par une femelle qui soigne les petits (au détriment de la ponte suivante)

N_D : Nombre d'oeufs pondus par une femelle qui déserte

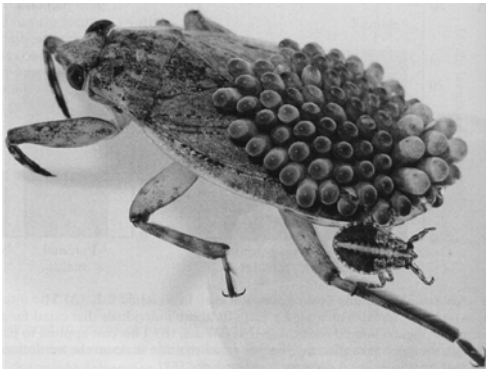
PS_0 : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par zéro parent

PS_1 : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par un parent

PS_2 : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par les deux parents

PA : Probabilité pour le mâle de s'accoupler à nouveau s'il déserte

Le mâle	La femelle	Espérance mathématique, pour le mâle, du nombre de petits survivants	Espérance mathématique, pour la femelle, du nombre de petits survivants
soigne	soigne	$N_S \cdot PS_2$	$N_S \cdot PS_2$
soigne	déserte	$N_D \cdot PS_1$	$N_D \cdot PS_1$
déserte	soigne	$N_S \cdot PS_1 + PA(N_S \cdot PS_1) = (1 + PA) \cdot (N_S \cdot PS_1)$	$N_S \cdot PS_1$
déserte	déserte	$N_D \cdot PS_0 + PA(N_D \cdot PS_0) =$	$N_D \cdot PS_0$

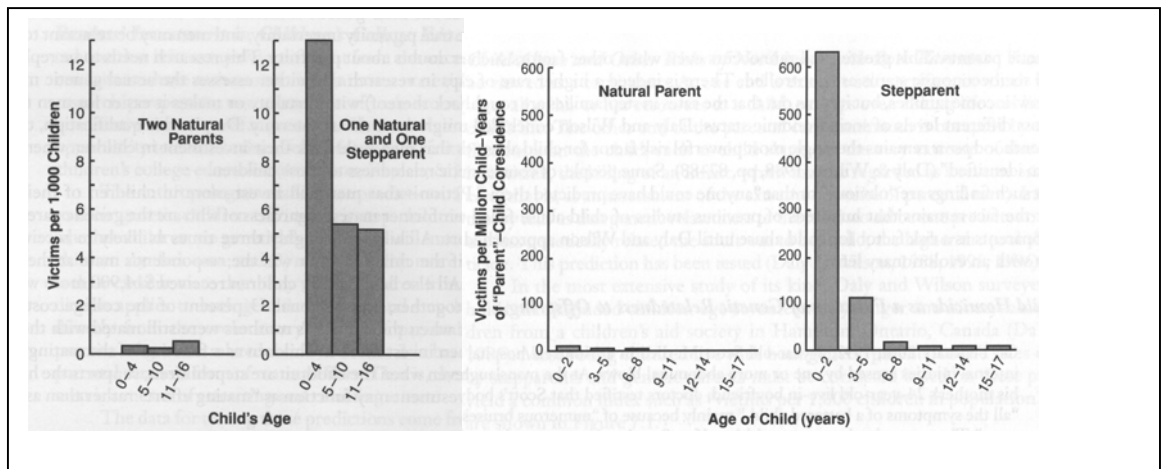
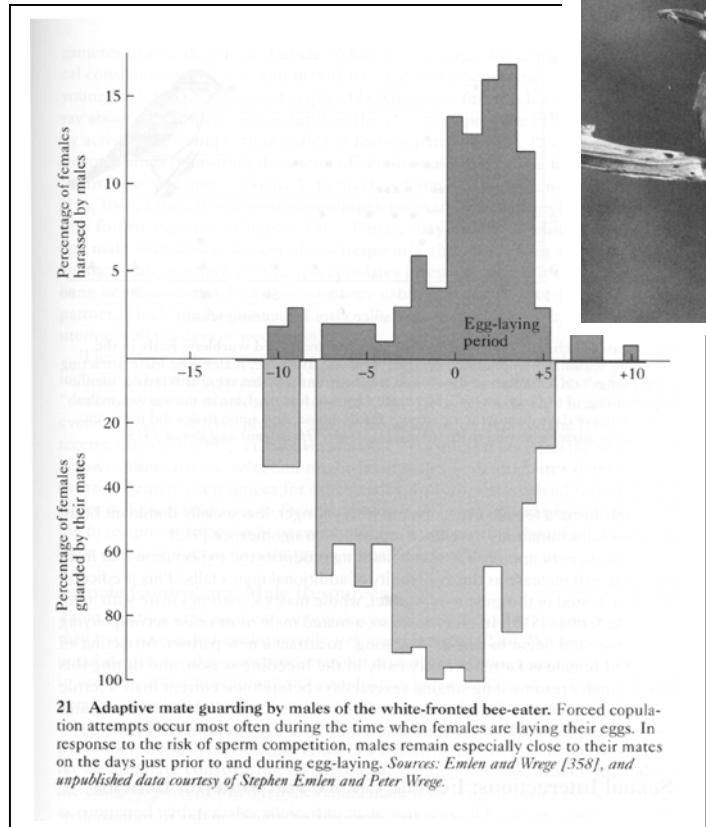
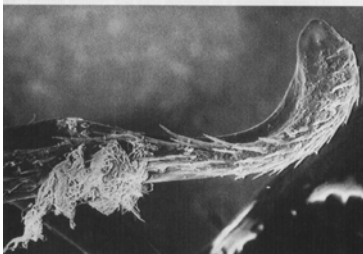
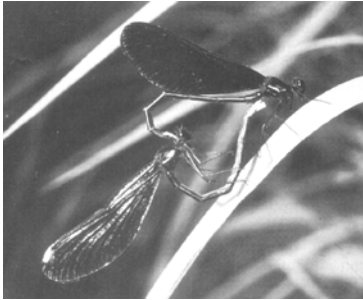


L'investissement parental est le temps, l'énergie et les risques qu'un parent investit dans un enfant et *qui diminue les chances que ce parent va avoir d'autres enfants dans le futur*. En effet, le fait de s'occuper d'un enfant implique aussi bien des bénéfices (survie améliorée de l'enfant) que des coûts, les uns et les autres en termes de succès reproducteur.

Du point de vue de la femelle, la stratégie **idéale** est de pondre un maximum d'œufs et que le mâle s'en occupe et élève les jeunes; du point de vue du mâle, c'est de féconder un maximum de femelles et que celles-ci s'occupent des petits. Dans les faits, **la stratégie optimale pour un sexe dépend de la stratégie adoptée par l'autre**. Pour une espèce donnée, la stratégie de reproduction (évolutivement stable) qui aura été adoptée au cours de l'évolution est la meilleure possible (par définition d'une SES) pour chacun des deux sexes étant donné les circonstances environnementales, de style de vie, etc.

Dans l'ensemble du règne animal, **l'investissement parental est majoritairement le fait des femelles**. Trois hypothèses peuvent expliquer cet état de choses: (1) L'incertitude de paternité (en général la femelle est sûre que les petits sont les siens, mais le mâle moins); (2) La possibilité (ou impossibilité) d'abandonner les œufs fécondés (celui des deux qui peut partir en premier a en quelque sorte obligé l'autre, au cours de l'évolution, à choisir entre complètement abandonner les œufs – ce qui implique une moindre proportion de survivants – ou les soigner – ce qui implique des coûts pour le parent restant.); (3) Le coût en accouplements perdus (ce coût est généralement plus élevé pour le mâle, qui potentiellement peut avoir de très nombreux descendants et donc a beaucoup à perdre, ce qui n'est pas autant le cas pour la femelle).

Les exceptions confirment la règle: lorsque le coût de s'occuper des œufs (ou petits) serait plus grand pour la femelle que pour le mâle, les rôles sont inversés et c'est le mâle qui assure l'investissement parental, comme dans le cas des punaises aquatiques géantes (Bélostomatidés).



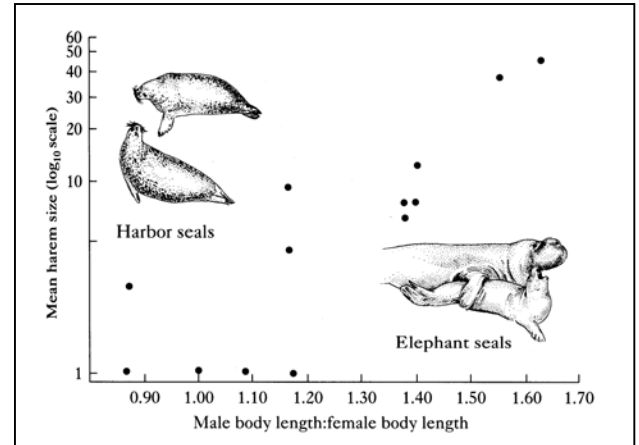
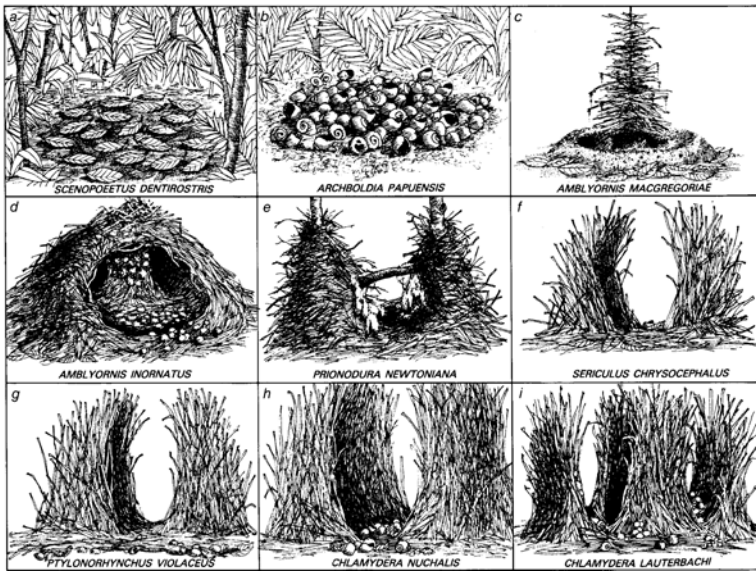
Il est important pour le mâle d'être effectivement celui qui a fécondé la femelle, qui est une ressource limitée (on voit un exemple de cela chez la demoiselle à ailes noires, où le mâle possède un pénis muni d'un organe spécialisé pour vider la spermathèque de sa partenaire avant d'y insérer ses propres spermatozoïdes).

C'est d'autant plus important quand le mâle assure une partie des soins parentaux (et prend donc le risque de sacrifier une partie de ses occasions de reproduction en faveur de petits qui peuvent n'être pas les siens). Cela a conduit à la mise en place de mécanismes visant à assurer et/ou vérifier la paternité.

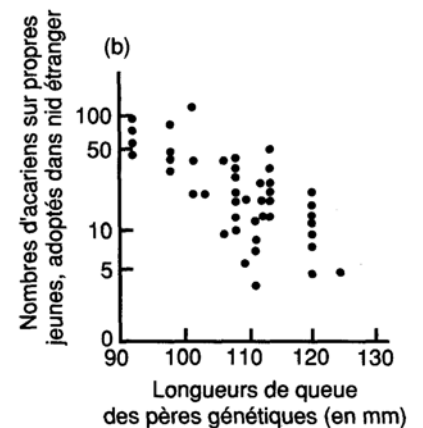
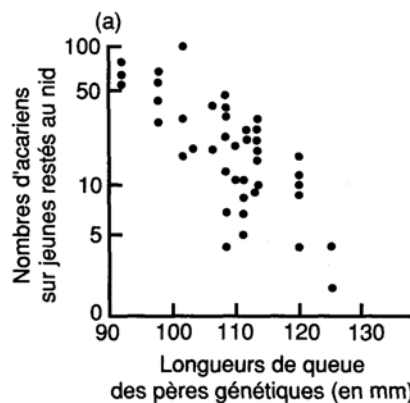
Chez les oiseaux et les mammifères, la quantité de spermatozoïdes destinés à féconder une femelle dépend du risque de concurrence (promiscuité). Chez les grands singes, il y a un lien entre poids des testicules (relativement au corps) et risque que les femelles soient fécondées par plusieurs mâles. Des mécanismes semblables se retrouvent chez l'homme.

Un moyen évident pour le mâle d'être certain de la paternité est **d'empêcher la partenaire de s'accoupler avec d'autres**. Chez le guépier à front blanc (où le mâle participe aux soins), le mâle surveille étroitement la femelle pendant la période de 5 jours où elle est fécondable (période où elle est également harcelée par d'autres mâles). L'équivalent humain est la **jalousie sexuelle** et les comportements qui y sont associés (et dans ce contexte, il n'est pas étonnant de constater que les hommes sont troublés surtout par l'infidélité sexuelle, alors que les femmes le sont par l'infidélité émotionnelle).

Une prédiction d'une approche darwinienne de l'investissement parental est que dans les couples reconstitués, les parents de substitution (parâtre, marâtre) devraient être **moins enclins à investir** dans les enfants qui ne sont pas génétiquement les leurs. Chez l'être humain, on a constaté une tendance 40 fois plus grande à la maltraitance et à l'infanticide par des parents non biologiques que par des parents biologiques, même en tenant compte des conditions socio-économiques.



While this female Mormon cricket (*Anabrus simplex*) is atop the male, the male apparently weighs his potential mate and will reject her if she is too light.



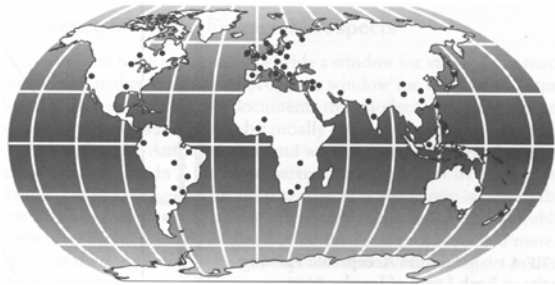
Les oiseaux à berceau construisent des structures complexes qui ne servent à rien d'autre qu'à attirer les femelles. Les paons ont une queue encombrante qui a la même fonction. Darwin déjà avait compris que cela résultait d'un volet particulier de la sélection naturelle: la **sélection sexuelle**, dont les deux composantes sont les suivantes.

- **Les mâles sont en compétition** pour l'accès aux femelles: les femelles sont pour les mâles une ressource rare. En raison de leur investissement parental plus marqué dès le départ (ressources nécessaires pour l'œuf, temps de gestation et de lactation) elles passent plus de temps en-dehors de la boucle de reproduction; il y a donc à tout moment plusieurs mâles féconds pour une femelle fécondable;
- **Les femelles exercent un choix.** Leur reproduction n'est pas limitée par le nombre de partenaires, mais par les caractéristiques qui limitent le nombre de petits qu'elles peuvent produire (histoire de vie, ressources). Elles peuvent cependant améliorer leur succès reproducteur en s'appariant avec les "bons" mâles: ceux grâce auxquels elles auront le plus de descendants survivant jusqu'à l'âge de reproduction.

C'est l'investissement parental asymétrique qui explique ces rôles sexuels différents. Chez certaines espèces l'investissement et les rôles sont inversés (chez le criquet mormon, en temps normal, le mâle – qui apporte un spermatophore comestible – est la ressource rare, et c'est lui qui choisit les femelles en évaluant leur poids, donc leur nombre d'œufs).

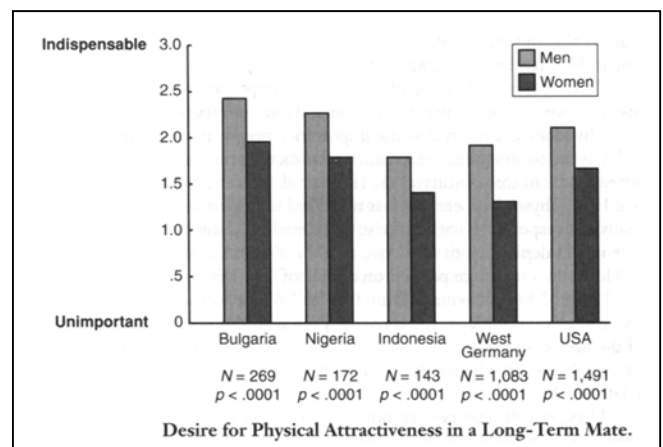
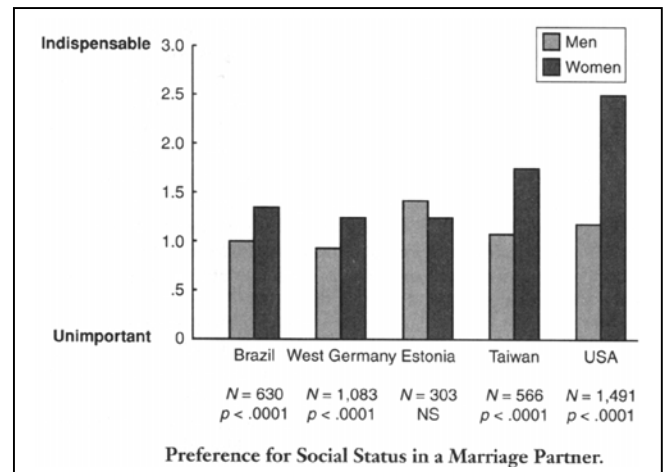
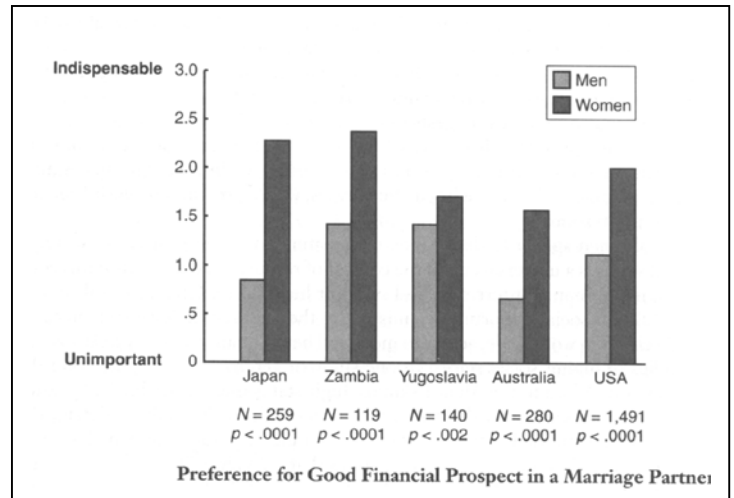
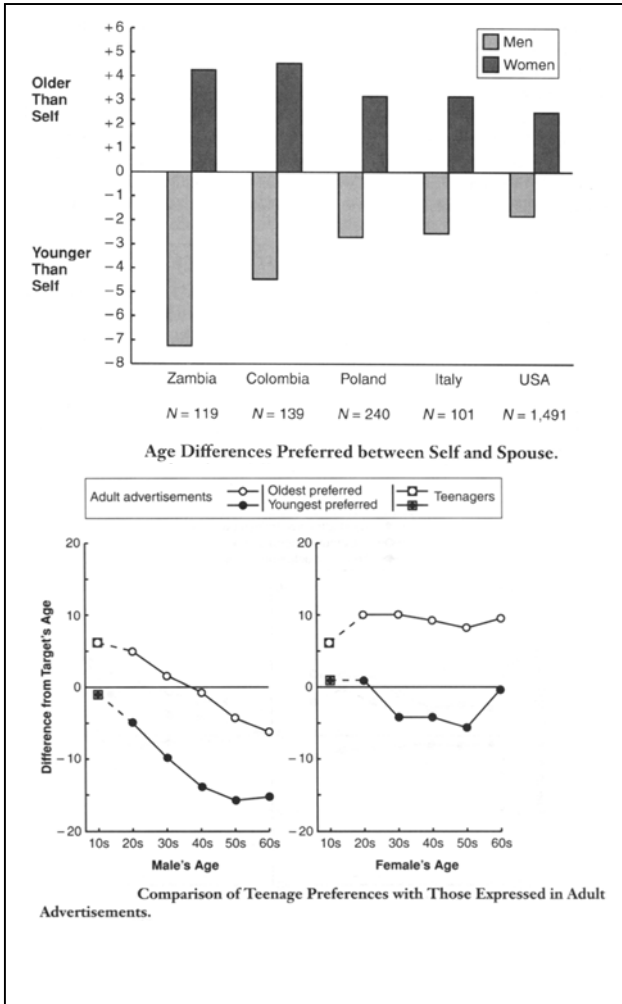
La compétition entre mâles explique, p.ex., le **dimorphisme sexuel** (le mâle est différent de la femelle) plus marqué chez les pinnipèdes à grands harems (l'enjeu est élevé, le mâle doit être fort) que chez ceux qui sont monogames.

Le choix des femelles s'explique facilement quand le mâle apporte des ressources (p.ex. chez les mouches dansantes, où le mâle apporte un cadeau nuptial). Quand le mâle n'apporte rien (comme chez l'oiseau satin), c'est plus difficile. Fisher a proposé l'hypothèse de l'emballage évolutif (effet boule de neige); Zahavi et Hamilton, l'**hypothèse des "bons gènes"**: la qualité du plumage, de la parade, du berceau, etc., traduit effectivement les qualités héréditaires du mâle (notamment de résistance aux parasites). On se souvient que les hirondelles femelles préfèrent les mâles à queue longue; or, ceux-ci sont aussi ceux qui engendrent les petits les moins susceptibles d'être parasités.



La sélection sexuelle chez l'être humain

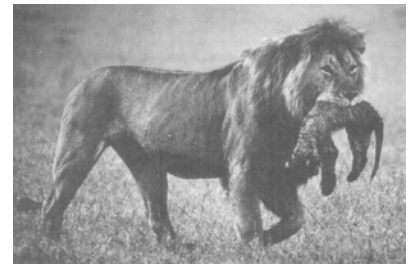
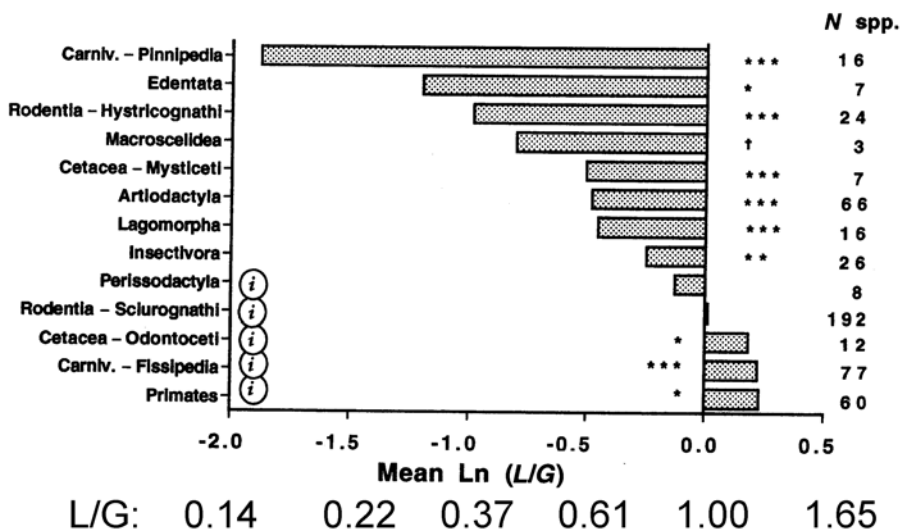
30



Diverses études multiculturelles comme celle de Buss en 1989, montrent chez l'humain des mécanismes de sélection sexuelle compatibles avec une explication évolutive (ce qui ne veut pas dire qu'un seul mécanisme est à l'œuvre!)

Les femmes donnent plus de valeur que les hommes aux perspectives financières du/de la partenaire, à son statut social élevé, et préfèrent des partenaires plus âgés de 3 ½ ans. Les femmes préfèrent donc des partenaires susceptibles de leur apporter davantage de ressources, donc de mieux contribuer à l'investissement parental et au succès de la descendance.

Quant aux hommes, ils préfèrent des femmes plus jeunes qu'eux, et cette différence d'âge augmente avec l'âge de l'homme. De plus, les hommes accordent plus d'importance que les femmes à l'aspect physique du/de la partenaire. Ces indicateurs (jeunesse, certains éléments de la beauté) sont corrélés à l'espérance reproductive de la femme. De même, les hommes préfèrent une femme dont le rapport entre tour de taille et tour de hanches est bas (0.70), indépendamment du poids. Or, le RTH – qui est un indicateur de répartition des graisses – est lié également à la fécondité.

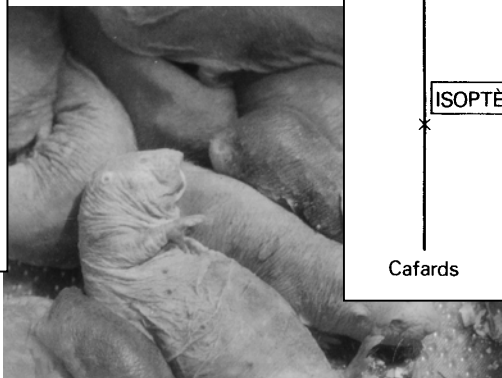
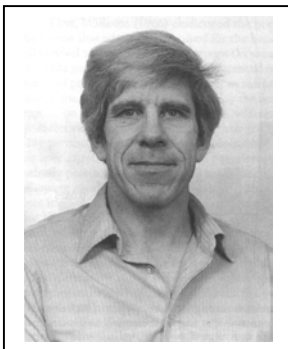
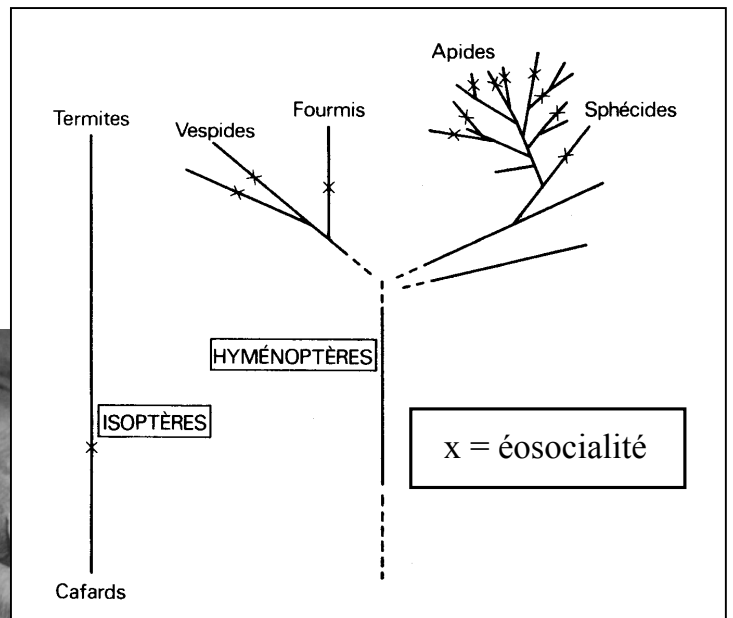
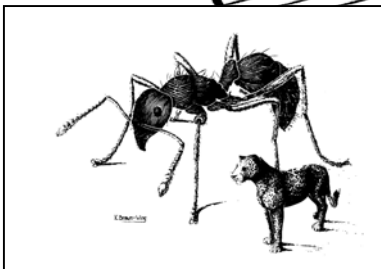
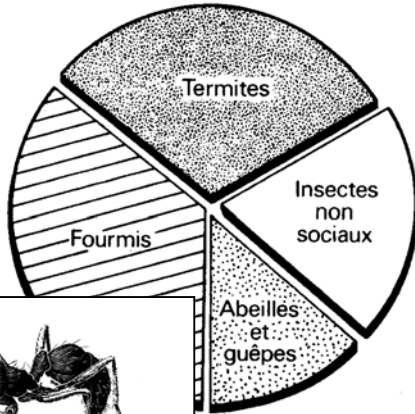


Mean lactation/gestation (L/G) ratios for taxa (orders or suborders) of non-volant mammals

Sarah Hrdy a exploré l'hypothèse de **l'infanticide comme comportement adaptatif** (elle l'avait observé chez les langurs gris, quand des mâles hors bande chassent le mâle résident d'une bande et tuent les petits). Selon elle, l'infanticide par les mâles résultait de la sélection sexuelle, et plus précisément de la **compétition entre mâles**. Chez certaines espèces, le temps de résidence des mâles dans un groupe est court (ensuite ils se font détrôner); ils ont donc tout avantage, en arrivant, à raccourcir le temps durant lequel les femelles ne peuvent pas être fécondées parce qu'elles allaitent. Si cette hypothèse est correcte, il en dérive une prédiction: la femelle privée de ses petits va redevenir sexuellement active plus tôt. C'est bien ce qu'on observe chez les babouins chacma et les lions.

Les bénéfices de l'infanticide pour les mâles ne sont grands que quand la période de lactation (interrompue par l'infanticide) est longue par rapport à la gestation, et chez les mammifères on trouve des infanticides – signe (i) ci-dessus – justement dans les ordres et sous-ordres où le rapport de ces deux durées est proche de 1 ou supérieur à 1.

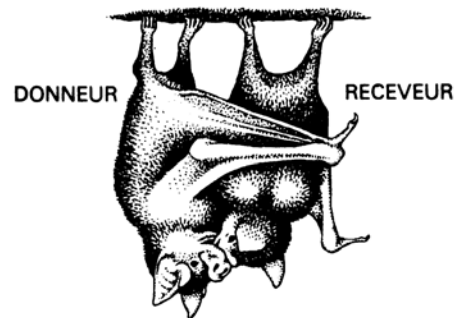
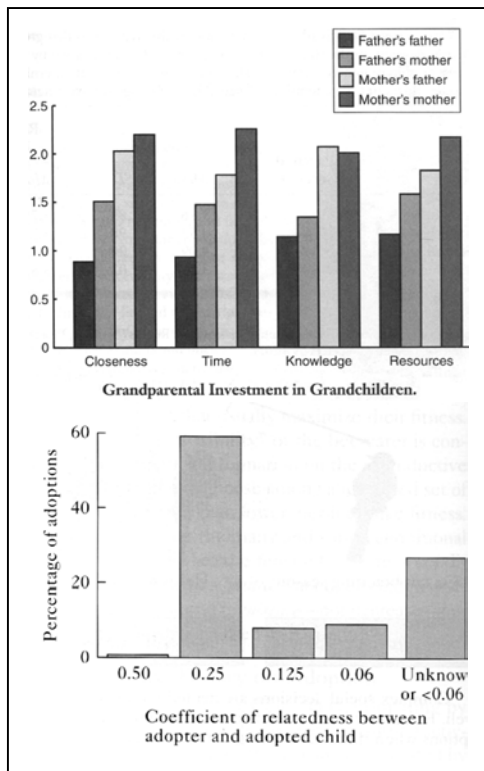
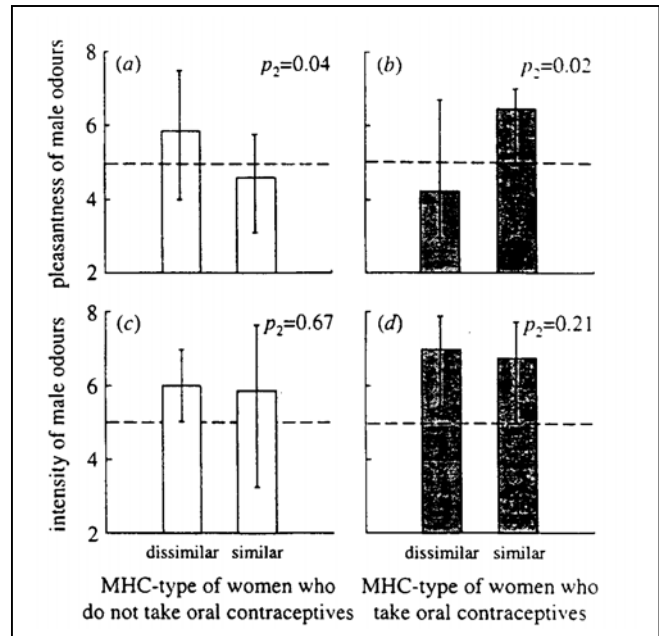
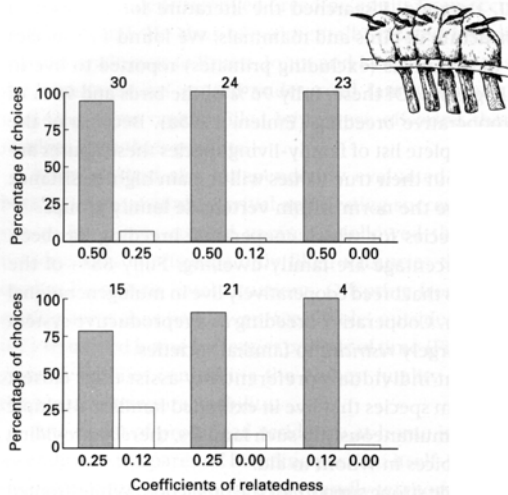
L'infanticide a une importance **en tant que pression de sélection**, et a agi entre autres sur la structure d'appariement dans certaines espèces, p.ex. chez le babouin chacma par l'association de la femelle avec un mâle ami, qui est probablement le père des petits, et qui défend la femelle et les petits. Quand le risque principal est dû aux mâles du groupe même (plutôt qu'à des intrus externes) la pression de sélection a mis en place des mécanismes augmentant l'incertitude de paternité (si un mâle non dominant a une certaine probabilité, non nulle, d'être le père d'un petit, le risque d'infanticide lorsqu'il chasse le dominant diminue): ainsi certaines particularités morphologiques (le pelage natal des petits, qui ne ressemble pas à celui de l'adulte et donc ne permet pas de juger de la non-paternité) ou physiologiques (imprévisibilité du cycle ovarien).



La sélection agit en réalité sur la **fréquence relative des allèles**. Les entités sélectionnées sont donc à vrai dire les gènes, qui sont potentiellement immortels. Dans ces conditions, inévitablement, les gènes programment les actions des individus de manière à maximiser leur propre reproduction (idée de **gène égoïste** de Dawkins), donc, pour l'individu, sa descendance. De ce point de vue, l'individu est égoïste aussi. La même logique peut être poursuivie plus loin : un individu est génétiquement plus semblable à lui-même (r , le **coefficient de proximité génétique**, vaut 1) qu'à ses frères et sœurs ($r=0.5$). Il en résulte un conflit d'intérêt : génétiquement parlant, un individu a intérêt (jusqu'à un certain point, voir ci-dessous) à accaparer les ressources au détriment des autres membres de la fratrie, ou des parents (et donc indirectement de la fratrie). Le fratricide obligé in utero chez les antilopes pronghorn ou au nid chez les aigles noirs est un exemple extrême de conflit entre membres de la fratrie. Le conflit de sevrage (la mère souhaite sevrer le petit, pour pouvoir recommencer un cycle de reproduction, avant qu'il souhaite lui-même l'être) et le conflit physiologique durant la grossesse (avec risque de diabète et d'hypertension pour la mère) s'expliquent selon les mêmes lignes.

Ce sont pourtant des **comportements altruistes** qui ont fait le succès des insectes sociaux et **éosociaux** (majoritaires dans la biomasse des forêts tropicales: les fourmis à elles seules pèsent plus que les vertébrés!). En fait, l'égoïsme génétique peut mener à l'altruisme: la notion d'**inclusive fitness** (l'idée révolutionnaire d'Hamilton) se réfère au fait qu'on peut augmenter sa propre fitness (c.-à-d. la transmission de ses propres gènes) d'une manière indirecte, en aidant ceux qui, partiellement, portent les mêmes gènes que soi-même, autrement dit les **apparentés**. L'évolution sélectionnera des comportements altruistes uniquement si les bénéfiques reproducteurs indirects sont supérieurs aux coûts reproducteurs occasionnés par l'aide aux apparentés, donc si $r \cdot B > C$ (règle de Hamilton).

L'haplodiploïdie des hyménoptères (qui a pour conséquence un r élevé entre sœurs) explique en partie la facilité avec laquelle l'éosocialité est apparue (de manière répétée et indépendante) dans cet ordre. Mais l'haplodiploïdie à elle seule n'explique pas l'éosocialité: les termites et les rats-taupes nus (un des très rares vertébrés éosociaux) sont diploïdes.



Au cours de l'évolution, des mécanismes comportementaux altruistes se sont mis en place qui reflètent le jeu entre coûts et bénéfices dans les interactions entre individus.

L'**altruisme envers les apparentés**, et son adéquation au coefficient de proximité génétique, est manifeste dans le comportement des guépiers à front blanc. Certains individus renoncent à se reproduire durant une saison, quand les conditions sont telles qu'ils retirent un meilleur bénéfice reproducteur de manière indirecte (en aidant des apparentés) que de manière directe. Ces individus aident un couple établi à élever ses petits. Dans des situations (naturelles) où l'oiseau a le choix entre deux couples plus ou moins apparentés à lui, il choisit bien plus souvent le couple le plus apparenté. Chez ces couples aidés, davantage de petits parviennent à l'âge de reproduction, ce qui est nécessaire pour que le "sacrifice" de l'aide soit compensé par le gain indirect en fitness.

Chez l'humain, les patrons d'aide par les grands-parents (pour qui r est à pondérer par la probabilité liée à l'incertitude de paternité), et les patrons d'adoption en Océanie, se conforment à l'hypothèse de l'inclusive fitness.

L'altruisme envers les apparentés implique la **reconnaissance des apparentés**. Or, il existe des mécanismes d'identification de la proximité génétique chez l'animal (cf. caille de Bateson) mais aussi chez l'homme. Wedekind montre ainsi que des femmes préfèrent l'odeur de T-shirts portés par des hommes différents d'elles sur le plan du Complexe Majeur d'Histocompatibilité; mais ces préférences s'inversent chez les femmes qui prennent la pilule (explication: la pilule simule un état de grossesse, qui est un moment où on a besoin de l'aide des proches).

D'autres altruismes existent: **altruisme réciproque** ("un prêt pour un rendu": cf. le programme "Tit for Tat" de la théorie des jeux) comme dans le don de sang chez le Vampire d'Azara (le donneur perd peu, le bénéficiaire gagne beaucoup, et les individus interagissent assez longtemps pour qu'il y ait réciproque possible); **altruisme réciproque indirect** (si on aide, on est perçu comme un coopérateur et on est alors soi-même aidé, mais par d'autres individus que celui qu'on a aidé); mais aussi, on montre qu'un **altruisme non réciproque** peut évoluer s'il est dirigé sélectivement envers des individus semblables à soi-même en ce qui concerne un caractère arbitraire.