

MAÎTRISE DE BIOLOGIE UE4

Cours Alain Lenoir 2004

CHAP. 1 - LE CHOIX DE L'HABITAT

Nous avons l'occasion d'observer de nombreuses espèces animales dans notre environnement. Certaines espèces sont très spécialisées dans leur habitat, d'autres moins. Il suffit par exemple d'observer les oiseaux du Parc Grandmont.

De nombreuses espèces défendent un territoire même en dehors de la période de reproduction, contre des individus de la même espèce ou d'autres espèces. Certaines espèces disparaissent pendant l'hiver, elles migrent vers des pays plus chauds et reviennent se reproduire chez nous au printemps. Comment choisissent-elles leurs habitats ? Au retour, elles doivent récupérer leurs sites. C'est ainsi que la sterne pierregarin au retour d'Afrique doit chasser les avocettes pour avoir de la place sur les bancs de sable où elle niche.

Le choix de l'habitat, de migrer, de défendre un territoire représente un coût que l'on essaie d'analyser en fonction du bénéfice qui sera retiré en termes de fitness. L'animal doit choisir (notion de décision) de se battre ou de partir, de migrer ou non.

I - LA SÉLECTION DE L'HABITAT

Il est évident que certains habitats sont plus favorables, offrant de meilleures conditions microclimatiques, des possibilités de se cacher, une nourriture plus importante, et donc permettent une meilleure efficacité reproductive.

L'utilisation de l'habitat peut aussi varier selon des facteurs abiotiques qui amènent les animaux à se déplacer en fonction des saisons. On pourra voir l'exemple de l'isard (chamois des Pyrénées, *Isard*, *Rupicapra pyrenaica*) dont les troupes changent d'altitude, de pente et d'exposition entre juin et septembre (voir Campan & Scapini p. 346). Des déplacements journaliers peuvent être nécessaires pour des ajustements physiologiques, surtout chez les poïkilothermes, mais aussi par exemple chez les animaux aquatiques qui doivent remonter à la surface pour respirer.

Cela est important directement dans les problèmes de conservation si des habitats favorables sont détruits ou si la nidification est impossible (par ex par la gêne due aux promeneurs le long des rivières). C'est le cas de la sterne pierregarin qui nidifie sur les bancs de sable, actuellement elle se réfugie sur les îles, par exemple sur les îles de la Loire en face de Montlouis. Ce problème est général pour les sternes et de nombreux limicoles. Il faut parfois créer des plages artificielles inaccessibles au public (et aussi de leurs chiens !), comme cela a été fait avec succès en Californie et d'autres endroits.



Limicoles Singapour avril 2001 (A. Lenoir)

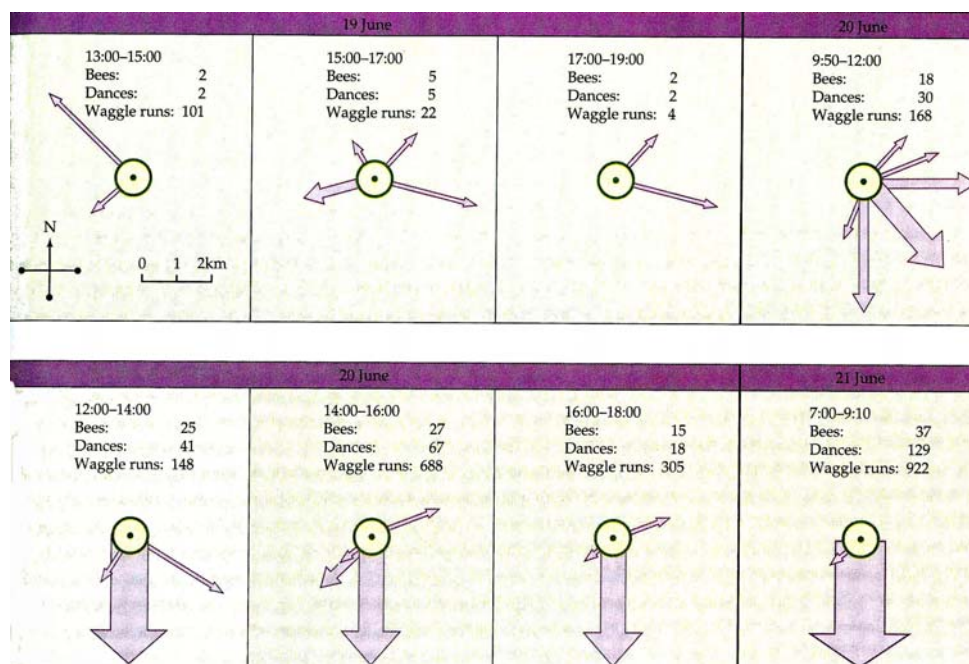
Les espèces ont évolué vers une sélection des préférences de certains habitats plus favorables, même si elles sont évidemment capables de se reproduire dans divers environnements. C'est le cas de la mésange charbonnière qui se nidifie dans les bois ou les haies, mais elle préfère nettement le premier habitat. En effet, si on enlève les couples d'un bois, ils sont rapidement remplacés par d'autres qui viennent des haies voisines. On vérifie que l'habitat bois est meilleur, le succès reproductif des couples qui y nidifie est plus élevé.

En réalité, la situation est toujours plus complexe. Les meilleurs habitats sont souvent les plus convoités, y compris pas d'autres espèces. Un habitat moins bon peut ainsi se révéler au final meilleur si la compétition y est plus faible. Cela a été vérifié en République tchèque sur la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*, Blackcap warbler). Elle préfère nidifier dans les forêts de feuillus en bord de rivière (beaucoup de nourriture), mais on les trouve aussi dans les bois mixtes conifères / feuillus plus loin des rivières. Cependant, le succès reproductif est le même dans les deux types d'habitats. On constate en effet une plus grande compétition en bord de rivière (4 fois plus de nids), ainsi un habitat de second ordre peut permettre un succès reproductif identique si la compétition y est plus faible. Les animaux ne choisissent donc pas uniquement en fonction de la nature de la végétation ou de la richesse en aliments, mais aussi de l'intensité de la compétition avec les individus de la même espèce. Les habitats les plus pauvres sont souvent occupés par des animaux incapables d'acquiescer de meilleures sources de nourriture, ou exclus pas les plus âgés.

Exemples de choix de l'habitat

1. Le choix de l'essaim d'abeille

Figure 1. Évolution du nombre d'ouvrières scouts faisant de la publicité pour un site potentiel de nidification pour l'essaim (qui se situe au niveau du cercle central). La largeur des flèches partant de l'essaim est proportionnelle au nombre d'abeilles qui dansent pour la période indiquée en haut. L'essaim part le 21 juin à 9h10 (d'après fig. 3 Alcock, p. 253). Le choix de la direction Sud n'est systématique.



Quand le nombre d'abeilles dans la ruche augmente beaucoup au printemps, les ouvrières élèvent de nouvelles reines. À l'émergence de la première reine, la vieille reine et la moitié de la colonie s'envolent pour former un essaim. L'essaim s'accroche temporairement à un arbre et forme une grappe autour de la reine. Des scouts partent explorer les environs à la recherche d'une cavité (sol, falaise, arbre mort) qui doit faire 30 à 60 litres, d'exposition est. Si l'éclaireuse découvre une cavité qui répond plus ou moins à ces critères elle rentre à l'essaim où elle exécute une danse frétillante (danse en 8) qui communique les informations sur la distance, la direction et la qualité du nid potentiel. Les recrutées s'envolent alors vers ce site, s'il est attractif elles vont danser à leur retour. En 2 à 3 jours, certains lieux seront délaissés au profit d'autres plus attractifs qui vont attirer de plus en plus de scouts. Finalement l'essaim « vote » pour un site et s'envole vers le nouveau nid.

Expérience sur le choix du site de nidification chez l'abeille.

Si on offre expérimentalement deux nids identiques mais à des distances différentes, lequel sera choisi ? Les abeilles choisissent la ruche la plus lointaine. On s'attend à ce que le choix se fasse vers le nid le plus proche car la reine est une piètre volière, il faut économiser son énergie. En fait on a une sélection vers le choix qui limite la compétition avec les autres ruches, en effet les ruches sont en général concentrées et la compétition alimentaire est forte.

Cette hypothèse a été vérifiée indirectement en comparant la distance de choix de l'essaim chez deux sous-espèces, l'abeille noire germanique et l'abeille italienne plus claire. L'abeille noire forme des colonies plus grosses que l'italienne, cela permet de mieux résister au froid en hiver (la reine est au centre de la grappe hivernale) pour la sous-espèce qui vit en climat plus septentrional. La compétition locale est ainsi plus forte pour l'abeille noire dont les essaims s'envolent plus loin que ceux de l'abeille italienne.

La prise de décision

Dans la plupart des groupes animaux, la décision est prise à la majorité comme dans l'essaim d'abeille. Les cygnes hochent la tête, les cerfs se dressent sur leurs pattes arrière, c'est leur manière de voter. Le groupe de cerfs se déplace quand 60% des individus votent avec leurs sabots. Il s'agit d'une forme de démocratie inconsciente. On peut modéliser le fonctionnement du vote, en prenant en compte le coût du retard dans la décision [6]. Chez les singes capucins moines qui vivent en groupes hiérarchisés d'une dizaine d'individus, la décision de se déplacer est prise par des initiateurs qui surveillent les autres du regard [10].

2. Les préférences d'habitat chez une espèce territoriale

La ruche ne défend pas de territoire, l'essaim peut s'installer où il veut, le facteur limitant est essentiellement de trouver une cavité correcte. De nombreuses espèces au contraire défendent leur habitat.

Exemple du puceron du peuplier (*Pemphigus, poplar aphid*)

Ce puceron a été étudié en Utah. Au printemps, les œufs cachés dans les crevasses de l'écorce éclosent. Ces œufs donnent des femelles fondatrices aptères qui marchent vers l'extrémité des rameaux. Les femelles sélectionnent une jeune feuille cotonneuse, s'installent à la base de la nervure principale, la piqûre induit la formation d'une galle où elle va pondre par parthénogenèse thélytoque des femelles ailées. Quand ses filles matures sont suffisamment nombreuses, ce qui prend quelques semaines seulement, elles se dispersent vers un hôte secondaire (composée, moutarde, etc.) où elles vont se multiplier. À l'automne, des sexués ailés apparaissent, après fécondation les femelles reviennent pondre chacune un seul œuf sur le peuplier.

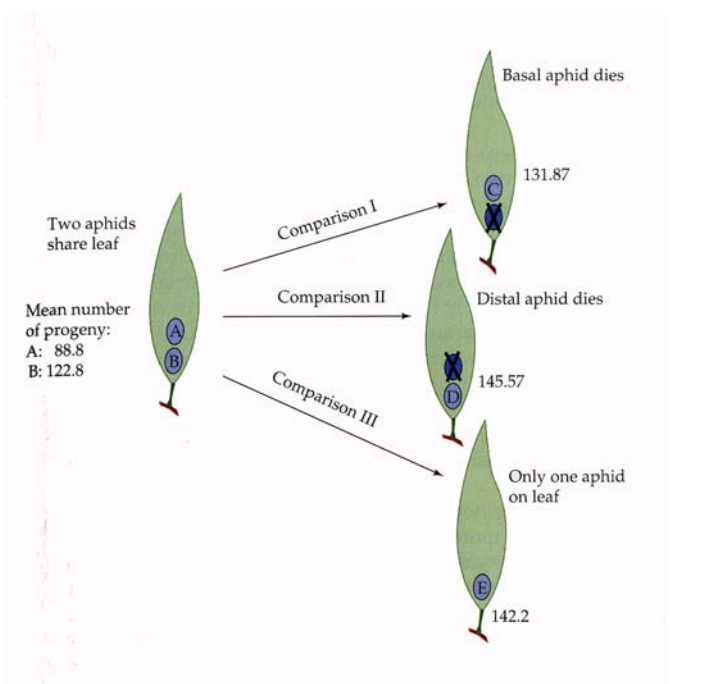
La compétition est très forte entre femelles, on compte parfois plusieurs dizaines de milliers de femelles par arbre, avec en moyenne 20 femelles pour les feuilles de grande taille qui sont préférées et attractives. Des conflits entre femelles apparaissent, elles se poussent avec leurs pattes postérieures, parfois pendant 2 jours (Figure 2). Ces combats peuvent être mortels, par exemple si la femelle tombe à terre.

Figure 2. Combat entre deux femelles fondatrices de puceron du peuplier. Elles peuvent passer des heures à se repousser par des coups de pieds pour chasser l'autre (Fig. 5 Alcock p. 254, d'après [14]).



Est-ce que être seul sur une feuille est un avantage ? Le combat étant coûteux en énergie et risqué, il doit procurer un avantage reproductif. La Figure 3 montre le succès reproductif des pucerons qui réussissent à rester seul sur une galle, il est de 131 à 145 descendants, et tombe à 120 et 90 quand deux pucerons cohabitent. Il existe aussi un effet position sur la feuille, les galles situées près de la base de la feuille sont meilleures (120 contre 90 avec deux pucerons sur la même feuille, 140-145 pour un puceron seul en position basale contre 130 s'il est plus haut sur la feuille).

Figure 3. Relation entre territoires et succès reproductif chez le puceron du peuplier. Comparaison entre une femelle seule et celles qui doivent partager une feuille (Fig. 6, Alcock p. 255).



Que deviennent les femelles qui ont été battues ou qui sont trop petites pour se battre ? Elles vont s'installer avec une dominante déjà dans une galle et alors non agressive.

Les feuilles, selon leur taille peuvent supporter 1 à 3 galles, mais la fitness des deuxième et troisième femelles décroît. Les galles les plus près de la base sont plus productives en nutriments. Cela confirme bien que le choix de l'habitat a des conséquences sur la fitness.

Effet de la taille de la feuille et de la position de la galle sur le succès reproductif des femelles de puceron du peuplier				
		Nombre de descendants		
Nombre de galles par feuille	Longueur de la feuille (cm)	Femelle basale	Deuxième femelle	Troisième femelle
1	10,2	80		
2	12,3	95	74	
3	14,6	138	75	29

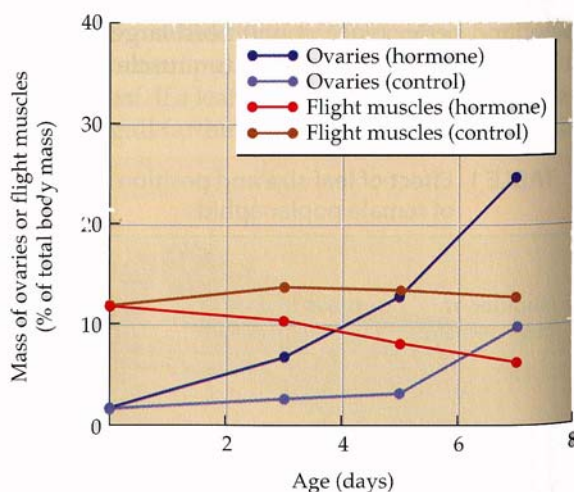
II. LA DISPERSION

Quand la femelle du puceron du peuplier est installée sur une feuille, elle y reste jusqu'à la fin de sa vie. Mais de nombreuses espèces se dispersent régulièrement, on l'a vu pour l'abeille. Le voyage d'un endroit A à un autre endroit B est coûteux en énergie, y compris avant le départ car il faut investir dans le développement des muscles locomoteurs, et l'énergie pour faire le trajet (en particulier pour le vol). Il faut donc considérer le bilan énergétique. L'investissement dans la motricité se fera au détriment du développement d'autres organes comme les ovaires dont le développement sera ralenti. Il y a un autre aspect à considérer, le trajet implique une exposition accrue aux prédateurs. Alors pourquoi les animaux sont-ils aussi nombreux à se disperser ? Pourquoi, à l'intérieur d'une même espèce, certains vont partir loin et d'autres rester ou partir moins loin ?

1. Un trade-off de la dispersion

On a pu le mettre en évidence sur le grillon *Gryllus assimilis* qui possède deux formes, l'une ailée normale et l'autre aptère avec des muscles alaires réduits et peu de réserves lipidiques (le carburant). On peut prédire selon le concept des trade-off que les femelles ailées démarrent la production d'œufs plus tard que les aptères, ce qui a été vérifié. On a produit expérimentalement des femelles aptères chez la forme ailée par traitement avec un analogue de l'hormone juvénile (JH). S'il est vrai que l'aptitude à voler est un coût sur la reproduction, alors les femelles rendues aptères vont investir plus dans le développement ovarien que leurs congénères normales. C'est ce qui a été vérifié : chez les aptères le développement ovarien est plus rapide et la masse des muscles du vol diminue à partir de l'émergence. Ceci pour une consommation alimentaire identique entre les deux groupes. On a donc une redirection des ressources vers le développement ovarien.

Figure 4. Trade-off entre développement des muscles locomoteurs et l'appareil reproducteur chez la femelle du grillon *Gryllus assimilis*. Les femelles traitées avec de la JH qui les rend aptères avec une masse musculaire alaire réduite, ont un développement différent des contrôles (femelles ailées normales). La différence est très forte pour les ovaires (Fig. 7, Alcock p. 256).



2. L'existence de deux formes dispersante / sédentaire

La fourmi de feu (*Solenopsis invicta*, fire ant)

Cette fourmi, originaire du sud de l'Amérique (Argentine) a envahi les USA dans les années 60. Dans sa zone d'origine elle forme des colonies classiques monogynes avec essaimage, fécondation monoandre et fondation autonome. Aux USA, une forme polygyne est apparue dans les années 70, avec des colonies gigantesques comportant de nombreuses reines non apparentées. Les colonies polygynes existent aussi en Argentine, mais elles sont beaucoup plus petites avec seulement quelques dizaines de reines apparentées. Aux USA, quand une cohorte de nouvelles reines est produite par une colonie polygyne, certaines s'envolent au loin alors que d'autres restent au nid maternel. Celles qui essaient vont classiquement s'accoupler sur des sites distants et essaient de fonder une colonie seules. Leur taux de succès est très faible étant donné la saturation de l'habitat (10 fois plus qu'avec la forme monogyne) et pourtant elles sont la grande majorité. Quelques femelles, au contraire, vont sortir du nid pour s'accoupler mais reviennent au nid et renforcent la polygynie.

On a découvert que ce phénomène était lié à un gène Gp-9 (General protein). Dans les colonies monogynes il existe un seul allèle B, les individus sont tous BB. Dans les colonies polygynes américaines une mutation b est apparue, les ouvrières pouvant être des trois génotypes BB, Bb et bb. Par contre, les reines sont toutes Bb, contrairement à ce que l'on pourrait attendre selon les lois de la génétique. Les jeunes reines Bb après l'accouplement reviennent dans le nid où elles sont réadoptées sans problème. Les reines BB sont au contraire systématiquement exécutées par les ouvrières Bb et bb à leur retour au nid (78% par les Bb, 21% par les BB). Les femelles dispersantes qui ont réussi à échapper à l'exécution sont toutes du génotype BB [7]. L'allèle b est un marqueur (qui code probablement pour la mise en place de l'odeur coloniale par l'intermédiaire d'une protéine porteuse de phéromone, *pheromone-binding protein* [8]) qui permet aux ouvrières Bb de reconnaître son absence chez l'autre. La meilleure stratégie pour une reine BB est donc de partir et tenter sa chance, de toutes façons, dans son nid natal ou dans la

grande majorité des autres nids elle sera exécutée. Les reines bb ne sont pas viables et meurent avant la nymphose.

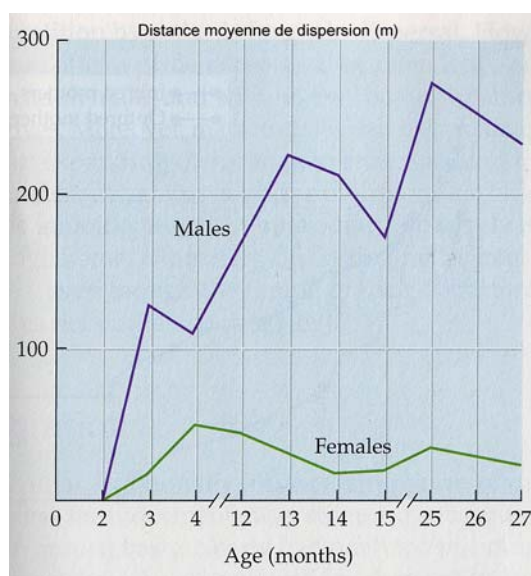
Cette reconnaissance allélique porte le nom d'effet barbe verte (Green beard effect, Dawkins *Le gène égoïste*).

NB. Les fourmis de feu sont apparues en 2001 en Australie.

L'écureuil de Belding (*Spermophilous beldingi*, *Belding's ground squirrel*)

Dans cette espèce, les jeunes se dispersent différemment selon le sexe. Les mâles s'éloignent du nid natal à 250 mètres alors que les femelles s'éloignent au maximum à 50 mètres.

Figure 5. Distances de dispersion par les mâles et les femelles chez l'écureuil de Belding. Les mâles vont beaucoup plus loin en moyenne que les femelles (D'après la Fig 8 – Alcock p. 257).



Pourquoi les mâles se dispersent-ils plus loin que leur sœurs ? On considère généralement que la dispersion est un moyen d'éviter la dépression consanguine, mais alors pourquoi une différence selon les sexes ? On peut faire l'hypothèse que le coût de la dispersion est différent selon le sexe. Dans le cas des mammifères territoriaux, le succès reproductif dépend de la possession d'un territoire pour élever leurs jeunes. Dans le cas de l'écureuil de Belding, les femelles qui restent près de leur mère bénéficient de son assistance dans la défense des terriers contre les femelles rivales. Ce bénéfice est plus important pour les femelles que pour les mâles, et cette différence a probablement permis d'évolution de différences sexuelles pour cette espèce.

Cependant, il peut exister une autre hypothèse. Les mâles (et non les femelles) se battent pour l'accès aux femelles (compétition sexuelle) et les vaincus peuvent donc préférer tenter leur chance plus loin. Ceci n'est pas valable pour l'écureuil de Belding où l'on n'observe pas de bagarres entre mâles au moment de la dispersion.

La dispersion chez les lions

Chez les lions, on a vu que les jeunes mâles quittent toujours la troupe alors que les

femelles sont philopatriques à 65%. Elles bénéficient de la connaissance par la troupe des sites de chasse et des tanières pour la mise bas. Dans le cas des lions, s'il n'y a pas de compétition sexuelle entre mâles adultes d'une troupe, elle existe entre les générations. En effet, le départ des jeunes lions coïncide avec l'arrivée de nouveaux mâles qui chassent les dominants et les jeunes pubères. D'ailleurs, même s'ils ne sont pas exclus, souvent les jeunes mâles s'en vont spontanément sans chercher à s'accoupler avec leurs apparentés. Et même s'ils restent dans leur troupe natale, à la maturité sexuelle de leurs filles, ils partent à la conquête d'une autre troupe qu'ils annexent.

III. LA MIGRATION

Une des formes de dispersion les plus spectaculaires est la migration, les animaux disparaissent pendant une longue période, chez nous l'hiver. On ne décrira pas ici les migrations ni comment les animaux s'orientent (voir TD de licence), mais plutôt les coûts et bénéfices associés à ces comportements.

On peut imaginer que le comportement migrateur a évolué depuis des ancêtres sédentaires qui se sont déplacés d'abord sur des distances courtes qui ont augmenté petit à petit. C'est ainsi que dans les tropiques, de nombreux oiseaux, des mammifères comme les éléphants font de petites migrations de quelques dizaines ou centaines de kilomètres. Pour que ce comportement soit sélectionné, il faut que le coût associé à cette nouvelle aptitude soit inférieur aux bénéfices.

1. Le coût de la migration

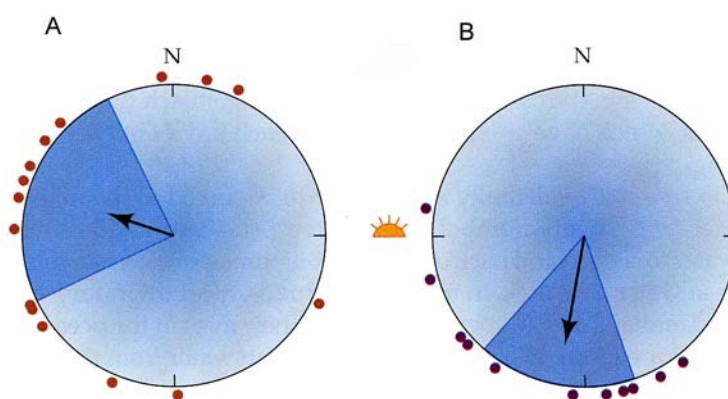
Il est important : l'oiseau doit stocker des réserves énergétiques importantes - certains doublent de poids, en particulier ceux qui battent fortement des ailes comme les oies et les canards -, ce qui les rend plus lourds et donc moins aptes à échapper aux prédateurs (leur angle d'envol est plus faible). Ils doivent aussi développer leurs muscles locomoteurs. L'animal doit avoir une garantie de posséder suffisamment de réserves pour aller jusqu'au bout de son périple. {On compare souvent l'engraissement des oiseaux migrateurs à l'engraissement des canards pour le foie gras, afin d'expliquer que ce procédé est « naturel » !}

C'est ainsi que des stratégies qui réduisent le coût du voyage vont apparaître.

- De nombreux oiseaux d'Europe du Nord, par exemple les cigognes, passent par Gibraltar ou le Bosphore pour se rendre en Afrique. Cette route allonge le trajet mais réduit le temps passé au-dessus de la mer, ce qui probablement diminue les risques de tomber en mer et de se noyer.
- Le viréo à yeux rouges (*red-eyed vireo*, *Vireo olivaceus*, petit passereau) qui migre depuis l'est des USA vers l'Amazonie au Vénézuéla peut emprunter deux routes, l'une directe par le golfe du Mexique, l'autre plus longue en longeant les côtes du Mexique. Sandberg et Moore (1996) ont prédit que les oiseaux avec suffisamment de réserves de graisses seront plus enclins à prendre la route la plus directe, alors que les autres prendront la route du

Mexique plus longue, mais qui permet des escales. Ils ont capturé des oiseaux à l'automne en Alabama, les ont déposés dans une cage d'envol qui permet de noter la direction de l'envol (technique très utilisée pour les études sur les oiseaux migrateurs). Ils ont observé que les oiseaux avec moins de 5 grammes de graisse s'envolent plus souvent vers l'ouest (comme pour aller en direction du Mexique), alors que ceux qui ont plus de réserves s'envolent directement vers le sud, comme pour engager la traversée du golfe du Mexique. On ne sait pas si c'est valable pour le retour. On ne connaît pas non plus le rôle de l'expérience dans ce choix.

Figure 6. Directions migratoires choisies par les viréos à yeux rouges. A. Oiseaux avec peu de réserves partent vers l'est comme pour commencer un vol en direction du Mexique. B. Oiseaux avec des réserves importantes d'énergie partent vers le sud. La flèche donne la direction moyenne du départ (Fig 13 p. 261 Alcock).



- Certains oiseaux effectuent un trajet très long sur la mer, comme la paruline à tête noire (*Blackpoll warbler*, *Dendroica striata*, autre passereau proche des fauvettes) qui vole sur l'Atlantique depuis le Canada jusqu'au Vénézuéla (3000 kilomètres en 50 à 90 heures non stop). Dans ce cas, il y a au moins 3 aspects qui minimisent le coût du voyage par mer. D'abord, le trajet sur mer est plus court de moitié que le trajet par la côte. Ensuite sur mer il y a très peu de prédateurs. Enfin, pendant la première moitié du voyage les oiseaux profitent des vents qui les poussent vers le large, puis des alizés tropicaux qui les ramènent vers les îles des caraïbes (Latta & Brown 1999). Comme pour le viréo, on ne sait pas ce qui se passe pour le retour.

Figure 7. Route de migration transatlantique de la paruline à tête noire du Canada ou de la Nouvelle-Angleterre vers les terrains d'hivernage en Amérique du sud (Fig 14 p. 262 Alcock).



2. Bénéfices de la migration

Le coût de la migration étant toujours important, le bénéfice doit en surpasser le coût pour être maintenu par la sélection naturelle. La réponse pour les oiseaux migrateurs est sans doute l'intérêt des immenses réserves de nourriture estivale riche en protéines (de nombreux insectes, dont d'immenses quantités de moustiques !) dans les espaces nordiques. De plus la durée des jours est très stable dans les tropiques (12h), les jours longs des étés nordiques allongent la durée de recherche de nourriture.

Des modifications de la disponibilité en ressources sont aussi responsables de la migration de nombreux vertébrés. Chez les poissons comme le saumon, la reproduction se fait en eau douce où la productivité est faible, l'océan étant au contraire riche, les jeunes migrent donc vers la mer pour leur croissance. Dans les tropiques c'est le contraire, les eaux douces sont les plus riches, la croissance se fait donc en eau douce et la reproduction en mer.

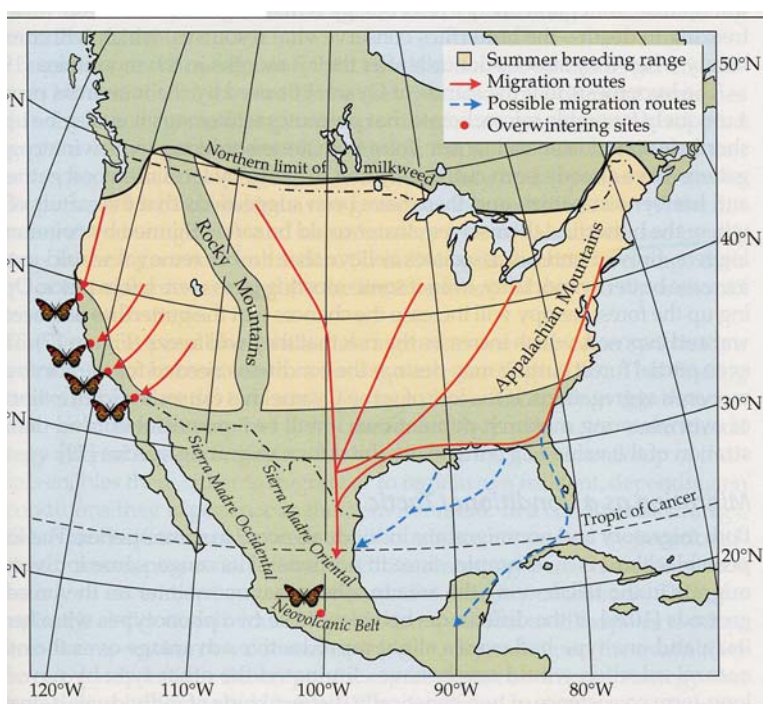
Dans le parc du Serengeti en Tanzanie, un million de gnous, zèbres et gazelles de Thomson migrent chaque année du nord au sud et inversement en fonction de la saison sèche du sud. En fait, le facteur limitant le plus important ne semble pas être la production d'herbe mais la disponibilité en eau. Quand les rivières et les trous d'eau s'assèchent, l'eau devient salée, les animaux partent pour leur migration annuelle vers le nord en suivant les pluies et la nouvelle végétation (Wolanski et al 1999).

Le monarque, l'un des plus célèbres insectes migrateurs, ne semble pas motivé par la nourriture. Il se déplace depuis le sud du Canada jusqu'au centre du Mexique où il

passé l'hiver au chaud avant de revenir le printemps suivant. Des millions de monarches se retrouvent dans les forêts de sapins de la montagne d'Oyamel où ils forment de spectaculaires agrégations. Pourquoi faire 2500 kilomètres pour passer l'hiver à 3000 mètres dans ces montagnes froides et peu productives en nectar ? Mais l'hiver est beaucoup plus rigoureux dans le nord des USA ou au Canada où il fait de grands froids. Dans ces montagnes, la température décroît rarement en dessous de 4°C en hiver. Parfois des tempêtes de neige s'abattent sur cette région, et la mortalité est alors considérable, jusqu'à 2 millions de papillons en une seule nuit. Mais alors pourquoi ne pas descendre plus bas où il ne gèle jamais ? En fait, température basse et humidité sont les meilleures conditions pour l'hivernage qui dure trois mois. Si la température est plus élevée et l'air plus sec, les animaux résistent moins bien. La forêt d'Oyamel fournit donc un microclimat favorable à la survie. Or les feux de forêt et les coupes de bois menacent cet habitat, ce qui risque de mettre en péril ce papillon. Les populations de l'ouest des Rocheuses ont une route migratoire différente, elles trouvent aussi sur la côte Pacifique un hiver doux.

L'orientation du monarche se fait par les rayons UV du soleil et non par le magnétisme comme on le pensait [1].

Figure 8. Les routes de migration du monarche. Les populations de l'est et du centre des USA se retrouvent toutes dans une petite zone du Mexique. Les populations de l'ouest se retrouvent sur la côte Pacifique (Fig 15 p. 263 Alcock).



3. La migration, une stratégie conditionnelle.

Il existe des espèces où certains individus migrent et d'autres sont sédentaires. Le merle en est un exemple. Si les deux types sont liés à des génotypes différents, on parlera de stratégies alternatives. Pour que ces deux phénotypes se maintiennent, il faut absolument que les deux tactiques aient exactement la même fitness, sinon l'une d'elles va disparaître.

Chez le merle noir, on constate que le comportement migrateur évolue en fonction de l'âge des animaux. Parmi les sédentaires, environ 15% changent de tactique et migrent l'année suivante. Parmi les merles qui ont migré, 30% des mâles et 40% des

fémmes changent de comportement et restent sur place l'année suivante. La migration ne semble donc pas le choix préféré des merles.

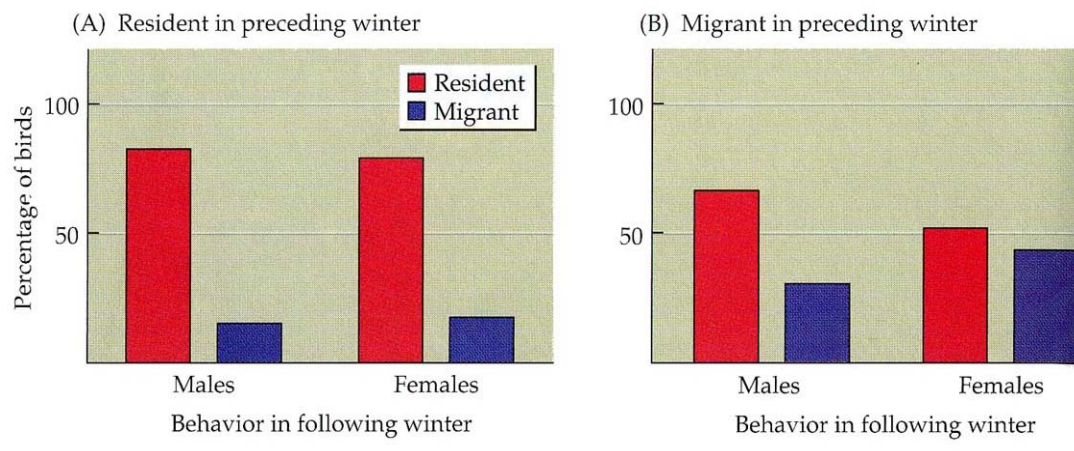


Figure 9. Les variations de tactiques migratoires chez le merle européen. A. Les oiseaux qui étaient résidents l'hiver précédent tendent à le rester l'hiver suivant. B. Au contraire, les oiseaux qui étaient migrants l'hiver précédent peuvent changer de tactique et devenir résidents (fig. 18 p. 266 Alcock).

Le choix de migrer n'est donc pas lié au génome, mais dépend de l'environnement, l'animal étant censé adopter la tactique qui lui permet la meilleure fitness. On parle donc de stratégie conditionnelle. Dans le cas du merle il est possible de prédire que le taux de migration sera plus élevé si le territoire est pauvre et supporte peu d'animaux en hiver, si en automne les confrontations territoriales deviennent trop nombreuses, enfin quand les animaux vieillissent ils deviennent plus dominants et ont accès aux meilleurs territoires, ils auront donc tendance à moins migrer, laissant aux dominés le plus mauvais choix (Lundberg 1988). Cependant, on ne connaît pas la fitness des deux types d'animaux.

On observe aussi une tendance à la sédentarité chez les hirondelles depuis quelques années [12].

IV. LA TERRITORIALITÉ

On a examiné deux types de décisions que doit prendre un animal : le choix de l'habitat, le choix de changer d'habitat. Un nouveau problème apparaît ; doit-il occuper un territoire et le défendre (comme la femelle du puceron du peuplier ou l'écureuil de Belding) ou cohabiter avec les autres (exemples de l'abeille ou du monarque) ?

1. Territoire et domaine vital (voir [4])

De nombreuses espèces occupent et défendent une portion de l'espace de manière plus ou moins permanente et le défendent contre les intrus, le plus souvent de la même espèce. Cela existe chez de nombreux invertébrés (grillons, papillons, libellules, crabes, araignées...) et encore plus fréquemment chez les vertébrés. Le territoire peut être défendu âprement toute une vie comme celui de la chouette hulotte (*Strix aluco*) qui attaque toute autre hulotte dans sa partie de forêt. Souvent l'intrus se contente d'éviter d'entrer dans le territoire, en sentant les traces de l'autre, comme chez les mammifères carnivores. Il faut distinguer territoire et domaine vital.

Le domaine vital est une portion de l'espace où un individu, un couple ou un groupe habitent et réalisent leurs activités normales, mais où les congénères ne sont pas écartés. Le territoire est une portion de l'espace que ces mêmes individus vont défendre contre tout intrus. Souvent, le domaine vital s'étend autour du territoire. C'est le cas de nombreux oiseaux marins qui nichent en colonies comme les mouettes, dont le territoire est le nid, alors que le domaine vital est évidemment beaucoup plus vaste.

Fonctions du territoire, qui ne sont pas toujours présentes simultanément : - comprendre des sources de nourriture suffisantes dans des zones connues ; - faciliter le rapprochement sexuel et y limiter la compétition ; - avoir des chemins de fuite ou des caches connus.

Les types de territoires

On les classe surtout selon leur fonction :

- territoire alimentaire et de reproduction, c'est le cas le plus fréquent ;
- territoire alimentaire ;
- territoire reproductif. Ils sont mis en place uniquement pour la période de reproduction. Cela peut être simplement pour la période courte de la recherche d'un partenaire sexuel ou se prolonger pendant l'élevage des jeunes comme chez la mouette.

On peut aussi les classer en fonction du nombre de propriétaires :

- territoire individuel, en général alimentaire, mais aussi sexuel comme le lek ;
- territoire de couple et éventuellement de sa descendance. C'est la grande majorité des cas. Il peut être défendu par le couple, le mâle seul ou plus rarement la femelle seule (certains oiseaux ou cichlidés) ;

- territoire de groupe chez de nombreux mammifères (singes, rongeurs...) et oiseaux. Les relations de parentèle sont souvent très fortes dans ces groupes et tout le monde (y compris parfois les jeunes) participe à la défense du territoire.

La réponse du propriétaire face à un intrus dépend de la position de cet intrus dans le territoire. On peut le vérifier avec le bruant jaune mâle (*Emberiza citrinella*, *Yellowhammer*, mâle avec la tête jaune, familier des haies et des cultures). Si vous accrochez un bruant jaune mâle naturalisé dans un arbre ou une touffe d'ajonc, on voit rapidement arriver ... un bruant jaune mâle, le résident. Il peut présenter au moins trois types de réponses différentes selon l'emplacement du leurre (voir Guyomar'h page 67) :

- 1) Il attaque le leurre ;
- 2) Il peut se poster à quelques mètres et chanter ;
- 3) Il peut se poser près du leurre et émettre un sifflement aigu qui est habituellement un cri d'alarme émis lors de l'approche d'un prédateur (buse...).

La possibilité de voir l'une de ces 3 réponses dépend simplement du lieu où le leurre est déposé. La valeur fonctionnelle du stimulus-signal représentée par le leurre dépend de l'occupation du territoire par le mâle, par exemple la proximité du nid ou de ses postes habituels de chants.

Le lek. Il s'agit d'un site permanent au cours des années où les mâles établissent et défendent de petits territoires visités par les femelles pour la reproduction.

Exemple de la gélinotte des armoises (Wiley 1974 – voir [4] p. 88 et suiv.). Le nom de cet oiseau vient de l'armoise, seule plante gardant ses feuilles en hiver, où ils peuvent s'abriter. Dès janvier, les mâles se rendent sur des aires de reproduction qui restent les mêmes tous les ans (observations sur 28 ans !), zones dégagées et ensoleillées. Chaque jour, un peu avant le lever du soleil, ils vont occuper et défendre âprement une petite arène appelée lek. La densité des mâles peut être élevée, 50 à 60 sur une zone de deux hectares. En avril, les femelles viennent visiter ces zones, et choisissent leur mâle. La grande majorité des accouplements se produira sur une petite zone centrale d'environ 10 m² où se trouvent 10% des mâles qui seront responsables de 90% des copulations. Il en résulte que les leks centraux seront plus convoités et plus âprement défendus. Après l'accouplement, la femelle s'éloigne parfois à plusieurs kilomètres pour pondre et élever seule ses poussins. Sur son territoire individuel, le mâle plastronne : il déploie en éventail et dresse à la verticale les plumes de sa queue, ce qui lui donne un aspect impressionnant. Puis il accumule plusieurs litres d'air dans une poche élastique sur la poitrine. Ils compriment brusquement cette poche pour l'expulser, ce qui produit un bruit sec caractéristique. Ce comportement est directement lié à la présence des femelles : si une femelle est présente sur le territoire du mâle, il plastronnera au moins six fois à la minute. Si une femelle est sur un territoire voisin, cela tombe à une à cinq fois par minute. En l'absence de femelles, cela tombe à moins d'une fois ou cesse complètement.

Évolution au cours du temps. Il apparaît que la mortalité des ces animaux est très élevée, environ 50% chaque année. Lorsqu'un mâle disparaît, son territoire en quelques jours occupé par un coq plus éloigné du site central. L'inverse ne se produit jamais. Ainsi, les mâles passent de la périphérie vers le site d'accouplement qu'ils atteindront s'ils survivent assez longtemps ([4], Fig. p. 90).

Autres exemples de leks : le grand tétras (*Tetrao urogallus*) que l'on trouve dans les Vosges, le Jura et les Pyrénées. Il est sédentaire et peut vivre 15 à 20 ans. Le domaine vital d'un coq est de 20 à 200 ha, le territoire de reproduction d'une poule de 15 à 20 ha. Les places de chant, d'avril à juin, font 20 ha. La structure en lek est identique à celle de la gélinotte des armoises. Durant cette période, il ne faut absolument pas déranger les animaux [13].

Structure interne du territoire.

On peut trouver des activités spécifiques liées à des emplacements précis comme des zones d'alimentation, de repos, de défécation, de marquage odorant (ex. Fig. 5.5, Desor p. 92).

Marquage du territoire

Il est destiné à indiquer la présence du propriétaire aux intrus éventuels. Les canaux sensoriels utilisés sont variés :

- Marquage visuel comme la tache rouge du rouge-gorge, le patrouillage le long des frontières des poissons des récifs coralliens. Des comportements ritualisés peuvent être présentés : l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) s'élève à intervalles réguliers en chantant jusqu'à une dizaine de mètres, puis elle décrit une série de cercles, toujours en chantant, et finit par se laisser tomber comme une pierre ; la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) qui niche dans les falaises, au retour de migration prend possession d'un territoire avec des tressautements.
- Marquage acoustique, c'est le cas le plus fréquent chez les oiseaux, mais aussi chez le singe hurleur (*Alouatta nigra*) où la troupe marque son territoire matin et soir avec des coeurs qui portent jusqu'à 3 km. On a déjà cité le cas des lions avec les chorus.
- Marquage olfactif. Il est très fréquent chez les mammifères. Le contenu de certaines glandes peut être déposé sur des branches (antilopes), des troncs d'arbres (félins), ou mêlé aux excréments (fèces et urine). Ces marques servent aussi de repères pour le résident. On verra pour plus de détails le livre de Rémy Brossut « Phéromones » [3]
- Les poissons mormyridés utilisent le marquage électrique.

Souvent plusieurs types de signaux sont utilisés simultanément, visuel et acoustique (oiseaux) ou visuel et olfactif (mammifères).

Une approche coût – bénéfice de la territorialité est nécessaire pour comprendre les pressions évolutives qui ont permis de mettre en place ces stratégies. En effet, certains animaux pourront être territoriaux à un moment donné et pas à d'autres. C'est le cas de la bergeronnette grise (*Motacilla alba*) qui défend des sources de nourriture de haute qualité et regroupées en amas, alors qu'elle ne sera pas territoriale si la nourriture est parsemée au hasard (Zahavi 1971). C'est donc que le choix d'une stratégie peut être influencé par divers facteurs.

2. Le coût de la territorialité

La défense du territoire a un coût évident lié à l'agression, non seulement à cause des risques de blessure ou de mort, mais à cause du temps passé à éloigner les rivaux comme on l'a vu pour le puceron du peuplier. Le poisson-chirurgien (*Mnais pruinosa*) doit en permanence chasser les intrus de son petit territoire de 2 à 3 mètres carrés où il se nourrit d'algues incrustées sur le corail, il doit attaquer jusqu'à 1900 fois par jour (Craig 1996). La défense du territoire peut aboutir à une durée de vie plus courte, comme cela a été montré chez une libellule demoiselle qui a les deux types de comportement, les territoriaux vivent moins longtemps que les nomades (Tsubaki et al 1997). {ne pas confondre avec le poisson-clown célèbre depuis Nemo [11]}

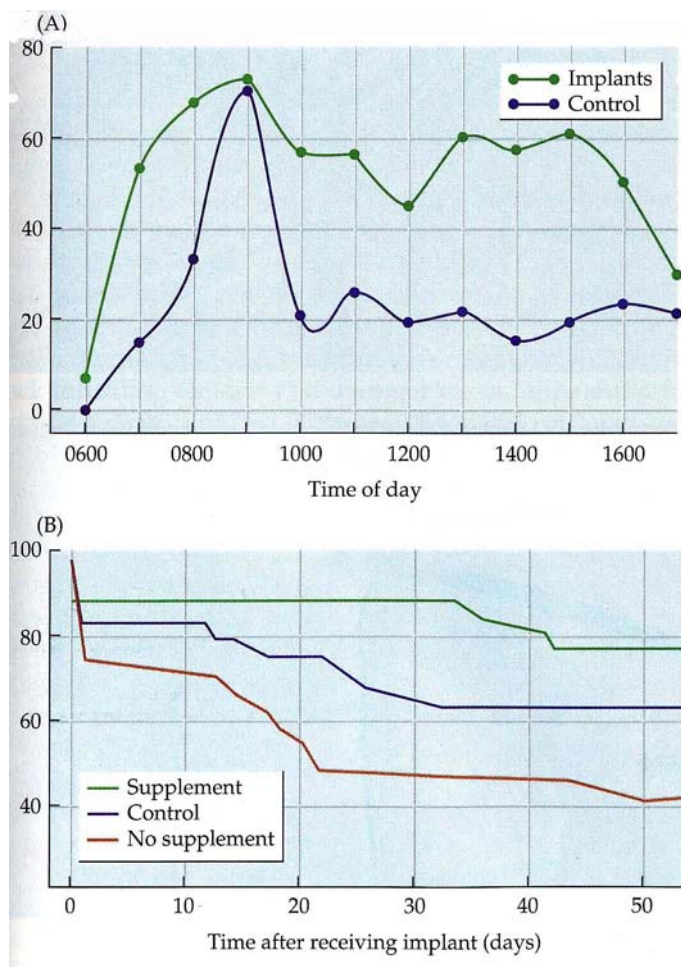
Chez le mâle, la territorialité est souvent associée à la testostérone qui a pour effet de diminuer les soins parentaux et d'abaisser les défenses immunitaires. Plus encore, la testostérone peut augmenter l'activité globale, même si les animaux ne se battent pas effectivement, et donc en souffrir. Cela a été montré chez le lézard cornu (*Yarrow's spiny lizard, Sceloporus jarovi*) dans les montagnes du sud de l'Arizona. En juin, juillet les mâles sont peu territoriaux, les femelles ne sont pas sexuellement réceptives. On a implanté une capsule de testostérone sous la peau des mâles. Les animaux sont ensuite relâchés sur leur habitat. Les mâles implantés patrouillent plus longtemps dans la journée, font plus de menaces (mouvements de tête vers le haut) et au total dépensent 30% d'énergie en plus par rapport aux contrôles implantés avec une capsule inerte (Figure 10A). En conséquence, ces mâles implantés hyper-territoriaux ont moins de temps pour se nourrir, faire des réserves de graisse et meurent plus vite que les contrôles. Les mâles implantés à qui on offre un supplément alimentaire (vers de terre) survivent aussi bien et même mieux que les contrôles (Marler & More 1989, 1991).

Figure 10. Coût énergétique de la territorialité chez le lézard cornu de Yarrow.

(A) Mâles ayant reçu un implant de testostérone (en vert) sont actifs beaucoup plus longtemps que les contrôles.

(B) Taux de survie des mâles (jours). Les mâles implantés disparaissent vite (en rouge) par rapport aux contrôles (bleu). Si on donne un supplément alimentaire aux mâles implantés ils survivent bien mieux (vert).

(fig. 19 p. 267 Alcock).



Le coût de la territorialité est donc important, les mâles deviennent agressifs quand les femelles sont réceptives sexuellement. C'est le cas de nombreux lézards et oiseaux qui défendent un accès aux femelles ou à des ressources alimentaires pour leur portée.

Des chercheurs anglais ont implanté des capsules de testostérone à des mâles de lagopède d'Écosse (*grouse*) dont on sait que les mâles les plus territoriaux ont un niveau élevé de testostérone. Leur agressivité s'en est trouvée augmentée pendant l'automne, la densité des mâles diminuant très sensiblement. En conséquence, le taux de reproduction le printemps suivant a été diminué de 50% [2, 9].

3. Bénéfices de la territorialité

On peut s'attendre à deux types de bénéfices : l'accès à la reproduction ou à des ressources alimentaires.

a. Territorialité et succès reproductif

On doit s'attendre à ce que les mâles territoriaux aient une fitness meilleure. Chez les éléphants de mer le mâle possesseur d'une bande de plage où il établit son

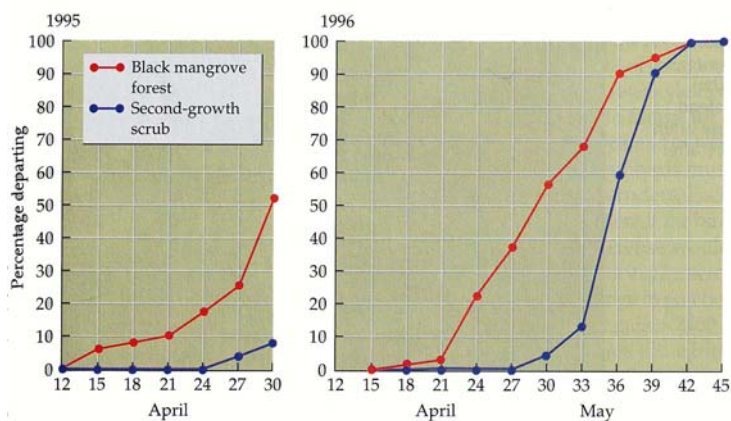
harem fertilise la majorité des femelles. Les autres mâles n'ont qu'un accès très limité aux femelles.

Chez certains oiseaux, les couples avec territoire ont une meilleure fitness que les non territoriaux. Ceux-ci peuvent utiliser le territoire d'un autre couple où ils sont tolérés, mais ont des couvées de taille plus faible en moyenne. Les autres couples non territoriaux ne se reproduisent pas. On a déjà vu le cas des oiseaux à lek.

Un territoire peut aussi être intéressant en dehors de la période de reproduction sur les zones d'hivernage et permettre plus tard une meilleure reproduction. C'est le cas de la paruline flamboyante (*American restart*, *Setophaga ruticilla*), une sorte de fauvette qui migre en hiver en Amérique Centrale ou aux Caraïbes. Les mâles les plus gros et plus âgés s'installent dans la mangrove en bord de mer alors que les femelles et les jeunes mâles vont dans les fourrés de forêt secondaire un peu plus à l'intérieur des terres. Les mâles de la mangrove attaquent toutes les femelles et les jeunes mâles qui s'approchent, les repoussant vers l'intérieur. On peut prédire un bénéfice pour ces mâles dominants, par exemple un avantage reproductif plus tard au retour sur les sites de nidification. On constate que ces mâles gardent leur poids pendant l'hiver alors que les autres en perdent, la mangrove étant la zone la plus riche (Marra 2000). Quel est l'avantage reproductif ? On a observé sur de nombreuses espèces d'oiseaux que les individus qui se nourrissent mieux ont tendance à partir plus tôt. Les animaux dominants vont quitter leur zone d'hivernage plus tôt que les autres et prendre à leur arrivée les meilleures places pour se reproduire, accéder plus tôt aux femelles et avoir plus de temps pour élever les jeunes. Ainsi, dans ce cas, la territorialité hivernale est adaptative.

Figure 11

Qualité de l'habitat et date de départ de la zone d'hivernage en Jamaïque pour deux années consécutives 1995 et 1996. Oiseaux occupant la mangrove (rouge) ou la forêt secondaire (bleu). (Fig 21 p. 269 Alcock)



Mangrove à Singapour, avril 2001 (photo Alain Lenoir)



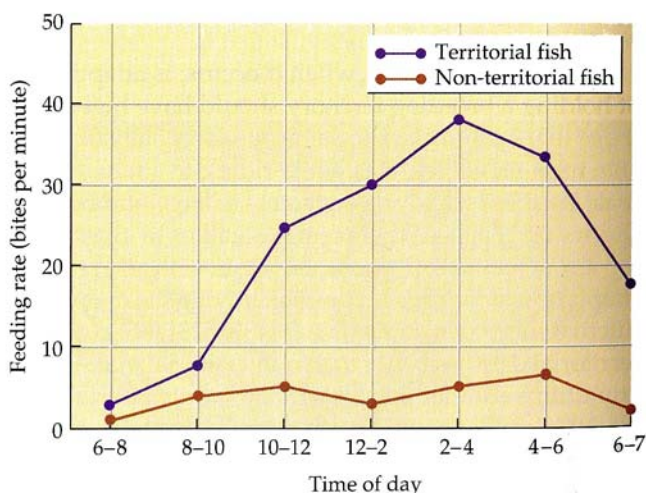
b. Territorialité et accès aux ressources

Dans certains cas comme le poisson chirurgien cité plus haut, l'avantage de la territorialité dans l'accès aux ressources est évident et vient largement compenser le coût (Fig. 22) : le non territorial se nourrit très peu !

Figure 12

Bénéfice de la territorialité chez le poisson chirurgien. L'animal territorial peut manger beaucoup d'algues, le non territorial ne peut pas se nourrir souvent.

(fig. 22 p. 270 Alcock).



Pourtant cet avantage est souvent plus difficile à mettre en évidence. Le colibri est un minuscule oiseau nectarivore qui défend des plantes à fleurs nectarifères. On a constaté que la taille des territoires dépend de la densité des fleurs. Pour mesurer s'il est rentable de défendre des plantes, si cela permet un bénéfice calorique, Gill et Wolf (1975, 1978) ont étudié au Kenya le colibri à ailes dorées (= souïmanga à ailes dorées, *Golden-winged colibri*, *Nectarinia reichenowi*). Ils ont fait l'inventaire de toutes les plantes nectarifères sur un patch. Ils ont mesuré la production de ces fleurs en les couvrant pour empêcher les prélèvements par les colibris et en prélevant le nectar en fin de journée à l'aide d'une pipette capillaire. On mesure en laboratoire le volume produit, la quantité de sucres et la valeur énergétique de ce nectar. D'autres auteurs ont par ailleurs mesuré le coût énergétique de se percher pour surveiller le patch, du vol pour fourrager et de la poursuite d'un intrus. On peut donc faire un bilan énergétique du coût et des bénéfices de la possession d'un territoire privé (Tableau 1).

Tableau 1. Bénéfices de la territorialité chez le colibri à ailes dorées sous diverses conditions					
Production de nectar (μl / fleur / jour)		1	2	3	4
Temps de fourragement nécessaire pour satisfaire aux besoins caloriques par jour pour le possesseur du patch (heures)		8	4	2,7	2
Simulation de divers cas de production de nectar					
Territoire (μl / fleur / jour)	Site non défendu (idem)	Heures de repos gagnées avec l'exploitation du territoire	Gain brut en calories (*) sans le coût de la défense	Gain net = gain brut - dépense	
2	1	$8 - 4 = 4$	2400	400	
3	2	$4 - 2,7 = 1,3$	780	- 1220	
4	4	$2 - 2 = 0$	0	- 2000	

(*) Pour une heure de repos l'animal perché dépense 400 calories, 1000 calories pour une heure de fourragement, soit une économie de 600 calories. Ainsi s'il gagne 4 heures de repos, il économise 2400 calories.

L'animal qui fourrage sur son patch va mettre plus ou moins de temps pour s'alimenter en fonction de la productivité des fleurs. Plus la fleur est riche, moins il mettra de temps (2 heures pour 4 μl / fleur, contre 8 heures pour 1 μl / fleur). Si on simule les diverses possibilités de l'animal, par exemple le choix entre un patch qui produit 2 μl et un autre voisin non défendu qui en produit 1, il gagne 2400 calories à rester sur son patch. Il faut tenir compte du coût de la défense, estimé à 2000 calories supplémentaires par heure, ce qui est suffisant sur une journée. Donc le bilan final est de $2400 - 2000 = 400$ calories par jour. Si les deux patches sont équivalents à 2 μl , le gain brut tombe à 780 calories, mais le coût de la défense est toujours de 2000 calories, le bilan est donc nettement négatif. Il en est de même avec deux patches riches (4 μl) où le gain est toujours négatif. Il n'y a plus aucun avantage à rester territorial dans ces cas. On peut donc penser que les colibris ont développé une sensibilité permettant d'estimer la richesse en nectar des fleurs et la densité des concurrents. Comme prédit, les colibris ne sont pas territoriaux dans les habitats riches à production de nectar uniforme. Mais dès que la productivité en nectar varie en peu selon les patches, certains animaux vont s'approprier les plus riches, et si la densité en concurrents croît, le coût de la défense aussi, le propriétaire peut finalement abandonner son patch. Ainsi, les colibris ont une stratégie conditionnelle dans l'utilisation de l'espace, pouvant passer de la défense d'un territoire à l'exploitation d'un patch non défendu en fonction du gain calorique estimé, comme la bergeronnette.

4. Pourquoi le propriétaire d'un territoire gagne-t-il presque toujours ?

On a vu que les possesseurs d'un territoire sont gagnants en nourriture ou en

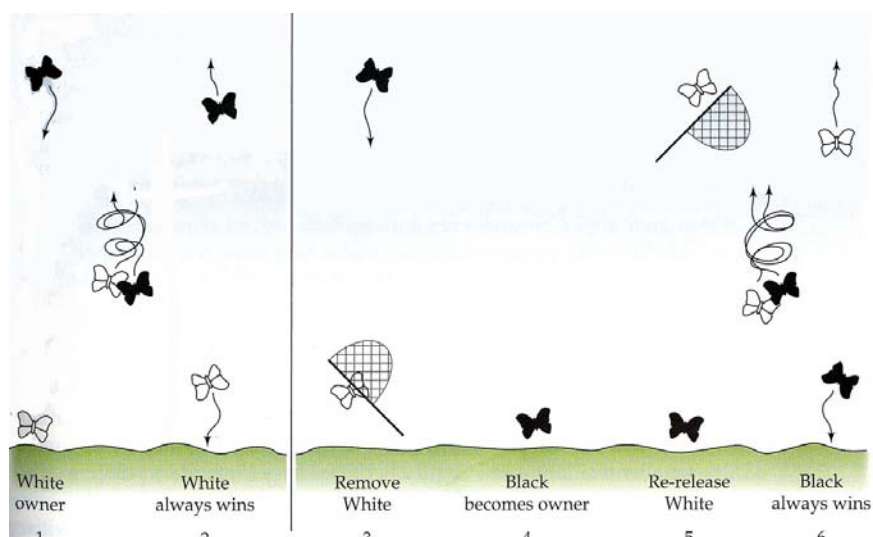
reproduction. Donc un territoire avantageux doit être convoité et les prétendants prêts à investir beaucoup pour le conquérir, pourtant ce n'est pas souvent le cas : la plupart des conflits se terminent rapidement, parfois en quelques secondes, au bénéfice du propriétaire. La théorie des jeux a montré par des calculs mathématiques qu'une règle arbitraire de résolution des conflits pouvait être une ESS. Un exemple de règle simple est « le résident gagne toujours » (théorie du bourgeois), mais « le challenger gagne toujours » est tout aussi valable en principe.

Nick Davies (1978) a testé l'hypothèse du « résident gagne toujours » sur le papillon tircis (*Pararge aegeria*, *Speckled wood-butterfly*) dont les mâles défendent des patches de lumière sur le sol de la forêt où les femelles viennent pour s'accoupler. Sur son territoire, le mâle est toujours vainqueur contre un intrus qui préfère s'éloigner plutôt qu'engager un combat violent. Les mâles sont capables de tels combats, en effet si on emprisonne un mâle le temps qu'un autre arrive et prenne possession du territoire, quand on libère l'ancien propriétaire, les deux se battent férocement en montant en spirale. Finalement l'ancien résident s'enfuit toujours. C'est donc le propriétaire qui est toujours gagnant.

Figure 13 Le résident gagne-t-il toujours ? Chez le tircis, le résident (blanc) repousse toujours l'intrus (noir) (1-2)

Quand un résident est prélevé (3), un nouveau mâle arrive qui devient résident (4) qui gagne si on relâche l'ancien résident (5-6).

(fig. 25 p. 273 Alcock).



Une explication toute simple a été présentée récemment par Stutt & Wilmer (1998) : les mâles postés au soleil profitent de la chaleur et ont une température corporelle plus élevée. Si on reproduit l'expérience de Davies avec deux individus dont l'un est placé dans une boîte au soleil et l'autre dans une boîte noire, dans 9 cas sur 10, celui qui a la température plus élevée gagne même s'il n'est pas le propriétaire. La température affecte donc les capacités défensives des mâles de tircis, et le résident plus chaud gagne donc facilement. Lorsque le résident tire un avantage de sa position, il sera avantagé.

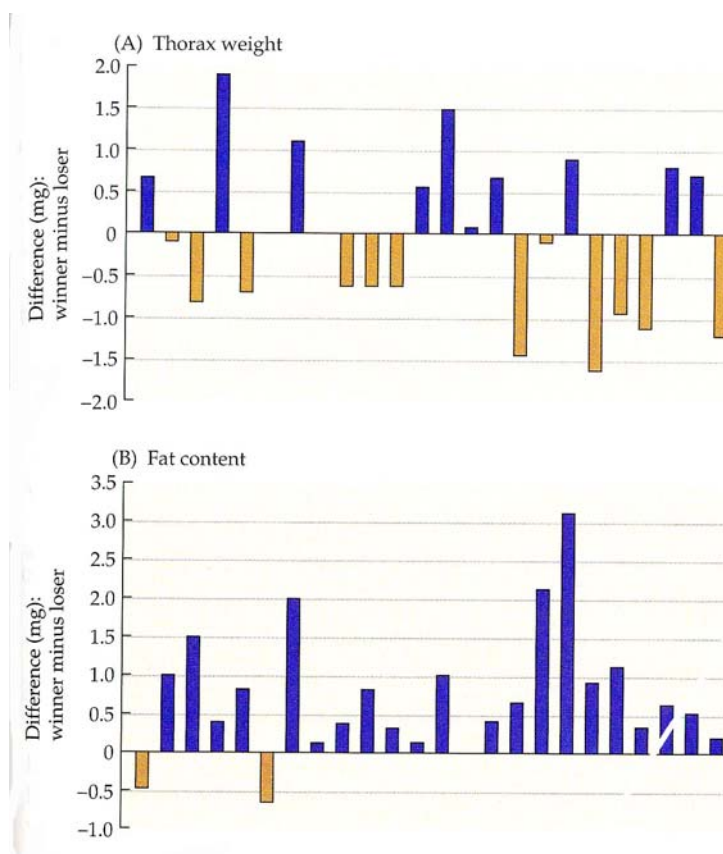
On a donc présenté la théorie de l'asymétrie des ressources (*resource-holding asymetry ou payoff asymetry hypothesis*). Si le résident est plus chaud, plus lourd, plus fort, plus rapide ou plus agile que l'intrus il gagnera. Pour que l'intrus gagne, il faut inverser le rapport de forces sur l'un des attributs. À ressources équivalentes, le résident gagne car il est en terrain connu. Le terrain est important quand il est marqué chimiquement, on a pu le vérifier chez les fourmis du désert *Cataglyphis* où

la résidente gagne une confrontation sur son territoire. C'est probablement une adaptation à des conditions de vie très dures.

Dans de nombreuses espèces on vérifie que les possesseurs de territoires sont plus grands que ceux qui n'y arrivent pas (depuis les guêpes jusqu'au rhinocéros). À taille égale, ils peuvent être plus forts comme chez le crabe vert (*Carcinus menas*, *shore crab*) (Sneddon et al 2000). Cependant, être grand ou fort n'est pas une garantie suffisante. Chez l'agrion à ailes noires, les mâles les plus grands ne gagnent pas toujours, c'est la quantité de réserves de graisses qui est déterminante (Marden & Rollins 1994). Les deux mâles estiment l'aptitude de l'autre à se battre longtemps, et l'un d'eux s'enfuit avant d'être complètement épuisé.

Figure 14

(A) La taille ne détermine pas le gagnant dans les combats territoriaux chez l'agrion
 (B) ce sont les réserves de graisses.
 (fig. 26 p. 275 Alcock).



Il y a aussi des exceptions à la règle de l'asymétrie des ressources. Les vieilles femelles de mouches de fruits peuvent empêcher les jeunes de pondre sur le fruit convoité. Chez le carouge à épaulettes, on n'a pas trouvé de différence anatomique ou physiologique entre les mâles territoriaux et ceux qui ne le sont pas.

Il faut donc émettre de nouvelles hypothèses. La théorie du cher ennemi (dear enemy effect, [5]) part de l'observation que les combats deviennent de plus en plus coûteux quand le nombre d'ennemis croît. Les disputes territoriales avec les voisins peuvent prendre du temps, mais ensuite tout le monde gagne à rester calme avec ses chers voisins qui ne sont pas à la recherche d'un territoire. Cette théorie s'inspire de la théorie des jeux. On a pu vérifier ce phénomène dans de nombreuses espèces territoriales, incluant des mammifères (raton laveur *Procyon lotor* et renard roux *Vulpes fulva*; Barash 1974), des amphibiens (salamandres; Jaeger 1981), des

oiseaux colibris (Armstrong 1991), des reptiles (lézard *Anolis carolensis* ; Qualls et Jaeger 1991), des poissons cichlidés (*Cichlasoma nigrofasciatum* ; Leiser & Itzkowitz) et des guêpes *Sphecius speciosus* (Pfenning & Reeve 1989). Chez un lézard africain (*Platysaurus broadleyi*) : la distance de déclenchement de la charge est 5 fois plus faible pour un étranger par rapport à un voisin connu donc reconnu (Whiting 1999). Ainsi quand le propriétaire et ses voisins se connaissent, ils n'ont plus besoin de dépenser de l'énergie à se battre. Si ce propriétaire choisit de changer de lieu, il devra affronter des étrangers qui vont se défendre très fort, il a donc intérêt à rester. La théorie du cher ennemi ne marche pas lorsque le voisin est potentiellement plus dangereux que les étrangers. C'est le cas du busard nordique (*Circus cyaneus*) où les territoriaux sont plus agressifs envers les voisins qu'envers les individus errants. En effet, ceux-ci se contentent de voler de la nourriture alors que les voisins essaient aussi d'usurper une portion du territoire du résident (Temeles 1990).

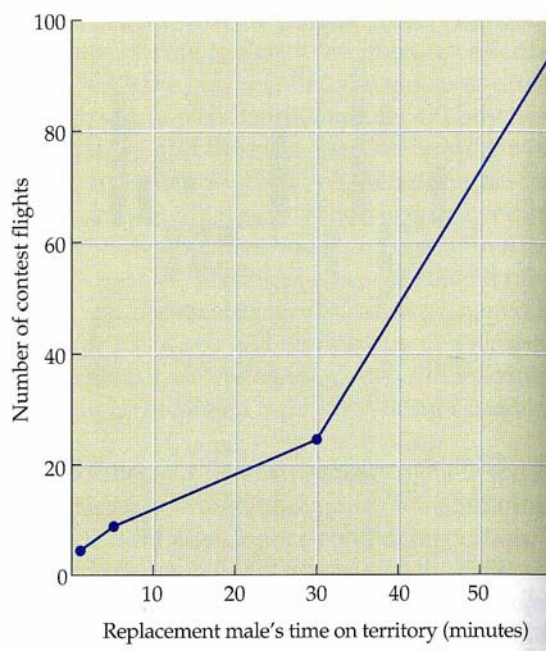
La théorie de l'asymétrie des ressources prédit que lorsque le propriétaire est enlevé expérimentalement et ensuite libéré, la probabilité qu'il aura de récupérer son territoire doit être proportionnelle à la durée de son absence. Si le nouveau résident est bien installé, le conflit entre les deux sera plus fort, et l'ex-résident aura plus de mal à récupérer son territoire. Cela a été vérifié chez le carouge à épaulettes et le tircis. Cette prédiction est confirmée aussi chez la guêpe tarentule (*Tarentula hawk wasp, Hemilepsis ustulata*) (Alcock & Bailey 1997) et la mésange charbonnière (*Parus major*, Krebs 1982).

Figure 15

Test de l'hypothèse de l'asymétrie du pay-off.

Chez la guêpe tarentule, plus le nouveau résident a séjourné longtemps (min) sur le territoire, plus l'ex-résident devra se battre pour le récupérer.

(fig. 27 p. 276 Alcock).



Si on prélève un mâle de guêpe tarentule de son buisson ou de sa liane, le territoire vacant est occupé comme prévu en quelques minutes. Si l'ex-résident est relâché immédiatement, il va chasser l'intrus sans problèmes. Mais si on laisse l'ex-résident enfermé une heure, une bataille s'engage avec des envols ascendants côte à côte, jusqu'à épuisement d'un des combattants. Le plus souvent c'est le nouveau mâle qui abandonne.

On doit se demander si le mâle enfermé n'a pas oublié quelque chose dans la connaissance de son territoire ? Cela a été testé chez le rouge-gorge (*European robin, Erithacus rubecula*) lors de l'arrivée de la migration hivernale (Tobias 1997) :

- si le mâle est enlevé pendant 10 jours, chaque jour un nouveau mâle occupe le territoire et est remplacé. L'ex-résident est testé contre les autres mâles (qui ont une connaissance d'un jour) et il gagne à chaque fois malgré sa captivité prolongée.
- de la même manière, le mâle enfermé 10 jours gagne le plus souvent contre un nouveau résident qui a occupé le territoire pendant 4 à 5 jours, mais commence à perdre ensuite selon la théorie.

Le résultat du conflit entre le remplaçant et l'ex-résident dépend de la durée du séjour du remplaçant qui doit établir son territoire, ce qui lui prend 5 à 6 jours en hiver. Au printemps, le résident enlevé devient subordonné presque immédiatement après son retrait, le coût de l'établissement des nouveaux venus étant probablement plus faible.

Conclusions

On peut dire qu'au moins deux facteurs ont du favoriser la dispersion : quand la qualité de l'environnement change suffisamment, mais aussi les effets délétères de la compétition avec les apparentés dans le site natal (les deux pouvant co-agir bien sûr). Ainsi le risque de s'accoupler avec un parent et encourir les effets de la consanguinité favorise la dispersion même si elle est coûteuse. À l'inverse, il peut être intéressant de bénéficier de l'aide des apparentés, ce qui favorise une dispersion plus faible.

GLOSSAIRE (inspiré d'après Aron & Passera 2000)

Philopatrie (*Phylopatry*) : Tendance qu'ont les animaux à rester ou à retourner dans leur site de naissance. (Attachement au lieu de naissance – Campan Scapini).

Domaine vital et territoire. Le domaine vital est une portion de l'espace où un individu, un couple ou un groupe habitent et réalisent leurs activités normales, mais où les congénères ne sont pas écartés. Le territoire est une portion de l'espace que ces mêmes individus vont défendre contre tout intrus. Souvent, le domaine vital s'étend autour du territoire.

Lek : site permanent au cours des années où les mâles établissent et défendent de petits territoires visités par les femelles pour la reproduction.

Références

1. (2003). Des ultraviolets pour guider le monarque. Sciences et Avenir. N°, Juillet, p. 12.
2. Brisson, Isabelle (2003). L'agressivité des mâles limite la densité des populations. Le Figaro, 14 février.
3. Brossut, Rémy (1996). Pheromones, La communication chimique chez les animaux: Belin, CNRS Éditions.
4. Desor, Didier (1999). Le comportement social des animaux. De l'art de vivre ensemble chez les fourmis, les rats, les loups et les autres...: Presses Universitaires de Grenoble. 245.
5. Fisher, J. (1954). Evolution and bird sociality, dans *Evolution as a process*, J. Huxley, A.C. Hardy, and E.B. Ford, Editors. Allen & Unwin. p. 71-83.
6. Gorman, Jacques (2003). Chez les animaux, la démocratie existe aussi... parfois. Courrier International. N° 640, 6-12 février, p. 52.
7. Keller, L. & K.G. Ross (1998). Selfish genes: a green beard in the red fire ant. Nature, 394: 573-575.
8. Krieger, M.J.B. & K.G. Ross (2002). Identification of a major gene regulating complex social behavior. Science, 295: 328-332.
9. Mougeot, F., S.M. Redpath, F. Leckle, & P.J. Hudson (2003). The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. Nature, 421: 737-739.
10. Nouet, Sandrine (2003). Négociation à l'œil. Pour la Science. N° 314, p. 22-23.
11. Vincent, Catherine (2003). Le poisson-clown, de la fiction à la réalité. Le Monde, 16 décembre, p. 30.
12. Vincent, Catherine (2002). L'hirondelle fait de moins en moins le printemps. Le Monde, 3-4 mars.
13. Vosges, Groupe Tétrás (2003). Le grand tétras, un animal emblématique des forêts de montagne. La lettre des Sylves. N° 40, Décembre, p. 4-7.
14. Whitham, Thomas G. (1979). Territorial behaviour of *Pemphigus* gall aphids. Nature, 279: 324-325.