

MAÎTRISE BPE UE4 - ÉTHOLOGIE

COURS ALAIN LENOIR 2004

IBE = Introduction to Behavioral Ecology

Évolution de la vie en groupe et de la socialité

Si l'on voit une colonie de 10 000 flamants roses nichant côte à côte, on ne peut s'empêcher de se demander pourquoi ils restent aussi proches ? Pourquoi nicher aussi près des autres ce qui va augmenter les risques de cocufiage pour le mâle ou pour une femelle d'élever des poussins qui ne sont pas les siens ? Pourquoi les sardines forment-elles un banc, les chevaux une troupe ? Pourquoi certaines espèces d'insectes forment-elles de véritables sociétés ?

On considère généralement que la vie en groupe est un avantage adaptatif, mais dans ce cas toutes les espèces devraient être sociales, ce qui est loin d'être la règle.

Les divers paliers d'organisation sociale dans l'histoire de la vie (voir Jaisson Fig.1.3, p. 33) sont la molécule, la cellule, les organismes pluricellulaires et enfin les groupes sociaux. Ceux-ci peuvent être temporaires ou permanents, le plus souvent monospécifiques, parfois plurispécifiques (parasites sociaux chez les insectes sociaux). Il existe même un palier suprasocial franchi par l'homme grâce à la culture, et les fourmis qui forment des associations immenses de colonies que l'on appelle des supercolonies.

La vie sociale des animaux a un aspect fantastique qui a toujours fasciné l'Homme, surtout dans le cas des insectes sociaux, et entraîné des réflexions très anthropomorphiques (les guerres des fourmis, les soins aux morts, l'esclavagisme...). On trouve tout chez les fourmis : élevage du bétail que l'on met à l'abri en hiver (puçerons), tissage des nids avec la soie des larves chez les fourmis fileuses (oecophylles), culture de champignons sur un compost de feuilles (fourmis attines coupeuses de feuilles), castes de soldats spécialisés dans la défense...

L'altruisme est une caractéristique particulièrement spectaculaire dans les groupes sociaux avec des individus qui se sacrifient pour le groupe : l'abeille qui meurt en piquant un ennemi, les chiens qui sauvent leur maître au péril de leur vie (Rintintin, Lassie), le soldat termite kamikaze qui se fait exploser et libère une substance qui polymérise à l'air en engluant l'ennemi. Les sociétés d'insectes comportent de très nombreux individus stériles qui ne se reproduisent pas et élèvent de manière altruiste leurs sœurs (ou demi sœurs). Ce fait avait beaucoup intrigué Darwin, car ce comportement n'est pas sujet à sélection naturelle. Il a fallu attendre la théorie de la sélection de parentèle (Hamilton 1964) pour expliquer en termes évolutionnistes ce phénomène.

Divers facteurs de l'environnement peuvent inciter des animaux à vivre en groupe sont à considérer : la nourriture et les prédateurs, mais aussi l'élevage des jeunes. Cette question est très liée à la question "pourquoi défendre des ressources" évoquée au chapitre précédent. Les choses sont liées, le groupe peut servir pour la chasse et attraper des proies plus grosses, et permettre une augmentation de la fitness grâce à la reproduction coopérative. Le tableau suivant montre quelques exemples des avantages et coûts de la vie en groupe.

| Bénéfices | Mécanismes |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Augmentation de l'efficacité dans la récolte de nourriture | Recrutement de congénères |
| Réduction de la pression exercée par les prédateurs | Augmentation de la rapidité de détection des prédateurs. Dilution du risque de prédation. Confusion des prédateurs |
| Attaque de proies plus grosses ex. chez des dinoflagellés | Chasse coopérative libération massive de toxines (tuer des poissons) |
| Défense du territoire plus facile : repousser les intrus, défenseurs spécialisés créer des abris ou nids | Défense en groupe plus efficace, soldats (pucerons, termites, fourmis), suicide altruiste abeilles, colibacilles ou guêpes polyembryonnaires. Terriers, nids, ruches, galles, biofilms de bactéries. |
| Gain énergétique | Le regroupement permet une meilleure thermorégulation |
| Vol ou nage en groupe avantageux | Aérodynamique améliorée |
| Meilleure survie des jeunes | Soins et protection collectifs, crèches |
| Dispersion facilitée | Formes spécialisées de dispersion : émigrants de rat-taube nu, ailés de fourmis et termites, « champignons » des myxobactéries et amibes acrasiales |
| Coûts | |
| Interférence avec les compétiteurs plus élevée pour l'accès à la nourriture, à la reproduction ou autre ressource limitée (nids) | Rapports de dominance, agressions physiques, compétition spermatique |
| Risque de contracter une infection ou des parasites plus grand | Plus grand risque de contacts avec la maladie ou le parasite et ensuite contagion plus rapide |
| Probabilité d'être cocufié et / ou de nourrir un autre jeune plus forte (parasitisme intraspécifique ou interspécifique) | Compétition sexuelle, exploitation des soins parentaux par d'autres |
| Jeunes cannibalisés par les voisins | Infanticide |
| Risque de consanguinité plus fort | Philopatrie |

Caractéristiques des groupes sociaux

- 1) Taille du groupe. Un groupe peut être composé de quelques individus à plusieurs millions selon les espèces. Pour une espèce y-a-t-il une taille de groupe optimale ? On discutera ce point plus loin.
- 2) La cohésion du groupe doit être assurée. Elle est plus ou moins forte, cela varie d'une simple interattraction qui permet une agrégation jusqu'à la véritable société d'insectes où l'individu isolé ne peut survivre, en passant par des groupes où se développent des relations d'attachement très fortes (primates). Un système de communication souvent très sophistiqué est nécessaire pour maintenir cette cohésion.
- 3) Le groupe est le plus souvent structuré avec un réseau de connectivité élevé. Les animaux peuvent garder leur distance (hirondelles à l'automne, étourneaux, phoques, nids des oiseaux marins) ou non. Dans ce cas, ils recherchent parfois activement le contact avec les autres (rongeurs, porcs, manchots ou grappe d'abeilles en hiver pour économiser la chaleur, chez les primates et insectes sociaux les toilettages réciproques sont très importants pour la socialisation). Le groupe peut comporter plusieurs compartiments (plusieurs nids par exemple : fourmis, oiseaux). Des hiérarchies plus ou moins complexes apparaissent, parfois avec un leader.
- 4) La perméabilité du groupe est très variable. Certaines sociétés sont ouvertes, ce qui facilite les flux géniques (chimpanzés) ; d'autres comme les insectes sociaux ou les rongeurs (rats) sont fermées et n'acceptent pas les intrus. Il y a des signes de reconnaissance, souvent chimiques (l'odeur de la colonie). Dans les groupes de petite taille, les individus se reconnaissent individuellement, par exemple chez les primates.
- 5) L'avantage du groupe est de permettre une répartition des tâches. Chez les lionnes, certaines femelles vont chasser et confient leurs jeunes à une crèche gardée par quelques autres femelles. La division des tâches est plus ou moins développée, chez les insectes sociaux on a une véritable division des rôles, avec des castes spécialisées dans telle ou telle activité, castes pouvant être morphologiques (soldats).

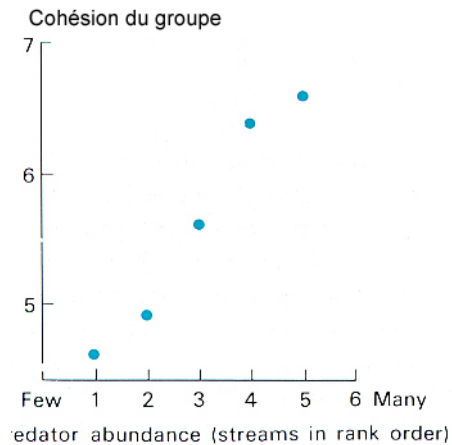
1. La vie en groupe et l'évitement de la prédation

Les guppies dans les rivières de l'île Trinidad forment des bancs (*schools*) de plusieurs individus plus ou moins solidaires, la cohésion étant estimée par le nombre d'individus sur la même case d'une grille. La cohésion est directement dépendante du nombre de prédateurs (Seghers 1964).

Figure 1

Cohésion de groupes de guppys dans différents ruisseaux de Trinidad. La cohésion des groupes augmente avec le nombre de prédateurs.

(D'après IBE, fig 6.1, p. 121 (a))



De la même manière, les têtards se regroupent le jour quand l'eau est claire avec des risques de prédation importants, la nuit ils se dispersent de manière aléatoire.

Comment la vie en groupe peut-elle protéger contre les prédateurs ? On a testé un certain nombre d'hypothèses : le niveau de vigilance peut augmenter, il y a un effet de dilution des risques et une augmentation des capacités de défense.

a. Effet sur la vigilance

La vie en groupe permet une amélioration de la vigilance contre les prédateurs. Un animal solitaire ne peut consacrer tout son temps à surveiller l'arrivée éventuelle d'un prédateur, il doit aussi se nourrir. Dans un groupe, un individu peut compter sur la vigilance des autres, comme on peut l'observer dans un groupe d'oies (voir vidéo sur l'oie bernache) ou de phoques : le temps passé à scruter les alentours pour détecter un éventuel prédateur diminue avec la taille du groupe (Figure 2).

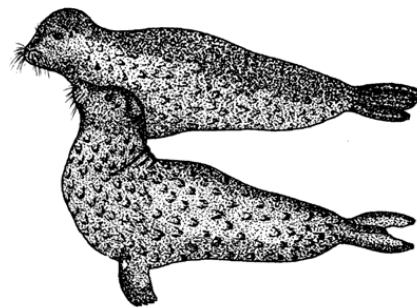
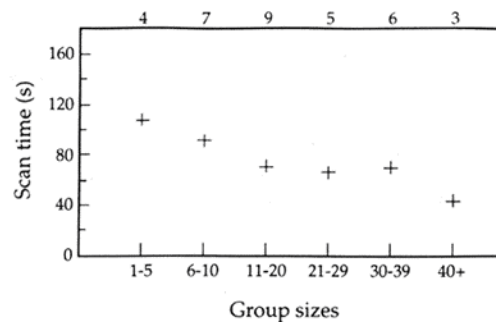


Figure 2. En haut phoque commun (*harbour seal, Phoca vitulina*) en position de repos (au dessus) ou de vigilance (au dessous).

En bas corrélation entre la taille du groupe et le temps passé à scruter des prédateurs éventuels (sur 180s).

D'après le site ASAB http://asab.icapb.ed.ac.uk/exercises/qcse/seal_vigilance.html Voir [1]

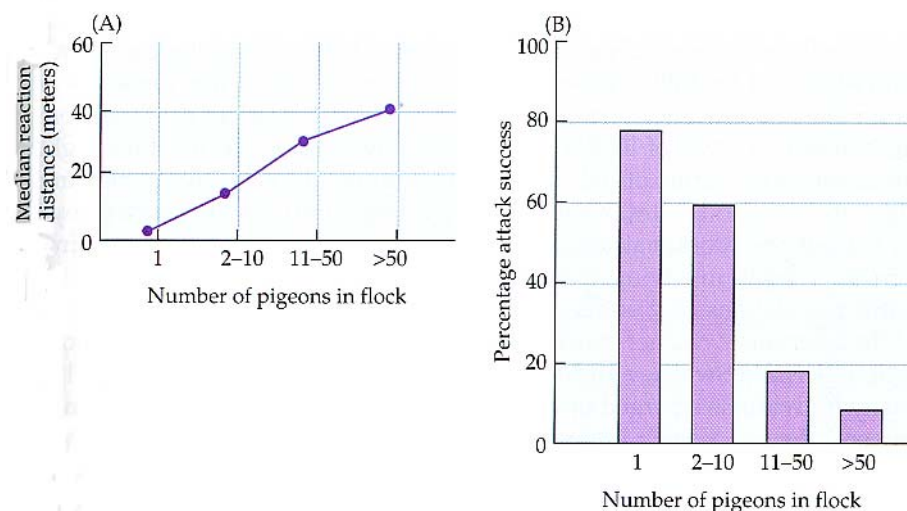


Pour de nombreux prédateurs, le succès dépend de la surprise. Si la victime est alertée trop tôt, les chances de succès du prédateur sont faibles. Cela a été vérifié chez l'autour (*goshawk*, *Accipiter gentilis*) chassant des pigeons (*Wood pigeon*, *Columba palumbus*). Le succès est plus faible lorsque les pigeons sont en bandes plus grandes. Un pigeon isolé est capturé dans 80% des cas, moins de 20% des cas s'il est en bande de plus de 10 individus. Cela est largement lié au fait que l'alerte est donnée plus tôt dans une bande plus nombreuse, 40m contre 1 ou 2m pour l'animal isolé (Kenward 1978). C'est facile à comprendre : si chaque pigeon lève la tête à intervalle régulier, la probabilité que l'un d'eux aperçoive l'épervier tôt et donne l'alerte d'autant plus grande pour un groupe nombreux.

Figure 3

Autours attaquant des bandes de pigeons de diverses tailles (a) La distance de réaction est plus grande pour les bandes plus nombreuses (b) le succès de l'attaque est plus faible si la bande est nombreuse.

(d'après Alcock fig. 24, p. 203)

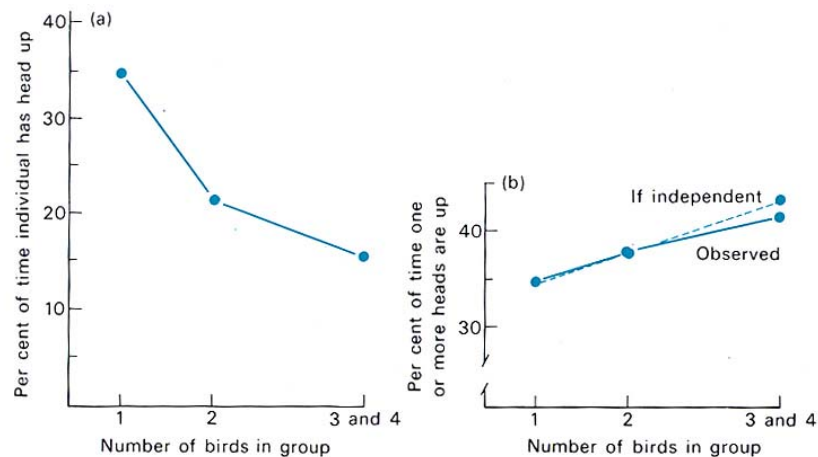


Les modifications du comportement de vigilance dépendent de l'organisation du budget temps des oiseaux. Cela a été mesuré chez l'autruche (*ostrich*, *Struthio camelus*) par Betram (1980). Le temps de vigilance (tête dressée) pour un animal seul est de 35%, il baisse à 25% pour un groupe de 3 à 4 animaux. Par contre, la vigilance totale du groupe (proportion de temps pendant lequel au moins un animal est vigilant) augmente peu par rapport à ce que l'on pourrait attendre si les animaux étaient indépendants (35%). Par conséquent, chaque animal dispose de plus de temps pour se nourrir et peut s'approcher plus près des lions, prédateurs potentiels. Par ailleurs, les autruches relèvent la tête de manière imprévisible, et un lion à l'affût ne pourra estimer le temps qu'il doit rester caché. Un pattern prévisible de surveillance pourrait être utilisé par le lion dans sa tactique d'approche.

Figure 4

Vigilance dans les groupes
 (a) une autruche en groupe passe moins de temps à scruter les prédateurs éventuels quand elle est en groupe. (b) La vigilance globale du groupe augmente peu avec la taille du groupe (ligne continue), comme si les individus étaient isolés (ligne en tirets).

(d'après IBE, fig 6.3, p. 123)



La question est posée de savoir si des tricheurs peuvent apparaître dans ce système, des individus qui vont passer plus de temps à se nourrir, en profitant de la vigilance des autres. Ceci n'existe pas, on ne sait pas exactement pourquoi ce comportement n'a pas évolué, mais on peut émettre des hypothèses. Une première hypothèse consiste à dire que les individus sont méfiants vis à vis de leurs partenaires, ils s'observent les uns les autres et ne surveillent que lorsqu'ils ont vu les autres le faire (Pulliam et al 1982). Ce comportement peut être interprété en termes de théorie des jeux. Une deuxième hypothèse, vérifiée sur la gazelle de Thompson, est que l'individu qui donne l'alerte a plus de chance d'échapper au prédateur (Fitzgibbon 1989).

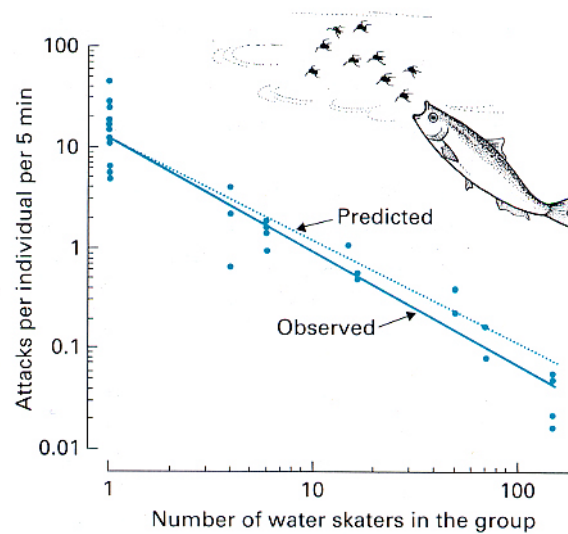
b. L'effet de dilution

Ainsi donc la probabilité qu'un individu soit capturé par un prédateur diminue rapidement avec la taille du groupe si le prédateur est seul, celui-ci ne pouvant capturer qu'une seule proie à la fois. La vie en groupe dilue l'effet du prédateur. Une antilope dans un troupeau de 100 individus aura une probabilité d'être capturée de 1/100 sur une attaque. Cependant le troupeau est attractif pour les prédateurs et donc l'effet de dilution peut être atténué. Ce n'est pas le cas pour un poisson prédateur des hydromètres (sortes de gerris en plus fin, *Halobates robustus*, *water scater*). Si l'on mesure le taux de prédation par 5 minutes et par proie, on constate qu'il diminue avec la taille des groupes (Foster & Treherne 1981), ce qui est attribuable à un effet de dilution.

Figure 5

Prédation des hydromètres *Halobates robustus* par le poisson *Sardinops sagax*. Le poisson capture l'insecte par dessous. Le nombre d'attaques par proie par période de 5 min diminue avec la taille du groupe, ce qui est dû à l'effet de dilution, comme on peut le prévoir avec une simulation.

(d'après IBE, fig 6.4, p. 124)



Pour vérifier l'efficacité de l'effet de dilution, il faut donc mesurer le taux de survie dans les conditions groupé et isolé. Cela a été réalisé chez le monarque dans les sites d'hivernage. Ce papillon n'est pas comestible pour la plupart des oiseaux, mais certains le consomment malgré tout dans cette période pauvre en proies. On a montré que le taux de prédation est inversement proportionnel à la densité des animaux (Calvert et al 1979). Lors du vol nuptial des fourmis, les oiseaux prédateurs sont très nombreux, c'est un carnage, il faut partir en vagues nombreuses pour avoir une chance de passer. Cette idée est reprise dans le célèbre livre de science-fiction de B. Werber (p. 165) [2].

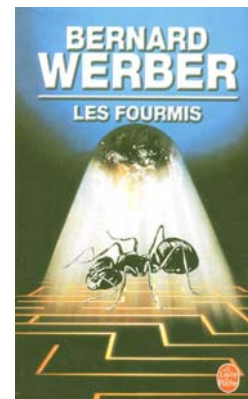


Figure 6. Les fourmis, de Bernard Werber (Albin Michel 1991)

L'effet de dilution est probablement un avantage très général. En Camargue, en été, les chevaux semi-sauvages sont piqués par des taons et ont tendance à s'agréger en troupes nombreuses. Dans ces troupes on a constaté qu'effectivement le nombre de piqûres diminue. On le vérifie en transplantant les animaux d'une troupe nombreuse dans une petite troupe plus petite et vice versa (Duncan & Vigne 1979). C'est une bonne illustration de l'effet de dilution.

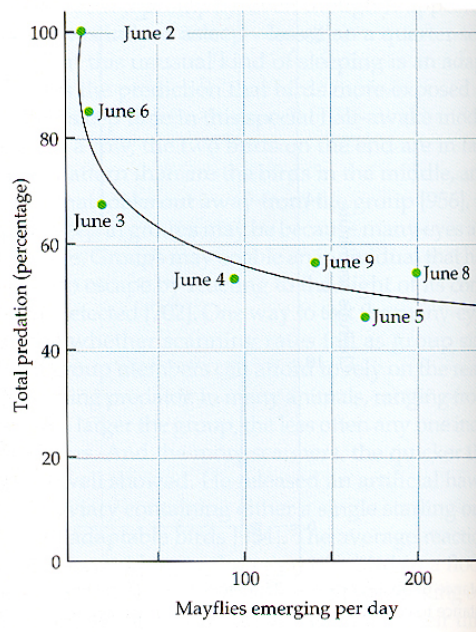
Dans certaines espèces animales, l'effet de dilution est possible grâce à une synchronie des cycles biologiques. Il est facile de comprendre que si cinq prédateurs tuent deux proies par jour dans un groupe de 100, la probabilité de succomber est de

10%. Elle passe à 1% si le groupe est de 1000. Les proies seront donc avantagées si elles éclosent ou naissent toutes en même temps. Cela a été vérifié dans le cas des éphémères (*mayflies*), des proies très appétissantes : si elles émergent en petit nombre elles peuvent être toutes mangées, le taux de prédation tombe à 50% en cas d'émergence en masse (Sweeney & Vannote 1982).

Figure 7

Effet de dilution chez les éphémères : le taux de prédation varie selon l'importance des émergences.

(d'après Alcock, fig. 26, p. 204)



Cela permettrait d'expliquer les cycles remarquables de 13 ou 17 ans de certaines cigales (cigale de 17 ans, *Tibicen septendium*), selon les espèces. Ces insectes vivent à l'état larvaire sous terre pendant toute cette période et émergent en même temps par millions, se reproduisent et meurent en quelques jours. Cela sature le marché et la probabilité de succomber à un prédateur est alors très faible. Pourquoi pour une espèce le cycle est-il de 13 ans et pas de 12 ou 15 ? On peut spéculer sur le fait que pendant toute cette période les prédateurs doivent s'adapter à une autre proie ou alors disparaître, ou encore entrer eux aussi en dormance. Un cycle très long est probablement une "course évolutive" dans laquelle se sont engagés les cigales et leurs prédateurs. Les uns et les autres ont progressivement allongé leurs cycles jusqu'à ce que la cigale "gagne". Des observations de terrain ont par ailleurs montré que les cigales qui émergent au milieu du pic ont un taux de survie plus fort que celles qui émergent en début ou fin de période (Simon 1979). La sélection va donc agir pour maintenir la synchronie des émergences quand elle est établie.

La position dans le groupe peut être importante, on est plus en sécurité au milieu qu'à la périphérie et cela se traduit sur les niveaux de vigilance : la durée de scanning double en périphérie du groupe chez les phoques [1]. En effet, il est plus difficile pour un prédateur de se focaliser sur une seule proie quand plusieurs partent dans toutes les directions en même temps, il est plus simple d'attaquer sur les bords. C'est peut-être pour cela que les étourneaux se resserrent quand un prédateur est aperçu. Les jeunes isards (*Rupicapra pyrenaica*) se tiennent au centre de la troupe.

Dans ce cas on peut parier sur une compétition pour occuper les meilleures places.

Hamilton (1971) parle de "selfish herds" ou troupe d'individus égoïstes. Si dans une population, un mutant apparaît qui s'installe à une bonne place, il va en profiter et sa survie s'améliore. Ce mutant devrait se répandre. Cette théorie de la troupe d'égoïstes peut être interprétée dans le cadre de la théorie des jeux : le coût sur la fitness pour un individu qui tente de maximiser son succès reproductif dépend des actions des autres animaux, en particulier ceux de sa propre espèce. Hamilton ne considère plus uniquement les interactions proies – prédateurs, mais aussi le comportement des autres proies potentielles.

Comme exemple, on citera le cas des manchots d'Adélie (*Pygoscelis adeliae*, *Adelie Pingouin*) quand ils quittent les sites d'élevage des jeunes pour aller en mer s'alimenter. Avant de se jeter à l'eau, ils se regroupent. Les léopards de mer (*Hydrurga leptonyx*, *Leopard seal*) rôdent dans le coin, mais ne peuvent capturer qu'un seul manchot à la fois. Le regroupement des proies potentielles dilue donc leur risque d'être tué. Mais dans ce cas, il ne faut pas sauter le premier ni le dernier. Les manchots vont donc hésiter longtemps avant de sauter, et dès que le signal est donné tout le monde se précipite.

L'effet de dilution est important aussi dans les bancs de poissons (voir Campan & Scapini p. 551). Il s'agit d'un regroupement temporaire d'individus, en général de la même espèce et du même stade de vie. Il peut contenir plusieurs millions d'individus qui nagent à l'unisson et peuvent changer brusquement de direction à l'unisson, par exemple pour éviter un prédateur.

c. La défense du groupe

Les proies peuvent se "rebeller" plus facilement contre un prédateur si elles sont en groupe. On connaît le cas des oiseaux comme la mouette rieuse ou le goéland qui harcèlent un prédateur (corbeau, humain) qui rôde trop près de leurs nids. Les oiseaux s'envolent tous en même temps, foncent vers l'intrus en criant très fort et en déféquant abondamment jusqu'à ce qu'il abandonne (Figure 8). On parle de houspillage (*mobbing behaviour*). On a pu décrire ce comportement pour des passereaux qui se liguent à plusieurs espèces pour intimider et chasser une chouette pendant son sommeil diurne [3].

Figure 8

Houspillage envers l'homme chez la mouette rieuse.

(d'après Alcock, fig. 2, p. 185)

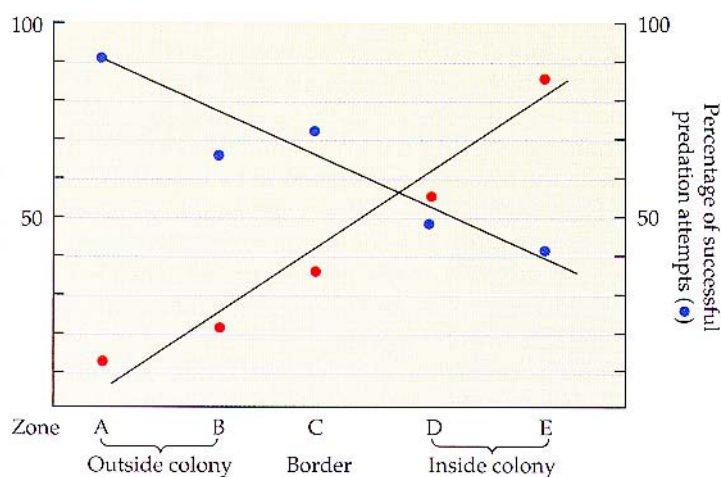


Quel est le bénéfice du mobbing ? Cela diminue le taux de prédation des œufs de mouette par les corbeaux (Kruuk 1964). On peut prédire que la protection des œufs sera liée à l'efficacité du mobbing. Kruuk a placé des œufs de mouette rieuse (*Larus ridibundus*, *black-headed gull*) tous les 10 mètres sur une ligne partant du milieu de la colonie de mouettes. À l'extérieur de la colonie, la pression de houspillage est faible, les œufs sont effectivement plus souvent mangés par les corbeaux et les goélands (Figure 9). Le houspillage protège donc les œufs et les jeunes.

Figure 9

Protection des œufs par le mobbing. Les corbeaux cherchant des œufs à l'intérieur de la colonie de mouette font l'objet d'attaques nombreuses et ces œufs sont moins souvent mangés. En rouge, probabilité que les corbeaux soient sujets à au moins 10 attaques par minute.

(d'après Alcock, fig. 3, p. 187)



Quel est le coût du houspillage ? Pendant ce temps, le nid est abandonné et d'autres prédateurs peuvent en profiter, par ailleurs l'animal qui fait ce houspillage peut être blessé ou tué par le prédateur. Il y a donc un coût du mobbing. Pour que ce comportement se maintienne, ce coût doit être limité. Cela a été vérifié chez la mouette rieuse (Kruuk 1964) et l'hirondelle de rivage : l'oiseau qui fait du mobbing est en réalité très rarement tué ou blessé. Cela a été modélisé à partir des données de Kruuk. Est-il dangereux de s'approcher trop près d'un prédateur ? Plus l'oiseau vole près du prédateur, un renard par exemple, plus il a de chance de sauver ses petits, mais il augmente la probabilité d'être capturé. On peut prédire dans un modèle théorique que le houspilleur téméraire qui s'approche à 1,5m du prédateur a un rapport bénéfice / coût plus élevé qu'un houspilleur prudent qui reste éloigné de 3 mètres. Cette hypothèse a été confirmée par les données de terrain.

Figure 10. Fitness, coût et bénéfice d'une stratégie prudente ou téméraire de houpillage, chez la mouette rieuse en face d'un prédateur, en fonction de la distance entre le houpilleur et le prédateur.

(d'après Campan Scapini, fig 6.1, p. 335)

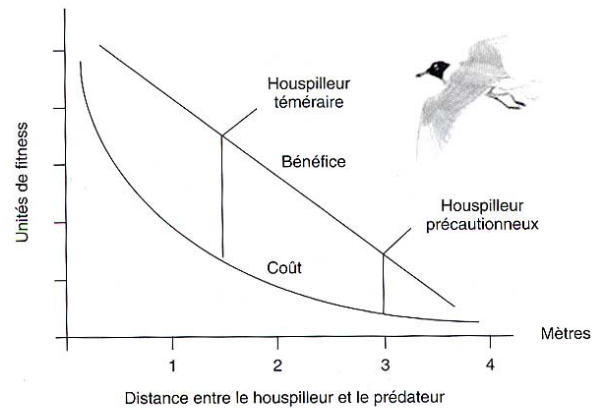
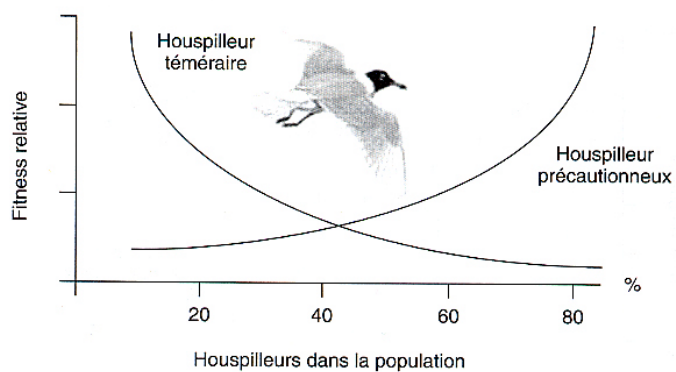


Figure 11. Variation de la fitness relative de deux types de stratégies alternatives de houpillage, téméraire ou prudente chez la mouette rieuse, en fonction de la proportion d'oiseaux présentant chaque type de stratégie.

(d'après Campan Scapini, fig 6.2, p. 336)



La courbe modélisant la fitness des individus en fonction de la proportion relative de chaque type évolue en fonction du comportement des autres individus de la colonie. En effet, un individu prudent peut profiter de ses congénères téméraires. Les gènes mutants de la prudence vont se répandre, mais à partir d'un certain moment, il n'y aura plus assez de téméraires pour assurer la défense de la population et la dynamique va s'inverser. On a modélisé ces variations et le point d'équilibre est environ de 50%.

Le houpillage est apparu chez les espèces coloniales comme les hirondelles, les écureuils de Belding des prairies de l'ouest américain, qui creusent des terriers dans le sol, et harassent les serpents à sonnette prédateurs (Owings & Coss 1977). Le houpillage a été décrit aussi chez des poissons. On a eu une évolution convergente : des espèces phylogénétiquement éloignées vont développer une même stratégie comportementale

d. Les sentinelles

De nombreuses espèces émettent des signaux en présence du prédateur, pour avertir celui-ci qu'il a été détecté et avertir les congénères. On connaît le sifflement de la marmotte ou les cris des rapaces quand un promeneur passe à proximité.

Chez l'écureuil de Belding, les groupes sont formés de femelles apparentées qui cohabitent et coopèrent pour la défense des jeunes, les mâles étant allopatriques dès la puberté. Ce sont les femelles adultes qui émettent les cris d'alarme à l'arrivée

d'une belette, d'un blaireau ou d'un coyote. Les mâles sont rarement sentinelles, ce qui peut s'expliquer par le fait qu'ils n'ont pas intérêt à prendre des risques alors qu'ils peuvent se reproduire encore souvent, tandis que les femelles investissent beaucoup dans l'élevage des jeunes et sont plus concernées tentées de prendre des risques (théorie de l'investissement parental). Sherman en 1977 a montré que les sentinelles sont plus souvent tuées que les autres, elles sont donc altruistes. Cela bénéficie à leurs descendants, ce qui s'explique par la sélection de parentèle. D'ailleurs les femelles sont moins souvent sentinelles quand elles ont peu de proches parents à proximité. Cela suggère que la sélection indirecte (de parentèle) est une pression de sélection importante.



Figure 12. Écureuil de Belding (Alcock p. 430)

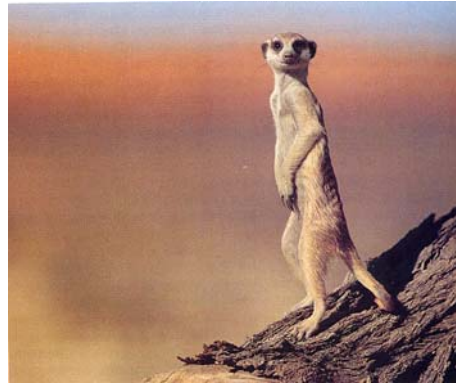


Figure 13. Suricate (Alcock p. 434)

Chez les suricates d'Afrique australe, les sentinelles sont moins altruistes, dans ce cas on pensait plutôt à un altruisme réciproque (où chaque acte altruiste peut être rendu plus tard). Cependant Clutton-Brock et al. (1999) pensent plutôt à des comportements égoïstes (*personal safety hypothesis*), en effet les sentinelles sont en général les premières à rentrer dans le trou dont elles se tiennent tout près.

2. La vie en groupe et la recherche de nourriture

Quand les animaux cherchent leur nourriture, ils utilisent souvent des informations provenant de leurs congénères qui ont déjà repéré ou même commencé à exploiter une source (vautours ou corbeaux charognards qui volent et crient). Chez les poules, celui qui découvre une source de nourriture émet un cri spécial qui attire immédiatement tous les autres.

a. La recherche des meilleurs sites

Les animaux qui s'alimentent sur des sources de nourriture éphémères comme des graines ou des fruits vivent souvent en groupe. La difficulté est dans ce cas de trouver le site, mais ensuite généralement la nourriture est abondante au moins sur une courte période.

Ward & Zahavi (1973) ont développé l'idée que les dortoirs ou les colonies de nidification chez les oiseaux fonctionnent comme des "centres d'information", chaque individu profitant de l'information apportée par les autres membres du groupe. Cette

stratégie a été observée chez de nombreux animaux suivant les autres vers les bons sites de nourriture (voir Cézilly 1992 pour une discussion). Ceux qui sont rentrés sans succès la veille doivent déceler ceux qui ont été plus chanceux, par exemple en étant sensibles à ceux qui partent vite. Dans cette situation, on ne peut parler de coopération entre individus comme dans le cas de l'essaim d'abeille, mais d'une sorte de "parasitisme mutuel", les animaux chanceux étant véritablement parasités par les autres. Chaque animal essaie de maximiser son propre succès et pas celui du groupe. Le guide doit cependant bénéficier d'une certaine manière du fait d'être suivi. Le bénéfice peut être à court terme car l'alimentation en groupe réduit le risque de prédation comme on l'a vu. À moyen terme, le guide peut à son tour devenir suiveur. Dans ces conditions, l'oiseau qui a trouvé un bon site va en faire bénéficier le groupe.

On observe ce comportement chez le balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*) qui niche en colonies dispersées. Les oiseaux partent à la pêche après le retour d'un animal qui a réussi à capturer un poisson, dans la direction d'où vient cet oiseau. De plus, ils sont capables de pêcher plus rapidement un poisson par rapport à ceux qui n'ont reçu aucune information (Greene 1987).

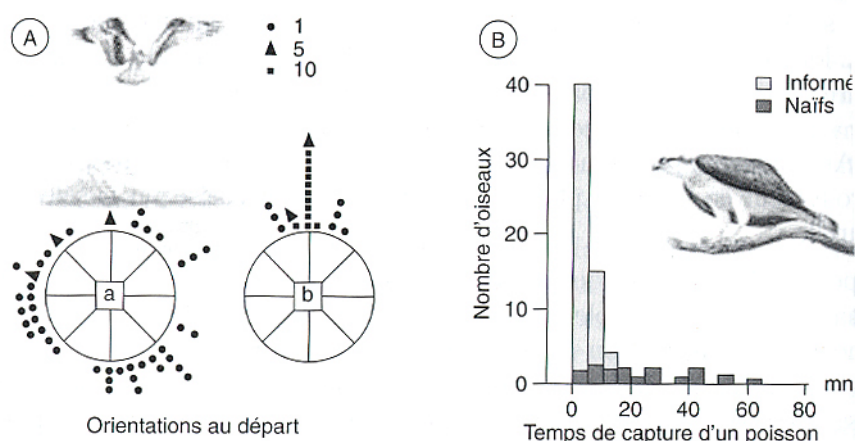


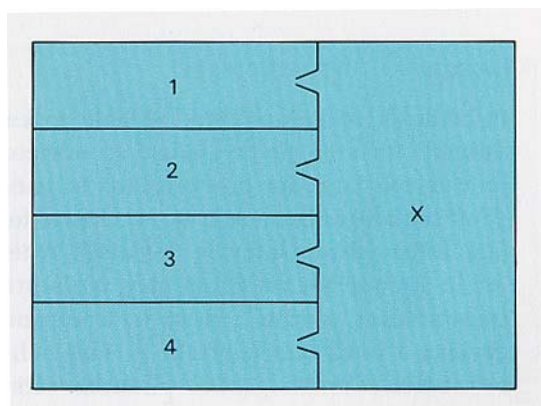
Figure 14. Transfert d'information sur la localisation des proies chez le balbuzard pêcheur. A. Direction des envols lorsque aucun oiseau n'est revenu avec un poisson dans les 10 min précédant le départ (a) et lorsqu'il y a eu au moins un retour de chasse fructueux dans la direction 0°(b). B. Nombre d'oiseaux ramenant des proies selon qu'ils sont informés ou naïfs en fonction du temps de capture. (Campan & Scapini fig. 7.30, p. 394).

L'hypothèse de Ward et Zahavi a été confirmée chez le tisserin (*weaver bird, Quelea quelea*) par de Groot (1980). Cet oiseau forme des colonies de parfois un million d'individus qui peuvent dévaster des champs entiers en quelques heures en Afrique centrale. Deux groupes ont été élevés dans une volière où ils nichaient dans la zone X et pouvaient fourrager dans 4 petites zones 1 à 4. Depuis les nids ils ne pouvaient pas voir la nourriture dans les zones alimentaires, devant y aller par un petit trou. Un premier groupe A a été habitué à trouver de l'eau dans la zone 1, l'autre B des graines dans la zone 4. Ensuite les deux groupes sont rassemblés dans la zone X et privés de nourriture ou d'eau. En cas de privation d'eau, les oiseaux du groupe B ont suivi ceux du groupe A vers l'eau et inversement en cas de privation alimentaire. Les animaux "naïfs" ont ainsi suivi ceux qui étaient informés. Dans une seconde expérience, un groupe d'oiseaux étaient entraînés à s'alimenter dans une zone où la

nourriture est abondante, et un autre groupe dans une zone pauvre (graines cachées dans du sable). Quand les deux groupes ont été rassemblés, ceux du second groupe ont suivi les premiers vers le site le plus riche. On ne sait pas comment s'est fait le choix des oiseaux à suivre !

Figure 15. Dispositif expérimental permettant de tester de l'hypothèse du centre d'information

IBE fig. 6.6, p. 129.



Dans une autre étude, le centre d'information a été identifié par Galef et Wigmore (1983) chez le rat (*Rattus norvegicus*). Ils ont entraîné des animaux dans un labyrinthe à trois bras. Chaque bras est alimenté avec une nourriture de goût différent (noix de coco, cannelle ou fromage). Dans une première partie de l'expérience, les rats apprennent qu'un seul bras est récompensé chaque jour, mais de manière aléatoire. Ensuite, les animaux sont autorisés à "renifler" dans une cage neutre un animal démonstrateur qui vient du labyrinthe. Dans ce cas, le rat testé va immédiatement dans le bon bras. Il a été informé par l'odeur de son congénère.

L'hypothèse des centres d'informations a des avantages à long terme puisque, en accord avec la théorie de l'altruisme réciproque, l'informateur d'un jour peut devenir informé les jours suivants. Cette hypothèse n'a pas de valeur générale, en effet selon les conditions environnementales, une espèce pourra changer de stratégie.

b. Le coût de la compétition pour la nourriture

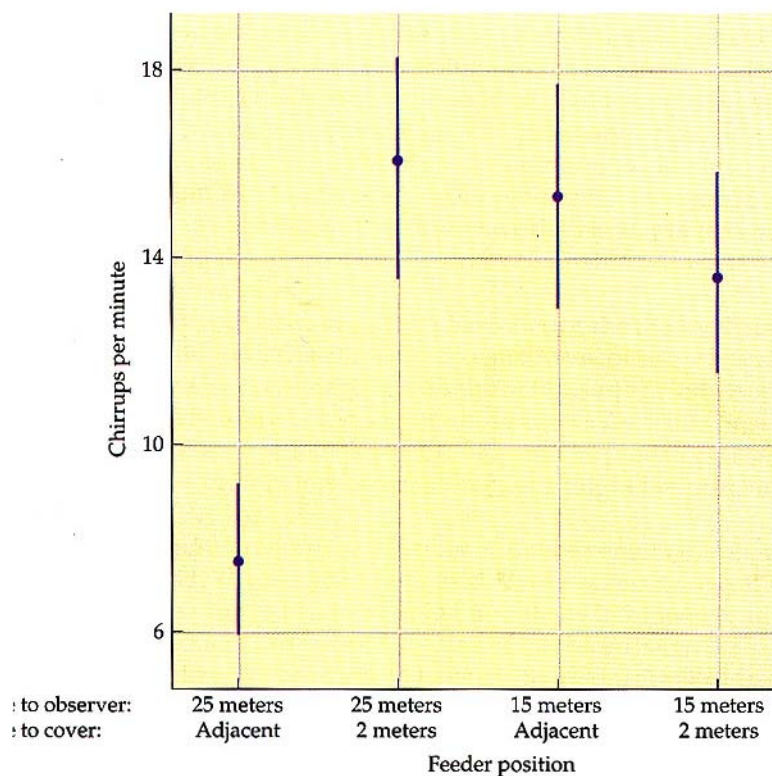
La disponibilité en nourriture est souvent dépendante de la part prélevée par les autres membres du groupe. Cela a été vérifié chez le chevalier gambette (*redshank*, *Tringa totanus*) qui hiverne dans les vasières côtières. Pendant le jour, les oiseaux se nourrissent de petites crevettes (*Corophium*) qui sont à la surface de la boue et les chassent à vue. Pourtant les crevettes arrivent à s'enfoncer dans la vase avant d'être capturées, et elles y restent un long moment. Elles sont sensibles à la pression des pattes sur la vase, les animaux ont alors intérêt à garder leurs distances pour ne pas se gêner. La nuit, la chasse à vue étant impossible, les chevaliers mangent des escargots (*Hydrobia*) qui n'ont pas la possibilité de fuir et que les oiseaux détectent au toucher. Dans ce cas, ils restent groupés. La distance au plus proche voisin est donc dépendante des conditions et reflète une balance entre coûts et bénéfices de la vie en groupe (Goss-Custard 1976).

La situation est très différente selon les espèces. Le pluvier doré (*golden plover*, *Pluvialis apricaria*) fourrage en bandes plurispécifiques de plusieurs centaines et même milliers le jour dans les champs de céréales (bénéfice sur la vigilance) alors que la nuit les animaux s'éparpillent en petits groupes d'une dizaine au maximum

dans les champs de colza, ce qui limite la compétition alimentaire. Dans les zones nocturnes, le principal prédateur nocturne est le renard, il vaut mieux ne pas attirer son attention, donc rester discret en petits groupes [4].

Un autre exemple est le travail de Elgar (1986) sur le moineau domestique (*Passer domesticus*). Le premier moineau qui arrive sur un site de nourriture lance un appel spécifique qui attire les autres, et ils vont sur la source ensembles. Cela peut sembler inadapté pour un moineau qui a trouvé une bonne source alimentaire d'appeler les autres pour la partager. Il en retire un bénéfice pendant la consommation de la nourriture sur le temps de vigilance qui est plus faible en groupe comme pour les autres espèces. Cependant le découvreur se garde bien d'appeler les autres si la source n'est pas partageable. On peut le vérifier très facilement en jetant des morceaux de pain. Pour la même quantité on peut donner un seul morceau ou de petits bouts. Le premier moineau recrutera plus facilement dans le second cas.

Figure 16. Taux de « chirrup » en fonction de la distance du prédateur (un humain) et du couvert (Alcock p. 203)



3. La colonialité chez l'hirondelle des falaises

Dans le Nebraska, cette hirondelle (hirondelle à front blanc, *cliff swallow*, *Hirundo pyrrhonotai*) vit en colonies de taille très variable, de 1 à 3 000 individus. Elles font des nids en boue sur les falaises ou contre les constructions humaines comme les ponts. Elles sont insectivores comme toutes les hirondelles, exploitant un patch pendant 25 min, ensuite elles passent à un autre patch. On a retrouvé la situation de centre d'information, en effet les hirondelles qui partent de la colonie sont souvent suivies par d'autres. Un oiseau qui a trouvé un bon site ne suivra un autre à sa sortie suivante que dans 17% des cas, alors que s'il a été infructueux il sera suiveur dans 75% des cas (Brown 1988). Dans ce cas, la colonialité permet l'exploitation de

sources de nourriture éphémères.

En contre partie la colonialité a un coût, le parasitisme (Brown & Brown 1986). Certaines femelles peuvent en effet pondre dans le nid d'une autre femelle, il s'agit de parasitisme intraspécifique. Un autre danger est le risque de transmission des parasites. Les oisillons sont souvent attaqués par une punaise ectoparasite *Oeciacus vicarius* suceuse de sang. Cette punaise passe la totalité de son temps dans le nid, elle se disperse en s'accrochant à un adulte pour tenter de changer de nid. Les colonies les plus grandes sont plus parasitées et la croissance des jeunes est ralentie. À 10 jours, en absence de punaises le jeune pèse de 20 à 25 grammes, avec 2 punaises ou plus il pèse moins de 20 grammes, ce qui réduit d'autant son taux de survie, la mortalité pouvant atteindre 50% chez les animaux les plus atteints. Brown a tué les punaises avec fumigation d'un insecticide. Dans les nids où le parasite a été éliminé, les oisillons à 10 jours étaient de 3,4 grammes plus lourds (soit 15%, ce qui est considérable).

Comment ces bénéfices (foraging plus efficace) et ces coûts se balancent-ils ? En fait, les avantages et les inconvénients semblent se neutraliser. Brown a trouvé que dans les nids fumigés les poussins ont cru plus vite (toujours à 10 jours) dans les plus grandes colonies. (1,5 gramme pour une colonie de 400 individus par rapport à une colonie de 10). Dans les colonies non fumigées, ce bénéfice du groupe disparaît. Cela signifie que les coûts et bénéfices s'annulent. Il faudrait prendre en compte d'autres facteurs comme le parasitisme intraspécifique qui a été décrit dans cette espèce. On n'a pas non plus mesuré le taux de survie des jeunes.

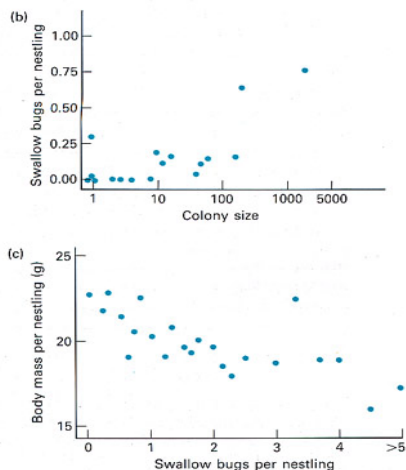


Figure 17. En haut poussins de 10 jours parasité ou non. (b) nombre de punaises par jeune en fonction de la taille de la colonie (c) poids des jeunes en fonction du nombre de punaises. IBE Fig . 6.9, p. 137

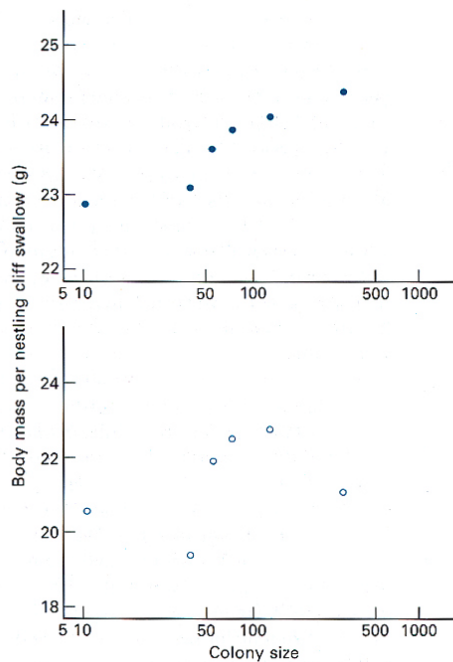


Figure 18. Les jeunes d'hirondelle des falaises croissent plus vite dans les colonies les plus grandes qui ont subi une fumigation. En absence de fumigation, la croissance n'est pas corrélée. IBE fig. 6.10, p. 139.

On peut se poser la question de la taille de groupe optimale, mais en fait, il n'y a pas de solution unique et il est difficile de combiner les avantages et inconvénients en un modèle unique. Les groupes sont constitués d'individus différents et hétérogènes, celui qui est dominant ou se place au centre va tirer un bénéfice important, le dominé ou le périphérique sera tenté de chercher ailleurs. Donc il n'y a pas de taille de groupe idéale, on l'a vu pour l'hirondelle des falaises.

3) La hiérarchie dans les groupes sociaux

Le rôle des relations de dominance dans la mise en place des groupes sociaux est très controversé. Ce phénomène a été étudié dans les années 1920 sur les poules. Certaines poules jouissent en effet de droits particuliers pour l'accès à la nourriture, elles se nourrissent les premières, et repoussent les autres avec des coups de bec. Cette hiérarchie est linéaire (*pecking order*) : A domine toutes les autres, B toutes les autres sauf A, etc (Desor, Fig. 5-8, p. 104). Cette hiérarchie peut mettre un certain temps à s'installer. Dans un groupe de coqs, il faut compter entre de 7 mois à un an.

Figure 19. Développement des relations hiérarchiques dans un groupe de coqs *gallus gallus*. (Desor, Fig. 5-8, p. 104, voir aussi Campan & Scapini Fig. 9-16, p. 553)

Dans une troupe de babouins, en enclos, on observe une hiérarchie à peu près linéaire.

Figure 20. Hiérarchie de dominance dans un groupe de babouins (*Papio papio*) en enclos (Campan & Scapini Fig. 9-15, p. 552)

Divers types de hiérarchie

Souvent la hiérarchie n'est pas linéaire comme chez les poules, mais il existe souvent des relations triangulaires (A bat B, B bat C, mais C bat A). Un despote peut dominer tous les autres. C'est le cas des souris. Chez les guêpes, les femelles s'associent au printemps pour fonder une colonie, l'une d'entre elles devient dominante et agresse les autres, elle va manger leurs oeufs. La dominante devient reine et les autres des ouvrières. Chez les biches, les éléphantés, la troupe est conduite par une femelle âgée expérimentée.

Chez les babouins, c'est en général le mâle le plus fort qui est le leader, mais des coalitions de mâles dominants peuvent se former. Il existe aussi des alliances, par exemple chez les chimpanzés.

Chez certaines fourmis primitives ponérines, il n'y a plus de reine différenciée morphologiquement, il n'y a que des ouvrières qui peuvent être fécondées, une ouvrière fécondée devient alors la reine unique ou gamergate. Elle marque son statut d'individu alpha par des rituels de dominance spectaculaires. Chez *Dinoponera quadriceps*, l'alpha a une signature chimique particulière, elle possède sur sa cuticule une substance (un hydrocarbure, le 9-hentriacontène, pic 40 sur le chromatogramme) qui indique son statut de reine et évite les agressions. Si une ouvrière remplace la reine, elle doit se battre pour changer de statut et acquiert progressivement le signal chimique.

Hiérarchie et dominance : dans une interaction hiérarchique, les relations sont asymétriques. Le dominant initie les agressions, le dominé les reçoit ou initie les comportements de soumission. Cette relation nécessite un apprentissage, les animaux se connaissent et ont le souvenir de leur rencontres passées. La dominance n'est donc pas synonyme d'agression, le dominant n'ayant pas besoin d'exprimer une agression pour marquer son statut. Cela explique pourquoi certaines relations de maintiennent alors que le dominant a perdu sa force physique ; on parle alors de « prestige ». Chez les fourmis ponérines citées plus haut, il n'y a pas cette inertie ; dès que la fertilité de la reine décroît, elle ne fabrique plus suffisamment de phéromone et les combats s'engagent pour la remplacer. On dit que le signal chimique est honnête, il indique clairement le statut sans possibilité de tricherie.

Il existe deux modèles de mise en place des relations hiérarchiques : le modèle des tournois et le modèle corrélationnel. Dans le premier modèle, chaque individu se compare à tous les autres successivement, mais ce n'est évidemment pas ce qui se passe dans la nature. Le modèle corrélationnel recherche les corrélations entre des caractéristiques individuelles (taille...) et la position dans la hiérarchie. Ce modèle ne propose pas de mécanismes.

Les avantages à être dominant ou dominé

Évidemment, le premier avantage est l'accès privilégié à la nourriture et / ou aux partenaires sexuels, avec les conséquences sur la fitness. Cela entraîne une inégalité dans la reproduction, appelée biais reproducteur (*reproductive skew*). Comment s'exerce cette dominance ? Il y a deux possibilités : 1) C'est le dominant qui exerce un contrôle direct (*dominant control model*) par exemple en empêchant l'accès aux femelles, ou comme chez le loup en empêchant les subordonnés de s'accoupler. Mais parfois, une véritable castration physiologique existe. L'exemple le plus connu est celui de la reine d'abeille qui secrète une phéromone royale inhibitrice de la ponte des ouvrières. Dans un groupe de marmousets (*Callithrix jacchus*) ou de campagnols des prairies (*Microtus ochrogaster*), les jeunes femelles restent avec les parents, mais ne se reproduisent pas, elles ont leur système hormonal inhibé par l'odeur de la mère, odeur produite par une glande située autour de l'orifice génital chez la marmouset. Si on les isole, très vite elles vont présenter un oestrus. 2) Dans d'autres cas, les dominés vont « volontairement » s'abstenir de se reproduire au bénéfice du groupe (*self restrained model*). En présence de la reine, les femelles de rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber* et *Cryptomys damarensis*, une deuxième espèce de rat-taupe nu social) ont aussi leur système gonado-hypophysaire au repos et ne se reproduisent pas. Il en est de même chez le tamarin lion doré (*Leontopithecus rosalia*) où les femelles subordonnées ovulent, mais ne s'accouplent pas. Dans ce cas, il s'agit d'une castration psychosomatique, il n'y a pas de phéromone inhibitrice. C'est ainsi que l'on explique l'absence de ponte chez des fourmis où les ouvrières peuvent pondre des oeufs haploïdes (donnant des mâles), la reine n'a pas de phéromone inhibitrice mais son odeur indique son statut de pondeuse, les ouvrières alors se consacrent à l'élevage de leurs soeurs.

Le statut de dominé est préférable pour de nombreux animaux qui n'ont pratiquement aucune chance de se reproduire s'ils restent isolés, c'est le cas des primates. On parle de « best of the bad job ». Dans le cas des guêpes, les deux stratégies persistent, une femelle au printemps peut choisir de fonder seule ou rejoindre un groupe où elle risque d'être dominée, mais peut remplacer la reine si celle-ci vient à mourir.

4) Les divers niveaux de vie sociale

De l'individu qui vit en solitaire à la société la plus élaborée comme les fourmis légionnaires où l'individu isolé ne peut survivre plus de quelques heures, on a tous les degrés possibles (voir Aron & Passera chap. 3).

1. Le grégarisme

Ils sont régis par une simple interattraction qui leur permet de se regrouper, indépendamment de tout comportement sexuel ou parental. Elle est liée à l'hétérogénéité é du milieu, par exemple un point d'eau, un site pour dormir (dortoir). C'est le cas des blattes, des scolytes, des coccinelles, de punaises *Pyrrhocoris* (gendarmes), des groupes de sommeil des mâles d'*Halictes*, des groupes de migration des monarches ou oiseaux, des bancs de poissons, etc... Une hiérarchie

de dominance peut apparaître dans certains groupes comme les blattes *Leucophaea maderae*.

2. Le stade subsocial

Si de nombreuses espèces animales abandonnent leur progéniture, on voit apparaître au cours de l'évolution des comportements parentaux, premier stade vers la socialité. La femelle (parfois le mâle) ou le couple protègent les jeunes, souvent les nourrit, mais les abandonne quand ils arrivent à maturité. On y trouve des coléoptères nécrophages (bousiers), des scolytes tropicaux (qui coopèrent dans le creusement des galeries et l'élevage des jeunes – Jaisson Fig. 3.10), les forficules, des araignées, des punaises, les ancêtres des termites (une blatte du genre *Cryptocercus*), des acariens (pou des bambous, haploïdes où le mâle défend le nid familial - Jaisson Fig. 3.9), de nombreuses espèces de thrips, certains crapauds ou poissons. C'est évidemment le cas des oiseaux et mammifères.

3. Le stade colonial

C'est quand des individus partagent un même habitat, mais sans coopérer, par exemple des scolytes, certaines guêpes et abeilles, les chenilles processionnaires du pin ; de nombreux oiseaux.

4. Le stade communal

On atteint le stade communal lorsque les individus coopèrent dans les soins aux jeunes, par exemple pour établir un nid, mais sans spécialisation. C'est le cas des nécrophores, de certaines guêpes.

Si une division des rôles entre les femelles fondatrices apparaît, on parle de semisocialité, comme chez des guêpes ou des abeilles primitives où certaines femelles vont approvisionner le nid et d'autres seront plutôt gardiennes.

5. Le continuum vers l'eusocialité

L'eusocialité est le mode de vie sociale le plus élaboré. Selon Michener (1969) et Wilson (1975), il faut remplir trois conditions : 1) une coopération dans les soins aux jeunes ; 2) le chevauchement d'au moins deux générations, les jeunes assistant leurs parents ; 3) l'existence d'individus spécialisés dans la reproduction aboutissant à une division du travail ou polyéthisme avec des individus plus ou moins stériles.

Selon Sherman et coll (1995), cette définition de l'eusocialité est trop restrictive. En effet, chez les mammifères, on trouve des degrés divers de spécialisation dans la reproduction. Seront eusociaux tous les animaux qui coopèrent. On a un continuum qui varie de 0 à 1, depuis les espèces primitivement eusociales où tout le monde peut se reproduire, jusqu'aux espèces hautement eusociales où seuls certains individus se reproduisent. L'existence de castes physiologiques spécialisées dans la reproduction n'existe que chez les insectes sociaux et deux espèces de rat-taupes. Sherman et coll. distinguent 4 niveaux dans le continuum vers l'eusocialité : deux niveaux d'espèces primitivement eusociales (cooperative breeders) 1) la coopération sans biais reproductif, tous les individus se reproduisent de manière égalitaire ; 2) un biais apparaît, mais les non reproducteurs ont une grande probabilité de se reproduire à leur tour par la suite. On trouve ici toutes les espèces où les jeunes

restent au nid comme aides à la reproduction (*helpers*), mais c'est un stade de développement ; et des espèces hautement eusociales : 3) le biais reproductif est encore plus marqué, les individus non reproducteurs ont une probabilité faible de se reproduire, cela reste rare mais ils en ont les capacités ; 4) le biais reproductif est absolu, seuls certains individus se reproduisent.

Tableau 1. Les divers degrés de socialité

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1) reproduction communautaire (biais reproductif = 0), reproduction équiprobable | Hyène tachetée, lions, souris domestique, certains pics, campagnols, chiens de prairie, mangoustes, cratérope d'Arabie, pic des glands, diverses abeilles. |
| 2) biais reproductif peu marqué, tous les individus ont une chance de se reproduire | Nombreux oiseaux à helpers (certains geais, etc...), chacal doré, guêpes stenogastrines, abeilles xylocopes, araignées sociales |
| 3) biais reproductif très fort, les non reproducteurs ayant une chance très faible de se reproduire, mais en ont les capacités | Rat-taupes nus (2 espèces), mangoustes naines, lycans, loups, marmousets et tamarins (ouistitis), des campagnols, quelques halictes, guêpes primitives <i>Polistes</i> et <i>Ropalidia</i> , termites primitifs (avec sexués néoténiques), fourmis sans reines, bourdons (sociétés annuelles). |
| 4) biais reproductif absolu (=1), individus spécialisés dans la reproduction, les autres étant stériles et altruistes | Presque toutes les fourmis, abeilles (Apidae, mélipones et trigones), guêpes supérieures (<i>Vespa</i>), , termites supérieurs, crevettes marines (<i>Synalpheus</i>), certains pucerons et thrips (ex. <i>Oncothrips</i> d'Australie), des charançons d'Australie (<i>Austroplatypus</i>), guêpes polyembryonnaires avec larves soldats. Myxobactéries et amibes acrasiales (<i>Dictyostelium</i>). |

NB. Tous les termites et toutes les fourmis sont hautement eusociaux. Sur 10 000 espèces d'abeilles, seules 5% sont sociales.

L'eusocialité est hautement polyphylétique car elle est apparue dans des groupes très variés. Les facteurs favorisant l'eusocialité sont les suivants : l'interattraction, le comportement parental, l'existence d'un nid collectif. Ce dernier facteur semble déterminant. C'est ainsi que l'on trouve des crevettes eusociales dans les éponges des récifs coralliens. Dans des conditions particulièrement difficiles comme le désert où la végétation est rare, on trouve les seuls mammifères avec une caste reproductrice spécialisée, les rat-taupes nus. La reconnaissance de parentèle (*kin recognition*) est aussi un facteur prédisposant à l'eusocialité, en effet l'altruisme (et surtout l'altruisme reproductif) aura d'autant plus de chance de se maintenir que les individus seront apparentés (Théorie de la sélection de parentèle).

5) Les conflits dans les groupes sociaux

Malgré les avantages de la vie en groupe, la vie sociale n'est pas majoritaire... Les conditions écologiques n'exercent pas une pression suffisante, on a vu précédemment que les avantages et bénéfices peuvent changer selon les conditions et ainsi, la socialité est variable. Il existe aussi des conflits potentiels entre les individus d'un groupe, par exemple entre partenaires, que l'on va trouver chez les vertébrés. Chez les insectes sociaux, les conflits naissent en général de l'asymétrie génétique liée à l'haplodiploïdie.

a. Les conflits chez les vertébrés

La promiscuité augmente les risques de cocufiage pour le mâle, et pour la femelle le risque d'élever un poussin « parasite » d'une autre femelle. Il existe une autre source de conflit potentiel : les parents ont intérêt à sevrer leurs jeunes le plus tôt possible dès qu'ils sont assez forts pour envisager une autre reproduction, alors que les jeunes ont intérêt à rester le plus longtemps possible pour profiter de leurs parents.

Conflits entre parents et descendants

Trivers (1972) a élaboré la théorie de l'investissement parental. Il analyse l'investissement reproductif ou « reproductive effort » estimé par le temps et l'énergie utilisés par un animal pour se reproduire. Il distingue deux aspects :
- l'investissement sexuel ou « mating effort » (l'énergie consacrée à rechercher et conquérir un partenaire où à se battre pour éloigner des rivaux)
- et l'investissement parental ou « parental effort » (coût de l'élevage des jeunes). L'investissement parental inclut tout ce qui concerne les soins aux jeunes. Il correspond au bénéfice de chaque acte réalisé par un adulte au bénéfice de sa descendance qui va accroître les chances de survie de ces descendants, par rapport au coût pour la capacité à assurer une descendance ultérieure (y compris la baisse des chances de survie du parent et les risques encourus).

Selon la théorie de l'investissement parental de Trivers, les parents ont intérêt à arrêter au plus vite les soins aux jeunes pour avoir une meilleure chance de se reproduire ultérieurement. On peut donc s'attendre à voir des conflits entre les parents et les enfants pour le sevrage. C'est ce que chacun observe chez la chatte ou la chienne qui repousse des petits qui ne se laissent pas faire. Chez les singes (par exemple chez les babouins), il est fréquent d'observer des jeunes qui crient quand ils sont repoussés par leur mère. Cela peut durer des semaines, avec le risque d'attirer des prédateurs.

Trivers (1985) a présenté un modèle théorique de ce conflit en prenant en compte les coûts et bénéfices. Le bénéfice (b) est le succès reproductif des parents. Le coût (c) est la diminution du nombre de descendants plus tard, liée à l'investissement parental. Les parents doivent cesser l'élevage au plus tard lorsque le coût devient égal au bénéfice ($b / c = 1$, voir la courbe). L'intérêt des jeunes est évidemment différent et s'engage alors une période de conflit (en gris sur le graphique). La durée de cette période est estimée par Trivers en fonction du degré d'appareillement des jeunes envers les parents, qui est de 0,5. ; les jeunes cesseront leur quémante quand le rapport b / c sera de $1 / 2$. Si les jeunes n'ont pas le même père ou la même

mère, leur apparentement est de 0,25 ; le conflit durera plus longtemps jusqu'à un rapport b / c de 1 / 4.

Figure 21. Modèle théorique du conflit parents – enfants lors du sevrage (Aron & Passera Fig. 8.1, p. 270)

Le guêpier à front blanc (*Merops bullockoides*, *White-fronted bee-eater*) montre un exemple de ce conflit (Aron & Passera p. 271). Cet oiseau vit au Kenya en groupes de 2 à 17 individus nichant dans des falaises, il est connu pour le fait que les jeunes restent au nid pour aider les parents (assistant ou *helpers*), ce qui augmente leur succès reproductif (il passe de 0,5 pour un couple seul à 1 pour un couple avec assistants). Le fait de rester comme assistant n'est pas un choix délibéré de la part des jeunes, en effet quand la saison est bonne, le nombre d'assistants chute et la plupart des oiseaux forment un couple qui niche seul. En période de disette, les dominants harassent les subordonnés pour les empêcher de faire un nid et les obliger à rester au nid comme aides. De plus, les parents harassent leurs descendants directs pour les garder, ce qui est en accord avec la théorie de la sélection de parentèle. Ce sont d'ailleurs le plus souvent les pères qui harassent leurs fils (qui ont tendance à se disperser vite), pour ceux-ci la perte génétique est très faible s'ils restent pour aider à l'élevage de leurs frères et sœurs (Emlen & Wrege 1992).

Selon la théorie de l'investissement parental, on peut s'attendre à ce que des parents plus âgés consacrent plus de temps à leurs jeunes, en effet la probabilité qu'ils ont d'avoir encore une portée décroît avec l'âge. C'est ce que l'on observe chez le goéland de Californie (*Larus californicus*) où le temps consacré à l'élevage des jeunes augmente avec l'âge des parents (Pugesek 1981). On peut se demander si tout simplement aussi l'efficacité des parents ne décroîtrait pas avec l'âge, ce qui expliquerait qu'ils doivent consacrer plus de temps pour un même résultat ?

Figure 22. Investissement parental chez le goéland de Californie (Aron & Passera Fig. 8-2, p. 271)

Conflits entre partenaires

Le pic des glands (*acorn woodpecker*, *Melanerpes formicivorus*) de Californie est un oiseau qui vit en groupes coopératifs d'une quinzaine d'individus au maximum : 2 à 3 mâles et 2 à 4 femelles, avec les jeunes de l'année précédente (*helpers*). Il y a un nid commun, on observe que la ponte est souvent synchrone. Quelle peut être la pression de sélection qui explique cette nidification communautaire ? Le groupe est une solution forcée ici car il y a très peu de territoires vacants, le groupe occupe un territoire avec des greniers (jusqu'à 30 000 trous dans un chêne ou un pin) où sont stockées les graines pour l'hiver. Ces niches dans les arbres sont peu nombreuses et d'entretien lourd, et donc en général toujours occupées. Pourquoi la ponte synchrone ? Si une femelle pond seule, tous ses œufs seront détruits et mangés ou rejetés par les autres femelles du groupe. Cet ovocide est une fête, tout le monde y participe, y compris la mère de l'œuf ! Il y a donc une compétition entre les femelles, si elles pondent le même jour, elles arrêtent de rejeter les œufs et commencent à couvrir, probablement parce qu'elles ne sont pas capables de distinguer leurs œufs des œufs des autres femelles. En moyenne, un tiers des œufs sont quand même détruits, mais c'est au final le meilleur équilibre (Koenig et coll. 1984). En Arizona, les

conditions sont très difficiles, il n'y a que très peu d'arbres et ces mêmes oiseaux vivent solitaires. Ils doivent migrer en hiver qui est très froid.

Figure 23. Pic des glands. Grenier communautaire (IBE, Fig. 12.7, p. 313)

La souris domestique (*Mus musculus*) forme des groupes composés habituellement d'un mâle, d'une ou deux femelles et de leurs jeunes non sevrés. Le mâle ne participe pas à l'élevage des jeunes. La polygynie et l'élevage communautaire des jeunes permet une meilleure fitness, chaque femelle allaitant tous les petits. Il y a donc un conflit potentiel entre les femelles qui n'ont pas intérêt à élever des petits qui ne sont les leurs. On constate en effet qu'une femelle, avant de mettre bas, tue un ou deux petits issus de la première femelle. Cet infanticide est d'autant plus marqué que la femelle attend un plus grand nombre de petits. On peut s'attendre à ce que la femelle tue tous les petits de sa rivale... En fait, cela entraînerait un arrêt de la lactation chez l'autre, et donc le bénéfice d'une lactation communautaire. Au total, le succès reproductif des femelles est équilibré et supérieur à celui de conditions de monogynie.

Figure 24. Conflits chez la souris domestique. Aron & Passera, Fig. 8.3, p. 273

La mésange bleue (*Parus caeruleus*, *blue tit*) est un autre exemple de conflit entre parents (voir Aron & Passera, p. 272). Cet oiseau vit en couple monogame où chacun participe à l'élevage des jeunes. La femelle pond une dizaine d'œufs, un chaque jour. Elle semble choisir le début de l'incubation : elle peut commencer à couvrir dès le premier jour ou attendre la ponte du dernier œuf. Dans le premier cas, on a des oisillons de taille différente dans le nid, dans le second cas, il y a synchronisme dans l'éclosion et des oisillons de taille identique. Le premier cas est favorable au mâle qui nourrit préférentiellement les jeunes les plus gros, et dès que ceux-ci ont quitté le nid, il cesse l'approvisionnement. On a mesuré que cela augmente ses chances d'avoir une nouvelle portée l'année suivante. Cette situation n'est pas à l'avantage de la femelle qui doit assumer seule le nourrissage des derniers oisillons. À l'inverse, si la femelle patiente jusqu'à la fin de sa ponte, c'est à son avantage. Le mâle ne pourra pas quitter le nid avant le sevrage des jeunes puisqu'ils sont tous de même taille. La femelle investira moins dans la portée, et sa survie l'année suivante sera augmentée. On a donc un conflit entre les deux parents. La femelle a intérêt à ne pas démarrer l'incubation tout de suite pour deux raisons : garder le mâle le plus longtemps possible comme on vient de le voir, mais aussi profiter de la fin de la ponte pour obtenir des copulations extra-conjugales. On observe en effet que la fréquence des copulations hors couple augmente en fin de ponte, la femelle restant au nid pendant que le mâle cherche de la nourriture. Cela permet de comprendre pourquoi le mâle abandonne au plus vite le nid. En effet, en fin d'élevage il risque de nourrir des jeunes qui ne sont pas les siens (Slagsvold et coll. 1994). Nous avons donc dans ce cas deux pressions de sélection opposées, et les deux stratégies se maintiennent.

Conflits entre jeunes de même portée

On a vu en film que chez la mouette tridactyle, quand la nourriture vient à manquer, le poussin le plus fort commence à piquer ses frères et sœurs et finit même par en tuer un qui est rejeté hors du nid. On a mesuré chez le fou à pieds bleus des Galápagos (*Blue-footed booby*, *Sula nebouxi*) qu'en situation de disette, le poussin

dominant consomme la totalité de la nourriture et condamne ses congénères à mourir de faim. Si l'on offre plus de nourriture, le dominant accepte le partage avant d'être totalement repu, ce qui favorise également les apparentés. Il est possible de modéliser l'évolution d'un tel système (voir Aron & Passera p. 270).

Figure 25

Fou à pieds bleus des Galápagos.
<http://www.voirlemonde.com/galapagos/diaga017.htm>



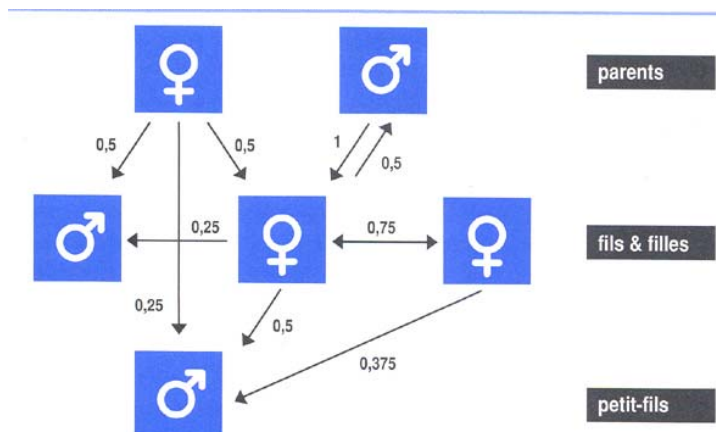
b. Les conflits chez les hyménoptères sociaux

Le déterminisme haplodiploïde de la reproduction sexuée chez ces insectes induit une asymétrie génétique entre les individus d'une même société (Figure 26). Cette asymétrie pourrait avoir été l'un des facteurs favorisant l'altruisme reproductif, en effet les ouvrières sont plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs filles et auraient donc intérêt à élever leurs sœurs. C'est la base fondamentale de la théorie de la sélection de parentèle de Hamilton (*kin selection*). À l'inverse, cette asymétrie est à l'origine de conflits d'intérêt génétique entre les individus d'une colonie.

- Conflits entre reines et ouvrières

Chez les hyménoptères sociaux, si la reine est monandre et les ouvrières stériles, l'intérêt génétique de la reine et celui des ouvrières n'est pas le même. En effet, la reine a un gain égal en élevant ses fils ou ses filles ailées ($r = 0,5$) et sa stratégie sera d'équilibrer le sex-ratio de sa descendance (1 : 1) en contrôlant le sex-ratio primaire de ses œufs qui seront fécondés ou non. Pour l'ouvrière, la situation est complètement différente, elle obtient un meilleur gain en élevant ses sœurs ($r = 0,75$) par rapport à ses frères ($r = 0,25$). La stratégie des ouvrières sera donc d'élever 3 sœurs pour un frère (3 : 1).

Figure 26. Coefficients de parenté chez les hyménoptères sociaux (Aron & Passera, Fig. 5.2)



On a donc une situation de conflit potentiel entre la reine et ses filles (Trivers et Hare 1976). Or ce sont les ouvrières qui élèvent le couvain, on peut donc s'attendre à ce qu'elles gagnent ce conflit, par exemple en détruisant une partie des œufs ou larves mâles pondus par la reine, c'est-à-dire modifier le sex-ratio secondaire. Cela suppose que les ouvrières sont capables de différencier les œufs ou petites larves mâles ou femelles. De nombreux travaux (par ex. Nonacs 1986) confirment les prévisions de Trivers et Hare, il existe bien un biais en faveur de la production de femelles ailées, même si l'on observe des variations considérables entre espèces et à l'intérieur d'une même espèce. Il faut prendre en compte éventuellement le poids différent selon le sexe, par exemple si les femelles sont plus grosses que les mâles, on calculera l'investissement en fonction du poids sec produit.

Figure 27. Œufs de la fourmi d'Argentine. À gauche, œufs mâles cannibalisés par les ouvrières (Photo, Aron & Passera)



On observe cependant que des espèces comme *Lasius niger* (la petite fourmi noire des jardins) ont tendance à produire soit des mâles soit des femelles selon les colonies (*split sex-ratio*). Cela se comprend si on tient compte que la reine peut être fécondée plusieurs fois (polyandrie). Dans les colonies monoandres, $r = 0,7$ entre les ouvrières, on est dans la situation classique, les ouvrières imposent leur choix et il y a production privilégiée de femelles. En situation de polyandrie, la corrélation génétique diminue progressivement de 0,75 à 0,25 lorsqu'il y a une vingtaine d'accouplements, c'est-à-dire que les ouvrières sont presque toutes de demi-sœurs. Dans ce cas, l'intérêt génétique des ouvrières et celui de la reine convergent depuis un sex-ratio de 1 : 3 vers 1 : 1 et la production est équilibrée au niveau de la population, même si certaines colonies se spécialisent.

Figure 28. Effets du nombre d'accouplements sur la corrélation génétique entre ouvrières d'hyménoptères d'une même colonie en fonction du nombre d'accouplements de la reine (Aron & Passera, Fig. 5.3). $r = \frac{1}{4} + \frac{1}{2^k}$, où k = nombre d'accouplements.

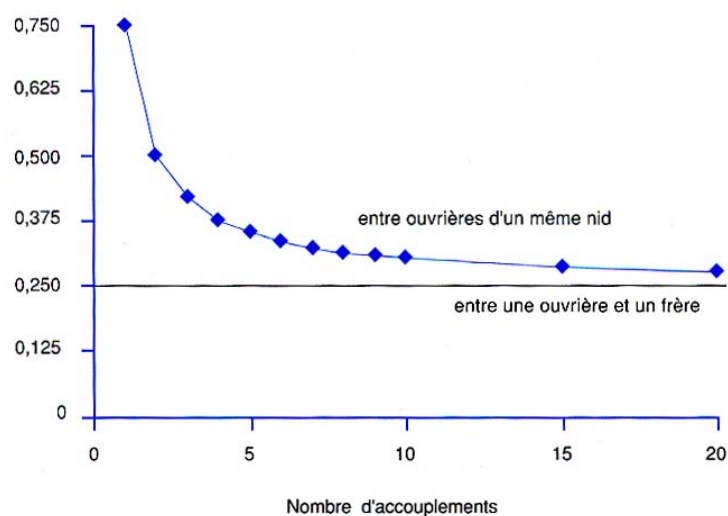
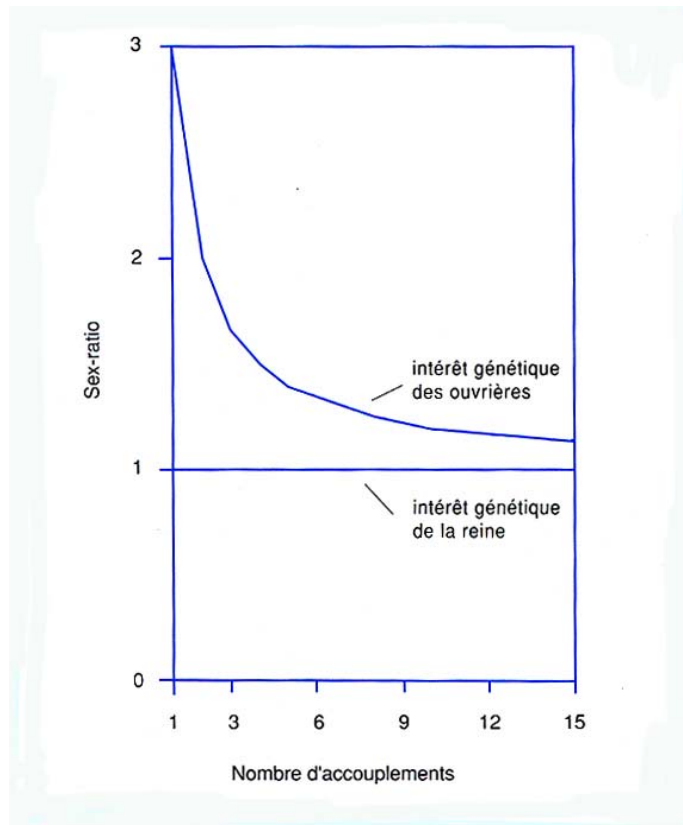


Figure 29. Sex-ratio optimal et nombre d'accouplements chez les hyménoptères en fonction du nombre d'accouplements de la reine (Aron & Passera Fig. 5.4)



Les ouvrières gagnent-elles toujours le conflit envers la reine ?

Chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, les colonies monogynes sont spécialisées dans la production soit de mâles, soit de femelles. Au niveau de la population, l'investissement en femelles est de 0,6, à mi-distance entre un contrôle royal (0,5) et un contrôle ouvrières (0,75). Les ouvrières sont capables de reconnaître et d'éliminer les larves mâles. On a échangé des reines entre colonies produisant des femelles et colonies produisant des mâles, et au bout de quelques semaines la production de sexués s'est inversée. Les colonies produisant des femelles se sont mises à produire des mâles et inversement (Figure 30). Les auteurs de ce travail ont découvert que c'est la reine qui produit plus ou moins d'œufs haploïdes pour influencer le choix des ouvrières. Pour forcer les ouvrières à élever plus de mâles, la reine va pondre jusqu'à 50% d'œufs mâles. Dans cette espèce, la reine contrôle donc partiellement le sex-ratio de sa descendance.

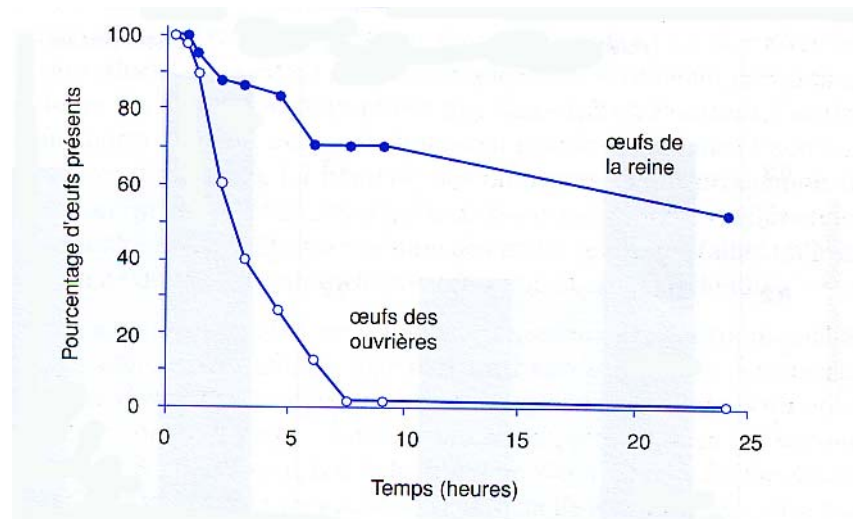
Figure 30. Proportion de sexués mâles après échange de reines entre colonies produisant des sexués de type différent (Passera et Aron Fig. 4) d'après

- **Conflits entre ouvrières**

Certaines ouvrières ne sont pas complètement stériles et peuvent pondre des œufs parthénogénétiques. Dans un système polyandre, la parenté génétique entre ouvrières chute très vite de 0,75 à 0,25 (voir la formule plus haut), de même entre l'ouvrière et ses neveux r chute de 0,375 à 0,125. Cependant r ne varie pas entre

l'ouvrière et ses fils (0,5) ou ses frères (0,25). Dans un tel système, les ouvrières ont donc intérêt à pondre leurs œufs haploïdes ou à élever leurs frères, mais pas leurs neveux ! Cela entraîne un conflit entre ouvrières qui vont contrôler mutuellement leur ponte en détruisant le couvain pondu par les autres ouvrières. Cela a été vérifié chez l'abeille où la reine est très polyandre: si l'on introduit dans une ruche des œufs d'ouvrières ils sont rapidement détruits. On appelle ce phénomène la police des ouvrières (*worker policing*). Ce phénomène existe-t-il dans la ruche ? Environ 10% des œufs mâles sont pondus par les ouvrières mais seulement 0,1% arrivent à maturité, cela correspond malgré tout à 10% de la production des mâles, ce qui est considérable.

Figure 31. Police des ouvrières chez l'abeille (Aron & Passera Fig. 8.4)



Comment sont reconnus les œufs ? Les œufs de la reine sont protégés par une phéromone, dont l'origine reste discutée, mais qui les protège contre le cannibalisme des ouvrières.

Les abeilles anarchistes. En 1994, on a découvert en Australie des ruches avec de très nombreux mâles. Par des analyses génétiques, il s'est avéré que les mâles de ces ruches provenaient d'un mâle mutant sur trois loci *microstaellites*, qui a donné naissance à des ouvrières pondant des œufs non détruits par les autres ouvrières. Ces œufs échappent donc à la police des ouvrières, d'où le nom de mâles anarchistes. Ce comportement pourrait se répandre rapidement dans les ruchers car la fitness de ces ouvrières est supérieure à la normale, ce qui serait une catastrophe pour les apiculteurs qui se retrouvent avec des ruches bourdonneuses.

Conclusions

Les conflits décrits chez les vertébrés ou les insectes sociaux sont liés au fait que tout individu cherche à maximiser sa fitness. Ils sont le revers de la médaille, des avantages de la socialité. Dans les situations clonales, le coefficient de parenté est de 1, il n'y a plus de conflit ! C'est le cas de la fourmi *Pristomyrmex pungens* qui se reproduit uniquement par parthénogenèse thélytoque, et qui a aussi comme les ponérines sans reine perdu cette caste. Toutes les ouvrières sont reproductrices (au moins tant qu'elles sont jeunes) et il n'y a pas de dominance entre elles, la colonie fonctionne sans conflits apparents.

Glossaire (incomplet !)

Troupe d'individus égoïstes (*Selfish herd*). Troupe d'individus dont les membres utilisent les autres pour se protéger contre les prédateurs.

Comportement de houspillage (*Mobbing behaviour*). Comportement qui consiste à s'approcher près du prédateur pour le harasser et le faire fuir.

Effet de dilution (*Dilution effect*). Effet du nombre d'individus dans un groupe, qui assure une sauvegarde en dépassant les capacités de capture du prédateur.

Manuels

- Didier Desor (1999) - Le comportement social des animaux. Presses Université de Grenoble. Chapitre 7 : Des avantages et des inconvénients de la vie en groupe.
- John Alcock (2001) - Animal Behavior. An evolutionary approach. 7ème édition, Sinauer.
- Krebs John R. et Davies Nicholas B. (1993) - *An Introduction to Behavioural Ecology*, 3^{ème} édition, Blackwell Scientific Publications. [1 ex BU SCI 591.5KRE].
- Aron Serge et Passera Luc (2000) – Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale, DeBoeck Université.
- Campan Raymond et Scapini Felicita (2002) – Éthologie. Approche systémique du comportement, DeBoeck Université. [591.5 CAM, SCI-PHA + 1 ex en Lettres 591.5 CAM, BU-LET].
- McFarland David (2001) – Le comportement animal. Psychobiologie, Éthologie et Évolution. DeBoeck. [2 ex SCI-PHA 591.5 MCF].
- Jaisson Pierre (1993). La fourmi et le sociobiologiste. Odile Jacob.
- Wyatt Tristram D. (2003). Pheromones and animal behaviour. Cambridge University Press.

Références

1. Terhune, J.M. and S.W. Brillant, Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Animal Behaviour*, 1996. **51**: p. 757-763.
2. Werber, B., *Les fourmis*. 1991: Albin Michel (Livre de Poche).
3. Pavey, C.R. and A.K. Smyth, Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls, *Ninox strepera*. *Animal Behaviour*, 1998. **55**: p. 313-318.
4. Whitfield, J., Fly-by-fly birds confound conservation. *Nature Science Update*, 2002.
5. Monnin, T., et al., Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*, 2002. **419**: p. 61-64.