

CHAPITRE I. INTRODUCTION A L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

« L'écologie comportementale, une approche évolutive du comportement animal »

L'étude du comportement animal est d'actualité. Il est important de connaître le comportement des insectes nuisibles pour les contrôler, de connaître les routes des migrateurs comme les baleines, les tortues ou les oiseaux menacés pour établir des sanctuaires pour les protéger de l'extinction. Les études récentes sur le comportement ont révélé bien des surprises fascinantes ; par exemple que la fauvette des Seychelles est capable de contrôler le sexe de ses œufs (donc le sex-ratio) pour avoir plutôt des filles quand c'est avantageux selon les conditions écologiques. Le contrôle du sex-ratio constitue une adaptation à des conditions locales. Plusieurs de ces aspects seront développés dans le cours d'écologie comportementale.

1. Questions sur le comportement

En éthologie classique on connaît les quatre questions de Niko Tinbergen (1963) : fonctions, mécanismes, ontogenèse et phylogenèse des comportements. On prendra l'exemple des oiseaux, pourquoi chantent-ils au printemps ? On peut répondre de plusieurs manières

1) en termes de valeur de survie ou de fonction : les oiseaux chantent au printemps pour attirer les femelles afin de se reproduire et parce qu'au printemps les chances de survie des jeunes sont plus fortes. C'est conforme au principe de la sélection naturelle qui favorise les individus ayant le meilleur succès reproductif (Fitness). Les animaux s'accouplent pour transmettre leurs gènes. Certains facteurs seront favorisés par la sélection naturelle, on parlera de causes ultimes ou distales (*ultimate factors*). C'est une **optique résolument évolutive**.

Remarque : *Les causes distales désignent les mécanismes qui, au cours de l'histoire évolutive d'une espèce animale donnée, ont sélectionné l'apparition de tel ou tel comportement dans le répertoire comportemental de l'espèce en question. Les causes proximales désignent les raisons qui font que dans un contexte particulier, tel animal va se comporter de telle ou telle façon.*

Autre exemple : la mouette rieuse (*Black-headed gull, Larus ridibundus*), étudié par Tinbergen, qui retire les coquilles d'œufs du nid 1h après l'éclosion des poussins. Ce comportement a pu être sélectionné car les oiseaux qui présentaient ce comportement

perdaient moins de poussins capturés par les prédateurs. Les coquilles peuvent en effet être un signal visuel facilitant le repérage du nid par des prédateurs comme les corbeaux. Pour montrer cet effet, Tinbergen a pour cela pris des œufs dans des nids et les a dispersés dans les dunes sur le sable, puis placé des coquilles à des distances variables. Les œufs situés à 15 cm de coquilles ont été enlevés par les corbeaux à 42% contre 21% pour ceux situés plus loin à 2 mètres (Tableau 1). Cela montre bien que les coquilles vides sont un signal qui permet aux prédateurs de localiser plus facilement les nids.

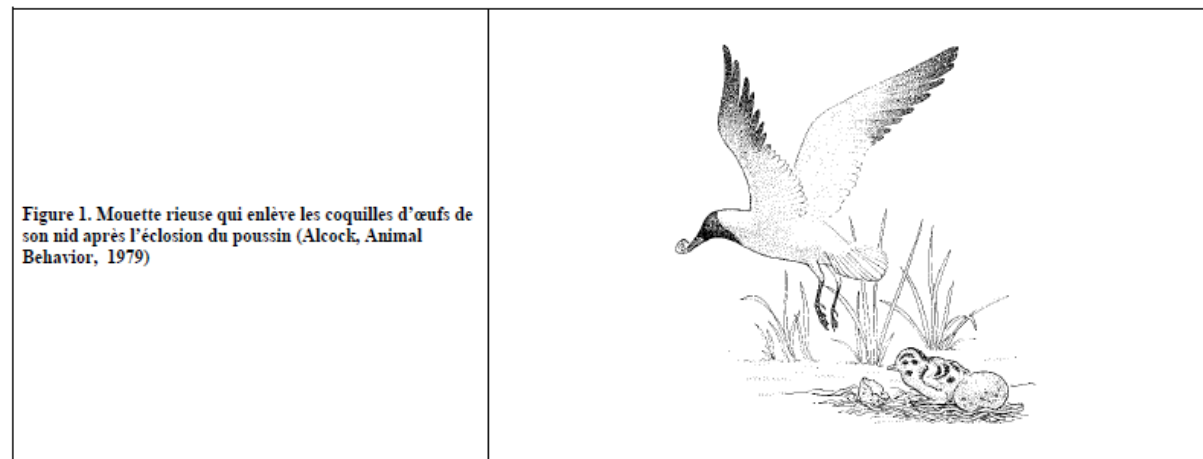


Tableau 1 : Effets de la proximité des coquilles d'œufs par rapport aux œufs sur la prédation par les corbeaux (Tinbergen 1963), d'après Alcock p. 10

Distance (cm)	Œufs enlevés par les corbeaux	Œufs non pris	% de prédation
15	63	87	42%
100	48	102	32%
200	32	118	21%

C'est ainsi que se mettent en place des stratégies de reproduction, de récolte de nourriture dont on peut voir si elles sont optimales pour l'espèce. Sont nées des théories comme « *l'optimal foraging* » qui consiste à penser que les stratégies développées par une espèce sont optimisées en fonction d'un coût et d'un bénéfice. Le comportement alimentaire doit apporter un gain énergétique net maximum (il faut faire le bilan de ce qui est dépensé et de l'apport, en prenant en compte aussi le coût lié au risque de la recherche) ; le choix d'un partenaire sexuel doit garantir la production de descendants sains.

L'écologie comportementale (*Behavioural Ecology*) est née de la volonté de mesurer l'efficacité du comportement (on parle de l'économie du comportement). On prendra comme

exemple la vie en groupe. Est-ce que la vie en groupe contribue à la survie de l'individu ? Cette question devra être pensée aussi en termes écologiques : type de nourriture consommée, ennemis, besoins pour la nidification, etc. Les pressions écologiques vont favoriser (donc sélectionner) ou pénaliser la vie en groupe. Les études du choix du partenaire, du foraging, du mode de vie et autres décisions comportementales vont dépendre des conditions écologiques et vont donc avoir des retombées sur la biologie des populations.

Exemple récent : les lycaons (*Lycaon pictus*, hunting dog) qui vivent en meutes organisées complexes disparaissent du continent africain rapidement. On vient de montrer que leur survie est liée à la taille de la meute. Dans les groupes trop petits, tous les adultes se consacrent à la chasse, laissant les petits sans garde, et la troupe dépérit peu à peu. Pour lutter contre leur raréfaction, il vaudra mieux réintroduire un grand groupe en une seule fois plutôt que des petits groupes.



Figure 2. *Lycaon pictus*

2) en termes de causalité : les oiseaux chantent au printemps parce que l'augmentation de la durée des jours produit des modifications hormonales, et parce que le flux d'air dans le syrinx produit des vibrations de la membrane. On a des réponses sur les facteurs externes et internes qui conduisent l'animal à chanter. On parlera de causes proximales (proximate factors). En résumé l'oiseau chante... parce qu'il est amoureux ! De nombreuses questions sont posées : quelle est la part de l'héritage des parents ? Quels sont les mécanismes sensoriels et les circuits nerveux concernés ? (neuroéthologie).

3) en termes de développement : les étourneaux ou les pinsons chantent parce qu'ils ont appris le chant de leurs parents au cours de leur ontogenèse comportementale ou éthogénèse (voir le cours de licence).

4) en termes d'histoire évolutive ou phylogénèse : comment le chant a évolué depuis les ancêtres des oiseaux actuels. On peut imaginer que les oiseaux primitifs avaient des sons simples, il est alors raisonnable de penser que les chants complexes des oiseaux ont évolué à partir de ces appels simples ancestraux.

Ces 4 questions peuvent se réduire à une dichotomie : mécanismes proximaux (causes immédiates) ou distaux (pressions évolutives) (Mayr 1961).

2. Ecologie comportementale

L'écologie comportementale (ou écoéthologie) a donc pour but l'étude de la contribution du comportement à la survie et au succès reproducteur en relation avec l'écologie de l'espèce. C'est une approche résolument évolutionniste.

Deux grands courants de la pensée scientifique se partagent le terrain de la comparaison des comportements entre l'homme et l'animal. L'un, émanant de la psychologie expérimentale humaine, des sciences cognitives et du béhaviorisme, a donné naissance à la psychologie comparée ; l'autre, provenant de l'éthologie, s'est scindé en deux approches, avec d'un côté l'éthologie cognitive, et de l'autre l'écologie comportementale.

L'écologie comportementale est une science jeune, le livre fondateur en est : « An Introduction to Behavioural Ecology » de John R. Krebs (Oxford) et Nicholas B. Davies (Cambridge) en 1981 (Behavioral Ecology en américain). Il s'accompagne d'une série « Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach » qui comporte maintenant plusieurs volumes. Ces livres sont de recueils de chapitres par divers auteurs et beaucoup plus difficiles. Depuis 1984 il y a un congrès international bisannuel de la « International Society of Behavioral Ecology ».

2.1. Développements récents de l'écologie comportementale

a) Théorie de la sélection de parentèle et l'altruisme

La sélection naturelle favorisant les individus ayant la meilleure fitness, on s'attend à ce que les comportements soient essentiellement de nature égoïste, au détriment du groupe. En réalité, on observe de nombreuses formes de coopération, qui permettent aux individus concernés d'augmenter leur succès reproductif. La coopération peut conduire à **l'altruisme**, un comportement qui augmente le succès reproducteur de celui qui en bénéficie, au détriment

de l'auteur. L'altruisme de reproduction constitue l'un des plus étonnants paradoxes de l'évolution. Darwin avait déjà noté que l'existence d'ouvrières stériles chez les insectes sociaux était en contradiction avec sa théorie de l'évolution. C'est Hamilton (1964, 1972) qui a proposé la théorie de **la sélection de parentèle** : l'altruisme sera sélectionné si le coût est compensé par l'augmentation de la fitness d'un apparenté. On parle alors de fitness indirecte. Au total, le succès reproductif est composé de deux éléments : le succès direct et le succès indirect par les apparentés, on parle de **succès reproductif total** (inclusive fitness). Cela a permis l'essor de l'écologie comportementale et de la biologie des sociétés animales ou sociobiologie. Notons ici que la sélection n'agit pas au niveau individuel, mais au niveau du groupe (donc de l'espèce).

Le coefficient de parenté génétique (r) mesure la probabilité qu'un gène, chez un individu, soit identique par descendance à celui de quelqu'un de sa famille. Cela signifie que r est la probabilité qu'un gène commun à deux individus descende d'un même ancêtre récent commun.

b) Sélection sexuelle

C'est un problème classique depuis Darwin qui a observé que certains traits des mâles étaient en réalité handicapants et devaient donc avoir une valeur sélective, comme on le verra dans le cours d'écologie comportementale. La compétition sexuelle peut prendre des formes insoupçonnées par Darwin, comme la compétition spermatique, véritable lutte entre spermatozoïdes des différents mâles fécondants.

De nombreux travaux sont réalisés actuellement sur les signaux sexuels et leur fiabilité. Est-ce que l'information est exacte ? On a par exemple découvert que les animaux utilisent des signaux indicateurs de résistance aux maladies et parasites. Ces signaux sont donc « **honnêtes** », mais la « **tromperie** » existe dans le règne animal...

c) Techniques moléculaires

La biologie moléculaire a explosé depuis les années 90... et a révolutionné des idées considérées comme sûres ! L'analyse des empreintes génétiques a permis de progresser considérablement dans l'étude des liens de parenté. Cela a révélé bien des surprises, par exemple chez les oiseaux monogames, qu'il va falloir rebaptiser... On calcule des taux de paternité hors couple (PHC) qui sont parfois surprenants car cela avait complètement échappé

aux observateurs avertis : 30% chez l'hirondelle rustique (Fig.3). Le divorce existe plus fréquemment qu'on ne le supposait.



Figure 3. *Hirondelle rustique (Hirundo rustica. Barn swallow)*

Il en est de même chez les mammifères « monogames » comme la marmotte où le taux de PHC atteint 20 à 30%. Ces taux sont parfois très surprenants comme dans le cas du carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*, Red-winged blackbird) (Fig.4) des grandes plaines agricoles du Middle-West américain. 45% des nids du carouge à épaulettes contiennent au moins un petit engendré par un autre mâle. Dans les années 70, les biologistes de la faune sauvage américains ont voulu limiter les populations de carouge à épaulettes car ces oiseaux causaient des dégâts aux cultures. Ils ont alors vasectomisé les mâles, mais à leur grande surprise, au moins 50% des œufs étaient malgré tout fécondés. Cela pouvait provenir de modifications de comportement des mâles stériles, qui pouvaient accroître la fréquence de leurs copulations extraterritoriales, mais ce n'était pas le cas. L'explication est venue en 1990 avec les analyses de paternité, qui ont révélé de nombreuses PHC et que ce phénomène était fréquent en situation normale.



Figure 4. *Carouge à épaulettes (Agelaius phoeniceus, Red-winged blackbird)*

d) Variations géographiques du comportement et perspective évolutionniste

L'approche traditionnelle de l'éthologie classique considérait que les comportements étaient typiques pour une espèce, en particulier le comportement reproducteur. Cependant, diverses recherches sur des taxons variés ont permis de découvrir que les variations de comportements basées sur des différences génétiques sont communes. Par exemple, chez les guppys (*Poecilia reticulata*, Guppy - pluriel guppies) divers phénotypes comportementaux sont apparus en fonction de la pression de prédation. On assiste à une spéciation sur une échelle de temps réduite.

L'écologie comportementale était centrée au début sur l'étude des fonctions, et se déplace vers les mécanismes. Par exemple la sélection sexuelle longtemps étudiée sous l'angle évolutif fait l'objet de recherches sur la perception des signaux. Les caractères sexuels secondaires, fondamentaux dans la sélection sexuelle dépendent des hormones mâles, elle-même liées à l'immunologie et à la résistance aux maladies.