

## CHAPITRE II. LE CHOIX DE L'HABITAT

Nous pouvons observer de nombreuses espèces animales dans notre environnement. Certaines espèces sont très spécialisées dans leur habitat, d'autres moins. 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.

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.

### 1. LA SÉLECTION DE L'HABITAT :

Certains habitats sont plus favorables que d'autres car ils offrent 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.

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** (*Parus major*) (Photo) qui 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 par le succès reproductif des couples qui y nidifie est plus élevé.



**Photo.** Mésange charbonnière (*Parus major*)

En réalité, la situation est toujours plus complexe. Les meilleurs habitats sont souvent les plus convoités, y compris par 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) (photo). Elle préfère nidifier dans les forêts de feuillus (habitat caducifolié) 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 par les plus âgés.



*Photo. Fauvette à tête noire (Sylvia atricapilla, Blackcap warbler)*

### **Exemple de choix de l'habitat : Le choix de l'essaim d'abeille**

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.

## 2. LA DISPERSION

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 ?**

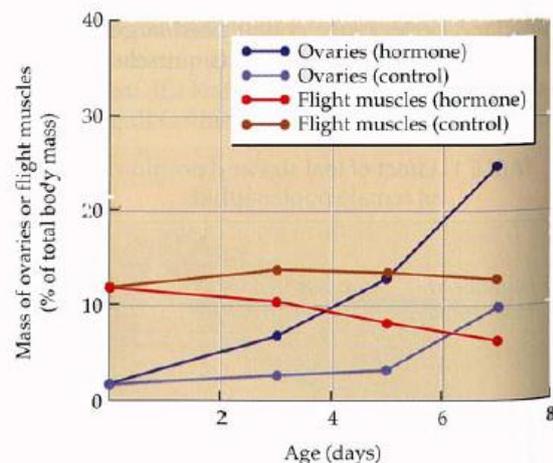
### 2.1. Un trade-off de la dispersion

Prenons l'exemple du 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). Les chercheurs ont prédit 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. Des femelles aptères on étaient produites expérimentalement 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.



**Photo.** Le grillon *Gryllus assimilis*

Figure ... 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).



## 2.2. L'existence de deux formes dispersante / sédentaire

Chez l'écureuil de Belding (*Spermophilous beldingi*, Belding's ground squirrel) 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.

**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.



**Photo.** Ecureuil de Belding (*Spermophilous beldingi*, Belding's ground squirrel)

## 3. LA MIGRATION

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.

### 3.1. Le coût de la migration

Un 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.

C'est ainsi que des stratégies qui réduisent le coût du voyage vont apparaître. Parmi elles nous avons celle adoptée par de nombreux oiseaux d'Europe du Nord. Par exemple **les cigognes**, qui 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.

### 3.2. 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.

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



*Photo. Le Merle noir*

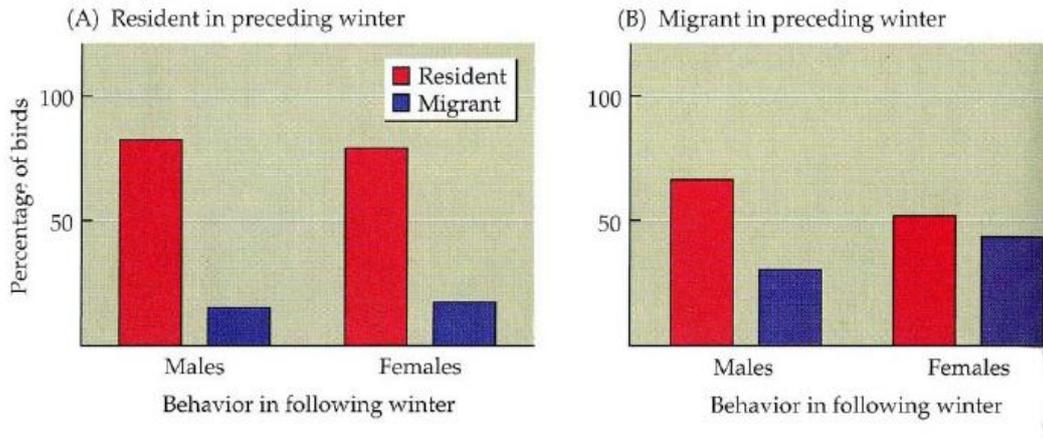


Figure Les variations de tactiques migratoires chez le merle européen. A. Les oiseaux qui étaient résidents l'hiver précédent tendent à le rester l'hiver suivant. B. Au contraire, les oiseaux qui étaient migrants l'hiver précédent peuvent changer de tactique et devenir résidents (fig. 18 p. 266 Alcock).

**Explication du schéma :** la figure A : tous les individus dont on parle dans cette figure étaient résidents (sédentaires) l'année précédente. Parmi tous ces individus, on remarque que majorité d'entre eux (mâles ou femelles) restent encore sédentaires cette année !! Quelques-uns tendent à migrer. Figure B : tous les individus dont on parle dans cette figure étaient migrants l'année précédente. Pour cette année, on remarque que plus de la moitié des mâles et des femelles tendent à se sédentariser.

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. Cependant, on ne connaît pas la fitness des deux types d'animaux.

Cette tendance à la sédentarité est observée ces dernières années en Algérie chez les hirondelles rustiques et les cigognes blanches.



Photos. Hirondelle rustique et Cigogne blanche

## 4. LA TERRITORIALITÉ

Nous avons examiné deux types de décisions que doit prendre un animal : le choix de l'habitat et le choix de changer d'habitat. Un nouveau problème apparaît : ***doit-il occuper un territoire et le défendre ou cohabiter avec les autres ?***

### 4.1. Territoire et domaine vital

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.

***Un territoire a pour fonctions*** de prendre des sources de nourriture suffisantes dans des zones connues, de faciliter le rapprochement sexuel et y limiter la compétition et d'avoir des chemins de fuite ou des caches connus.

Il existe plusieurs types de ***territoires classés selon leur fonction***. Cela peut être un ***territoire alimentaire*** ou un ***territoire de reproduction*** ou les deux en même temps. En période de reproduction, le territoire peut être mis en place uniquement pour une courte période de 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***. Il existe des territoires individuels (en général alimentaire), des territoires sexuels, des territoires de groupes (singes, rongeurs, oiseaux, ...) et un 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.

### 4.2. 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. La défense du territoire peut aboutir à une durée de vie plus courte.

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. 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%.



*Photo. Le lagopède d'Écosse (grouse)*

#### **4.3. 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 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). 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.

##### ***b. Territorialité et accès aux ressources***

Dans certains cas l'avantage de la territorialité dans l'accès aux ressources est évident et vient largement compenser le coût : le non territorial se nourrit très peu ! Par exemple chez le *Poisson chirurgien (Acanthurus sp.)* (Chasse en permanence 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), l'animal territorial se nourrit beaucoup mieux que le non territorial.

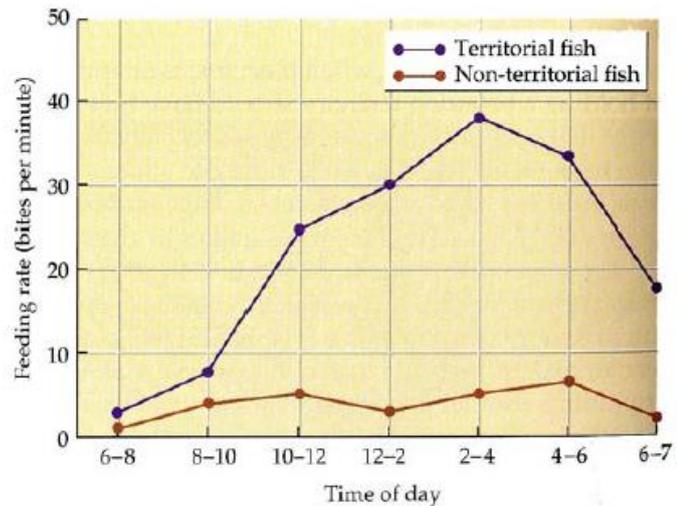


*Photo. Poisson chirurgien.*

Figure :

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).



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

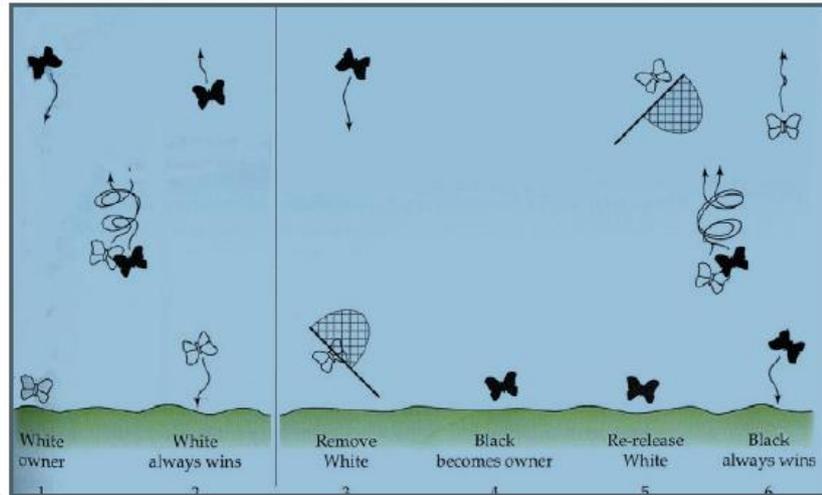
On a vu que les possesseurs d'un territoire sont gagnants en nourriture ou en reproduction. Donc un territoire avantageux doit être convoité et les prétendants prêts à investir beaucoup pour le conquérir, pourtant ce n'est pas souvent le cas : la plupart des conflits se terminent rapidement, parfois en quelques secondes, au bénéfice du propriétaire.

Plusieurs expériences ont été testées afin de répondre à ces interrogations. Par exemple, 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 féroceement en montant en spirale. Finalement l'ancien résident s'enfuit toujours. C'est donc le propriétaire qui est toujours gagnant.

Figure 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.