

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

Cours et Questions de réflexion

Étienne Danchin

Directeur de recherches au CNRS

Luc-Alain Giraldeau

Professeur à l'Université du Québec à Montréal

Frank Cézilly

Professeur à l'Université de Bourgogne

DUNOD

Illustration de couverture : Cerf bramant dans l'herbe jaune avec fond d'automne coloré,
Richmond Park Londres, Europe. © mzphoto11. Adobe Stock.

Nous avons fait tout ce qui était en notre pouvoir pour obtenir les autorisations
de reproduction nécessaires pour cet ouvrage.
Toute omission qui nous sera signalée se verra rectifiée dans la prochaine édition

© Dunod, 2005, 2012 pour le tirage corrigé,
2021 pour la nouvelle présentation
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
EAN : 9782100827381

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

*À toutes nos étudiantes et tous nos étudiants qui,
à travers leur curiosité intellectuelle
et leur intérêt pour l'écologie comportementale,
ont été notre première source de motivation
pour écrire cet ouvrage,
et à tous celles et ceux qui les suivront,
dans l'espoir de leur communiquer notre passion.*

Table des matières

Avant-propos. Les grands principes de la conception de l'ouvrage, É. DANCHIN, L.-A. GIRALDEAU et F. CÉZILLY	XIX	Le plan du livre	XXI
Les grands principes de la conception de l'ouvrage	XX	Remerciements	XXIII
		Les auteurs	XXV

PREMIÈRE PARTIE

Écologie comportementale : histoire, concepts et méthodes

Chapitre 1. Histoire de l'écologie comportementale, F. CÉZILLY	3	Chapitre 2. Concepts de base en écologie comportementale, É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU	27
1.1 Historique des sciences du comportement	3	2.1 Qu'est-ce que « l'écologie comportementale » ?	27
1.1.1 Les précurseurs	3	2.1.1 Une approche évolutionniste du comportement	27
a) Les origines lointaines	3	2.1.2 L'homogamie pour la taille chez les gammarès	28
b) Premiers développements de la physiologie sensorielle : vitalistes versus mécanistes	4	2.2 L'écologie comportementale : une approche évolutionniste	30
c) Les naturalistes	5	2.2.1 Qu'est-ce que l'évolution ?	30
1.1.2 L'apport du transformisme : de Lamarck à Darwin	7	2.2.2 La logique de l'évolution : information, réplicateurs et véhicules	32
a) Lamarck et le transformisme	7	a) L'évolution	32
b) L'œuvre de Darwin	8	b) Génotype et phénotype	32
c) Premières ébauches d'une approche évolutionniste du comportement	10	c) Des gènes...	32
1.1.3 L'approche behavioriste	11	d) ...aux avatars	32
1.1.4 L'approche cognitiviste	12	2.2.3 Phénotype, génotype et norme de réaction	33
1.2 L'éthologie	13	a) Hérité et héritabilité	33
1.2.1 Développement initial de l'éthologie : 1900-1935	14	b) Variance phénotypique et norme de réaction	35
1.2.2 Apogée de l'éthologie : 1935-1975	14	c) Variance phénotypique et plasticité phénotypique	36
1.2.3 Controverses et déclin de l'éthologie	18	d) Plasticité phénotypique et adaptation	37
1.3 L'avènement de l'écologie comportementale	20	2.2.4 Valeur sélective et aptitude phénotypique	38
1.3.1 La sociobiologie et ses origines	20	2.2.5 Évolution, sélection naturelle et adaptation	39
1.3.2 L'écologie comportementale	23	a) Qu'est-ce que la sélection naturelle ?	39
1.3.3 Statut actuel de la discipline et évolution des thèmes	24	b) Définition	39
Conclusion	25		
Lectures complémentaires	26		
Questions	26		

c) <i>Évolution, sélection naturelle et dérive génétique</i>	40	b) <i>... à l'origine de compromis...</i>	60
d) <i>Sélection et adaptation</i>	42	c) <i>... à étudier par des modèles</i>	60
2.2.6 Aptitude phénotypique inclusive	42	3.2.3 Optimisation en situation de fréquence-dépendance : la théorie des jeux	60
a) <i>Sélection de parentèle</i>	44	a) <i>La solution aux jeux évolutifs : la stratégie évolutivement stable</i>	62
b) <i>La règle d'Hamilton</i>	45	b) <i>Un exemple de SÉS : la sex-ratio</i>	63
2.3 La transmission culturelle des comportements : au-delà des gènes?	45	3.2.4 Un problème récurrent : l'estimation de l'aptitude phénotypique	63
2.3.1 Culture et transmission culturelle	46	a) <i>Comportement, aptitude phénotypique et démographie</i>	63
2.3.2 Évolution par mutation/sélection et évolution culturelle	46	b) <i>Devise de conversion et aptitude</i>	64
a) <i>Une héritabilité culturelle...</i>	47	c) <i>Quelle devise de conversion utiliser?</i>	64
b) <i>... par imitation, avec erreurs possibles...</i>	47	d) <i>Les outils et méthodes d'estimation de l'aptitude</i>	65
c) <i>... mais il existe des différences</i>	47	3.2.5 L'ingénierie phénotypique : un outil d'avenir?	65
d) <i>Ces deux formes d'évolution sont cependant couplées</i>	48	3.3 L'approche génétique	67
e) <i>Vers une définition de la culture adaptée aux questions évolutives</i>	48	3.3.1 Quelques limites de l'approche phénotypique	67
2.3.3 Importance et réalité de la transmission culturelle	49	3.3.2 Gènes et comportement : quelle relation?	68
Lectures complémentaires	50	a) <i>L'étude des différences entre populations</i>	69
Questions	50	b) <i>La sélection artificielle et l'apport de la génétique quantitative</i>	71
Chapitre 3. Stratégies de recherche en écologie comportementale		c) <i>L'apport des biotechnologies</i>	71
F. CÉZILLY, É. DANCHIN		3.4 L'approche comparative	72
et L.-A. GIRALDEAU	51	3.4.1 Méthodes qualitatives	72
3.1 Théories, principes, modèles et expériences	51	a) <i>Les lézards et les mammifères du désert du Chihuahuan</i>	72
3.1.1 La distinction entre théorie, principe et modèle en écologie comportementale	52	b) <i>Risques de prédation et enlèvement des coquilles d'œuf</i>	73
3.1.2 La démarche expérimentale	53	c) <i>Tisserins solitaires ou coloniaux</i>	73
a) <i>Les filets des hirondelles rustiques</i>	53	3.4.2 Méthodes quantitatives	74
b) <i>Ce sont les cigognes qui apportent les bébés</i>	53	a) <i>L'effet de la taille du corps : un problème d'allométrie</i>	74
c) <i>De retour chez les hirondelles rustiques</i>	55	b) <i>L'effet de la phylogénie</i>	76
d) <i>Les vertus et méthodes de l'expérimentation</i>	56	c) <i>Le problème des caractères ancestraux</i>	78
3.2 L'approche phénotypique	57	d) <i>Les grands types de méthodes quantitatives</i>	80
3.2.1 Le concept d'optimisation	57	e) <i>Forces et faiblesses de l'approche comparative</i>	83
a) <i>Aspects fonctionnels de la prise de décision : une approche « économétrique »</i>	57	Conclusion : complémentarité des différentes approches	85
b) <i>Optimisation et perfection</i>	58	Lectures complémentaires	86
3.2.2 Optimisation statique versus optimisation dynamique	59		
a) <i>Le temps et l'énergie, deux ressources limitées...</i>	59		

DEUXIÈME PARTIE

Grandir et choisir un habitat de vie pour exploiter les ressources

Chapitre 4. Développement du phénotype : l'approche physiologie évolutive,		4.1.2 Gènes et comportement	90
A. M. DUFTY et É. DANCHIN	89	4.1.3 Facteurs non génétiques	90
4.1 Introduction	89	4.1.4 Les hormones et leur régulation	92
4.1.1 Relation entre phénotype et génotype	89	a) <i>Transport d'hormones et cellules cibles</i>	92
		b) <i>Autres mécanismes de régulation</i>	95

4.1.5	Les effets du comportement sur les hormones	95	Chapitre 5. Stratégies d'approvisionnement solitaire, L.-A. GIRALDEAU	129	
4.1.6	Rôle du contexte en endocrinologie comportementale et adaptation	96	5.1	La notion de ressource	129
4.2	La différenciation sexuelle	99	5.2	L'approche de modélisation	130
4.2.1	Comment est déterminé le phénotype sexuel de la gonade?	99	5.3	Le modèle de sélection optimale des proies	130
a)	Déterminisme du sexe	99	5.3.1	Esquisse d'une analyse économique	131
b)	Caractères sexuels secondaires	102	5.3.2	Tests du modèle : deux exemples classiques	133
4.2.2	Comment émergent les comportements typiquement mâle et femelle?	104	a)	Les crabes et les moules	134
	<i>L'hypothèse organisationnelle/activationnelle</i>	104	b)	Les mésanges et le ténébrion	135
4.2.3	La plasticité phénotypique dans un sexe, ou comment l'environnement influence le phénotype	107	5.4	Le modèle d'exploitation optimale des parcelles	137
a)	Chez les lézards	107	5.4.1	Le modèle	137
b)	Chez les poissons	108	a)	Contraintes liées au modèle biologique	137
4.3	Effets environnementaux sur le développement du phénotype	108	b)	Contraintes liées aux formalisations mathématiques	137
4.3.1	Les effets maternels : un autre moyen de transmettre des informations sur l'état de l'environnement	110	5.4.2	Analyses du modèle des parcelles	138
a)	Effets maternels parmi les divers taxa	111	a)	Une analyse verbale	138
b)	Effets maternels et adaptation	112	b)	Une analyse géométrique	138
4.4	Les grandes transitions dans les stratégies biodémographiques	112	5.4.3	Tests du modèle d'exploitation optimale des parcelles	140
4.4.1	La première transition : la naissance	113	5.4.4	Et lorsque le modèle ne marche pas tout à fait?	141
4.4.2	L'émancipation	113	5.4.5	Un raffinement à propos de l'information	142
4.4.3	La dispersion de naissance : un processus condition-dépendant	113	a)	Comment sait-on qu'un animal échantillonne?	142
a)	L'importance de la condition corporelle	114	b)	L'ajout de considérations stochastiques	143
b)	Des interactions entre divers facteurs	114	5.4.6	Un raffinement de la devise de conversion : l'effet du risque	145
4.4.4	La migration	116	5.4.7	Une étude de la sensibilité au risque chez la musaraigne	146
a)	Une composante génétique	116	5.4.8	De l'approvisionnement solitaire...	147
b)	Une cascade de changements profonds	116	5.4.9	... à l'approvisionnement social	147
4.5	La plasticité phénotypique chez l'adulte	117	Résumé		147
4.5.1	Le chant des oiseaux	117	Lectures complémentaires		148
4.5.2	Les comportements de soins parentaux	119	Questions de réflexion		148
a)	Chez les mammifères	119	Chapitre 6. Approvisionnement social, L.-A. GIRALDEAU	149	
b)	Chez les oiseaux	120	6.1	Introduction	149
c)	Chez les poissons	122	6.1.1	Une approche distincte : la théorie évolutive des jeux	149
4.5.3	La réponse des corticosurrénales	123	6.2	Se joindre à un groupe : où et avec qui manger?	150
Conclusion et directions futures		125	6.2.1	Les effets néfastes du groupe	150
Deux grandes conclusions		125	a)	La compétition par exploitation	150
<i>L'état du phénotype est hautement condition-dépendant</i>		125	b)	La compétition par interférence	150
<i>Une grande stabilité des structures mais une grande plasticité des fonctions entre les espèces</i>		125	6.2.2	Les effets bénéfiques du groupe	151
Quel avenir pour la physiologie évolutive?		125	a)	La réduction des menaces de prédation	151
Lectures complémentaires		127	b)	Les avantages liés à l'exploitation des ressources	151
Question		127			

6.2.3	Où manger en situation d'économie dispersive?	152	c)	Contraintes liées aux caractéristiques de l'individu : interactions phénotype- environnement	179
a)	La distribution libre idéale	152	d)	Contraintes liées à l'environnement et aux congénères	181
b)	Interférence variable	157	7.3	Montrer l'existence d'un choix	181
6.2.4	Quand les autres sont avantageux	161	7.3.1	Étude des patterns de distribution : la « distribution libre idéale » et ses limites	181
a)	Taille de groupe attendue : groupe de taille optimale ou stable?	161	a)	Un concept théorique	182
b)	À bas le paradoxe du grégarisme	162	b)	Les limites et les points forts du concept de la DLI	182
6.3	La recherche des parcelles au sein de groupes	163	c)	Que peut-on réellement tirer de l'observation des patterns?	182
6.3.1	Le modèle de base : le partage d'information	163	7.3.2	L'étude du comportement d'échantillon- nage : la prospection	183
6.3.2	Le jeu producteur/chapardeur	163	7.3.3	L'étude des processus de choix	184
a)	Deux conséquences importantes de l'analyse des jeux et de la SÉS	165	a)	Des modèles...	184
b)	Combien de chapardeurs? Un test du modèle	165	b)	... des observations...	185
6.4	Exploitation sociale des parcelles	167	c)	... et des expériences	185
6.4.1	Présence d'information publique	167	7.4	Quelles sources d'information pour sélec- tionner son habitat?	185
6.4.2	Arrivée séquentielle de compétiteurs	168	7.4.1	Critères de choix directs et indirects	185
6.4.3	Arrivée simultanée des compétiteurs	168	a)	Critères directs	185
6.5	Le choix des proies en situation compétitive	169	b)	Critères indirects	185
Conclusion		169	7.4.2	Comparaison de stratégies basées sur différentes sources d'information	187
Lectures complémentaires		170	7.5	Quelles sources d'information sont effectivement utilisées?	189
Questions de réflexion		170	7.5.1	Contraintes sur les critères d'information	189
Chapitre 7. La sélection d'un lieu de reproduction, T. BOULINIER, M. MARIETTE et É. DANCHIN		171	7.5.2	Sources d'information déduites des patterns de distribution et de performance des individus	190
7.1	Introduction	171	7.5.3	L'utilisation de l'information publique	191
7.1.1	En quoi la sélection d'un lieu de repro- duction diffère de celle d'un lieu d'approvisionnement?	171	a)	La prospection a lieu dans la fenêtre temporelle favorable à l'estimation de la performance des congénères	191
7.1.2	Information personnelle ou information publique	172	b)	Des présupposés et prédictions sont soutenus par des corrélations...	192
7.1.3	L'importance de choisir un bon site de reproduction	172	c)	... et par des expérimentations	193
7.1.4	Habitats et parcelles	172	7.6	Conséquences de la sélection de l'habitat : la dynamique de la distribution des individus	195
7.1.5	Qu'entend-on réellement par choix?	172	7.6.1	Des stratégies individuelles générant différentes distributions	195
7.2	Des habitats variables dans l'espace et dans le temps : contexte pour la sélection de l'habitat	174	a)	Effet de régulation des populations	195
7.2.1	Hétérogénéité spatiale et prévisibilité temporelle, notion d'échelle	174	b)	Sélection de l'habitat et probabilité d'extinction locale	196
a)	Un problème d'échelle	174	c)	Sélection de l'habitat et évolution de la colonialité	196
b)	Quels facteurs sont-ils pertinents?	174	7.6.2	Sélection de l'habitat et biologie de la conservation	196
c)	Caractéristiques biologiques	175	a)	Des petites populations	196
d)	Caractéristiques sociales	176	b)	Des environnements modifiés de manière non naturelle	197
e)	Interactions entre facteurs (disposition spatiale, contraintes temporelles...)	177	c)	Des populations réintroduites	197
7.2.2	Contraintes sur la sélection de l'habitat – du modèle général au processus de choix	177			
a)	Contraintes liées aux caractéristiques de l'espèce	178			
b)	Contraintes liées aux traits d'histoire de vie	179			

Conclusion	197	<i>b) Mais la reconnaissance des apparentés devrait apparaître dans de nombreux autres contextes</i>	216
Lectures complémentaires	198		
Questions	198	8.2.4 La dispersion : un comportement omnibus pour de multiples causes	217
Chapitre 8. L'évolution de la dispersion, J. CLOBERT, M. DE FRAIPONT et É. DANCHIN	199		
8.1 Introduction	199	8.3 Composantes biodémographiques et comportements de dispersion	220
8.1.1 Mouvement dans le temps comme alternative au mouvement dans l'espace	199	8.4 Mécanismes de la dispersion	222
8.1.2 Mouvement dans le temps ou dans l'espace	199	8.4.1 L'importance des conditions	222
8.1.3 Qu'entend-on par dispersion ?	199	a) Des arguments empiriques	222
8.2 Causes de la dispersion	201	b) Des raisons théoriques : l'importance de la prévisibilité environnementale	224
8.2.1 Le rôle de la qualité de l'environnement physique	201	c) Le rôle des hormones	224
a) Deux grands types d'approche historique quelquefois contradictoires	203	8.5 Distance de dispersion, aptitude et dynamique des populations	227
b) Des modèles qui ignorent en fait la dimension comportementale	204	8.5.1 Distances et causes de la dispersion	228
8.2.2 Le rôle de l'environnement social	206	8.5.2 Aptitude des dispersants et des philopatriques	229
a) Distribution libre idéale et compétition intraspécifique	206	8.5.3 Dispersion, aptitude et dynamiques de population	230
b) Recherche de partenaire, compétition intra et intersexuelle et la dépression de consanguinité	212	Conclusion	230
8.2.3 Le rôle de l'environnement génétique. Interactions entre proches génétiques et évolution de la reconnaissance individuelle	215	Deux modèles conceptuels pour l'évolution de la dispersion	231
a) L'entraide devrait favoriser l'évolution de mécanismes de reconnaissance des proches génétiques	215	La dispersion une famille de comportements ?	231
		La dispersion de reproduction : un comportement peut-être moins complexe	231
		Compétition interspécifique, prédation et parasitisme et dispersion	232
		Lectures complémentaires	232
		Questions de réflexion	232

TROISIÈME PARTIE

Choisir un partenaire, les conflits sexuels

Chapitre 9. La sélection sexuelle : un autre processus évolutif É. DANCHIN et F. CÉZILLY	235	9.2.2 Sélection sexuelle et compétition	240
9.1 De Darwin à nos jours : historique des études sur la sélection sexuelle	236	a) L'anisogamie et ses conséquences	240
9.1.1 L'opposition entre Darwin et Wallace	236	b) Généralisation à la notion d'investissement	241
9.1.2 La contribution de Fisher	236	c) Les grands types de sélection sexuelle	242
9.1.3 La contribution de Lande	237	d) Armement ou ornement ?	243
9.1.4 Le principe du handicap	237	e) Dans quelle direction s'exerce la sélection intersexuelle ?	246
9.1.5 Le renouveau : la prédominance actuelle de la sélection sexuelle en écologie comportementale	239	9.2.3 Comment mesurer la sélection sexuelle ?	250
9.2 Les fondements du processus de sélection sexuelle	239	9.3 La sélection intrasexuelle	250
9.2.1 Relation entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle	239	9.3.1 Évolution du dimorphisme de taille	250
		a) Quelques aspects théoriques	250
		b) Études empiriques	252
		9.3.2 Évolution et conséquences du gardiennage précopulatoire	255

9.4 La sélection intersexuelle	256	9.7 Influences socioculturelles sur le processus de sélection sexuelle	285
9.4.1 Obtention de bénéfices directs	256	9.7.1 Influences directe et indirecte de l'environnement social	285
a) <i>Capacité d'insémination des mâles et fécondité des femelles</i>	256	9.7.2 Transmission culturelle des préférences sexuelles	287
b) <i>Protection et sécurité</i>	257	9.8 Sélection sexuelle et spéciation	288
c) <i>Accès aux ressources</i>	258	9.8.1 Mécanismes reliant la sélection sexuelle et la spéciation	288
d) <i>Soins parentaux</i>	259	a) <i>La divergence allopatrique</i>	288
9.4.2 Obtention de bénéfices indirects	260	b) <i>La divergence sympatrique</i>	289
a) <i>Le processus de Fisher-Lande</i>	260	9.8.2 La sélection sexuelle peut-elle favoriser la spéciation?	289
b) <i>Où commence et où s'arrête le processus d'emballlement?</i>	264	a) <i>La reconnaissance du partenaire : source d'isolement préreproducteur?... </i>	289
c) <i>Les tests du processus de Fisher-Lande</i>	266	b) <i>... ou bien l'adaptation comme source de l'isolement préreproducteur?</i>	290
9.4.3 Le principe du handicap	268	9.8.3 Quelques études de cas	290
a) <i>Types de handicaps</i>	269	a) <i>Processus de renforcement</i>	290
b) <i>Les traits des mâles fonctionnent-ils comme des handicaps?</i>	269	b) <i>Déplacement de caractères reproductifs</i>	293
c) <i>Le paradoxe des « bons gènes »</i>	271	9.8.4 Compétition sexuelle postcopulatoire et spéciation	295
d) <i>L'hypothèse d'Hamilton-Zuk</i>	271	Conclusion	298
e) <i>L'hypothèse du handicap d'immuno-compétence</i>	272	Lectures complémentaires	298
9.4.4 Le principe d'exploitation sensorielle	273	Questions de réflexion	298
a) <i>Quatre critères pour détecter une exploitation sensorielle</i>	273	Chapitre 10. Régimes d'appariement et soins parentaux	
b) <i>Des exemples d'exploitation sensorielle</i>	273	F. CÉZILLY et É. DANCHIN	299
c) <i>L'origine du biais sensoriel : une question ouverte</i>	274	10.1 Quelques grands principes généraux	300
d) <i>Quelle place pour l'exploitation sensorielle?</i>	274	10.2 Les grands types de régimes d'appariement	301
9.4.5 Conclusion : la sélection intersexuelle est-elle un processus pluraliste?	274	10.2.1 Promiscuité sexuelle	301
a) <i>Processus fisherien versus hypothèse des bons gènes : vers une réconciliation?</i>	275	a) <i>Des gastéropodes...</i>	301
b) <i>Peut-on séparer l'importance relative des bénéfices directs et indirects?</i>	275	b) <i>... Des oiseaux...</i>	301
9.5 Compétition spermatique et choix cryptique des femelles	276	c) <i>...et des singes</i>	302
9.5.1 Compétition spermatique	276	10.2.2 Polygynie	302
a) <i>Définition</i>	276	a) <i>Polygynie basée sur la monopolisation des ressources</i>	302
b) <i>Quel type de compétition?</i>	276	b) <i>Polygynie basée sur la monopolisation des femelles : les harems</i>	304
c) <i>Quelques exemples d'adaptations des mâles</i>	277	c) <i>Leks</i>	305
9.5.2 Possibilités de choix cryptique par les femelles	279	10.2.3 Polyandrie	308
a) <i>Choix cryptique de préfécondation</i>	279	a) <i>Deux types de polyandrie</i>	308
b) <i>Choix au moment de la fécondation : la fin de la méiose influencée par l'haplotype du spermatozoïde</i>	281	b) <i>Des femelles qui jouent le rôle des mâles</i>	308
c) <i>Choix cryptique postfécondation</i>	281	c) <i>Des mâles qui coopèrent pour élever les petits d'une seule femelle</i>	309
9.5.3 Lien entre compétition spermatique et choix cryptique des femelles	282	10.2.4 Monogamie	309
9.6 Conflit sexuel : causes et conséquences	282	a) <i>La monogamie intra-saison de reproduction</i>	310
9.6.1 Arguments empiriques	283	b) <i>Pérennité des liens du couple entre saisons de reproduction</i>	313
9.6.2 Conflit intersexuel et sélection sexuelle par course-poursuite	284		

10.3 Ambiguïté et flexibilité des régimes d'appariement	315
10.3.1 Des différences selon que l'on prend le point de vue des mâles ou des femelles	316
10.3.2 Les régimes sont fortement dynamiques	316
a) <i>Variations entre populations</i>	316
b) <i>Variations au sein d'une même population</i>	316
c) <i>Des catégories qui décrivent mal la diversité des régimes</i>	316
d) <i>Les régimes d'appariement sont façonnés par les conditions environnementales</i>	317
10.3.3 Le décalage entre apparence et réalité profonde des régimes d'appariement	317
10.4 Comportement parental et régimes d'appariement	318
10.4.1 Coûts et bénéfices associés au comportement parental	318
a) <i>Les soins parentaux</i>	318
b) <i>la dépense parentale</i>	319
c) <i>L'investissement parental</i>	319
10.4.2 Comportement parental et stratégies biodémographiques	320
a) <i>Espèces longévives ou à faible durée de vie</i>	320
b) <i>le rôle de l'âge des parents</i>	320
10.4.3 Partage des soins parentaux entre les sexes	322
a) <i>L'importance du mode de fécondation</i>	322
b) <i>Le rôle de l'homéothermie</i>	322
c) <i>Soins biparentaux</i>	323
10.5 Compétition spermatique et régimes d'appariement	324
10.5.1 Modalités de la compétition spermatique et régime d'appariement : différences fondamentales entre les oiseaux et les mammifères	324
10.5.2 Paternité hors couple et comportement paternel	326
a) <i>Un cadre théorique...</i>	326
b) <i>... difficile à tester</i>	326
10.6 Conflits familiaux	327
10.6.1 Le modèle de Trivers...	327
10.6.2 ... et ses généralisations	328
10.6.3 Conflits parent-progéniture chez les busards	328
10.6.4 Des conflits allant jusqu'au fratricide	328
10.6.5 Les signaux de quémance des jeunes envers leur parent peuvent-ils être honnêtes ?	329
Conclusion	329
Lectures complémentaires	330
Questions	330

Chapitre 11. Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle, M. CHAPUISAT	331
11.1 Introduction	331
Ils s'en vont deux par deux	331
11.2 La théorie de Fisher : une allocation égale dans chaque sexe	332
11.2.1 Sex-ratio numérique	332
11.2.2 Une question d'investissement	335
11.2.3 Formalisation mathématique	336
11.2.4 Importance de l'argument de Fisher	336
a) <i>Conséquences et prédictions du modèle de Fisher</i>	336
b) <i>Validation de ces prédictions</i>	338
c) <i>Importance historique</i>	338
11.3 Une théorie générale	338
11.3.1 Les limites du modèle de Fisher	338
11.3.2 Le principe du « retour sur investissement » égal	339
a) <i>Fisher généralisé</i>	339
b) <i>Ce qu'apporte cette généralisation</i>	341
c) <i>L'importance du facteur limitant</i>	341
11.3.3 Allocation dans la population et dans la famille	341
11.4 Variations entre les familles et ajustement conditionnel de l'allocation	343
11.5 Condition parentale et facteurs écologiques locaux	343
11.5.1 Attractivité du père chez les oiseaux	344
11.5.2 Statut social de la mère chez les cerfs et les primates	344
11.5.3 Taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes	346
11.5.4 Présence d'assistants chez les oiseaux à reproduction coopérative	347
11.6 Contrôle social et asymétries de parenté	348
11.6.1 Sélection de parentèle et variations dans les degrés de parenté	348
11.6.2 Variations d'allocation entre les espèces	349
a) <i>Une analyse comparative</i>	350
b) <i>Quelques faiblesses de cette analyse</i>	350
11.6.3 Variations d'allocation entre les colonies : théorie des « sex-ratios spécialisées »	351
a) <i>Une théorie subtile</i>	351
b) <i>Tests empiriques de cette théorie</i>	352
11.7 Compétition et coopération entre individus apparentés	354
11.7.1 Compétition entre mâles apparentés	354
11.7.2 Coopération entre mâles apparentés	355
11.7.3 Compétition entre femelles apparentées	355
11.7.4 Coopération entre femelles apparentées	356

11.8 Locus de contrôle et hérédité non mendélienne	356	11.9.3 Déterminisme haplo-diploïde	358
11.8.1 Chromosomes sexuels	356	11.9.4 Contrôle après la conception	358
11.8.2 Chromosomes surnuméraires	357	11.9.5 Le cas des hyménoptères sociaux	359
11.8.3 Facteurs cytoplasmiques	357	11.10 Contraintes et précision de l'adaptation	359
11.9 Mécanismes proximaux permettant de manipuler l'allocation	357	Perspectives et défis futurs	361
11.9.1 Déterminisme chromosomique	358	Résumé et conclusion	361
11.9.2 Déterminisme environnemental	358	Lectures complémentaires	362
		Questions de réflexion et problèmes	363

QUATRIÈME PARTIE

Interagir avec les autres : socialité et défense contre les parasites

Chapitre 12. Vivre en groupe : hypothèses et controverses, É. DANCHIN et L.-A. GIRALDEAU	367	<i>f) Des leks aux colonies : l'hypothèse du « lek caché »</i>	393
12.1 Introduction	367	<i>g) Des espèces territoriales agrégées</i>	394
12.2 Approche fonctionnelle classique	369	12.3.5 L'importance de l'information	396
12.2.1 Les aspects spatiaux de la vie en groupe	369	<i>a) Information et partage d'information</i>	396
12.2.2 Vie en groupe et prédation	371	<i>b) Partage d'information et agrégation</i>	397
<i>a) Effet de vigilance</i>	371	12.3.6 Une synthèse : la vie en groupe en tant que propriété émergente de la sélection des commodités	401
<i>b) Effets de dilution</i>	375	<i>a) L'hypothèse de la sélection des commodités</i>	401
<i>c) Effet de confusion</i>	377	<i>b) La sélection des commodités intègre l'approche fonctionnelle classique</i>	402
<i>d) Défense en groupe</i>	377	<i>c) La vie en groupe est-elle encore une énigme évolutive ?</i>	403
12.2.3 Vie en groupe et recherche de la nourriture	377	Résumé et conclusion	404
<i>a) L'hypothèse du centre d'information</i>	377	Lectures complémentaires	404
<i>b) Une hypothèse très controversée</i>	378	Questions de réflexion	405
<i>c) Encore un problème de tricheur</i>	378		
<i>d) Une des hypothèses alternatives : « l'hypothèse du centre de recrutement » (HCR)</i>	379	Chapitre 13. L'évolution de la coopération, J.-F. LEGALLIARD et R. FERRIÈRE	407
<i>e) Un débat qui continue aujourd'hui</i>	381	13.1 Introduction	407
12.3 Vers une nouvelle approche de l'évolution de la colonialité	382	13.2 Position des problèmes	407
12.3.1 Le constat de base	382	13.2.1 Altruisme, coopération, socialité : définitions	407
12.3.2 L'émergence de nouvelles approches	383	13.2.2 Pressions de sélection	410
<i>a) Définir l'agrégation</i>	383	13.2.3 Origine et stabilité évolutives	411
<i>b) Un problème de choix de l'habitat</i>	385	<i>Un jeu entre prisonniers</i>	412
<i>c) Un problème de choix du partenaire</i>	385	13.3 Déterminisme génétique et plasticité phénotypique	412
12.3.3 Choix de l'habitat et agrégation	385	13.3.1 Déterminisme génétique simple	412
<i>a) L'importance de l'information utilisée</i>	386	<i>a) Bactériophages</i>	412
<i>b) Les processus de choix de l'habitat peuvent-ils produire des colonies ?</i>	386	<i>b) Amibes sociales</i>	413
<i>c) L'hypothèse de « l'imitation d'habitat »</i>	388	<i>c) Insectes sociaux</i>	413
12.3.4 Choix du partenaire et agrégation	388	13.3.2 Interaction gène × environnement	413
<i>a) La sélection sexuelle oubliée</i>	388	<i>a) Des pucerons tricheurs</i>	413
<i>b) La sélection sexuelle chez les espèces monogames</i>	389	<i>b) Des rousserolles coopératives</i>	413
<i>c) Les femelles peuvent-elles forcer les mâles à s'agréger ?</i>	389		
<i>d) Des petits pingouins pas très catholiques</i>	390		
<i>e) Une agrégation qui ne bénéficie à personne</i>	391		

13.4 Coûts et bénéfices de l'altruisme : évaluation empirique	414	Conclusions	437
13.4.1 Coûts directs	415	Lectures complémentaires	439
13.4.2 Bénéfices directs	416	Questions	440
13.4.3 Coûts indirects	417		
13.4.4 Bénéfices indirects	417	Chapitre 14. Communication et évolution des signaux,	
13.5 Origine de l'altruisme inconditionnel	417	M. THÉRY et É. DANCHIN	441
13.5.1 Sélection de parentèle et règle de Hamilton	417	14.1 Introduction	441
a) <i>La règle de Hamilton redécouverte</i>	417	14.2 Les concepts de l'étude de la communication	442
b) <i>Structure d'apparentement</i>	418	14.2.1 Les différentes manières de concevoir la communication	442
13.5.2 Contexte écologique	418	14.2.2 Sélection naturelle et sexuelle des signaux	443
a) <i>Des rats-taupes altruistes</i>	419	14.2.3 L'intentionnalité : l'existence d'un bénéfice pour l'émetteur	444
b) <i>Saturation de l'habitat et évolution de la coopération chez les oiseaux</i>	420	14.2.4 Exploitation et indiscretion par le récepteur	444
13.5.3 Contexte génétique	420	a) <i>Des proies exploitées par les prédateurs, des hôtes exploités par les parasites</i>	444
13.5.4 La facilitation par effet de groupe	421	b) <i>Des congénères indiscrets</i>	446
a) <i>Kidnapping chez les oiseaux</i>	421	14.2.5 Sources d'information, décision et réponse comportementale	448
b) <i>La facilitation par effet de groupe peut-elle expliquer l'évolution de la coopération?</i>	423	14.2.6 La communication et l'honnêteté	449
13.6 Évolution de l'altruisme conditionnel	423	a) <i>Le principe du handicap</i>	449
13.6.1 Conditionnement à l'état de l'agent	423	b) <i>Exemples de handicaps</i>	450
a) <i>La stratégie du donnant-donnant peut-elle être observée dans la nature?</i>	423	c) <i>Mais il existe des signaux malhonnêtes</i>	450
b) <i>La nécessité d'une mémoire individuelle</i>	424	14.2.7 Conception élargie de la communication	451
c) <i>L'importance de la réciprocité</i>	424	a) <i>communication entre espèce d'un même niveau trophique</i>	451
13.6.2 Conditionnement à l'état du partenaire	424	b) <i>Signaux environnementaux échangés entre niveaux trophiques</i>	452
a) <i>L'importance de l'apparentement</i>	424	c) <i>Autocommunication</i>	455
b) <i>Image de marque : une affaire de prestige social</i>	427	14.3 Contraintes physiques et physiologiques à l'évolution des signaux	456
13.7 Régulation des conflits	428	14.3.1 Propriétés physiques des modes de signalisation sonore, lumineux, chimique et électrique	456
13.7.1 La tragédie des communs	428	14.3.2 Production, transmission et réception des signaux	456
13.7.2 Réduction des bénéfices de l'égoïsme	429	a) <i>Les signaux sonores</i>	456
13.7.3 Partage des tâches	429	b) <i>Les signaux lumineux</i>	460
a) <i>Différenciation gémel soma</i>	429	c) <i>Les signaux chimiques</i>	468
b) <i>Domestication des parasites</i>	430	14.3.3 Contraintes à l'émission et à la réception des signaux	468
13.7.4 Répressions et concessions	431	a) <i>Contraintes physiques et phylogénétiques</i>	468
a) <i>Répression coopérative : l'exemple des fourmis sans reine</i>	431	b) <i>Un mécanisme général pour l'évolution des signaux</i>	469
b) <i>Évolution du contrôle : répressions ou concessions?</i>	433	c) <i>L'exemple des signaux lumineux : évolution de la vision des couleurs</i>	470
c) <i>Reproduction chez les mangoustes naines</i>	433	Conclusion	471
d) <i>Reproduction chez les suricates</i>	433	Lectures complémentaires	472
13.8 Réversion évolutive et perte de la coopération	434	Questions de réflexion	473
13.8.1 Données phylogénétiques	434		
13.8.2 Le rôle des changements environnementaux	435		
<i>Perte de la socialité chez les myxobactéries</i>	435		
13.8.3 L'intervention d'effets Allee et leurs conséquences évolutives	436		
13.8.4 Évolution multidimensionnelle	436		

Chapitre 15. Interactions durables,	
G. SORCI et F. CÉZILLY	475
15.1 Introduction	475
15.1.1 Des interactions durables	475
15.1.2 Interactions durables, phénotype étendu, manipulation, co-évolution	475
15.1.3 Les grands types d'interactions durables	476
15.2 Le rôle du comportement au sein des interactions mutualistes	476
15.2.1 Le mutualisme, une relation pas si simple que cela	477
15.2.2 L'indicateur, le ratel et l'homme	477
a) Des oiseaux et des hommes	477
b) Les conditions de maintien de cette interaction	478
15.2.3 Les symbioses de nettoyage	478
a) Les pique-bœufs : nettoyeurs ou vampires?	478
b) Poissons nettoyeurs, poissons clients	479
15.3 Le rôle du comportement dans les relations hôte-parasite	483
15.3.1 Manipulation parasitaire	484
a) Manipulation de la reproduction des hôtes	485
b) Manipulation du phénotype des hôtes et transmission trophique des parasites à cycles complexes	486
c) La manipulation est-elle adaptative?	487
15.3.2 Parasitisme de ponte	491
a) La grande variété des comportements de parasitisme de ponte	491
b) Origine du parasitisme de ponte	493
c) Co-évolution hôtes-parasites	494
15.4 Parasitisme et socialité	498
15.4.1 Des pathogènes défavorables à la vie en groupe...	499
15.4.2 ... et des pathogènes favorisant la vie en groupe	499
Conclusion	500
Lectures complémentaires	500
Question de réflexion	501

CINQUIÈME PARTIE

Applications et implications pour les activités humaines

Chapitre 16. Écologie comportementale et biologie de la conservation,	
A. P. MØLLER, É. DANCHIN	
et L.-A. GIRALDEAU	505
16.1 Introduction	505
16.2 Sélection sexuelle et conservation	506
16.2.1 Sélection sexuelle et stochasticité démographique	506
a) Sélection sexuelle et succès des introductions d'espèces	506
b) La stochasticité démographique	507
c) Sex-ratio et viabilité des populations	507
d) Régime d'appariement et viabilité des populations	507
e) Investissement dans la reproduction et viabilité des populations	507
16.2.2 Les effets Allee	508
a) Une origine potentielle multiple	509
b) Le problème récurrent de la reproduction en zoo	509
c) La sélection sexuelle à l'origine de certains effets Allee?	509
16.2.3 Le rôle des processus déterministes : le cas du kakapo	511
a) Un perroquet atypique fortement menacé	511
b) Une situation désespérée	512
c) Un problème d'allocation différentielle dans le sexe de la progéniture	513
d) Une expérience grandeur nature de manipulation de la sex-ratio	514
e) L'espèce est probablement sauvée	515
16.2.4 Est-ce que les bons gènes peuvent sauver les populations?	515
16.3 L'étude du comportement lors de reproductions en captivité et dans les réintroductions	516
16.3.1 Sélection sexuelle et reproduction en captivité	516
16.3.2 L'empreinte sur l'homme et sur des habitats particuliers	516
a) L'empreinte pour les partenaires sexuels potentiels	516
b) L'empreinte pour l'habitat	517
16.3.3 Qu'est-ce qui détermine et limite le taux de reproduction?	518
Conclusions	519
Qu'apporte l'écologie comportementale par rapport aux autres disciplines?	519
L'importance de l'hétérogénéité des individus	519
L'importance de la condition dépendance	519
La biologie de la conservation, une science à part entière	520
Des présupposés et des tests expérimentaux...	520
... et une approche interdisciplinaire...	520
... sont nécessaires pour se donner les moyens de conserver la biodiversité	520

Lectures complémentaires	520	17.4.2 Sélection de parentèle et enfants maltraités	540
Questions pour des discussions	521	a) Deux types d'infanticides	540
Projets à réaliser	521	b) L'infanticide dans les sociétés humaines	540
Chapitre 17. L'écologie comportementale et l'espèce humaine,		c) Raisonnement évolutionniste et mesure de prévention	541
A. P. MØLLER et É. DANCHIN	523	17.4.3 Conflits entre mère et enfant <i>in utero</i>	542
17.1 Qu'est-ce qui différencie l'espèce humaine?	523	a) Une barrière placentaire pas si étanche que l'on pensait	542
17.1.1 La culture?	523	b) Agir préventivement pendant les grossesses?	543
17.1.2 L'importance relative de l'inné et de l'acquis?	524	Conclusions : Pourquoi parler de l'être humain?	543
17.1.3 Son impact sur l'environnement?	524	Comprendre les fondements de la nature humaine?	543
17.1.4 La taille de son cerveau?	524	Mieux prévenir et soigner nos maladies?	543
17.1.5 Un avertissement	525	L'être humain : un modèle d'étude du comportement?	543
17.2 Le comportement sexuel humain	525	<i>Le manque de réplifications</i>	544
17.2.1 Le comportement sexuel humain	525	<i>Une approche souvent corrélative</i>	544
a) Un rôle des conditions écologiques	525	<i>L'importance des préjugés</i>	544
b) Un certain dimorphisme sexuel en relation avec le taux de polygynie	526	<i>La place de la culture</i>	544
c) Des soins paternels importants	526	<i>L'être humain est-il indépendant de sa biologie?</i>	544
17.2.2 Sélection sexuelle humaine	526	Lectures complémentaires	545
a) Beauté humaine et sélection sexuelle	527	Questions	545
b) La perception de la santé et de la beauté chez les animaux et les humains	528	Conclusion générale. Quel avenir a l'écologie comportementale ?,	
c) La stabilité du développement et la beauté	529	É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU	547
d) Attraction sexuelle, odeur et olfaction	530	L'écologie comportementale constitue une approche	547
17.2.3 Sex-ratio à la naissance chez les humains	534	L'écologie comportementale constitue une partie des sciences de l'évolution	547
17.3 Médecine humaine et comportement	535	Les grandes phases de l'écologie comportementale	548
17.3.1 Cancers reproductifs dans les sociétés modernes	536	L'information : un thème récurrent	548
a) Pourquoi les cancers reproductifs sont si communs dans nos sociétés?	536	Le vivant, une histoire d'information	549
b) Une corrélation avec le nombre de cycles dans la vie	536	Qui dit information dit cognition	549
c) Un rôle possible des changements hormonaux au cours du cycle	537	Information et condition dépendance, deux caractéristiques fondamentales du vivant	549
d) Quelle leçon en tirer?	537	Évolution darwinienne et évolution culturelle	550
17.3.2 Les différences de mortalité liées au sexe	538	Lecture complémentaire	550
a) Une différence de mortalité s'exprimant surtout chez les jeunes adultes	538	Glossaire	551
b) Quelles pourraient être les causes proximales?	538	Bibliographie	567
c) Un besoin de répllication	539	Index alphabétique	619
17.4 Enfance et maltraitance	539	Index des espèces	631
17.4.1 Conflits au sein des portées et avec les parents	539		
a) Le timbre des cris des bébés comme indicateur de leur santé	539		
b) Comment utiliser ce genre de résultat?	540		

Avant-propos

Le présent ouvrage est l'expression d'une démarche collective, celle d'enseignants-chercheurs désireux de combler un véritable vide pédagogique dans l'enseignement des sciences du comportement en langue française. Si une discipline connaît régulièrement les faveurs du public étudiant, c'est bien l'étude du comportement, tout particulièrement lorsqu'elle est abordée à travers l'œil du naturaliste. Cette approche connaît dans toutes les universités un large succès : elle suscite l'engouement et fait naître les vocations. Plusieurs générations d'étudiants (et nous en fûmes), rêvant de savanes africaines ou de jungles amazoniennes peuplées d'animaux sauvages et exotiques, se sont imaginés jumelles à la main, observateurs privilégiés de scènes de chasse homériques ou d'extravagantes parades sexuelles. Mais au-delà de l'observation, percevoir la véritable splendeur du vivant exige avant tout d'en comprendre la logique. Et cette logique ne peut être révélée qu'à travers l'étude des mécanismes de l'évolution biologique.

Pendant longtemps, on a cru que le monde était fixé à jamais dans l'état. Cela avait l'avantage d'éviter de se poser la question du pourquoi les choses sont-elles ainsi faites ? Avec le recul que l'on a aujourd'hui, une telle conception fixiste du monde peu paraître archaïque à un étudiant en biologie, mais il y a à peine un siècle que des théories non fixistes de l'univers ont été formulées pour la première fois. De nos jours encore, c'est une vision fixiste du monde qui est à la base de nombreuses cultures et des religions. Au début du ^{XX}^e siècle par exemple, considérant l'apparente expansion de l'univers suggérée par les travaux de Hubble, Einstein pourtant souvent considéré comme un des plus grands cerveaux de notre temps, a commencé par ajouter à ses équations un terme visant à faire en sorte que ce processus ne contredise pas la vision fixiste qu'il avait de l'univers. De même, dans le domaine de la géologie, quand, au début du ^{XX}^e siècle, Wegener propose sa théorie de la dérive des continents, il est pris pour un farfrelu. Ce ne sera qu'au cours des années 1960, avec l'émergence de la tectonique des plaques, que l'on acceptera de

voir notre planète comme étant en constante transformation, conception actuellement soutenue par une énorme quantité de faits incontestables. Aujourd'hui nous savons que rien n'est fixé dans l'univers et que tout change à plus ou moins brève échéance. Nous savons que même la matière n'est pas éternelle.

Dans le domaine du vivant, le phénomène d'évolution s'enclenche inévitablement dès l'instant où une entité devient capable de s'auto-reproduire. En effet, aucun mécanisme de reproduction ne peut se faire sans l'existence d'un transfert d'information entre générations. Quelle que soit la complexité du système de duplication de cette information, celle-ci ne peut jamais se faire sans l'apparition de modifications du support de l'information (on parle aujourd'hui de mutation) entre les entités d'origine et celles produites par ce processus de reproduction. Il en résulte l'existence de diverses sortes d'individus. Alors automatiquement, ceux qui ont des caractéristiques qui leur confèrent une meilleure capacité de produire de la descendance sont favorisés en ce sens qu'ils augmentent en proportion dans leur population. Finalement, au bout de plusieurs générations, leurs descendants peuvent devenir le seul type présent dans la population, les autres lignées s'étant éteintes du fait de la compétition. On dit que la lignée qui produit le plus de descendant a été sélectionnée. Ce processus implique que les espèces se transforment, on dit évoluent, au cours des temps géologiques.

Historiquement, c'est à Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) que nous devons d'avoir admis le fait que les espèces vivantes se transforment au cours du temps. Cependant, la prise en compte de l'évolution biologique et de ses mécanismes dans l'étude du vivant a réellement débuté il y a environ 150 ans, quand Charles Darwin et Alfred Russel Wallace rendirent publiques leurs conceptions sur le transformisme et la sélection naturelle. Depuis lors, le point de vue évolutionniste n'a cessé de gagner du terrain, portant un éclairage neuf sur d'anciennes questions, en faisant jaillir de nouvelles, au point de remettre en question des clivages disciplinaires que certains

croyaient à jamais figés. Les disciplines rangées sous la vieille bannière de l'histoire naturelle ont, à la lumière de l'évolution, pris « un coup de jeune ». L'étude du comportement n'a pas échappé à cette revitalisation. Aujourd'hui l'approche naturaliste du comportement s'appelle écologie comportementale (en anglais *behavioural ecology*). L'écologie comportementale vise à interpréter le comportement animal en prenant en compte sa dimension historique, qu'il s'agisse de l'histoire évolutive des espèces (**macroévolution**), de l'histoire des populations (**microévolution**) ou encore de l'histoire des individus eux-mêmes (**ontogénèse**). La démarche s'appuie sur les connaissances actuelles à propos de l'évolution biologique, de la génétique des populations, et des mécanismes qui canalisent ou orientent le développement. Son succès est manifeste, tant du point de vue du nombre d'ouvrages scientifiques et de revues spécialisées qui y sont consacrés que de l'influence notable exercée sur d'autres disciplines telles que la psychologie expérimentale, l'anthropologie ou même la médecine.

L'éthologie classique, celle de Niko Tinbergen et Konrad Lorenz et popularisée par les écrits ce dernier et magnifiée auprès du grand public par l'image du chercheur autrichien à barbe blanche poursuivi par quelques oisons en mal d'amour, ne représente plus aujourd'hui qu'une étape historique, certes capitale, mais définitivement dépassée. Si ce dépassement s'est réalisé « en temps réel » dans les milieux académiques anglo-saxons, il s'est plutôt opéré « en différé » dans certains pays, dont la France. Alors que l'éthologie classique cédait sa place à l'écologie comportementale dans la plupart des universités britanniques, scandinaves et nord-américaines, des résistances apparurent ici et là, notamment dans l'Hexagone, teintées parfois d'idéologie et le plus souvent d'incompréhension. L'absence de tout ouvrage de référence en langue française, contribua certainement au retard pris à enseigner l'écologie comportementale en France. La situation fut différente au Québec où le bilinguisme favorisa la diffusion de l'approche évolutionniste dans l'enseignement du comportement au sein du monde universitaire francophone. Si la situation est moins critique aujourd'hui, il n'en demeure pas moins qu'aucun ouvrage en langue française n'a encore été entièrement consacré à expliciter l'approche de l'écologie comportementale, ses fondements théoriques et logiques, ses méthodologies et ses outils. C'est précisément l'ambition du présent ouvrage, destiné à tous celles et ceux désireux de comprendre comment le raisonnement évolutionniste s'applique à l'étude du comportement.

Il existe plusieurs ouvrages de cours en langue anglaise sur l'écologie comportementale. Cependant, ayant eu à enseigner cette discipline au niveau universitaire depuis plus de quinze ans, nous avons pu de longue date constater à quel point un ouvrage en langue française fait cruellement défaut. Dès nos premiers cours, nous avons donc envisagé d'écrire un tel ouvrage. Nous avons, chacun de notre côté, écrit des notes de cours que nous aurions pu nous contenter de regrouper, mais cela aurait conduit à un ouvrage par trop hétérogène et donc inadapté à sa vocation pédagogique. Pour écrire un tel ouvrage, il y a deux types de solutions : soit un petit nombre de personnes le rédigent ensemble, soit elles font appel à des spécialistes pour chaque sujet à traiter. La première solution offrait l'avantage d'une grande homogénéité dans le style et d'une grande cohérence entre les diverses parties de l'ouvrage. Par contre, l'ouvrage risquait d'être hétérogène en terme de qualité, les parties concernant les domaines de spécialité des auteurs risquant d'être beaucoup mieux documentées que les autres. Un ouvrage multi-auteurs présente les avantages et les défauts opposés. Nous avons donc fait le choix d'un compromis entre ces deux solutions avec la participation de nombreux auteurs, ceux-ci ayant accepté que leur texte soit éventuellement remanié en profondeur par les trois auteurs principaux. Ceci devant garantir, c'est du moins notre espoir, une meilleure homogénéité dans la forme et dans le fond, qualités fondamentales pour un ouvrage à vocation pédagogique.

LES GRANDS PRINCIPES DE LA CONCEPTION DE L'OUVRAGE

Cet ouvrage a plusieurs niveaux possibles de lecture. Il est fortement conseillé aux lecteurs n'ayant pas de connaissances approfondies en biologie évolutive de commencer par lire les trois premiers chapitres d'introduction qui présentent les concepts fondamentaux et les démarches méthodologiques indispensables à la compréhension du reste du livre. Les lecteurs ayant déjà une bonne connaissance des grands principes de l'évolution peuvent, éventuellement, commencer directement par la deuxième partie. Il nous a paru important de développer chaque thème de l'ouvrage en n'hésitant pas à incorporer les découvertes et les théories les plus récentes dans le domaine. Même si notre ouvrage ne peut raisonnablement prétendre à être exhaustif, nous nous sommes efforcés pour chaque question abordée de présenter les princi-

pales approches et les principaux courants de pensée, même si, au sein de certains chapitres, le lecteur peut avoir l'impression que certaines informations sont contradictoires. Ces contradictions apparentes ne sont en fait que le reflet de l'état actuel d'une question scientifique qui fait encore l'objet d'investigations et pour laquelle il n'est pas possible à l'heure actuelle de dégager un point de vue consensuel.

Sur le plan pédagogique, nous avons cherché à toujours présenter les notions introduites à l'aide d'exemples illustratifs. Lorsque nous avons le choix, nous avons pris le parti de mettre en évidence les travaux de chercheurs francophones. Il en ressort que la communauté scientifique de langue française présente une grande diversité et se situe en bonne position sur nombre de sujets actuellement débattus au plan international. C'est là un fait suffisamment important pour le souligner ici. Ces exemples appartiendront le plus souvent au règne animal. Ceci est dû en grande partie à la prépondérance du modèle animal en écologie comportementale et aussi à la sensibilité résolument tournée vers les animaux des divers participants. Toutefois, nous aurons recours à plusieurs reprises à des exemples tirés du règne végétal, les processus d'adaptation des plantes s'intégrant dans notre conception élargie du comportement (**chapitre 2**).

LE PLAN DU LIVRE

L'ouvrage est divisé en cinq grandes parties. Tout d'abord pour introduire l'écologie comportementale, nous avons choisi de présenter successivement son histoire, ses grands concepts et ses principes et méthodes. La première partie de l'ouvrage s'intitule donc « *Écologie comportementale : histoire, concepts et méthodes* ». Constituée par trois chapitres, elle est consacrée à l'exposé des fondements principaux de l'écologie comportementale. Nous avons tout d'abord tenté de retracer les origines de la discipline, de préciser les relations entre éthologie et écologie comportementale et de répondre aux critiques les plus couramment formulées (**chapitre 1**). L'approche évolutionniste du comportement a souvent été mal appréhendée, quand elle n'a pas été caricaturée comme une pensée radicale et dogmatique. La rédaction d'un nouveau manuel est l'occasion d'un effort didactique supplémentaire qui, nous espérons, contribuera à dissiper certains malentendus. Ceci nous a conduit à expliciter le plus clairement possible les concepts fondamentaux et à exposer brièvement ce que nous comprenons comme le positionnement épistémologique des tenants

de l'approche adaptationniste (**chapitre 2**). Nous proposons ensuite un exposé des méthodes et approches employées en écologie comportementale, approche hypothético-déductive, approche théorique et optimisation, méthode expérimentale, mesure de l'aptitude, méthode comparative (**chapitre 3**).

La deuxième partie a pour titre « *Développement, exploitation des ressources et choix de l'habitat* ». Elle traite de problèmes clés auxquels sont confrontés les organismes dès le début de leur vie : comment se développer, comment exploiter les ressources, où s'établir ? Le **chapitre 4** aborde, d'un point de vue éco-physiologique, la question du développement du phénotype. Il s'agit d'un vaste sujet en pleine expansion en écologie comportementale depuis le début des années 1990, et qui justifierait à lui seul un ouvrage complet relatant l'émergence actuelle d'une approche de physiologie évolutive. Nous avons délibérément choisi de ne traiter que la relation entre hormones et comportement sur la base d'exemples choisis uniquement chez les vertébrés. Le message principal de ce chapitre est que l'on peut considérer les processus physiologiques survenant en parallèle à l'expression du comportement comme faisant partie intégrante du comportement lui-même. Les deux chapitres suivants traitent de l'étude des comportements d'approvisionnement (choix d'un régime alimentaire, choix d'un lieu de prospection...), le **chapitre 5** se limitant à l'approvisionnement solitaire tandis que le **chapitre 6** considère la dimension sociale des comportements d'approvisionnement. Le choix de consacrer deux chapitres distincts au problème de l'approvisionnement se justifie d'une part par l'abondante littérature sur le sujet et d'autre part parce que les approches utilisées diffèrent largement selon que les animaux exploitent les ressources seuls ou en interaction avec leurs congénères. La question du choix de l'habitat de reproduction est abordée au **chapitre 7**. Par rapport au choix d'un lieu d'alimentation, l'approche est sensiblement différente, du fait d'échelles spatiales et temporelles autres que celles traditionnellement envisagées pour l'étude de l'approvisionnement. Cependant, le lecteur saisira rapidement l'existence de nombreux parallèles entre ces trois chapitres. Enfin, le **chapitre 8** traite de la question de la valeur adaptative des comportements qui assurent la dispersion des individus dans l'espace et, de ce fait, jouent un rôle crucial dans la structuration des populations et donc de l'évolution.

La troisième partie, « *Sexe et reproduction* », rassemble différents modèles et travaux empiriques, qui cherchent à évaluer l'importance des forces sélectives

dans l'évolution des comportements de choix du partenaire sexuel, l'organisation sociale de la reproduction et l'allocation des ressources à la progéniture. Le **chapitre 9** présente les principes fondamentaux du processus de sélection sexuelle. C'est sans aucun doute le domaine de l'écologie comportementale qui a connu le plus fort développement depuis une vingtaine d'années. Le **chapitre 10** présente ensuite les grands types de régimes d'appariement et les principes qui permettent d'en comprendre la signification évolutive. Enfin, le **chapitre 11** aborde la question de l'investissement différentiel des parents selon le sexe de leur progéniture. Nous verrons pourquoi selon leur état et les conditions environnementales, les parents peuvent avoir intérêt (d'un point de vue évolutif) à favoriser la production d'un sexe ou de l'autre au sein de leur descendance.

Chez la grande majorité des animaux, à un moment ou un autre de son existence, tout individu va interagir régulièrement avec d'autres, de sa propre espèce ou d'espèces différentes. Cette dimension est prise en compte dans la quatrième partie qui s'intitule « *Interagir avec les autres : socialité et relations interspécifiques* ». Elle s'ouvre sur deux chapitres traitant de l'évolution de la vie en groupe. Le **chapitre 12** est consacré à ce que l'on peut appeler la vie en groupe par la voie parasociale, c'est-à-dire résultant de décisions individuelles qui conduisent à une existence collective. Le **chapitre 13** traite du dilemme très général posé par l'évolution de la coopération. En effet très tôt, cette question a été identifiée comme un des contre-exemples flagrants de l'approche évolutionniste. Nous verrons qu'aujourd'hui, la question de la coopération ne constitue plus du tout un problème pour l'évolution. Le **chapitre 14** traite de plusieurs aspects de la communication entre individus. Un intérêt particulier y est accordé à l'étude des contraintes physiques qui modulent la communication, un domaine qui a récemment bénéficié de grands progrès techniques, conceptuels et empiriques. Enfin, le **chapitre 15** traite de l'importance du comportement dans les interactions durables entre individus d'espèces différentes. Ce chapitre traite plus particulièrement du mutualisme et du parasitisme. Nous verrons que le mutualisme constitue une forme d'interaction entre individus d'espèces différentes qui semble particulièrement instable, ce qui pose un intéressant problème pour les évolutionnistes. Le parasitisme quant à lui, constitue une forme plus connue car plus étudiée et plus courante des interactions durables entre individus d'espèces différentes.

La cinquième partie traite des « *Applications et implications pour les activités humaines* ». Dans les chapitres qui précèdent, l'espèce humaine fait l'objet de peu d'attention. Ce qui ne signifie pas que l'écologie comportementale n'a aucune pertinence en la matière. L'approche évolutionniste du comportement humain a été tentée à maintes reprises depuis un demi-siècle, souvent par des chercheurs de premier plan. La question n'est pas simple, et bien évidemment sujette à caution. Il nous a cependant semblé qu'elle ne pouvait être évitée pour la simple raison qu'elle risquerait de déranger. Tout lecteur de cet ouvrage est en droit de se demander dans quelle mesure l'espèce humaine est, elle aussi, l'objet des processus de sélection qui sont régulièrement invoqués dans les différents chapitres. Par ailleurs, le raisonnement évolutionniste peut éventuellement permettre aux populations humaines de mieux gérer leur environnement. Le **chapitre 16** aborde précisément deux questions fondamentales pour l'avenir de l'espèce humaine : peut-on transposer les raisonnements et résultats de l'approche évolutive du comportement à la biologie de la conservation afin de se donner les moyens d'agir efficacement pour la préservation de la biodiversité ? Et qu'apporte de particulier l'écologie comportementale dans ce domaine ? Le **chapitre 17** traite de la question délicate de la pertinence des processus évolutifs dans l'analyse du comportement de l'espèce humaine.

Le **chapitre 18** conclut cet ouvrage en essayant de faire ressortir les grandes approches qui semblent se dessiner aujourd'hui comme prometteuses et potentiellement porteuses dans l'avenir de l'écologie comportementale. Nous voyons un rôle fondamental joué par la notion d'information et l'évolution culturelle dans les années à venir.

Enfin, nous avons choisi d'ajouter à la fin de l'ouvrage un **glossaire** circonstancié auquel le lecteur pourra à chaque instant se référer. Toute science a son propre jargon, celui-ci jouant un rôle fondamental dans la diffusion des idées développées. Cependant, comme il n'existait ni ouvrage ni tradition d'écriture en langue française dans ce domaine des sciences, nous avons été confrontés au problème de définir les termes français correspondant au jargon traditionnellement utilisé en langue anglaise pour exprimer les concepts correspondants. Ce glossaire présente aussi l'avantage d'explicitier et de justifier nos choix de vocabulaire. Nous espérons bien que ces termes faciliteront dans l'avenir la communication entre les divers courants de pensée des sciences du comportement.

Remerciements

Le présent ouvrage est par essence collectif, et de ce fait la contribution de chacun des auteurs a été tout à fait déterminante. Nous ne saurions trop les remercier pour leur efficacité et leur détermination à rédiger leur partie. En accord avec le contrat que nous avons passé avec eux, dans un souci d'homogénéité du style et du niveau du texte, nous avons quelque fois modifié en profondeur leur texte initial. Merci à eux d'avoir accepté de nous laisser cette possibilité. Nombre des auteurs impliqués ont joué un rôle pionnier dans la création du Groupement de recherche « Écologie comportementale » (GDR-CNRS 2155), qui avait inscrit la réalisation de cet ouvrage dans ses objectifs. En plus des divers participants à la rédaction des divers chapitres, de nombreuses autres personnes ont participé, de près ou de loin, à la rédaction de cet ouvrage. Dans l'ordre alphabétique : Carlos Bernstein, Caroline Bouteiller, Jacques Bovet, Anne Chapuisat, Mike N. Clout, Philippe Christe, Blandine Doligez, Marc Girondot, Bernard Godel, Gérard Lacroix, Laurent Lehmann, Don Merton, Marie-Jeanne Perrot-Minnot, Thierry Rigaud, François Sarrazin, Richard H. Wagner, Éric Wajnberg.

Nous tenons à remercier les éditions Dunod, et tout particulièrement Anne Bourguignon, qui ont dès le début cru en cet ouvrage, et nous ont maintenu leur confiance en dépit d'une durée de rédaction trois fois plus longue qu'initialement prévu.

D'autres personnes n'ont pas directement participé à l'élaboration de cet ouvrage, mais leur rôle n'en est pas moins capital. Nous sommes particulièrement reconnaissants envers le regretté François Bourlière

qui fut en France un grand précurseur de l'écologie comportementale. Véritable puits de science, il a largement contribué par ses nombreux encouragements et ses conseils avisés à la réussite de nombreux jeunes chercheurs. Plus récemment, Robert Barbault et Pierre-Henri Gouyon ont été deux acteurs majeurs du développement des sciences écologiques et évolutionnistes en France, en créant les conditions favorables au développement de la recherche française dans ces domaines. Monique Avnaim nous a grandement aidé pour les figures et la gestion des références. Enfin, beaucoup de collègues et d'étudiants doctorants ont été de formidables compagnons de route sans lesquels l'aventure intellectuelle n'aurait pas été aussi stimulante. Nos adressons donc nos remerciements à Paul Alibert, Jean-Christophe Auffray, Andy Bennett, Manuel Berdoy, Angéline Bertin, Maryse Barrette, Keith Bildstein, Loïc Bollache, Vincent Boy, François Bretagnolle, Vincent Bretagnolle, Charles R. et Mary Brown, Bernard Brun, Emmanuelle Cam, le regretté Jean-Pierre Desportes, Claire Doutrelant, Amélie Dreiss, Frédérique Dubois, Patrick Duncan, Bruno Faivre, Mauro Fasola, Claudia Feh, Marc Girondot, le regretté Heinz Hafner, Philipp Heeb, Fabrice Helfenstein, Philippe Jarne, Alan Johnson, Sir John R. Krebs, Jim Kushlan, Jean-Dominique Lebreton, Louis Lefebvre, Karen McCoy, Agnès Mignot, Sandrine Maurice, Ruedi Nager, Isabelle Olivieri, Mark Pagel, Deseada Parejo, Cécile Rolland, Mike Siva-Jothy, Nicola Saino, Anne Thibaudeau, Frédéric Thomas, Susana Varela, William Vickery, Joël White, Jacques Zafran, René Zayan.

Les auteurs

Sous la direction de :

Étienne Danchin, *directeur de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625 (e-mail : edanchin@snv.jussieu.fr)

Luc-Alain Giraldeau, *professeur à l'université du Québec à Montréal*. Groupe de recherche en écologie comportementale et animale, département des sciences biologiques, université du Québec à Montréal (e-mail : giraldeau.luc-alain@uqam.ca)

Frank Cézilly, *professeur à l'université de Bourgogne*. Laboratoire écologie-évolution, UMR CNRS 5561 biogéosciences (e-mail : Frank.Cezilly@u-bourgogne.fr)

Boulinier Thierry, *chargé de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Chapuisat Michel, *professeur à l'université de Lausanne*. Department of ecology and evolution, biology building, University of Lausanne

Clobert Jean, *directeur de recherche CNRS*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

De Fraipont Michèle, *maître de conférences UIFM de Reims*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Dufty Alfred, *professeur à Boise State University*. Department of Biology

Ferrière Régis, *professeur à l'École normale supérieure*. Laboratoire d'écologie UMR7625

Legalliard Jean-François, *assistant professeur à l'université d'Oslo*. Fonctionnement et évolution des systèmes écologiques, CNRS UMR 7625, École normale supérieure

Mariette Mylène, *doctorante*. UPMC Paris VI, laboratoire d'écologie UMR7625

Møller Anders P., *directeur de recherche CNRS*. Laboratoire de parasitologie évolutive, CNRS UMR 7103, université Pierre et Marie Curie

Sorci Gabriele, *chargé de recherche CNRS*. Laboratoire de parasitologie évolutive, CNRS UMR 7103, université Pierre et Marie Curie

Théry Marc, *chargé de recherche CNRS*. CNRS UMR 8571, MNHN, Brunoy, équipe évolution des systèmes sociaux, laboratoire d'écologie générale

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE : HISTOIRE, CONCEPTS ET MÉTHODES

Toute tentative de caractérisation d'une discipline scientifique suppose de décrire comment elle élabore ses théories et comment celles-ci sont mises à l'épreuve (Soler 2000). Ces deux points essentiels font l'objet des chapitres deux et trois. Mais caractériser une discipline implique aussi de s'interroger sur la nature des processus par lesquels celle-ci s'est constituée historiquement. Le chapitre 1 commence donc par présenter un historique des sciences du comportement. Puis le

chapitre 2 présente les grands concepts de l'écologie comportementale. La plupart de ces concepts ne sont pas propres à l'écologie comportementale mais plutôt à toute approche évolutionniste. Enfin, le chapitre 3 présente les grands principes de la méthodologie utilisée en écologie comportementale. De nouveau, la plupart des méthodes présentées ne relèvent pas uniquement de l'écologie comportementale mais sont en fait communes à toute démarche scientifique.

Histoire de l'écologie comportementale

Plus de vingt ans après les premières éditions des ouvrages fondateurs de Wilson (1975) *Sociobiology* et Krebs et Davies (1978) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, l'appellation « écologie comportementale » reste encore relativement peu connue du grand public, particulièrement dans les pays francophones. La situation n'est guère différente au sein du monde académique, où semble même subsister une certaine difficulté à identifier sans ambiguïté ce qui singularise l'écologie comportementale vis-à-vis d'autres disciplines. De fait, c'est plutôt aux termes « psychologie animale » ou « éthologie » que l'on a généralement coutume d'associer l'étude du comportement animal. Cette situation peut être perçue comme un défaut de jeunesse ou, ce qui serait plus grave, comme symptomatique d'une pseudo-discipline aux contours flous et aux fondements théoriques fragiles. Il est donc nécessaire de caractériser d'emblée l'écologie comportementale. Cette nécessité est particulièrement aiguë dans un monde académique compétitif où à la fois l'attribution des subventions de recherche à une discipline et la place qui lui est accordée dans l'enseignement dépendent pour une bonne partie de la perception qu'en ont l'ensemble de la communauté scientifique et les décideurs.

Du point de vue de l'histoire des sciences du comportement, on peut ainsi se demander si l'écologie comportementale ne constitue qu'un prolongement d'autres disciplines auxquelles elle succède à l'intérieur de ce qu'il est convenu d'appeler les **sciences du comportement**, ou si elle s'en démarque irrémédiablement par une réorganisation en profondeur des contenus théoriques. C'est l'objet de ce chapitre de répondre à ces questions, sans prétendre à une véritable analyse épistémologique qui dépasse le cadre d'un manuel essentiellement destiné à l'enseignement de l'écologie comportementale. Nous nous limiterons donc dans un premier temps à retracer les

grandes étapes de l'histoire des sciences du comportement pour mieux analyser les conditions d'émergence de l'écologie comportementale. Nous tenterons ensuite de préciser dans quelle mesure l'écologie comportementale se démarque véritablement des disciplines qui l'ont précédée. Enfin, nous en délimiterons le champ d'investigation que les chapitres qui suivent illustreront en détail.

1.1 HISTORIQUE DES SCIENCES DU COMPORTEMENT

1.1.1 Les précurseurs

a) Les origines lointaines

L'analyse scientifique du comportement est relativement récente puisqu'elle n'est apparue qu'à la fin du XIX^e siècle. Les prémices de son étude sont toutefois bien plus anciennes. Les origines de l'observation du comportement animal remontent certainement à l'aube des temps, lorsque les premiers humains étaient à la fois proies et prédateurs et se devaient pour survivre d'être attentifs aux modes de vie des espèces animales qui les entouraient. Cette attention particulière fut souvent sublimée dans des pratiques spirituelles dont il ne subsiste aujourd'hui que quelques pictogrammes ou peintures rupestres, comme celles qui ornent les murs des grottes de Lascaux ou de Tautavel. Il faut attendre les philosophes de la Grèce Antique, Platon (427-347 av. J.-C.) et Aristote (384-322 av. J.-C.) en tête, pour que naissent les premières interrogations sur le comportement dont nous ayons gardé une trace. L'opposition entre les deux philosophes à propos du statut de la connaissance humaine annonçait déjà les clivages théoriques qui devaient marquer bien des siècles plus tard l'étude de l'apprentissage (Doré 1983). Alors que Platon sépare l'esprit

du corps et minimise le rôle de l'expérience sensorielle dans la connaissance qu'il ne juge atteignable que par la raison, Aristote réunit les deux entités et lie la connaissance à l'apprentissage des lois qui gouvernent la nature. L'esprit ne peut concevoir ces lois indépendamment de l'expérience sensorielle qui devient avec Aristote le support du fonctionnement cognitif. L'influence d'Aristote sur les sciences du comportement ne s'arrête cependant pas là (Dewsbury 1999). Pour le père du péripatétisme, il convient de distinguer différentes sortes de causes dans l'explication d'un phénomène. La classification des causes selon Aristote est couramment illustrée à partir de l'exemple de l'élaboration d'une statue. La **cause matérielle** correspond à la matière dont la statue est faite, par exemple l'argile, le marbre ou le bronze. La **cause formelle** répond à la forme particulière qui a été conférée à la matière, par exemple celle d'un corps humain ou d'un animal. La **cause efficiente** se définit comme l'agent responsable de la fabrication de la statue, le sculpteur. Enfin, la **cause finale** correspond à l'utilité de l'objet, la statue ayant été créée dans le but de satisfaire une esthétique ou pour immortaliser un personnage célèbre. Cette insistance à reconnaître que différents antécédents logiques peuvent contribuer à produire un effet donné préfigure le débat autour des différents niveaux d'analyse du comportement (Dewsbury 1999) qui a perduré jusqu'à l'avènement de l'écologie comportementale.

L'influence des philosophes grecs fut considérable et durable. Dans les siècles qui suivirent, l'activité intellectuelle fut quasiment réduite à une exégèse des textes de l'Antiquité. Ce n'est qu'au XVII^e siècle que s'amorça un nouvel élan. Cette époque est marquée par un fort anthropocentrisme et une volonté affirmée de démarquer le fonctionnement psychique de l'homme de celui de l'animal. Cette attitude trouve sa pleine expression dans la théorie des **animaux-machines** élaborée par le Français René Descartes du Perron (1596-1650). Selon cette théorie, les êtres humains possèdent certaines caractéristiques en commun avec les animaux mais sont les seuls à posséder une âme spirituelle et à être doués de raison. Les animaux ne sont que des automates dont les mouvements sont entièrement réductibles à des principes mécaniques (les fameux mécanismes « cartésiens ») qu'il doit être simple d'élucider. Cette conception, pour radicale qu'elle ait été, n'en a pas moins joué un rôle primordial dans l'avènement d'un réductionnisme physiologique comme voie d'étude du comportement (Sartori 1999). À cette même époque se développe de l'autre côté de la

Manche le mouvement des empiristes dont les principales figures sont les Anglais John Locke (1632-1704) et David Hume (1711-1776). Tout comme Descartes, les empiristes assimilent les caractéristiques psychiques à une machine qui fonctionne selon des principes simples (Doré 1983). Une des dimensions importantes de l'empirisme britannique est l'**associationnisme**, considéré comme la base de l'activité mentale. Selon cette autre théorie mécaniste, les idées ou les sensations s'associent lorsqu'elles surviennent simultanément. Ce concept sera largement repris au sein des premières théories de l'apprentissage. Cependant, ni Descartes ni les empiristes ne s'engagent réellement dans une voie expérimentale. Leurs raisonnements continuent de s'appuyer sur des anecdotes, leur réflexion reste spéculative et subjective.

b) Premiers développements de la physiologie sensorielle : vitalistes versus mécanistes

La quête d'une nécessaire objectivité va s'amorcer à la fin du XVIII^e et au début du XIX^e siècles avec le développement de la physiologie sensorielle et l'opposition entre les approches **vitalistes** et **mécanistes** du comportement (Ruwet 1969, Sartori 1999). Au XVIII^e siècle, la biologie ne connaît pas encore le même essor que les mathématiques, la physique ou la chimie. Les médecins de l'époque tendent à réduire la biologie à la mécanique et l'hydraulique. Dans le même temps, les chimistes et les physiciens tentent de réduire la biologie à leurs disciplines. Face à cet impérialisme se développe le vitalisme (Sartori 1999). Pour les vitalistes, les vérités physiologiques sont d'un ordre plus élevé que celles de la physique. Cette attitude est notamment défendue par l'anatomiste français Xavier Bichat (1771-1802) pour qui la vie se caractérise par une opposition constante avec les lois physiques. En conséquence, la médecine et la biologie ne peuvent être basées que sur l'observation et échappent donc à l'expérimentation.

En réaction au vitalisme, s'organise alors le courant mécaniste qui à l'opposé prône un empirisme total, n'accordant crédit qu'à l'expérience. Ce courant s'initie avec les travaux de deux physiologistes, l'Anglais Charles Bell (1774-1842) et le Français François Magendie (1783-1855), qui mettent en évidence la double conduction, sensitive et motrice, des nerfs, et précisent de manière expérimentale les trajets respectifs des influx sensitifs et des influx moteurs dans les nerfs rachidiens. Un développement important est donné à ces travaux par le Français Pierre Flourens (1794-1867) qui, le premier,

établit expérimentalement un lien direct entre structures nerveuses et comportement (Flourens 1842). À l'époque, ses expériences, qui consistent en l'ablation des lobes cérébraux chez des pigeons, ont un grand retentissement. Les oiseaux opérés semblent avoir perdu toutes leurs « facultés » mentales, et, en l'absence de toute stimulation mécanique, restent indéfiniment immobiles, jusqu'à mourir d'inanition. Flourens s'illustre aussi par une conception du système nerveux divisé en grandes unités possédant chacune une fonction unitaire. À la suite de ces découvertes, l'étude des structures nerveuses et de la nature de l'influx nerveux se développe largement et achève de fournir au début du XX^e siècle, avec la parution des travaux du neurophysiologiste anglais Charles Scott Sherrington (1857-1952), les bases physiologiques des mécanismes cartésiens.

Parallèlement, se développent les premiers modèles mécanistes du comportement avec les travaux du biologiste germano-américain Jacques Loeb (1859-1924) sur les **tropismes**. Il s'agit de phénomènes de croissance orientée sous l'influence d'une stimulation extérieure que Loeb étudie tout d'abord chez les végétaux. Il transpose ensuite la notion de tropisme chez l'animal pour décrire les mouvements d'orientation qu'il étudie chez les invertébrés. Il montre alors que certaines réponses d'orientation de l'animal résultent de stimulations plus ou moins intenses de différents récepteurs. Phototropisme, thermotropisme ou encore rhéotropisme deviennent les éléments de base de l'activité du vivant. Selon sa théorie, les tropismes sont assimilables à des sommes de réflexes et doivent permettre de rendre compte du comportement de toutes les formes vivantes. Si la théorie de Loeb a le fort inconvénient de réduire le comportement à des mouvements forcés et automatiques, elle aura eu en revanche le mérite de bien préciser les notions de **stimulus** et de **réponse**. Elle aura aussi stimulé par réaction d'autres recherches sur les mécanismes d'orientation, notamment ceux de Herbert Spencer Jennings (1868-1947) sur les protozoaires.

Le courant mécaniste progresse encore avec les travaux du physiologiste russe Ivan Pavlov (1849-1936). Ses recherches sur le fonctionnement du système nerveux lui permettent de mettre en évidence une des formes de l'apprentissage, le conditionnement classique. À partir d'une série d'observations sur le comportement des chiens à qui l'on présente de la nourriture, Pavlov note que des manifestations telles que les sécrétions gastriques ou la salive peuvent être induites par les stimuli qui précèdent d'ordinaire l'apparition de la nourriture tels que la

vue du bol ou celle de l'animalier. Des stimuli sans relation directe avec une réponse (dits stimuli **conditionnels**) peuvent déclencher celle-ci s'ils précèdent régulièrement la présentation du déclencheur naturel de la réaction (le stimulus **inconditionnel**). Pavlov met ainsi en évidence le **conditionnement classique**. Alors que la notion de réflexe déjà en usage à l'époque de Pavlov renvoie à une manifestation mécanique automatique et involontaire, le physiologiste russe et ses collaborateurs définissent la **réponse conditionnelle** comme une réponse régie par des lois à un facteur déterminé de l'environnement. Ils en font l'unité fondamentale de tout apprentissage animal et humain. Les comportements acquis par entraînement ou par éducation sont censés être réductibles à une chaîne de réflexes conditionnels.

c) Les naturalistes

Parallèlement à la physiologie sensorielle, une autre approche du comportement s'est développée aux XVIII^e et XIX^e siècles, celle des naturalistes. Leurs descriptions détaillées des **mœurs animales** s'opposent aux conceptions réductionnistes des mécanistes. Les premiers naturalistes n'étaient pas des hommes de science et se contentaient le plus souvent de cataloguer et de décrire les espèces animales, à l'instar de Thomas Morton (1579-1647), gentilhomme et homme de loi installé dans le Massachusetts, à qui l'on doit entre autres une description assez détaillée du comportement des castors (Dewsbury 1989). La démarche des naturalistes s'oriente ensuite vers une description de plus en plus minutieuse des conduites animales. Ce souci du détail poussé à l'extrême caractérise par exemple les travaux de René-Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757), physicien et entomologiste français, qui s'adonne à une observation précise et méticuleuse des insectes d'intérêt agronomique, et plus particulièrement des insectes sociaux. Mais c'est avec Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788), et la parution des premiers volumes de l'*Histoire Naturelle* en 1749, que l'approche naturaliste prend son véritable essor. S'opposant à une classification des espèces sur des critères essentiellement morphoanatomiques, Buffon recommande d'y adjoindre diverses variables écologiques et comportementales telles que leur organisation sociale, leur mode d'utilisation de l'habitat, ou encore la façon dont elles exploitent les ressources alimentaires. Le comportement animal devient un élément essentiel de la taxinomie. De l'autre côté de l'Atlantique, la tradition naturaliste connaîtra un

succès certain, notamment avec l'Américain John James Audubon (1785-1851). Célèbre pour ses gravures qui restituent les espèces animales dans leur environnement naturel, il est aussi l'auteur de nombreuses notes qui rapportent quantité d'observations sur le comportement de la faune nord-américaine (Dewsbury 1989). Il semble même que le grand naturaliste américain ne se limitait pas à simplement observer et décrire la nature. Ainsi l'affirmation d'Audubon selon laquelle les vautours américains utilisaient la vue et non l'odorat pour localiser leurs proies aurait été fondée sur des expériences réalisées en Louisiane (Chatelin 2001).

Le mouvement vitaliste connaîtra un prolongement notable chez les naturalistes avec le courant **instinctiviste** dont le représentant le plus célèbre est sans nul doute l'entomologiste français Jean-Henri Fabre (1823-1915 ; encart 1.1). Pour Fabre et les naturalistes, l'instinct, sorte de motivation inconsciente qui conduit inexorablement les animaux vers un but dont ils n'ont pas connaissance, est à la base de la vie de relation de l'organisme et assure la conservation de l'individu et de l'espèce. Cependant, si les descriptions du comportement publiées par Fabre sont minutieuses et détaillées, elles restent basées pour

chaque espèce sur un nombre d'observations limitées et souvent fortuites, parfois séparées de plusieurs dizaines d'années. Il manque à celles-ci un caractère systématique propre à une démarche d'investigation véritablement scientifique.

Avec la physiologie sensorielle et le mouvement naturaliste se sont affirmées deux grandes voies d'approches du comportement. La première, qui est expérimentale et entièrement tournée vers l'étude des mécanismes, se veut réductionniste. Elle limite déjà son champ d'investigation à quelques types d'organismes. La seconde, plus descriptive, procède par des recoupements et des généralisations à partir d'observations souvent anecdotiques. Elle traite cependant d'un nombre d'espèces sensiblement plus large. Tout au long du XIX^e siècle, ces deux approches contribuent chacune à faire progresser la recherche en comportement mais les faits qu'elles parviennent à mettre en évidence restent interprétés dans un cadre créationniste. Malgré quelques interrogations de la part de savants de premier plan, tels Buffon et Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759), la vaste majorité des scientifiques est restée convaincue de la fixité des espèces dont le type est censé ne pas avoir évolué depuis leur création.

Encart 1.1

Jean-Henri Fabre, précurseur de l'écologie comportementale

Seule l'étude de l'animal dans son biotope trouve grâce aux yeux de cet infatigable observateur des insectes, né à Saint-Léons du Lévezou dans le sud-ouest de la France. Il a rassemblé ses innombrables observations dans les dix volumes de son œuvre majeure, les *Souvenirs entomologiques*, sous-titrée *Études sur l'Instinct et les Mœurs des Insectes* (1879-1908 ; réédité en 1989). Fabre y affirme que « pour l'instinct, rien n'est impossible » et cite à l'appui de son assertion l'exemple de l'abeille capable de fabriquer des cellules parfaitement hexagonales sans aucune « intelligence algébrique ». Il observe aussi que de nombreux hyménoptères parasitoïdes sont capables, dès leur première capture et en l'absence de tout apprentissage, d'insérer parfaitement leur dard dans un point névralgique de la proie. Par ailleurs, des manipulations simples confortent Fabre dans son idée que les insectes, prisonniers de leur instinct, disposent de capacités limitées pour ajuster leur comportement à des modifications imprévisibles de leur environnement.

À partir de ses observations nombreuses et variées, Fabre peut dresser les caractéristiques essentielles de l'instinct : son innéité, sa préformation, sa fixité, et sa spécificité. À cet égard, Fabre peut être considéré comme un précurseur de l'éthologie. Mais il est aussi par certains aspects un précurseur de l'écologie comportementale. D'une part, il souligne régulièrement l'intérêt du raisonnement par analogie et recommande la comparaison entre espèces proches pour comprendre le comportement des insectes. D'autre part, il propose que le comportement des animaux réponde à une « loi d'économie de la force » qu'il rapproche des principes économiques en vigueur dans la société industrielle. Notamment, Fabre, le premier, invoque ce principe dans l'analyse des trajets accomplis par divers insectes. Ces deux aspects des conceptions de Fabre préfigurent les deux piliers méthodologiques de l'écologie comportementale, la méthode comparative et l'optimisation (cf. chapitre 3).

1.1.2 L'apport du transformisme : de Lamarck à Darwin

Les observations des physiologistes et des anatomistes, jointes à celles des naturalistes, ont permis de révéler que les organismes sont complexes et bien adaptés au milieu où ils vivent. Cette complexité n'est pas un enchevêtrement désordonné de parties indépendantes. Au contraire, celles-ci sont organisées et reliées entre elles pour former un tout cohérent. Cette cohérence ne peut être à l'époque interprétée que de deux façons (Sober 1993). Soit les organismes ont été conçus et créés par une entité intelligente, soit leur existence n'est due qu'à l'action de forces physiques qui ont transformé la matière inerte en formes vivantes (Strick 2000). Selon William Paley (1743-1805), la première interprétation est celle qu'il convient de retenir. Pour appuyer son argument, l'archidiacre anglais propose au début de son ouvrage *Natural Theology – or Evidence of the Existence and Attributes of the Deity Collected from the Appearances of Nature* (1802) une analogie restée célèbre. Supposons qu'un promeneur traversant la lande bute sur un objet aussi simple qu'une pierre. Il n'en sera pas autrement surpris et continuera son chemin, certain que la pierre qui se trouvait sur son passage y a toujours été et que sa présence n'a rien d'exceptionnel. Mais que le même promeneur vienne à buter sur un objet autrement complexe, tel qu'une montre ; pour Paley la présence au milieu de la lande d'un tel objet aux mécanismes si fins et si bien ajustés demande une explication. Selon lui une seule peut être fournie : un horloger en aura assuré la fabrication. Si l'argument vaut pour la montre, il vaut pour tous les autres organismes et les organes complexes que nous pouvons observer dans la nature. Et Paley de développer son argument en dressant un parallèle entre la perfection technique de l'œil et celle du télescope qui chacun doivent avoir un concepteur. Pour le théologien anglais, la perfection des organismes est une preuve directe de l'existence de Dieu. Cet « argument basé sur la conception fonctionnelle » (*argument from design*) des organismes gagne au XIX^e siècle l'adhésion des plus brillants chercheurs et philosophes. Les naturalistes, Réaumur et Fabre en tête, ne cessent de voir dans le comportement adapté des organismes la manifestation de l'intelligence divine. C'est dans ce contexte apparemment peu favorable que vont se développer les conceptions évolutionnistes qui transformeront irrémédiablement l'étude du comportement.

a) Lamarck et le transformisme

Entre 1788, date de la mort de Buffon, et 1800, date à laquelle sont formulées les premières hypothèses transformistes, la France, berceau de l'évolutionnisme, connaît une période agitée. La Révolution entraîne de profonds bouleversements sur les plans sociaux et institutionnels. Ces changements touchent aussi à l'organisation de la recherche dans le domaine des sciences naturelles et suscitent un débat sur la nécessité d'une réforme de l'histoire naturelle (Corsi 2001). Les progrès enregistrés dans les sciences naturelles et la rigueur qui y a été introduite incitent certains chercheurs de l'époque à bâtir une théorie qui puisse combiner une vision unitaire de la nature avec l'exigence de précision qui s'est affirmée. Le grand artisan de cette nouvelle théorie sera Jean-Baptiste Pierre-Antoine Monet de Lamarck (1744-1829).

Disciple de Buffon, Lamarck est un botaniste déjà réputé lorsqu'il est nommé, en 1793, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, en charge des invertébrés. Il se révèle d'abord être un fixiste, puis amorce tardivement un changement radical d'attitude (Mayr 1982, Buican 1989). Dans son *Discours d'ouverture* prononcé en 1800, il expose ses nouvelles conceptions transformistes qu'il développera plus tard dans son ouvrage principal *Philosophie zoologique* (1809). Lamarck affirme que la nature a produit de manière successive les différentes espèces animales en différentes lignées qui tendent inexorablement à se complexifier au cours du temps. Selon Lamarck, les espèces les plus complexes sont les représentants actuels des lignées les plus anciennes, tandis que les espèces les plus simples appartiennent à des lignées apparues récemment et qui ont disposé de peu de temps pour atteindre un haut niveau de complexité. La tendance à une complexification croissante au sein des lignées est, selon Lamarck, une loi de la nature qui ne requiert aucune explication.

Pour le père du transformisme, les espèces se sont répandues au cours des temps géologiques dans diverses régions du Globe, où elles ont développé des caractéristiques particulières sous l'influence de l'environnement local. Ces transformations successives au sein des lignées sont expliquées par un processus fondamental, la **loi d'usage et non-usage**. Chez tout animal qui n'a pas atteint le stade ultime de sa croissance, l'emploi répété d'un organe en amplifie la taille, tandis qu'un défaut de sollicitation entraîne l'atrophie. Le comportement occupe une place centrale dans la théorie de Lamarck puisqu'il intervient pour intensifier l'usage d'un organe afin

de satisfaire un besoin. Cherchant à atteindre les feuillages situés en hauteur pour satisfaire son appétit, la jeune girafe s'efforce d'allonger son cou qui se développe en conséquence. Les changements induits par une utilisation plus ou moins intense de l'organe durant le développement sont ensuite transmis à la descendance, pour peu qu'ils aient été communs aux deux parents. Ce principe restera célèbre sous le nom d'**hérédité des caractères acquis**. Lamarck peut être clairement considéré comme un évolutionniste majeur. Par sa théorie, il rompt avec la vision prévalente à son époque d'un monde statique. Il postule une évolution graduelle qui est aussi une évolution adaptative. Cependant, les mécanismes sous-tendant l'adaptation, postulés par Lamarck, se révéleront erronés.

b) L'œuvre de Darwin

La diffusion des idées transformistes à travers l'Europe après 1830 contribue à l'émergence d'une culture pro-évolutionniste. Par ailleurs, les preuves en faveur de l'idée d'évolution s'accumulent, provenant de la

biogéographie, de la systématique ou de l'anatomie comparée. Cependant, les chercheurs renâclent encore à changer de paradigme (Mayr 1982). C'est alors que la publication, le 24 novembre 1859, de l'ouvrage intitulé *The Origin of Species by Means of Natural Selection* de Charles Darwin (1809-1882 ; encart 1.2) vient bouleverser en profondeur les bases philosophiques, religieuses et scientifiques de l'étude de la nature. Pour le naturaliste anglais, les organismes n'ont pas été créés immuables et indépendamment les uns des autres. Ils proviennent tous d'un lointain ancêtre commun et se sont transformés et différenciés au cours de millions d'années. Cette différenciation s'est effectuée selon un processus particulier, la **sélection naturelle**.

Les conceptions de Darwin se sont élaborées lentement. Le voyage à bord du *Beagle* lui a d'abord permis de remarquer en de multiples occasions l'étendue de la diversité biologique, aussi bien au niveau du nombre d'espèces qu'à celui de la variation entre les individus d'une même espèce. C'est ensuite en considérant les mécanismes impliqués dans la domestication

Encart 1.2

Charles Darwin, naturaliste, géologue et théoricien

Charles Darwin est né près de Shrewsbury en Angleterre à la veille de la révolution industrielle. Dès l'âge de huit ans, il satisfait son appétit de naturaliste en collectionnant avec avidité coquillages, œufs et minéraux. Il entame en 1825 des études universitaires de médecine à Édimbourg, qu'il interrompt en 1828 pour partir étudier, sous l'injonction de son père, la théologie à Cambridge. Piètre étudiant, ces années universitaires lui permettent surtout de parfaire ses connaissances naturalistes à travers l'étude de la géologie, de la botanique et de l'entomologie. Son admission comme naturaliste à bord du *Beagle* marque un tournant dans sa vie. Il embarque le 27 décembre 1831 à l'âge de 22 ans et ne regagne l'Angleterre que le 20 octobre 1836, après avoir visité l'Amérique du Sud, les îles du Pacifique, l'Australie et la Nouvelle-Zélande, les îles de l'Océan Indien et l'Afrique. À son retour, il s'entoure d'une équipe de brillants naturalistes pour classer et étudier les collections qu'il a rapportées de son long périple. Rapidement, il est reconnu comme un éminent naturaliste et côtoie les plus grands savants de l'époque victorienne. Tout en coordonnant le

travail de ses collaborateurs, il s'adonne à la rédaction de plusieurs ouvrages dont deux volumes de géologie, quatre volumes sur la classification des crustacés cirripèdes, et le récit de son voyage à bord du *Beagle*. De 1839 à 1844, il travaille sur le manuscrit qui deviendra *The Origin of Species* dont la parution ne sera effective qu'en 1859. Sa santé devenue fragile ne lui laisse plus alors que quelques heures par jour pour s'adonner à ses études. Il n'arrête cependant pas de publier de nouveaux ouvrages parmi lesquels figurent (outre ses ouvrages sur la sélection sexuelle et le comportement) *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868), *Insectivorous Plants* (1875) ou encore *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms* (1881). Toute l'œuvre de Charles Darwin est marquée par l'acuité des observations de ce naturaliste insatiable, l'originalité de ses théories et la richesse de son style écrit. Présent dans l'histoire des sciences comme le scientifique le plus important du XIX^e siècle, son influence reste encore déterminante aujourd'hui, particulièrement en écologie comportementale.

des espèces animales et végétales que le naturaliste a trouvé son inspiration. Il a su reconnaître dans la sélection artificielle pratiquée par l'homme un processus de tri cumulatif capable de retenir ou d'éliminer de légères variations et, à terme, de produire des races bien différenciées. Si un principe de tri analogue existe dans la nature, il doit permettre de rendre compte de la différenciation des espèces. C'est à la lecture des écrits de l'économiste britannique Thomas Robert Malthus (1766-1834) que Darwin conçoit le dernier élément de sa théorie, la **lutte pour l'existence**. Les espèces disposent d'un potentiel démographique bien supérieur au taux de renouvellement des ressources dont elles dépendent. Le surpeuplement amène inéluctablement à une compétition entre les individus pour l'exploitation des ressources. Le résultat de cette compétition est la survie des individus les mieux adaptés à l'environnement et la transmission différentielle de leurs caractéristiques à la génération suivante. Il ne manque en fait à la théorie de Darwin qu'un mécanisme d'hérédité. Au sein de sa théorie, Darwin considère l'hérédité comme donnée mais ne l'explique pas. Quelques dizaines d'années plus tard, la redécouverte des lois de l'hérédité, mises en évidence par le moine et botaniste autrichien Gregor Mendel (1822-1884) du vivant de Darwin, viendra, après quelques vicissitudes (cf. Gayon 1992), consolider l'édifice darwinien.

Les conceptions darwiniennes s'opposent à celles de Lamarck à plusieurs niveaux. Pour Lamarck, c'est l'influence directe de l'environnement qui permet de générer de la variabilité. Pour Darwin, en revanche, la variabilité préexiste à l'influence de l'environnement qui n'intervient que pour trier parmi ce qui existe. La tendance innée à la complexification chère à Lamarck disparaît chez Darwin au profit d'un rôle du hasard. Avec Darwin, la conception déterministe de la nature s'efface pour laisser place à une conception probabiliste. L'adaptation des organismes à leur milieu ne répond plus à un grand dessein, l'horloger est devenu aveugle (Dawkins 1989b).

Les conséquences des théories darwiniennes exposées dans *l'Origine des espèces* pour l'étude du comportement sont évidentes. En affirmant une continuité entre les espèces animales et l'homme, Darwin postule implicitement une continuité des processus mentaux, ouvrant ainsi la voie à une **psychologie comparative** (Doré 1983, Vaclair 1987). Le comportement, comme l'ensemble des caractéristiques des organismes, est susceptible d'évoluer par sélection naturelle et les ébauches des caractères comportementaux d'une espèce doivent pouvoir se retrouver chez les espèces

qui lui sont ancestrales. Darwin consacre notamment la totalité du septième chapitre à une discussion sur l'instinct et sur ses modalités d'évolution par l'accumulation de changements graduels. L'influence de Darwin sur l'étude du comportement s'affirmera encore avec la parution de deux autres ouvrages. Dans *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871), Darwin reprend et développe le concept de **sélection sexuelle**, un compartiment de sa théorie déjà introduit dans *l'Origine des espèces*. Darwin invoque la sélection sexuelle pour expliquer l'évolution de certains traits dimorphiques qui ne sont présents que chez un seul sexe, généralement les mâles, et dont l'expression semble à première vue avoir des conséquences négatives en termes de survie. Ces traits correspondent par exemple aux chants, à des colorations vives, des ornements extravagants, ou encore à certains traits à vocation offensive ou défensive. Chez les oiseaux, par exemple, les vocalisations et les plumages ornementés des mâles les rendent plus visibles que les femelles (aux couleurs généralement plus cryptiques) et donc plus facilement repérables par les prédateurs. Les cornes chez certains coléoptères ou la crinière des lions sont utilisées comme des armes ou des boucliers, mais ne semblent pas avoir évolué pour contrer les prédateurs. Si tel était le cas, ils devraient être aussi présents chez les femelles. Selon l'évolutionniste anglais, de tels traits dimorphiques sont en fait sélectionnés en conséquence de l'avantage qu'ils procurent chez un sexe **dans la compétition pour l'accès aux partenaires sexuels**. Darwin distingue les traits qui interviennent dans l'affrontement direct entre les mâles et ceux qui sont impliqués dans une forme de compétition indirecte arbitrée par le choix des femelles. Les armes et les boucliers relèvent de la première catégorie, tandis que les colorations vives et les ornements sont censés stimuler le sens esthétique des femelles. Si cette interprétation de l'évolution du dimorphisme sexuel ne reçut pas lors de sa publication un accueil enthousiaste, elle constitue aujourd'hui un des tout premiers champs d'investigation de l'écologie comportementale (cf. chapitre 9).

Dans *The Expression of Emotions in Man and Animals* (1872), Darwin explique l'expression des émotions à partir de trois grands principes qu'il nomme « habitudes associées à une commodité » (*serviceable associated habits*), « principe de l'antithèse », et « action directe du système nerveux ». Le premier principe correspond à une sorte de préparation à l'action qui est associée à une émotion et qui revêt un caractère adaptatif. Frapper, par exemple est un comportement étroitement associé à la colère. La mobilisation et la tension