SCIENCES SUP

Cours et Questions de réflexion

Master • CAPES • Agrégation

ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

Étienne Danchin
Luc-Alain Giraldeau
Frank Cézilly

DUNOD

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 d'Europe bramant, Denis-Huot M.& C., Biosphoto ©

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.

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.
Le Code de la propriété intellectuelle du 1er juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.
Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).

DANGER
LE PHOTOCOPILLAGE TUE LE LIVRE

© Dunod, Paris, 2005
ISBN 2 10 005499 6

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

Les grands principes de la conception de l'ouvrage XX

Le plan du livre XXI

Remerciements XXIII

Les auteurs XXV

PREMIÈRE PARTIE

Écologie comportementale : histoire, concepts et méthodes

Chapitre 1. **Histoire de l'écologie comportementale,** F. CÉZILLY 3

1.1 Historique des sciences du comportement 3

1.1.1 Les précurseurs 3

a) Les origines lointaines 3

b) Premiers développements de la physiologie sensorielle : vitalistes versus mécanistes 4

c) Les naturalistes 5

1.1.2 L'apport du transformisme : de Lamarck à Darwin 7

a) Lamarck et le transformisme 7

b) L'œuvre de Darwin 8

c) Premières ébauches d'une approche évolutionniste du comportement 10

1.1.3 L'approche behavioriste 11

1.1.4 L'approche cognitiviste 12

1.2 L'éthologie 13

1.2.1 Développement initial de l'éthologie : 1900-1935 14

1.2.2 Apogée de l'éthologie : 1935-1975 14

1.2.3 Controverses et déclin de l'éthologie 18

1.3 L'avènement de l'écologie comportementale 20

1.3.1 La sociobiologie et ses origines 20

1.3.2 L'écologie comportementale 23

1.3.3 Statut actuel de la discipline et évolution des thèmes 24

Conclusion 25

Lectures complémentaires 26

Questions 26

Chapitre 2. **Concepts de base en écologie comportementale,** É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU 27

2.1 Qu'est-ce que « l'écologie comportementale » ? 27

2.1.1 Une approche évolutionniste du comportement 27

2.1.2 L'homogamie pour la taille chez les gammares 28

2.2 L'écologie comportementale : une approche évolutionniste 30

2.2.1 Qu'est ce que l'évolution ? 30

2.2.2 La logique de l'évolution : information, réplicateurs et véhicules 32

a) L'évolution 32

b) Génotype et phénotype 32

c) Des gènes… 32

d) …aux avatars 32

2.2.3 Phénotype, génotype et norme de réaction 33

a) Hérédité et héritabilité 33

b) Variance phénotypique et norme de réaction 35

c) Variance phénotypique et plasticité phénotypique 36

d) Plasticité phénotypique et adaptation 37

2.2.4 Valeur sélective et aptitude phénotypique 38

2.2.5 Évolution, sélection naturelle et adaptation 39

a) Qu'est-ce que la sélection naturelle ? 39

b) Définition 39

c) Évolution, sélection naturelle et dérive génétique 40
d) Sélection et adaptation 42
2.2.6 Aptitude phénotypique inclusive 42
a) Sélection de parentèle 44
b) La règle d'Hamilton 45
2.3 La transmission culturelle des comportements : au-delà des gènes ? 45
2.3.1 Culture et transmission culturelle 46
2.3.2 Évolution par mutation/sélection et évolution culturelle 46
a) Une héritabilité culturelle… 47
b) … par imitation, avec erreurs possibles… 47
c) … mais il existe des différences 47
d) Ces deux formes d'évolution sont cependant couplées 48
e) Vers une définition de la culture adaptée aux questions évolutives 48
2.3.3 Importance et réalité de la transmission culturelle 49
Lectures complémentaires 50
Questions 50

Chapitre 3. **Stratégies de recherche en écologie comportementale**
F. Cézilly, É. Danchin et L.-A. Giraldeau 51

3.1 Théories, principes, modèles et expériences 51
3.1.1 La distinction entre théorie, principe et modèle en écologie comportementale 52
3.1.2 La démarche expérimentale 53
a) Les filets des hirondelles rustiques 53
b) Ce sont les cigognes qui apportent les bébés 53
c) De retour chez les hirondelles rustiques 55
d) Les vertus et méthodes de l'expérimentation 56
3.2 L'approche phénotypique 57
3.2.1 Le concept d'optimisation 57
a) Aspects fonctionnels de la prise de décision : une approche « économétrique » 57
b) Optimisation et perfection 58
3.2.2 Optimisation statique versus optimisation dynamique 59
a) Le temps et l'énergie, deux ressources limitées… 59
b) … à l'origine de compromis… 60
c) … à étudier par des modèles 60
3.2.3 Optimisation en situation de fréquence-dépendance : la théorie des jeux 60
a) La solution aux jeux évolutifs : la stratégie évolutivement stable 62
b) Un exemple de SÉS : la sex-ratio 63
3.2.4 Un problème récurrent : l'estimation de l'aptitude phénotypique 63
a) Comportement, aptitude phénotypique et démographie 63
b) Devise de conversion et aptitude 64
c) Quelle devise de conversion utiliser ? 64
d) Les outils et méthodes d'estimation de l'aptitude 65
3.2.5 L'ingénierie phénotypique : un outil d'avenir ? 65
3.3 L'approche génétique 67
3.3.1 Quelques limites de l'approche phénotypique 67
3.3.2 Gènes et comportement : quelle relation ? 68
a) L'étude des différences entre populations 69
b) La sélection artificielle et l'apport de la génétique quantitative 71
c) L'apport des biotechnologies 71
3.4 L'approche comparative 72
3.4.1 Méthodes qualitatives 72
a) Les lézards et les mammifères du désert du Chihuahuan 72
b) Risques de prédation et enlèvement des coquilles d'œuf 73
c) Tisserins solitaires ou coloniaux 73
3.4.2 Méthodes quantitatives 74
a) L'effet de la taille du corps : un problème d'allométrie 74
b) L'effet de la phylogénie 76
c) Le problème des caractères ancestraux 78
d) Les grands types de méthodes quantitatives 80
e) Forces et faiblesses de l'approche comparative 83
Conclusion : complémentarité des différentes approches 85
Lectures complémentaires 86

Deuxième partie
Grandir et choisir un habitat de vie pour exploiter les ressources

Chapitre 4. **Développement du phénotype : l'approche physiologie évolutive,**
A. M. Dufty et É. Danchin 89

4.1 Introduction 89
4.1.1 Relation entre phénotype et génotype 89
4.1.2 Gènes et comportement 90
4.1.3 Facteurs non génétiques 90
4.1.4 Les hormones et leur régulation 92
a) Transport d'hormones et cellules cibles 92
b) Autres mécanismes de régulation 95

4.1.5 Les effets du comportement sur les hormones 95
4.1.6 Rôle du contexte en endocrinologie comportementale et adaptation 96
4.2 La différentiation sexuelle 99
4.2.1 Comment est déterminé le phénotype sexuel de la gonade ? 99
a) Déterminisme du sexe 99
b) Caractères sexuels secondaires 102
4.2.2 Comment émergent les comportements typiquement mâle et femelle ? 104
L'hypothèse organisationnelle/activationnelle 104
4.2.3 La plasticité phénotypique dans un sexe, ou comment l'environnement influence le phénotype 107
a) Chez les lézards 107
b) Chez les poissons 108
4.3 Effets environnementaux sur le développement du phénotype 108
4.3.1 Les effets maternels : un autre moyen de transmettre des informations sur l'état de l'environnement 110
a) Effets maternels parmi les divers taxa 111
b) Effets maternels et adaptation 112
4.4 Les grandes transitions dans les stratégies biodémographiques 112
4.4.1 La première transition : la naissance 113
4.4.2 L'émancipation 113
4.4.3 La dispersion de naissance : un processus condition-dépendant 113
a) L'importance de la condition corporelle 114
b) Des interactions entre divers facteurs 114
4.4.4 La migration 116
a) Une composante génétique 116
b) Une cascade de changements profonds 116
4.5 La plasticité phénotypique chez l'adulte 117
4.5.1 Le chant des oiseaux 117
4.5.2 Les comportements de soins parentaux 119
a) Chez les mammifères 119
b) Chez les oiseaux 120
c) Chez les poissons 122
4.5.3 La réponse des corticosurrénales 123
Conclusion et directions futures 125
Deux grandes conclusions 125
L'état du phénotype est hautement condition-dépendant 125
Une grande stabilité des structures mais une grande plasticité des fonctions entre les espèces 125
Quel avenir pour la physiologie évolutive ? 125
Lectures complémentaires 127
Question 127

Chapitre 5. **Stratégies d'approvisionnement solitaire,** L.-A. GIRALDEAU 129
5.1 La notion de ressource 129
5.2 L'approche de modélisation 130
5.3 Le modèle de sélection optimale des proies 130
5.3.1 Esquisse d'une analyse économique 131
5.3.2 Tests du modèle : deux exemples classiques 133
a) Les crabes et les moules 134
b) Les mésanges et le ténébrion 135
5.4 Le modèle d'exploitation optimale des parcelles 137
5.4.1 Le modèle 137
a) Contraintes liées au modèle biologique 137
b) Contraintes liées aux formalisations mathématiques 137
5.4.2 Analyses du modèle des parcelles 138
a) Une analyse verbale 138
b) Une analyse géométrique 138
5.4.3 Tests du modèle d'exploitation optimale des parcelles 140
5.4.4 Et lorsque le modèle ne marche pas tout à fait ? 141
5.4.5 Un raffinement à propos de l'information 142
a) Comment sait-on qu'un animal échantillonne ? 142
b) L'ajout de considérations stochastiques 143
5.4.6 Un raffinement de la devise de conversion : l'effet du risque 145
5.4.7 Une étude de la sensibilité au risque chez la musaraigne 146
5.4.8 De l'approvisionnement solitaire… 147
5.4.9 … à l'approvisionnement social 147
Résumé 147
Lectures complémentaires 148
Questions de réflexion 148

Chapitre 6. **Approvisionnement social,** L.-A. GIRALDEAU 149
6.1 Introduction 149
6.1.1 Une approche distincte : la théorie évolutive des jeux 149
6.2 Se joindre à un groupe : où et avec qui manger ? 150
6.2.1 Les effets néfastes du groupe 150
a) La compétition par exploitation 150
b) La compétition par interférence 150
6.2.2 Les effets bénéfiques du groupe 151
a) La réduction des menaces de prédation 151
b) Les avantages liés à l'exploitation des ressources 151

6.2.3 Où manger en situation d'économie dispersive ? 152
a) La distribution libre idéale 152
b) Interférence variable 157
6.2.4 Quand les autres sont avantageux 161
a) Taille de groupe attendue : groupe de taille optimale ou stable ? 161
b) À bas le paradoxe du grégarisme 162
6.3 La recherche des parcelles au sein de groupes 163
6.3.1 Le modèle de base : le partage d'information 163
6.3.2 Le jeu producteur/chapardeur 163
a) Deux conséquences importantes de l'analyse des jeux et de la SÉS 165
b) Combien de chapardeurs ? Un test du modèle 165
6.4 Exploitation sociale des parcelles 167
6.4.1 Présence d'information publique 167
6.4.2 Arrivée séquentielle de compétiteurs 168
6.4.3 Arrivée simultanée des compétiteurs 168
6.5 Le choix des proies en situation compétitive 169
Conclusion 169
Lectures complémentaires 170
Questions de réflexion 170

Chapitre 7. **La sélection d'un lieu de reproduction,** T. BOULINIER, M. MARIETTE et É. DANCHIN 171

7.1 Introduction 171
7.1.1 En quoi la sélection d'un lieu de reproduction diffère de celle d'un lieu d'approvisionnement ? 171
7.1.2 Information personnelle ou information publique 172
7.1.3 L'importance de choisir un bon site de reproduction 172
7.1.4 Habitats et parcelles 172
7.1.5 Qu'entend-on réellement par choix ? 172
7.2 Des habitats variables dans l'espace et dans le temps : contexte pour la sélection de l'habitat 174
7.2.1 Hétérogénéité spatiale et prévisibilité temporelle, notion d'échelle 174
a) Un problème d'échelle 174
b) Quels facteurs sont-ils pertinents ? 174
c) Caractéristiques biologiques 175
d) Caractéristiques sociales 176
e) Interactions entre facteurs (disposition spatiale, contraintes temporelles…) 177
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
c) Contraintes liées aux caractéristiques de l'individu : interactions phénotype-environnement 179
d) Contraintes liées à l'environnement et aux congénères 181
7.3 Montrer l'existence d'un choix 181
7.3.1 Étude des patterns de distribution : la « distribution libre idéale » et ses limites 181
a) Un concept théorique 182
b) Les limites et les points forts du concept de la DLI 182
c) Que peut-on réellement tirer de l'observation des patterns ? 182
7.3.2 L'étude du comportement d'échantillonnage : la prospection 183
7.3.3 L'étude des processus de choix 184
a) Des modèles… 184
b) … des observations… 185
c) …et des expériences 185
7.4 Quelles sources d'information pour sélectionner son habitat ? 185
7.4.1 Critères de choix directs et indirects 185
a) Critères directs 185
b) Critères indirects 185
7.4.2 Comparaison de stratégies basées sur différentes sources d'information 187
7.5 Quelles sources d'information sont effectivement utilisées ? 189
7.5.1 Contraintes sur les critères d'information 189
7.5.2 Sources d'information déduites des patterns de distribution et de performance des individus 190
7.5.3 L'utilisation de l'information publique 191
a) La prospection a lieu dans la fenêtre temporelle favorable à l'estimation de la performance des congénères 191
b) Des présupposés et prédictions sont soutenus par des corrélations… 192
c) …et par des expérimentations 193
7.6 Conséquences de la sélection de l'habitat : la dynamique de la distribution des individus 195
7.6.1 Des stratégies individuelles générant différentes distributions 195
a) Effet de régulation des populations 195
b) Sélection de l'habitat et probabilité d'extinction locale 196
c) Sélection de l'habitat et évolution de la colonialité 196
7.6.2 Sélection de l'habitat et biologie de la conservation 196
a) Des petites populations 196
b) Des environnements modifiés de manière non naturelle 197
c) Des populations réintroduites 197

Conclusion 197
Lectures complémentaires 198
Questions 198

Chapitre 8. **L'évolution de la dispersion,** J. CLOBERT, M. DE FRAIPONT et É. DANCHIN 199

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

9.1 De Darwin à nos jours : historique des études sur la sélection sexuelle 236
9.1.1 L'opposition entre Darwin et Wallace 236
9.1.2 La contribution de Fisher 236
9.1.3 La contribution de Lande 237
9.1.4 Le principe du handicap 237
9.1.5 Le renouveau : la prédominance actuelle de la sélection sexuelle en écologie comportementale 239
9.2 Les fondements du processus de sélection sexuelle 239
9.2.1 Relation entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle 239
9.2.2 Sélection sexuelle et compétition 240
a) L'anisogamie et ses conséquences 240
b) Généralisation à la notion d'investissement 241
c) Les grands types de sélection sexuelle 242
d) Armement ou ornement ? 243
e) Dans quelle direction s'exerce la sélection intersexuelle ? 246
9.2.3 Comment mesurer la sélection sexuelle ? 250
9.3 La sélection intrasexuelle 250
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
9.4.1 Obtention de bénéfices directs 256
a) Capacité d'insémination des mâles et fécondité des femelles 256
b) Protection et sécurité 257
c) Accès aux ressources 258
d) Soins parentaux 259
9.4.2 Obtention de bénéfices indirects 260
a) Le processus de Fisher-Lande 260
b) Où commence et où s'arrête le processus d'emballement ? 264
c) Les tests du processus de Fisher-Lande 266
9.4.3 Le principe du handicap 268
a) Types de handicaps 269
b) Les traits des mâles fonctionnent-ils comme des handicaps ? 269
c) Le paradoxe des « bons gènes » 271
d) L'hypothèse d'Hamilton-Zuk 271
e) L'hypothèse du handicap d'immuno-compétence 272
9.4.4 Le principe d'exploitation sensorielle 273
a) Quatre critères pour détecter une exploitation sensorielle 273
b) Des exemples d'exploitation sensorielle 273
c) L'origine du biais sensoriel : une question ouverte 274
d) Quelle place pour l'exploitation sensorielle ? 274
9.4.5 Conclusion : la sélection intersexuelle est-elle un processus pluraliste ? 274
a) Processus fisherien versus hypothèse des bons gènes : vers une réconciliation ? 275
b) Peut-on séparer l'importance relative des bénéfices directs et indirects ? 275
9.5 Compétition spermatique et choix cryptique des femelles 276
9.5.1 Compétition spermatique 276
a) Définition 276
b) Quel type de compétition ? 276
c) Quelques exemples d'adaptations des mâles 277
9.5.2 Possibilités de choix cryptique par les femelles 279
a) Choix cryptique de préfécondation 279
b) Choix au moment de la fécondation : la fin de la méiose influencée par l'haplotype du spermatozoïde 281
c) Choix cryptique postfécondation 281
9.5.3 Lien entre compétition spermatique et choix cryptique des femelles 282
9.6 Conflit sexuel : causes et conséquences 282
9.6.1 Arguments empiriques 283
9.6.2 Conflit intersexuel et sélection sexuelle par course-poursuite 284
9.7 Influences socioculturelles sur le processus de sélection sexuelle 285
9.7.1 Influences directe et indirecte de l'environnement social 285
9.7.2 Transmission culturelle des préférences sexuelles 287
9.8 Sélection sexuelle et spéciation 288
9.8.1 Mécanismes reliant la sélection sexuelle et la spéciation 288
a) La divergence allopatrique 288
b) La divergence sympatrique 289
9.8.2 La sélection sexuelle peut-elle favoriser la spéciation ? 289
a) La reconnaissance du partenaire : source d'isolement préreproducteur ?… 289
b) … ou bien l'adaptation comme source de l'isolement préreproducteur ? 290
9.8.3 Quelques études de cas 290
a) Processus de renforcement 290
b) Déplacement de caractères reproductifs 293
9.8.4 Compétition sexuelle postcopulatoire et spéciation 295
Conclusion 298
Lectures complémentaires 298
Questions de réflexion 298

Chapitre 10. **Régimes d'appariement et soins parentaux**
F. Cézilly et É. Danchin 299
10.1 Quelques grands principes généraux 300
10.2 Les grands types de régimes d'appariement 301
10.2.1 Promiscuité sexuelle 301
a) Des gastéropodes… 301
b) … Des oiseaux… 301
c) …et des singes 302
10.2.2 Polygynie 302
a) Polygynie basée sur la monopolisation des ressources 302
b) Polygynie basée sur la monopolisation des femelles : les harems 304
c) Leks 305
10.2.3 Polyandrie 308
a) Deux types de polyandrie 308
b) Des femelles qui jouent le rôle des mâles 308
c) Des mâles qui coopèrent pour élever les petits d'une seule femelle 309
10.2.4 Monogamie 309
a) La monogamie intra-saison de reproduction 310
b) Pérennité des liens du couple entre saisons de reproduction 313

10.3 Ambiguité 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) Variations entre populations 316
b) Variations au sein d'une même population 316
c) Des catégories qui décrivent mal la diversité des régimes 316
d) Les régimes d'appariement sont façonnés par les conditions environnementales 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) Les soins parentaux 318
b) la dépense parentale 319
c) L'investissement parental 319
10.4.2 Comportement parental et stratégies biodémographiques 320
a) Espèces longévives ou à faible durée de vie 320
b) le rôle de l'âge des parents 320
10.4.3 Partage des soins parentaux entre les sexes 322
a) L'importance du mode de fécondation 322
b) Le rôle de l'homéothermie 322
c) Soins biparentaux 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) Un cadre théorique… 326
b) … difficile à tester 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 quémande 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) Conséquences et prédictions du modèle de Fisher 336
b) Validation de ces prédictions 338
c) Importance historique 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) Fisher généralisé 339
b) Ce qu'apporte cette généralisation 341
c) L'importance du facteur limitant 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) Une analyse comparative 350
b) Quelques faiblesses de cette analyse 350
11.6.3 Variations d'allocation entre les colonies : théorie des « sex-ratios spécialisées » 351
a) Une théorie subtile 351
b) Tests empiriques de cette théorie 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
11.8.1 Chromosomes sexuels 356
11.8.2 Chromosomes surnuméraires 357
11.8.3 Facteurs cytoplasmiques 357
11.9 Mécanismes proximaux permettant de manipuler l'allocation 357
11.9.1 Déterminisme chromosomique 358
11.9.2 Déterminisme environnemental 358
11.9.3 Déterminisme haplo-diploïde 358
11.9.4 Contrôle après la conception 358
11.9.5 Le cas des hyménoptères sociaux 359
11.10 Contraintes et précision de l'adaptation 359
Perspectives et défis futurs 361
Résumé et conclusion 361
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
12.1 Introduction 367
12.2 Approche fonctionnelle classique 369
12.2.1 Les aspects spatiaux de la vie en groupe 369
12.2.2 Vie en groupe et prédation 371
a) Effet de vigilance 371
b) Effets de dilution 375
c) Effet de confusion 377
d) Défense en groupe 377
12.2.3 Vie en groupe et recherche de la nourriture 377
a) L'hypothèse du centre d'information 377
b) Une hypothèse très controversée 378
c) Encore un problème de tricheur 378
d) Une des hypothèses alternatives : « l'hypothèse du centre de recrutement » (HCR) 379
e) Un débat qui continue aujourd'hui 381
12.3 Vers une nouvelle approche de l'évolution de la colonialité 382
12.3.1 Le constat de base 382
12.3.2 L'émergence de nouvelles approches 383
a) Définir l'agrégation 383
b) Un problème de choix de l'habitat 385
c) Un problème de choix du partenaire 385
12.3.3 Choix de l'habitat et agrégation 385
a) L'importance de l'information utilisée 386
b) Les processus de choix de l'habitat peuvent-ils produire des colonies ? 386
c) L'hypothèse de « l'imitation d'habitat » 388
12.3.4 Choix du partenaire et agrégation 388
a) La sélection sexuelle oubliée 388
b) La sélection sexuelle chez les espèces monogames 389
c) Les femelles peuvent-elles forcer les mâles à s'agréger ? 389
d) Des petits pingouins pas très catholiques 390
e) Une agrégation qui ne bénéficie à personne 391
f) Des leks aux colonies : l'hypothèse du « lek caché » 393
g) Des espèces territoriales agrégées 394
12.3.5 L'importance de l'information 396
a) Information et partage d'information 396
b) Partage d'information et agrégation 397
12.3.6 Une synthèse : la vie en groupe en tant que propriété émergente de la sélection des commodités 401
a) L'hypothèse de la sélection des commodités 401
b) La sélection des commodités intègre l'approche fonctionnelle classique 402
c) La vie en groupe est-elle encore une énigme évolutive ? 403
Résumé et conclusion 404
Lectures complémentaires 404
Questions de réflexion 405

Chapitre 13. **L'évolution de la coopération,** J.-F. LEGALLIARD et R. FERRIÈRE 407
13.1 Introduction 407
13.2 Position des problèmes 407
13.2.1 Altruisme, coopération, socialité : définitions 407
13.2.2 Pressions de sélection 410
13.2.3 Origine et stabilité évolutives 411
Un jeu entre prisonniers 412
13.3 Déterminisme génétique et plasticité phénotypique 412
13.3.1 Déterminisme génétique simple 412
a) Bactériophages 412
b) Amibes sociales 413
c) Insectes sociaux 413
13.3.2 Interaction gène × environnement 413
a) Des pucerons tricheurs 413
b) Des rousserolles coopératives 413

13.4 Coûts et bénéfices de l'altruisme : évaluation empirique 414
13.4.1 Coûts directs 415
13.4.2 Bénéfices directs 416
13.4.3 Coûts indirects 417
13.4.4 Bénéfices indirects 417
13.5 Origine de l'altruisme inconditionnel 417
13.5.1 Sélection de parentèle et règle de Hamilton 417
a) La règle de Hamilton redécouverte 417
b) Structure d'apparentement 418
13.5.2 Contexte écologique 418
a) Des rats-taupes altruistes 419
b) Saturation de l'habitat et évolution de la coopération chez les oiseaux 420
13.5.3 Contexte génétique 420
13.5.4 La facilitation par effet de groupe 421
a) Kidnapping chez les oiseaux 421
b) La facilitation par effet de groupe peut-elle expliquer l'évolution de la coopération ? 423
13.6 Évolution de l'altruisme conditionnel 423
13.6.1 Conditionnement à l'état de l'agent 423
a) La stratégie du donnant-donnant peut-elle être observée dans la nature ? 423
b) La nécessité d'une mémoire individuelle 424
c) L'importance de la réciprocité 424
13.6.2 Conditionnement à l'état du partenaire 424
a) L'importance de l'apparentement 424
b) Image de marque : une affaire de prestige social 427
13.7 Régulation des conflits 428
13.7.1 La tragédie des communs 428
13.7.2 Réduction des bénéfices de l'égoïsme 429
13.7.3 Partage des tâches 429
a) Différenciation germe/soma 429
b) Domestication des parasites 430
13.7.4 Répressions et concessions 431
a) Répression coopérative : l'exemple des fourmis sans reine 431
b) Évolution du contrôle : répressions ou concessions ? 433
c) Reproduction chez les mangoustes naines 433
d) Reproduction chez les suricates 433
13.8 Réversion évolutive et perte de la coopération 434
13.8.1 Données phylogénétiques 434
13.8.2 Le rôle des changements environnementaux 435
Perte de la socialité chez les myxobactéries 435
13.8.3 L'intervention d'effets Allee et leurs conséquences évolutives 436
13.8.4 Évolution multidimensionnelle 436
Conclusions 437
Lectures complémentaires 439
Questions 440

Chapitre 14. **Communication et évolution des signaux,** M. Théry et É. Danchin 441
14.1 Introduction 441
14.2 Les concepts de l'étude de la communication 442
14.2.1 Les différentes manières de concevoir la communication 442
14.2.2 Sélection naturelle et sexuelle des signaux 443
14.2.3 L'intentionnalité : l'existence d'un bénéfice pour l'émetteur 444
14.2.4 Exploitation et indiscrétion par le récepteur 444
a) Des proies exploitées par les prédateurs, des hôtes exploités par les parasites 444
b) Des congénères indiscrets 446
14.2.5 Sources d'information, décision et réponse comportementale 448
14.2.6 La communication et l'honnêteté 449
a) Le principe du handicap 449
b) Exemples de handicaps 450
c) Mais il existe des signaux malhonnêtes 450
14.2.7 Conception élargie de la communication 451
a) communication entre espèce d'un même niveau trophique 451
b) Signaux environnementaux échangés entre niveaux trophiques 452
c) Autocommunication 455
14.3 Contraintes physiques et physiologiques à l'évolution des signaux 456
14.3.1 Propriétés physiques des modes de signalisation sonore, lumineux, chimique et électrique 456
14.3.2 Production, transmission et réception des signaux 456
a) Les signaux sonores 456
b) Les signaux lumineux 460
c) Les signaux chimiques 468
14.3.3 Contraintes à l'émission et à la réception des signaux 468
a) Contraintes physiques et phylogénétiques 468
b) Un mécanisme général pour l'évolution des signaux 469
c) L'exemple des signaux lumineux : évolution de la vision des couleurs 470
Conclusion 471
Lectures complémentaires 472
Questions de réflexion 473

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
Questions pour des discussions 521
Projets à réaliser 521

Chapitre 17. **L'écologie comportementale et l'espèce humaine,** A. P. MØLLER et É. DANCHIN 523

17.1 Qu'est-ce qui différencie l'espèce humaine ? 523
17.1.1 La culture ? 523
17.1.2 L'importance relative de l'inné et de l'acquis ? 524
17.1.3 Son impact sur l'environnement ? 524
17.1.4 La taille de son cerveau ? 524
17.1.5 Un avertissement 525
17.2 Le comportement sexuel humain 525
17.2.1 Le comportement sexuel humain 525
a) Un rôle des conditions écologiques 525
b) Un certain dimorphisme sexuel en relation avec le taux de polygynie 526
c) Des soins paternels importants 526
17.2.2 Sélection sexuelle humaine 526
a) Beauté humaine et sélection sexuelle 527
b) La perception de la santé et de la beauté chez les animaux et les humains 528
c) La stabilité du développement et la beauté 529
d) Attirance sexuelle, odeur et olfaction 530
17.2.3 Sex-ratio à la naissance chez les humains 534
17.3 Médecine humaine et comportement 535
17.3.1 Cancers reproductifs dans les sociétés modernes 536
a) Pourquoi les cancers reproductifs sont si communs dans nos sociétés ? 536
b) Une corrélation avec le nombre de cycles dans la vie 536
c) Un rôle possible des changements hormonaux au cours du cycle 537
d) Quelle leçon en tirer ? 537
17.3.2 Les différences de mortalité liées au sexe 538
a) Une différence de mortalité s'exprimant surtout chez les jeunes adultes 538
b) Quelles pourraient être les causes proximales ? 538
c) Un besoin de réplication 539
17.4 Enfance et maltraitance 539
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
17.4.2 Sélection de parentèle et enfants maltraités 540
a) Deux types d'infanticides 540
b) L'infanticide dans les sociétés humaines 540
c) Raisonnement évolutionniste et mesure de prévention 541
17.4.3 Conflits entre mère et enfant *in utero* 542
a) Une barrière placentaire pas si étanche que l'on pensait 542
b) Agir préventivement pendant les grossesses ? 543
Conclusions : Pourquoi parler de l'être humain ? 543
Comprendre les fondements de la nature humaine ? 543
Mieux prévenir et soigner nos maladies ? 543
L'être humain : un modèle d'étude du comportement ? 543
Le manque de réplications 544
Une approche souvent corrélative 544
L'importance des préjugés 544
La place de la culture 544
L'être humain est-il indépendant de sa biologie ? 544
Lectures complémentaires 545
Questions 545

Conclusion générale. **Quel avenir a l'écologie comportementale ?,** É. DANCHIN, F. CÉZILLY et L.-A. GIRALDEAU 547

L'écologie comportementale constitue une approche 547
L'écologie comportementale constitue une partie des sciences de l'évolution 547
Les grandes phases de l'écologie comportementale 548
L'information : un thème récurrent 548
Le vivant, une histoire d'information 549
Qui dit information dit cognition 549
Information et condition dépendance, deux caractéristiques fondamentales du vivant 549
Évolution darwinienne et évolution culturelle 550
Lecture complémentaire 550

Glossaire 551

Bibliographie 567

Index alphabétique 619

Index des espèces 631

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 estudiantin, 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 XXe 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 XXe siècle, Wegener propose sa théorie de la dérive des continents, il est pris pour un farfelu. 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 (**ontogenèse**). 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 avions donc envisagé d'écrire un tel ouvrage. Nous avions, 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 avions 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'expliciter 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 avions 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.

Chapitre 1

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 XIXe 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 (Dewsburry 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 XVIIe 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 coté 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 XVIIIe et au début du XIXe siècles avec le développement de la physiologie sensorielle et l'opposition entre les approches **vitalistes** et **mécanistes** du comportement (Ruwet 1969, Sartori 1999). Au XVIIIe 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 XXe 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 XVIIIe et XIXe 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 (Dewsburry 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 (Dewsburry 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 XIXe 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).