



*Cet assemblage contient l'entier du cours de l'année académique 2016-2017 (cours donné au semestre d'automne 2016, 145 étudiants inscrits), tel que mis en ligne sur internet, à l'exception des images. Quelques niveaux hiérarchiques de sous-chapitres ont été modifiés pour des raisons de cohérence globale. Les mots et phrases soulignés correspondent aux liens qui, sur le site, pointent vers les images. Les références de type [ABC] renvoient aux ouvrages en bibliographie.*

*Dernière correction: 25 décembre 2016.*

## Table des matières

L'évolution.....	13
Avant Darwin.....	13
Le voyage de Darwin.....	15
La synthèse de Darwin.....	16
Ressemblances anatomiques.....	17
Présence de structures vestigiales.....	17
Ressemblances durant l'embryogenèse.....	18
Pratique courante de la sélection artificielle.....	18
Synthèse: le mécanisme de la transformation.....	19
Les expéditions de Wallace.....	19
L'évolution: une boucle.....	20
Une caricature pour le comprendre.....	21
L'unité du vivant.....	21
Retour sur la question de l'évolution.....	22
L'instinct et les éthologues.....	23
Illustration: le comportement de Philantus.....	23
Des informations précodées (et/ou des instructions précodées pour acquérir de l'information).....	24
L'éthologie: étymologie et définitions possibles.....	24
Des traditions parallèles.....	25
Les précurseurs.....	25
Spalding.....	26
Darwin.....	26
Von Uexküll.....	26
Heinroth.....	27
Von Frisch.....	27
Une approche scientifique du comportement.....	28
Les pionniers de l'éthologie objectiviste.....	28
Lorenz et Tinbergen.....	28
Lorenz.....	28
Tinbergen.....	30
L'éthologie aujourd'hui.....	30
Des oppositions qui perdurent.....	30
Les quatre questions de Tinbergen.....	31

Comment aborder le comportement de manière complète? .....	31
Tinbergen, les quatre questions, et le programme de l'éthologie .....	32
Exemple: Les pleurs des bébés .....	32
Quatre questions, mais deux pôles et une scission .....	33
L'éthologie en Suisse .....	33
<b>La méthode des éthologistes .....</b>	<b>35</b>
Une science du comportement enracinée dans les sciences du vivant .....	35
La démarche scientifique: rappel bref .....	35
Identification d'une question .....	36
Formulation de l'hypothèse .....	36
Mise au point d'une méthode .....	36
Dérivation de la prédiction (ou hypothèse opérationnelle) .....	36
Recueil des données .....	36
Analyse des données .....	36
Interprétation et conclusion .....	36
Les méthodes de recueil des données en éthologie .....	36
Observation naturelle .....	36
Etude des corrélations observées entre variables .....	37
Méthode expérimentale stricte .....	38
La méthode comparée .....	39
La méthode comparée pour reconstituer l'évolution .....	39
Les fossiles nous parlent du comportement .....	41
Histoire très abrégée de l'espèce humaine .....	44
<b>Des influences génétiques sur le comportement .....</b>	<b>45</b>
Inné vs. acquis, une question absurde? .....	45
Des comportements complexes avec des bases innées .....	46
Du côté moteur, les FAP .....	47
Le roulement de l'oeuf .....	47
Autres exemples chez l'animal .....	48
La piqûre d'abeille: un FAP autonome et détachable .....	49
Exemples de FAP chez l'humain .....	49
Quelques propriétés des FAP .....	50
Du côté perceptif: Les stimuli signaux .....	50
Définition des stimuli signaux .....	51
Exemples .....	51
Entre perceptif et moteur: Le Mécanisme Inné de Déclenchement .....	52
Exemple: Les œufs des goélands .....	52

Points faibles du système .....	53
Confusions .....	53
Exploitation par de simples profiteurs .....	54
Vrais parasites .....	55
Des stimuli "supra-normaux" .....	55
Chez l'humain également .....	56
Une dichotomie inné-acquis? .....	57
Les éthologues objectivistes critiqués .....	57
Lorenz: la question est "d'où vient l'information?" .....	57
Quelques méthodes de mise en évidence du rôle des gènes.....	58
Pas de moyen simple .....	58
La méthode des jumeaux.....	58
Contrôle de l'environnement de développement: développement en milieu identique et en isolation.....	61
Reproduction sélective des individus: élevage sélectif .....	62
Croisement entre lignées ou espèces.....	64
Croisement mendélien pur: les abeilles "hygiéniques" .....	65
Croisement dans le cas de caractères polygéniques.....	66
Inactivation de gènes: <i>fosB</i> et la "mauvaise mère" souris.....	67
Ajout d'un gène: le campagnol devenu (plus) monogame .....	68
Des influences génétiques sur le comportement humain?.....	69
Vasopressine et fidélité masculine.....	69
L'infidélité féminine est héritable .....	70
Les rôles sexuels ont sûrement un fond biologique .....	70
Certains polluants modifient l'identité de genre .....	72
Des gènes au comportement: pas de lien simple .....	73
Une parenthèse au passage: l'homosexualité .....	74
L'épigénétique: Piaget déjà .....	76
Ce sont les interactions qui dominant.....	77
Les mécanismes organisateurs du comportement.....	82
Le "modèle de la chasse d'eau" .....	82
Double quantification et concept de motivation .....	83
Exemple de double quantification: la parade nuptiale chez le guppy .....	83
Conflit d'états motivationnels .....	84
<i>Final common path</i> et analyse hiérarchique .....	84
Il y a divers types de facteurs internes .....	85
Rythmes endogènes.....	85
Etat hormonal .....	85

Facteurs internes cognitifs .....	94
<b>La communication.....</b>	<b>95</b>
Définition .....	95
Information véhiculée par le signal.....	96
Evolution des signaux de communication .....	96
Exploitation d'une fonction préexistante .....	97
Activités de déplacement .....	98
Mouvements d'intention.....	98
Réponses autonomes .....	98
Ensuite, évolution par ritualisation .....	98
L'avantage de la stéréotypie .....	99
Plusieurs types de pressions de sélection.....	100
Une pression aux résultats étonnants: le conflit d'intérêts .....	101
Conséquence: des <i>signaux honnêtes</i> .....	102
Exemples de signaux honnêtes .....	102
Il y a des conflits d'intérêts à des endroits inattendus .....	104
Un conflit d'intérêts entre mâles et femelles?.....	105
Vers les causes ultimes .....	105
<b>La théorie synthétique de l'évolution .....</b>	<b>107</b>
Les composantes de la théorie synthétique .....	108
Formulation alternative .....	108
Le concept de fitness .....	109
<b>Les adaptations.....</b>	<b>111</b>
Définition.....	111
Les adaptations ne sont pas parfaites.....	111
Une architecture vraiment imparfaite .....	112
Les caractères ne sont pas tous des adaptations .....	113
Des contradictions apparentes .....	113
"Le bien de l'espèce": une explication erronée .....	114
Autant de mâles que de femelles: un hasard? .....	115
Et pourtant, des sacrifices .....	117
L'optimisation du comportement .....	118
Les mésanges charbonnières et l'approvisionnement optimal. ....	118
Au passage: des mécanismes récupérés...? .....	119
Les choix dépendent des autres individus aussi .....	120
<b>Les Stratégies Evolutivement Stables .....</b>	<b>121</b>

Le cas courant des stratégies mixtes.....	122
Une SES mixte chez le Sphech.....	122
Une SES mixte chez le grillon.....	123
Une stratégie ou plutôt un état stable?.....	124
<b>Introduction à l'éco-éthologie.....</b>	<b>124</b>
Définition de l'éco-éthologie.....	124
Un regard différent.....	124
Il existe des stratégies liées à la progéniture.....	125
Plus de ressources pour les mâles.....	125
Le syllogisme de Trivers et Willard.....	125
La sex ratio peut être modulée et ainsi optimiser la reproduction.....	126
Etude corrélationnelle chez le cerf.....	126
Le cas contraire existe aussi.....	128
Etude expérimentale chez l'opossum.....	128
Chez l'être humain.....	129
Sex ratio dans les mariages polygynes.....	130
Une étude à Genève.....	131
<b>L'investissement parental.....</b>	<b>131</b>
Donner sa peau pour ses enfants.....	132
La reproduction sexuelle.....	132
Des mâles et des femelles: pas nécessaire.....	132
La reproduction sexuelle est coûteuse: quel est son avantage?.....	133
Qui est la femelle et qui est le mâle?.....	135
L'investissement parental en tant que Stratégie Evolutivement Stable.....	136
Définition de l'investissement parental.....	136
Les stratégies "idéales".....	137
Qui fait l'investissement parental?.....	139
L'investissement parental est parfois fait par le mâle.....	139
Mais il est généralement fait par la femelle.....	139
Pourquoi sont-ce les femelles qui font l'investissement parental?.....	140
Incertitude de la paternité.....	140
L'abandonnabilité ("ordre des gamètes").....	141
Un exemple de soins paternels unilatéraux: la punaise aquatique.....	142
<b>Maximaliser le succès de l'accouplement.....</b>	<b>143</b>
Compétition spermatique: l'élimination de la concurrence.....	143
Compétition spermatique chez les Oiseaux.....	145
Compétition spermatique chez les Primates.....	146

La chasteté obligée .....	147
Surveillance de la partenaire ("mate guarding") .....	147
<b>Probabilité de paternité et coût des soins aux petits .....</b>	<b>148</b>
Compétition spermatique chez l'homme? .....	149
La dimension des testicules .....	149
Une piste: l'ajustement du nombre de spermatozoïdes chez les coqs.....	149
Baker et Bellis: la même chose chez l'homme .....	150
<b>Mate guarding: la jalousie .....</b>	<b>152</b>
Un lien entre <i>mate guarding</i> et <i>sperm competition</i> chez l'homme .....	153
La question du mariage .....	154
<b>Des adaptations encore utiles? .....</b>	<b>155</b>
<b>Investissement parental et probabilité de paternité.....</b>	<b>156</b>
Une autre façon de le dire.....	157
<b>Le côté obscur: certitude de non-paternité et maltraitance.....</b>	<b>157</b>
Le problème du parent de substitution .....	157
Les sentiments des parents de substitution .....	158
Un investissement différent .....	158
Comment expliquer les cas d'adoption?.....	159
Des infanticides chez l'animal? .....	160
<b>La sélection sexuelle .....</b>	<b>161</b>
Illustration: L'oiseau satin.....	161
<b>L'investissement parental asymétrique mène à des intérêts divergents .....</b>	<b>162</b>
Les femelles sont une ressource rare à cause de l'investissement parental.....	162
Donc les femelles peuvent, et ont avantage à, faire un choix.....	163
Proximal vs. ultime: Un exemple de choix de "bon" mâle .....	163
<b>La sélection sexuelle.....</b>	<b>166</b>
Encore Darwin .....	166
Un volet de la sélection naturelle .....	166
Compétition entre mâles et choix par les femelles.....	167
Compétition entre mâles: la sélection intra-sexuelle. ....	167
Choix par les femelles: la sélection inter-sexuelle .....	169
La compétition entre mâles est claire, le choix par les femelles, moins. ....	169
Un choix visible: chez le paon .....	169
Des choix cryptiques chez les cténaires et la poule .....	170
L'orgasme féminin comme outil de choix cryptique? .....	171
<b>Le choix des femelles quand des bénéfices matériels sont en jeu.....</b>	<b>172</b>
Apport de nourriture à la femelle.....	172



L'asymétrie comme indice de faiblesse .....	172
Préférences pour la symétrie chez l'être humain .....	174
La qualité de la danse est liée à la symétrie.....	175
<b>Le choix des femelles quand il n'y a pas de bénéfice visible .....</b>	<b>176</b>
Hypothèse 1 (Fisher): un emballement évolutif .....	176
Hypothèse 2 (Zahavi et Hamilton & Zuk): les bons gènes .....	177
<b>Retour au lien entre investissement parental et rôles sexuels .....</b>	<b>178</b>
<b>De la sélection sexuelle chez les plantes? .....</b>	<b>179</b>
<b>Parfois les deux sexes ont des critères de choix.....</b>	<b>180</b>
<b>Psychologie évolutionnaire: La sélection sexuelle chez l'être humain .....</b>	<b>181</b>
La psychologie évolutionnaire (ou "évolutionniste") .....	181
Les mêmes mécanismes?.....	181
Des changements récents sont possibles.....	181
Les données comparées actuelles.....	182
Le choix des femmes .....	183
Le choix des hommes.....	185
<b>La violence des hommes: une conséquence de la sélection sexuelle? .....</b>	<b>189</b>
Les chiffres de la violence.....	189
Pourquoi une violence surtout masculine? .....	190
<b>L'infanticide par les mâles chez l'animal .....</b>	<b>191</b>
Le langur gris.....	191
Le lion.....	193
Structure sociale .....	193
Infanticides.....	194
L'infanticide comme pression de sélection .....	194
Déterminants de l'infanticide: style de vie et histoire de vie .....	195
Gestation, lactation, et attentes concernant l'infanticide.....	195
L'infanticide est bien en lien avec le rapport L/G .....	196
Et l'infanticide quand les rôles sexuels sont inversés? .....	196
L'infanticide comme pression de sélection .....	197
Quand le danger vient du dehors: avoir un protecteur .....	197
Lien d'amitié entre mâle et femelle .....	197
Un protecteur tout le temps: monogamie.....	198
Quand le danger vient du dedans: flouter l'information .....	199
Floutage: ovulation cryptique et confusion de paternité .....	199
<b>L'infanticide chez l'être humain.....</b>	<b>200</b>
L'ovulation cryptique chez la femme: confusion de paternité?.....	200

Des signaux d'oestrus perçus par les hommes.....	200
Mais un lien temporel variable .....	201
<b>Infanticide par les mères dans les sociétés tribales.....</b>	<b>201</b>
L'infanticide par les mères chez les Ayoreo .....	202
Des enfants de "valeur" différente .....	202
Les données ethnologiques .....	203
En parallèle: l'infanticide par les mères chez les lionnes.....	203
<b>Fitness, inclusive fitness, égoïsme et altruisme .....</b>	<b>204</b>
Rappel: la fitness darwinienne .....	204
Le gène égoïste.....	204
La sélection agit sur la fréquence relative des allèles.....	205
L'altruisme envers les proches, ou: de la fitness à l'inclusive fitness.....	206
Illustration: les robots altruistes .....	206
Le succès des insectes sociaux .....	208
L'eusocialité.....	208
Le paradoxe de l'eusocialité .....	209
Le cas particulier des hyménoptères .....	209
Théorie de la sélection de parentèle: l'inclusive fitness .....	210
Le coefficient de proximité génétique .....	211
Des gènes en commun: mise au point .....	211
Le coefficient $r$ .....	211
L'eusocialité des hyménoptères expliquée .....	213
L'haplodiploïdie.....	213
La proximité génétique n'est pas le seul facteur.....	214
De l'altruisme un peu partout .....	214
De l'altruisme chez les... plantes? .....	214
De l'altruisme chez les... spermatozoïdes? .....	215
L'altruisme en fonction de $r$ : Les aides au nid .....	216
<b>La reconnaissance des apparentés .....</b>	<b>217</b>
La théorie de la parentèle implique reconnaissance de la parentèle .....	217
Par exemple olfactivement: la souris et le CMH.....	217
Humains: CMH et préférences olfactives pour des partenaires.....	219
<b>Epilogue .....</b>	<b>221</b>
<b>Remerciements .....</b>	<b>221</b>
<b>Bibliographie autour du cours d'éco-éthologie.....</b>	<b>223</b>
Allons droit au but .....	223

Informations.....	223
Ouvrages généraux de biologie générale et neurobiologie .....	224
Sur le mode relax .....	224
Ethologie "classique", éco-éthologie et sociobiologie .....	224
Ethologie générale .....	224
Ethologie "classique" .....	225
Neuroéthologie .....	225
Évolution et adaptation .....	225
L'évolution de l'être humain.....	226
L'éthologie avec un fort accent sur l'adaptation .....	226
Eco-éthologie (behavioural ecology) et sociobiologie .....	226
Génétique du comportement .....	227
Éthologie humaine classique .....	227
Psychologie et psychiatrie évolutionnaire .....	227
Sujets particuliers (homosexualité, épigénétique, sélection de groupe et niveaux de sélection, guerre, sex ratio, infanticide...) .....	228
Guides et atlas.....	230
Articles isolés téléchargeables .....	230
<b>Lectures recommandées .....</b>	<b>230</b>
En tout premier:.....	230
Le comportement en tant qu'adaptation .....	230
Ethologie générale .....	231
Eco-éthologie (behavioural ecology) et sociobiologie animale .....	231
Eco-éthologie .....	231
Sociobiologie.....	231
Ouvertures.....	232
Comportement humain .....	232
Approche classique .....	232
Des gènes au comportement .....	232
Psychologie évolutionniste (sociobiologie humaine) .....	232
<b>Notes .....</b>	<b>235</b>



# 1<sup>ère</sup> Partie: Ethologie objectiviste classique

## L'évolution

### ***Avant Darwin***

Au 18<sup>ème</sup> siècle et avant, la science n'était pas encore indépendante de la théologie, et donc la théorie dominante (appelée *fixisme*), ancrée dans le dogme religieux de la création unique, était que les organismes ne changent pas. *Le monde naturel est immuable et ordonné selon la volonté du créateur*<sup>1</sup>.

Ce fixisme d'ailleurs se comprend même sans faire appel au poids sclérosant de la religion. En effet, même les scientifiques de l'époque pensaient que la Terre était relativement jeune, quelques milliers d'années seulement, pour la bonne raison que, d'après les connaissances de l'époque, le soleil ne pouvait pas être très ancien: on ne connaissait évidemment pas la fusion nucléaire, et si le soleil avait brûlé d'une combustion classique, à la manière d'une boule de charbon, il se serait épuisé en quelques millénaires. Un soleil jeune, donc une terre jeune, ne laissait évidemment pas de place à une transformation progressive, donc lente, des espèces.

Par la suite, des scientifiques comme James Hutton (1726-1797) puis [Charles Lyell](#) (1797-1875), des géologues anglais, sur la base de leurs observations des roches (notamment des roches sédimentaires et de leurs plissements) affirmèrent que la Terre avait été façonnée lentement sur une très longue période de temps par des forces toujours existantes<sup>2</sup>. Rapidement ensuite, on en vint à calculer que la Terre devait avoir plusieurs millions d'années d'existence au moins; un temps encore court relativement à nos connaissances actuelles<sup>3</sup>, mais suffisant pour qu'on puisse imaginer des changements progressifs des espèces.

Par ailleurs, cette idée d'une transformation progressive des espèces au cours du temps (le *transformisme*) était dans l'air, sur la base du peu qu'on avait observé dans les fossiles, mais également sur la base des ressemblances entre espèces, qu'il était facile d'observer.

Ainsi, très tôt, différents auteurs avaient proposé que les espèces étaient issues d'une filiation, par changements progressifs. On peut retenir les noms de [Benoît de Maillet](#) (1656-1738), auteur d'une œuvre clandestine, une théorie sur l'histoire de la Terre où il lui attribuait un âge de plusieurs millions d'années et suggérait que la vie terrestre provenait de la vie marine par un changement progressif des organismes; celui de [Pierre Louis Moreau de Maupertuis](#) (1698-1759), qui, très en avance sur son temps, suggéra que le milieu agissait sur les êtres, que les

---

<sup>1</sup> [LEG-26]

<sup>2</sup> Charles Lyell (1797-1875), Cette idée (dite *uniformitarisme*) s'oppose au *catastrophisme*, selon lequel la Terre a été modelée par une série de catastrophes, tel le déluge, dans un laps de temps relativement court. [wikipedia]

<sup>3</sup> Quelque 4.6 milliards d'années.

caractères acquis au cours de la vie étaient transmis aux descendants, que des changements aléatoires dans une espèce vont en générer une autre en fin de compte car seuls les individus aptes survivent; et celui de [Denis Diderot](#) (1713-1784) qui postulait que l'usage ou le non-usage des organes modifiait ce qui allait être transmis à la génération suivante, une idée que développera Lamarck par la suite.

En effet, le premier à proposer explicitement un mécanisme de cette transformation, en 1809, fut [Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck](#)<sup>4</sup> (1744-1829), le fondateur de la biologie en tant que discipline indépendante<sup>5</sup>. Selon lui aussi, le monde vivant avait commencé par des organismes simples dans la mer, qui progressivement auraient passé sur terre ferme, pour, en fin de compte, mener jusqu'à l'être humain. Lamarck avait, comme d'autres avant lui, raison dans les grandes lignes<sup>6</sup>, en ce qui concernait le fait que "la nature a tout fait peu à peu et successivement". Malheureusement, les deux mécanismes (une force interne de nature inconnue - une sorte de dynamique interne -, faisant changer la morphologie des individus en fonction de leurs besoins; et *l'hérédité des caractères acquis* suite à ce changement) qu'il a proposés pour expliquer ces transformations étaient inappropriés.

Selon cette théorie erronée, si les girafes ont un long cou, c'est parce que, voulant atteindre la nourriture en hauteur, les individus s'allongeaient vers le haut, et cet effort en définitive causait un léger étirement de leur morphologie au cours de leur vie. Cet étirement se serait ensuite transmis aux petits (ceux nés après l'étirement). Cette théorie du "transformisme" se base donc sur les changements *durant la vie de l'individu et dus à leurs habitudes comportementales*, qui seraient passés aux descendants. Pour citer Lamarck lui-même,

*"Relativement aux habitudes, il est curieux d'en observer le produit dans la forme particulière et la taille de la girafe (camelo-pardalis) : on sait que cet animal, le plus grand des mammifères, habite l'intérieur de l'Afrique, et qu'il vit dans des lieux où la terre, presque toujours aride et sans herbage, l'oblige de brouter le feuillage des arbres, et de s'efforcer continuellement d'y atteindre. Il est résulté de cette habitude, soutenue, depuis longtemps, dans tous les individus de sa race, que ses jambes de devant sont devenues plus longues que celles de derrière, et que son col s'est tellement allongé, que la girafe, sans se dresser sur les jambes de derrière, élève sa tête et atteint à six mètres de hauteur (près de vingt pieds)."*  
(Lamarck, *Philosophie Zoologique*, p. 256)

---

<sup>4</sup> Lamarck est le fondateur de la biologie en tant que science de la vie ou science des êtres vivants. Il est parmi ceux qui ont inventé le mot, mais surtout, il comprend la biologie comme une science à part entière, comme une science autonome : c'est-à-dire une science distincte non seulement de la physique et de la chimie, mais aussi de la taxonomie, de l'anatomie, de la physiologie et de la médecine. Pour Lamarck, la biologie a pour but d'étudier les caractères communs aux animaux et aux végétaux, caractères par lesquels ils se distinguent des objets inanimés. [wikipedia]

<sup>5</sup> L'histoire du terme "biologie" est en fait plus compliquée. Sa première apparition connue date de 1797, dans un ouvrage d'un certain Theodor Georg August Roose. Lamarck voulait au départ écrire une "physique de la terre" en trois parties: une théorie de l'atmosphère (météorologie), une théorie de la croûte terrestre (hydrogéologie), et une théorie des êtres vivants (biologie). Cette dernière devint la *Philosophie Zoologique*, publié en 1809. Cf. Muller, G.H. (1983). First use of *biologie*. *Nature*, 302, 744.

<sup>6</sup> Lamarck avait une position littéralement transformiste: les espèces se transforment en d'autres espèces, sans qu'il y ait cependant bifurcation ou extinction.

L'hypothèse de Lamarck, bien qu'en apparence séduisante, et pas du tout absurde, s'est cependant révélée fautive: comme nous l'apprend la biologie moderne, les changements se produisent non durant la vie de l'individu en fonction d'une "force" dirigée vers un but, mais bien avant (durant la production des cellules reproductrices - ovules et spermatozoïdes - des *parents* de l'individu considéré, et ensuite lors de la fécondation); de plus, ces changements ne sont pas orientés vers un but; ils sont aléatoires, et donnent simplement naissance à la variabilité des individus (en ce qui concerne les girafes, il naît aléatoirement des girafes qui seront plus ou moins grandes à l'âge adulte). D'autre part, les changements qui se produisent dans l'individu en raison de l'influence du milieu (l'apprentissage est un exemple) ne sont pas transmis aux descendants.

Les deux moitiés de la théorie de Lamarck sont donc fausses (même si les données récentes de l'épigénétique montrent que certaines modifications acquises voyagent en quelque sorte avec les gènes pendant une génération chez les mammifères, davantage chez les plantes)<sup>7</sup>. Par contre, Lamarck avait correctement imaginé que les espèces étaient issues les unes des autres par un mécanisme lent en lien avec les interactions organisme-milieu.

Il faudra attendre la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle et d'autres penseurs, Darwin et Wallace, pour que l'écheveau de cette transformation des espèces soit enfin débrouillé.

### ***Le voyage de Darwin***

Fraîchement diplômé (en théologie!) de Cambridge, Charles Robert Darwin (1809-1882), lorsqu'il s'est embarqué en 1831 sur le Beagle comme naturaliste<sup>8</sup>, ne savait pas encore que ce voyage<sup>9</sup> allait en fin de compte transformer toute la biologie, et,

---

<sup>7</sup> Le lamarckisme est donc revenu par la petite porte à la lumière de ce qu'on sait maintenant de ces processus épigénétiques ("autour du génétique"). Cf.: "(...) Genetically identical [agouti] parents whose agouti genes are in different epigenetic states tend to produce offspring with different coat colours, although the effect is variable. Despite the paucity of data from animal studies, this type of epigenetics has caught the general imagination because, in principle, it is stable but potentially affected by the environment. The possibility that acquired 'marks' can be passed from parents to children has a deliciously lamarckian flavour that has proved difficult to resist as a potential antidote to genetic determinism. A recent BBC television science programme hailed the advent of epigenetics as a profound shift in our understanding of inheritance (<http://www.bbc.co.uk/sn/tvradio/programmes/horizon/ghostgenes.shtml>). It summarized the implications of the emergent science as follows: "At the heart of this new field is a simple but contentious idea – that genes have a 'memory'. That the lives of your grandparents – the air they breathed, the food they ate, even the things they saw – can directly affect you, decades later, despite your never experiencing these things yourself." Is there any evidence for these heady claims, and how reliable is it? The answer to the first part of the question is yes.(...) The following could be a unifying definition of epigenetic events: the structural adaptation of chromosomal regions so as to register, signal or perpetuate altered activity states. [Bird, A. (2007). Perception of epigenetics. *Nature*, 447, 396-398. ]. Depuis 2007 ce champ de l'épigénétique a explosé d'une manière spectaculaire.

<sup>8</sup> Darwin avait fait de ses études une sorte de brunch intellectuel, piquant ça et là, en autodidacte, toutes sortes de connaissances dans le domaine de la biologie et de la géologie. Son poste sur le *Beagle* n'était pas rétribué.

<sup>9</sup> Le voyage de rêve: Brésil, Argentine, Malouines, Terre de Feu, Chili, Galápagos, Tahiti, Nouvelle-Zélande, Tasmanie et Australie! Le journal de voyage de Darwin (réédité en 2003 en français: Darwin C., *Voyage d'un naturaliste autour du monde*. Editions La Découverte) mérite absolument lecture: ses expériences de zoologue, de géologue, et d'ethnologue dans ces mondes encore peu touchés par la civilisation européenne sont absolument fascinantes, et nous parlent d'un monde perdu.

au-delà, la société elle-même, en ôtant à l'Homme la place privilégiée et unique que lui accordaient les Ecritures dans la création.

En tant que naturaliste de bord, Darwin était à la fois géologue, zoologue, botaniste, systématicien, et même ethnologue; à chaque fois que le bateau touchait terre, Darwin partait en exploration. En plus de faire des observations sur le vif, ou sur le *Beagle* tout de suite après une expédition, il prélevait des spécimens qu'il conservait dans l'alcool ou par d'autres moyens, de manière à pouvoir étudier leurs caractéristiques au retour.

Ce voyage de cinq ans fit passer Darwin notamment par les Îles Galápagos. Là, il a collectionné en particulier, sur les diverses îles, des spécimens d'oiseaux, en particulier des oiseaux ressemblant à nos pinsons. Il a constaté avec surprise, en les étudiant après coup<sup>10</sup>, que chaque île de l'archipel avait sa propre espèce de pinson, différant en particulier quant à la forme et à la dimension du bec. Il fit par la suite le commentaire suivant:

*"Je n'avais jamais imaginé que des îles éloignées de 50 ou 60 miles et le plus souvent en vue l'une de l'autre, formées des mêmes roches, placées dans un même climat, s'élevant à la même hauteur, auraient des locataires différents.*

*Comment cela se fait-il que les immigrants se soient ainsi modifiés de différente manière? Cela constituait pour moi une difficulté. Mais cette difficulté vient de l'erreur qu'on fait couramment de considérer les conditions physiques du pays comme le facteur le plus important pour ses habitants; alors qu'on ne peut nier que c'est la nature des autres habitants, avec lesquels chacun est en compétition, qui est un facteur au moins aussi important, voire généralement bien plus important."*

Comme Darwin l'avait supposé, ces oiseaux se sont diversifiés à partir d'un ancêtre commun immigré depuis le continent américain sur l'une des îles: les données génétiques confirment entièrement l'intuition du naturaliste anglais. Les différences concernent surtout la forme du bec, mais aussi de nombreux aspects du comportement, qui les font ressembler à certains de nos oiseaux. Les insectivores se déplacent agilement dans les branches des arbres comme des fauvelles et des mésanges; le pinson pic grimpe le long des troncs et cherche dans les creux comme un pic, etc.

## **La synthèse de Darwin**

Dès les derniers mois de son grand voyage autour du monde, mais surtout ensuite, Darwin se mit très prudemment<sup>11</sup> (il n'en parlait qu'à des proches) à faire la synthèse de plusieurs influences et observations qui guidaient sa pensée pour comprendre la transformation des espèces. Il est intéressant de noter que ces observations et influences ne comprennent *pas* les fossiles, car les données issues de ceux-ci étaient, à l'époque de Darwin, extrêmement rares et fragmentaires, et insuffisantes pour étayer sa théorie. Les observations qui ont convaincu Darwin étaient notamment les suivantes:

---

<sup>10</sup> "... he had no expertise in ornithology and by this stage of the voyage concentrated mainly on geology. In Galápagos he mostly left bird shooting to his servant Syms Covington." [Wikipedia]

<sup>11</sup> S'il était si prudent, c'est aussi parce que lors de leur publication, les ouvrages d'autres auteurs où on mentionnait des hypothèses transformistes (p.ex. celui publié anonymement par Robert Chambers en 1844) furent violemment attaqués dans certains cercles. [COB-18]



## Ressemblances anatomiques

[RID-53] Darwin écrivait: *Qu'y a-t-il de plus étrange que le fait que la main de l'homme, conformée pour la préhension, celle de la taupe, faite pour creuser, que la jambe du cheval, la nageoire du dauphin, et l'aile de la chauve-souris soient toutes construites sur le même plan et comportent des os comparables, dans les mêmes dispositions relatives?*

Ces ressemblances morphologiques entre espèces actuelles (le sujet d'étude de l'anatomie comparée) suggéraient à Darwin que toutes ces espèces descendaient d'un ancêtre commun, duquel elles ont hérité le plan de base.

Par exemple, tous les tétrapodes actuels (les vertébrés fondamentalement terrestres, donc à l'exclusion des poissons) ont des membres pentadactyles, c.-à-d. à cinq doigts (en tout cas durant l'embryogenèse, même si la forme adulte peut en fin de compte en montrer moins, comme chez le cheval). Pourtant ils vivent dans des milieux très variés où ils utilisent leurs membres à des fonctions très différentes, préhension, marche, natation, creusage, vol...

On sait maintenant, grâce aux fossiles, qu'au Dévonien, il y a 360-408 millions d'années, les tétrapodes (par exemple Acanthostega) émergeaient des poissons et commençaient la conquête de la terre ferme, en "inventant" la reptation sur le substrat (hauts-fonds d'abord, terre ferme ensuite). Les fossiles montrent des tétrapodes à 5, 6, 7 ou 8 doigts. L'explication de la pentadactylie actuelle en termes d'évolution est simplement que tous les tétrapodes actuels descendent d'un ancêtre commun pentadactyle (nous ne descendons donc pas d'Acanthostega, qui avait huit doigts!), les branches ayant un autre nombre de doigts s'étant éteintes sans laisser de descendance, probablement pour des raisons qui n'avaient pas de lien direct avec le nombre de doigts.

Au cours de l'évolution, il était plus facile qu'apparaissent des variations sur le même thème plutôt que ne se construisent de novo des membres pour chaque usage: Le membre pentadactyle s'est modifié durant l'évolution, s'adaptant par sélections successives aux besoins liés au mode de vie de l'espèce; ces versions modifiées pouvaient donc reposer sur essentiellement les mêmes mécanismes embryonnaires. Créer de toutes pièces des instruments supplémentaires aurait peut-être été possible (après tout, il a bien fallu que le membre pentadactyle apparaisse une fois<sup>12</sup>!), mais aurait été bien plus improbable et plus compliqué (il aurait fallu une restructuration en profondeur du développement embryonnaire); comme l'autre voie (modifier le membre existant) était plus immédiatement disponible, c'est celle-là qui s'est réalisée.

## Présence de structures vestigiales

Darwin était aussi frappé par l'observation que des structures qui ont des fonctions importantes dans une espèce sont, dans d'autres espèces, vestigiales et complètement non fonctionnelles. Si les espèces sont fixes, alors pourquoi y aurait-il des vestiges?

Ainsi, la baleine possède un vestige de membre arrière, où on peut encore identifier fémur et tibia; ce vestige se trouve à *l'intérieur* du corps de la baleine et

---

<sup>12</sup> Il n'est évidemment pas apparu d'un coup. Il dérive des nageoires des poissons sarcoptérygiens (dont le groupe des coelacanthes est directement issu).

ne joue donc aucun rôle fonctionnel. L'explication actuelle est que la baleine descend d'un animal terrestre à quatre pattes (*Ambulocetus*, il y a quelque 48 millions d'années, était un prédateur à la fois terrestre et aquatique) - un tétrapode<sup>13</sup>. Au cours de leur adaptation progressive au milieu aquatique, les ancêtres des baleines ont progressivement perdu les pattes arrière (la propulsion étant assurée par la queue), dont il ne reste que ce vestige de membres<sup>14</sup>.

### Ressemblances durant l'embryogenèse

En embryologie aussi, il existe des similitudes frappantes entre embryons d'espèces dont les formes finales sont très différentes. On trouve ainsi que les embryons humains ont une queue à 5 semaines (attestant notamment que nous sommes, comme tous les singes anthropoïdes, cousins des singes à queue), qui se résorbe ensuite... et que les dauphins, toujours à 5 semaines, ont des bourgeons de pattes arrière dont le développement cesse ensuite, et qui se résorbent. Ces similitudes étaient connues de Darwin, et parlaient elles aussi en faveur d'une origine commune des espèces.

### Pratique courante de la sélection artificielle

Darwin, comme la plupart des gens instruits de son époque, avait connaissance des mécanismes de la sélection artificielle (élevage sélectif), qu'on pratiquait couramment pour les animaux domestiques, les fleurs, les légumes, afin de les ajuster aux besoins de l'humanité... Ainsi, les choux-fleurs, les choux de Bruxelles, et les choux normaux proviennent d'une sélection volontaire ayant porté sur les tailles, respectivement, des fleurs, des bourgeons axillaires et des feuilles d'une certaine plante sauvage<sup>15</sup>.

De même, toutes les races de chiens actuelles, différentes aussi bien par la morphologie que par les traits de caractère et les compétences cognitives, sont issues du même ancêtre (à savoir, ce dont on est sûr maintenant: le loup), par un processus de domestication qui a commencé il y a des dizaines de milliers d'années.

Darwin savait donc qu'on pouvait exercer une pression de sélection, génération après génération, pour obtenir une variante ou une race à partir d'une autre. Pourquoi pas une nouvelle espèce?

---

<sup>13</sup> Comment sait-on que cet animal qui ne ressemble pas du tout à une baleine était l'ancêtre des baleines? D'autres formes intermédiaires montrent le détail des changements progressifs d'ossature liés au mode de vie. La structure du squelette d'*Ambulocetus* présente des claires similitudes avec celle des baleines (et des formes intermédiaires) sur des points de détail, en dépit des changements. On ne retrouve pas ces similitudes avec d'autres groupes. Voir p.ex. le fascinant article de Thewissen, J.G.M., *et al.* (2009). From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises. *Evolution: Education and Outreach*, 2, 272-288

<sup>14</sup> Il n'est pas toujours facile de savoir *pourquoi* un caractère inutile disparaît. Dans le cas des baleines, on comprend bien que les membres arrière étaient devenus non seulement inutiles, mais probablement coûteux (en termes de traînée hydrodynamique); il y avait donc une pression de sélection opérant *contre* la présence de ces membres. Par contre, pourquoi les poissons des cavernes ont-ils perdu leurs yeux? Dans *Nature*, numéro 458 (2009), p. 697, B. Maher écrit: "Why cave fish lost their eyesight isn't clear. Some have hypothesized that the energetic cost of eye development and maintenance is so high that selection pressure in the dark environment quickly acts against it. Alternatively, eye loss could simply have arisen through neutral changes in each population that became fixed by genetic drift. Or it could be an inadvertent result of another adaptive change. Still, several populations have converged on this phenotype."

<sup>15</sup> *Brassica oleracea*.

## Synthèse: le mécanisme de la transformation

La diversité des espèces de pinsons qu'il avait ramenées des Galápagos, mais leur ressemblance aussi, suggérait à Darwin, on l'a vu, qu'ils descendaient d'un ancêtre commun.

Il fallait donc expliquer la transformation des espèces, leur diversification à partir de cette espèce unique d'ancêtre. Les théories qui lui vinrent à l'esprit, y compris celle de Lamarck, ne le satisfaisaient pas, car aucune n'expliquait un fait fondamental: l'adaptation de toutes les espèces, animales et végétales, à leur milieu. Comment expliquer par le mécanisme de Lamarck qu'une graine de pissenlit était pourvue d'aigrettes servant à être dispersée par le vent?

L'illumination vint par hasard, à la lecture de l'économiste Thomas Malthus<sup>16</sup>. Dans son *Essai sur le Principe de Population* (1798), Malthus montrait que les populations croissent plus vite que les ressources, et que cela ne pouvait mener qu'à la famine. Darwin réalisa que, dans la nature, la compétition pour les ressources conduirait inévitablement à la survie des individus dont les caractères leur donneraient un avantage dans cette compétition<sup>17</sup>.

Darwin: *"Il me vint soudain à l'esprit que dans de telles circonstances, les variations favorables tendraient à être conservées et les défavorables, à être éliminées. Le résultat de ceci serait la formation d'une espèce nouvelle."*

Ce mécanisme semblait à Darwin une hypothèse de travail solide. Il se mit au travail, et, vingt ans plus tard, il était toujours au travail et n'avait pas encore publié ses idées, car il tenait à présenter un dossier parfaitement solide. On le voit, Charles Darwin n'avait rien d'un téméraire.

## Les expéditions de Wallace

On associe toujours la "théorie de l'évolution" au nom de Darwin, mais il faut savoir qu'un autre grand naturaliste, Alfred Russell Wallace (1823-1913), avait été porté par ses observations et ses réflexions à suivre exactement le même cheminement de pensée que Darwin<sup>18</sup>. Il fut le déclencheur qui poussa Darwin à publier.

[COB-20] Si Darwin est un bourgeois nanti, Wallace, lui, est issu d'un milieu modeste et s'est hissé à force de travail au statut de naturaliste autodidacte (ce que Darwin était aussi, un autodidacte, d'ailleurs). En 1848, Wallace part en expédition en Amazonie, pour collectionner, puis vendre, des animaux naturalisés, qui font fureur dans la bourgeoisie anglaise de l'époque. Par la suite, une seconde

---

<sup>16</sup> Thomas Robert Malthus (1766-1834), économiste britannique de l'École classique, surtout connu pour ses travaux sur les rapports entre les dynamiques de croissance de la population et la production, analysés dans une perspective pessimiste [Wikipedia].

<sup>17</sup> Les ressources limitent effectivement la reproduction: par exemple [GOK-1122], si un couple de mouches domestiques se reproduisait, et si tous les rejetons survivaient et se reproduisaient aussi, en commençant en avril on aurait en août  $2 \times 10^{20}$  descendants, soit une couche de mouches de 10 cm sur la terre entière... Mieux encore: citation de Darwin sur l'éléphant [GOK-445].

<sup>18</sup> En fait, les idées de Wallace et Darwin étaient clairement dans l'air du temps, et ont même été précédées par un précurseur resté obscur: Patrick Matthew, un horticulteur écossais, a publié en 1831 dans l'appendice de son livre *Naval Timber and Arboriculture* une description tout à fait adéquate, en quelques paragraphes, du mécanisme de la sélection naturelle. Matthew est d'ailleurs cité dans une des lettres de Darwin (à qui il avait écrit en 1859) à Wallace. Cf. Rampino, M. R. (2011). Darwin's error? Patrick Matthew and the catastrophic nature of the geologic record. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 23 (02-03), 227-230.

expédition le mène à Sumatra, à Bornéo, en Nouvelle-Guinée, en Malaisie... Lui aussi réfléchit au mécanisme qui aurait pu faire apparaître de nouvelles espèces. Fin 1857, il publie un article sur ce sujet, sans encore apporter de réponse, et il écrit une note à Darwin. Terrassé par une crise de malaria, il profite de son immobilisation forcée pour réfléchir; il pense alors aux écrits de Thomas Malthus, qu'il a lus comme Darwin, et cela lui donne la solution à son interrogation.

Il envoie dès lors, pour publication, un manuscrit qui parvient à Darwin en juin 1858. A sa lecture, celui-ci est effondré: alors qu'il raffine et consolide sa théorie depuis si longtemps, quelqu'un va le coiffer au poteau! Dans une [lettre](#) qu'il écrit à son ami Lyell (ma trad.), Darwin se désole: "*Je n'ai jamais vu une pareille coïncidence. Si Wallace avait eu en main mon ébauche de manuscrit de 1842, il n'aurait pas pu en faire un meilleur résumé... L'originalité de mon travail, quoi qu'elle vaille, va être réduite en pièces.*"

Darwin, très fair-play, propose néanmoins de transmettre directement le manuscrit de Wallace pour publication, mais ses amis Lyell et Hooker le retiennent et lui suggèrent de présenter en même temps le manuscrit de Wallace et le sien. Darwin hésite, car il trouve malhonnête de court-circuiter ainsi Wallace. Finalement, il accepte, et ses amis<sup>19</sup> présentent les deux manuscrits en même temps à la Société Linnéenne de Londres le 1<sup>er</sup> juillet 1858. En préambule, ils expliquent clairement ce qui s'est passé, insistant sur la découverte parallèle et indépendante, par Darwin et Wallace, de la théorie présentée<sup>20</sup>.

Pour la petite histoire, Wallace n'en voulut aucunement à Darwin; au contraire, il avait de l'admiration pour la somme de preuves que Darwin avait apportées à leur théorie commune. De plus, le statut social et scientifique de Darwin était à l'époque bien plus important que celui de Wallace, et sans cette association il est probable que les idées de Wallace n'auraient pas été prises aussi au sérieux<sup>21</sup>. Les deux hommes entretiendront une correspondance amicale durant toute leur vie. Wallace fut d'ailleurs considéré par beaucoup à l'époque (particulièrement Darwin) comme étant un penseur important sur l'évolution dont les idées devaient être prises en compte. On peut tout de même regretter que le nom de Wallace soit maintenant si peu connu.

### ***L'évolution: une boucle***

On peut résumer les idées de ces deux naturalistes comme ceci (en les modernisant un peu), et, au fond, elles mettent en scène une boucle de rétroaction (feedback) dont l'idée générale est aussi simple qu'elle est inévitable:

Dans une espèce, il y a généralement des variations entre individus, et une partie de ces variations sont hérissables<sup>22</sup>.

La majorité des petits produits par les êtres vivants ne survivent pas jusqu'à l'âge de reproduction car le milieu (au sens large) ne le permet pas.

---

<sup>19</sup> Darwin lui-même n'a pas pu assister: son fils, atteint de scarlatine, était mourant.

<sup>20</sup> Cette théorie fut accueillie d'abord avec totale indifférence. Mais le bouche à oreille fonctionnait, et quand, en novembre 1959, Darwin publie "*On the Origin of Species*", la première édition s'arrache. Dans cette 1<sup>ère</sup> édition, alors qu'il défend l'idée d'une ascendance commune des espèces, Darwin évite soigneusement le mot "évolution".

<sup>21</sup> Wikipedia, article sur Wallace.

<sup>22</sup> Ni Darwin ni Wallace ne pouvaient cependant faire référence aux gènes, encore inconnus. Mais, évidemment, l'hérissabilité des caractères était connue, comme on l'a dit plus haut.

En raison de leurs caractères hérités, certains individus survivent plus longtemps et/ou mieux, et *produisent davantage de petits qui vont survivre et se reproduire*.

On appelle *sélection naturelle* la survie et, surtout, la *reproduction différentielle* des individus qui résulte en particulier des variations héritables dans leur comportement, leur morphologie, leur physiologie.

Les changements évolutifs se produisent lorsque les traits héritables des individus "à succès" se répandent dans la population, alors que ceux des individus à succès moindre s'éteignent peu à peu.

L'idée de génie de Darwin et Wallace avait été de comprendre que l'évolution est *inévitabile* lorsque variation, hérédité et sélection (reproduction différentielle) existent ensemble.

### ***Une caricature pour le comprendre***

Un simple modèle caricatural d'une espèce parthénogénétique<sup>23</sup> où apparaît un investissement parental auparavant inexistant (conduisant à une meilleure survie des petits) montre comment la reproduction différentielle va amener à une dissémination du caractère favorable dans la population, d'une génération à la suivante et donc ensuite génération après génération.

Dans ce cas hypothétique, admettons que le milieu ne puisse soutenir que 10 individus, et que chaque parent donne naissance à 10 descendants. La mortalité des petits va être élevée (puisque en fin de compte il en restera dix). Supposons qu'une mutation affecte un des parents, qui lui permet de mieux soutenir le développement de ses petits, de quelque manière que ce soit. De ce fait, une plus grande proportion de ses petits survivra, *relativement aux neuf autres individus*. Ce qui veut dire qu'une fois les adultes morts, la génération suivante contiendra une plus grande proportion de descendants de ce mutant. La mutation favorable s'est répandue dans la population. De manière asymptotique, elle va continuer à se répandre dans la population, génération après génération, jusqu'à l'occuper tout entière.

### ***L'unité du vivant***

Au travers de la théorie de l'évolution, pour la première fois, toutes les espèces, l'homme compris, étaient reliées les unes aux autres au travers d'ancêtres communs, comme le schématise le premier arbre évolutif connu, dessiné par Darwin lui-même.

L'histoire des organismes devenait la raison profonde de leurs ressemblances; cette histoire est rendue en un raccourci impressionnant dans les arbres évolutifs modernes.

De ce fait même, c'est en considérant l'évolution que peuvent le mieux s'appréhender les caractères actuels (morphologiques, physiologiques, comportementaux) des espèces; ou, comme le disait le grand zoologue et généticien Theodosius Dobzhansky:

*"Rien en biologie n'a de sens, si ce n'est à la lumière de l'évolution."*

28.09.2016

---

<sup>23</sup> Ayant une reproduction non sexuée.

## **Retour sur la question de l'évolution**

Malgré l'importance capitale des faits évolutionnaires et de la théorie de l'évolution pour la compréhension du monde vivant (et de la place de l'humain dans ce monde), en 2005 environ 28% des Suisses pensaient que l'affirmation "les êtres humains actuels se sont développés à partir d'espèces animales antérieures" est franchement fausse; environ 40% pensaient de même aux USA, et plus de 50% en Turquie, comme le montrent les résultats d'une étude<sup>24</sup> publiée en 2006. C'est comme si 28% des Suisses, ou 50% des Turcs, refusaient d'accepter la relativité générale d'Einstein ou la physique quantique...

Un sondage fait dans le cadre du cours<sup>25</sup> (donc dans une population universitaire) donne des résultats plus favorables: à la question "*Que pensez-vous de l'affirmation suivante? Les êtres humains et les chimpanzés ont évolué, de manière divergente, à partir de la même espèce ancestrale, qui vivait il y a plusieurs millions d'années.*", sur 114 opinions exprimées, il y a eu 88 "oui" (ou assimilables à "oui"), 12 réponses inclassables, 6 "peut-être" ou "je ne sais pas", et 8 "non" (respectivement 77%, 10%, 5% et 7%). Les proportions étaient assez semblables les années précédentes.

Or, *toutes* les données, de *toutes* les sciences qui y sont reliées directement (anatomie comparée, paléontologie, éthologie, génétique et biologie moléculaire, embryologie, etc.) ou indirectement (géologie, génétique des populations...) sont en accord avec la théorie de l'évolution et ses prédictions, ce qui en fait une des théories les plus confirmées de toute l'histoire des sciences. En réalité, depuis qu'elle a été avancée par Darwin et Wallace, *aucun* fait empirique d'aucune espèce n'est jamais venu la contredire<sup>26</sup>; au contraire, de nombreux faits inconnus de Darwin sont venus apporter de l'eau au moulin. Actuellement, il ne se passe pas une semaine sans qu'une nouvelle trouvaille vienne s'y ajouter. Les créationnistes avancent certes des contre-théories et des arguments statistiques à son encontre, mais une contre-théorie n'est pas un fait, et les prémisses des arguments statistiques, étant donné la complexité du phénomène de la vie, sont incertaines et... théoriques elles aussi<sup>27</sup>.

En ce qui concerne l'être humain, les faits (anatomiques, génétiques et paléontologiques notamment) indiquent sans aucun doute possible que les êtres humains et les chimpanzés partagent une ascendance commune, et que les deux lignées ayant mené à ces deux espèces ont divergé il y a relativement peu de temps, environ sept à huit millions d'années.

Etant donné qu'elle touche à la place de l'être humain dans l'univers, cette affirmation se heurte aux préjugés véhiculés par les idéologies religieuses et politiques, ce qui explique les étranges variations que l'on observe dans son acceptation, par exemple, en fonction de l'appartenance religieuse (et même politique) des personnes interrogées fin 2013 aux USA dans le cadre d'un sondage du Pew Institute<sup>28</sup>. Or, rappelons-le, il ne s'agit pas d'une "opinion" à laquelle on

---

<sup>24</sup> Miller, J.D., et al. (2006). Public acceptance of evolution. *Science*, 313, 765-766.

<sup>25</sup> À vote "secret", le 28.9.2016, cours d'éco-éthologie, 2<sup>ème</sup> année de Bachelor en psychologie.

<sup>26</sup> Ce qui me permet sans crainte maintenir le pari et de mettre en jeu 1000 francs pour qui m'apportera un argument décisif contredisant cette théorie.

<sup>27</sup> En fait les calculs avancés par Michael Behe, sans doute le plus intéressant des créationnistes car ses interrogations suscitent réellement la réflexion, ont été démontrés mal construits.

<sup>28</sup> <http://www.pewforum.org/2013/12/30/publics-views-on-human-evolution/>

peut choisir de croire ou pas en fonction de ses propres a priori, mais d'une théorie scientifique (donc réfutable), confirmée par une multiplicité de faits, et jamais contredite à ce jour. Certes, on discute encore du détail de ses mécanismes (le poids relatif de la sélection naturelle et de la simple dérive génétique, par exemple; ou le rythme de l'évolution; ou le poids, comme on le verra, de la sélection de groupe comparé au poids de la sélection portant sur les individus), mais le mécanisme de base n'est depuis très longtemps plus remis en question.

Sur le point le plus crucial, à savoir la foi est-elle compatible avec l'évolution, si certains groupes de croyants, pour des raisons identitaires, se sont persuadés que non (dans le monde chrétien, par exemple certaines églises évangéliques, notamment américaines, et les Témoins de Jehovah), d'autres n'y voient (plus) aucune impossibilité (Église catholique par exemple<sup>29</sup>). Une excellente articulation des deux - évolution et foi - est proposée par Robert J. Asher (un paléontologue de foi évangélique) dans son ouvrage *Evolution and Belief: Confessions of a Religious Paleontologist*, malheureusement pas traduit en français.

## L'instinct et les éthologues

### ***Illustration: le comportement de Philantus***

*Philantus triangulum*, le philante apivore, est une guêpe solitaire<sup>30</sup>. La femelle est spécialisée dans la chasse aux abeilles (en allemand et en anglais, cette espèce porte le nom charmant de "loup des abeilles" - *Bienenwolf*, *bee-wolf*).

*Philantus* creuse dans le sol un nid qui peut mesurer 1 m de long et comporte une dizaine de chambres ou davantage. Si l'ouverture du nid est dans un sol plat ou peu incliné, la guêpe le ferme en sortant; sinon, elle le laisse ouvert.

Au moment de partir en chasse, la guêpe sort du nid, examine les alentours de la sortie, s'éloigne, et va se mettre à l'affût sur une fleur.

Lorsqu'une abeille vient butiner, *Philantus* l'identifie, bondit dessus, la saisit, se place dans une position précise sur l'abeille et insère son aiguillon en un endroit précis du thorax de l'abeille, endroit qu'elle repère grâce à des poils sensoriels. En deux secondes, le venin est injecté: l'abeille est vivante, mais paralysée.

*Philantus* revient alors au nid en portant sa proie sens dessus dessous. Le cas échéant, la guêpe rouvre le nid avec les pattes avant (alors qu'elle tient sa proie avec les pattes médianes). Elle y entre alors avec sa proie paralysée. Avant de la déposer dans une chambre, elle la lèche sur tout le corps: ceci retardera le développement des moisissures.

Elle stocke ainsi 2-3 abeilles ou 3-7 abeilles dans une chambre, selon que l'œuf qu'elle va y pondre sera mâle ou femelle. L'œuf est pondu sur la dernière abeille de

---

<sup>29</sup> Elle laisse cependant un statut spécial à l'être humain, muni par volonté divine de caractéristiques particulières tout en étant issu de l'évolution des espèces.

<sup>30</sup> Elle doit son nom latin à ses marquages triangulaires (noirs sur fond jaune) sur l'abdomen. Elle se reconnaît également au marquage du visage, qui évoque une couronne. Les mâles (plus petits que les femelles) n'ont pas d'aiguillon.



chaque chambre: il éclot au bout de 2-3 jours et la larve se nourrit des abeilles durant 6-8 jours avant de tisser un cocon et d'effectuer sa pupation<sup>31</sup>.

### ***Des informations précodées (et/ou des instructions précodées pour acquérir de l'information)***

Si on cherche à décrire toutes les étapes du comportement de *Philantus*, on voit qu'il est très complexe. Or, ces guêpes sont solitaires: lorsque l'adulte émerge du nid, il s'en va vivre sa propre vie, sans aucun modèle à suivre. Pour citer l'éthologiste James L. Gould (qui parlait du comportement de reproduction des pigeons, en fait):

"Le comportement de chacun de ces individus est hautement adaptatif: ils font chacun la bonne chose au bon moment pour survivre et se reproduire. Comment ont-ils cette connaissance? D'où vient cette chorégraphie (...) de postures, de mouvements de construction, et la reconnaissance d'objets et d'individus encore jamais rencontrés? En fait, toute cette connaissance - et bien plus - a été sauvegardée à l'intérieur de chaque individu avant sa naissance, codée de manière mystérieuse dans ses gènes. Si une information cruciale est trop complexe pour être codée en détail, ou si elle ne peut être prédite d'avance, l'animal possède à la place des instructions détaillées sur comment acquérir l'information qui lui manque."

### ***L'éthologie: étymologie et définitions possibles***

La discipline qui étudie cette "chorégraphie de postures" que sont les comportements des animaux porte un nom spécifique depuis le XIXe siècle: c'est l'éthologie, mot dont le dictionnaire (Robert) donne la définition suivante:

**éthologie** n. f. XVIe siècle, au sens 1 ; XIXe siècle, au sens 2. Composé d'*éthos*- "coutume, caractère, mœurs" et de *-logie*, du grec *logos*, « traité, discours ». 1. Class. Discours ou traité sur les mœurs. 2. Étude du comportement des espèces animales dans leur milieu naturel.

**éthologique** adj. XVIe siècle. Dérivé d'*éthologie*. Qui se rapporte à l'éthologie.

**éthologiste** n. XXe siècle. Dérivé d'*éthologie*. Spécialiste d'éthologie. (on dit aussi souvent "éthologue")

Pour J. L. Gould (1982), cité ci-dessus, "le réservoir d'informations et d'instructions est l'instinct; ceux qui l'étudient dans le but de saisir tous ses rouages sont les éthologistes." L'éthologie, dans cette première formulation, est donc **l'étude de l'instinct**.

On voit que cette définition paraît restrictive: les comportements instinctifs étant ceux qui ne nécessitent aucun apprentissage (donc transmis génétiquement), on semble écarter du champ d'investigation ceux des comportements qui sont liés à l'apprentissage. En fait, pour les éthologistes, l'apprentissage aussi ressort de l'instinct (c'est-à-dire que les mécanismes d'apprentissage eux-mêmes sont instinctifs!), et donc la définition, en réalité, n'exclut pas les comportements acquis ou modifiés par apprentissage.

---

<sup>31</sup> Voir le site [www.hornissenschutz.de](http://www.hornissenschutz.de) pour des images de *Philantus*, et accessoirement pour se convaincre que les frelons sont peu agressifs et peu dangereux, très loin de la réputation qu'on leur a faite et qui en fait maintenant une espèce qu'on doit protéger.



Néanmoins, la définition actuelle de l'éthologie veut éviter de prêter le flanc à cette critique: l'éthologie est donc simplement définie comme **l'étude biologique du comportement**. L'objet d'étude est donc le comportement, comme il l'est pour le psychologue, mais avec un regard davantage marqué par la biologie (l'accent porte sur l'étude de l'animal; et le cadre de pensée est darwinien).

Et l'éco-éthologie, alors, comment se définit-elle, puisque c'est le titre de ce cours? Nous réservons la réponse pour plus tard...

### ***Des traditions parallèles***

[CAS-12 ssq] Campan et Scapini, dans leur manuel, essaient de distinguer et de détailler les filiations des différents courants de pensée (à vrai dire très imbriqués les uns dans les autres) qui régissent l'étude du comportement animal dès les 17<sup>ème</sup> et 18<sup>ème</sup> siècle. Pour simplifier, on peut voir deux grandes tendances:

D'une part, le courant issu de la philosophie mécaniciste de Descartes, qui donnera naissance à l'approche neurophysiologique<sup>32</sup> (dont le représentant le plus connu du grand public est certainement [Ivan Pavlov](#)), et de là à l'approche expérimentale du comportement: psycho-physique<sup>33</sup>, puis psychologie animale expérimentale<sup>34</sup>, puis psychologie comparative expérimentale<sup>35</sup> et comportementisme<sup>36</sup> (voir plus bas).

D'autre part, le courant issu de la tradition naturaliste remontant à Aristote et même bien avant, puisque les chasseurs-cueilleurs du paléolithique, déjà, *Homo erectus* ou autres<sup>37</sup>, devaient connaître les mœurs des animaux qu'ils chassaient... ou des animaux qui les chassaient!

### **Les précurseurs**

Comme avant eux nos ancêtres chasseurs, ce sont au Moyen Âge les chasseurs ou fauconniers qui étudient de la manière la plus complète le comportement animal. A la Renaissance, de nombreux naturalistes s'intéressent à la vie animale: ainsi, Georges-Louis Leclerc, Comte de [Buffon](#) (1707-1788), met 40 ans à écrire, à raison de huit heures par jour, une Histoire Naturelle en 36 volumes! Ce courant

---

<sup>32</sup> p. ex. La Mettrie, Galvani (1737-1798) qui montre la nature électrique de l'influx nerveux; l'école réductionniste allemande: Müller (les processus vivants peuvent être décrits en termes de lois), Helmholtz... Plus tard, Sherrington (1857-1952), et Setchenov (1829-1905), dont les travaux sur les réflexes seront poursuivis par Pavlov.

<sup>33</sup> Weber (1795-1878) mesure la vitesse de l'influx nerveux, et décrit l'inhibition nerveuse. Il fonde la psycho-physique. Fechner (1801-1887) établit la relation entre intensité du stimulus et intensité de la sensation.

<sup>34</sup> Thorndike (1874-1949): il introduit les méthodes expérimentales quantitatives en psychologie: début de l'expérimentation dans des environnements contrôlés: apprentissage par essai et erreur, dans des boîtes (l'animal doit presser un levier pour obtenir une récompense). Le rat blanc de laboratoire devient un sujet classique. Ivan Petrovich Pavlov (1849-1936) découvre le conditionnement.

<sup>35</sup> Loeb; Jennings; plus tard, Köhler et Koffka (psychologie de la forme ou Gestalt)

<sup>36</sup> Watson (1878-1953) généralise le schéma Stimulus-Réponse à tous les comportements de toutes les espèces et cherche à établir les lois de ce schéma; Burrus Frederic Skinner (1904-), Hull, Tolman.

<sup>37</sup> Ce qui ferait remonter l'étude des comportements animaux autour de 500'000-750'000 ans avant notre ère.

naturaliste<sup>38</sup> va intégrer la théorie darwinienne et donner naissance à l'éthologie naturaliste<sup>39</sup> de la fin du 19<sup>ème</sup> siècle et du début du 20<sup>ème</sup>.

Dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle et au début du vingtième apparaissent les inspirateurs directs de l'éthologie objectiviste, dite "classique":

### **Spalding**

Douglas Alexander Spalding (1840-1877) était un anglais qui avait étudié la philosophie et la littérature et était devenu le précepteur du jeune Bertrand Russell<sup>40</sup>. Il est considéré comme un précurseur de l'éthologie car on lui doit d'avoir, avant Konrad Lorenz, découvert le phénomène d'imprégnation ou "empreinte" (voir plus loin) et d'autres phénomènes instinctifs, par une approche expérimentale. Bien que son travail soit peu connu aujourd'hui, son importance est reconnue par les historiens de la psychologie.

### **Darwin**

[GOO-10] Comme on l'a vu, en 1858, Charles Darwin va populariser la théorie de l'évolution, dont il a eu l'idée comme Wallace, dans *De l'Origine des Espèces (The Origin of Species)*. Si le livre de Darwin n'est pas centré sur le comportement, ses idées apportent un cadre conceptuel dans lequel l'étude du comportement animal pouvait se développer. Par la suite, Darwin s'est également beaucoup intéressé au comportement, et notamment<sup>41</sup> à l'expression des émotions chez l'homme et les animaux (*The Expression of the Emotions in Man and Animals*, titre d'un ouvrage paru en 1872).

### **Von Uexküll**

Les premières étapes de l'éthologie véritable sont tracées par Jakob Johann, Baron von Uexküll (1864-1944), zoologiste né en Allemagne (dans une partie de celle-ci qui est maintenant l'Estonie), devenu professeur à Hambourg: Il émet l'idée, très novatrice à l'époque, que le monde propre de l'animal (Umwelt, "monde phénoménologique") -- composé du monde appréhendé (Merkwelt) et du monde agi (Wirkwelt) -- peut être très différent du nôtre, tout en étant un monde complet quand même.

Von Uexküll étudie notamment les perceptions de la tique<sup>42</sup> et détermine qu'elle perçoit et utilise successivement: la lumière pour monter sur les herbes et se poster à l'affût; l'acide butyrique, émis par les mammifères, qui déclenchera le

---

<sup>38</sup> D'autres exemples: René Antoine de Réaumur (1683-1757), l'inventeur du thermomètre, publie 6 volumes sur les insectes; il étudie aussi les poissons, les fourmis. Georges Leroy (1723-1789) est le premier à décrire le comportement en pratiquant une éthologie de forme moderne (en dépassant les clivages taxonomiques et en s'intéressant au comportement comme expression de compétences).

<sup>39</sup> Spalding, Fabre, Wheeler, Craig, von Uexküll, Heinroth, von Frisch, Tinbergen, Lorenz...

<sup>40</sup> Le fils aîné du vicomte Amberley, qui deviendra le philosophe que l'on sait. Pour la petite histoire, Spalding a eu également une relation amoureuse de façon intermittente avec la vicomtesse Amberley.

<sup>41</sup> Aussi à la sélection sexuelle (les effets évolutifs nés des choix des individus pour un partenaire), à laquelle on reviendra plus tard.

<sup>42</sup> Genre taxonomique *Ixodes*. Dans nos forêts, et en particulier les forêts jurassiennes, les tiques sont des animaux dangereux: elles sont porteuses de la maladie de Lyme, qui, mal soignée, est invalidante; et de l'encéphalopathie verno-estivale, potentiellement mortelle. Pour cette dernière, dans les zones endémiques, on recommande la vaccination. Il n'existe pas encore de vaccin contre la maladie de Lyme.

comportement de se laisser tomber sur l'hôte potentiel; et la température, pour savoir où enfoncer son rostre, là où les vaisseaux sanguins sont proches de la peau. Von Uexküll teste également la résistance de cet animal: Certaines tiques, dans son laboratoire, ont attendu 18 ans le passage d'un hôte, et sont restées en vie ainsi sans se nourrir pendant tout ce temps.

Cette étude expérimentale d'un comportement simple, mettant en lien les stimulations perçues au cours de la vie naturelle de l'animal et les réactions motrices qui en découlent, préfigure les concepts et les méthodes qui seront au centre des préoccupations des éthologues du milieu du 20<sup>ème</sup> siècle.

## **Heinroth**

Oskar Heinroth (1871-1945), directeur-adjoint du zoo de Berlin, étudie le détail des comportements des Anatidés (la famille qui contient les canards, les oies, les cygnes). Il affirme que l'idée d'homologie (similitude due à une ascendance évolutive commune), qu'on applique depuis longtemps aux caractères morphologiques (qu'on pense aux doigts des vertébrés terrestres dont on a parlé plus haut), et qui permet de reconstituer les arbres évolutifs des espèces, est tout aussi applicable dans le cas des comportements<sup>43</sup>. Son travail marque le début de l'éthologie vraie et de l'étude comparée du comportement.

## **Von Frisch**

Karl von Frisch (1886-1983), longtemps directeur de l'institut de zoologie à l'université de Munich, s'attaque à l'idée courante à l'époque que les animaux "inférieurs" seraient perceptivement pauvres; que par exemple ils ne verraient pas les couleurs. Son approche est déjà expérimentale: il met en évidence la vision des couleurs chez les poissons ainsi que chez les abeilles, en utilisant la technique du conditionnement classique (de Pavlov).

Par exemple, pour les abeilles, il procède de la manière suivante: l'animal est récompensé répétitivement par de la nourriture qu'il trouve dans un godet au milieu d'un carré de couleur; ensuite, en l'absence de l'animal, on ôte toute nourriture, on installe le carré de couleur parmi une palette de carrés gris plus ou moins sombres, et on regarde où l'animal cherche lorsqu'il revient. S'il partage sa recherche entre le carré de couleur et un des carrés gris, c'est qu'il ne perçoit pas la couleur, mais seulement la brillance. Les résultats montrent que les abeilles cherchent dans le bon carré et ne le confondent pas avec un des carrés gris; c'est donc qu'elles perçoivent sa couleur.

Plus tard, von Frisch décrypte la danse des abeilles, sorte de langage symbolique qui permet à une butineuse, revenue à la ruche après avoir trouvé une bonne source de nourriture, de communiquer à d'autres ouvrières la distance à laquelle se

---

<sup>43</sup> En particulier pour ce qui est des séquences d'actions stéréotypées propres à l'espèce (ce qu'on appellera plus tard *fixed action patterns*). "Er erkannte 1906 bei Kreuzungsversuchen an Enten, dass bestimmte Verhaltensmuster, wie beispielsweise das Kopf-ins-Wasser-tauchen während der Balz, vererbbar und demnach angeboren sind. Heinroth verglich auch die Rufe und die Bewegungsweisen diverser Schwan- und Gänsearten bei der Balz und bei der Aufzucht ihrer Küken. Durch diese Analysen legte er den Grundstein für eine vergleichende Verhaltensforschung, die Verhaltensmerkmale in ähnlicher Weise auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft und auf Gemeinsamkeiten untersucht, wie dies bei körperlichen Merkmalen schon lange zuvor der Fall war." (wikipedia, 2016)

trouve cette source et sa direction rapportée à la direction du soleil (c'est donc un vecteur, autrement dit, que l'animal communique par la danse). Ceci permet à d'autres abeilles d'aller exploiter la source de nourriture de manière indépendante, sans devoir suivre la première exploratrice.

### ***Une approche scientifique du comportement***

A la lecture de ce qui précède, on voit que l'étude du comportement a progressivement passé d'une approche d'observation naturaliste (née avant Aristote) à une approche strictement scientifique, souvent expérimentale (les expériences de von Frisch sur l'abeille par exemple). Or, on le voit aussi ci-dessus, les unités du comportement peuvent être de simples réponses musculaires (la tique qui se laisse tomber se contente d'ouvrir les crochets de ses pattes qui la retiennent sur le brin d'herbe), mais aussi des patrons moteurs complexes, voire même des interactions sociales...

Comment, dès lors, peut-on étudier le comportement si ses unités vont de simples réponses musculaires ou autres à des interactions sociales complexes? La science teste des hypothèses, et elle doit donc faire des mesures fiables.

La réponse réside dans la répétabilité du comportement: les unités du comportement se répètent, et par conséquent, sont identifiables, et mesurables. Chez les anatidés observés par Heinroth, les unités du comportement de parade nuptiale vont réapparaître, inchangées, chez le même individu, mais aussi chez tous les individus de même sexe dans cette espèce. Ces unités se prêtent donc à une approche scientifique fondée sur des mesures objectives.

## **Les pionniers de l'éthologie objectiviste**

### ***Lorenz et Tinbergen***

[CAS-36] Durant la décennie 1930-40 est fondée ce que l'on a appelé l'éthologie objectiviste, qualifiée ensuite de classique: le premier cadre théorique cohérent concernant le comportement animal, dont les principaux promoteurs, Lorenz et Tinbergen, ont été récompensés (avec von Frisch) par le Prix Nobel de Médecine en 1973. L'éthologie objectiviste se centre principalement sur les événements qui vont préparer l'apparition d'un comportement, ceux qui vont déclencher ce comportement, et ceux qui, finalement, en contrôlent l'exécution: en somme, le "déroulement" de l'instinct.

### **Lorenz**

Konrad Lorenz (1903-1989; sur la [photo](#), avec von Frisch, en haut; et Tinbergen, en bas) a étudié la médecine, l'anatomie comparée, la philosophie et la psychologie. Jusqu'en 1940, l'essentiel de son travail d'éthologiste consiste en des observations d'animaux domestiques dans la maison familiale à Altenberg, en Autriche<sup>44</sup>. Sa méthode principale est l'observation, qui lui permet des découvertes fortuites.

---

<sup>44</sup> Membre du parti nazi et passablement convaincu par l'idéologie de celui-ci, il occupera une chaire universitaire dès 1938. Le plus intéressant peut-être est que ses thèses, présentées comme nazies, ne l'étaient pas réellement. En fait, la publication d'un article sur la domestication, dans lequel il disait que l'auto-domestication des humains conduisait les races "pures" (comme s'imaginaient l'être les nazis, censément aryens) à la dégénérescence, lui ôta tout futur politique. Il semble aussi que cet article fut la cause de son envoi sur le front russe.

Par exemple, il conçoit le concept de "déclencheur" (ou stimulus signal) suite à l'observation suivante: il y avait à Altenberg un groupe de choucas (des corvidés plus petits que des corneilles) qui étaient à moitié apprivoisés et ne craignaient pas Lorenz. Un jour, ce dernier se rend au lac pour la baignade, un maillot de bain noir tenu de manière pendante dans sa main. A sa grande surprise, cette vision élicite alors un comportement d'attaque des choucas pourtant familiers jusque-là. Lorenz comprend que cette configuration perceptive (une chose pendante, noire) est interprétée comme le cadavre d'un choucas.

Lorenz est plus connu encore pour les étonnants exemples d'imprégnation ou "empreinte" qu'il met en évidence chez ses oiseaux de basse-cour, canards et oies. L'imprégnation filiale, que Spalding avait déjà repérée, est chez le petit (caneton, oison) un apprentissage précoce, préprogrammé et automatique, de la première chose mobile perçue après l'éclosion, permettant en principe à ce petit d'identifier et de suivre son parent. Lorenz étudie ce mécanisme en particulier chez les jeunes oies... [en les imprégnant sur lui-même](#).

Ces travaux sur l'empreinte seront, avec ceux de Harlow sur la déprivation maternelle chez le singe, à la source de la théorie de l'attachement de Bowlby, qui s'est démarqué des explications psychanalytiques courantes alors, pour construire une explication fondée sur des données éthologiques et de psychologie comparée<sup>45</sup>.

[CAS] Lorenz n'était pas satisfait par l'approche de la psychologie comparative (béhavioriste). Il pensait qu'on ne pouvait pas expliquer le comportement des animaux dans leur milieu naturel en se fondant sur les mécanismes mis en évidence et formalisés à partir des expériences faites seulement sur le rat blanc de laboratoire et le pigeon. Il a donc cherché à fonder un ensemble explicatif théorique et une méthode pour rendre compte de la diversité des comportements instinctifs, particulièrement spectaculaires chez les oiseaux et les poissons, tels que l'on peut les observer ou les révéler par l'expérimentation, mais dans les milieux naturels ou dans des conditions d'élevage aussi proches que possible de la nature.

Comme on l'a vu pour Heinroth, dont il s'est inspiré, Lorenz pensait que la similitude des comportements instinctifs chez diverses espèces traduit une homologie (la similitude est due à une filiation évolutive commune), et ceci

---

<sup>45</sup> D'après ce que je lis dans Bowlby lui-même (1977), dans les années cinquante il était peu satisfait de l'explication prévalente de l'origine de l'attachement, qui puisait ses sources dans la psychanalyse et le béhaviorisme. Selon cette explication, le lien d'attachement se développerait car le jeune individu apprendrait que certains individus sont nécessaires pour répondre à certains besoins (e.g. la mère pour la nourriture). Dans la même période, Bowlby a découvert les écrits de Lorenz sur l'imprégnation, en même temps d'ailleurs que paraissaient les données de Harlow sur l'attachement des singes rhésus à des leurres de mère. Aussi bien les données de Lorenz que celles de Harlow contredisaient la position dominante mentionnée ci-dessus. Bowlby s'est alors inspiré des travaux de l'éthologie (Lorenz) et de la psychologie comparée (Harlow) pour poser les bases de sa théorie, mais, comme elle concerne surtout les humains (bien qu'elle ait été appliquée aussi à certains primates), elle s'est, par rapport à celle de l'imprégnation, énormément complexifiée, également sous l'impulsion d'autres chercheurs comme Mary Ainsworth (cf. attachement sécure et insécure), afin rendre compte de toutes les facettes des comportements d'attachement chez l'être humain, et des pathologies qui y sont liées. La recherche s'est éloignée progressivement de la recherche sur l'attachement animal, en raison de la nature de ces nouvelles questions (il est peu pertinent de s'intéresser à l'attachement insécure chez l'animal, p.ex.). Cependant, la base de l'attachement reste considérée comme ancrée dans la biologie et donc issue de l'évolution. En quelque sorte, la théorie de l'attachement de Bowlby et autres est donc la fille de celle de l'imprégnation.

indique que ces traits résultent des processus sélectifs comparables à ceux qui caractérisent la morphologie et l'anatomie des espèces. Le comportement a donc subi une *évolution* au même titre et par les mêmes mécanismes que les autres caractères des espèces.

Lorenz, à la suite de son prédécesseur Heinroth, a étudié de façon comparative les manifestations motrices caractéristiques de la parade nuptiale (comportement de cour) chez les canards (1941). Il a pu reconstituer les filiations entre espèces (leur arbre phylogénétique) sur la base uniquement de leurs comportements. Ses conclusions ont été validées beaucoup plus tard par des travaux de génétique.

## Tinbergen

Niklaas ("Niko") Tinbergen (1907-1988), contrairement à Lorenz, avait une formation de zoologue. Il a étudié d'abord le comportement des oiseaux de mer: goélands et sternes, puis les guêpes, avant de travailler avec Lorenz sur les oies (1938). Son approche était très fortement expérimentale, et on peut le considérer comme le fondateur de l'éthologie expérimentale (son étude du retour au nid des guêpes chasseuses d'abeilles, *Philantus triangulum*, en est un parfait exemple; ce travail est illustré plus loin).

Comme on le verra plus bas, Tinbergen a joué un rôle unificateur de premier plan dans l'étude du comportement animal... en même temps qu'il a fait le lit d'une nouvelle scission de l'éthologie par la suite.

## L'éthologie aujourd'hui

### ***Des oppositions qui perdurent***

[GOO-11] Dans la suite des deux traditions, mécaniciste et naturaliste, mentionnées plus haut, on observe dans la première moitié du 20<sup>ème</sup> siècle une scission sévère entre deux façons opposées d'étudier le comportement, scission matérialisée par l'Océan Atlantique; de part et d'autre de cet océan, les questions de base sur le comportement n'étaient même pas identiques.

Du côté européen, les éthologistes objectivistes, Lorenz en tête, posent la question des mécanismes du comportement, de sa fonction et de son évolution. Ils étudient les comportements innés dans de nombreuses espèces (notamment afin de saisir les différences et les points communs), et, pour comprendre la fonction normale du comportement, ils essaient souvent d'étudier l'animal dans son habitat naturel ou dans des environnements simulant cet habitat naturel.

Du côté américain, la psychologie comparée, et particulièrement l'école béhavioriste dont [Burrus F. Skinner](#) était le représentant prototypique, met par contre l'accent sur les mécanismes et le développement du comportement. A ce titre, les béhavioristes étudient surtout l'apprentissage. Ils sont à la recherche de lois générales du comportement, valables pour les animaux comme pour les humains, et pensent que le comportement doit être étudié de manière contrôlée dans un laboratoire (ce qui n'est pas du tout absurde; cette approche est complémentaire de l'autre). Très peu d'espèces les intéressent, et d'ailleurs uniquement parce que ce sont des animaux faciles à élever et prompts à apprendre: essentiellement le rat surmulot (dans sa variété de laboratoire), *Rattus norvegicus*, et le pigeon, *Columba livia*. Les instincts propres aux espèces ne les

intéressent pas non plus; en fait, ils choisissent même d'ignorer que les comportements observés sont en réalité influencés par les soubassements instinctifs de leurs sujets d'étude.

Avec la perte de vitesse du béhaviorisme après les années 50, on voit apparaître parmi les naturalistes même une opposition qui, en quelque sorte, prolonge l'opposition qui existait jusque-là. En effet [CAS-26], même si les noms de Lorenz et de Tinbergen sont les plus indissociables de l'éthologie, celle-ci, entre les années 1940 et 1960, n'est pas monolithique. Deux positions s'affrontent (dont, avec le recul, on se rend compte qu'elles ne sont qu'une question d'accent; mais le contexte politique les a radicalisées):

Celle de l'éthologie objectiviste européenne, selon laquelle l'instinct est inné et héréditaire alors que l'apprentissage complète l'instinct (suivant une prédisposition innée à apprendre); ce qui revient à dire que l'ensemble du comportement est inné et héréditaire.

Celle, constructiviste, des naturalistes américains Maier et Schneirla, selon lesquels l'instinct se développe sous les effets combinés et indissociables de la maturation et de l'expérience, la dose d'innéité et celle de l'acquisition variant selon les individus, les types de comportement et les espèces<sup>46</sup>. On reconnaît entre les lignes l'influence de l'histoire de la psychologie américaine, où l'expérience acquise (l'apprentissage) était au centre des intérêts des chercheurs.

Ces oppositions ont perduré jusqu'à ce que Niko Tinbergen imagine une relecture des études sur le comportement, en s'attachant à concevoir une façon "englobante" d'étudier le comportement, qu'il soit animal ou humain.

## **Les quatre questions de Tinbergen**

### **Comment aborder le comportement de manière complète?**

[ALC] Lorsqu'on approche un peu trop près d'un [papillon du genre \*Automeris\*](#), posé sur un tronc, il est probable que soudain il avance brutalement ses ailes antérieures, ce qui va découvrir d'un coup les "yeux" spectaculaires décorant les ailes postérieures.

Confronté à ce comportement, on pourra se poser une multiplicité de questions, dont voici quelques exemples, qui sont arrangés en deux groupes:

(1)

Comment les muscles font-ils bouger les ailes? Qu'est-ce qui les contrôle?

Comment *Automeris* sait-il qu'on approche?

La nourriture d'*Automeris* quand il était une chenille influence-t-elle ce comportement?

Ce comportement est-il hérité de son père ou de sa mère?

(2)

Que gagne *Automeris* en se comportant ainsi, s'il gagne quelque chose?

---

<sup>46</sup> Cette position est développée dans CAS-47. Le rapprochement a eu lieu ensuite, sous l'impulsion de la génération suivante d'éthologistes: Baerends, Hinde, Manning, Marler, Bateson, Immelman...

Ce comportement a-t-il changé durant l'évolution?

Si oui, quel était le précurseur de ce comportement?

Si le comportement a changé, pourquoi?

Le premier groupe de questions concerne les *causes proximales* ou immédiates du comportement ou de son ontogenèse (développement dans l'individu); le second, les *causes ultimes* du comportement (les raisons d'être du comportement et donc de son évolution). C'est Tinbergen qui a vu la nécessité, pour une science du comportement, de traiter les deux groupes de questions, et qui a d'une certaine manière changé l'éthologie.

### **Tinbergen, les quatre questions, et le programme de l'éthologie**

En effet, c'est la publication, par Tinbergen, d'un article<sup>47</sup> ("Les buts et les méthodes de l'éthologie") en 1963 qui a mené à une clarification des buts poursuivis par l'éthologie. Tinbergen a mis l'accent (dans cet article et dans toute sa carrière) sur la nécessité de comprendre le comportement à différents niveaux, qui sont ceux des causes ultimes *et* des causes proximales: phylogenèse, adaptation (fonction pour la survie et la reproduction), mécanismes, et développement.

L'étude du comportement animal est devenue alors un programme unifié, avec en son noyau l'hypothèse centrale que tout comportement doit être abordé en se posant la question de son **histoire évolutive**, de sa **fonction biologique**, de son **mécanisme neural** sous-jacent, et de son **histoire développementale**.

Cette unification a fait que les distinctions traditionnelles mentionnées plus haut se sont effacées. Au travers des quatre questions de Tinbergen, l'éthologie vise donc, de manière complète:

- l'analyse descriptive du comportement et/ou de son ontogenèse;
- l'analyse des causes immédiates (mécanismes) du comportement et/ou de son ontogenèse ;
- l'analyse de la fonction (rôle adaptatif) du comportement, dans le cadre de la théorie synthétique de l'évolution, et, par conséquent, l'analyse des mécanismes influençant la phylogenèse du comportement.

En recherchant et en apportant bon nombre de réponses à ces questions au cours des cinq dernières décennies, l'éthologie a acquis le statut d'une discipline à part entière dans la biologie.

### **Exemple: Les pleurs des bébés**

On trouve un très bon exemple d'une revue de littérature abordant les quatre questions de Tinbergen, curieusement, dans un article sur les pleurs des bébés humains écrit par une psychologue, Debra M. Zeifman<sup>48</sup>. On trouvera sur le site un résumé de cet article, résumé destiné à en faciliter la lecture, mais qui comporte volontairement des lacunes.

---

<sup>47</sup> On trouve dans CAS-28 le passage central de cet article, en français.

<sup>48</sup> Zeifman, D.M. (2001). An ethological analysis of human infant crying: Answering Tinbergen's four questions. *Developmental Psychobiology*, 39, 265-285. L'article peut être téléchargé via la page "Bibliographie" du cours.



## **Quatre questions, mais deux pôles et une scission**

Si elle était à l'origine, comme on vient de le voir, une discipline indépendante, aujourd'hui, en relation avec les développements spectaculaires de la biologie en direction de l'approche moléculaire, et des avancées théoriques sur le front des mécanismes de l'évolution, l'éthologie tend à s'intégrer à des démarches explicatives pluridisciplinaires telles que l'éco-éthologie, la neuroéthologie, la génétique du comportement, les neurosciences, les sciences cognitives, la sociobiologie et la psychologie évolutionniste. On trouve d'ailleurs de plus en plus rarement le terme d'éthologie, remplacé qu'il est par des désignations plus spécifiques aux différents domaines.

Les quatre questions de Tinbergen se répartissent de toute évidence, on l'a vu, entre des questions de type "comment?" (les causes proximales) et des questions de type "pourquoi?" (les causes ultimes ou raisons évolutives)<sup>49</sup> [CAS-29, 251] De ce fait, au cours des trois dernières décennies, le champ de l'éthologie a réduit, très naturellement, les "four why's"<sup>50</sup> de Tinbergen à deux ensembles, celui de la causalité proximale (mécanismes) et celui de la causalité ultime (fonctions, raison d'être). Cette bipolarisation a conduit<sup>51</sup> à une scission relativement claire entre deux ensembles de chercheurs, de concepts et de méthodes relevant de deux champs différents:

Le pôle du "comment": L'étude des **mécanismes** neurosensori-moteurs qui sous-tendent l'expression comportementale (ce qui inclut également les dimensions génétique et ontogénétique): les disciplines associées à ce pôle sont la neuroéthologie qui explique les comportements naturels avec les concepts et les méthodes de la neurobiologie intégrative (liée à la biologie cellulaire); ou l'éthologie cognitive qui y associe aussi l'approche (éventuellement computationnelle) des fonctions cognitives.

Le pôle du "pourquoi": L'étude des **stratégies comportementales** spécifiques des espèces, sélectionnées par les processus phylogénétiques en raison des fonctions qu'elles assurent, dans le cadre des sciences de l'évolution en liaison avec l'écologie et la biologie des populations; les disciplines-filles de ce pôle sont l'éthologie fonctionnelle, l'éco-éthologie et la sociobiologie.

## **L'éthologie en Suisse**

On peut avoir l'impression que l'éthologie (sous l'une ou l'autre des désignations modernes ci-dessus) est un domaine marginal dans les sciences du vivant et peu reconnu en Suisse; il n'est rien. Ainsi, le prix Marcel Benoist (le "Nobel" suisse) a été attribué en 2002 à Rüdiger Wehner (Zürich) pour ses travaux sur l'orientation

---

<sup>49</sup> Dans les cours les plus anciens, j'avais conservé ici les catégories légèrement différentes d'Ariane Etienne: **Comment:** (a) Forme du comportement: De quelle manière une conduite donnée se réalise-t-elle? (description, observation, quantification) (b) Cause du comportement: Quelles sont les causes (internes et externes) du comportement? Quels en sont les mécanismes? **Pourquoi:** Fonction du comportement: Quel est le but ultime, la finalité, du comportement? A travers cette question, on s'intéresse à la phylogenèse du comportement. On les retrouve plus bas.

<sup>50</sup> Cette expression désigne communément les quatre questions de Tinbergen. Elle est d'ailleurs assez fautive, puisque certaines des questions de Tinbergen sont des "how?" et pas des "why".

<sup>51</sup> Comme l'avait prédit Edward O. Wilson en 1975, dans le premier chapitre de sa *Sociobiologie*, pour l'an 2000.

spatiale de la fourmi du désert<sup>52</sup>. Ce type de travaux représente typiquement une approche portant sur le pôle de la causalité proximale (mécanismes).

Cependant, en fréquentant les congrès de la Société Suisse de Zoologie, il est facile de se rendre compte que l'éthologie suisse est très orientée du côté du pôle de la causalité ultime (fonction et évolution du comportement). Parmi les représentants de ce courant, on trouve quelques noms très connus du grand public, comme Laurent Keller, à Lausanne (prix Latsis National, décerné par le FNS en 2000, pour ses études portant sur des fourmis et concernant la manière dont gènes et sélection naturelle interagissent pour aboutir aux comportements altruistes ou égoïstes observés dans les colonies.<sup>53</sup>).

---

<sup>52</sup> (Communiqué de presse de l'Uni. Zurich, 27.9.2002) Le Prix Marcel Benoist 2002 est attribué à Rüdiger Wehner, un spécialiste des fourmis de l'Université de Zurich. Le Conseil de la Fondation Marcel Benoist, réuni sous la présidence de la Conseillère fédérale Ruth Dreifuss, a décerné le Prix Marcel Benoist 2002, d'un montant de 100'000 francs, à Rüdiger Wehner, professeur de zoologie et directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Zurich. Considéré comme le "Nobel suisse", le Prix Marcel Benoist distingue chaque année depuis 1920 des scientifiques établis en Suisse pour l'importance de leurs travaux et l'incidence de ceux-ci sur la vie humaine (pour en savoir plus: [www.marcel-benoist.ch](http://www.marcel-benoist.ch)). Le lauréat 2002 fait partie de l'élite mondiale des biologistes spécialistes du comportement. Il s'intéresse avant tout aux comportements déclenchés par une stimulation visuelle. Il étudie comment la fourmi du désert *Cataglyphis* utilise la lumière ultraviolette polarisée du soleil pour s'orienter dans un environnement totalement dépourvu de repères. Grâce à une formulation très précise de ses hypothèses de travail et à une approche expérimentale particulièrement ingénieuse, il est parvenu avec son équipe à comprendre comment un cerveau minuscule, pesant à peine un dixième de milligramme, peut recevoir et interpréter une information visuelle d'une grande complexité et comment la fourmi utilise cette information après ses expéditions de chasse pour retrouver son nid avant que la chaleur ne l'abatte. Les expériences de biologie du comportement du professeur Wehner s'inscrivent dans la grande tradition d'un Karl von Frisch ou d'un Konrad Lorenz, mais le lauréat les complète par des analyses utilisant les techniques modernes de la biochimie, de la biologie moléculaire, de la biophysique, de la robotique et de l'informatique. Grâce à cette approche multidisciplinaire, ses résultats remettent souvent en question les idées reçues et contribuent à élucider des mécanismes fondamentaux du système nerveux qui ont joué un grand rôle dans l'évolution du cerveau des organismes supérieurs tels que l'être humain. Connu au-delà de nos frontières pour ses talents d'orateur et ses dons de pédagogue, Rüdiger Wehner a publié près de 200 articles scientifiques et 5 livres, et il a donné d'innombrables conférences. Il a déjà reçu de nombreuses autres distinctions.

<sup>53</sup> (Communiqué de presse du FNRS, 17.1.2001) La sélection naturelle est pilotée par les gènes et l'observation du comportement des fourmis le prouve. Pour l'excellence de ses travaux dans le domaine de l'écologie évolutive, le professeur Laurent Keller, directeur de l'Institut d'écologie de l'Université de Lausanne, reçoit le Prix Latsis National 2000. Attribué par le Fonds national suisse sur mandat de la Fondation Latsis internationale, et doté de 100'000 francs, ce prix lui a été remis le 17 janvier 2001 à Berne. A quel niveau se déroule la sélection naturelle? Comment naissent les comportements et pourquoi ceux-ci sont-ils conservés? Le professeur Laurent Keller, 39 ans, s'est largement fait connaître auprès des spécialistes autant que du grand public pour les résultats parfois surprenants qu'il obtient en utilisant les fourmis comme modèle pour mieux comprendre le processus de sélection naturelle. Ses différents travaux ont amené à reconsidérer l'organisation des colonies, trop souvent perçue comme harmonieuse et efficace. Ainsi, Laurent Keller a pu démontrer chez la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*), qu'un gène était à l'origine de la tolérance par les ouvrières d'une seule ou de plusieurs reines dans les colonies. Pour cette espèce, un gène de l'odeur, "bonne" ou "mauvaise", a été découvert, qui explique les comportements meurtriers de fourmis pourvues du gène à bonne odeur à l'égard des reines, porteuses, elles, du gène à mauvaise odeur. Ce comportement "égoïste" permet au gène "bonne odeur" de se propager dans la population au détriment du gène "mauvaise odeur". Le lauréat a également expliqué comment les ouvrières *Formica exsecta* (proche de la fourmi des bois), favorisent les fourmis qui leur sont les plus proches génétiquement (leurs soeurs) et éliminant celles qui leur sont moins proches (leurs frères), cela, au détriment des intérêts de la reine, qui met au monde un nombre égal de mâles et de femelles. Ce

Laurent Keller a reçu il y a quelque temps un financement européen de 3'700'000 francs suisses pour une recherche ambitieuse sur le comportement social des fourmis, dans laquelle chaque fourmi d'une petite colonie est marquée d'un code-barres sur le dessus de son thorax et est suivie individuellement par un système de caméras informatisé. La position de chaque fourmi est mesurée deux fois par seconde, permettant ainsi de reconstituer toutes les interactions entre les différents membres de la colonie. Selon Keller, toutes les organisations sociales ont certaines propriétés communes, et ce qu'on apprend des réseaux sociaux dans une telle colonie de fourmis nous éclaire également sur les réseaux sociaux qui fleurissent dans notre société.

## La méthode des éthologistes

### ***Une science du comportement enracinée dans les sciences du vivant***

Les fondements théoriques d'une science ne doivent pas être en contradiction avec les sciences sur lesquelles elle repose logiquement. Ainsi, les bases de la chimie sont en accord avec les lois de la physique; les bases de la biologie sont en accord avec les lois de la chimie.

Certaines disciplines, comme la psychologie, n'ont pas encore bien établi leur filiation avec les autres sciences du vivant, notamment la biologie. La psychologie, néanmoins, s'efforce d'être une science à part entière<sup>54</sup>, et pour cela elle s'inspire complètement de la méthode des sciences, et applique donc la démarche scientifique.

L'éthologie, elle, depuis Tinbergen, s'est toujours clairement inscrite dans un cadre théorique enraciné dans les sciences du vivant (notamment en ce qui concerne son appui sur les mécanismes de l'évolution), et a toujours appliqué la démarche scientifique.

La méthode des éthologistes est donc très semblable à celle des psychologues scientifiques, mais s'en distingue néanmoins d'une part par le cadre théorique sous-jacent, d'autre part par certaines des méthodes de recueil des données.

### ***La démarche scientifique: rappel bref***

Elle se caractérise<sup>55</sup> par le souci de la preuve et la réfutabilité de l'explication des phénomènes étudiés. Pour cela, elle se fonde sur l'observation et l'analyse des faits, et sur des raisonnements précis et valables pour tous.

Les différentes étapes, très brièvement décrites ici pour mémoire (elles sont supposées connues des étudiants, ou en voie d'acquisition), en sont:

---

faisant, les ouvrières maximalisent la transmission de gènes identiques aux leurs à la génération suivante (...) [[http://www.snf.ch/fr/com/prr/prr\\_arh\\_01jan17.asp](http://www.snf.ch/fr/com/prr/prr_arh_01jan17.asp)]

<sup>54</sup> Du moins à Genève.

<sup>55</sup> Cette section n'a pas été présentée explicitement en cours; elle est supposée connue par ailleurs (e.g. travaux pratiques de méthode expérimentale). Les étapes sont tirées d'un manuel de psychologie (Godefroid, éd. de Boeck), et modifiées/complétées.

## **Identification d'une question**

Sur la base de ce qu'on connaît déjà (par la littérature scientifique, p.ex.), on identifie une question (proximale ou ultime), le plus souvent relative à une théorie.

## **Formulation de l'hypothèse**

A partir des données existantes, on formule une hypothèse théorique, qui est une réponse provisoire à la question. L'hypothèse est donc sous forme déclarative. Elle correspond à ce qu'on anticipe, sur la base de la théorie.

## **Mise au point d'une méthode**

On conçoit et met au point une méthode et une procédure appropriées pour recueillir des données. Cette partie peut se fonder sur la méthode expérimentale stricte, mais pas nécessairement. Au cours de cette mise au point, on définit les variables d'intérêt.

## **Dérivation de la prédiction (ou hypothèse opérationnelle)**

On opérationnalise l'hypothèse théorique en une prédiction, qui concerne les faits que l'on attend dans la situation particulière que l'on a conçue pour recueillir les données. Cette hypothèse opérationnelle indique le type de relation attendue entre les variables liées à la situation.

## **Recueil des données**

On effectue les opérations nécessaires à recueillir les données (c.-à-d. l'expérience, si la méthode est expérimentale; mais cela pourrait être des observations, etc.).

## **Analyse des données**

Des techniques spécifiques (notamment statistiques) permettent d'organiser les données, et en particulier permettent d'évaluer le degré de fiabilité des conclusions que l'on peut tirer des données.

## **Interprétation et conclusion**

Les faits ainsi recueillis sont comparés aux prédictions, et à ce qui a été obtenu dans d'autres recherches, pour évaluer la validité de l'hypothèse théorique posée.

Si une théorie existe déjà, les résultats obtenus permettront éventuellement de la raffiner ou de la réviser, voire même de la rejeter. Ou bien, les résultats conduiront à la formulation de nouvelles hypothèses pour pousser plus loin les investigations.

## ***Les méthodes de recueil des données en éthologie***

Comme on l'a vu ci-dessus, au centre de la démarche scientifique figure toujours une étape de définition d'une méthode de recueil des données auxquelles on confrontera les prédictions tirées de la théorie. Les plus importantes méthodes en éthologie sont mentionnées ci-après.

### **Observation naturelle**

Méthode privilégiée des débuts de l'éthologie classique, et souvent préalable à toute autre méthode, l'observation consiste à se tenir en retrait de façon à passer

inaperçu, et à noter tous les événements qui ont un rapport avec les hypothèses à tester.

En effet, chaque investigation éthologique (du moins en éthologie classique) débute par la description et la documentation des comportements qu'on étudie: elle implique souvent la détermination d'un inventaire comportemental (dit *éthogramme*) de l'espèce<sup>56</sup>.

Par exemple, pour Tinbergen et la guêpe *Philantus*: Tinbergen a, avant toute chose, **observé** le creusage, les sorties et rentrées au nid, le comportement de chasse, etc. et en a fait un recueil systématique, assorti d'indications temporelles (dans quel ordre l'animal faisait les choses, etc.).

Cette méthode présente des défauts évidents lorsqu'on recueille des données dans le but de valider ou invalider une hypothèse (il peut y avoir une influence des attentes de l'observateur, une perturbation des comportements observés, des biais attentionnels dans les observations puisque certains comportements sont plus visibles que d'autres); ces défauts peuvent être partiellement contournés par des raffinements de méthode (observateurs naïfs, protocole précis planifié d'avance sur comment et quand les observations doivent être faites<sup>57</sup>, technologie d'observation non invasive, etc.).

### **Etude des corrélations observées entre variables**

Les données obtenues par observation (ou par d'autres méthodes) peuvent être comparées entre elles ou avec certains paramètres de l'environnement. Les relations entre les variables en jeu seront alors mises en évidence par l'analyse statistique. Cette méthode est employée lorsque l'expérimentation, plus solide dans les conclusions qu'on peut en tirer, est difficile ou impossible (pour des raisons éthiques ou de situation, p.ex.).

On peut ainsi observer une relation nette entre le patron d'activité du lézard du désert de Namibie *Aporosaura anchietae* et la température de surface. Ce lézard, qui est un animal poïkilotherme ("à sang froid"), régule sa température corporelle par son comportement (homéostasie comportementale). En effet, on peut constater que les deux périodes d'activité de l'animal (9h-10h30 et 15h-17h) correspondent très exactement à une "fenêtre" de température (où il ne fait ni trop froid ni trop chaud, qui se retrouve à l'identique le matin et le soir à la surface du désert.

Néanmoins, une méthode basée sur des corrélations pose souvent un problème dans l'interprétation des résultats: quel facteur est la cause, lequel est l'effet? Ou y a-t-il encore un autre facteur en cause, dont sont tributaires ceux qu'on a mesurés?

Une autre approche mettant en évidence les relations entre variables est dérivée de l'éthogramme. Les comportements identifiés ne sont alors pas simplement catalogués et quantifiés, mais les *transitions* entre comportements sont analysées, donnant lieu à un diagramme de flux explicitant les "chemins comportementaux" les plus courants et leurs conséquences.

---

<sup>56</sup> Une idée avancée déjà par Charles Georges Leroy, un naturaliste du 18<sup>e</sup> siècle.

<sup>57</sup> Il y a toute une littérature éthologique consacrée à ce sujet, présentant des méthodes d'observation raffinées et non biaisées, ainsi que des méthodes d'analyse des données. Ces méthodes seraient utiles à toute personne faisant de l'observation "non-invasive", aussi en psychologie. Voir en bibliographie.

Par exemple, le comportement agonistique (c.-à-d. d'affrontement) des mâles de l'araignée *Phrynus marginemaculatus* est caractérisé par une série d'attitudes différentes (palpation avec la patte antenniforme, mouvement rapide des pédipalpes équipées de piquants, etc.) qui se succèdent avec une certaine probabilité. L'analyse des transitions montre que les chemins qui mènent à la victoire (moitié gauche de l'image) ne sont pas les mêmes que ceux qui mènent à la fuite (moitié droite): en clair, l'ordre des comportements du (futur) vainqueur et du (futur) perdant diffèrent l'un de l'autre pendant la rencontre<sup>58</sup>, et ils prédisent qui va gagner et qui va perdre.

### **Méthode expérimentale stricte**

Au cœur de la démarche scientifique, parmi les autres méthodes de recueil des données, la méthode expérimentale occupe une place de choix, car c'est celle qui permet le mieux de déterminer si les relations entre variables postulées dans une théorie tiennent vraiment. Bien que supposée connue, la méthode expérimentale est rappelée brièvement ici:

Pour déterminer et désambigüiser les relations entre variables, il est nécessaire d'intervenir sur celles-ci. On va donc manipuler une ou plusieurs variables afin d'en évaluer l'effet. Ces variables, dont la manipulation ne dépend que de la volonté de l'expérimentateur, sont nommées **variables indépendantes**.

On va observer, mesurer, enregistrer, d'autres variables, qui, elles, dépendent (par hypothèse) des manipulations expérimentales et traduisent le comportement des sujets. Ce sont les **variables dépendantes**.

Toutes les autres variables (liées, p.ex., à l'histoire antérieure du sujet, à des variations sociales ou environnementales...) doivent être soumises à un contrôle rigoureux, afin d'éviter qu'elles varient systématiquement d'un sujet à l'autre ou d'une situation à l'autre et viennent ainsi parasiter les données. Ce sont les **variables contrôlées**.

### **Exemple: apprentissage de repères chez le philante apivore**

Au cours de son travail de thèse sur les guêpes *Philantus*, Niko Tinbergen a effectué de nombreuses expériences visant à montrer comment les guêpes utilisent les repères environnants pour visuellement déterminer la position de l'entrée du nid. Lorsque la femelle sort du nid, si passablement de temps s'est écoulé (par exemple après une période de mauvais temps, comme elle ne sort pas lorsqu'il pleut), ou si le paysage alentour a été modifié, elle prend le temps, par un vol en zigzag, de survoler les alentours du nid. On peut faire l'hypothèse que durant ce vol, elle apprend le lien existant entre les repères visuels disponibles et l'entrée du nid.

Comme le montre un documentaire-fiction reproduisant la démarche effectuée par Tinbergen, celui-ci a réalisé ses expériences en installant des repères artificiels (en l'occurrence des pommes de pin) autour du nid pendant que la guêpe était à l'intérieur, et ensuite, profitant de l'absence de l'animal durant sa chasse, il a

---

<sup>58</sup> Il est intéressant de noter que lors d'une seconde rencontre, les agressions sont moindres, ce qui prouve que ces individus se reconnaissent l'un l'autre. L'article est: Fowler-Finn, K.D., & Hebets, E.A. (2006). An examination of agonistic interactions in the whip spider *Phrynus marginemaculatus* (Arachnida, Amblypygi). *Journal of Arachnology*, 34(1),62-76.

déplacé ces repères à une petite distance du nid. La prédiction (hypothèse opérationnelle) résultant de l'hypothèse ci-dessus et de la situation expérimentale est que la guêpe, revenant de la chasse, va chercher son nid à l'endroit défini par les repères (et donc, comme ils ont été déplacés, au faux endroit). C'est exactement ce que montre le film.

### La méthode comparée

Comparer des espèces entre elles apporte énormément d'informations, on l'a vu par exemple en abordant la reconstitution, par Heinroth puis Lorenz, de l'arbre évolutif des Anatidés par la comparaison des parades nuptiales des différentes espèces actuelles de canards.

Puisque l'éthologie aborde le comportement sous ses aspects fonctionnels et donc évolutifs, elle applique souvent la **méthode comparée**. Des espèces apparentées, ou des populations différentes d'une même espèce, sont observées de manière comparée, pour essayer soit de reconstituer l'évolution du comportement, soit de cerner sa fonction, soit d'identifier les universaux propres à l'espèce.

"Every time a biologist seeks to know why an organism looks and acts as it does, he must resort to the comparative method." (Lorenz, 1958)

### La méthode comparée pour reconstituer l'évolution

Comment les ailes ont-elles pu évoluer chez les insectes? Les ailes ont logiquement dû être d'abord des bourgeons d'ailes... Et on a de la peine à imaginer que des ailes peu développées, intermédiaires, aient pu apporter un avantage aux individus qui les portaient. C'est d'ailleurs un des arguments des créationnistes ou des tenants de *l'Intelligent Design*: selon eux, certaines structures, comme les ailes, ne peuvent réaliser leur fonction que quand elles sont entièrement développées, donc il ne peut pas y avoir eu de forme intermédiaire due à l'évolution par sélection naturelle (et donc il fallait un *designer* - Dieu - pour les faire apparaître toutes faites, entières et dans leur complexité actuelle).

Or, cette idée ne résulte que d'un manque d'imagination et/ou de connaissances: En effet, l'évolution du vol chez les insectes peut être reconstituée par l'observation des différentes formes de "semi-vol" qu'on observe de nos jours chez les plécoptères (aussi appelés "mouches de pierre"); dans cet ordre d'insectes<sup>59</sup>, où les différentes espèces ont des ailes plus ou moins développées, certaines espèces ne volent pas, mais glissent sur l'eau à la manière des gerris.

Justement, certaines de ces espèces, qui n'ont pas des ailes entières mais des sortes de bourgeons d'ailes, se contentent d'utiliser ces rudiments d'ailes en guise de voiles pour glisser plus vite sur l'eau; d'autres utilisent des ailes plus élaborées pour se soulever partiellement de l'eau et ainsi diminuer le frottement, et donc aller encore plus vite. Ces rudiments d'ailes sont probablement issus de structures

---

<sup>59</sup> Les perles ou mouches de pierre sont des insectes primitifs, de l'ordre des Plécoptères ("à ailes pliées"): 120 espèces en Europe, 5-40 mm. Les ailes articulées se replient très serrées sur l'abdomen, qui est muni de cerques. Les perles vivent au bord de l'eau et colonisent les rivières en haute et moyenne montagne. Ces beaux insectes sont de bons indicateurs de la qualité de l'eau. Les larves restent le plus souvent sous les pierres, elles ont de belles couleurs (métamorphose incomplète: pas de stade nymphal, pas de subimago).

originellement impliquées dans la respiration: des branchies, ou plus exactement des membres polyramés qui avaient fonction de branchies<sup>60</sup>.

Ainsi, même des ailes "non volantes" ont pu apporter des avantages adaptatifs aux individus qui les portaient, et donc, ces bourgeons d'ailes apparus par variation spontanée (légère modification des membres polyramés) ont été conservés et progressivement modifiés encore par l'action de la variation et de la sélection naturelle. Ces bourgeons d'aile, impropres au vol, servaient à autre chose: originellement à respirer, ensuite à se déplacer à la voile, finalement à voler. A chaque étape, néanmoins, ils apportaient des avantages à leurs possesseurs<sup>61</sup>.

L'intérêt d'une approche comparée est qu'on n'en est pas réduit à se fonder sur sa seule imagination (souvent bien faible) pour reconstituer l'évolution des structures ou des comportements: les espèces actuelles nous éclairent sur le passé.

05.10.2016

## Comparer pour identifier les universaux propres à l'espèce humaine

En éthologie humaine aussi, la méthode comparée est utile. En effet, on peut supposer que si un comportement se retrouve dans toutes les cultures, même les plus isolées, c'est qu'il appartient au répertoire biologique. Par exemple, Irenaüs Eibl-Eibesfeldt, éthologiste connu pour son étude du comportement humain, a cherché à documenter, dans une approche interculturelle, les pièces de base qui forment ce comportement. Il a ainsi montré l'existence dans toutes les cultures, par exemple, du signal de la bouche-ouverte chez l'enfant<sup>62</sup>, qui sert à désamorcer

---

<sup>60</sup> Des membres polyramés i.e. avec des branchements. Il existe des arguments génétiques (impliquant des gènes homéotiques, les *Hox*) qui confirment cette évolution depuis des structures respiratoires à l'origine vers ce qui deviendra les ailes; ces arguments sont décrits dans l'ouvrage de Jean Chaline, *Les horloges du vivant*, Hachette, 1999, pp. 153-154. Notamment, il y a une forte relation génétique entre ailes et membres (pattes et autres), les gènes *Hox* ayant servi d'aiguillage pour pousser le développement du membre dans une direction ou une autre.

<sup>61</sup> De la même manière, l'argument de complexité des yeux ("comment une structure si complexe servant à voir a-t-elle pu apparaître par évolution?"), souvent mentionné par les créationnistes, ne tient pas: ce n'est qu'un argument par ignorance. Les mollusques marins à eux seuls en sont la réfutation: ils présentent une gradation complète de la complexité des yeux, commençant par de simples creux sensoriels chez certains espèces, passant par l'œil caméculaire sans cristallin et rempli d'eau de mer des nautilus, et culminant avec les yeux des céphalopodes (poules), étonnamment semblables aux nôtres bien qu'ayant évolué indépendamment (ils diffèrent cependant sur des points cruciaux, ce qui montre cette indépendance: par exemple, le mécanisme de mise au point est entièrement différent).

<sup>62</sup> Take, for example, the relaxed open-mouth face, which is a "play-face" signaling a friendly biting intention. It is seen regularly in small children inviting another child to play or when wrestling together. The mouth is opened so the front of the teeth are displayed. A voiceless rhythmic "h-" "h-h" is often uttered. Pre-speaking infants often make this expression when they playfully strike an adult with a small stick or when they want to wrestle. The above behavior pattern is seen in children throughout various cultures and in similar contexts. The formal and contextual similarities suggest that this pattern is homologous and cross-cultural. There is nothing to indicate that the motion might have developed analogously and independently in this form, and nothing speaks in favor of a functional necessity for this particular form of the behavior. This expressive movement is based upon a phylogenetically developed social convention between sender and recipient. The fact that the behavior occurs in various cultures in a conservatively similar form strongly indicates a phyletic homology. We can glean other indications of this from human/nonhuman primate comparisons. In old world monkeys a very similar "play-face" appears in the same context. It is called the relaxed open-mouth face, which, according to J.A. van Hooff (1971), is derived from an intention movement of playful biting and is a phyletic precursor of laughing (...) The play-face is so



les interactions d'aspect agressif qui la suivent: un signal qu'il ne s'agit pas d'une vraie agression, mais juste d'un jeu (en fait donc, un méta-signal qui va modifier le sens des signaux qu'il accompagne).

Il est à noter que, dans un contexte de comparaison entre espèces et de reconstitution de la phylogenèse, on trouve le même signal chez le chimpanzé (et chacune des deux espèces l'interprète parfaitement chez l'autre). Ce signal devait donc être déjà présent chez l'ancêtre commun des humains et des chimpanzés (il y a 6 ou 7 millions d'années) et il est certainement à l'origine du rire, accompagné qu'il est par une expiration rythmique.

Le sourire assorti d'un haussement de sourcils (qui apparaît notamment lorsqu'un rencontre subitement une personne connue) est également un patron moteur propre à l'espèce humaine et se retrouve dans toutes les cultures.

## Les fossiles nous parlent du comportement

Bien que le comportement ne se fossilise pas littéralement, le recueil des données en éthologie peut parfois reposer sur certaines indications ramenées à la lumière par les paléontologues, qui traduisent directement ou indirectement des comportements.

### Comportement social

Les bactéries forment des colonies qui, en sécrétant des polysaccharides et des protéines, s'entourent d'une matrice de protection qui mène à la formation d'un biofilm. L'exemple courant d'un tel biofilm est la plaque dentaire, cette substance gluante qui se forme sur les dents et qu'on enlève par brossage; si on la laisse, les sels minéraux présents dans la bouche (sels de calcium notamment) vont être pris dans cette matrice, s'accumuler, et former le tartre, qui, lui, ne peut être enlevé que par un hygiéniste dentaire. Le biofilm traduit un comportement social, car les bactéries communiquent chimiquement entre elles et règlent leur comportement en fonction des autres.

On trouve dans le monde entier d'étranges concrétions très anciennes qui nous parlent de ce même comportement social simple: Les agrégations de cyanobactéries en colonies, formant un biofilm (ce qui implique ici aussi un comportement collectif et une communication entre les individus), ont donné lieu dans certains cas à une trace fossile; non pas des bactéries elles-mêmes, mais de la structure cristalline en pelure d'oignon qui s'est constituée sur les colonies par accumulation des sels minéraux de l'eau de mer, pris dans la matrice de polysaccharides et de protéines sécrétées par les cyanobactéries. On trouve de telles sphères fossiles, nommées *stromatolithes*, sur tous les continents. L'exemple montré en cours, trouvé au Maroc, est vieux de 950 millions d'années (et il y en a de bien plus anciens<sup>63</sup>).

---

similar in chimpanzees and humans that each species recognizes its meaning when it is executed by the other.

<sup>63</sup> Les plus anciens connus sont australiens et datent d'il y a 3.5 milliards d'années (l'âge de certains stromatolithes a été établi par datation radiométrique directe basée sur la désintégration des isotopes de plomb, voir p.ex. Moorbath S., et al. (1987). First direct radiometric dating of Archaean stromatolitic limestone. *Nature*, 326, 865-867. L'extension des stromatolithes a connu un pic autour de 1-1.3 milliard d'années, au Précambrien, pour décroître ensuite, face sans doute à la

Autre exemple d'un comportement social qui a laissé des traces anciennes, les fossiles d'un groupe d'arthropodes crustacéanomorphes primitifs du Cambrien (-525 millions d'années) ont été retrouvés<sup>64</sup> alignés à la queue leu leu, d'une manière qui évoque les chenilles processionnaires que l'on peut parfois voir chez nous; ces arthropodes primitifs étaient fortement accrochés les uns aux autres (la tête de l'un verrouillée à la queue de l'autre). Ce type d'accrochage n'a d'ailleurs pas d'équivalent actuel.

Dans la même veine, les traces extraordinaires trouvées dans divers sites du Jura suisse et français indiquent sans aucun doute que les dinosaures sauropodes cheminaient en bande organisée. Par exemple le site des fouilles de Courtedoux (découvert lors des travaux de construction de l'autoroute A16), dans le Jura Suisse, montre des pistes parallèles de sauropodes (certaines empreintes, ressemblant à celles des éléphants actuels, mesurent jusqu'à 1 m de diamètre<sup>65</sup>) et, allant dans le même sens, des pistes plus rares de théropodes carnivores (qui ressemblent à des traces d'oiseaux). L'ensemble (il y a en tout 5100 empreintes formant 390 pistes, laissées il y a 152 millions d'années sur ce qui était à l'époque une plage de sable) permet de reconstituer avec une certaine précision ce paysage préhistorique et ses occupants.

## Comportement de soins parentaux

Apparentée aux crabes et crevettes, l'arthropode *Waptia fieldensis* vivait au Cambrien moyen, il y a 508 millions d'années. Ainsi que l'ont montré des fossiles dont l'analyse a été publiée cette année<sup>66</sup>, *Waptia* portait et protégeait ses œufs entre sa carapace et son corps: il s'agit donc d'un comportement de soins parentaux.

Autre exemple plus proche de nous et impliquant un comportement de soins plus complexe, on a trouvé il y a cinq ans<sup>67</sup> en Mongolie un nid fossilisé, contenant les squelettes de quinze dinosaures juvéniles de l'espèce *Protoceratops andrewsi*. S'agissant de juvéniles (âgés de moins d'une année), mais pas de bébés récemment éclos, il s'en suit une conclusion évidente concernant le comportement de cette espèce vivant au Crétacé, il y a 70 millions d'années: les parents (ou au moins *un* parent) assuraient des soins au petits, sans doute en les protégeant et en les nourrissant (encore qu'on ne sache pas comment ils faisaient pour nourrir tout ce monde).

## Locomotion

Concernant les ancêtres (ou cousins du passé) de notre propre espèce, les traces relevées à Laetoli<sup>68</sup> par l'équipe de Mary Leakey indiquent sans doute possible que

---

concurrence d'autres organismes. Les colonies de bactéries formant des stromatolithes existent encore mais sont rares aujourd'hui. Voir pour plus de détails l'article de Wikipedia.

<sup>64</sup> Hou, X.-G., et al. (2008). Collective behavior in an early Cambrian arthropod. *Science*, 322, 224.

<sup>65</sup> Sur le site voisin de Plagne, en France, on a trouvé des empreintes de 2 m de diamètre!

<sup>66</sup> Caron, J.-B., & Vannier, J. (2016). *Waptia* and the diversification of brood care in early arthropods. *Current Biology*, 26, 69-74. Ces fossiles ont été retrouvés dans le fameux Burgess Shale au Canada.

<sup>67</sup> Fastovsky, D.E., et al. (2011). A nest of *Protoceratops andrewsi* (Dinosauria, Ornithischia). *Journal of Paleontology*, 85 (6), 1035-1041.

<sup>68</sup> "Thank goodness for the irrepressible urge of humans (and other animals) to joke and play around in nearly any situation. Sometimes, it pays big dividends. It certainly did in 1976, when

les Australopithèques (en l'occurrence l'espèce *Australopithecus afarensis*, connue par le squelette surnommé "Lucy") pratiquaient la marche bipède il y a 3.6 millions d'années, et se déplaçaient ensemble (il s'agit de la trace de deux, ou peut-être trois, individus). Une analyse fine<sup>69</sup> de la forme des empreintes permet même de déterminer que les Australopithèques marchaient pratiquement de la même manière que nous, et pas les jambes fléchies comme les singes anthropoïdes (chimpanzés, etc.) quand ceux-ci se déplacent debout.

### Comportement socio-sexuel

Certaines facettes assez subtiles du comportement se fossilisent parfois avec les squelettes, même si ça ne saute pas aux yeux. Qui, a priori, se douterait qu'à partir de la simple taille des individus, on puisse faire des hypothèses sur la structure socio-sexuelle de l'espèce?

Les australopithèques sont probablement très dimorphiques en taille (les mâles étant nettement plus grands que les femelles), bien que la question ne soit pas encore tranchée (comment être sûr que les squelettes, déformés, écrasés, incomplets, sont de mâles et de femelles, et pas d'individus d'âges différents?). Cette question revêt une certaine importance pour la compréhension de ces espèces car, comme on le verra plus loin, une différence marquée de taille entre mâle et femelle indique le plus souvent dans les espèces de primates actuels une structure socio-sexuelle polygyne, c.-à-d. de type harem (un mâle, plusieurs femelles, et les petits de ces femelles). Si le dimorphisme des australopithèques est confirmé, on pourra donc faire l'hypothèse, avec une forte probabilité qu'elle

---

paleoanthropologist Andrew Hill and a colleague were tossing elephant dung at each other in Laetoli, a hominid archeological site in Tanzania. As Hill dived out of the way, he stumbled on what turned out to be one of the wonders of prehistoric finds: a trail of hominid footprints about 3.6 million years old. The majority of the Laetoli footprint site was excavated in 1978. Until then, the oldest known footprints of human ancestors were tens of thousands of years old. But this trail, some 80 feet long and preserved in cementlike volcanic ash, had been made by some of the first upright-walking hominids. An almost unimaginable sequence of events preserved what paleontologist Ian Tattersall calls a fossil of human behavior -- prehistoric walking. Initially, a nearby volcano called Sadiman erupted a cloud of fine ash, like beach sand, that left a layer on the landscape. Then a light rain fell onto the ash to create something like wet cement -- an ideal material for trapping footprints. Birds and mammals left a great number of prints, but, spectacularly, so did a pair of hominids, one large and one small, trekking across the ash. (Some analysts conclude that it is possible to detect the trail of a third, smaller individual whose tracks overlap the footprints left by one of the others.) A subsequent eruption from Sadiman dropped more ash, sealing the footprints like a laminated driver's license. Finally, erosion over millions of years unveiled the prints for Hill and other researchers in Mary Leakey's group to discover. The prints, say experts on hominid body structure, are strikingly different from those of a chimpanzee, and in fact are hardly distinguishable from those of modern humans. The only known hominid fossils of that age in that location are those of Lucy and her kind, the small-brained but upright-walking hominids classified as *Australopithecus afarensis*. Some analysts have noted that the smaller of the two clearest trails bears telltale signs that suggest whoever left the prints was burdened on one side -- perhaps a female carrying an infant on her hip. While the detailed interpretation of the prints remains a matter of debate, they remain an extraordinary and fascinating fossil find, preserving a moment in prehistoric time. According to Ian Tattersall: "Usually behavior has to be inferred indirectly from the evidence of bones and teeth, and there is almost always argument over inferences of this kind. But at Laetoli, through these footprints, behavior itself is fossilized." [[http://www.pbs.org/wgbh/evolution/library/07/1/\\_L\\_071\\_03.html](http://www.pbs.org/wgbh/evolution/library/07/1/_L_071_03.html)]

<sup>69</sup> Raichlen, D.A., Gordon, A.D., Harcourt-Smith, W.E.H., Foster A.D., & Haas, W.R., Jr. (2010). Laetoli footprints preserve earliest direct evidence of human-like bipedal biomechanics. *PLoS ONE*, 5(3): e9769.

soit correcte, que les australopithèques vivaient en groupes uni-mâle, multi-femelles.

Des informations sont ainsi à trouver dans la morphologie des fossiles, dont on ne pourrait pas supposer qu'elles s'y trouvent si on n'avait pas connaissance des caractéristiques morphologiques et comportementales d'autres espèces, actuelles celles-là, et de la raison d'être de ces caractéristiques. Il y a donc, effectivement, un avantage certain à comparer les espèces entre elles pour comprendre les tenants et aboutissants du comportement et de son histoire évolutive.

### **Histoire très abrégée de l'espèce humaine**

Sans entrer dans les multiples détails de l'histoire des humains et de leurs ancêtres dans les huit derniers millions d'années, correspondant grossièrement avec la divergence entre la lignée qui mènera aux bonobos et chimpanzés actuels et celle qui mènera aux humains, nous allons tout de même indiquer ici rapidement quelques repères.

D'abord, cette évolution est **buissonnante**: on trouve de plus en plus de fossiles d'individus qui diffèrent les uns des autres, suggérant des espèces différentes, souvent contemporaines les unes des autres d'ailleurs. L'évolution du primate ancestral vers l'humain actuel n'est donc pas du tout équivalente à une ligne droite. Les filiations supposées sont d'ailleurs de plus en plus difficiles à établir avec certitude, car plus on a d'espèces différentes, plus il y a d'arbres évolutifs différents qu'on peut construire. Par étude des caractères anatomiques précis des fossiles trouvés, on peut exclure certains arbres, ce qui restreint le nombre de possibles, mais il reste à ce jour encore passablement d'inconnues: pas sur le fait qu'il y a eu sur notre planète des hominidés très différents de nous qui étaient nos ancêtres, et, avant cela, des primates qui sont les ancêtres à la fois des êtres humains actuels et des chimpanzés actuels - cela nous le savons avec une totale certitude -, mais sur la filiation exacte qui a conduit de ces espèces ancestrales à la nôtre.

Pour simplifier, on se souviendra que, grossièrement, on peut progressivement distinguer, à partir de -5 millions d'années environ, **deux grandes lignes évolutives**, même si elles se croisent souvent en réalité. Ces deux lignes sont celle des australopithèques dont on vient de parler, et celles des humains vrais.

La première, celle des australopithèques, concerne des espèces qui, bien que clairement adaptées à la marche bipède, garderont une morphologie adaptée à une vie partiellement dans les arbres (où probablement les individus trouvent refuge durant la nuit). Cette ligne commence par des formes graciles, les australopithèques vrais, et se termine par des formes plus robustes, les paranthropes, adaptés à mâcher de la nourriture très résistante. Les australopithèques vont perdurer de -5 millions d'années à -1 million d'années, moment où la ligne s'éteint.

L'autre ligne évolutive est celle qui mènera à nous. Contrairement à celle des australopithèques/paranthropes, elle se spécialisera non morphologiquement, mais cognitivement, acquérant progressivement en route les outils mentaux qui lui permettront de développer les techniques (outils, cuisson, chasse, construction d'abris et échanges sociaux complexes) donnant accès à de la nourriture plus riche

et plus sûre. Cette lignée se démarque réellement<sup>70</sup> vers -2 millions d'années, avec *Homo ergaster/Homo erectus*, morphologiquement déjà très semblable à nous (longiligne, grand) mais avec un plus petit cerveau. Par diverses étapes et branchements, elle aboutira à notre espèce et aux espèces presque contemporaines de nous qu'étaient *Homo neanderthalensis* (le premier Européen bien établi, dans le climat froid des périodes glaciaires) et *Homo floresiensis* (le "hobbit" indonésien probablement directement issu de *Homo erectus*), tous deux disparus il y a seulement quelque 30'000 ans. *Homo sapiens*, apparu probablement comme la plupart des autres en Afrique d'abord, ne date que d'il y a environ 150'000 ans - un passé très récent par comparaison.

Notre espèce est donc issue d'autres espèces dont elle a hérité des caractères, par-dessus lesquels sont venus se greffer les changements, ou adaptations, qui nous sont propres, adaptations dues aux conditions de vie au Pléistocène et ensuite.

## Des influences génétiques sur le comportement

### *Inné vs. acquis, une question absurde?*

Le sujet d'étude des éthologues objectivistes était le comportement instinctif, ses étapes préparatoires, et ce qui en contrôle le déroulement. Qui dit instinct dit inné; l'accent massif mis sur le rôle des informations génétiques dans l'étude éthologique "lorenzienne" du comportement a soulevé nombre de réactions. Lorenz et les éthologues objectivistes furent fortement critiqués: comment diable un comportement pouvait-il être entièrement déterminé par les gènes (c'est-à-dire entièrement codé dans les gènes et non influencé par quelque facteur de l'environnement que ce soit)? Tout comportement (et plus généralement tout caractère) se développe sous l'effet des gènes mais en interaction permanente avec l'environnement, depuis le stade embryonnaire; il est donc absurde de parler de comportement entièrement inné.

On verra plus loin comment Lorenz a reformulé le problème pour répondre à cette critique. Retenons d'abord que l'étude des facteurs innés ou acquis, si on s'y attaque de la bonne manière, et contrairement à ce qu'on dit souvent, nous apporte des informations fondamentales sur lesquelles on ne peut pas faire l'impasse dans une approche biologique, donc évolutionnaire, du comportement: en effet, ce sont les informations génétiques qui sont héréditaires, et qui, par là même, donnent prise à l'évolution.

En effet, il est faux de penser qu'on ne peut pas dissocier les effets de la génétique et de l'environnement. On ne le peut effectivement *pas* au niveau d'un individu donné, mais on peut très bien le faire au niveau de la population (on s'intéresse alors à quelle part de la variance observable entre individus est due à des différences génétiques).

Comme le disent Plomin et al. [PLO] : "*On lit encore aujourd'hui dans les chapitres introductifs des manuels de psychologie que les effets de la génétique et de l'environnement sur le comportement ne peuvent être dissociés parce que le*

---

<sup>70</sup> Aux dernières nouvelles que je connaisse (mars 2015), le plus ancien fossile (une mandibule) aux caractéristiques du genre *Homo* daterait de 2.8 millions d'années. Cf: Villmoare, B., et al. (2015). Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Scienceexpress*. DOI: 10.1126/science.aaa1343

*comportement est à la fois le produit des gènes et de l'environnement. On donne parfois comme exemple la surface d'un rectangle. Se poser des questions sur la contribution séparée de la longueur et de la largeur à la surface est un non-sens puisque la surface est le produit de la longueur et de la largeur. La surface n'existerait pas sans à la fois la longueur et la largeur. Toutefois, si nous nous posions la même question, cette fois-ci non plus pour un rectangle unique, mais pour une population de rectangles, nous constaterions que les variations de surface peuvent être dues entièrement à la longueur, entièrement à la largeur, ou encore aux deux. Il est évident qu'il ne peut pas y avoir de comportement sans à la fois un organisme et un environnement. [Cependant ] il est utile dans un but scientifique de connaître les origines des différences entre les individus."*

Ainsi, une étude<sup>71</sup> portant sur 3511 personnes s'est intéressée au lien entre variantes génétiques et intelligence. Les variantes ont été déterminées en identifiant des polymorphismes génétiques; l'intelligence, par l'application de tests classiques d'intelligence. Les auteurs ont trouvé chez leurs sujets que 40% de la variance en intelligence cristallisée, et 51% de la variance en intelligence fluide, s'expliquaient par des différences génétiques. Ceci indique quelle est la valeur minimum qu'on peut estimer pour l'héritabilité de l'intelligence (qui est, par définition, la part de variance due à des différences génétiques): elle est d'au moins 40%, respectivement 51%. C'est beaucoup, et donc une partie des différences d'intelligence entre individus ne peut pas être effacée, quoi qu'on fasse; mais cela veut aussi dire qu'il est possible d'agir sur les facteurs environnementaux, tels que les conditions de développement, le milieu familial, le milieu d'apprentissage, etc., qui expliquent plus de la moitié de la variance.

Il est important de reconnaître l'existence de facteurs génétiques pour comprendre les phénomènes auxquels on a affaire, et mieux cibler les éventuelles solutions à développer; rien n'est plus bête que de vouloir nier ces influences biologiques pour des raisons idéologiques, dans l'idée par exemple que "c'est la société qui fait l'Homme", et elle seule.

### ***Des comportements complexes avec des bases innées***

Pour comprendre l'éthologie, et plus loin l'éco-éthologie, il faut donc d'abord comprendre (et accepter!) qu'il peut y avoir des bases innées à des comportements complexes (et, plus généralement, des influences génétiques sur le comportement). Notons immédiatement que "des influences génétiques" *ne veut pas dire* que le comportement est *déterminé* génétiquement. Ce glissement conceptuel est hélas encore très courant, notamment dans les sciences sociales, comme si "influence d'origine biologique", chez les humains, impliquait "déterminisme biologique" ; en règle générale, l'influence biologique, comme on l'a vu, n'explique qu'une partie de la variance, et les interactions génome / environnement lors du développement rendent celui-ci passablement malléable. On reviendra plus tard à ces questions.

Pour mieux aborder cette question des influences génétiques sur le comportement, nous prolongerons ici notre incursion dans l'éthologie de Lorenz. En effet, les causes proximales du comportement instinctif (les mécanismes qui sous-tendent les comportements innés) ont été le sujet privilégié de l'éthologie objectiviste

---

<sup>71</sup> Davies, G., et al. (2011). Genome-wide association studies establish that human intelligence is highly heritable and polygenic. *Molecular Psychiatry*, 16, 996-1005.

("classique"). Le fait que Lorenz faisait ses observations dans la basse-cour de la ferme de ses parents (donc, sur des oiseaux) y est sans doute pour quelque chose: les oiseaux, bien plus que les mammifères, présentent des comportements très rigides (et très spectaculaires) dans certains cas<sup>72</sup>. Cela n'aura pas manqué d'intriguer les premiers éthologues.

Comment conceptualiser le contrôle du comportement? On peut s'intéresser aux aspects moteurs de ce contrôle, aux aspects perceptifs, et, finalement, aux mécanismes organisateurs.

## ***Du côté moteur, les FAP***

### **Le roulement de l'œuf**

Il peut arriver, pendant la couvaison chez les oiseaux, que les œufs roulent hors du nid, car les parents les retournent régulièrement pour éviter que les membranes embryonnaires ne collent à la paroi<sup>73</sup>. Si, à l'oie cendrée<sup>74</sup> en train de couvrir, on offre comme stimulus un œuf hors du nid, on va pouvoir observer un comportement de récupération de l'œuf.

L'oie (1) tend le cou jusqu'au-dessus de l'œuf, (2) positionne le bec en avant de l'œuf, puis (3) le roule en un mouvement centripète dans l'axe sagittal, de forme fixe.

C'est cette 3<sup>ème</sup> étape qui nous intéresse: lors de cette étape, pour contrôler le mouvement de l'œuf, il y a d'une part un mouvement global vers soi, et des petits ajustements latéraux pour conduire l'œuf. Si l'œuf (en train d'être ramené) tombe subitement dans une trappe ou bien est subtilisé, les ajustements latéraux disparaissent mais, curieusement, le mouvement global sagittal continue jusqu'à son terme. Il n'y a pas de contrôle extéroceptif ni proprioceptif sur le mouvement global: c'est un pur programme moteur.

Tinbergen et Lorenz en ont conclu que lorsque l'oie perçoit les stimuli visuels appropriés (on en reparlera *infra*), quelque système dans son cerveau active automatiquement le programme moteur de récupération de l'œuf. Une fois la 3<sup>ème</sup> étape démarrée, elle se déroule jusqu'à sa fin.

L'acte instinctif de ramener l'œuf dans le nid a donc une composante fixe (mouvement sagittal) et une composante dite *taxique* (d'ajustement, donc non fixe).

---

<sup>72</sup> Si le développement du cerveau est globalement semblable chez tous les vertébrés, on a tout de même l'impression que depuis la divergence, il y a 300 millions d'années, de la branche qui, d'un côté, a abouti aux mammifères via les reptiles mammaliens (synapsidés, puis cynodontes), et, de l'autre côté, celle qui a conduit aux oiseaux (via les reptiles diapsidés et les dinosaures, dont descendent directement les oiseaux), depuis cette divergence donc, les oiseaux semblent avoir développé une intelligence plus spécialisée, moins souple, que les mammifères, avec davantage de comportements stéréotypés.

<sup>73</sup> Les œufs de poule élevés en incubateur doivent être retournés tous les jours du 3<sup>ème</sup> au 19<sup>ème</sup> jour.

<sup>74</sup> *Anser anser* (greytag goose). Absente de Suisse, si ce n'est de passage.



La constance et la stéréotypie de la forme de ces mouvements ont poussé Lorenz (en 1932) à dénommer cet acte moteur *fixed action pattern*<sup>75</sup>.

### Autres exemples chez l'animal

Chez le mâle du canard colvert<sup>76</sup>, *Anas platyrhynchos*, le comportement de cour (ou *parade nuptiale*) donne lieu à des mouvements stéréotypés très visibles: (a) redressement hors de l'eau, sifflement, retombée, grognement (b) l'animal se dresse en se raccourcissant (0.1 s) (c) le mâle regarde la femelle, nage autour d'elle. (d) il lui présente l'arrière-tête en dressant les plumes (e) se baisse et se redresse dans l'eau en émettant des vocalisations bisyllabiques. La fixité de ces mouvements, leur similitude d'une fois à l'autre et d'un individu à l'autre, en font le prototype même des FAP.

Comme on l'a déjà dit, Oskar Heinroth, le directeur-adjoint du zoo de Berlin, avait justement découvert les FAP chez les Anatidés (canards) en 1910. Il pensait que les homologies (similitudes entre espèces, d'origine phylogénétique) dans le comportement étaient aussi importantes que celles de la morphologie pour établir les arbres phylogénétiques (évolutifs) des espèces. Quelques exemples de ce qu'il avait vu chez les Anatidés: La prise de nourriture par renversement sous l'eau, les signaux de communication dans le groupe social, et les signaux de communication dans le couple.

Les FAP sont aussi nombreux et facilement repérables chez les insectes. Le système nerveux des insectes, extraordinairement efficace au regard de son nombre limité de cellules (le cerveau d'une abeille a moins d'un million de neurones), donne naissance cependant à des comportements relativement rigides et donc très bien mesurables.

Ainsi, le chant produit par les mâles de différentes espèces de grillons<sup>77</sup> lorsqu'ils frottent leurs élytres entre elles est aussi un FAP (en l'occurrence, un FAP rythmique, répété de manière cyclique). Le chant, d'ailleurs, diffère selon les espèces de grillons, ainsi que le montrent les sonogrammes. Le chant est composé d'une série d'éléments fixes qui forment une "phrase", facilement identifiable sur un sonogramme, qui se répète. Le chant joue un rôle dans le comportement de cour: il sert à attirer les femelles. De leur côté, les femelles d'une espèce sont davantage attirées par le chant du mâle de leur propre espèce que par les mâles d'autres espèces.

---

<sup>75</sup> En fait, Lorenz et les autres éthologues nommaient FAP uniquement la partie fixe, inarrêtable du mouvement. La partie taxique était considérée comme "hors-FAP". Cette interprétation a ses mérites, mais il me semble inutile de la développer ici.

<sup>76</sup> Les canards colverts forment en automne des couples stables jusqu'au printemps (où la femelle est fécondée). En hiver, il y a des copulations non-fonctionnelles. De nombreux FAP ont une fonction de communication dans le couple ou dans le groupe social.

<sup>77</sup> C'est le mâle seul qui chante, en frottant les ailes l'une sur l'autre (il y a des structures spécialisées générant la vibration. La fermeture des ailes produit 125 cycles à 5000 Hz, soit 25 ms). Il faut évidemment que ce soit une femelle de la bonne espèce qui répond. Les paramètres importants pour l'identification sont la forme temporelle du son (intervalles inter-trille, intra-trille, longueur de la phrase). Le contrôle réside dans les deux premiers ganglions thoraciques (ceux-là même qui contrôlent le vol). Le cerveau ne commande que le début et la fin du chant.



## La piqûre d'abeille: un FAP autonome et détachable

L'aiguillon des abeilles est constitué de deux demi-cylindres portant des barbes, et qui coulissent l'un par rapport à l'autre. Lorsque l'abeille a piqué et s'envole, le dard, à cause des barbes, est arraché de l'abeille et reste dans la victime; l'abeille perd une partie de son système nerveux et de son système digestif, ce qui la condamne à mourir.

En fait, l'aiguillon se détache littéralement avec le FAP qui active le mouvement d'enfoncement et l'injection du venin! Les muscles protracteur et rétracteur travaillent en alternance et font pénétrer le dard, composé de deux demi-tubes munis de barbes; le muscle furcula se contracte, injectant le venin. Le dernier ganglion abdominal, qui s'arrache aussi de l'abeille, contient les deux programmes moteurs et reste actif, ce qui fait que le dard continue, tout seul, à s'enfoncer et à injecter du venin: un véritable petit missile à tête chercheuse... Ce sacrifice de l'ouvrière lui permet, évidemment, d'injecter davantage de venin dans la victime.

Notons au passage que tout ceci ne se produit pas chez la guêpe ou chez le frelon (talène), qui repartent intacts après avoir piqué et qui injectent *moins* de venin que les abeilles, contrairement à ce qu'on croit souvent<sup>78</sup>.

## Exemples de FAP chez l'humain

L'être humain étant un mammifère, on ne trouvera pas de FAP aussi clairs que ce qu'on observe chez les oiseaux ou les insectes. Cependant, certains comportements à coordinations complexes sont entièrement innés et peuvent donc être considérés comme des FAP.

### Chez le nouveau-né

L'orientation du nouveau-né vers le mamelon et la succion forment un comportement complexe; ils sont stéréotypés et innés. D'ailleurs, les mouvements d'orientation des nouveau-nés de pratiquement toutes les espèces de primates sont très semblables [HIN-20].

L'agrippement, jusqu'à 5 mois pour la main, 11 pour le pied (qu'on peut d'ailleurs considérer plutôt comme un réflexe, puisque c'est une coordination simple).

La marche "automatique" montre, jusqu'à un mois, des coordinations complexes qui ne sont pas sous contrôle volontaire: elle réalise clairement un programme moteur propre à l'espèce humaine<sup>79</sup>.

---

<sup>78</sup> Unlike bees, the poison of wasps and hornets is not intended for use against vertebrates (like us) alone. Bees are nectar collecting animals, but wasps and hornets are hunters of insect prey. With several kilograms of honey in an average bees nest, the primary role of the bee sting is to defend the colony against sweet-toothed attackers, ranging from the mouse through badgers to brown bears and humans. Wasps have substantially fewer such natural enemies. This explains the autotomous sting of the honey bee, a bee will lose its sting and its life stinging a vertebrate. What it gains is the injection of additional poison from the poison gland which continues to pump on its release, injecting about 0.1 mg of toxin. Wasps and hornets use their sting to kill troublesome insect prey. They cannot afford to be wasteful, as they need to be able to sting repeatedly, injecting just 0.01 mg. We, hence, have more to fear in the sting of the bee than the hornet! Cf. <http://www.muenster.org/hornissenschutz/hornets.htm>.

<sup>79</sup> Diverses vocalisations stéréotypées sont également observables chez les nouveaux-nés. Eibl-Eibesfeldt [EIB-26] décrit ainsi le son de contact, qui dure 0.1 s et est émis immédiatement au

## Chez l'enfant plus âgé et l'adulte

Le salut par haussement des sourcils est un FAP. Il y a peu de différences interculturelles, et la stéréotypie est plus forte chez l'enfant.

Le frottement des yeux avec l'index, le majeur et le dos de la main semble être lui aussi un FAP: Eibl-Eibesfeldt a constaté qu'il avait la même forme dans toutes les cultures où il a été étudié.

Cette liste n'est évidemment pas exhaustive! (et le sourire mériterait un paragraphe aussi<sup>80</sup> ...)

## Quelques propriétés des FAP

Selon Konishi: "Les FAP sont des séquences fixes de contractions musculaires arrangées temporellement et spatialement, et qui produisent des patrons de mouvement biologiquement appropriés" [IMM-42]

Les FAP sont déclenchés par des stimuli externes spécifiques, mais leur *déroulement* n'est pas dépendant de ces stimuli. (ceux-ci vont agir seulement sur le déclenchement, et éventuellement la vitesse ou l'intensité du FAP)

Leur forme est stéréotypée (constante): toutes les oies roulent les œufs de la même manière. Cette constance de forme les rend propres à une espèce (c'est un *invariant spécifique*<sup>81</sup>), au même titre que des caractères morphologiques. Cette constance laisse supposer que les FAP sont sous contrôle génétique (inné).

Ils ne nécessitent pas de feedback. Néanmoins, ils sont souvent combinés avec des mouvements d'ajustement ou d'orientation (taxies), qui eux dépendent d'un contrôle continu par le stimulus (cf. ajustement à l'œuf durant le roulement).

Le seuil de déclenchement du FAP s'abaisse entre deux actes. On peut ainsi, dans certains cas, observer des FAP qui se réalisent "à vide", sans stimulus déclencheur. Ceci les distingue des réflexes, qui n'apparaissent jamais sans stimulation.

L'acte instinctif ne résulte donc pas uniquement de la stimulation extérieure: il y a également une composante endogène. Les deux se combinent pour donner lieu à l'expression du FAP: il y a "double quantification". On y reviendra plus tard.

## ***Du côté perceptif: Les stimuli signaux***

Le bâillement a été observé chez presque tous les vertébrés. Chez l'homme, on l'observe in utero dès 11 semaines. Il dure environ 6 secondes, et est difficile à interrompre une fois démarré. Il peut être élicité par la vue d'un bâillement (ou

---

réveil (si la mère ne répond pas, le bébé se met à pleurer); le son de sommeil, qui dure 0.3 s est émis à intervalles de 15 minutes durant le sommeil; etc.

<sup>80</sup> Le sourire naturel, authentique consiste en une contraction symétrique de la musculature buccale, des paupières (muscles orbiculaires); début synchronisé. Il est différent du sourire conventionnel ou feint (Asymétrique, n'implique pas les paupières; de plus, ce ne sont pas les mêmes structures du SNC qui le contrôlent). Ontogenèse du sourire: On le trouve déjà chez le nouveau-né (même prématuré): c'est un sourire complet à motivation endogène. Sa fréquence augmente vers 4-6 semaines. Vers 2 mois, il se déclenche lors d'interactions sociales. Le mécanisme déclencheur est inné (stimuli du visage: fixation du visage dès 2 semaines; yeux). Ensuite il y a apprentissage de caractères spécifiques et individuels. On le trouve aussi chez des enfants nés aveugles et sourds.

<sup>81</sup> Spécifique = "propre à l'espèce" (*species* en latin).

même quand on y pense). Il est si stéréotypé dans son timing et son déclenchement que ce doit être le meilleur exemple de FAP chez l'homme<sup>82</sup>.

Le bâillement est donc un FAP, mais pas uniquement, puisqu'il déclenche aussi le bâillement chez celui qui l'observe; il est donc également ce que les éthologues ont appelé un *stimulus signal*. Le bâillement (FAP) est une réponse spécifique au stimulus signal "bâillement".

### Définition des stimuli signaux

Certains aspects d'une configuration perceptive intégrale provoquent une (classe de) réponse(s) spécifiques chez le récepteur. Ces aspects sont désignés par *stimuli signaux*<sup>83</sup>.

Certains éthologues, comme Lorenz, appellent "déclencheurs" les stimuli signaux particuliers liés à la communication. Nous ne ferons pas cette distinction ici et utiliserons indifféremment une expression ou l'autre.

### Exemples

Un premier exemple nous renvoie à la tique: le stimulus signal "acide butyrique" émis par le mammifère provoque chez la tique la réponse de se laisser tomber. Il s'agit ici d'une réponse simple à un stimulus simple.

Un exemple bien plus complexe concerne [l'épinoche à 3 épines](#)<sup>84</sup>, un petit poisson dont le comportement territorial et de parade nuptiale a été étudié en détail par Tinbergen, et qui est devenu un des animaux-phares de l'éthologie "classique". Cet exemple est détaillé ci-après.

En dehors de la période de reproduction, le mâle est plutôt terne et vit en communauté sociale (banc). Au printemps, l'allongement des journées s'accompagne de changements hormonaux: les mâles quittent le banc de poissons et se mettent à la recherche d'un territoire. Une fois qu'ils en ont trouvé un, leur couleur change: le ventre devient rouge. Quand la température de l'eau devient idéale, donc quand le mâle peut courtiser une femelle, le dos devient bleu argenté. Le mâle territorial creuse le sol, ensuite il apporte des matériaux (algues) qu'il enduit de sécrétions rénales. Finalement, il passe au travers de cette agglutination pour y faire un nid-tunnel.

Les territoires sont très rapprochés (diamètre de 1.5 m ou moins) et il peut arriver qu'un intrus (un autre mâle territorial voisin, ou un mâle à la recherche d'un

---

<sup>82</sup> Pourquoi bâille-t-on? Pour restaurer l'équilibre O<sub>2</sub>-CO<sub>2</sub>? L'hypothèse ne semble pas tenir (on ne bâille pas plus en déséquilibre). Est-ce un display social qui régule le niveau de vigilance du groupe? Pour cela, il faudrait qu'on bâille plus en présence d'autres [FRI-106]. En fin de compte, la fonction, ou la raison d'être du bâillement reste mystérieuse à ce jour, bien que les hypothèses concernant sa fonction dans la communication semblent gagner en poids. Pour une revue récente, voir Guggisberg, A.G., et al. (2010). Why do we yawn. *Bioscience and Biobehavioral Reviews*.

<sup>83</sup> L'anglais *sign stimulus* correspond plutôt à "stimulus signe". Pour comparaison: un peu de terminologie psychologique (Piaget): *l'indice* est un signifiant qui est une partie du signifié ou est lié à lui par une relation de cause à effet (traces sur la neige); le *signe* est un signifiant arbitraire et collectif.

<sup>84</sup> *Gasterosteus aculeatus*. C'est un petit poisson comprimé latéralement (5-8 cm), d'eau douce ou de mer. Il porte de 2 à 5 épines sur le dos (généralement 3, d'où son nom). Pas d'écaillés mais des plaques osseuses le long du corps (écussons). Frai: de mars à juillet. La femelle pond de 90 à 450 oeufs dans le nid préparé par le mâle. L'incubation dure de 4 à 10 jours. Alimentation: invertébrés, frai et alevins.

territoire) pénètre dans le territoire. Ceci déclenche la réponse d'agressivité territoriale (ritualisée, c.-à-d. consistant davantage en intimidation qu'en agression réellement dangereuse): le tenant du territoire se renverse tête en bas et esquisse des mouvements de creusage. Si l'intrus ne s'enfuit pas, il est alors véritablement attaqué.

En 1953, alors qu'il était à Cambridge<sup>85</sup>, Tinbergen étudiait ce comportement territorial d'épinoches dans un aquarium placé dans l'encadrement d'une fenêtre. Or, quand dans la rue passait un camion postal rouge, les épinoches... faisaient des mouvements ritualisés d'agression, comme si un autre mâle avait pénétré dans leur territoire.

Tinbergen se doutait déjà que c'était peut-être la couleur rouge (qui n'existe que chez les mâles en période de reproduction), plutôt que la forme du corps ou l'odeur de l'autre mâle qui déclenchait la réponse d'attaque; la réaction au camion postal semblait aller dans ce sens. Pour valider cette hypothèse, Tinbergen a réalisé des expérimentations avec des leurres. Des épinoches mâles ont été mises en présence soit d'un leurre de mâle réaliste mais non coloré, soit de représentations grossières mais colorées avec un "ventre" rouge. Les épinoches ont attaqué beaucoup plus vigoureusement les leurres grossiers mais colorés. Le ventre rouge de l'intrus est donc bien le stimulus signal (ou déclencheur) du comportement agressif du mâle.

### ***Entre perceptif et moteur: Le Mécanisme Inné de Déclenchement***

Il faut évidemment supposer un mécanisme neurosensoriel qui assure que seuls les stimuli appropriés élicitent un comportement particulier (appropriés, i.e., ces stimuli signaux qui caractérisent une situation biologique particulière dans laquelle le comportement déclenché peut effectivement se réaliser: les stimuli propres à la proie, qui déclenchent la prédation; les stimuli propres aux jeunes, qui déclenchent le comportement de soins parentaux.).

Ce mécanisme hypothétique a été nommé "mécanisme inné de déclenchement" (MID) (*das angeborene auslösende Schema*, von Uexküll et Lorenz). Objet d'étude explicite, le MID ainsi conceptualisé montre bien que les éthologues objectivistes se distinguaient des tenants de la psychologie comparée behavioriste d'outre-Atlantique, qui, eux, se refusaient à faire des hypothèses sur les "boîtes noires" mentales qui contrôlent le comportement.

L'avantage d'une telle conceptualisation, comme on le verra plus loin, est qu'il est possible de tenir compte des facteurs internes (motivacionnels) à l'animal, de les modéliser, et d'étudier empiriquement leur influence sur le MID.

### **Exemple: Les œufs des goélands**

Pour nous, des œufs sont juste des œufs; un œuf d'oiseau n'est pas plus un œuf qu'un autre, qu'il soit de colibri, de caille, ou d'autruche! Par contre, qu'en est-il pour un oiseau? En somme, qu'est-ce qui définit l'objet "œuf" pour un oiseau? Autrement dit, quelles sont les caractéristiques de l'œuf traitées par le Mécanisme Inné de Déclenchement d'un certain comportement lié à l'œuf et qui font de cet œuf un stimulus signal?

---

<sup>85</sup> Sauf erreur.

En ce qui concerne la récupération des œufs roulés hors du nid, l'oie roulera dans son nid une variété d'objets vaguement ronds. On trouve la même chose chez la mouette rieuse (ampoules, piles, boîtes de Coca, oranges, pamplemousses, crânes, balles, sont récupérés, mais des objets plutôt concaves ne le sont pas). Est-ce que la reconnaissance de l'œuf, pour sa récupération, ne dépend que de sa rondeur?

[GOA-27] Gerard Baerends a offert à des goélands argentés<sup>86</sup> des leurres (œufs artificiels) par paires et mesuré lequel des deux était repris en premier, ce qui a permis de reconstruire un classement en termes de "valence" de ces stimuli en tant que déclencheurs du programme moteur de récupération. Il a constaté que plusieurs traits indépendants de l'œuf (couleur, contraste, forme, taille) sont pris en compte par le goéland et donnent, en combinaison, la valence de l'œuf. Chacun de ces traits est un paramètre dans un espace multidimensionnel dans l'esprit de l'animal, où les dimensions sont donc la forme, la couleur de fond, la couleur des taches, la dimension des taches, la taille de l'œuf. Les valences des différentes dimensions s'additionnent, souvent de manière indépendante<sup>87</sup>. Le traitement de ces différentes dimensions et la génération de la réponse de type et de degré appropriés est le fait du Mécanisme Inné de Déclenchement.

## ***Points faibles du système***

### **Confusions**

Un système mettant en jeu de façon relativement rigide une ou plusieurs dimensions seulement d'un stimulus signal complexe est efficace (c'est au fond l'équivalent d'appliquer une heuristique telle que décrite en psychologie cognitive), mais vulnérable à certaines catégories d'erreur (prendre un stimulus pour un autre par exemple). Les réponses comportementales à des stimuli "mal filtrés" par les mécanismes innés de déclenchement peuvent avoir des conséquences délétères, voire catastrophiques, sur la reproduction.

Ainsi, les albatros<sup>88</sup> confondent les détritiques flottant sur l'océan avec de la nourriture appropriée pour leur petit (sans doute parce que, du point de vue de l'albatros, ces détritiques ont des caractéristiques que seule de la nourriture devrait avoir: couleur, flottabilité?), avec les conséquences qu'on imagine pour le petit (et donc pour le potentiel reproducteur de leurs parents).

Hormis ces situations dues à l'être humain, les MID prêtent le flanc à une exploitation par d'autres espèces. Ainsi, certains animaux, parasites ou simples profiteurs, imitent (ou même exagèrent) les stimuli signaux (déclencheurs) d'autres espèces, à leur propre avantage.

Dans ce cas, un stimulus signal à fonction de communication (interspécifique ou intraspécifique) a donc été reproduit au cours de l'évolution par les individus d'une autre espèce. On peut dire que le "code" de la première espèce a été brisé par la

---

<sup>86</sup> *Larus argentatus* (herring gull)

<sup>87</sup> Les éthologues parlent de la "loi de sommation hétérogène" pour faire allusion à ce fait. On trouve néanmoins des cas où la combinaison des effets n'est pas simplement additive: il y a alors interaction entre les différentes dimensions des stimuli.

<sup>88</sup> Famille des Diomedidae: ils figurent parmi les plus grands oiseaux capables de voler (le genre *Diomedea* a la plus grande envergure de tous les oiseaux actuels). 19 espèces sur les 21 sont en danger d'extinction, notamment à cause de la pêche à la ligne de traîne, qui tue 100'000 individus chaque année.

seconde, à la manière dont les Anglais ont brisé le code secret de communication des Allemands durant la 2<sup>ème</sup> guerre mondiale.

### Exploitation par de simples profiteurs

Contrairement aux parasites, qui retirent un avantage au détriment de l'espèce dont ils ont "brisé le code" au cours de l'évolution, il y a passablement de cas où l'espèce ainsi décodée n'en souffre pas, ou peu.

Les animaux qui sont non comestibles (comme les coccinelles) ou dangereux (comme les guêpes), et donc ne sont pas de "bonnes" proies pour un prédateur, signalent souvent cette caractéristique par une coloration très visible, dite *aposématique*<sup>89</sup>, qui est apparue durant l'évolution de l'espèce. La question de comment une telle coloration a évolué sera abordée indirectement plus tard.

La question qui nous occupe ici, par contre, est celle du mimétisme batésien<sup>90</sup> (un terme faisant référence à Henry Bates, qui avait décrit cette forme de mimétisme en 1862 déjà): il y a eu "imitation progressive" par une autre espèce des signaux indiquant qu'un animal n'est pas comestible ou bien est dangereux, c.-à-d. qu'au cours de l'évolution, par variation et sélection, le même type de signal est apparu progressivement dans une autre espèce (qui, elle, est comestible). Chez ces espèces, les individus qui, de par leur configuration génétique, ressemblaient accidentellement un peu à des guêpes ou des abeilles ont été en moyenne moins souvent victimes de prédateurs, et leurs gènes se sont répandus de plus en plus dans la population, et ainsi de suite.

La coloration aposématique des guêpes a été reproduite chez plusieurs animaux inoffensifs, par exemple: la volucelle, l'éristale, la sésie vespiforme, le syrpe, qui ne sont que des mouches ou des papillons, mais qui ont la coloration et le vol des abeilles ou des guêpes. Ce camouflage peut en effet avoir un volet comportemental: on a montré<sup>91</sup> chez l'éristale que même le timing des visites de fleurs - combien de temps elle passe à butiner, puis à passer d'une fleur à l'autre - est calqué sur celui de l'abeille).

Un autre exemple, impliquant encore plus le comportement, est celui des araignées salticides (notamment *Salticus scenicus*) et des mouches tephritides (notamment *Rhagoletis zephyria*)<sup>92</sup>. Par les marquages de leurs ailes, ces tephritides ressemblent aux araignées salticides. De plus, à l'approche d'un prédateur potentiel, les tephritides ramènent leurs ailes en avant et font une sorte de danse qui imite la démarche d'une salticide. Les salticides prennent alors les mouches pour des conspécifiques et s'éloignent. Certaines tephritides vont jusqu'à imiter le display territorial des araignées (les salticides défendent leur territoire vis-à-vis des autres salticides par des signaux agressifs impliquant leur apparence et

---

<sup>89</sup> Aposématique: "qui est un signal d'avertissement".

<sup>90</sup> On trouve aussi une autre forme de mimétisme: Mimétisme müllérien (Fritz Müller, 1878): les différentes espèces sont des mauvaises proies, mais elles ont toutes développé les mêmes signaux. Les deux mimétismes ne sont pas exclusifs (papillons, CAM-20)

<sup>91</sup> Golding, Y.C., & Edmunds, M. (2000). Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proc. Roy. Soc. London B*, 267, 903-909.

<sup>92</sup> Mather M.H., Roitberg B.D. (1987) A sheep in wolf's clothing: Tephritid flies mimic spider predators. *Science*, 236, 308-310; et: Greene E., Orsak L.J., Whitman D.W. (1987) A tephritid fly mimics the territorial displays of its jumping spider predators. *Science*, 236, 310-312.

des mouvements posturaux ritualisés<sup>93</sup>). La protection est surtout assurée contre les salticides, pas contre d'autres prédateurs (il faut dire que les salticides sont les prédateurs principaux de ces mouches). Marquage des ailes et mouvement spécifique forment ensemble le stimulus signal: on l'a vérifié en excisant chirurgicalement les ailes de tephritides et en les échangeant avec celles d'autres mouches: si on n'a pas les bonnes ailes, ou pas les bons mouvements, ça ne marche pas et l'araignée attaque quand même.

Dans les deux cas, le signal de communication s'est développé pour (et par) bénéfice mutuel (entre l'oiseau et la guêpe peu comestible, qui évitent ainsi des dommages réciproques et inutiles; entre une salticide et l'autre, qui défendent ainsi leur territoire et évitent de s'attaquer l'une l'autre). D'autres espèces ont "détourné" à leur bénéfice unilatéral ce canal de communication, sans que le coût pour l'espèce "décodée" ne soit cependant très élevé (les oiseaux perdent seulement quelques occasions de se nourrir, comme les araignées salticides).

### Vrais parasites

Dans certains cas, les membres d'une espèce dont on a brisé le code ont davantage à perdre; c'est le cas lorsqu'ils ont affaire à de véritables parasites.

Par exemple, certains coléoptères (*Atemeles pubicollis*) parasitent des nids de fourmis (*Formica polyctena*). Le coléoptère "réplique" le comportement de quémandage de nourriture des fourmis: il frappe l'ouvrière avec ses antennes, ensuite touche les mandibules de la fourmi avec ses pattes, puis avec ses mandibules; il émet également un signal olfactif calqué sur celui des fourmis; et alors la fourmi régurgite la nourriture, à l'avantage du coléoptère et au désavantage de la colonie, où le coléoptère se reproduit en exploitant les ressources disponibles.

Un autre exemple, plus grave pour les individus parasités, est fourni par le coucou, oiseau parasite que tout le monde connaît. La femelle de coucou pond un œuf dans le nid d'une autre espèce d'oiseau. Lorsque le petit coucou éclot, il cherche à pousser hors du nid les autres œufs; par la suite, le jeune parasite est un stimulus très déclenchant pour les parents adoptifs malgré eux (il est plus grand qu'un oisillon normal de l'espèce parasitée!). En particulier, les stimuli signaux de la bouche ouverte de l'oisillon (une bouche plus grande que la normale) motivent les parents à le nourrir jusqu'à épuisement, et au détriment des oisillons qui resteraient éventuellement dans le nid.

12.10.2016

### Des stimuli "supra-normaux"

Les mécanismes de déclenchement sur base de signaux décrits plus haut prêtent donc le flanc à des erreurs de traitement, de la même manière qu'en psychologie cognitive on voit que les heuristiques, ces règles simples et rapides de traitement des situations perceptives, conduisent parfois à des erreurs d'interprétation. On voit notamment ce défaut du MID lorsqu'on considère les objets étranges ramenés dans le nid par les mouettes rieuses.

---

<sup>93</sup> Ritualisés, c'est-à-dire s'étant simplifiés et ayant perdu leur fonction première. Le toilettage ritualisé du colvert, qui lisse brièvement son plumage en faisant apparaître le miroir bleu est un exemple.

Mieux encore, le fait que plusieurs dimensions (couleur, contraste, taille) des œufs de goéland agissent indépendamment (de manière additive) sur le déclenchement de la réponse de "ramener l'œuf dans le nid" a pour conséquence qu'on peut créer un stimulus dit *supra-normal*: on prend la valeur la plus forte pour chaque dimension (la taille la meilleure, la couleur la plus déclenchante, le meilleur contraste, etc.) et on crée un stimulus artificiel qui les combine toutes (ou du moins certaines). On peut dès lors mener l'animal à donner une réponse totalement inadaptée.

Ainsi, si on présente à l'extérieur du nid des œufs de taille différente à un huître-pie<sup>94</sup>, celui-ci va récupérer, et essayer de couvrir, le plus grand, même s'il est impossible à couvrir...

Remarquons aussi que le jeune coucou mentionné plus haut est donc, de fait, par sa taille et celle de sa bouche ouverte, un stimulus supra-normal naturel pour les parents de l'espèce qu'il parasite!

### Chez l'humain également

Sans évidemment que cela soit explicité sous cette forme, les êtres humains ont réalisé au cours des âges qu'il était possible d'amplifier artificiellement certaines de leurs caractéristiques naturelles pour en faire des stimuli supra-normaux.

Ainsi, dans le contexte de la reproduction et du choix de partenaire chez l'humain, le rouge à lèvres a probablement pour fonction de transformer la bouche en stimulus supra-normal. Certaines caractéristiques, jugées attrayantes (dimension des lèvres, brillance, contraste<sup>95</sup>), sont exagérées par l'usage du rouge à lèvres.

Un autre exemple est à la fois plus subtil et plus manifeste: l'utilisation de jus de belladone (*bella donna* = jolie femme) instillé dans leurs yeux par les Italiennes de la Renaissance<sup>96</sup> pour se dilater les pupilles (grâce à l'atropine contenue dans le jus<sup>97</sup>) et ainsi se rendre plus séduisantes. Mais comment diable se peut-il que de se dilater les yeux rende une femme plus attirante?

On sait maintenant, depuis les travaux de Hess dans les années 60, qu'en temps normal les pupilles (en conditions de lumière stable) se dilatent quand le sujet est intéressé ou attiré par le spectacle visuel. Hess<sup>98</sup> avait notamment montré une

---

<sup>94</sup> *Haematopus ostralegus* (oystercatcher). Oiseau limicole noir et blanc, bec rouge orangé, pattes roses.

<sup>95</sup> Si l'attrait pour ces caractéristiques sera par la suite assez facile à comprendre, il reste une question fascinante (soulevée par un étudiant) qui leur est liée... ou pas: pourquoi le baiser est-il attrayant et érogène?

<sup>96</sup> Belladonna or deadly nightshade: [wikipedia, 2.3.09] The common name belladonna originates from its historic use by women - *Bella Donna* is Italian for beautiful lady. Drops prepared from the belladonna plant were used to dilate women's pupils, an effect considered attractive.[1][2] Today it is known that the atropine in belladonna acts as an antimuscarinic, blocking receptors in the muscles of the eye that constrict pupil size. Belladonna is currently rarely used cosmetically, as it carries the adverse effects of causing minor visual distortions, inability to focus on near objects, and increased heart rate. Prolonged usage was reputed to cause blindness./cf. (1) Hofmann, Albert; Schultes, Richard Evans (1987). *Plants of the Gods: Origins of Hallucinogenic Use*. New York: Van der Marck Editions. pp. 88. ISBN 0-912383-37-2. (2) Tombs S, Silverman I (2004). "Pupillometry: A sexual selection approach". *Evolution and Human Behavior* 25 (4): 211-228.

<sup>97</sup> La belladone renferme plusieurs alcaloïdes toxiques: l'hyoscyamine, l'atropine et la scopolamine.

<sup>98</sup> Hess, E.H., & Polt, J.M. (1960). Pupil size as related to interest value of visual stimuli. *Science*, 132 (3423), 349-350.



différence entre sexes quand on présente des bébés aux sujets: les yeux des hommes ne changent pas, ceux des femmes se dilatent.

Un sujet aux pupilles dilatées semble donc manifester de l'intérêt pour la personne d'en face. En retour, cette apparente disponibilité est jugée attirante; il s'en suit qu'une personne aux pupilles dilatées sera plus attirante qu'une personne aux pupilles contractées. On l'a montré de manière répétée; par exemple, dans le mémoire de master d'Eleanor Smallwood à l'Université d'Edimbourg (2006), elle a présenté des photos de 6 hommes, retouchées (pupilles petites, moyennes ou grandes) et demandé à 62 femmes de 22 ans de choisir le plus attrayant des visages dans une procédure à choix forcé par paires. Les résultats montrent, notamment, que les visages à pupilles petites sont jugés deux fois moins attrayants que si les pupilles sont moyennes ou grandes.

On peut donc comprendre comment, de manière tout à fait intuitive, les femmes de la Renaissance exploitaient des mécanismes psychologiques complexes pour transformer leurs yeux en stimulus supra-normal et se rendre plus attrayantes.

### ***Une dichotomie inné-acquis?***

#### **Les éthologues objectivistes critiqués**

Dans l'idée de Lorenz, il y avait une claire distinction entre comportement inné et comportement acquis. Les FAP, qu'on pouvait observer même chez des individus élevés en isolation, montraient clairement que certaines unités comportementales étaient innées (on le voit p.ex. chez le mâle de l'épinoche, qui, élevé sans modèle à imiter, se met quand même à faire les mouvements stéréotypés de parade nuptiale la première fois qu'il voit une femelle).

Comme on l'a dit plus haut, Lorenz et les éthologues objectivistes furent fortement critiqués à ce sujet: comment un comportement pouvait-il être entièrement déterminé par les gènes, puisque le développement implique de manière permanente une interaction avec l'environnement?

Or, il est évident que Lorenz n'avait certainement pas une idée si caricaturale que cela. Lui aussi était conscient du fait que tout comportement est dû à la fois à des facteurs génétiques et des facteurs environnementaux, et que le développement de l'individu procède d'une interaction perpétuelle entre les deux; mais l'accent de l'éthologie était du côté des comportements instinctifs, et l'apprentissage y était vu comme subordonné. Qu'on pense à l'imprégnation des petites oies: il s'agit bien d'un apprentissage, massif même, mais ce qui importait aux éthologues, c'est que c'était un apprentissage aux caractéristiques précises, et innées.

#### **Lorenz: la question est "d'où vient l'information?"**

Une façon plus consensuelle (et, en fin de compte, plus informante) de présenter les choses est celle que Lorenz lui-même a proposée, en reformulant ses idées en 1965. Le point central du comportement, c'est qu'il est adapté<sup>99</sup>: l'animal "sait" quoi faire en fonction des circonstances. Pour être adapté, le comportement tient compte des aspects pertinents de l'environnement, et donc c'est que le sujet, évidemment, est "informé" sur ces aspects.

---

<sup>99</sup> Le livre d'Alcock met cela en exergue de manière systématique.

Pour Lorenz, l'important est de savoir d'où lui vient cette information:

Elle peut avoir été acquise au cours de la phylogenèse, par sélection naturelle, et alors elle est présente dans les gènes et donc innée (l'information, *pas* le comportement!); ou bien

Elle peut avoir été incorporée dans l'organisme au cours de l'ontogenèse (au sens large: le développement de l'individu entre son embryogenèse et sa mort), donc avoir été apprise (ou "acquise", dans ce sens étroit)<sup>100</sup>.

Comme le remarquait Lorenz avec bon sens, il n'existe pas d'autre origine possible pour l'information qui permet au comportement d'être adapté.

On ne peut pas faire l'économie d'étudier le poids respectif de ces deux sources d'information dans une approche du comportement qui repose sur des bases darwiniennes. En effet, c'est sur la part génétique de l'information que l'évolution a prise:

*"When studying a trait, disentangling the relative contribution of genetic and environmental causes of inter-individual variance is crucial to understand how selection can act on it."* (V. Dolivo, 2015)

## **Quelques méthodes de mise en évidence du rôle des gènes**

### **Pas de moyen simple**

[CAS-278] Il n'existe aucun moyen d'étudier directement le génotype responsable de l'émergence du comportement sans que l'interaction avec le milieu n'ait déjà fait sentir ses effets (ne serait-ce qu'au cours du développement embryonnaire). De plus, si dans une vision naïve (voir plus bas) on pourrait penser qu'un gène code pour un caractère, en réalité la plupart des traits sont les produits d'une interaction gènes-environnement extraordinairement complexe au cours du développement et plus tard dans la vie de l'organisme.

Il existe malgré tout des méthodes, parfois très sophistiquées, qui permettent d'obtenir des indications sur la part génotypique des informations qui régulent les émergences comportementales.

### **La méthode des jumeaux**

Avant tout, on peut rappeler que la méthode la plus puissante pour étudier sur l'être humain la part des influences génétiques et celle des influences de l'environnement sur les différences entre individus dans une population est la *méthode des jumeaux*. En effet, pour étudier les sources des différences individuelles (c.-à-d. la variance) de phénotype, les sujets qui ont un lien génétique sont nécessaires, et les jumeaux sont idéaux car ils existent en deux variantes. Chez les jumeaux monozygotes (MZ), le génome est identique; autrement dit, si l'un des deux est porteur d'un allèle (variante de gène) particulier, l'autre portera le même allèle. Chez les jumeaux dizygotes (DZ) chaque allèle a une probabilité de seulement 50% d'être également présent chez l'autre jumeau<sup>101</sup> (comme chez n'importe quels frères et soeurs).

---

<sup>100</sup> Cela va de l'apprentissage par essai et erreur à la transmission culturelle.

<sup>101</sup> Bien sûr, ceci concerne uniquement les allèles *qui varient de personne à personne*.

En supposant que les deux types de jumeaux partagent des environnements familiaux semblables au même degré, on peut affirmer que s'il y a une plus grande similitude entre jumeaux MZ qu'entre jumeaux DZ, cette différence est due au résultat d'influences génétiques (puisque les MZ et les DZ diffèrent seulement par la proportion d'allèles qu'ils ont en commun: 100% chez les MZ, en moyenne 50% chez les DZ). Dès lors, l'application de techniques statistiques liées à la covariance de traits permet de générer une estimation de l'héritabilité, définie comme la proportion de la variance totale du trait considéré qui peut être expliquée par la variance génétique.

On va voir ci-dessous un exemple particulièrement intéressant de l'application de cette approche à une question importante: celle de la facilité ou difficulté qu'ont les femmes à atteindre l'orgasme.

### **L'attitude des mères, les gènes, et l'orgasme féminin**

La littérature populaire (et en partie la littérature académique) abonde en théories qui parlent au bon sens et à l'intuition du lecteur, et qui, de ce fait, gagnent en crédibilité, même si peu, ou pas, de faits viennent étayer les théories en question. Le problème n'est pas dans l'excès de théories; le problème est qu'une telle "théorie"<sup>102</sup>, lorsqu'elle est publiée, passe pour une théorie validée auprès du grand public - et plus généralement de tous les gens qui n'exercent pas assez leur sens critique.

Cet exemple est né de la publication dans "Le Temps" du 18 mai 2006 d'un [article](#) consacré à un livre<sup>103</sup> nouvellement paru, écrit par une gynécologue et portant sur l'orgasme féminin. Une conclusion importante de cet ouvrage est que "les mères auraient un rôle central à jouer pour apprendre à leurs filles à vivre pleinement leur sexualité".

Dans sa pratique, cette gynécologue constate en effet que bien des femmes, qui n'ont pourtant aucune hésitation à accepter la sexualité comme une partie normale de la vie, ne parviennent que difficilement, voire pas du tout, à la jouissance.

Toujours selon cette praticienne, ceci tient au fait que les mères n'ont pas appris à leurs filles à accepter de s'ouvrir à l'énergie sexuelle: le plaisir érotique n'a aucune place dans le discours des mères. Au contraire, selon l'auteur, "le simple fait de grandir dans le même espace qu'une mère qui a du plaisir à faire l'amour suffit à assurer la transmission."

Il peut sembler a priori évident que les modèles parentaux, les tabous et les non-dits, ou au contraire l'acceptation naturelle de la sexualité au sein de la famille, sont à même d'influencer l'épanouissement sexuel des enfants, et des filles en particulier. Cette idée, en effet, parle à notre sens commun. Mais est-ce là toute l'histoire? L'environnement familial a-t-il une importance si cruciale, si unique? A-t-il une importance, d'ailleurs?

Une approche biologique de la question permet de répondre en partie à cette interrogation. Si on ne sait pas grand-chose des fonctions possibles de l'orgasme

---

<sup>102</sup> Je mets des guillemets pour distinguer une telle théorie (qui se rapproche en fait d'une simple opinion personnelle) d'une théorie scientifique, explicitement confrontée aux faits.

<sup>103</sup> Flaumenbaum D. (2006) *Femme désirée, femme désirante*. Paris: Payot.

féminin<sup>104</sup>, on commence à en savoir un peu plus sur les facteurs qui influencent la plus ou moins grande facilité avec laquelle les femmes atteignent l'orgasme.

Il existe différentes études sur des cohortes de jumeaux qui portent sur cette question. Ainsi, les auteurs d'une étude<sup>105</sup> publiée en 2005 ont envoyé des questionnaires à 3654 paires de jumelles (il existe en Angleterre une base de données des jumeaux, et on peut ainsi faire appel à ces jumeaux pour un grand nombre d'études). Ils ont obtenu les réponses de 683 paires de jumelles monozygotes (MZ) et 714 paires de jumelles dizygotes (DZ)<sup>106</sup>. Les personnes interrogées devaient répondre notamment à deux questions sur une échelle à 7 niveaux (de "jamais" à "toujours"), questions qui étaient:

A quelle fréquence avez-vous un orgasme durant l'acte sexuel?

A quelle fréquence avez-vous un orgasme durant la masturbation par vous-même ou un(e) partenaire?

Bien que semblables par leurs caractéristiques (âge moyen, activité sexuelle, proportion de divorcés<sup>107</sup>, et nombre moyen de partenaires au cours de la vie<sup>108</sup>, ces paires MZ et DZ diffèrent quant à leurs corrélations de fréquences d'orgasme (entre les jumelles d'une paire MZ, la corrélation est de 0.31 pour les orgasmes durant l'acte sexuel, et 0.39 pour les orgasmes durant la masturbation ; entre les jumelles d'une paire DZ, les corrélations sont respectivement de 0.10 et 0.17).

Une fois les méthodes statistiques nécessaires appliquées, on trouve que:

L'héritabilité de la fréquence d'orgasme chez les femmes va de 34% (pour le cas de l'acte sexuel) à 45% (pour le cas de la masturbation). Ceci se déduit immédiatement des différences de corrélations ci-dessus.

Au contraire de ce qu'on attendrait si l'hypothèse exposée par la gynécologue était correcte, les influences de l'environnement partagé (famille, religion, classe sociale et niveau d'éducation) peuvent être ôtées du modèle statistique sans modifier son adéquation aux données (c.-à-d. la part de variance expliquée). La mère faisant évidemment partie de l'environnement partagé, ces données statistiques réfutent entièrement la thèse du livre.

Le reste de la variance (donc environ 60%) s'explique par les effets de l'environnement *non* partagé et par des facteurs aléatoires. Est-il nécessaire de le dire, le partenaire sexuel fait partie de l'environnement non partagé...

Cela n'exclut pas que *chez certaines rares personnes* il y ait un effet de la mère; mais en génétique du comportement, les outils ne permettent que de trancher pour une *population*, et ce que cela veut dire ici, c'est que sur la population des femmes, très généralement la mère ne joue aucun rôle; et donc, que la

---

<sup>104</sup> Une des fonctions suggérées par les études de Baker et Bellis serait liée à la sélection de partenaire. Ces auteurs ont pu vérifier que si la femme a un orgasme durant l'acte sexuel, davantage de spermatozoïdes sont retenus dans le vagin. L'orgasme pourrait donc être un moyen, dans un contexte de "sperm competition", de privilégier un partenaire plutôt qu'un autre. Comme le relève un étudiant, ceci pourrait expliquer le fait que l'orgasme n'est pas si automatique chez les femmes que chez les hommes. Ces données demandent cependant confirmation.

<sup>105</sup> Dunn K.M., Cherkas L.F., Spector T.D. (2005). Genetic influences on variation in female orgasmic function: a twin study. *Biology letters*, 1, 260-263.

<sup>106</sup> Ces nombres représentent les jumelles qui ont répondu toutes deux.

<sup>107</sup> Environ 26%.

<sup>108</sup> 4.98 (MZ) et 4.88 (DZ).

généralisation que cette gynécologue fait (sans doute à partir de quelques cas qu'elle aurait observés) est abusive. Peut-être a-t-elle été frappée par certains de ces cas rares où la mère jouait réellement un rôle important, et a-t-elle été victime d'un biais de confirmation ensuite.

Cet exemple est, me semble-t-il, une bonne illustration de l'éclairage apporté par une approche biologique sur les facettes complexes de la psychologie humaine. Les médecins et psychologues aiment bien les théories... mais ce sont les faits qui devraient primer sur les théories, et non l'inverse.

Bien que cette méthode des jumeaux soit puissante, chez l'animal, on dispose rarement (voire jamais) de populations de jumeaux MZ (ou de clones) à comparer à des jumeaux DZ; on a donc dû avoir recours à d'autres méthodes. On trouvera ci-dessous quelques exemples de ces méthodes employées pour, dans une optique à la Lorenz, déterminer dans quelle mesure l'information permettant un comportement adapté provient de l'environnement, et dans quelle mesure elle provient du génome (en moyenne dans une population).

### **Contrôle de l'environnement de développement: développement en milieu identique et en isolation**

Des individus dont les parents présentent des différences de comportement sont entièrement élevés en milieu artificiel, et contrôlé, identique pour les deux lignées ou espèces<sup>109</sup>: si les différences persistent à apparaître dans ces deux environnements identiques, c'est que des sources d'information différentes sont dans le génome<sup>110</sup> et héritables.

Une variante plus pointue consiste à élever les individus en *isolation spécifique*, c.-à-d. en les privant de la partie de l'environnement dont on veut exclure l'effet (par exemple pour exclure qu'ils apprennent d'autres individus, ils seront socialement isolés). Si le comportement et les différences de comportement apparaissent malgré tout dans ces environnements appauvris, c'est que toute l'information pertinente pour expliquer la partie mesurée du comportement se trouve dans le génome.

A titre d'exemple, le chant du grillon apparaît même chez des individus élevés en isolation depuis le moment où ils étaient dans l'œuf. Après la dernière mue (il y a environ dix formes immatures successives, qui toutes ressemblent à l'adulte mais avec les ailes non développées), le mâle (maintenant adulte) se met à chanter. Comme il n'a pas eu de modèle, c'est que l'information sur le chant était en lui. Il n'est donc pas surprenant que le chant qui se développe soit typique de son espèce; et évidemment, les différences entre espèces se maintiennent malgré l'absence de tout modèle<sup>111</sup>.

---

<sup>109</sup> La méthode converse (génotype identique mais milieu différent par un facteur) met en évidence, si des différences apparaissent, un effet du milieu; néanmoins, elle n'est strictement applicable qu'à des individus très particuliers, comme on l'a dit (jumeaux, clones, lignées homozygotes).

<sup>110</sup> Directement ou indirectement: il se pourrait que l'environnement ne soit pas identique pour les deux lignées (par exemple parce que leur perception n'est pas identique), même s'il l'est pour l'expérimentateur).

<sup>111</sup> Chez les oiseaux, c'est beaucoup plus compliqué. Le chant de l'oiseau élevé en isolation ne se développe que si l'oiseau peut s'entendre chanter: un oiseau assourdi ne chante pas. De plus, ce qui se développe en isolation est un chant simplifié, une sorte de squelette de chant. Il faut que l'oiseau entende des oiseaux de son espèce chanter pour qu'il raffine son chant en un chant abouti.

## Reproduction sélective des individus: élevage sélectif

Dans la majorité des cas, on constate une variabilité continue dans les caractères phénotypiques des individus (par ex.: la taille pour un caractère physique, l'agressivité pour un caractère comportemental). Une partie de cette variation est due aux variations du milieu (p.ex. la taille dépend en partie de la manière dont l'individu a été nourri); une autre partie est due aux variations de génotype (p.ex. chez l'humain la taille dépend en grande partie de la taille des parents biologiques, même si l'enfant n'a pas été élevé par ses parents biologiques).

C'est sur cette partie héréditaire de la variabilité que se fonde la technique de l'élevage sélectif. Sans variabilité à base génétique, elle est impossible à appliquer. En général, les caractères sont polygéniques, et la distribution d'un caractère donné dans la population sera continue.

Pour l'élevage sélectif, on va faire se reproduire entre eux les individus situés à une extrémité de la distribution, et ceux situés à l'autre extrémité (par exemple les plus agressifs entre eux, les moins agressifs entre eux; les autres ne seront pas reproduits) et ainsi de suite génération après génération.

On appelle aussi cette méthode *sélection artificielle* ou encore *sélection génétique bidirectionnelle*.

En effet, ce processus de sélection est disjonctif: il va progressivement modifier la forme de la distribution initiale en une distribution bimodale.

Par exemple, il est possible de sélectionner des souris sur la base de la dimension du nid qu'elles construisent [ALC-75]. Les souris construisent des nids d'herbe, mais en laboratoire, elles acceptent du coton. Carol Lynch a mesuré la quantité de coton ramené au nid en 4 jours: les souris ramenaient 13 à 18 grammes de coton, suivant les individus. Les différences étaient-elles dues à des facteurs génétiques? Lynch a croisé entre elles des animaux "gros récolteurs", d'autres "petits récolteurs", et une lignée contrôle (tirés au hasard génération après génération). En 15 générations, elle a obtenu une lignée de femelles récoltant en moyenne env. 40 grammes, l'autre environ 5; quant à la lignée contrôle, elle continua à récolter 15 grammes en moyenne.

En faisant se reproduire entre elles les extrêmes, on a donc fini par obtenir des lignées dont les individus construisent des nids de taille très différente, ce qui indique sans aucun doute possible que la motivation à amasser du matériel de construction du nid est, au moins partiellement, sous contrôle génétique chez la souris<sup>112</sup>.

De la même manière, dans une expérience longitudinale ambitieuse qui a en quelque sorte dupliqué la domestication du chien à partir du loup, le généticien

---

<sup>112</sup> Cela pourrait être aussi la perception de la dimension du nid fabriqué qui est sous contrôle génétique! Par contre, on peut exclure un apprentissage par les parents dans le nid (apprentissage relevant de l'hypothèse, proposée par une étudiante, que les petits élevés dans des grands nids auraient ensuite tendance à faire des grands nids); en effet, Carol Lynch a évalué la tendance à construire des plus ou moins grands nids *avant* de faire se reproduire les souris, et la reproduction a eu lieu dans des cages sans coton; donc, les petits n'étaient *pas* élevés dans des plus ou moins grands nids. Cf. Lynch, C.B. (1980). Response to divergent selection for nesting behavior in *Mus musculus*. *Genetics* 96, 757-765.

russe Dmitry K. Belyaev et ses successeurs<sup>113</sup> ont sélectionné, à partir de 1959, des renards argentés d'élevage (*Vulpes vulpes*) sur 35 générations, en faisant se reproduire à chaque génération les animaux les moins effrayés par l'homme (suivant un protocole très strict ne portant que sur ce caractère-là)<sup>114</sup>.

On a ainsi abouti progressivement à des renards entièrement domestiqués, aussi dévoués que des chiens mais avec un caractère indépendant comme les chats: ils cherchent le contact avec l'humain (dès l'âge d'un mois) et lèchent les mains et le visage des expérimentateurs<sup>115</sup> même si ceux-ci gardent, comme le veut le protocole, une attitude strictement neutre. Les renards du groupe contrôle (non issus de cette procédure de sélection) ne montrent pas cette docilité.

Donc, premièrement, les variations en docilité des renards ont bien des bases génétiques. Le fait que le caractère docile donne prise à la sélection prouve qu'une partie de la variation de caractère est héritable. En fin de compte, ces expériences ont montré que 35% de la variance de la réaction de méfiance vis-à-vis de l'être humain s'explique par des différences génétiques.

Secondement, avec les caractéristiques activement sélectionnées par Belyaev, d'autres caractéristiques ont été sélectionnées par accident: approcher des humains et leur lécher les mains et le visage, ou aboyer et agiter la queue quand un humain apparaît. Comment cela s'est-il produit?

Pour mieux comprendre ces changements, Belyaev a mesuré les modifications hormonales induites par cette sélection. Les animaux "sélectionnés dociles" avaient de plus hauts niveaux de sérotonine, une hormone qui inhibe certains types d'agression et qui joue un rôle important dans la régulation centrale du stress et la sécrétion d'hormones sexuelles. Il y avait aussi moins de corticostéroïdes (les hormones du stress) et des changements correspondants dans la morphologie des glandes surrénales chez les renards dociles.

Chez les femelles de ces renards dociles, durant les premiers jours de gestation, les hormones estradiol et progestérone étaient plus élevées aussi.

Il semble donc que la sélection vers la docilité ait été associée à des changements dans les hormones assurant le contrôle neuroendocrinien du métabolisme et du développement. Donc le critère de sélection comportementale réalisait en fait une sélection sur des mécanismes régulant l'ontogenèse précoce. Ceci affectait non seulement le comportement visé par Belyaev, mais tout une série d'autres choses<sup>116</sup>: notamment le cycle reproducteur (passage à deux oestrus par année au

---

<sup>113</sup> A Novosibirsk, en Sibérie: cf. Trut, L.N. (1999). Early canid domestication: the farm-fox experiment. *American Scientist*, 87, 160-169.

<sup>114</sup> Evidemment, on n'a pas fait de sélection bidirectionnelle: on n'a pas fait la seconde moitié, i.e. croiser entre eux les renards les plus agressifs...

<sup>115</sup> L'équipe cherche maintenant à les commercialiser comme animaux de compagnie, pour assurer le financement de la suite de la recherche...

<sup>116</sup> La domestication s'accompagne de toute une série de traits qui n'ont pas fait l'objet de la sélection, mais qui l'ont accompagnée: notamment un crâne plus petit, un museau plus aplati, une forme crânienne plus féminine chez les mâles; une maturité sexuelle plus précoce; une fenêtre de socialisation sur l'humain commençant plus tôt et finissant plus tard que dans une population d'élevage contrôle; des couleurs de robe particulières, p.ex. tachetée. Le plus étonnant, comme raconté dans le livre *The Genius of Dogs* (Brian Hare & Vanessa Woods, Dutton, 2013), est que les capacités cognitives de ces renards sont semblables à celles des chiens, en ce qui concerne par exemple le décodage des gestes de pointage des humains... alors même qu'ils ne sont *jamais* élevés en compagnie d'humains.

lieu d'un seul) et la morphologie (oreilles pendantes, queues relevées, pelage multicolore), comme on l'observe aussi chez les chiens.

Les patrons comportementaux évoluent de concert avec les mécanismes sous-jacents: la fonction et le mécanisme sont les deux faces d'une même pièce.

### Croisement entre lignées ou espèces

La méthode employée par Mendel<sup>117</sup> pour étudier la transmission des caractères chez les petits pois, le *croisement* ou hybridation, permet aussi d'étudier la manière dont les gènes influencent le comportement<sup>118</sup>.

Lorsque Mendel avait croisé des plantes de pois à fleurs rouges et des plantes à fleurs blanches, la première génération (F1) n'avait que des fleurs rouges; quand il a croisé entre elles ces plantes à fleurs rouges, Mendel a obtenu en 2<sup>ème</sup> génération (F2) 75% de plantes à fleurs rouges et 25% de plantes à fleurs blanches. Son coup de génie a été de comprendre que les facteurs produisant le caractère "blanc" ne disparaissaient pas à la génération F1: ils étaient présents, mais ne s'exprimaient pas<sup>119</sup>, et c'est pour cela qu'on pouvait les voir réapparaître en F2.

Dans le cas (rare) de comportements influencé par un seul gène ou un petit nombre de gènes, l'hybridation donnera dans les différentes générations les proportions mendéliennes attendues en fonction du type de dominance exercé par un allèle sur l'autre dans chaque gène. Ce cas est rare pour les comportements, en général tributaires de l'action de nombreux gènes.

---

<sup>117</sup> [Source générale: McFA-12, GOK] En 1858, un moine moravien, le père Grégoire, de son vrai nom Jan Mendel, commença des expériences sur la reproduction des plantes.

Mendel travaillait avec les pois de jardin courants, dont les plants ont divers caractères: couleurs des fleurs, couleur et aspect des pois, aspect des tiges, etc. Contrairement à la méthodologie de son époque, son approche était statistique: il avait de grands nombres de plantes et comptait simplement les résultats (il avait ainsi obtenu en tout plus de 13'000 plantes).

Par exemple, Mendel a croisé des plantes par paires: l'une aux fleurs rouges, l'autre aux fleurs blanches. Tous les descendants de 1<sup>ère</sup> génération filiale ("F1") avaient des fleurs rouges. Mendel laissa ensuite se reproduire entre eux cette 1<sup>ère</sup> génération pour obtenir une 2<sup>ème</sup> génération ("F2"). Il obtint 705 plantes à fleurs rouges et 224 plantes à fleurs blanches - une proportion 3 contre 1 environ:  $\frac{3}{4}$  de rouges contre  $\frac{1}{4}$  de blanches.

Apparemment, une forme du caractère a priorité sur l'autre. Mendel appela cette forme un caractère dominant (fleurs rouges), et l'autre, celle qui est latente en F1, un caractère récessif (fleurs blanches).

Darwin déjà avait aussi expérimenté avec des pois et relevé cette proportion 3:1. Mais Mendel fut plus systématique (il a obtenu le même schéma en croisant les plantes selon différents caractères: pois lisses/ridés; pois jaunes/verts; tiges longues/courtes, etc.), et, surtout, il comprit le sens profond de la disparition du blanc dans la 1<sup>ère</sup> génération et de sa réapparition dans la 2<sup>ème</sup>.

<sup>118</sup> D'ailleurs Mendel avait commencé par croiser des lignées (races ou variétés) d'abeilles (les italiennes, peu agressives, avec les allemandes, très travailleuses. Il obtint des colonies hybrides très agressives... et préféra ensuite se consacrer aux petits pois).

<sup>119</sup> *Trying to solve the mystery of the missing color blooms, Mendel imagined that the reproductive cells of his pea plants might contain discrete "factors," each of which specified a particular trait, such as white flowers. Mendel reasoned that the factors, whatever they were, must be physical material because they passed from parent to offspring in a mathematically orderly way. It wasn't until many years later, when the other scientists unearthed Mendel's report, that the factors were named genes.* NIGMS (2006). *The New Genetics*. NIH Publication No. 07-662.



## Croisement mendélien pur: les abeilles "hygiéniques"

A ma connaissance, il existe un seul cas décrit de comportement qui suit exactement les lois mendéliennes [GOU-312; AVO-38], celui des abeilles dites "hygiéniques."

*Bacillus larvae*, la bactérie de la *loque américaine*<sup>120</sup>, infecte les ruches. Cette bactérie attaque et tue les larves au stade pupal<sup>121</sup> après que leur cellule a été fermée; elle peut décimer une colonie, car les larves infectées sont contagieuses.

Rothenbuhler, en 1964, avait observé que certaines colonies résistaient à l'attaque de la bactérie. Cela pouvait être dû à une différence physiologique ou comportementale (ou les deux). Il observa une différence comportementale: dans les colonies résistantes, les abeilles "décapsulent" (u, "*uncap*") les cellules infectées, et enlèvent (r, "*remove*") les larves juste après leur mort. Dans les colonies normales, ce n'est pas le cas.

En croisant des abeilles hygiéniques avec des abeilles non-hygiéniques, Rothenbühler obtint en F1 des colonies entièrement non-hygiéniques.

En re-croisant des mâles<sup>122</sup> de F1 avec des reines de la lignée hygiénique (back-cross), Rothenbühler obtint la proportion mendélienne suivante (soient u: "décapsule", r: "enlève", non-u: "ne décapsule pas" et non-r: "n'enlève pas"):

u + r 1/4

u + non-r 1/4

non-u + r 1/4

non-u + non-r 1/4

Ceci permet de reconstituer le schéma génétique lui-même: les allèles u et r, dont la présence produit le comportement hygiénique, sont récessifs, alors que les allèles (non-u, non-r) qui inhibent ces comportements sont dominants (on les désigne alors conventionnellement par des majuscules, U et R, comme sur la [figure](#)). Bien entendu, ce ne sont certainement pas ces deux gènes qui programment le déroulement des comportements eux-mêmes dans toute leur complexité, mais ils programment probablement le (non) déclenchement des comportements<sup>123</sup>.

---

<sup>120</sup> "American foulbrood".

<sup>121</sup> La reine pond les oeufs dans les cellules; trois jours plus tard, les oeufs éclosent en larves, que les ouvrières nourrissent d'abord de gelée royale, puis, au bout de 3 jours, de miel et de pollen. Dix jours après l'éclosion de l'oeuf, la larve est aussi grande que la cellule et elle tisse un cocon. A ce moment les ouvrières ferment la cellule.

<sup>122</sup> Les mâles de l'abeille (faux-bourçons) proviennent d'oeufs non fécondés (une particularité unique à l'ordre des Hyménoptères): ils sont donc haploïdes (ils sont donc comme seraient les *gamètes* de mâles diploïdes); mais cela ne change rien en ce qui concerne cet exemple.

<sup>123</sup> En fait, les abeilles "non-hygiéniques" enlèvent aussi la majorité des larves infectées, mais sont moins motivées à le faire. Les gènes en question semblent donc régler le seuil d'apparition du comportement. [McF-415]

## Croisement dans le cas de caractères polygéniques

### Le chant des grillons

Par contre, dans le cas de caractères polygéniques (contrôlés par plusieurs gènes), le croisement agira plutôt comme un "mélange" continu - comme si on obtenait des fleurs roses à partir de plantes à fleurs blanches et de plantes à fleurs rouges (ce n'est pas un autre processus! c'est juste l'effet statistique des proportions mendéliennes réparties sur plusieurs gènes).

On peut, dans certains cas, croiser entre elles des espèces proches<sup>124</sup>. Les grillons qu'on a vus précédemment donnent des croisements fertiles, et on peut effectuer des croisements "en arrière". Lorsqu'on hybridise les deux espèces de départ, on obtient un chant presque intermédiaire (mais différent selon qu'on croise un mâle *commodus* avec une femelle *oceanicus* ou qu'on fait le contraire<sup>125</sup>). Lorsqu'on croise ces premières générations hybrides "en arrière" avec les espèces d'origine, on obtiendra lors de ce back-cross des chants encore intermédiaires.

Le côté progressif, ou intermédiaire, du résultat de ces croisements indique (a) que l'information est bien issue du génome et (b) qu'elle est distribuée sur un certain nombre de gènes.

### Le vecteur de migration des fauvettes

En ce qui concerne des comportements complexes chez des vertébrés, on peut citer le bel exemple de la direction de migration fauvettes à tête noire<sup>126</sup>. Helbig<sup>127</sup>, en 1991, a testé deux populations de fauvettes à tête noire, l'une originaire d'Allemagne et l'autre d'Autriche et de Hongrie.

On connaît les routes de migration d'automne des deux populations (qui hivernent en Afrique équatoriale): la première va vers le sud-ouest, la seconde vers le sud-est (pour contourner les Alpes et passer les mers en des endroits favorables, respectivement le détroit de Gibraltar et le détroit du Bosphore). Ces oiseaux sont des migrateurs nocturnes solitaires.

Helbig a utilisé des cages d'orientation en forme d'entonnoir: ce sont des cages où l'oiseau prisonnier cherche à bouger et sortir de la cage en suivant sa direction de migration. Au fond de la cage, un tampon encreur dépose de l'encre sous les pattes de l'oiseau; lorsque celui-ci grimpe le long de l'entonnoir, il marche sur un papier où s'imprime la trace de ses pattes. Il suffit ensuite de compter les traces allant

---

<sup>124</sup> Souvent F1 est stérile: p.ex. le mulot et son opposé, le bardot, sont stériles. Le mulot est le résultat du croisement d'un âne avec une jument; le bardot, d'une ânesse avec un étalon. Il me semble avoir lu quelque part qu'il arrivait (rarement) que des bardots ou des mulots ne soient *pas* stériles, mais je n'ai pas retrouvé la référence.

<sup>125</sup> Il est à noter que les femelles hybrides (qui ne chantent pas) préfèrent les mâles (c.-à-d. répondent préférentiellement au chant de mâles) hybridisés par le même mélange qu'elles. Ceci laisse supposer qu'au moins en partie les structures qui programment le chant chez le mâle programment aussi le "filtrage à la réception" du chant chez la femelle.

<sup>126</sup> *Sylvia atricapilla* (black-cap warbler). Dessus gris brun (le mâle a une calotte noire qui ne descend pas au-dessous de l'œil; la femelle et le juvénile, une calotte brun roux). Cris: "tac tac", chant mélodieux crescendo terminant par des notes plus détachées. Lieux boisés avec buissons, nid dans un buisson.

<sup>127</sup> Helbig, A.J. (1991). Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 28(1), 9-12.

dans les différentes directions pour pouvoir calculer la direction moyenne vers laquelle tend l'oiseau.

Les individus testés (à l'époque de la migration d'automne) étaient nés en captivité et n'avaient jamais migré. On retrouve néanmoins, en cage d'orientation, les tendances d'orientation propre aux populations d'origine: les individus ont des directions moyennes plutôt sud-ouest, respectivement sud-est.

En croisant des animaux des deux populations, Helbig a obtenu dans la génération filiale hybride (évidemment née en captivité et sans modèle à suivre), au moment de la migration l'année suivante, une direction préférée intermédiaire (plein sud). Ceci montre que l'information sur la direction de migration est codée dans les gènes de l'oiseau, et de manière polygénique (sur plusieurs gènes).

Notons au passage que les oiseaux possèdent de multiples mécanismes d'orientation. Les oiseaux qui migrent seuls et de nuit, comme les fauvelles, font recours notamment à une sorte de boussole stellaire<sup>128</sup> qui leur donne la direction du pôle, à partir de laquelle ils peuvent voler dans la direction appropriée telle qu'inscrite dans leurs gènes<sup>129</sup>.

### Inactivation de gènes: *fosB* et la "mauvaise mère" souris

Pour savoir quel rôle jouent les gènes dans l'établissement d'un comportement, il est maintenant possible dans certains cas d'agir directement sur les gènes ou sur leur expression. [ALC-67] Par génie génétique, dans les années 90, une équipe de recherche emmenée par Jennifer Brown<sup>130</sup> a inactivé un certain gène, *fosB*, dans des cellules germinales (les lignées de cellules dont sont issus ovules et spermatozoïdes). A partir des gamètes obtenus, on a fait naître ensuite des souris. Ces souris à *fosB* inactivé, une fois adultes, ne se distinguent en rien de souris de type sauvage (taille, bilan hormonal, capacités sensorielles, capacités d'apprentissage, etc.) - sauf en ce qui concerne leur manière de s'occuper des petits.

Les souris femelles de type sauvage, homozygotes<sup>131</sup> pour *fosB* actif, typiquement, réunissent leurs petits sous elles pour leur tenir chaud, et qu'ils puissent être allaités. Si un petit rampe au loin, elles le récupèrent rapidement.

---

<sup>128</sup> Ils utilisent en plus une boussole reposant sur la perception du champ magnétique terrestre. Les migrateurs diurnes utilisent une boussole magnétique et une boussole solaire.

<sup>129</sup> Tous les oiseaux migrateurs doivent pouvoir, lors de leur migration, déterminer la bonne direction de vol (dans le cas qui précède, ils doivent pouvoir repérer où est le sud-ouest, par exemple). On pourrait donc imaginer que, chez l'oiseau migrateur nocturne, il y aurait un encodage génétique de l'aspect du ciel au Nord, et qu'il lui suffirait d'identifier, comme nous, l'étoile polaire, en exploitant les configurations d'étoiles. En réalité, des expériences, notamment celles de Stephen Emlen en planétarium, sur la passerine indigo (*Passerina cyanea*) dans les années 70, ont montré (Emlen, S.T. (1970). Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation. *Science*, 170:1198-1201) que les oiseaux juvéniles possèdent non pas une "image" génétiquement transmise des constellations (ce qui est peut-être impossible à encoder dans les gènes... sans compter que le ciel se modifie, lentement mais sûrement), mais une règle d'apprentissage relativement simple: repérer le centre de la rotation apparente du ciel (ce qui correspond au pôle céleste - juste à côté de l'étoile polaire - et donc à la direction du pôle nord) et mémoriser les configurations d'étoiles proches de ce centre.

<sup>130</sup> Brown, J.R., Ye, H., Bronson, R.T., Dikkes, P., & Greenberg, M.E. (1996). A defect in nurturing in mice lacking the immediate early gene *fosB*. *Cell*, 86, 297-309.

<sup>131</sup> C.-à-d. ayant deux fois le même allèle (actif) pour ce gène *fosB*.

Les femelles mutantes (homozygotes pour *fosB* inactivé), au contraire, ignorent totalement leurs petits. A la naissance, elles examinent leurs petits (comme les souris normales), mais ensuite elles ne s'en occupent plus. Ceci indique que le gène *fosB* participe à la mise en place du comportement de soins maternels (bien entendu, les détails de ce comportement *ne sont pas* encodés dans ce seul gène!).

Le mécanisme suggéré est le suivant:

A la naissance des petits, les *deux* types de souris ont bien les circuits neuronaux qui leur font examiner leurs petits.

Les stimulations sensorielles qui en résultent (notamment olfactives, mais aussi tactiles et acoustiques) convergent sur une région particulière<sup>132</sup> de l'hypothalamus. L'arrivée de ces signaux nerveux active les gènes *fosB* dans certaines cellules. Les femelles normales, donc, produisent alors une certaine protéine (FosB) - mais pas les mutantes.

La protéine FosB, à son tour, produit d'autres modifications (enzymatiques, et portant sur l'expression de nombreux autres gènes) dans la région en question de l'hypothalamus, et ces modifications changent *la structure même* des circuits neuronaux - le programme comportemental lui-même. Ces circuits induisent la femelle à récupérer ses petits.

La femelle mutante n'étant pas soumise à ces modifications, rien ne déclenche en elle le comportement "maternel".

### Ajout d'un gène: le campagnol devenu (plus) monogame

[AVO-39] Le campagnol des prairies, *Microtus ochrogaster*, est plutôt social, et monogame: le mâle reste attaché à la femelle. Par contre, le campagnol des montagnes, *M. montanus*, et le campagnol des prés, *M. pennsylvanicus*, sont plutôt asociaux et les mâles sont polygames (ou, plus exactement, polygynes: un mâle se reproduit avec plusieurs femelles).

Ces différences de comportement semblent liées à des distributions neuro-anatomiques différentes du récepteur à la vasopressine (une hormone qui est plus connue pour le rôle qu'elle joue dans la régulation de la pression artérielle, comme son nom l'indique). Les campagnols mâles de l'espèce monogame ont dans le cerveau davantage de récepteurs que ceux des espèces polygames.

La distribution des récepteurs à la vasopressine dans le cerveau est sous le contrôle d'un gène identifié par Larry Young<sup>133</sup> et coll. (1999). Ces auteurs, en 2004, ont génétiquement modifié<sup>134</sup> des campagnols des prés (polygames): ils leur ont rajouté

---

<sup>132</sup> L'aire préoptique (je n'ai pas trouvé le correspondant dans l'atlas du SNC humain. Je suppose qu'il s'agit des noyaux de l'hypothalamus situés en avant et au-dessus du chiasma optique. On trouve dans KAN-588 des informations sur le Noyau Sexuellement Dimorphique de cette structure).

<sup>133</sup> Cf. la conférence de Larry Young à l'université de Genève le 15 mars 2011. La conférence est normalement en ligne sur: <http://www.unige.ch/presse/archives/2011/cerveau2011.html>. La version originale anglaise et la version traduite en français sont disponibles. Un bon article de Young résumant la neurobiologie générale de l'attachement est: Insel, T.R., & Young, L.J. (2001). The neurobiology of attachment. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 129-136.

<sup>134</sup> Lim, M. M., Wang, Z., Olazábal, D. E., Ren, X., Terwilliger, E. F., & Young, L. J. (2004). Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature*, 429(6993), 754-757.

des copies de ce gène (par transfert de gènes dans le pallidum ventral<sup>135</sup>, à l'aide d'un vecteur viral), ce qui a conduit à une surexpression du gène dans les zones injectées.

Non seulement la distribution des récepteurs à la vasopressine est devenue semblable, chez ces campagnols transgéniques, à celle des campagnols des prairies, mais leur comportement est aussi devenu plus semblable: les mâles sont devenus plus attachés aux femelles, et ont montré aussi davantage de comportements paternels envers les petits!

Le comportement socio-sexuel (ici monogamie vs. polygynie) est donc aussi coloré par des informations génétiques. Au fond, cela n'a rien d'étonnant: ce n'est pas la culture (inexistante!) des campagnols qui leur prescrit comment se comporter vis-à-vis de leur partenaire.

### ***Des influences génétiques sur le comportement humain?***

Sur la base de ce qui a été dit dans les premiers cours, on peut peut-être suggérer, n'en déplaise aux tenants d'une humanité purement socio-culturelle, que des influences, des colorations, d'origine biologique, agissent sur le comportement humain, même dans des domaines affectifs complexes, comme l'attachement et la fidélité.

### **Vasopressine et fidélité masculine**

On vient de parler de l'effet de la vasopressine chez les campagnols. Il se trouve que Walum et al., il y a quelques années<sup>136</sup>, ont montré que la vasopressine joue potentiellement un rôle semblable chez nous. Chez l'humain, en effet, y a un polymorphisme d'une séquence répétée de nucléotides<sup>137</sup> qui se trouve juste attenante au gène *avpr1a*, codant (sur le chromosome 12q14-15) pour un des types de récepteurs à la vasopressine, et on a supposé que ce polymorphisme pouvait agir (car il module l'expression de *avpr1a*) sur le comportement d'attachement des hommes,

Pour le vérifier, les chercheurs ont évalué chez des hommes, par un questionnaire, leur statut d'attachement leur partenaire; ils ont ensuite mis leurs réponses en lien avec les polymorphismes (c.-à-d., de quelle séquence particulière, ou *allèle*, ils étaient porteurs). L'étude a montré un effet d'un seul polymorphisme particulier (l'allèle "334"). De fait, suivant qu'ils en portaient 0 (homozygotes pour l'absence de cet allèle), 1 (hétérozygotes) ou 2 (homozygotes pour la présence de cet allèle), la

---

<sup>135</sup> Le pallidum est une structure basale du télencéphale. Il reçoit des entrées en provenance du néocortex (qui lui-même reçoit les entrées sensorielles via le thalamus) via le cortex strié, et ses sorties se font vers les zones motrices et le thalamus, d'autant plus vers le thalamus d'ailleurs que le cerveau est proportionnellement grand dans l'espèce considérée. Le pallidum fait donc partie de la [boucle cortico-striato-thalamo-corticale](#) (voir p.ex. Striedter G.F. (2006). Précis of *Principles of Brain Evolution. Behavioral and Brain Sciences*, 29, 1-36; notamment le commentaire de Richard Granger, p. 18)

<sup>136</sup> Walum, H., Westberg, L., Henningson, S., Neiderhiser, J. M., Reiss, D., Igl, W., ... & Lichtenstein, P. (2008). Genetic variation in the vasopressin receptor 1a gene (AVPR1A) associates with pair-bonding behavior in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(37), 14153-14156.

<sup>137</sup> RS3, une répétition complexe (CT)<sub>4</sub>-TT-(CT)<sub>8</sub>-(GT)<sub>24</sub>. Il existe de nombreux allèles de RS3, et la présence/absence de l'un seulement (l'allèle 334) est corrélée aux variables mesurées ici.

tendance des hommes à avoir des problèmes de couple augmentait légèrement; de même, leur tendance à être mariés plutôt que concubins tendait à diminuer.

Le comportement d'attachement chez l'être humain mâle semble donc être légèrement coloré par un facteur génétique lié à la vasopressine. Quelle proportion *totale* des comportements d'attachement chez l'humain est colorée génétiquement? La question est fascinante mais la réponse est encore lointaine...

### **L'infidélité féminine est héritable**

Ces effets génétiques sur l'attachement ne sont évidemment pas limités aux hommes. Une étude<sup>138</sup> sur 1600 paires de jumeaux de sexe féminin a montré que chez les femmes l'infidélité et le nombre de partenaires sexuels sont héritables<sup>139</sup> à environ 40% (c'est-à-dire que 40% des différences entre individus sont dues à des différences génétiques). Ces deux traits sont corrélés à 47%. Par contre, les auteurs n'ont pas mis en évidence de lien avec la vasopressine chez les femmes.

Les auteurs ont également déterminé que l'attitude envers l'infidélité, elle, n'est pas influencée par les informations génétiques, mais essentiellement par les influences du milieu (et 70% du milieu non partagé, c'est-à-dire pas la famille!).

### **Les rôles sexuels ont sûrement un fond biologique**

Et pour ce qui est des différences entre hommes et femmes? Il n'y a pas si longtemps que cela, dans certains milieux, on prétendait encore que les rôles sexuels ("de genre") étaient entièrement déterminés socialement, à tel point que

---

<sup>138</sup> Cherkas, L.F., et al. (2004) Genetic influences on female infidelity and number of sexual partners in humans: a linkage and association study of the role of the vasopressin receptor gene (AVPR1A). *Twin Research*, 7 (6), 649-658.

<sup>139</sup> Le concept d'héritabilité a été défini par Lush en 1940. Il correspond à la fraction de la variabilité d'un caractère qu'on peut attribuer à des différences génétiques. La variabilité elle-même est mesurée statistiquement par la variance de la mesure du caractère. La définition exacte de l'héritabilité (dénotée par  $h^2$ ) est le quotient de la variance génotypique additive par la variance phénotypique totale:  $h^2=VA/VP$ . Sa valeur peut aller de 0 à 1 (dans ce dernier cas, la variance du caractère est totalement génétique et additive). On peut estimer l'héritabilité par mesure des corrélations entre individus apparentés, ou encore en mesurant la réponse à la sélection artificielle. En effet: soit S l'écart, pour un caractère donné, entre la moyenne de la population totale et la moyenne des individus particuliers - les géniteurs - qu'on a sélectionnés pour la reproduction; soit R la réponse à la sélection artificielle (l'effet de la sélection des géniteurs sur ce caractère chez les descendants), autrement dit l'écart, pour ce caractère, entre la moyenne de la population totale et la moyenne des descendants; alors R sera lié à S par la relation  $R=h^2S$ . Ceci montre que pour que la sélection artificielle fonctionne, il faut qu'il y ait variabilité des caractères (sinon VA est nul donc  $h^2=0$ ), et, de manière générale, que les caractères soient héritables!

Pour estimer l'héritabilité d'un caractère, on emploie souvent la méthode des jumeaux [PLO-105]: Si la corrélation (pour un certain caractère mesuré) entre vrais jumeaux est la même qu'entre faux jumeaux, c'est que l'héritabilité est nulle. Si de vrais jumeaux ont une corrélation de 1, et de faux jumeaux une corrélation de 0.5, l'héritabilité est de 100% (i.e. dans ce cas-ci, les variations génotypiques entre individus expliquent entièrement (au sens statistique) les variations phénotypiques. Puisque des vrais jumeaux sont génétiquement identiques, et que des faux jumeaux ne le sont (en moyenne!) qu'à moitié, la différence entre les deux corrélations correspond à la moitié de l'effet génétique. Ainsi, l'héritabilité de la taille chez l'humain est de 90%, ce qui veut dire qu'il doit y avoir une différence de 0.45 (la moitié de 0.9) entre les corrélations de taille entre jumeaux vrais et entre faux jumeaux.

des abus médicaux ont parfois été commis, par exemple réassignation de sexe suite à une opération ratée sur les organes génitaux d'un enfant<sup>140</sup>.

Peut-être ne tient-on plus des positions si caricaturales; mais on affirme encore souvent que si les garçons préfèrent jouer avec des camions et les filles, avec des poupées, cela tient à des facteurs culturels *uniquement*: l'influence des modèles parentaux et des stéréotypes sociaux notamment.

Il n'est pas question ici de minimiser l'effet des modèles environnementaux sur le développement du comportement. Même Lorenz ne l'aurait pas volontiers fait: après tout, c'est bien le modèle environnemental - la première chose mobile que voit le petit oison ou caneton à peine éclos - qui va déterminer son attachement au parent, mais aussi son orientation sexuelle par la suite (oui, les oies de Lorenz, une fois adultes, lui faisaient la cour<sup>141</sup>!).

Mais ce n'est pas parce qu'on reconnaît l'influence massive de l'environnement socio-culturel qu'on est amené à nier l'existence probable de colorations biologiques sur l'identité sexuelle et les rôles de genre: il n'y a pas d'incompatibilité entre ces deux hypothèses.

Gerianne Alexander et Melissa Hines<sup>142</sup>, en 2002, se sont amusées à mettre dans la cage de singes vervets des voitures, des poupées et d'autres jouets; ces jouets avaient été sélectionnés sur la base d'études antérieures sur l'humain comme suscitant plutôt l'intérêt des petits garçons, des petites filles, ou indifféremment des deux.

---

<sup>140</sup> Ainsi, en 1960 au Canada, suite à une circoncision ratée, on décida de transformer un garçon, David Reimer, en fille, Brenda (ce cas est devenu connu dans la littérature médicale comme John /Joan), par un traitement chirurgical et hormonal commencé à l'âge de 22 mois. Il devint elle, on lui fit porter des robes et jouer à la poupée, avec, disait-on, un succès considérable dans ce changement de genre. Ce cas fut souvent cité comme preuve du fait que le rôle sexuel était une construction sociale uniquement, et ne reposait que marginalement sur la biologie. En fait, en 1997, deux chercheurs, Diamond et Sigmundson, retrouvèrent cette personne. Ses parents lui avaient dit la vérité à 14 ans, à son grand soulagement, car Brenda enfant avait toujours voulu porter des pantalons, jouer avec les garçons et faire pipi debout. "Elle" cessa les traitements hormonaux, se fit ôter les seins, et plus tard se maria à une femme et adopta des enfants. Celui qu'on brandissait comme preuve de la détermination sociale du rôle sexuel se révélait juste le contraire. Dans Ridley M. (1999) *Génome*. Paris : Laffont (page 250). Plus de détails dans wikipedia.

<sup>141</sup> Le fait que l'imprégnation sur le parent est confondue avec l'imprégnation sexuelle est spécifique aux Anatidés.

<sup>142</sup> Alexander G.M., Hines, M. (2002). Sex differences in response to children's toys in nonhuman primates (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *Evolution and Human Behavior*, 23, 467-479: Résumé: "Sex differences in children's toy preferences are thought by many to arise from gender socialization. However, evidence from patients with endocrine disorders suggests that biological factors during early development (e.g., levels of androgens) are influential. In this study, we found that vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) show sex differences in toy preferences similar to those documented previously in children. The percent of contact time with toys typically preferred by boys (a car and a ball) was greater in male vervets (n = 33) than in female vervets (n = 30) (P < .05), whereas the percent of contact time with toys typically preferred by girls (a doll and a pot) was greater in female vervets than in male vervets (P < .01). In contrast, contact time with toys preferred equally by boys and girls (a picture book and a stuffed dog) was comparable in male and female vervets. The results suggest that sexually differentiated object preferences arose early in human evolution, prior to the emergence of a distinct hominid lineage. This implies that sexually dimorphic preferences for features (e.g., color, shape, movement) may have evolved from differential selection pressures based on the different behavioral roles of males and females, and that evolved object feature preferences may contribute to present day sexually dimorphic toy preferences in children."



Ce sont les mâles qui se sont intéressés aux voitures, plus que les femelles, et les femelles qui ont joué avec les poupées, plus que les mâles: plus généralement, les jouets "masculins" étaient manipulés plus par les mâles que par les femelles, et vice versa pour les jouets "féminins". Ces résultats sont certes à prendre avec un grain de sel... Mais en ce qui concerne les mâles, cette préférence peut s'interpréter par exemple comme un intérêt inné pour les objets colorés, mobiles; la préférence des femelles pour un stimulus de type poupée peut se comprendre par l'existence de mécanismes proximaux de l'investissement parental (ce sont les vervets femelles qui s'occupent des petits).

Une étude récente<sup>143</sup> en milieu naturel, sur des singes bien plus proches de nous que les vervets, à savoir les chimpanzés, montre des différences entre sexes concernant la façon de jouer avec des objets. Les jeunes femelles portent beaucoup plus que les jeunes mâles des bâtons qu'elles triment avec elles, voire même qu'elles emmènent dans leur nid. Ces femelles, par contre, cessent totalement de jouer avec ces bâtonnets dès le moment où elles-mêmes ont des petits. Les mêmes tendances s'observent d'ailleurs chez les enfants humains. Ici encore, on peut penser que les mécanismes proximaux de l'investissement parental s'expriment au travers de ces comportements (le bâtonnet serait alors une sorte de substitut de bébé).

### **Certains polluants modifient l'identité de genre**

Soit dit en passant, c'est évidemment au travers des hormones en jeu au cours du développement (on en reparlera plus tard) que se produisent les influences biologiques sur l'identité de genre. Malheureusement, certains polluants interfèrent avec les cascades hormonales en question chez l'humain.

Par exemple, une étude de 2008<sup>144</sup> montre que les garçons dont les mères ont été exposées plus que d'autres à des phtalates<sup>145</sup> (des produits impliqués dans la fabrication du PVC, présents également dans certains produits cosmétiques<sup>146</sup>, et utilisés comme ammollissants - maintenant interdits, ou d'usage fortement restreint<sup>147</sup> - dans certains jouets en plastique) jouent moins à des jeux "typés garçons".

---

<sup>143</sup> Kahlenberg, S.M., & Wrangham, R.W. (2010). Sex differences in chimpanzees' use of stick objects resemble those of children. *Current Biology*, 20 (24), R1067-R1068.

<sup>144</sup> Swan, S.H., et al. (2009). Prenatal phthalate exposure and reduced masculine play in boys *International Journal of Andrology*, 33 (2), 259-269. De l'abstract: "Foetal exposure to antiandrogens alters androgen-sensitive development in male rodents, resulting in less male-typical behaviour. Foetal phthalate exposure is also associated with male reproductive development in humans, but neurodevelopmental outcomes have seldom been examined in relation to phthalate exposure.(...). We examined play behaviour scores (masculine, feminine and composite) in relationship to (log10) phthalate metabolite concentrations in mother's urine separately for boys (N = 74) and girls (N = 71). Covariates (child's age, mother's age and education and parental attitude towards atypical play choices) were controlled using multivariate regression models. (...) [The] data, although based on a small sample, suggest that prenatal exposure to antiandrogenic phthalates may be associated with less male-typical play behaviour in boys. Our findings suggest that these ubiquitous environmental chemicals have the potential to alter androgen-responsive brain development in humans."

<sup>145</sup> En anglais le mot s'écrit avec deux "h", *phthalate*.

<sup>146</sup> Cf. di(2-ethylhexyl) phthalate (DEHP).

<sup>147</sup> Depuis 1998 aux USA, depuis 1999 dans l'Union Européenne.



Cette étude a mesuré chez des femmes enceintes, par des prélèvements d'urine, le taux de métabolites (produits de dégradation) du phtalate, indiquant leur plus ou moins grande exposition aux phtalates; par la suite, on a mesuré la masculinité/féminité des comportements de jeu chez les enfants nés de ces femmes à l'aide d'un questionnaire standardisé de typicité sexuelle du jeu en âge préscolaire<sup>148</sup>.

Les résultats montrent qu'une concentration élevée de deux métabolites (MEOHP et MEHHP et leur somme) chez la mère était corrélée à une diminution au score de masculinité de jeu chez leurs enfants de sexe masculin<sup>149</sup>. Aucun effet n'a par contre été observé chez les filles.

Ainsi, accepter que des comportements "typés genre" puissent être en partie influencés par des facteurs biologiques sous-jacents (et pas uniquement par des facteurs de société) peut mener à mieux prendre en compte les risques que comporte l'environnement biologique que nous créons pour nous-mêmes sans toujours le savoir.

19.10.2016

### ***Des gènes au comportement: pas de lien simple***

Les généticiens en particulier, mais aussi le grand public, ont longtemps conservé une vision extrêmement simpliste du passage des gènes au comportement, en dépit de la position qu'affichait par exemple l'éthologue américain T. C. Schneirla dès les années 1940.

Or, il n'y a pas de lien simple entre génome et comportement; cette évidence est devenue de plus en plus claire dans le courant des vingt dernières années. Déjà en 2002, Dean Hamer, un généticien, célèbre - et controversé à l'époque - pour avoir affirmé qu'il avait identifié un gène impliqué (dans certaines familles au moins) dans l'homosexualité masculine, remarquait dans *Science*<sup>150</sup> (ma traduction):

*"Aussi longtemps que la génétique du comportement cherchait à établir l'héritabilité des caractères (la part de variance explicable par l'hérédité), elle avait rencontré des succès étonnants: les gènes influencent pratiquement tous les aspects du comportement humain: personnalité<sup>151</sup>, tempérament, style cognitif, et désordres psychiatriques, avec des effets forts (expliquant 30 à 70% de la variance totale), et répliqués d'une culture à l'autre.*

---

<sup>148</sup> Le PSAI (Pre-School Activity Inventory) est un questionnaire rempli par les parents. Il est obtainable via <http://www.pearsonpsychcorp.com.au/productdetails/360> (mars 2012)

<sup>149</sup> Le graphique donné par les auteurs représente, sur la base des valeurs de régression observées, le changement de score attendu chez les enfants issus des mères au 90<sup>ème</sup> percentile relativement à ceux issus de mères au 10<sup>ème</sup> percentile en ce qui concerne leur exposition aux phtalates.

<sup>150</sup> Hamer D. (2002) Rethinking behavior genetics. *Science*, 298, 71-72.

<sup>151</sup> Il est intéressant de constater que cela inclut la tendance à consommer du café: *ScienceDaily* (Apr. 6, 2011)- Two genes in which variation affects intake of caffeine, the most widely consumed stimulant in the world, have been discovered. A team of investigators (...) examined genetic variation across the entire genome of more than 47,000 individuals from the U.S., as described in the open-access journal *PLoS Genetics*. The genes identified were CYP1A2, which has previously been implicated in the metabolism of caffeine, and AHR, involved in the regulation of CYP1A2. Individuals with the highest-consumption genotype for either gene consumed ~40 mg more caffeine than those with the lowest-consumption genotype, equivalent to the amount of 1/3 cup of caffeinated coffee, or 1 can of cola.

*Lorsque la génétique du comportement s'est mise, avec les instruments modernes, à essayer de remonter jusqu'au gène, i.e. de déterminer quels gènes spécifiques contribuent aux différences interindividuelles, et comment ils agissent au niveau du cerveau, elle a foncé dans un mur. Malgré les recherches portant sur les désordres psychiatriques majeurs (schizophrénie, syndrome de Gilles de la Tourette, trouble bipolaire), on n'a identifié aucun gène directement responsable."*

La raison en est à la prémisse de base de la génétique du comportement, qui était fautive. Cette prémisse était qu'il y a une relation linéaire entre gènes et comportements. En réalité (et c'est Hamer lui-même qui le relève), ce modèle est simpliste. De fait, il faut voir que ce sont des réseaux de gènes et des réseaux environnementaux qui vont agir sur le cerveau en développement et influencer le comportement. Hamer en tire un schéma de la combinaison des effets du génome et de l'environnement sur le développement du cerveau et du comportement.

Ce que Hamer oublie encore dans son schéma, c'est la boucle en retour: le comportement résultant va influencer les interactions environnementales... et même l'expression des gènes. Si cette dernière phrase vous étonne, pensez à l'exemple suivant. Si le sujet, disons un rat, est amené par son comportement à rencontrer une situation stressante (par exemple juste en s'avançant dans un environnement inconnu), alors seulement certaines modifications hormonales liées à l'expression du stress vont avoir lieu. Or, le niveau d'hormones est, *in fine*, dû à la régulation de l'expression des gènes qui codent ces hormones!

### **Une parenthèse au passage: l'homosexualité**

Puisqu'on parle de Dean Hamer, faisons ici un petit détour par la question de l'homosexualité.

Quelle proportion des différences entre individus adultes de sexe masculin, en ce qui concerne l'orientation du comportement sexuel (tendance à avoir des partenaires de l'autre sexe vs. du même sexe), est due à des différences génétiques (le reste s'expliquant par des différences de milieu (y compris utérin), de famille, d'expériences...)? Lorsqu'on pose cette question dans l'auditoire, on obtient toute la palette de réponses possibles, de 0% à 100%, avec une forte majorité de réponses autour de 20%-35%.

La réponse correcte est effectivement autour de la valeur de 35% pour le comportement homosexuel masculin, et deux fois moins pour le comportement féminin. Les auteurs d'une étude<sup>152</sup> en Suède, qui a porté sur 3826 paires de jumeaux de même sexe (DZ et MZ, évidemment), leur ont demandé le nombre total de partenaires sexuels de sexe opposé et de même sexe qu'ils avaient eu dans leur vie. Dans un compte-rendu de cette étude, on lit:

*"Overall, genetics accounted for around 35 per cent of the differences between men in homosexual behaviour and other individual-specific environmental factors (that is, not societal attitudes, family or parenting which are shared by twins) accounted for around 64 per cent. In other words, men become gay or straight because of different developmental pathways, not just one pathway. For women,*

---

<sup>152</sup> Långström, N., Rahman, Q., Carlström, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: A population study of twins in Sweden. *Archives of sexual behavior*, 39(1), 75-80.

*genetics explained roughly 18 per cent of the variation in same-sex behaviour, non-shared environment roughly 64 per cent and shared factors, or the family environment, explained 16 per cent. The study shows that genetic influences are important but modest, and that non-shared environmental factors, which may include factors operating during foetal development, dominate."*

Evidemment, l'existence d'une variance à base génétique, c'est-à-dire d'une prédisposition génétique, même faible, pose inévitablement la question: comment une telle prédisposition génétique a-t-elle pu se maintenir dans la population, puisqu'elle s'accompagne évidemment d'une baisse dans le potentiel reproducteur moyen des individus qui en sont porteurs? On n'y répondra pas ici, mais cette question conduit à celle, plus générale, de l'homosexualité dans le règne animal, ce qui permet une fois de plus une approche comparative, chère aux éthologues. Ceci constitue un sujet à part entière et plusieurs ouvrages (voir bibliographie) traitent de ce sujet; en effet, les comportements homosexuels sont très courants dans de nombreuses espèces.

Notons que cette approche comparative, appliquée aux humains comparativement aux autres primates par exemple, soulève une foule d'autres interrogations, toutes plus fascinantes les unes que les autres. Les femmes ont des seins; sans une réflexion comparative, on trouverait cela inévitable: après tout, il faut des seins pour allaiter! Oui, mais les seins des femmes sont permanents, alors que ceux des femelles de chimpanzés ne sont vraiment apparents que pendant la période de l'allaitement. La permanence des seins des femmes est donc une exception, et alors une source d'interrogation: quelle fonction, s'il y en a une, est-elle ainsi réalisée par cette particularité anatomo-physiologique? D'autres exemples de telles questions, et quelques pistes de réponse, sont à trouver dans des ouvrages comme *How Women Got their Curves*, de Barash et Lipton<sup>153</sup>.

Toujours dans une approche biologique, les mécanismes impliqués dans l'homosexualité humaine sont traités dans plusieurs ouvrages, notamment *Biologie de l'Homosexualité*, de Jacques Balthazart. On connaît bien maintenant par exemple l'influence de l'ordre de naissance<sup>154</sup>: chaque frère aîné supplémentaire (en fait, chaque grossesse masculine précédente chez une mère donnée) augmente la probabilité pour le petit garçon à naître de devenir homosexuel de quasi un tiers (c'est-à-dire que, par exemple, elle passe de 3% pour un garçon à 4% pour le garçon suivant, quel que soit le nombre de filles entre deux). Cet effet de rang de naissance est observable dans diverses populations et a été trouvé dans plusieurs études et n'apparaît pas pour les femmes homosexuelles.

Est en jeu probablement un trio de gènes du chromosome Y : les antigènes d'histocompatibilité mineure H-Y. L'un de ces gènes code la substance anti-müllérienne (qui conduit à la régression des canaux de müller chez l'embryon mâle-qui sinon deviennent utérus et trompes de Fallope). Au fur et à mesure des grossesses *masculines*, la mère développe une réaction immunitaire contre ces antigènes H-Y. Or, une des fonctions des H-Y serait de masculiniser certaines structures du cerveau (mais pas les organes génitaux). Si la mère les "combat" de plus en plus, la masculinisation se fait de moins en moins.

---

<sup>153</sup> Voir en bibliographie.

<sup>154</sup> Cf. Blanchard R., Klassen P. (1996) H-Y antigen and homosexuality in men. *J. theor. biol.* 185, 373-378.

## L'épigénétique: Piaget déjà

Comme le disait il n'y a pas longtemps Joël de Rosnay dans une table ronde<sup>155</sup>, les mécanismes épigénétiques ("autour des gènes") font maintenant l'objet d'études de pointe, avec des Nobel à la clé, études qui montrent de plus en plus comment l'interaction avec l'environnement (au sens le plus large, depuis le milieu intercellulaire et utérin jusqu'au milieu social) agit massivement, évidemment non pas sur le contenu du génome (invariant après la fécondation), mais sur l'expression des gènes et la dynamique organique qui en résulte.

Plus étonnant encore, ainsi que le racontait récemment Didier Grandjean à la Radio Romande<sup>156</sup>, ces effets épigénétiques sont même transgénérationnels: dans une sorte de retour du Lamarckisme par la porte de derrière, on se rend compte maintenant que les marquages (méthylations) du génome qui modifient l'activité des gènes peuvent se transmettre à la génération suivante (des rats issus de pères conditionnés à éviter une certaine odeur ont eux-même une réaction augmentée à l'odeur en question, alors qu'ils ne l'ont pas rencontrée auparavant et qu'ils n'ont pas connu leur père), voire même à la génération d'après. On imagine bien que ces phénomènes sont susceptibles d'agir, pas directement mais indirectement, sur les mécanismes de l'évolution.

Concernant le lien entre génome et comportement, Piaget lui-même avait déjà une position constructiviste à ce sujet<sup>157</sup>. Il a développé cette position dans *Biologie et Connaissance* en 1967. C'est ainsi qu'on lit, page 120: "(...) l'information fournie par le génotype n'est pas seulement transmise, mais aussi transformée au cours de tout ce développement, et (...) le système essentiel n'est plus le génotype à lui seul mais le "système épigénétique" total"(...). Cette pensée sur les effets de "ce qui est autour des gènes" a été très mal reçue à l'époque, dans un milieu de biologistes encore très "géno-centré" (et d'autant plus que Piaget avait écrit quelques bêtises aussi)<sup>158</sup>.

---

<sup>155</sup> Après vérification, c'était en 2011, à la Maison de l'Unesco à Paris. J. de Rosnay est biochimiste, systémicien (et influencé par l'École de Palo Alto), et vulgarisateur scientifique.

<sup>156</sup> Emission "Tribu" du 28 septembre 2016.

<sup>157</sup> Il s'inspirait notamment des travaux de C.H. Waddington, véritable précurseur dans ce domaine. Cf. article de Wikipedia: *Conrad Hal Waddington né le 8 novembre 1905 à Evesham, Worcestershire est mort le 26 septembre 1975 à Édimbourg était un biologiste du développement, paléontologue et généticien qui s'est intéressé aux fondements des systèmes biologiques et au rôle de l'épigénèse dans l'évolution. Après la guerre, il a été nommé professeur de génétique animale à l'Université d'Édimbourg. Son concept de paysage épigénétique constitue une image sur la régulation génétique du développement. À travers de nombreux ouvrages, Waddington a surtout souligné que le processus évolutif mettaient principalement en jeu des mutations affectant le développement. En se référant à la capacité d'un organisme à produire un même phénotype en dépit des variations du génotype ou de l'environnement, Waddington a imaginé le concept d'assimilation génétique. L'assimilation génétique consiste en l'assimilation d'une réponse directement dans le génome à un stress environnemental. Il montre ainsi que l'hypothèse de Lamarck sur le principe de l'hérédité des caractères acquis peut intervenir en biologie du développement puisqu'un stress environnemental peut induire une réponse du répertoire développemental d'un organisme.*

<sup>158</sup> "(...) Mais, en second lieu, ceci est fondamental, la biologie contemporaine, sous les espèces de la "théorie synthétique" de J. Huxley, Waddington, etc., conduit à appuyer en partie la phylogenèse sur l'ontogenèse et non plus seulement l'inverse. En effet, d'une part, les gènes ne sont pas des éléments statiques, mais des facteurs identiques ou analogues à des enzymes et dont la nature se manifeste par leur activité, solidaire et soumise à un ensemble de régulations, au cours de tout le développement embryogénétique en interaction avec le milieu. Il en résulte que l'information fournie par le génotype n'est pas seulement transmise, mais aussi transformée au

## Ce sont les interactions qui dominent

Comme on le voit, l'influence de l'information génétique et celle de l'information en provenance du milieu en général interagissent de manière complexe. Pour comprendre certains exemples et se représenter la chose de manière très simplifiée, on pourrait dire que l'information génétique fournit un potentiel qui sera modulé (réalisé, ou pas, ou partiellement) par les effets de l'environnement<sup>159</sup>.

## Pigmentation des siamois et température

Pour illustrer cela, voici un exemple littéralement visible de l'effet de l'environnement sur l'effet final d'un gène: le patron de couleur des chats siamois résulte d'une mutation qui affecte le gène codant un enzyme (la tyrosinase) impliqué dans la synthèse du pigment sombre de la fourrure (la mélanine) et rend cet enzyme sensible à la température: L'enzyme "mutant" n'est actif qu'à basse température<sup>160</sup> (extrémités: queue, oreilles, visage, bout des pattes, et le visage, refroidi par les sinus)<sup>161</sup>.

On comprend dès lors très bien ici le sens de l'affirmation de Gould: [GOU-324, GOK-421] "Nous n'héritons pas des caractères: nous héritons des potentialités génétiques".

## Phénylcétonurie et régime alimentaire

On peut donner comme autre exemple [DAW-60] celui de la phénylcétonurie<sup>162</sup>: il s'agit d'une maladie héréditaire grave (1 cas pour 15'000 naissances en Suisse, soit

---

*cours de tout ce développement, et que le système essentiel n'est plus le génotype à lui seul mais le "système épigénétique" total au sens de Waddington (voir au § 2 la notion de champ ou de paysage épigénétique). D'autre part, la sélection n'est plus conçue comme portant directement sur les gènes (en tant que corpuscules dont les uns seraient retenus et les autres éliminés à la manière, comme le dit ironiquement Waddington, dont, dans une carrière, les divers tamis sélectionnent les pierres), mais elle porte sur les phénotypes en tant que "réponses" fonctionnelles du génome en sa totalité aux incitations et tensions du milieu: il en résulte que le phénotype, à tous les niveaux de son développement individuel, devient un instrument essentiel de variation, ce qui tend à subordonner à nouveau l'évolution, sous sa perspective phylogénétique, aux lois du développement embryogénétique." Piaget, *Biologie et Connaissance*, NRF Gallimard, 1967 (p. 120)*

<sup>159</sup> Voir le concept de "norme de réaction", lié à celui de plasticité phénotypique.

<sup>160</sup> The pointed pattern is a form of partial albinism, resulting from a mutation in tyrosinase, an enzyme involved in melanin production. The mutated enzyme is heat-sensitive; it fails to work at normal body temperatures, but becomes active in cooler areas of the skin. This results in dark colouration in the coolest parts of the cat's body, including the extremities and the face, which is cooled by the passage of air through the sinuses. All Siamese kittens, although pure cream or white at birth, develop visible points in the first few months of life in colder parts of their body. By the time a kitten is four weeks old the points should be clearly distinguishable enough to recognise which colour they are. Siamese cats tend to darken with age, and generally adult Siamese living in warm climates have lighter coats than those in cool climates. [wikipedia, 2.3.2009]

<sup>161</sup> À cause de ce gène muté de la tyrosinase qui fait que les siamois ont seulement les extrémités pigmentées, ils ont aussi un manque de mélatonine dans la rétine, et cela, à son tour, entraîne une décoloration incomplète (le croisement des fibres au niveau du chiasma optique est incomplet, et le signal dans le CGN et le cortex visuel est brouillé). Et il existe deux solutions développementales à ce problème, (a) type "Midwestern cat": réduction du champ visuel, et (b) type "Boston cat": insertion des fibres dans un autre endroit du cortex visuel, avec risque de strabisme associé. Voir [BAR], pp. 236 ssq.

<sup>162</sup> Dans les cellules du foie, une enzyme, la PAH (phénylalanine hydroxylase), permet de transformer la phénylalanine en excès en tyrosine (autre acide aminé). Chez les individus phénylcétonuriques, le gène responsable de la PAH est défectueux. C'est un trait héréditaire

3-4 enfants par année) dépendant d'un seul gène récessif (situé sur le chromosome 12, en 12q22-12q24). L'allèle responsable empêche la formation d'un certain enzyme, qui, chez les gens normaux, transforme un acide aminé (la phénylalanine) en un autre (la tyrosine). La phénylalanine s'accumule dans l'organisme des enfants homozygotes pour ce gène (donc atteints de la maladie), et empêche le passage des autres acides aminés, nécessaires à la croissance du système nerveux, au travers de la barrière hémato-encéphalique. Cette accumulation provoque donc indirectement de profonds troubles du développement (notamment un retard mental grave nécessitant un placement en institution<sup>163</sup>).

Pour contrecarrer cet effet génétique, il suffit d'agir sur l'environnement de développement en modifiant la diète par suppression totale des sources de phénylalanine (par exemple les fromages, viandes, poissons, œufs, féculents... et certains édulcorants artificiels<sup>164</sup>). Bien que le régime soit contraignant, il permet d'éviter pratiquement tous les effets de cette maladie.

### Les gros lecteurs deviennent plus myopes que les autres

Un autre bel exemple concerne le rôle d'un certain gène, APLP2, dans le développement de la myopie<sup>165</sup>. Ce gène s'exprime particulièrement dans les cellules amacrines de la rétine; l'analyse de contraste dans les cellules amacrines intervient dans le processus de croissance de l'oeil, car la longueur de l'oeil qui grandit doit s'ajuster à la puissance de son optique (cornée, cristallin) pour donner

---

autosome récessif. Il existe une variante plus rare, dans laquelle la PAH est normale, mais où son cofacteur, la tétrahydrobioptérine (BH4), n'est pas synthétisée par le patient. Chez les personnes phénylcétonuriques, la transformation de la phénylalanine ne peut se produire et la phénylalanine s'accumule alors dans le sang alors que le taux de tyrosine est abaissé. L'excès de phénylalanine dans le sang est toxique pour le système nerveux, et perturbe le développement du cerveau de l'enfant, entraînant un retard mental. L'abaissement des taux de tyrosine entraîne un abaissement de la production de mélanine, ce qui fait que les enfants atteints ont tendance à avoir des cheveux, un teint et des yeux pâles. L'excès de phénylalanine est converti en phénylcétones (en particulier l'acide phénylpyruvique) qui seront excrétés dans l'urine, d'où le nom de la maladie. La sueur et l'urine de l'enfant atteint ont une odeur typique due à la présence de cétones. [wikipedia, 2.3.09]

<sup>163</sup> Cf. <http://www.pcu.ch/> où on trouvera tous les détails.

<sup>164</sup> Voici pourquoi bien des emballages de produits - notamment ceux contenant l'édulcorant artificiel aspartame - mentionnent "contient une source de phénylalanine".

<sup>165</sup> Ainsi que précisé dans l'étude, il faut savoir que l'incidence de la myopie a passé de 25% à 44% de la population adulte des USA dans les derniers trente ans, ce qui en fait donc un problème de santé publique, car elle est aussi un facteur de risque pour des maladies conduisant potentiellement à la cécité. Normalement le réglage de la dimension de l'oeil vs. la réfraction de l'optique se fait par une boucle de rétroaction: "*Postnatal refractive eye development is a tightly coordinated process whereby visual experience fine-tunes a genetic program of ocular growth towards an optimal match between the optical power of the eye and its axial length in a process called "emmetropization". The emmetropization process is regulated by a vision-driven feedback loop in the retina and downstream signaling cascades in other ocular tissues, and normally results in sharp vision (emmetropia). Failure to achieve or maintain emmetropia leads to the development of refractive errors, i.e., farsightedness (hyperopia) or nearsightedness (myopia).*" Dans leurs conclusions, les auteurs disent: "*In summary, we have identified APLP2 as a novel gene involved in refractive eye development and associated with human myopia. The role of APLP2 in human myopia is supported by several lines of evidence, which suggest that genetic variation at the APLP2 promoter region may influence APLP2 expression in the inner retina and, in turn, may modulate synaptic transmission at the level of amacrine cells, leading to alterations in refractive development.*" Tkatchenko, A. V., Tkatchenko, T. V., Guggenheim, J. A., Verhoeven, V. J., Hysi, P. G., Wojciechowski, R., ... & Williams, C. (2015). APLP2 regulates refractive error and myopia development in mice and humans. *PLoS Genetics*, 11(8), e1005432.

la meilleure netteté, donc le meilleur contraste. Les enfants porteurs d'une variante particulière (l'allèle dit "A") de ce gène sont plus susceptibles que les autres de devenir myopes. Cependant, cette myopie augmentée apparaît surtout chez les enfants qui sont caractérisés comme "gros lecteurs" (ils lisent plus d'une heure chaque jour à l'âge de 8 ans et demi), beaucoup moins chez ceux qui sont des petits lecteurs.

### **Rats sensibles au stress et manipulations néonatales**

[tiré d'une conférence<sup>166</sup> de Thierry Steimer (Unité de Psychopharmacologie Clinique, Département de Psychiatrie, Hôpitaux Universitaires de Genève)]

Les exemples précédents illustrent le fait que les potentialités génétiques ne s'accomplissent qu'en interaction avec le milieu. L'exemple suivant le montrera encore mieux, au niveau comportemental cette fois.

Mis dans une shuttle-box - un dispositif de conditionnement classique où l'animal apprend à éviter des chocs électriques associés à un signal sonore ou lumineux préalable - un rat apprend normalement rapidement à changer de compartiment au signal. Cependant, certains rats apprennent plus vite que d'autres, évidemment.

Dès les années 60, Giorgio Bignami, à Rome, a commencé à sélectionner artificiellement 2 lignées de rats de laboratoire<sup>167</sup>: les *Roman High-Avoidance* (RHA) et les *Roman Low-Avoidance* (RLA). La pression de sélection artificielle a été faite en fonction de leur performance dans la shuttle-box mentionnée ci-dessus, où il fallait simplement éviter les chocs électriques. Ceux qui apprenaient vite étaient faits se reproduire entre eux; il en allait de même pour ceux qui apprenaient lentement.

Bignami a obtenu deux lignées divergeant par leur performance en shuttle-box (évidemment), mais aussi par d'autres caractéristiques comportementales: Les RHA - qui acquièrent vite le comportement d'évitement - sont moins émotionnels, et plus actifs. Les RLA réagissent passivement à une situation stressante (ils s'immobilisent). Ils explorent leur environnement beaucoup moins activement, hésitant à explorer des environnements nouveaux et légèrement effrayants (cf. latence et transitions en open-field).

On pourrait dire que les RLA présentent un phénotype comportemental analogue à une détresse acquise spontanée<sup>168</sup>: il s'agit donc d'un modèle potentiel de la

---

<sup>166</sup> Donnée le 16.6.2000 à la Société Genevoise des Neurosciences.

<sup>167</sup> Qui furent développées ensuite par Peter Broadhurst à Birmingham, qui donna leur nom à ces deux lignées. Cf.: Bignami, G., & Carpi De Resmini, A. (2005). I laboratori di chimica terapeutica dell'Istituto Superiore di Sanità. Roma: Istituto Superiore di Sanità.

<sup>168</sup> A la fin des années 60, ce sont Martin Seligman (qui écrit actuellement des best-sellers sur comment apprendre à être optimiste: "*Learned optimism: How to change your mind and your life*") et ses collègues qui ont découvert (chez le chien, mais aussi le rat, etc.) que, mis dans une situation de stress auquel il était impossible d'échapper (par exemple dans une shuttle-box où l'animal recevait le choc de toute manière, qu'il reste d'un côté ou qu'il passe de l'autre), les individus développent un syndrome (ou état) de détresse acquise. Une expérience montrait par exemple que des rats qui avaient subi des tels chocs juste après le sevrage vers 20 jours d'âge, lorsqu'ils devaient apprendre à échapper à des chocs dans une situation différente à l'âge de 90 jours, en étaient incapables: ils restaient juste immobiles, tétanisés. Ce phénomène de détresse acquise a été utilisé comme modèle de la dépression chez l'animal, et aussi comme modèle animal de la dépression humaine. La différence évidente avec les rats RLA, c'est que chez ceux-ci aucun d'entre eux (ni aucun de ses "ancêtres" dans la lignée) n'a jamais été mis dans une situation de ce type, où il est

dépression, ou plus exactement de prédisposition génétique aux troubles de l'humeur.

Dans les expériences que Thierry Steimer a faites sur ces rats des lignées RHA et RLA, il a constaté que même au niveau hormonal (neuroendocrinien), les RLA, mis dans une nouvelle cage (facteur de stress) ont une réponse hormonale au stress plus forte et plus longue. On peut dire qu'ils ont une sensibilité exagérée au stress, et le contrôlent mal.

Cependant, la chose la plus intéressante montrée par ces travaux est la suivante: la manière dont le génotype s'exprime en un phénotype dépend aussi de l'histoire de l'individu, des événements de vie (influence de l'environnement de développement).

En effet, si des bébés rats RLA sont manipulés chaque jour quelques minutes (en les retirant à la mère et en les caressant gentiment), durant les 20 jours allant de la naissance au sevrage, on constate qu'au moment d'un test type open-field, 6 à 8 mois après ces manipulations, le phénotype comportemental des RLA est devenu très semblable à celui des RHA. Mieux encore, la réponse hormonale au stress, elle aussi, est améliorée chez ces sujets. Il est probable, mais pas démontré, que cette amélioration provient du léger stress qui est imposé aux petits vingt jours de suite lorsqu'ils sont ôtés à la mère et manipulés, soit du fait de la manipulation même, soit de la séparation d'avec la mère. Soit les petits s'habituent simplement à une situation légèrement stressante et qu'ils deviennent mieux capables de gérer le stress; soit que la réponse au stress est rapidement diminuée par le fait que quand le petit est retourné à la mère, elle va s'en occuper davantage, le lécher, etc., et que cette diminution va se généraliser à d'autres situations.

Pour citer la conclusion de Thierry Steimer: *"Ainsi, des facteurs génétiques de vulnérabilité peuvent en partie être compensés par des manipulations comportementales qui permettent vraisemblablement un meilleur apprentissage de l'adaptation au stress chez les individus les plus vulnérables."*<sup>169</sup>

## **L'environnement peut aussi cacher l'effet des gènes**

L'environnement peut donc moduler l'influence des gènes. Cela veut dire que l'influence de l'environnement peut parfois également *dissimuler* l'influence des gènes, faisant croire à un effet environnemental seul, donc à une héritabilité nulle.

Il existe un exemple classique [McFA-49]: Cooper et Zubek (1958) ont pris<sup>170</sup> des rats juvéniles issus de deux lignées différentes, obtenues par Tryon en 1942. Ils ont élevé ces jeunes rats en deux conditions différentes: environnement appauvri ou enrichi.

Lorsqu'on a testé ces rats en ce qui concernait leurs performances en labyrinthe, les deux lignées étaient mauvaises si les rats avaient été élevés en milieu appauvri; et les deux étaient bonnes s'ils l'avaient été en milieu enrichi. Ceci semblait

---

impossible d'échapper au choc. Ils montrent tous les symptômes d'une détresse acquise, mais elle n'est *pas* acquise: elle est spontanée, ou innée.

<sup>169</sup> Un exemple récent d'étude du même type est donné dans Mehta-Raghavan, N. S., Wert, S. L., Morley, C., Graf, E. N., & Redei, E. E. (2016). Nature and nurture: environmental influences on a genetic rat model of depression. *Translational psychiatry*, 6(3), e770.

<sup>170</sup> En fait ils ont fait les choses autrement, mais je change ici le déroulement de leur expérience pour des raisons pédagogiques.



montrer qu'il y avait seulement une influence de la différence de milieu ontogénétique sur les capacités d'apprentissage, et pas d'influence de la différence de génotype.

En fait, ces deux lignées avaient justement été obtenues par élevage sélectif sur le critère "mémoire de labyrinthes"! Élevés en conditions normales de laboratoire (environnement ni appauvri ni enrichi), les rats de ces deux lignées montraient en réalité de grandes différences de performances, ce qui indiquait une grande héritabilité du caractère "mémoire de labyrinthes". Des effets "plancher" et "plafond" masquent la différence entre lignées dans les cas mentionnés plus haut.

Donc, la variabilité d'un certain caractère peut n'apparaître que dans certains environnements (au sens large: environnement développemental, ou environnement actuel...). Suivant comment on la mesure, on obtiendra des valeurs très différentes d'héritabilité; il est important donc de se souvenir de cela.

### **Chez les humains aussi, l'environnement peut cacher**

Le même effet de "camouflage" des facteurs génétiques par l'environnement est manifeste dans... les opinions politiques. Cela peut paraître surprenant, mais les opinions politiques sont en effet sous l'influence partielle de facteurs génétiques (indirectement, bien sûr, via les traits de caractère)! Ceci est décrit dans un article de revue<sup>171</sup> de 2012, où les auteurs citent notamment une étude sur la corrélation entre jumeaux MZ d'un côté, et jumeaux DZ de l'autre, à propos des opinions politiques. Cette corrélation est pratiquement identique (laissant donc supposer que l'héritabilité est nulle) au départ, *mais devient très différente après 20 ans*, c.-à-d. dès que les jumeaux quittent le milieu familial. Aussi longtemps qu'ils sont en famille, les influences de l'environnement oblitèrent les différences entre jumeaux DZ, et ce n'est qu'une fois que ces influences sont levées que les différences apparaissent (la corrélation entre jumeaux DZ tombe à 0.3, alors que la corrélation reste élevée, aux alentours de 0.6, entre jumeaux MZ) et que l'héritabilité est manifestement élevée.

Une méta-analyse<sup>172</sup> récente et très soignée est plus fascinante encore. Elle montre qu'aux USA l'héritabilité observée des mesures d'intelligence et de succès académique est d'autant plus élevée que le niveau socio-économique est élevé. Autrement dit, comme pour les rats à environnement appauvri de Cooper et Zubek cités plus haut, chez les enfants de milieux socio-économiques défavorisés, les différents potentiels génétiques liés à l'intelligence sont "aplatis" par l'effet de l'environnement. Chez les enfants analysés dans cette étude, la part de variance expliquée par les effets génétiques n'est que de 22% quand le niveau socio-économique est à 2 écarts-types en dessous de la moyenne, mais de 64% quand il est à 2 écarts-types au-dessus.

Or - on ne le sait en général pas - aux USA les disparités socio-économiques sont beaucoup plus marquées que dans d'autres pays industrialisés. C'est en fait un des pays industrialisés les plus inégalitaires: selon l'indice d'inégalité GINI<sup>173</sup>, les USA ont un score de 45, comme l'Iran, le Mozambique ou l'Argentine; la moyenne

---

<sup>171</sup> Hatemi, P. K., & McDermott, R. (2012). The genetics of politics: discovery, challenges, and progress. *Trends in Genetics*, 28(10), 525-533.

<sup>172</sup> Tucker-Drob, E. M., & Bates, T. C. (2015). Large cross-national differences in gene × socioeconomic status interaction on intelligence. *Psychological Science*, 0956797615612727 (online).

<sup>173</sup> [https://en.wikipedia.org/wiki/List\\_of\\_countries\\_by\\_income\\_equality](https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_countries_by_income_equality)

mondiale est à 38, le Canada à 32, et les pays de l'Union Européenne à 30. Dans l'étude citée ci-dessus, les auteurs ont également pu faire l'analyse pour certains pays européens et en Australie, où l'inégalité est donc moins criante qu'aux USA. Dans ces pays, l'interaction gènes x milieu socio-économique n'apparaît pas, ce que les auteurs attribuent à des politiques sociales qui assurent un accès plus uniforme à l'éducation et aux soins médicaux.

## Les mécanismes organisateurs du comportement

Nous allons nous éloigner maintenant de la question des interactions gènes - environnement pour aborder celle des mécanismes organisateurs immédiats du comportement.

On constate que Les FAP parfois se déclenchent alors qu'il n'y a pas de stimulus signal, ou ne se déclenchent pas alors qu'il y en a un. Il faut donc supposer que le Mécanisme Inné de Déclenchement supposé par les éthologistes objectivistes réagit certes aux stimuli extérieurs, mais pas uniquement. On va donc admettre l'existence de facteurs internes prédisposant, ou non, l'animal à agir. Ils feront l'objet des sections suivantes.

Attention: on a parlé plus haut de la combinaison de facteurs génétiques et de facteurs environnementaux dans le développement (par exemple dans le cas des rats RHA et RLA). Il ne s'agira pas ici de la même chose, encore que la frontière ne soit pas toujours très claire. Les facteurs internes correspondent à un *état* de l'organisme à un moment donné de son existence, et cet état est modifiable d'une manière le plus souvent réversible; cet *état* interne ne doit pas être confondu avec les *informations* génétiques (bien que ces informations puissent naturellement influencer l'état interne).

### **Le "modèle de la chasse d'eau"**

Sur la base de cette spontanéité des actes instinctifs (qui peuvent se produire à vide), en 1937 Lorenz postule l'existence d'une énergie d'action spécifique à chaque FAP: une sorte d'énergie, spécifique à une activité particulière, est emmagasinée pendant que cette activité reste en sommeil, et est consommée lors de son exécution". Cette idée d'"énergie" d'action a été abandonnée par la suite, en particulier parce que l'énergie est un concept issu de la physique, et que le récupérer pour en faire un concept psychologique est très problématique. Nous ne mentionnons ici cette idée que pour faire comprendre la métaphore qui suit.

Pour que le FAP se produise, il faut en principe le stimulus signal; en son absence, l'énergie reste bloquée (par un mécanisme inhibiteur) jusqu'à ce que le Mécanisme Inné de Déclenchement soit activé et lève l'inhibition. Sinon, l'énergie s'accumule jusqu'à déborder (activités à vide).

Lorenz conceptualise<sup>174</sup> cette idée d'énergie par un modèle, improprement appelé (par d'autres que lui!) "modèle de la chasse d'eau"<sup>175</sup>. Dans ce modèle, les facteurs

---

<sup>174</sup> En réalité, il a repris l'idée d'un autre chercheur, le psychologue William McDougall, qui a proposé un modèle très semblable dès 1913. Voir à ce sujet Griffiths, P.E. (2004). Instinct in the '50s: the British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Biology and Philosophy*, 19.

<sup>175</sup> Improprement, car une chasse d'eau ayant cette architecture ne fonctionnerait pas correctement (en particulier, elle ne se viderait pas d'elle-même une fois la pression sur le bouton relâchée).

motivacionnels internes (l'énergie d'action, pour Lorenz) sont représentés par la pression due à la hauteur d'eau dans le réservoir, hauteur qui croît à mesure que le temps passe (comme la faim augmente à mesure que le temps passe et qu'on ne mange pas); la pression d'eau tend à ouvrir la soupape. Le stimulus signal est représenté par un poids qui tend lui aussi à ouvrir la soupape. Donc, l'addition des facteurs internes et du stimulus signal va actionner le Mécanisme Inné de Déclenchement (ouvrir la soupape), pour autant que la somme des deux soit suffisante.

Selon ce modèle, le comportement lui-même est ce qui provoque la dissipation (l'utilisation?) de l'énergie accumulée. (C'est la *réalisation* du comportement qui fournit le feedback négatif: c'est quand l'eau peut sortir que le niveau du réservoir baisse).

### ***Double quantification et concept de motivation***

Ce modèle, largement dépassé, n'est mentionné ici que parce qu'en dépit de ses défauts (notamment son utilisation très libre du concept d'"énergie" comme on vient de le voir) il est une bonne *métaphore* de la combinaison d'un état interne avec l'effet des stimuli externes. Cette synergie de facteurs internes et externes a été appelée "*double quantification*" par les éthologues objectivistes.

L'état interne, que Lorenz voyait sous la forme d'une énergie spécifique à chaque FAP, est maintenant décrit plus globalement par l'idée de *motivation*, ou simplement de *facteurs internes*. Ce concept moderne de motivation correspond à l'idée générale de tendance à agir et, au sens des éthologues, elle peut donc être définie comme:

*La disposition du sujet à se comporter d'une certaine manière en fonction de changements réversibles de son état interne.*

### **Exemple de double quantification: la parade nuptiale chez le guppy**

Le guppy<sup>176</sup>, un poisson d'aquarium courant, montre en saison de reproduction un comportement de cour (parade nuptiale) durant lequel le mâle sépare la femelle du groupe dans lequel elle se trouve. Il fait pour cela une série de mouvements et prend une série de postures qui sont le prélude à l'accouplement. La gradation de ces comportements à mesure qu'on approche de l'accouplement est la suivante:

- Poursuite (parade initiale, prise de position oblique).
- Sigmoide incomplète, suivie de départ. Si la femelle suit:
- Sigmoide plus accusée, suivie d'une tentative de fécondation.

Cette séquence s'accompagne d'un changement de la coloration du mâle: le patron de taches qu'il porte sur le flanc et la queue change. Gerard Baerends, un des plus importants éthologues objectivistes, avait constaté que les taches reflétaient directement l'état d'excitation sexuelle interne du mâle et constituaient donc un indicateur de son état interne.

Il a procédé à des expériences montrant la manière dont se combinent intensité du stimulus déclencheur (mesurée par la grandeur de la femelle) et état interne (excitation sexuelle mesurée par les marquages colorés) (cf. graphe). Voici

---

<sup>176</sup> *Lebistes reticulatus*.

comment il a travaillé. D'abord des mâles sont mis en présence de femelles, pour qu'ils deviennent sexuellement excités, puis ils sont transférés un par un dans un autre aquarium où il n'y a pas de femelles, mais un leurre.

On peut ainsi (a) présenter un leurre de femelle de taille précise (disons 3.5 cm, cf. ligne horizontale sur le [graphe](#)) à différents mâles arrêtés à des états de taches différents. On mesure alors le degré de réponse de ces mâles au leurre en fonction de leur stade de coloration (= état interne). Alternativement, on peut (b) prendre des mâles de coloration - donc d'état interne - identique (disons "d", ligne verticale sur le graphe), et leur présenter des leures de femelles de taille différente et observer leur réponse en fonction de la taille du leurre.

En appliquant systématiquement cette méthode à ses guppys, Baerends a constaté qu'il y avait effectivement synergie (combinaison) d'un facteur externe (la taille du déclencheur, i.e. de la femelle) et d'un facteur interne (le degré d'excitation sexuelle du mâle). L'apparition d'un comportement donné se produit au moment où la *combinaison* des deux facteurs est suffisante (par exemple, la posture Sigmoidale complète apparaît si on présente une femelle d'env. 3 cm à un mâle très excité sexuellement, ou si on présente une femelle d'env. 4.5 cm à un mâle très peu excité, etc.). En présentant l'ensemble de ces combinaisons et en regardant lesquelles sont suffisantes à déclencher un comportement, Baerends a pu établir expérimentalement des courbes de seuil nommées *isoclines motivationnels*<sup>177</sup> (courbes où la tendance à agir est la même). Le graphe comporte trois isoclines, correspondant chacun au seuil d'apparition d'un des trois comportements: à gauche d'un isocline, le comportement en question n'apparaît pas.

### **Conflit d'états motivationnels**

Un animal peut généralement réaliser un seul type de comportement à la fois, même s'il a plusieurs besoins. Dès lors, il est essentiel que le sujet choisisse la bonne action, qu'il donne priorité au bon "candidat" (McFarland), celui dont l'exécution favorise le plus sa viabilité et sa capacité de reproduction [ETP-18].

### **Final common path et analyse hiérarchique**

Autrement dit, il y a différents systèmes motivationnels qui sont, à un moment donné, en compétition les uns avec les autres pour obtenir le contrôle du comportement (idée de *Behavioral final common path*, McFarland et Sibly: le comportement - unique - est le compromis final des forces en présence).

À titre d'exemple, et sans vouloir le développer ici, on peut voir comment Baerends a pris en compte (a) qu'une conduite donnée peut dépendre de plusieurs centres motivationnels (on peut picorer pour manger, mais aussi pour blesser) et (b) qu'il y a des connexions horizontales entre centres motivationnels de même niveau hiérarchique; ensuite, à l'aide critères statistiques (analyse factorielle) permettant d'identifier les comportements unitaires (FAP) dépendant d'un même centre de contrôle (proximité temporelle, covariation), il a pu créer un [modèle fonctionnel du comportement de couvain chez le goéland argente](#)<sup>178</sup>.

---

<sup>177</sup> Selon McFarland, en 1976.

<sup>178</sup> Légende de ce modèle: N, construction et installation sur le nid; T, toilettage; F, fuite; I, incubation. On trouve des compléments d'information dans MAN-207.

## ***Il y a divers types de facteurs internes***

Parmi les facteurs internes qui vont influencer la prise de décision pour un comportement ou un autre, certains ne nous intéresseront pas ici: l'état physiologique (faim, soif, etc.), ou le niveau général de vigilance (sommeil, éveil, alerte...). Nous nous attarderons par contre sur les rythmes endogènes, les facteurs hormonaux et leurs deux modes d'action, et les facteurs cognitifs.

### **Rythmes endogènes**

De nombreux rythmes endogènes vont moduler de manière interne la réponse aux stimulations du milieu. On connaît évidemment les rythmes circadiens qui modulent la faim, le sommeil, l'excrétion, la température basale, etc., mais il est intéressant de noter que certains rythmes endogènes modifiant les réponses peuvent reposer sur une horloge interne de très long cycle.

Ainsi, il y a une trentaine d'années, [Eberhard Gwinner](#), pionnier incontesté de l'étude des rythmes endogènes de très longue durée, en collaboration avec [Wolfgang Wiltschko](#), très grand nom de l'étude de l'orientation des oiseaux, fait éclore en captivité des fauveltes des jardins, qu'il soumet ensuite à un milieu artificiel constant<sup>179</sup> (température constante, cycle jour-nuit constant 12h/12h) qui masque le passage des saisons. Il teste les oiseaux à différents moments de leur premier automne et premier printemps, dans des cages d'orientation (pour la méthode, voir plus haut les expériences de Helbig), sans présence de repères célestes (sans soleil, sans ciel étoilé) mais avec un champ magnétique terrestre naturel, non modifié (on sait que les fauveltes utilisent aussi le champ magnétique pour s'orienter).

Il constate que les oiseaux montrent des directions d'agitation variant avec le temps qui passe: d'abord sud-ouest, puis sud-est, puis, finalement, au printemps, nord, alors même qu'aucun indice extéroceptif (température ou durée du jour) ne renseigne les oiseaux sur le passage des saisons. Ces directions correspondent aux directions successives de migration au cours de l'année. Dans ce cas précis, en l'absence totale de facteurs externes (pas de stimuli signaux en provenance de l'environnement à l'exception du rythme jour-nuit artificiel et immuable) ce sont donc uniquement des facteurs internes qui déterminent les changements dans l'ébauche de comportement migratoire.

Parmi les expériences de Gwinner, les plus longues (où il observe les changements métaboliques, la mue, la croissance des gonades, l'activité migratoire orientée) durent jusqu'à douze ans! Il constate que le rythme annuel des manifestations saisonnières se maintient durant toute cette durée, mais se décale progressivement par rapport aux véritables saisons (ceci constitue d'ailleurs la preuve que le rythme de l'oiseau est purement endogène et ne se fonde pas sur des indices environnementaux non contrôlés).

26.10.2016

### **Etat hormonal**

Nous allons par développer plus particulièrement les facteurs internes liés à l'état hormonal.

---

<sup>179</sup> Gwinner, E., & Wiltschko, W. (1980). Circannual changes in migratory orientation of the garden warbler, *Sylvia borin*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7 (1), 73-78.

[CAS] De nombreux exemples de corrélations entre un état hormonal et la manifestation d'un comportement ont été établies, aussi bien chez les vertébrés que chez les invertébrés. Dans un certain nombre de cas, on a également pu établir des liens de causalité en manipulant expérimentalement le contexte hormonal et en mesurant les conséquences comportementales.

Les hormones<sup>180</sup> induisent des effets *déclencheurs* (ou "*activateurs*", sur une courte échelle de temps) ou bien *organisationnels* (généraux, sur une longue échelle de temps allant de quelques jours, à quelques mois, une année ou toute la vie pour ce qui concerne la maturité sexuelle en général).

### **Effets organisationnels des hormones**

Lors de périodes critiques au début du développement, l'exposition à certaines hormones va modifier durablement la réaction de l'organisme adulte à certaines stimulations (dont les stimulations hormonales): L'exposition aux hormones *organise* la manière dont le comportement est élicité plus tard par les stimuli externes et par les hormones elles-mêmes.

### ***Développement femelle d'un individu génétiquement mâle chez l'humain***

Pour un exemple, spectaculaire, des effets organisationnels des hormones (en l'occurrence, une démonstration de ce qui se passe lorsque le signal hormonal ne peut *pas* être pris en compte), citons les cas du syndrome d'insensibilité aux hormones androgènes<sup>181</sup> (ou pseudo hermaphrodisme masculin par insensibilité aux androgènes):

Les embryons humains mâles (génétiquement XY) qui en sont atteints ont bien des testicules et produisent bien des hormones mâles, dont la testostérone. Néanmoins, en raison d'une mutation récessive sur le chromosome X, leurs cellules cibles n'ont pas les récepteurs à ces hormones et ne sont donc pas influencées par elles. Autrement dit, le message hormonal "faire un mâle" est bien émis par les testicules et d'autres sources, mais il n'y a personne pour le recevoir.

Ces embryons au génotype mâle se développent donc complètement en femmes: leur phénotype morphologique, psychologique et comportemental est entièrement femelle (à ceci près que ces femmes n'ont pas d'ovaires, mais des testicules internes; le développement à la puberté de leurs seins, etc., résulte de la production d'hormones femelles par d'autres glandes que les ovaires, notamment les testicules eux-mêmes). Ces personnes se sentent donc entièrement des femmes et n'ont d'ailleurs aucune raison d'en douter, jusqu'à l'adolescence: En effet, on n'identifie en général ces cas que lorsqu'on constate la non-apparition des règles<sup>182</sup>.

### ***Développement femelle d'un XY chez l'humain***

---

<sup>180</sup> On trouvera une très bonne description du système endocrinien et de certains de ses effets dans le chapitre 7 de GOO (1993), avec des illustrations au trait.

<sup>181</sup> Pour plus de détails, voir la [feuille d'information](#) (PDF en anglais) ou par exemple le site [http://en.wikipedia.org/wiki/Androgen\\_insensitivity\\_syndrome](http://en.wikipedia.org/wiki/Androgen_insensitivity_syndrome) ou le site <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/dispomim.cgi?id=300068> - la recherche de "androgen-insensitivity syndrome" sous Google donne de bons résultats.

<sup>182</sup> Il existe en fait un continuum de ce syndrome, et ce sont les cas extrêmes, complètement féminisés, qui sont décrits ici.

Des effets plus modérés sont observés dans le cas de certains syndromes hormonaux, qui masculinisent plus ou moins le comportement des petites filles, ou féminisent celui des petits garçons, comme on l'a vu plus haut dans le cas de l'exposition à des polluants<sup>183</sup>.

Par exemple, les glandes surrénales des filles atteintes du *syndrome d'hyperplasie congénitale des surrénales* produisent trop d'hormones masculines, et, lorsqu'on les compare, en ce qui concerne leur intérêt pour des jouets typés masculins ou typés féminins, ces filles montrent des intérêts très différents, et beaucoup plus masculins<sup>184</sup>, que des filles contrôles non atteintes de ce syndrome.

### *Le comportement d'accouplement mâle vs. femelle*

[GOO (2001)-145] Un autre exemple bien connu d'effet organisationnel est celui qui porte sur le comportement sexuel du rat.

En général, lors de l'accouplement, les mâles adultes montent les femelles, et les femelles prennent la position dite de "lordose". Ces différences de comportement sont dues à des différences dans les cerveaux des animaux, induites par des actions irréversibles des hormones androgènes au cours de la période périnatale; il est facile de le montrer en agissant sur l'exposition aux hormones durant cette période.

La gestation dure 20 à 22 jours: de 6-8 jours avant à 4-5 jours après la naissance, la testostérone sécrétée par les testicules du mâle cause une cascade enzymatique qui le met sur la piste "mâle": il acquiert la capacité d'avoir un comportement sexuel mâle, et perd celle d'avoir un comportement sexuel femelle. Si on ôte les testicules d'un mâle juste après la naissance, son comportement mâle sera diminué, et son comportement femelle augmenté (de tels mâles peuvent se mettre en lordose, par exemple), et ceci de manière définitive.

Chez la femelle, la production de testostérone est normalement très faible. Une seule injection de testostérone peu après la naissance à une femelle suffit à masculiniser définitivement son comportement adulte.

### *Effet des androgènes sur les doigts et le comportement social*

Depuis diverses années, on s'est aperçu que les mains des hommes et des femmes présentent un dimorphisme sexuel: elles diffèrent par un caractère particulier qui est le rapport des longueurs de deux doigts. Chez les hommes, en moyenne le doigt

---

<sup>183</sup> Il y a peu de temps encore (27.03.2013) il était question dans la presse de vestes pour enfant (vendues entre autres à la Migros) qui contenaient beaucoup trop de phtalates, notamment dans la tirette de la fermeture à glissière - une chose que les enfants mettent très souvent à la bouche.

<sup>184</sup> "CAH constitutes a family of defects in the synthesis of steroid hormones in the adrenal cortex. In more than 90% of the cases it is caused by a defect in the 21-hydroxylase gene (CYP21) (...). The enzyme deficiency results in impaired synthesis of cortisol and aldosterone. The low cortisol level results in increased production of ACTH by the pituitary, which causes hyperplasia of the adrenal glands and increased synthesis of steroid precursors, resulting in high androgen levels." Nordenstrom, A., Servin, A., Bohlin, G., Larsson, A., & Wedell, A. (2002). Sex-typed toy play behavior correlates with the degree of prenatal androgen exposure assessed by CYP21 genotype in girls with congenital adrenal hyperplasia. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 87(11), 5119-5124.



2 (l'index) est plus court que le doigt 4 (l'annulaire); en caricaturant, on peut dire que chez les femmes, cette différence est bien moindre, voire s'inverse<sup>185</sup>.

Cette différence résulte de l'action différentielle de la testostérone et des oestrogènes sur la croissance des doigts, dont la richesse en récepteurs à ces deux classes d'hormones n'est pas la même. En effet, ces hormones agissent sur l'expression, pendant le développement, des gènes homéotiques ("gènes architectes") spécifiques qui régulent la différenciation des doigts mais aussi du système urogénital.

Ce rapport 2D:4D (c'est ainsi qu'on le désigne habituellement) s'établit *in utero* et est stable dès la 13<sup>ème</sup> semaine de gestation. C'est donc un indicateur visible de l'environnement hormonal qui existait durant le développement foetal de l'individu. Un rapport bas (plus petit que 1 et s'en éloignant) indique une plus forte exposition aux androgènes durant le développement.

Cet environnement foetal influence-t-il des caractéristiques fines de la personnalité adulte, de nombreuses années plus tard? Il semble bien que oui. De nombreuses études sont actuellement publiées autour du rapport 2D:4D.

Une étude récente<sup>186</sup> a porté sur 155 personnes hétérosexuelles des deux sexes. Pendant 20 jours, ces personnes ont dû remplir un questionnaire, une sorte d'éthogramme, pour chaque interaction sociale de plus de 5 minutes qu'elles ont eue dans la journée. Pour l'établissement des questionnaires et des scores, une procédure validée a été utilisée<sup>187</sup>. En moyenne, chaque participant a fourni 126 formulaires. Ensuite on a mesuré, par une procédure standardisée, les doigts de chacun.

Les résultats (robustes et identiques pour les doigts des deux mains) montrent l'interaction suivante: si tous les hommes sont plus agréables envers les femmes qu'envers les hommes, les hommes avec un rapport 2D:4D petit (c.-à-d. une asymétrie 2D:4D plus marquée: ceux qui ont été exposés à plus d'androgènes lors de leur développement *in utero*) le sont encore plus.

L'interaction existe aussi pour les comportements agonistiques: les hommes à petit rapport 2D:4D sont moins agressifs envers les femmes qu'envers les hommes; il n'y a pas de différence chez les hommes aux doigts semblables.

Il n'y a par contre aucun effet significatif chez les femmes.

Comme le disent les auteurs, "*the present results indicate that variation in prenatal androgen exposure, as reflected in the 2D:4D ratio, appears to affect context specific features of personality, namely the extent to which men engage in agreeable and quarrelsome behaviors towards women. This suggests that men with greater prenatal exposure to androgens are more engaged in forging social connections with women.*"

---

<sup>185</sup> Suivant les populations testées, la différence moyenne chez les femmes peut être inverse, ou dans le même sens, mais moindre (autrement dit, les doigts 2 et 4 des hommes sont différents, ceux des femmes sont plus semblables). C'est d'ailleurs le cas dans l'étude de Moskowitz et al. citée ici.

<sup>186</sup> Moskowitz, D. S., Sutton, R., Zuroff, D. C., & Young, S. N. (2015). Fetal exposure to androgens, as indicated by digit ratios (2D: 4D), increases men's agreeableness with women. *Personality and Individual Differences*, 75, 97-101.

<sup>187</sup> Elle pourrait d'ailleurs être très utile pour toute étude comportementale semblable. Voir les références citées dans le texte.



### *Doigts et prise de risque*

Comme on vient de le voir, il y a un lien entre le rapport 2D:4D et l'agressivité. Peut-on trouver des liens plus généraux entre ce rapport et la tendance à avoir des comportements à risque?

Une étude<sup>188</sup> a porté sur en Allemagne sur un échantillon final de 71 conducteurs qui conduisent beaucoup (38'000 km/an, contre une moyenne nationale de 12'000 km/an). On a mesuré les doigts de ces conducteurs, et on leur a demandé combien de points de permis ils avaient perdu durant les 5 dernières années (comme la France, l'Allemagne a un permis de conduire "à points", et des points sont perdus quand le conducteur commet une infraction aux règles de la circulation). Les données ont montré une corrélation négative<sup>189</sup> entre la variable "rapport 2D:4D" et le nombre de points perdus: plus le rapport est bas (autrement dit, plus l'index est court relativement à l'annulaire), plus le nombre de points perdus est élevé.

L'étude montre donc que l'exposition aux hormones androgènes *in utero* modifie aussi des facettes inattendues du comportement, comme la façon plus ou moins risquée de conduire.

### *Doigts et succès reproducteur*

Ces différences de comportement résultent notamment du taux d'hormones en circulation chez l'adulte (il y a par exemple un lien connu entre testostérone et agressivité), et ce taux à l'âge adulte est lié au taux *in utero*. En effet, à l'âge adulte, le rapport 2D:4D prédit le taux d'hormones masculines et féminines en circulation dans le sang<sup>190</sup>. De ce fait, on peut supposer un lien entre le rapport 2D:4D sur la fertilité, elle-même influencée par le statut hormonal des partenaires sexuels.

En effet, on constate<sup>191</sup> un lien (faible mais détectable dans certaines populations, pas toutes) entre le rapport 2D:4D et le succès reproducteur: Dans un échantillon de 117 hommes anglais, plus le rapport était élevé, moins ces hommes avaient eu d'enfants. La relation était inverse chez les femmes.

Au vu de ces corrélations inverses l'une de l'autre, on peut s'attendre à ce que, dans les couples, plus la différence de rapport digital entre les deux membres du couple est grande, plus grande soit la fertilité. Et en effet, dans un échantillon de 90 couples, en moyenne plus "rapport chez la femme" moins "rapport chez l'homme" donnait une valeur élevée (autrement dit, plus la femme avait des doigts semblables en même temps que l'homme avait des doigts différents), plus grand était le nombre d'enfants dans le couple.

---

<sup>188</sup> Schwerdtfeger, A., Heims, R., & Heer, J. (2010). Digit ratio (2D: 4D) is associated with traffic violations for male frequent car drivers. *Accident Analysis & Prevention*, 42(1), 269-274.

<sup>189</sup> de -0.36 (rho de Spearman)

<sup>190</sup> "Manning et al. (1998) showed in a sample of 58 men and 40 women attending an infertility clinic that (a) in men 2D:4D ratio is negatively related to serum testosterone levels and sperm numbers per ejaculate and positively related to estrogen and luteinizing hormone (LH), i.e., men with low 2D:4D ratio have more testosterone and sperm but less estrogen and LH than men with high ratios, while (b) in women 2D:4D ratio is positively related to estrogen and LH levels, i.e., women with high 2D:4D ratios have more estrogen and LH than women with low ratios". Tiré de la référence suivante.

<sup>191</sup> Manning, J. T., Barley, L., Walton, J., Lewis-Jones, D. I., Trivers, R. L., Singh, D., ... & Soler, M. (2000). The 2nd:4th digit ratio, sexual dimorphism, population differences, and reproductive success: evidence for sexually antagonistic genes? *Evolution and Human Behavior*, 21(3), 163-183.

## Aussi des effets à moyen terme: transsexuel(le)s

Les effets organisationnels à long terme des hormones (par exemple, la féminisation des femelles, la masculinisation des mâles) peuvent parfois être inversés partiellement par l'administration d'hormones à l'âge adulte. Bien entendu, contrairement à ce qu'on peut faire avec des campagnols, il n'est pas question d'injecter des hormones à des êtres humains juste pour faire une expérience. Par contre, il existe une population particulière qui se prête d'elle-même à de tels traitements: les transsexuel(le)s.

La dysphorie de genre<sup>192</sup> (l'impression d'être en quelque sorte prisonnier d'un corps de l'autre sexe) est en soi un sujet tout à fait fascinant que nous n'aborderons pas ici plus en détail. Qu'il suffise d'en dire que des données indiquent que, déjà *in utero* et tôt après la naissance, le cerveau des futur(e)s transsexuel(le)s diffère de celui des personnes ne montrant pas de dysphorie de genre<sup>193</sup>.

Comme les personnes affectées choisissent souvent de changer de sexe en ce qui concerne leur apparence<sup>194</sup>, elles subissent à l'âge adulte des traitements hormonaux allant dans le sens inverse de leur phénotype morphologique, ce qui fait d'elles, par la même occasion, des expériences spontanées sur les effets cognitifs des hormones.

Une étude a testé des personnes qui allaient subir un changement de sexe et commençaient un traitement hormonal: des hommes voulant devenir femmes (MF, male-to-female) et des femmes voulant devenir hommes (FM, female-to-male). Une batterie de quelques tâches mieux réussies par les hommes (d'autres, par les femmes) dans la population générale leur a été appliquée à différentes étapes de leur traitement par injection d'hormones: avant le début, après 3 mois, après 10-12 mois, et après la chirurgie finale où les gonades (et donc les sources principales d'hormones sexuelles) ont été ôtées. On ne va considérer ici qu'un cas, celui des tests de compétence visuo-spatiale (rotation mentale de stimuli en deux ou **trois dimensions**), typiquement mieux réussis par les hommes (l'autre cas, celui des compétences verbales, suit exactement le même schéma, mais inversé).

---

<sup>192</sup> "[Gender identity disorder] is characterized by the strong desire to belong to the gender opposite from their biological sex, which is often accompanied by emotional and social burden. Subsequently, patients often seek hormonal treatment and sex reassignment surgery in order to allow for more congruence between gender identity and appearance. This divergence between gender identity and biological sex has been proposed to emerge from the temporal difference between sexual differentiation of the genitals and the brain (Swaab and Garcia-Falgueras 2009; Bao and Swaab 2011). Specifically, the biological effect or lack of testosterone during 6-12 weeks of pregnancy leads to the formation of male or female sexual organs, respectively. In contrast, sexual differentiation of the brain occurs in the second half of pregnancy by organizing effects of sexual hormones. Hence, these developmental processes are independent and chronologically separated, so that masculinization of the genitals may not necessarily reflect that of the brain." Hahn, A., Kranz, G. S., Küblböck, M., Kaufmann, U., Ganger, S., Hummer, A., ... & Windischberger, C. (2015). Structural connectivity networks of transgender people. *Cerebral Cortex*, 25(10), 3527-3534.

<sup>193</sup> Voir aussi: Kranz, G. S., Hahn, A., Kaufmann, U., Küblböck, M., Hummer, A., Ganger, S., ... & Kasper, S. (2014). White matter microstructure in transsexuals and controls investigated by diffusion tensor imaging. *The Journal of Neuroscience*, 34(46), 15466-15475.

<sup>194</sup> Le mannequin **Balian Buschbaum** était originellement une femme. Le mannequin **Geena Rocero** était originellement un homme. A propos de cette dernière, voir la conférence TED qu'elle a donnée: [https://www.ted.com/talks/geena\\_rocero\\_why\\_i\\_must\\_come\\_out](https://www.ted.com/talks/geena_rocero_why_i_must_come_out) .

Chez les transsexuelles (MF) en devenir, alors que leurs performances visuo-spatiales étaient typiquement masculines (c.-à-d. bonnes) avant le début du traitement, elles ont péjoré au cours des différentes étapes, devenant relativement mauvaises; au contraire, chez les transsexuels FM, les performances visuo-spatiales étaient d'abord typiquement féminines (c.-à-d. pas très bonnes), pour ensuite s'améliorer massivement et prendre un profil masculin.

On voit donc que les mécanismes cognitifs chez l'être humain peuvent être en partie réorganisés par la modification de l'environnement hormonal, même chez l'adulte. On est ici sur une échelle de temps plus courte, et il est probable que ces effets soient réversibles en partie: les transsexuel(le)s doivent en effet continuer à prendre des hormones durant leur vie entière.

### **Des effets à court terme, dits "activateurs"**

Les hormones ont, on l'a vu, des effets développementaux qui agissent à long terme et de manière peu ou pas réversible; mais elles ont aussi des effets sur l'organisation du comportement qui sont immédiats (ou à court terme) et le plus souvent réversibles: On parle d'effets *activateurs* quand l'état hormonal présent, *hic et nunc*, provoque des effets comportementaux réversibles sur des échelles de temps courtes.

### ***Influence du cycle menstruel sur la stratégie d'apprentissage spatial***

Aussi étonnant que cela puisse paraître, l'état hormonal dû au cycle menstruel peut déterminer quelle stratégie cognitive est mise en oeuvre à un moment donné.

Ainsi, des expériences<sup>195</sup> sur le rat femelle montrent un étonnant effet du cycle sur la stratégie adoptée par l'animal pour apprendre une tâche spatiale. Dans cette expérience, on prend des rattes à différents moments de leur cycle, et on les met au départ d'un labyrinthe en T. Le but (la nourriture) se trouve toujours dans la branche de droite et les rattes doivent apprendre à s'y rendre sans erreur (c.-à-d. sans essayer d'aller dans la branche de gauche, ce que leur tendance à explorer les pousse à faire). Les animaux apprennent tous à la même vitesse, quel que soit leur état hormonal (environ 25 essais pour atteindre un certain critère de réussite). On pourrait donc croire que les rattes ont toutes mis en oeuvre la même stratégie d'apprentissage.

Pour le vérifier, on fait un essai de transfert ("*probe test*") sans nourriture et où le labyrinthe est tourné de 180° autour de son centre: l'animal va-t-il répondre de manière égocentrée, en répétant une réponse motrice ("je tourne sur ma droite au point de choix") ou de manière allocentrée, pour se diriger vers un lieu ("je vais "là", même si pour cela je dois cette fois tourner à gauche")?

Ainsi que le montrent les résultats, les femelles en prooestrus (avant l'ovulation) se dirigent en grande majorité vers le lieu réel où se trouvait la nourriture: elles ont appris à aller vers un *lieu*, pas une réponse motrice. Par contre, les femelles en

---

<sup>195</sup> Korol, D. L., Malin, E. L., Borden, K. A., Busby, R. A., & Couper-Leo, J. (2004). Shifts in preferred learning strategy across the estrous cycle in female rats. *Hormones and Behavior*, 45(5), 330-338. Cette modulation se produit via les récepteurs aux oestrogènes dans l'hippocampe: Zurkovsky, L., Brown, S. L., & Korol, D. L. (2006). Estrogen modulates place learning through estrogen receptors in the hippocampus. *Neurobiology of learning and memory*, 86(3), 336-343.

oestrus (proches du moment d'ovulation) tournent majoritairement sur leur droite: elles ont appris une *réponse motrice*, pas à aller vers un lieu.

Le cycle hormonal influence donc ici de manière massive la stratégie (mais pas l'efficacité) d'apprentissage spatial chez le rat femelle, ce qui est tout de même surprenant et indique que le rôle activateur des hormones dans les fonctions cognitives est peut-être souvent sous-estimé.

### *Des effets chez les femmes aussi*

Chez la femme, il existe nombre d'effets des variations hormonales du cycle (sur l'humeur, par exemple, vous l'avez toutes - et tous - constaté; mais pas seulement). Un exemple curieux est celui de la bissection de lignes (une tâche souvent utilisée pour évaluer l'héminégligence): chez les hommes comme chez les femmes (normaux), on tend à tracer le milieu de lignes un peu trop à gauche, en moyenne. Chez la femme, cette déviation varie avec le cycle.

Les hémisphères gauche et droit sont anatomiquement mais surtout fonctionnellement plus connectés chez les femmes que chez les hommes. Cependant, cette interconnexion hémisphérique (via le corps calleux<sup>196</sup>) est potentiellement soumise à une modulation hormonale en fonction du cycle ovarien, ce pourrait expliquer les variations mentionnées ci-dessus.

Cette hypothèse est soutenue par les résultats de tests réalisés sur des femmes, avec présentation des stimuli dans un hémichamp visuel seulement, par l'équipe de l'université de Bochum<sup>197</sup>. Pour toutes les expériences, un premier stimulus était présenté de manière centrale, puis le second stimulus apparaissait de côté, mais seulement durant 185 ms, donc à un seul hémichamp visuel, le temps étant trop court pour faire une saccade.

Ces tests comportaient une tâche lexicale (croix de fixation au centre, puis un mot ou un non-mot apparaît de côté), une tâche de comparaison de polygones (un polygone apparaît au centre, puis un second, identique ou non au premier, apparaît de côté), et une tâche de discrimination de visages (croix de fixation au centre, puis visage normal ou monstrueux sur le coté).

Les résultats dépendent fortement du moment du cycle. Au deuxième jour des règles, il y a passablement de différence entre une présentation dans l'hémichamp visuel gauche (LVF, *left visual field*) et une présentation droite (RVF, *right visual field*). Ainsi, la tâche visuo-spatiale est bien réussie quand elle est présentée à gauche - sollicitant donc directement l'hémisphère droit, plus spécialisé pour le visuo-spatial - et beaucoup moins bien quand elle est présentée à droite. Pour la tâche lexicale, c'est le contraire.

Cette différence gauche-droite est beaucoup moins marquée, voire absente, au 22<sup>ème</sup> jour des règles, autrement dit en phase lutéale (phase se situant après

---

<sup>196</sup> Voir aussi l'image de corps calleux de chat.

<sup>197</sup> Hausmann M., & Güntürkün, O. (2000) Steroid fluctuations modify functional cerebral asymmetries: the hypothesis of progesterone-mediated interhemispheric decoupling. *Neuropsychologia*, 38, 1362-1374. D'autres tâches spatiales sont également modulées par le cycle hormonal. Ainsi, le score au Test de Rotation Mentale (MRT), qui nécessite d'imaginer un cube 3D en rotation, est meilleur en phase menstruelle (niveau hormonal bas, score 10.50) qu'en phase lutéale (niveau élevé d'oestradiol et de progestérone; score 7.38). Hausmann, M., et al. (2000). Sex hormones affect spatial abilities during the menstrual cycle. *Behavioral Neuroscience*, 114 (6), 1245-1250.

l'ovulation et jusqu'au dernier jour du cycle ovarien; du point de vue hormonal, cette phase lutéale est caractérisée par un fort taux de progestérone).

Il est probable que cette modification des performances est due à la modification connue, au cours du cycle, de la conductibilité des fibres du corps calleux, qui assurent la communication entre les deux hémisphères cérébraux. L'interaction, notamment inhibitrice, entre les deux hémisphères, subit ainsi des variations qui affectent leur asymétrie de performance.

### *Campagnol des prairies: des effets activateurs aussi*

Chez de nombreuses espèces, on peut constater des séquences impliquant une suite comportement puis modification hormonale puis modification de comportement puis modification hormonale, etc.

Ainsi [GOO-154], les campagnols des prairies (*Microtus ochrogaster*), dont on a déjà parlé dans le contexte des méthodes d'investigation agissant directement sur des gènes, sont monogames: les deux individus appariés restent la plupart du temps ensemble, et si l'un décède, l'autre ne s'apparie en général pas à nouveau. Les mâles protègent le nid contre les intrus et aident la femelle à s'occuper des petits.

Deux hormones, l'ocytocine et la vasopressine<sup>198</sup>, sont responsables de l'attachement monogame dans cette espèce, c'est-à-dire président à la mise en place de ce comportement.

L'appariement commence lorsque la femelle renifle la zone génitale d'un mâle. Elle perçoit alors une phéromone<sup>199</sup> (c.-à-d. une hormone diffusée à l'extérieur du corps et qui joue un rôle de communication), ce qui déclenche une cascade hormonale qui rend la femelle sexuellement réceptive: dans les 48 heures, elle entre en oestrus. Le couple commence alors à s'accoupler, une cinquantaine de fois en 40 à 50 heures.

Ces nombreux accouplements sont les stimuli qui à leur tour déclenchent des changements hormonaux dans le cerveau: la production de vasopressine et d'ocytocine. La première agit sur la tendance à la monogamie des mâles; la seconde, sur la tendance à la monogamie des femelles. Le lien entre les deux partenaires se consolide donc suite à ces accouplements.

La séquence peut donc s'exprimer ainsi: (1) comportement [renifler] → communication [perception de la phéromone mâle] → (2) changement hormonal [culminant par l'oestrus] → (3) changement de comportement [femelle réceptive, accouplements répétés] → (4) changement hormonal [production de vasopressine

---

<sup>198</sup> La vasopressine régule le contenu en eau de l'organisme en stimulant l'absorption de l'eau par les reins. L'ocytocine (en anglais on dit *oxytocin* ou bien *ocytocyn*. J'utilise parfois *oxytocine* en français, mais c'est un abus) est liée à la fonction reproductive, et c'est elle qui produit les contractions de l'utérus durant le travail de la naissance; elle déclenche aussi la lactation. Parmi les cibles de ces hormones, il faut compter certains neurones: elles peuvent donc influencer le cerveau, et donc le comportement.

<sup>199</sup> C'est bien *phéromone*, et pas *phéromone*, en dépit de l'étymologie du mot: *pherein*, transporter, transférer; *hormon*, exciter, stimuler. Une phéromone est une molécule (ou un mélange de molécules) relâchée dans l'environnement par un organisme et qui, lorsqu'elle est reçue par un autre individu de la même espèce, élicite une réponse spécifique ou une série de réponses spécifiques. Voir Wyatt, T. (2014). *Pheromones and Animal Behavior* (2<sup>ème</sup> édition). Cambridge University Press.



chez le mâle, d'ocytocine chez la femelle] → (5) changement de comportement [signes d'attachement; tendance aussi chez le mâle à s'occuper des petits]<sup>200</sup>.

On peut vérifier ces actions activatrices à court terme des hormones en induisant artificiellement certaines étapes. Par exemple, on injecte de la vasopressine à un mâle qui ne s'est pas accouplé, on le met avec une femelle dont on a ôté les ovaires. Une telle femelle refuse de s'accoupler. Néanmoins, comme le mâle a reçu une dose de vasopressine, le couple va montrer des signes d'attachement: ils vont se "câliner" (ils se pelotonnent l'un contre l'autre) et se toiletter. Plus tard, si le mâle est mis en présence de deux femelles, il passera plus de temps avec celle qui avait été sa partenaire lorsqu'il était soumis à l'influence de la vasopressine.

Il faut également savoir que l'ocytocine, chez l'humain, est sécrétée en grande quantité durant l'activité sexuelle et particulièrement durant l'orgasme, aussi bien chez l'homme que chez la femme. Une similitude de fonction chez l'humain et chez le campagnol est donc à envisager.

Le rôle de l'accouplement n'est donc pas uniquement de féconder la femelle: dans les espèces au moins partiellement monogames, il joue un rôle très important dans le lien entre les partenaires sexuels, qui deviennent ensuite des partenaires parentaux pour les petits, ce qui, à son tour, sert la reproduction en assurant de meilleurs soins et une meilleure protection aux petits.

Ceci peut évidemment être appliqué de la même manière aux humains. Toute vision (religieuse notamment) oubliant le rôle fondamental de la sexualité "pour le plaisir" dans le maintien du lien de couple (et donc *in fine* dans l'équilibre du milieu parental de l'enfant) est donc très nettement à côté des faits, et les condamnations persistantes de certaines églises à l'encontre des moyens contraceptifs sont donc très mal informées.

### **Facteurs internes cognitifs**

Parmi les facteurs affectant la prise de décision par l'animal (donc l'organisation de son comportement), il faut également mentionner les facteurs purement cognitifs, liés au traitement de l'information.

Ainsi, chez les fourmis appartenant au genre *Cataglyphis*, l'orientation dans un milieu sans repères (comme le sont les plaines de sel dans le désert) se fait par le moyen d'un processus de calcul interne nommé intégration du chemin (IC). La fourmi se base sur son propre mouvement pour savoir où se trouve le nid qu'elle a

---

<sup>200</sup> Cela ne s'arrête évidemment pas là. Suite à la naissance des petits, ceux-ci sont un stimulus favorisant la production de prolactine chez la femelle, ce qui la conduit à allaiter de manière prolongée ses petits. A côté de cet exemple récent, l'exemple classique le plus connu d'analyse de séquence stimuli/hormones est celui de la [reproduction des tourterelles à collier](#), animal de la famille du pigeon, étudiée par [Daniel S. Lehrman](#) dans les années 50 et 60. Il a montré que les activités caractéristiques de chaque phase du cycle et le passage d'une phase à l'autre sont contrôlés par trois catégories de facteurs spécifiques: les *stimuli extéroceptifs*, le *comportement* des individus eux-mêmes, et *les hormones*. L'ensemble des influences présidant au comportement de reproduction de la tourterelle peut être résumé par un [schéma](#) dont la complexité reflète bien la complexité des interactions en jeu. En résumé, dans chaque individu, hormones et comportement interagissent; de plus, le comportement de chaque individu influence celui de l'autre, et les hormones de ce dernier. Le comportement agit sur les stimuli externes, qui eux-mêmes agissent, chez chaque individu, sur les hormones et le comportement. On a ainsi de nombreuses [boucles d'interaction](#).

quitté et auquel elle devra donc revenir rapidement après avoir trouvé de la nourriture, sous peine de mourir de chaud.

La fourmi mesure sa direction de marche en la comparant à la direction du soleil dans le ciel; elle évalue la longueur de chaque segment de chemin grâce à la proprioception relative au mouvement de ses pattes; finalement, elle intègre en continu ces informations de manière trigonométrique et obtient en temps réel un vecteur allant d'elle-même au nid. Il lui suffit de suivre ce vecteur pour revenir au nid.

Or, la longueur actuelle du vecteur (une information strictement cognitive, représentée uniquement dans son système nerveux) contrôle le degré d'agressivité envers des membres d'autres colonies. Cela a été montré<sup>201</sup> en entraînant les fourmis à trouver de la nourriture à 20 m de leur nid. Au moment où elles se saisissent de la nourriture, elles sont transportées sur un autre site et relâchées. Elles essaient alors de revenir au nid et suivent leur vecteur, qui pointe maintenant "dans le vide". Elles sont prélevées en route, soit après qu'elles aient parcouru tout le chemin à faire et soient donc à une distance de zéro de là où elles pensent trouver le nid (*zero-vector ants*), soit après seulement 5 m de route, alors qu'il leur reste les trois quarts de la distance à parcourir (*75 percent vector ants*); et elles sont mises en présence de fourmis d'autres colonies. Lorsque le vecteur qu'elles ont "en tête" est long (75%, situation où normalement la fourmi est loin de son propre nid et donc que les intrus ne sont pas un réel problème), les fourmis sont deux fois moins agressives que lorsque le vecteur est à zéro (donc que la fourmi se croit proche du nid).

## La communication

Parmi les facteurs affectant la prise de décision par l'animal, un facteur strictement cognitif mais cette fois d'origine externe, la communication, joue un rôle prépondérant. Comment la définit-on?

### **Définition**

Quand la tique détecte sa proie à l'aide des signaux émis par celle-ci, elle seule - et pas sa proie - obtient un bénéfice de ce transfert d'information. Bien qu'il y ait transfert d'information, on ne parlera pas ici de communication.

Par contre, dans le cas de l'épinoche mâle qui adopte un comportement territorial ritualisé, le transfert d'information va bénéficier aux deux individus: à l'émetteur comme au récepteur (le mâle intrus), qui vont pouvoir tous deux adapter leur comportement en fonction de ce que signale l'autre. Il s'agira ici réellement de communication.

En effet, les éthologues ont choisi de définir la communication comme ceci:

*Transfert d'information entre deux individus avec bénéfice mutuel lors de ce transfert.*

Ce transfert peut se produire notamment via la catégorie de stimuli signaux que Lorenz appelait "déclencheurs". En général intraspécifique, la communication peut être aussi interspécifique.

---

<sup>201</sup> Knaden, M., & Wehner, W. (2004). Path integration in desert ants controls aggressiveness. *Science*, 305, 60.

On a en réalité défini la communication de nombreuses manières [GOO-548]. Si la définition la plus large est simplement celle-ci-dessus, beaucoup de chercheurs ont voulu restreindre cette définition. Les restrictions proposées ont été par exemple:

Qu'il faut que l'émetteur ait l'intention de communiquer. Mais l'intention est difficile à définir ou déterminer!

Qu'émetteur et récepteur soient de la même espèce. Mais pourquoi? Il existe des cris d'alarme interspécifiques: par exemple, les cris d'alarme de certains étourneaux<sup>202</sup> (qui signalent différemment un prédateur au sol et un prédateur en vol) alarment aussi les singes vervets (qui, respectivement, vont monter dans les arbres ou descendre au sol), et vice versa.

Que le récepteur réponde au message. Mais une non-réponse peut aussi être une réponse; et une réponse interne, par exemple hormonale, peut ne pas être observable...

En définitive, nous retiendrons ici la définition simple citée plus haut.

### ***Information véhiculée par le signal***

Plusieurs catégories d'informations peuvent être véhiculées par le signal lors d'un acte de communication:

Espèce

Sexe

Identité

Statut reproducteur

Statut social

État motivationnel actuel (p.ex. colère, peur)

État physiologique actuel (maladie, blessure?)

ou une combinaison quelconque (dépendant de l'espèce et de la situation) de ces catégories.

D'autres "qualités" de l'émetteur peuvent être également transmises, et nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard.

### ***Evolution des signaux de communication***

Les signaux de communication ont toujours évolué à partir d'une situation n'impliquant pas communication mais possédant le potentiel de mener à la communication: ce qu'on a désigné par une préadaptation à la communication.

De cette préadaptation on va passer progressivement à la communication. Considérons par exemple une espèce quelconque de poisson<sup>203</sup>. Un poisson relâche inévitablement dans l'eau des produits hormonaux qui sont simplement des métabolites issus de sa physiologie. Dans un premier temps, on peut supposer qu'il n'existait pas de mécanismes de détection ou produisant une réponse dans les conspécifiques. Dans un second temps, si cela apportait un bénéfice pour les récepteurs, il y a eu chez ceux-ci évolution de mécanismes de détection des

---

<sup>202</sup> Les spréos superbes.

<sup>203</sup> Exemple tiré de Wyatt, 2014.



hormones et de réponse suite à cette détection. Lors de cette étape, le changement ne s'était donc produit que chez les récepteurs et on ne peut parler que d'indices perçus, pas encore de signaux de communication. Cependant, si la réponse des récepteurs apportait des bénéfices à l'émetteur, ceci constituait une pression de sélection vers une spécialisation des indices émis (plus grande efficacité sur le comportement du récepteur), ce qui en a fait de véritables signaux de communication.

Plusieurs mécanismes et points de départ évolutifs ont été mentionnés pour expliquer l'émergence de signaux de communication; voici les principaux.

### Exploitation d'une fonction préexistante

Les systèmes visuels des animaux ont évolué de manière à détecter les traits riches en information (pertinents) de la scène visuelle: bords, mouvements, points à haut contraste... car ceci est important pour la détection des proies et prédateurs et simplement pour s'orienter. Ces mécanismes sont présents dans l'organisme pour des fonctions non liées à la communication; donc ils sont à disposition aussi pour des fonctions de communication qui vont évoluer en quelque sorte "par-dessus" (une nouvelle fonction s'ajoutant au cours de l'évolution à une autre fonction, ce qu'on appelle une *exaptation*)<sup>204</sup>. Un exemple qui a été très approfondi est celui de l'acarien aquatique *Neumania papillator*<sup>205</sup>, un animal aveugle. Les stimuli signaux et FAP "récupérés" pour la communication sont ceux de la prédation, et ils ont été exploités pour la communication sexuelle. Pendant que la femelle est à l'affût (dans une position particulière dite "du filet") de ses proies habituelles (des invertébrés, les copépodes<sup>206</sup>), le mâle se met en face d'elle et agite sa patte avant, ce qui produit des vibrations de l'eau semblables à celles produites par les copépodes. La femelle alors attrape le mâle comme si c'était une proie, mais elle le relâche. Le mâle alors dépose ses spermatophores sur la végétation, et agite ses pattes au-dessus des spermatophores. Si elle est réceptive, la femelle s'en saisit et les place dans son orifice génital. On a montré en particulier<sup>207</sup> que des femelles affamées réagissent davantage au display sexuel du mâle, ce qui montre bien que ce comportement active un mécanisme préexistant chez les femelles: de détection des proies. Ceci explique que ce comportement et ses bases héréditaires se soient répandus facilement au cours de l'évolution.

---

<sup>204</sup> Ce concept - que des mécanismes sensoriels (et de déclenchement) ayant une fonction dans le passé acquièrent par exaptation une fonction nouvelle, de communication - a été appelé *exploitation sensorielle* [ALC-239].

<sup>205</sup> J'ignore le nom français exact de cet animal (non générique en anglais: water mite), proche des tiques. Ordre: Acariens, Famille: *Unionicolidae*.

<sup>206</sup> Les copépodes (Classe: crustacés; ordre: *Copepoda*) sont des arthropodes allongés, avec en général 4 ou 5 paires de pattes munies de rames au thorax. Ils ont souvent un seul œil médian (genre *Cyclops*). Le mot "copépode" est construit sur les racines grecques pour "rame" et "pied". Ils sont les constituants principaux du zooplancton et ont colonisé tous les milieux liquides (ce sont les métazoaires les plus nombreux du milieu aquatique). Ils existent aussi comme symbiontes et comme parasites internes ou externes. Leur dimension tourne autour de 1-2 mm (extrêmes: de 0.2 à 10 mm). On trouve une illustration [ici](#) (mais il faut garder à l'esprit que les copépodes sont extrêmement variables).

<sup>207</sup> Proctor, H. C. (1991). Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour*, 42(4), 589-598.

## Activités de déplacement

Lorsque un animal est par exemple dans une situation de conflit agressif avec un autre individu, on peut voir apparaître (en raison de l'état d'excitation générale de l'animal, qui baisse le seuil d'apparition des comportements automatiques que sont les FAP) des comportements qui n'ont rien à voir avec la situation et avec les deux tendances qui s'opposent dans cette situation (combattre ou fuir, mais ce sont des mouvements de toilettage qui apparaissent, ou de construction de nid, ou de prise de nourriture). Ces activités sont dites "de substitution" ou "de déplacement"<sup>208</sup>. Comme pour les mouvements d'intention ci-dessous, ces activités de déplacement sont souvent des actions incomplètes.

Ces activités de déplacement n'ayant pas de fonction intrinsèque au moment où elles se produisent, elles étaient disponibles pour acquérir une fonction de communication.

Dans le comportement de cour des Anatidés, on trouve ainsi souvent des mouvements de toilettage ritualisés (vous pourrez les observer facilement chez le canard colvert, *Anas platyrhynchos*). Et on se souviendra ici que l'épinoche mâle signale qu'elle défend son territoire en faisant des mouvements de creusage, donc de construction du nid, bien que celui-ci soit déjà construit.

## Mouvements d'intention

Des patrons de comportement fonctionnels commencent souvent par une action caractéristique (mouvements initiaux, phase préparatoire...). Il suffit souvent d'observer ces activités pour savoir ce que l'animal a l'intention de faire. Heinroth les a donc nommés des mouvements d'intention.

De nombreux signaux de communication chez les oiseaux sont nés de mouvements d'intention à la marche ou au vol. Un bon exemple est le mouvement d'indimidation du cygne, qui trouve son origine dans l'intention au vol.

## Réponses autonomes

Le système nerveux autonome régule beaucoup des fonctions automatiques du corps (digestion, respiration, rythme cardiaque, vasodilatation, thermorégulation, concentration de certaines hormones...). Les fonctions associées ont souvent pris un rôle de communication: ainsi, une réponse thermorégulatrice, l'action des muscles horripilateurs, est devenue érection des poils de la nuque chez le chien, du dos chez le chat, communiquant l'état (colère, peur) de l'animal.

## Ensuite, évolution par ritualisation

[GOO-559] Julian Huxley<sup>209</sup> (1923) a noté qu'au cours de l'évolution des signaux de communication, certains comportements (dont les origines phylogénétiques sont rappelées ci-dessus) ont perdu leur flexibilité de départ et leur fonction de départ, et sont devenus stéréotypés. Il a nommé ce processus *ritualisation*. La ritualisation par stéréotypie se manifeste par des modifications apportées au comportement initial, qui sont (et plusieurs peuvent affecter ce comportement à la fois):

<sup>208</sup> Ce qui fait sans doute allusion à l'idée de Lorenz selon laquelle une "énergie" d'action s'accumule et, en quelque sorte, déborde ailleurs.

<sup>209</sup> Sur l'image, avec Konrad Lorenz, Jean Piaget et Bärbel Inhelder, au Centre d'Epistémologie Génétique à Genève. Inhelder a été la collaboratrice principale de Piaget, et leur relation semble avoir nettement débordé du cadre professionnel.

Un changement d'intensité.

Un changement de la vitesse.

Le développement d'une répétition rythmique (par exemple les pics qui frappent l'écorce pour la creuser et attraper des proies font des sons très variables, mais lorsqu'ils frappent pour attirer une femelle, ces sons sont très fixes et spécifiques).

Un changement de composition du patron moteur original (pièces perdues, inversées, etc.).

Un changement d'orientation (le mouvement ne se fait plus dans la direction originelle).

Et, en particulier, une libération du contexte: les stimuli signaux ou états motivationnels originaux n'ont plus besoin d'être présents (par exemple le fait de boire de manière ritualisée lors du comportement de parade nuptiale chez le canard ne nécessite pas qu'il ait soif, ou les mouvements de toilettage dans la même situation ne nécessitent pas que le plumage soit sale).

02.11.2016

### **L'avantage de la stéréotypie**

Le fait que le signal de communication soit stéréotypé augmente les propriétés d'attraction de l'attention et évite la confusion avec d'autres messages. Par exemple il y a évidemment nécessité de s'accoupler avec un partenaire de la même espèce: si les signaux de cour du mâle varient d'une fois à l'autre ou entre mâles, une femelle risque de faire des confusions (de sens entre signaux, ou de cible entre individus, choisissant un mâle de la fausse espèce). Au contraire, un signal qui est constant dans sa forme ne peut pas être confondu. Donc le signal perd en quantité d'information, mais gagne en clarté.

De plus, réduire le signal à l'essentiel s'explique aussi par l'idée que le signal doit convoier l'information nécessaire, mais il ne doit pas non plus donner trop d'informations (très exactement le moins possible! Si, en plus de sa force physique qu'il montre en bramant, le cerf indique qu'il est apeuré, il montrerait une indécision que son opposant pourrait mettre à profit).

Si le signal doit être un indicateur fiable d'une certaine qualité de son émetteur, la stéréotypie rend la comparaison plus facile pour le récepteur (comme les figures imposées en patinage artistique). Par exemple, dans le contexte de la sélection de partenaire, volet important du comportement sur lequel nous reviendrons, la femelle qui va choisir un mâle parmi ses "prétendants" pourra plus facilement comparer les qualités de ceux-ci s'ils font tous la même parade nuptiale.

Nous ne nous arrêterons pas davantage sur ces mécanismes de transformation du signal au cours de l'évolution. On retiendra surtout que ces transformations permettent au signal de communication d'être plus identifiable et plus riche en contenu pertinent pour le récepteur, tout en étant le moins coûteux possible pour l'émetteur.

## **Plusieurs types de pressions de sélection**

Plusieurs types de pressions de sélection ont agi ensemble pour "mouler" les signaux de communication dans les formes (souvent ritualisées, stéréotypées) que nous pouvons observer.

La qualité de transmission dans le milieu physique est une de ces pressions, facilement compréhensible. Pour être efficace, le signal doit être transmis clairement et distinctement. Il va donc dépendre de l'appareillage sensoriel de l'animal (utilisé également pour la détection de la nourriture et des prédateurs) et des caractéristiques de transmission du milieu.

Ainsi, les gerris - ces punaises qui marchent sur l'eau - détectent les proies et les prédateurs par les vaguelettes qu'ils produisent. Les gerris utilisent le même canal physique (efficace dans ce milieu qui transmet bien les vibrations) pour communiquer: ils communiquent en produisant des vaguelettes avec leurs pattes. Les femelles uniquement à basse fréquence (3-10 Hz), les mâles également à haute fréquence (80-90 Hz). Il est probable que la communication, au cours de l'évolution, est venue "se greffer" sur un système perceptif préexistant (celui qui servait à détecter les proies), celui-ci favorisant l'apparition de celle-là. Dans la terminologie de la biologie évolutionnaire, la "récupération" au cours des générations d'une adaptation (on verra plus loin la définition de celle-ci) pour son application vers une autre fonction s'appelle une *exaptation*.

Une autre pression de sélection concerne la privauté du canal de communication: Un message peut être destiné à un conspécifique mais, s'il est trop perceptible, il risque d'être intercepté par un prédateur. En plus des pressions de transmission ci-dessus, qui mènent à des signaux très visibles, il y a donc une contre-sélection par la prédation, qui tend à rendre les signaux plus discrets ou camouflés. Il en résulte des compromis (les pressions en faveur du camouflage contrecarrent celles en direction de la visibilité).

Une solution à laquelle l'évolution a parfois mené est la mise en place de signaux fortement déclenchants (très efficaces du côté du récepteur) mais empruntant un canal complètement privé [CAM-22]. Par exemple, la femelle du Bombyx du mûrier<sup>210</sup> émet une phéromone, dite bombykol, pour la détection de laquelle le mâle Bombyx est si hautement spécialisé qu'aucun prédateur ne détecte ce signal. Ne se nourrissant pas durant sa courte vie d'adulte (sa seule motivation est de trouver une femelle pour s'accoupler), le mâle possède un système olfactif antennaire qui ne détecte *que* le bombykol, et donc son seuil de détection

---

<sup>210</sup> Le *Bombyx mori* est inconnu à l'état sauvage. C'est un produit tout à fait artificiel de sélection par élevage appelé sériciculture, avec une grande variété de lignées et de races qui diffèrent par la couleur et la qualité de la soie, la dimension et la forme du cocon, le nombre de générations annuelles. Certains cocons modernes issus de la recherche génétique sont si grands et si durs que les papillons ne peuvent s'en échapper que s'ils sont aidés. C'est un papillon nocturne. À l'état domestique où il a été réduit, le papillon femelle ne vole pas. La femelle apparaît avec des ailes blanches, des antennes peu développées et un abdomen volumineux. Le mâle est plus petit avec des ailes grises qu'il agite continuellement, des antennes très développées qui lui permettent de déceler l'odeur émise par la femelle (une phéromone nommée bombykol) et favoriser ainsi l'accouplement. La femelle attend l'approche du mâle qui seul peut se déplacer. Trois jours après la fécondation, elle pond de 300 à 700 œufs (ou graines). Les bombyx ne prennent aucune nourriture ni ne boivent à l'état adulte. Les œufs sont entièrement développés quand la femelle est au stade de la chrysalide et ils sont prêts à être émis en une ponte unique et abondante au moment où l'adulte sort de la chrysalide. [wikipedia, 2011]

correspond presque au minimum possible prédit par la théorie de l'information. Aucun prédateur ne peut avoir un système olfactif si spécialisé, car sinon il ne pourrait avoir pour proie que des femelles de Bombyx, ce qui constituerait une spécialisation excessive et peu rentable - une solution qui n'a pas été retenue au cours de l'évolution.

Dans la même optique de "privauté", on peut s'intéresser au système auditif des premiers vrais mammifères. Au Trias, il y a quelque 200 millions d'années, ces premiers mammifères, issus des reptiles synapsidés, étaient des animaux fouisseurs, de petite taille, insectivores, qui ressemblaient à la musaraigne actuelle. Ces mammifères vivaient un monde dominé par les dinosaures: durant toute l'ère secondaire (Trias, Jurassique et Crétacé), tout animal plus grand qu'un chat était un dinosaure, et beaucoup de ces dinosaures étaient des prédateurs. Au cours de l'évolution des mammifères à partir des synapsidés, il s'est produit une modification progressive de la tête, entraînant une réorganisation du placement de certains os du crâne et de la mâchoire, qui sont devenus les osselets de l'oreille moyenne, assurant la liaison entre le tympan et la cochlée. Cette structure particulière, propre aux mammifères, permettait la réception de sons très aigus (cris de détresse des petits dans le terrier par exemple) qui ne pouvaient pas être entendus par les dinosaures prédateurs contemporains de ces mammifères.

### ***Une pression aux résultats étonnants: le conflit d'intérêts***

Les pressions de sélection précédentes (efficacité et privauté) sont finalement assez banales. Celle qu'on va voir ci-après ne l'est pas. Cette section anticipera les chapitres sociobiologiques du cours qui vont suivre.

Chez la gazelle de Thomson<sup>211</sup>, on observe un curieux comportement nommé "stotting": Les gazelles, à l'approche d'un prédateur (lycaon, guépard), s'enfuient ou s'éloignent, mais certaines ralentissent par moments et "sautent" à la verticale, pattes tendues, durant leur course. A quoi sert ce comportement apparemment contre-productif<sup>212</sup> (puisqu'il ralentit la fuite de l'animal et le fatigue)? Pour comprendre ce type de comportement, il est nécessaire de faire une incursion dans la pression de sélection réalisée par les situations de conflit d'intérêt entre émetteur et récepteur du message.

Richard Dawkins et John Krebs (en 1978) ont en effet identifié la présence d'un conflit d'intérêts entre deux animaux comme un des déterminants majeurs de l'évolution des signaux utilisés<sup>213</sup>. En effet, ces auteurs ont proposé que le but de la communication n'était pas simplement de transmettre de l'information, mais de manipuler le comportement du récepteur. L'émetteur serait donc favorisé s'il avait développé, au cours de l'évolution, les moyens de manipuler l'autre à son avantage. Cependant, le désavantage ainsi imposé au récepteur est aussi une pression de sélection pour ce dernier! Donc le récepteur aura été favorisé, au cours de l'évolution, s'il a développé les moyens de ne pas se laisser manipuler. Notons tout de suite (et c'est important) que dans ce type d'approche théorique, avantages et

---

<sup>211</sup> *Gazella thomsoni* (Thomson's gazelle)

<sup>212</sup> De nombreux ongulés montrent des comportements en apparence étranges du même type et qui s'expliquent de la même manière. Voir p.ex. la revue de Caro, T.M. (1994). Ungulate antipredator behaviour: preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour*, 128 (3-4), 189-228.

<sup>213</sup> Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: Information or manipulation? In (J. R. Krebs and N. B. Davies, eds.) *Behavioural Ecology*, pp. 282-309. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

pertes se mesurent en une seule "monnaie" unique: le potentiel reproducteur; on y reviendra par la suite.

Le plus évident des conflits d'intérêts se produit entre le prédateur et la proie. Le prédateur cherche à attraper la proie; la proie, elle, cherche à échapper au prédateur. Donc, la proie serait avantagée dans sa survie et sa reproduction si par son aspect ou son comportement elle pouvait amener le prédateur à ne pas la chasser, qu'elle soit facile ou non à attraper; le prédateur serait, lui, avantagé dans sa survie et sa reproduction s'il pouvait distinguer les proies réellement les plus faciles et ne chasser qu'elles, sans s'épuiser (ou risquer la blessure) en s'attaquant à une proie difficile.

### **Conséquence: des signaux honnêtes**

Lorsqu'il y a conflit, chacun aurait donc un avantage s'il pouvait tromper l'autre! Si deux mâles se contestent une femelle, chacun des deux aurait intérêt à bien "impressionner" l'autre afin qu'il parte sans se battre. Mais, d'autre part, chacun des deux a intérêt à ne pas se laisser tromper par un tel "bluff".

Raisonnons évolutivement: si des mâles se laissent tromper par le "bluff" de leur opposant, ils perdent des opportunités de se reproduire, en perdant leur statut. Donc, les variantes génétiques de ces mâles (prédisposant à se laisser tromper) ont été progressivement éliminées de la population. Il ne restera en fin de compte, quel que soit le signal émis, que des mâles qui ne se laissent pas tromper. Mais quel type de signal, alors, peut rester efficace entre l'émetteur et le récepteur? Évidemment, puisque tous les signaux trompeurs sont maintenant ignorés par les récepteurs, et étant donné qu'émettre un signal représente un coût (l'émetteur perd de l'énergie, s'expose aux prédateurs, etc.) il ne restera finalement que des signaux non trompeurs!

Par conséquent, la pression de sélection en réaction à ces deux besoins à la fois (l'un du côté de l'émetteur, l'autre du côté du récepteur) mène en fin de compte à des signaux "honnêtes" (autrement dit, à l'impossibilité de bluffer). La dimension pertinente du signal (intensité, couleur, etc.) en est venue à être corrélée avec les capacités effectives de l'émetteur. Le résultat est souvent que ces signaux de contexte conflictuel sont intenses et coûteux pour l'émetteur, qui ne peut les émettre que s'il en a les moyens.

Le concept de "signal honnête" est d'une grande importance et on verra de tels signaux apparaître régulièrement dans la suite du cours.

### **Exemples de signaux honnêtes**

#### **Entre proie et prédateur**

On l'a dit, certaines gazelles de Thomson "stottent" à l'approche d'un prédateur. Comment expliquer donc ce comportement apparemment contre-productif?

On peut émettre plusieurs hypothèses: ce comportement pourrait être...

un comportement de détection: sauter permettrait de mieux voir les prédateurs qui seraient à l'affût devant la gazelle (dans une chasse coordonnée à la manière des lions). *Mais alors, pourquoi sautent-elles également dans des habitats où l'herbe est courte et ne peut cacher un prédateur?*

un signal d'alarme: le fait de sauter avertirait les conspécifiques (en particulier les petits) de la présence d'un prédateur.

un signal de coordination: il permettrait de former un groupe et de fuir de manière coordonnée, ce qui empêcherait le prédateur d'isoler un individu.

un générateur de confusion: ce comportement distrairait le prédateur, attirant son regard, et l'empêcherait de se focaliser sur un individu. *Mais alors (pour ces 3 hypothèses), pourquoi sautent-elles quand elles sont totalement seules?*

un signal de non-profitabilité de la proie, qui indiquerait que l'individu est en forme et donc difficile à capturer (même logique que pour la coloration aposématique des guêpes, qui est un signal que la guêpe n'est pas une proie profitable pour le prédateur).

Seule cette dernière hypothèse résiste aux faits. C'est donc probablement un signal honnête qui est corrélé à la condition physique (les meilleurs sauteurs pourront distancer les poursuivants).

De fait, les lycaons et les guépards<sup>214</sup> concentrent leurs efforts sur les plus faibles sauteurs et renoncent plus souvent à pourchasser les antilopes qui "stottent" que celles qui ne "stottent" pas. Le signal est honnête, et aussi bien l'individu qui le produit que celui qui le comprend en retirent un avantage reproducteur. Pour le guépard, poursuivre inutilement une proie trop forte est une catastrophe du point de vue dépense énergétique (après une chasse, le guépard, épuisé, ne peut que s'allonger dans l'herbe durant une heure pour se remettre) et peut comporter des risques sérieux (une gazelle robuste peut blesser, voire tuer, un guépard). Pour la proie, s'enfuir représente aussi une dépense énergétique inutile et coûteuse. Finalement, tous deux sont gagnants si, par le moyen de la communication, le guépard peut trier à coup sûr les "bonnes" et "mauvaises" proies; et le stotting traduit honnêtement la force et la résistance de la gazelle.

Dans le même registre que ce qui précède, chez nous, les faucons émerillons<sup>215</sup> renoncent à poursuivre une alouette<sup>216</sup> mâle qui émet son chant territorial en s'enfuyant, car l'intensité et la durée du chant sont corrélées à l'état physique de l'alouette (et donc à sa capacité d'échapper au faucon), et il s'agit donc aussi d'un signal honnête.

## Entre mâles en compétition pour une femelle

Le brame<sup>217</sup> du cerf<sup>218</sup> résulte aussi d'une évolution de signaux honnêtes. Ce cri impressionnant (cf. enregistrement) peut être entendu de fin septembre à mi-octobre dans le contexte de la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles. Les cerfs mâles établissent une hiérarchie qui réglera l'accès à la reproduction, et le brame joue un rôle dans ce processus.

En effet, lors de rencontres entre rivaux, les mâles se défient en bramant: ils poussent ces cris (des sortes de beuglements) extrêmement fort. La rencontre suit le schéma suivant: un rival potentiel approche du mâle en place (le dominant), et

---

<sup>214</sup> *Acinonyx jubatus* (cheetah)

<sup>215</sup> *Falco columbarius* (merlin)

<sup>216</sup> *Alauda arvensis* (skylark)

<sup>217</sup> S'écrit sans circonflexe, selon le Robert.

<sup>218</sup> *Cervus elaphus* (red deer)



brame quelques fois. Le dominant répond en bramant plus fort<sup>219</sup> et plus vite, le rival répond encore plus fort, et ainsi de suite. Lorsque l'arrivant est vaincu dans ce concours de cris, il s'en va souvent sans se battre.

Le brame traduit les capacités de combat de chacun, de manière honnête: il fait appel aux mêmes muscles thoraciques que la charge pour le combat. Il permet d'éviter des combats dont l'issue est connue d'avance et qui provoqueraient des blessures inutiles (et causant une diminution du potentiel reproducteur) à tous deux. Ce qu'il faut comprendre, c'est que, en raison du conflit d'intérêts (où chacun a intérêt à abuser l'autre, mais également à ne pas se laisser abuser), le brame a été, au cours de l'évolution par variation et sélection naturelle, mis en place comme signal et raffiné progressivement (chez l'émetteur comme chez le récepteur) car, contrairement à d'autres signaux potentiels, il ne peut pas être émis fortement par un cerf faible. Il est donc, par définition, honnête.

Des signaux honnêtes sont donc, en résumé, des signaux qui ne peuvent être produits que par un individu dont l'état ou la qualité correspond au contenu du message.

### **Il y a des conflits d'intérêts à des endroits inattendus**

Si le conflit d'intérêts entre prédateur et proie saute aux yeux, si celui qui existe entre individus pour l'accès au sexe opposé est aussi facile à comprendre, il en existe d'autres qui sont moins évidents. Par exemple, les fratries, chez l'animal aussi, ne sont pas un milieu nécessairement de tout repos. Les intérêts des individus, comme on le verra plus tard, n'y sont que partiellement convergents.

Dans certains cas, il y a compétition pour des ressources limitées entre les membres d'une même fratrie, et cela peut aller assez loin: on verra peut-être par la suite les cas de fratricide obligé chez les aigles noirs<sup>220</sup>, où un des deux petits tue toujours l'autre, cas qui trouvent leur équivalent chez d'autres oiseaux, à des degrés divers, ainsi que chez des amphibiens et des insectes, et même des mammifères: les cochonnets naissent armés de 8 dents (canines et troisièmes incisives) avec lesquelles ils agressent leurs frères et sœurs pour l'accès aux meilleures tétines de la mère<sup>221</sup>. Les fratries sont donc à des degrés divers le lieu de conflits d'intérêts.

Ce conflit d'intérêts dans la fratrie peut déboucher sur un conflit d'intérêts entre parent et enfant par exemple lors du nourrissage: Les parents sont le plus souvent prédisposés à nourrir tous leurs petits de manière équitable (donc, à un moment donné, à nourrir plutôt celui qui en a le plus besoin); par contre, chaque petit a un avantage adaptatif à se nourrir au détriment des autres (un petit mieux nourri

---

<sup>219</sup> Cf. le concours plaisant entre tablés de noce: "C'est à bâbord qu'on gueule, qu'on gueule, c'est à bâbord, qu'on gueule le plus fort - C'est à tribord...", etc.

<sup>220</sup> *Aquila verreauxi* (black eagle), aussi appelé Aigle de Verreaux. Montagnes du sud et du nord-est de l'Afrique; Moyen-Orient. Deux oeufs dans la ponte: le premier éclot trois jours avant le second, donc l'aîné est nettement plus fort que le cadet.

<sup>221</sup> Chez l'antilope pronghorn il y a même des fratricides *in utero*. Plusieurs ovules sont fécondés, certains disparaissent au cours des premières étapes du développement, mais s'il reste plus d'un embryon par corne utérine, l'embryon le plus proche de l'utérus transperce le plus lointain à l'aide d'une excroissance pointue. Le pronghorn, *Antilocapra americana*, est le seul animal au monde avec des cornes ramifiées (comme les bois des cerfs - mais ce sont des cornes), et qui perd ses cornes comme si c'étaient des bois. Le pronghorn habite les déserts d'Amérique du Nord, du Canada au Mexique.



devient un adulte plus résistant et plus fort). Le petit aurait donc un avantage s'il pouvait émettre un signal de quémandage trompeur le faisant passer pour affamé. Pour le parent, mener à bout l'élevage de tous les jeunes nécessite, au contraire, de ne pas se laisser abuser et de partager équitablement la nourriture.

Ce type de conflit d'intérêts a mené chez le canari à un signal très visible et honnête: l'intérieur de la bouche du petit est rouge (coloration due à la diffusion de sang dans les tissus); cette bouche rouge du petit qui quémande est un stimulus fort pour le parent, qui va nourrir la bouche la plus rouge. Or, quand le petit a été nourri, le sang diffuse dans l'intestin pour aider à la digestion, donc la bouche devient nécessairement plus pâle. Un petit qui a déjà mangé ne peut pas émettre de manière intense cette couleur qui signale la faim.

### **Un conflit d'intérêts entre mâles et femelles?**

On a déjà vu en passant la coloration rouge du ventre de l'épinoche mâle, qui, affiché par le mâle intrus, est le déclencheur des comportements de défense du territoire chez le mâle résident. L'intensité du rouge est corrélée avec le bon état physique du mâle (en particulier le fait qu'il n'est pas infesté de parasites).

La coloration rouge influence le comportement du mâle intrus (elle est un signal honnête dans le contexte du conflit mâle-mâle), mais aussi de la femelle (qui préférera le mâle le plus rouge).

Or, on l'a dit, un signal honnête émerge dans des situations de conflit d'intérêts: Tiens, y aurait-il également conflit d'intérêts entre mâles et femelles? Ceci fera l'objet de toute une section du cours.

### ***Vers les causes ultimes***

On remarquera que nous avons insensiblement passé des causes proximales (les mécanismes) du comportement aux causes ultimes (le *pourquoi* du comportement: "pourquoi de telles stratégies?"), qui feront l'objet de la suite de ce cours.

On se rappellera ici la distinction, déjà mentionnée, entre deux groupes de questions (à partir des "quatre questions" de Tinbergen), ou, si on préfère, deux niveaux d'analyse du comportement [Alcock, revu et modifié dans CAS-252]: celui des causes proximales (ou "immédiates") et celui des causes ultimes.

En fait [CAS-252], les causes proximales et ultimes sont liées en boucle les unes aux autres: chacune d'elles est à la fois cause et effet, comme le montre le schéma proposé par John Alcock en 1993 pour expliciter les relations entre les causes ultimes et proximales - entre les explications évolutives au niveau de la population et celles des mécanismes qui sous-tendent le comportement au niveau de l'individu.

En effet, si on s'intéresse au comportement (on peut faire le même raisonnement pour les traits physiques et physiologiques) le génome d'un individu va orienter son développement (au travers de la maturation de ses réseaux neuronaux spécifiques) vers des stratégies comportementales spécifiques. Ces stratégies vont influencer son succès reproducteur, et, au travers de celui-ci, la composition du pool génétique de la population (c.-à-d. les proportions des différentes variantes des gènes dans l'ensemble de la population). Or, le génome des individus issus de cette population dans la ou les génération(s) suivante(s) est tiré de ce pool génétique et donc influencé par sa composition: la boucle est donc bouclée.



## 2<sup>ème</sup> Partie: Eco-éthologie

### La théorie synthétique de l'évolution

L'évolution est ce qu'on appelle un *fait établi*. Un fait établi est un fait qui n'est pas issu d'une observation directe mais est induit logiquement à partir d'un faisceau d'observations directes et d'un certain nombre de lois préalablement établies. Par exemple, la distance de la Terre au Soleil est d'environ 150 millions de kilomètres. Ce n'est pas un fait d'observation directe (on n'a pas pu la mesurer avec une règle!), mais c'est un fait établi à l'aide d'un faisceau d'observations et de certaines lois de la physique.<sup>222</sup>

Les explications évolutives modernes, évidemment, se fondent sur ce fait établi de manière indiscutable sur la base des observations que l'on a faites depuis 150 ans; mais elles s'appuient aussi sur la *théorie* qui explique maintenant l'évolution: la *théorie synthétique de l'évolution*, mouture moderne de la théorie de la sélection naturelle de Darwin et Wallace. Le fait de l'évolution et sa théorie ne sont donc pas entièrement réductibles l'un à l'autre.

Lorsque les travaux de Johann Mendel (1822-1884; plus connu comme le père Grégoire Mendel), pionnier de la génétique tombé longtemps dans l'oubli, furent redécouverts, la naissance des théories de la génétique donna lieu à un débat persistant, dès le début du 20<sup>ème</sup> siècle, entre tenants de l'évolution et tenants de la génétique. En effet, les mendéliens s'opposèrent à la théorie de Darwin et Wallace, car les deux théories leur semblaient incompatibles. Bien sûr, cela ne veut pas dire que les mendéliens pensaient qu'il n'y avait pas eu évolution! Ils pensaient cependant que la sélection naturelle n'était pas un bon mécanisme pour l'expliquer.

Il fallut attendre les travaux théoriques entrepris indépendamment dès l'année 1915 environ par Ronald A. Fisher (connu aussi par ses apports à la statistique), John B. S. Haldane et Sewall Wright pour qu'enfin vers 1930 soit réalisée la *synthèse* de la théorie darwinienne de la sélection naturelle et de la théorie mendélienne de l'hérédité. Les travaux de ces chercheurs étaient de nature mathématique; se fondant sur les découvertes de la génétique de laboratoire comme celles de Thomas Hunt Morgan sur la drosophile, ils les appliquèrent à la génétique des populations. Ces travaux ont démontré que cette synthèse était possible si on réalise que ce qui change, dans l'évolution, c'est la fréquence relative des gènes dans la population [DAW-140].

C'est donc la fusion de ces deux théories, la théorie de l'évolution par sélection naturelle et la théorie de la génétique mendélienne, qui constitue la *théorie synthétique de l'évolution* (ou *néodarwinisme*, terme à éviter de préférence).

---

<sup>222</sup> cf. "La première méthode non sujette à de grosses incertitudes a été mise en œuvre par Jean Picard, Jean-Dominique Cassini et Jean Richer en 1672. Jean Richer, parti à Cayenne, et Jean Dominique Cassini, resté à Paris, profitent du passage de Mars au plus proche de la Terre pour mesurer sa parallaxe. Ces observations simultanées leur permettent de déterminer les dimensions du système solaire, et notamment la distance entre la Terre et le Soleil, avec une bonne approximation (130 millions de kilomètres contre près de 149,6 millions pour la valeur moyenne actuelle). Cette mesure tire parti de la troisième des lois de Kepler appliquée à la révolution de la Terre et de Mars autour du Soleil" [Wikipedia, mars 2014].

D'autres travaux suivirent et influencèrent la théorie et sa dissémination: notamment les travaux empiriques de Theodosius Dobzhansky sur les drosophiles, les livres de synthèse de Julian Huxley, le travail d'Ernst Mayr sur la spéciation (l'apparition d'une nouvelle espèce par "séparation" de deux populations d'une espèce pré-existante), et le rapprochement avec les données de la paléontologie fait par George Gaylord Simpson.

Ainsi, ces travaux faisaient tomber une importante objection à la théorie de Darwin (il manquait à Darwin une explication satisfaisante de l'hérédité) en montrant que la sélection naturelle peut fonctionner avec le genre de variations qu'on observe dans les populations naturelles, transmises selon les lois mendéliennes. Plus important encore, ces travaux démontraient *qu'aucun* autre processus n'est nécessaire; la théorie synthétique de l'évolution explique complètement la variété des organismes vivants à partir d'une ascendance commune.

Les découvertes concernant les mécanismes épigénétiques (comme par exemple celle, toute récente, montrant la persistance au travers de plusieurs générations des marqueurs épigénétiques pas seulement chez les plantes, mais chez un animal, l'annélide *Caenorhabditis elegans*), découvertes qu'on a mentionnées au passage mais qu'on n'aura pas le loisir de détailler ici, viendront sans doute compliquer le tableau des mécanismes exacts, en modifiant le poids des différentes influences à l'œuvre dans l'évolution, sans cependant changer le schéma général.

### **Les composantes de la théorie synthétique**

La théorie de Darwin peut donc être reformulée en termes génétiques: Elle se fonde sur trois composantes:

*Variation génétique héritable*: les gènes existent en des formes alternatives (allèles); de plus, lors de la méiose, les gènes se recombinent. Ces variations sont transmises aux descendants.

*Reproduction différentielle*: certains allèles et combinaisons d'allèles ont pour effet final que les individus qui les portent se reproduisent en moyenne un peu plus que ceux qui en portent d'autres.

*Effet sur la génétique des populations*: dès lors, ces variantes vont se répandre plus que d'autres dans la population (il y a augmentation de leur fréquence relative): c'est cela l'évolution<sup>223</sup>.

### **Formulation alternative**

[cette section n'a pas été donnée en cours; elle met en relation plus explicitement les éléments de la théorie de Darwin et Wallace, et leur traduction en termes génétique (en italiques), ceci afin de clarifier cette relation pour ceux des lecteurs qui en auraient besoin]

---

<sup>223</sup> Évidemment, cette définition est simpliste. Elliott Sober, dans *Philosophy of Biology* (Westview Press, 2000), remarque (p. 4): "*Genes are important in the evolutionary process. But the gene frequency in a population is only one mathematical description of that population. For example, it fails to describe the frequencies of gene combinations (e.g., genotypes)*". Sober mentionne encore d'autres dimensions dans le changement au cours des générations (modifications de l'ADN mitochondrial, nombre absolu de représentants d'une espèce, etc.) qui ne sont pas des changements de la fréquence des gènes (nucléaires) dans une population, et qui cependant "pèsent" dans le processus évolutif, et en font partie.

Les individus à l'intérieur des populations diffèrent en morphologie, physiologie, comportement, et d'autres caractéristiques. Les populations montrent donc des variations dans ces caractéristiques.

*Les organismes possèdent des gènes qui codent pour la synthèse de protéines et donc régulent la structure, la physiologie, et, au travers de celles-ci, le comportement de l'organisme. Beaucoup de gènes existent dans la population sous la forme de deux ou plusieurs allèles, qui codent pour des versions légèrement différentes de la même protéine. Ceci produit des différences dans le développement, de sorte que les individus dans une population vont différer sur certains traits phénotypiques.*

Cette variation est (au moins en partie) héritable, de sorte que la progéniture, en gros, ressemble aux parents plus qu'aux autres membres de la population.

*Des copies de chaque allèle sont passées du parent à la progéniture, qui donc tend à partager les caractéristiques développementales et phénotypiques des parents.*

Les ressources comme la nourriture, l'eau, et les partenaires sexuels sont limitées, et les organismes tendent à produire bien plus de petits qu'il ne pourra s'en reproduire en fin de compte. Il y a dès lors compétition pour les ressources et beaucoup d'individus meurent ou ne parviennent pas à se reproduire.

*La probabilité qu'un allèle donné soit passé à la génération suivante dépend de la probabilité qu'a son porteur de se reproduire.*

Certains individus (des variantes dans la population) sont meilleurs dans la compétition que d'autres (ils sont mieux adaptés) et vont donc avoir plus de progéniture. Celle-ci héritera des caractéristiques des parents, qui vont donc devenir plus courantes dans la population (il y a eu sélection naturelle de ces caractéristiques).

*Les allèles dans le pool génétique de la population sont "en compétition" pour leur locus. Les allèles qui améliorent les chances de reproduction de leur porteur passent davantage de copies d'eux-mêmes à la génération suivante, et pourront remplacer les autres allèles en ce locus particulier. La sélection naturelle est donc la survie différentielle d'allèles alternatifs.*

Il résulte de la sélection naturelle et des variations toujours présentes que les organismes deviennent adaptés à leur environnement.

*Les mutations génèrent des allèles nouveaux de temps à autre, donc la sélection qui continue parmi les allèles alternatifs va aiguïser la performance reproductive des porteurs dans leur environnement spécifique.*

### **Le concept de fitness**

Pour qu'il y ait évolution, on vient de le voir, il ne suffit pas qu'il y ait variation. Il faut encore que les variations entraînent des différences dans la probabilité qu'ont leurs porteurs de contribuer à la génération suivante. Ceci revient à considérer le succès reproducteur relatif des individus (c.-à-d. comparé au succès reproducteur des autres individus), ou *fitness*<sup>224</sup>.

---

<sup>224</sup> La *fitness* est aussi désignée, en français, par le terme d'*aptitude* (ou *aptitude adaptative*, ou *aptitude phénotypique*, cf. Danchin, Giraldeau & Cézilly, p. 63). Je vais conserver le terme anglais,

Ce n'est donc pas simplement le nombre de descendants qui compte, *mais le nombre de descendants (aptés à se reproduire) comparé au nombre de descendants des autres individus dans la population*. On parlera de la fitness d'un individu, mais également d'un génotype ou d'un allèle (voire même d'un groupe, encore que ceci pose des problèmes théoriques que nous mentionnerons au passage plus tard).

On voit comment ce concept est lié à celui de sélection: la sélection naturelle correspond simplement à l'existence d'un succès reproducteur différent (d'une *fitness* différente) pour différents individus (ou génotypes, etc.). Ce n'est donc pas une sélection en tout ou rien, mais bien plutôt une favorisation (en termes de descendants) de certains représentants de l'unité de sélection (individu entier, génotype, etc.) au détriment de certains autres.

Et comme le dit Michel Morange<sup>225</sup> en 2005, *"une explication de type darwinien devient évidente... si on la retourne: si nous observons aujourd'hui, dans une population animale ou végétale, la présence d'un certain nombre de caractéristiques, c'est que celles-ci ont été transmises de génération en génération, plus efficacement que d'autres caractéristiques qui ont disparu. C'est que les individus qui l'exprimaient, ou simplement étaient capables de la transmettre, laissaient plus de descendants que ceux qui portaient et transmettaient d'autres caractéristiques. (...) Telle caractéristique des êtres vivants n'existe pas aujourd'hui parce qu'elle permettait d'accomplir telle ou telle fonction; elle existe parce qu'elle a été transmise au cours des générations. En revanche, le fait qu'elle permet d'accomplir telle ou telle fonction peut expliquer l'avantage reproductif qu'elle apporte aux organismes qui la possèdent."*

Ainsi, si on pense aux bactéries multirésistantes aux antibiotiques auxquelles nous sommes de plus en plus confrontés, leur multirésistance existe car les bactéries qui exprimaient une résistance aux antibiotiques (suite à un changement génétique fortuit: une mutation) ont laissé plus de descendants que les bactéries qui ne portaient pas cette caractéristique. Ce succès reproducteur différent des unes et des autres résulte de la sélection naturelle: confrontées de plus en plus souvent à des milieux contenant des antibiotiques, les bactéries peu résistantes meurent; les résistantes survivent et prospèrent, occupant les niches préalablement occupées par les bactéries moins résistantes. Ce processus, répété au contact de différents antibiotiques, finit par ne laisser que les bactéries qui sont résistantes à tous les antibiotiques.

De plus, chacun d'entre nous porte en lui environ un kilo et demi de bactéries (en nombre, probablement plus de bactéries que de cellules du corps!), inoffensives et en fait très utiles. Certaines de ces bactéries sont devenues, par sélection, résistantes aux antibiotiques, et ceci n'est pas un problème en soi. Mais il y a souvent échange de gènes entre bactéries, et si une souche virulente, rencontrée à l'occasion par exemple d'un séjour à l'hôpital, reçoit les gènes de résistance que portent les bactéries inoffensives, la catastrophe est assurée.

En utilisant des antibiotiques un peu partout à tort et à travers (et souvent pour des raisons économiques, comme dans les grands élevages bovins), l'être humain,

---

pour éviter des confusions aux psychologues, *aptitude* désignant aussi *g*, le facteur d'intelligence lié au QI.

<sup>225</sup> Morange M., *Les secrets du vivant. Contre la pensée unique en biologie*. Paris: La Découverte, 2005. (pages 70-71)

de par sa méconnaissance et son mépris des mécanismes de l'évolution, a créé lui-même un milieu qui, en fin de compte, est favorable aux bactéries multirésistantes et qui est en train de lui faire perdre la guerre contre ces mêmes organismes qu'il avait voulu éradiquer. Une étude actuelle estime que de mi-2014 à octobre 2016, plus d'un million de personnes dans le monde sont mortes à cause d'une infection liée à la résistance aux antibiotiques.

## Les adaptations

Si de notre point de vue la résistance aux antibiotiques est une calamité, pour les bactéries cette résistance est, au contraire, une *adaptation*.

### Définition

On appelle *adaptation* un caractère héritable qui s'est répandu par sélection naturelle et s'est maintenu par sélection jusqu'à maintenant (ou un caractère qui est en train de se répandre par sélection naturelle relativement à d'autres caractères).

Dans tous les cas, ce caractère a conféré (et continue de conférer), en moyenne, un plus grand succès (un avantage) reproducteur (une plus grande fitness) aux individus qui en sont porteurs, comparés à ceux qui portent d'autres caractères. [ALC-266]

La définition d'Elliott Sober (1984)<sup>226</sup> met très explicitement en scène le caractère "évolution par sélection" des adaptations:

*"A est une adaptation pour une tâche T dans une population P si et seulement si A s'est répandu dans P parce qu'il y a eu sélection pour A, où l'avantage sélectif pour A était dû au fait que A aide à réaliser la tâche T."*

Remarquons finalement un petit problème de terminologie: une adaptation, telle que décrite dans les définitions ci-dessus, est un *caractère* (un trait, comportemental, morphologique, etc.). Mais le *processus* dynamique, évolutif, qui mène à avoir une ou des adaptation(s) s'appelle... l'adaptation aussi.

Les organismes considérés plus haut (gazelles et autres) appliquent des stratégies apparues et maintenues lors de l'évolution. C'est donc que ces stratégies étaient (et sont probablement encore) plus efficaces que d'autres en termes de survie et de reproduction; ce sont donc des adaptations.

A noter cependant que ce ne sont pas nécessairement les meilleures dans l'absolu, mais seulement les meilleures parmi celles qui étaient possibles et étaient apparues à un moment donné, et qui étaient en concurrence dans ce processus de sélection.

### Les adaptations ne sont pas parfaites

De manière générale, une adaptation peut être imparfaite car les mutations qui l'auraient rendue parfaite ne se sont pas produites quand elles auraient été possibles, et n'ont plus pu se produire ensuite.

---

<sup>226</sup> Sober, E. (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, MA: MIT Press. Cité dans [WES].

[GOO-96] De fait, la sélection naturelle ne produit que *le meilleur génotype possible vu les contraintes* qui lui sont imposées:

Tout d'abord, notons qu'elle agit sur l'individu entier (c'est l'individu entier qui se reproduit ou pas!), lequel est un mélange de caractères, certains bons, d'autres moins. Si un caractère très avantageux est présent dans des individus en même temps que des caractères désavantageux, mais que la somme est avantageuse, ces individus se reproduiront efficacement, faisant persister dans la population par la même occasion les caractères désavantageux.

De plus, la sélection naturelle ne peut avantager que ce qui est disponible: les alternatives existant du fait de la variation et de l'histoire préalable de l'espèce. Et elle agit sur l'individu dans un environnement donné - qui change selon le lieu et le moment.

De plus, des traits non adaptatifs peuvent être maintenus de différentes autres manières dans la population, notamment:

En raison de la pléiotropie (le fait qu'un gène a de multiples effets): si l'effet total du gène est positif, même les traits négatifs pour la reproduction qu'il provoque à lui seul seront maintenus dans la population (cf. anémie falciforme, potentiellement létale mais maintenue car elle protège de la malaria; homosexualité masculine).

En raison du *linkage* ("liaison génétique") des gènes: un gène défavorable peut être localisé tout près d'un gène favorable sur le chromosome, et peut donc "profiter" de celui-ci lors de la sélection (car plus la distance entre deux gènes<sup>227</sup> est faible, moins il y a de risques qu'ils soient séparés lors de la méiose).

En raison du temps qu'il faut pour que l'évolution agisse: nous voyons peut-être des caractères en voie d'oblitération: les conditions ont changé, mais les mécanismes évolutifs n'ont pas encore permis les changements nécessaires.

### **Une architecture vraiment imparfaite**

Le nerf laryngien récurrent est un bon exemple de caractère imparfait. Ce nerf est le 4<sup>ème</sup> rameau du nerf vague, un nerf crânien. Chez les poissons, les rameaux successifs du nerf vague passent derrière les artères branchiales successives, et font un trajet direct, chacun jusqu'à sa branchie.

Au cours de l'évolution, le sixième arc branchial est devenu le *ductus arteriosus* présent chez les embryons de mammifères et situé au-delà de la crosse aortique. Chez un mammifère moderne, le nerf laryngien part donc du cerveau, traverse le cou, descend jusqu'à la crosse aortique qu'il contourne, et remonte vers le larynx.

Si cette architecture non optimale semble encore tolérable chez l'humain, par contre chez la girafe ou l'apatosaure, le détour se mesure en mètres! Pourquoi ce caractère s'est-il donc conservé? Parce que la mutation qui ferait passer le nerf par un trajet direct est improbable: elle devrait entraîner une réorganisation majeure de l'embryogenèse [RID-361].

---

<sup>227</sup> À proprement parler: entre les locus de deux gènes.



## **Les caractères ne sont pas tous des adaptations**

De ce qui précède on peut tirer que certains caractères actuels ne sont *pas* des adaptations:

soit ce sont des caractères qui *étaient* des adaptations auparavant, mais à des conditions qui n'existent plus (et il s'est écoulé trop peu de temps, ou la mutation favorable ne s'est pas produite, pour que le caractère soit remplacé);

soit ce sont des effets collatéraux (éventuellement néfastes) d'un autre mécanisme proximal qui, lui, est une adaptation.

Ainsi, chez certains coléoptères<sup>228</sup>, l'organe copulateur du mâle (le pénis, autrement dit), en raison de sa morphologie, blesse les organes génitaux de la femelle lors de l'accouplement. Le fait que le mâle blesse la femelle n'est pas une adaptation: on a pu montrer que la blessure n'offre d'avantages reproducteurs ni au mâle ni (comme on s'y attendait) à la femelle. Par contre, la morphologie particulière du pénis du mâle *est* une adaptation qui augmente son succès reproducteur (par des mécanismes que nous n'aborderons pas maintenant); le fait que la femelle soit blessée lors de l'accouplement est un effet malheureux de cette adaptation.

09.11.2016

Les animaux font-ils des choses "pour le bien de l'espèce"? Ce type d'explication est encore très présent dans les articles de presse et dans la pensée de la plupart des gens (même de certains biologistes ou spécialistes du comportement pas très versés dans les mécanismes de l'évolution): les animaux feraient des choses "favorables à la survie de l'espèce".

Par exemple, on pouvait lire l'entrefilet suivant dans l'*Hebdo* du 24.7.2008: "*Une maladie décime les diables de Tasmanie. Près de 60% de la population a disparu. Résultat: les survivants copulent de plus en plus tôt, pour assurer la survie de l'espèce. Des chercheurs expliquent que les femelles, traditionnellement, avaient leur première portée à 2 ans. Comme la plupart n'atteignent plus cet âge, elles ont maintenant leur première et souvent unique descendance à 1 an.*"

La reproduction à deux ans est-elle une "tradition", comme le serait une tradition culturelle? Pourquoi pas un phénomène de mode après tout? Les jeunes femelles de diables de Tasmanie, pas encore atteintes du cancer contagieux (transmis par les blessures autour de la bouche lors des affrontements) qui décime cette espèce, anticipent-elles qu'elles vont en être atteintes dans douze mois et en mourir? Et donc se dépêchent-elles de se reproduire "pour sauver l'espèce?"

Les cerfs qui brament au lieu de combattre et de se blesser réellement le font-ils pour ne pas affaiblir l'espèce? Ou bien faut-il chercher une meilleure explication?

## **Des contradictions apparentes**

Dans une interprétation darwinienne, l'évolution consiste en des changements de caractères, ou plus exactement de la fréquence des gènes (i.e., du phénotype morphologique et/ou comportemental) dans la population et il n'y a

---

<sup>228</sup> *Callosobruchus maculatus*. Cf. Hotzy, C., & Arnqvist, G. (2009). Sperm competition favors harmful males in seed beetles. *Current Biology*, 19, 404-407.

d'augmentation de la fréquence d'apparition d'un caractère que si ce caractère augmente la fitness (le nombre de descendants survivant jusqu'à l'âge de reproduction).

Dans ce contexte, il fallait expliquer les comportements qui semblent ne pas complètement optimiser la reproduction de l'individu. Par exemple, les animaux qui s'affrontent pour une ressource (partenaire, territoire, position dans la hiérarchie) n'utilisent pas toujours les armes qu'ils ont de la manière la plus efficace, mais se contentent d'une version amoindrie, ritualisée. Les crabes violonistes (genre *Uca*) utilisent leur pince surdimensionnée lors des combats pour un territoire; néanmoins, on ne connaît pas d'exemple où un crabe en aurait écrasé un autre avec sa pince, pourtant assez forte pour cela. Pourquoi ne pas chercher à se débarrasser une fois pour toutes d'un rival?

De même, les combats sont ritualisés entre mâles chez l'oryx (*Oryx beisa*) et chez le serpent à sonnettes (genre *Crotalus*). L'oryx n'utilise pas ses cornes pour étripier son adversaire (il le pourrait: un oryx peut tuer un lion); le crotale n'essaie pas de mordre son rival et de lui injecter son venin, il se contente d'essayer de le plaquer au sol.

A priori, il semblerait pourtant que celui qui lutte le plus fortement (par des actes, pas par des displays conventionnels) a plus chances de passer ses gènes à la génération suivante (donc la partie héritable de sa tendance à lutter fortement). Pourquoi donc observe-t-on ces combats "amoindris"? (Et corollairement, pourquoi dans certaines espèces les combats sont-ils réels?)

## "Le bien de l'espèce": une explication erronée

### Une idée en apparence séduisante

Pour expliquer ces comportements "retenus", à caractère altruiste, Vero Copner Wynne-Edwards, en 1962, avance l'idée de la *sélection de groupe*, qu'on peut exprimer ainsi: les pressions de sélection auraient mis en place des comportements où l'individu agit "pour le bien de l'espèce". Konrad Lorenz s'était d'ailleurs rangé à cet avis.

L'idée centrale de la sélection de groupe est la suivante: seraient conservés au cours de l'évolution les caractères qui sont favorables pour le *groupe* - et "groupe" peut être l'espèce entière - même s'ils sont au détriment des individus. Dans le cas qui nous occupe, selon cette interprétation il vaut mieux que les individus, même forts, n'en tuent pas d'autres, donc qu'ils "se retiennent" lors des affrontements, car ces tueries seraient au détriment du groupe ou de l'espèce.

Pourtant, cette idée ("pour assurer la survie de l'espèce") est en réalité en grande partie erronée<sup>229</sup>. Elle n'est pas davantage applicable dans les situations qui feraient croire à un sacrifice des individus. On raconte par exemple que lorsque la densité de population des lemmings (*Lemmus lemmus* et d'autres espèces apparentées: des rongeurs du nord de l'Europe) devient excessive, menaçant ainsi les ressources et donc toute la population, de nombreux individus auraient un instinct altruiste les poussant à se suicider par noyade pour permettre au reste de la population de survivre. Le fait est que, tous les 3-4 ans, on trouve de nombreux lemmings noyés, dans certaines zones de la Norvège.

---

<sup>229</sup> Sauf dans certains cas particuliers qui seront discutés plus tard.

Quel raisonnement doit-on tenir, en réalité, pour analyser cette situation, dans une optique de théorie synthétique de l'évolution (c'est-à-dire, en termes de comment les gènes se répandent ou disparaissent dans une population, au cours des générations successives)?

### **La sélection de groupe contient sa propre contradiction**

En somme, la question est de savoir si la sélection de groupe pourrait amener des individus à sacrifier leur propre intérêt procréateur pour le bien du groupe. L'évolution a-t-elle pu mettre en place des allèles dont l'effet pousserait les individus à se sacrifier pour d'autres individus *sans rien en contrepartie*?

En fait, le concept de sélection de groupe, en général, ne "tient pas la route". Il suffit de penser au fait que les individus qui n'ont *pas* le "gène du sacrifice"<sup>230</sup> vont se reproduire en moyenne plus que ceux qui l'ont, donc le "gène du sacrifice" va, proportionnellement, diminuer dans la population.

Ou, pris dans l'autre sens, les lemmings qui auraient des gènes les poussant, en cas de surpopulation, à se suicider par noyade au bénéfice du reste de la population... noieraient également ces gènes! Dès lors, les gènes en question seraient éliminés progressivement de la population (s'il y a d'autres variantes), de même que le comportement de suicide altruiste.

Autrement dit, s'il existe des individus non porteurs de cette combinaison génétique, *eux* ne vont pas se suicider; en moyenne, ils se reproduiront donc mieux que les porteurs de la combinaison "suicidaire", et les descendants de ces "non-suicidaires" vont se répandre dans la population, annihilant ainsi progressivement le comportement suicidaire.

### ***Autant de mâles que de femelles: un hasard?***

Un autre exemple montre bien que ce n'est pas une optimisation globale au niveau de l'espèce qui est en jeu, mais bien plutôt les intérêts reproducteurs individuels: la proportion de mâles et de femelles à la naissance.

La<sup>231</sup> *sex ratio* est le rapport du nombre de mâles et de femelles produits lors des naissances. Cette *sex ratio* est en général voisine de 1:1 chez les mammifères. On a l'impression, peut-être, que c'est une simple conséquence (un effet collatéral) du fait que le premier spermatozoïde à atteindre l'ovule peut être (chez les mammifères) porteur d'un X ou d'un Y de manière équiprobable. C'est vrai mais ce n'est pas si simple... Cette méthode de détermination du sexe n'est pas du tout la seule possible. Par exemple, chez les crocodiles, le sexe n'est pas déterminé au moment de la fécondation mais par la température d'incubation des oeufs (au-dessous de 31°, les embryons deviendront des femelles, au-dessus, ils deviendront des mâles)<sup>232</sup>. On voit donc que la détermination du sexe aurait pu évoluer de manière très différente chez les mammifères.

---

<sup>230</sup> Evidemment, le "gène du sacrifice" serait en fait une constellation génétique particulière agissant sur différents paramètres du comportement, et pas un seul gène...

<sup>231</sup> Danchin, Giraldeau et Cézilly, dans leur manuel d'Ecologie Comportementale [DAN], utilisent le féminin. En français, "ratio" se traduit par "quotient" ou "rapport", deux mots masculins. Il serait logique donc de parler *du sex-ratio*, mais l'usage semble plutôt pencher vers le féminin.

<sup>232</sup> "Depending on the species crocodile, a number of 7-95 eggs are laid. Crocodile embryos do not have sex chromosomes, and unlike humans, sex is not determined genetically. Sex is determined by

Pour raisonner sur cette question, partons du fait qu'il est évident que les mâles sont d'une certaine manière surnuméraires, puisqu'il suffit d'un mâle pour féconder plusieurs femelles. Le mieux, pour l'espèce prise dans son ensemble, serait qu'il y ait beaucoup plus de reproductrices femelles que de mâles, car ainsi les ressources de l'environnement seraient exploitées de manière optimale. Donc l'idéal serait que chaque femelle fasse un effort reproducteur biaisé en direction des femelles. Au lieu de faire, par exemple, sur une reproduction totale de 10 petits, 5 femelles et 5 mâles (dont 4 sont inutiles, en fait, pour féconder les femelles disponibles), toute femelle ferait mieux de faire 9 femelles et 1 mâle!

Supposons donc, puisque c'est en principe possible, une population avec une sex ratio biaisée, disons comme ci-dessus à  $1:9 = 0.11$  (en moyenne, chaque femelle produit 1 fils pour 9 filles). Que se passerait-il alors dans les générations suivantes?

Si la sex ratio est de 0.11, c'est qu'un mâle féconde en moyenne 9 femelles; mais il s'en suit qu'un mâle a donc 9 fois plus de descendants ( $9 \times 10 = 90$ ) qu'une femelle ( $1 \times 10 = 10$ ) en moyenne! De ce fait, les bébés mâles sont, pour leur mère, des investissements plus rentables que les bébés femelles, en termes de reproduction dans la génération d'après. Il s'en suit qu'une mère mutante, produisant plus de mâles que la moyenne (c.-à-d. plus que la norme de 1 mâle pour 9 femelles), serait avantagée en nombre de descendants par rapport aux autres femelles. Pour donner une idée, supposons que cette mère mutante donne naissance à 2 petits mâles et 8 petites femelles. Elle aura donc 10 enfants, et 260 petits-enfants ( $2 \times 90 + 8 \times 10 = 260$ ); une mère non mutante en aura seulement 180 ( $1 \times 90 + 9 \times 10 = 180$ ).

La mutation "*faire plus de mâles que 1:9*" devrait donc se répandre; ensuite de quoi, les femelles qui feraient encore plus de mâles (2:8, 3:7, etc.) seraient à nouveau avantagées, et ainsi de suite... donc la proportion de mâles dans les naissances devrait augmenter au cours des générations, ramenant finalement la sex ratio à 1:1.

Cette sex ratio pourrait-elle basculer plus loin, en direction d'un biais femelle? Eh bien non. Comment le voir?

On peut évidemment raisonner de la même manière qu'avant mais cette fois pour une sex ratio biaisée en faveur des femelles. Dans une population avec une sex-ratio de 9 (chaque femelle produit neuf mâles pour une femelle en moyenne), les mâles perdent leur avantage reproducteur: s'ils sont neuf à féconder en moyenne une femelle, cela ne va pas augmenter la reproduction de la femelle, et chaque mâle sera en moyenne le père de seulement  $1/9$  de la portée. Dans ce cas, ce sont les bébés femelles qui sont le meilleur investissement pour la mère, et donc une mère mutante qui produirait plus de filles serait avantagée. Là aussi, génération après génération, la proportion se rapprocherait de 1:1.

---

*temperature, where at 30 °C (86 °F) or less most hatchlings are females and at 31 °C (88 °F), offspring are of both sexes. A temperature of 32 to 33 °C (90 to 91 °F) gives mostly males whereas above 33 °C (91 °F) in some species continues to give males but in other species resulting in females, which are sometimes called as high-temperature females.(...)The average incubation period is around 80 days.*" [wikipedia, avril 2016]. Pour la petite histoire, les crocodiles produisent bien des larmes, cf. <http://crocodilian.com/cnhc/cbd-faq-q6.htm>

La raison fondamentale à l'équilibre qui résulte<sup>233</sup> de ce processus est que chaque individu a une mère et un père (sauf dans certains cas, p.ex. pour une partie des individus<sup>234</sup> chez les hyménoptères)<sup>235</sup>.

### La sélection de groupe: démontrée fausse

Revenons à notre question: la sélection de groupe peut-elle amener des individus à sacrifier leur propre intérêt procréateur pour le bien du groupe?

Moins intuitivement et plus formellement que dans les exemples qui précèdent, cette hypothèse de sélection de groupe avancée par Wynne-Edwards (agissant à l'avantage du groupe en même temps qu'au détriment des individus), a été étudiée à l'aide d'une approche mathématique portant sur la génétique des populations, et finalement démontrée (généralement) fausse par George C. Williams en 1966.

En réalité, on sait maintenant qu'il y a tout de même des cas où la sélection de groupe opère quand même, mais ils sont rares et très particuliers<sup>236</sup>. En effet, "*group selection is generally rejected as unimportant because even a tiny amount of migration between groups quickly destroys the genetic differences needed for group selection to act.*"<sup>237</sup>

### Et pourtant, des sacrifices

Cependant, il existe bel et bien des cas de sacrifice dans le règne animal, cas qui posaient problème déjà à Darwin. Ainsi, une abeille qui pique un mammifère pour défendre le nid signe son arrêt de mort.

---

<sup>233</sup> Chez les crocodiles, dont le sexe est déterminé par la température d'incubation (voir une note précédente), on a longtemps cru que la sex ratio était biaisée du côté des femelles. Les données récentes indiquent que ce ne serait pas le cas, et que l'erreur résulterait d'un biais d'échantillonnage dû au comportement différent des mâles et des femelles, qui rend les secondes plus visibles.

<sup>234</sup> Les mâles des hyménoptères (p.ex. les faux-bourçons chez les abeilles) sont issus d'œufs non fécondés, ils n'ont donc pas de père; on y reviendra.

<sup>235</sup> En fait, pour être précis, ajoutons que le rapport dépend du coût de la production d'un mâle et d'une femelle: c'est l'investissement qui doit être, en fin de compte, de 1:1 [WIL-316; GOO-462].

<sup>236</sup> Une adaptation de groupe est une propriété d'un groupe qui profite à la survie et à la procréation de ce groupe (pour juger de la validité de ce concept, il faut en exclure les adaptations dues à la sélection de la parentèle). Elles résulteraient de la reproduction différentielle de groupes entiers. Il existe des contre-exemples patents, comme la sex-ratio 1:1 dans des espèces polygynes (où il suffirait de quelques mâles!). En fin de compte, il semble que la sélection de groupe opère dans certains cas, mais que, par comparaison avec la sélection individuelle, son effet sur l'évolution est faible (i.e. la sélection au niveau de l'individu efface les effets de la sélection de groupe s'ils sont opposés). [Ridley \[RID\], pages 325 et suivantes](#), explique ces mécanismes: Notamment, pour parler de sélection de groupe, il faut qu'il existe des adaptations au niveau du groupe qui profitent uniquement à ce niveau; or, beaucoup des caractéristiques qui profitent au groupe profitent aussi aux individus qui le composent, et donc il ne s'agit pas de sélection de groupe!

Néanmoins, Sober et Wilson, dans leur ouvrage de 1998 [SOB], affirment que la sélection de groupe ne doit pas complètement être niée. Selon ces auteurs, et d'autres comme Dugatkin, la sélection naturelle opère à plusieurs niveaux, en particulier au niveau du groupe à certaines conditions: (1) isolation des groupes les uns des autres pendant une partie du temps, avec durant ce temps croissance différentielle des groupes, et reproduction différentielle à l'intérieur de ces groupes; (2) puis éclatement des groupes et brassage, avant une nouvelle isolation. Ces conditions sont celles, par exemple, des parasites dans l'hôte, qui se développent en populations isolées (les hôtes différents), avant de se mélanger dans la phase de dissémination.

<sup>237</sup> Mace, R. (2009). On becoming modern. *Science*, 324, 1280-1281.

Comment expliquer ce sacrifice de l'abeille ouvrière? Et même sans parler de l'abeille ouvrière qui pique, comment expliquer que les abeilles ouvrières *de toute manière* se sacrifient pour la reine, puisqu'elles-mêmes passent la plus grande partie de leur vie à s'occuper des oeufs et des larves de la reine et ne se reproduisent jamais? Cette question du sacrifice, chronique ou aigu, des abeilles en faveur de leur colonie était pour Darwin une épine dans le pied de sa théorie, et à sa grande déception il n'a jamais pu l'expliquer. En fait, il a fallu attendre les années 60 pour qu'on comprenne comment ce sacrifice avait pu évoluer, et pourquoi il était apparu si souvent chez les insectes hyménoptères (douze fois, de manière indépendante).

Comment expliquer que se perpétuent des comportements innés... alors que les individus porteurs sacrifient en même temps qu'eux-mêmes les gènes qui les font avoir ce comportement? Quelle différence y a-t-il entre lemmings et abeilles? Laissons de côté cette question pour l'instant. Revenons, ce qui tracera le chemin de l'explication en fin de compte, à l'idée que la sélection naturelle opère comme un processus d'optimisation (relative, pas absolue): après tout, c'est bien une *sélection!*

### ***L'optimisation du comportement***

Il nous faut donc revenir au principe de base: au cours de l'évolution se sont mises en place des stratégies comportementales qui optimisent la survie et la reproduction des individus (ou même de certains gènes, si on adopte une perspective génocentrée qui est nécessaire pour expliquer certains phénomènes).

S'il y a optimisation, on peut s'attendre à ce que les choix comportementaux effectués par les animaux tendent à maximiser leur fitness. Sans même parler d'une optimisation au long des générations, on peut déjà le voir dans le comportement des individus eux-mêmes, dans des situations où les choix faits de minute en minute nécessitent parfois des processus cognitifs complexes, comme le montrera l'exemple suivant.

### **Les mésanges charbonnières et l'approvisionnement optimal.**

Se nourrir apporte de l'énergie, mais en coûte aussi (en station comme en déplacement). Si un animal reste en un lieu, il y aura de moins en moins de nourriture. S'il se déplace, le déplacement va coûter de l'énergie et du temps. Il y a néanmoins un point où cela deviendra plus rentable de partir que de rester. Ceci est particulièrement clair pour les espèces qui exploitent de la nourriture distribuée de manière "patchy" (p.ex. des buissons riches en graines séparés les uns des autres par des espaces sans nourriture et où le risque de prédation est élevé).

La *théorie de l'approvisionnement optimal* (Optimal Foraging Theory) prédit que la décision de partir d'une zone vers une autre peut être calculée en sachant combien les différentes options coûtent. Elle prédit qu'un animal devrait rester en une zone (même si les ressources diminuent puisqu'il les utilise) jusqu'au moment où le rendement énergétique net de ce lieu a baissé jusqu'au rendement moyen de l'environnement (qui inclut les coûts de déplacement).

Cette théorie admet que l'animal peut estimer les conditions ailleurs dans l'environnement et qu'il peut comparer le rendement actuel au rendement moyen. Aussi étonnant que cela puisse paraître, même si les animaux n'ont pas conscience de ces éléments, ils se comportent « comme si ».

Richard Cowie<sup>238</sup>, dans une étude souvent citée, a étudié la mésange charbonnière qui cherchait de la nourriture dans un environnement artificiel. La nourriture était cachée dans des pots pleins de sciure, dispersés à l'intérieur d'une volière. Cowie a manipulé le coût du passage d'un pot à l'autre en rendant les couvercles plus ou moins difficiles à ouvrir (ce qui prenait donc plus ou moins de temps). Chaque mésange était testée 6 fois par condition, ce qui lui permettait d'apprendre les caractéristiques de l'environnement.

Le rendement dans un pot donné baisse à mesure que le temps passe (puisque l'animal le vide progressivement). S'il n'est pas coûteux de changer de pot, il vaut mieux changer vite; si c'est plus coûteux, il est plus rentable d'attendre un peu plus. Il est possible de calculer la fonction optimale<sup>239</sup> qui lie le temps passé dans un pot (avant de changer de pot) au coût du passage: les mésanges en sont proches, comme l'indiquent les points expérimentaux mis en rapport avec la courbe optimale. C'est donc qu'elles possèdent des mécanismes cognitifs sophistiqués leur permettant d'évaluer les différents paramètres en jeu (rentabilité moyenne de l'environnement, baisse de rentabilité du *patch*), et d'ajuster leur comportement en fonction de ces paramètres.

Les animaux manifestent donc effectivement des comportements d'optimisation, qui en définitive sont des comportements optimisant leur survie et leur reproduction.

### **Au passage: des mécanismes récupérés...?**

Dans une étude assez récente<sup>240</sup>, des chercheurs ont montré que, lorsqu'on demande à des sujets humains de donner autant de noms d'animaux que possible en un temps limité (un test classique de fluence verbale), ils ne vont pas donner ces noms dans n'importe quel ordre. Les noms vont tendre à être restitués de manière groupée par similarité sémantique, c.-à-d. par catégories (par exemple: animaux domestiques, animaux aquatiques...).

Évidemment, une catégorie s'épuise de la même manière qu'une source de nourriture; à un certain point, il faut la quitter pour une autre. Peut-on prédire à quel moment les participants décident de quitter une catégorie sémantique donnée pour en "explorer" une autre? Les auteurs de l'étude montrent que ce passage correspond exactement aux prédictions du modèle de l'approvisionnement optimal dans le cas d'un véritable déplacement entre sources de nourriture.

Les auteurs suggèrent que les mécanismes cognitifs à l'œuvre dans l'exploration de la mémoire sémantique seraient des *exaptations*: la réutilisation au cours de l'évolution d'une adaptation préexistante, lui donnant une nouvelle fonction. Ici, des adaptations cognitives originellement liées à la véritable exploration spatiale pour l'approvisionnement, auraient été "reprises" et réutilisées (c'est-à-dire

---

<sup>238</sup> Cowie, R. J. (1977). Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, 268, 137-139. Cité dans MAN-200.

<sup>239</sup> Pour un coût (temporel) donné, le moment de changement idéal se situe au point de tangence de la fonction de rendement cumulé moyen de l'environnement (une droite, car le rendement global est simplement proportionnel au temps passé à chercher de la nourriture dans l'environnement) et de la fonction de rendement de la zone particulière dans laquelle on affourage au moment de prendre la décision.

<sup>240</sup> Hills, T.T., Jones, M.N., & Todd, P.M. (2012). Optimal foraging in semantic memory. *Psychological Review*, online first publication, February 13, 2012. doi: 10.1037/a0027373.

auraient été des fondements cognitifs) au cours de l'évolution dans un autre domaine d'application, à savoir l'exploration interne de la mémoire<sup>241</sup>. On pourrait rapprocher cette idée de celle, au niveau du développement de l'individu cette fois, de l'intériorisation des schèmes d'action avancée par Jean Piaget, intériorisation permettant le passage du niveau des opérations concrètes à celui des opérations formelles.

### **Les choix dépendent des autres individus aussi**

Dans de nombreuses situations, les conséquences des choix d'un individu ne dépendent pas que de son interaction avec l'environnement, mais vont dépendre en grande partie des choix effectués par les autres individus de la même population.

Autrement dit, la stratégie la meilleure à adopter va dépendre de quelle est la stratégie des autres (en fait, de quelles sont les diverses stratégies en présence)!

Pour illustrer par un exemple extrême, pensons à la conduite automobile [DAN-60]. Face au choix de conduire sur le côté droit ou sur le côté gauche de la route, comment prendre la décision?

En fait, la meilleure stratégie ici est de choisir le côté choisi par la majorité des conducteurs: c'est la décision qui minimise le risque de collision frontale. Pour la conduite automobile, on voit qu'il n'y a que deux solutions possibles en fin de compte: tout le monde conduit à droite, ou tout le monde conduit à gauche; le mélange des deux stratégies n'est pas profitable.

Dans l'évolution du comportement, les autres (les autres individus de la même population) jouent à l'évidence un rôle prépondérant, et c'est justement un des points centraux de la discipline nommée éco-éthologie: pour comprendre l'adaptation du comportement, il faut tenir compte de ce que font les individus *en réponse les uns aux autres*.

On trouve [EVO-99] un exemple d'adaptation comportementale entre individus chez certains Calliphoridés (ce sont les mouches bleu métallique ou vert métallique dont le mâle patrouille les bouses de vache) et d'autres mouches ayant des comportements semblables.

Les mouches femelles de ces espèces pondent leurs œufs dans les bouses, donc les mâles patrouillent d'une bouse à l'autre et cherchent à s'accoupler avec les femelles qui arrivent sur la bouse où ils se trouvent. Mais les femelles arrivent de moins en moins à mesure que la bouse se dessèche.

Le mâle a donc le choix entre deux tactiques lorsque sa bouse est en train de se dessécher: partir à la recherche d'une autre bouse, ou rester. Le succès de sa tactique va dépendre de ce que font les autres mâles; si ceux-ci partent, l'individu a avantage à rester: sa bouse un peu desséchée attire moins de femelles, mais il y

---

<sup>241</sup> "A comparative analysis of the underlying neural and molecular architectures guiding area-restricted search (Hills, 2006) gives rise to the second reason for the proposed parallel between spatial search and memory search: evidence for a generalized cognitive search process. Research from a number of fields has demonstrated that molecular and neural mechanisms that appear to have evolved initially for the purpose of area-restricted search in external environments have subsequently been exapted in later species for the purpose of modulating attention and search in internal environments (Hills, 2006). This exaptation hypothesis is supported by the observation that, across species, neural processes similar to those generally devoted to area-restricted search in space now modulate goal-directed behaviors and attention in search for information."



a par contre peu de concurrence. Si par contre les autres mâles restent, l'individu aura avantage à partir.

On voit facilement qu'il peut y avoir une panoplie de comportements, avec certains mâles qui restent longtemps, d'autres qui partent plus tôt, d'autres encore plus tôt, dans des proportions déterminées (et fixes pour une population donnée dans un environnement fixe).

La théorie des jeux (qu'on verra ci-dessous) prédit que, à l'équilibre, les mâles qui restent et ceux qui partent auront, en moyenne, le même succès reproducteur. C'est exactement ce que montrent les données recueillies par G.A. Parker<sup>242</sup> dans les années 70 sur la mouche *Scatophaga stercoraria*. Quel que soit le temps que passe un mâle donné sur la bouse, son succès reproducteur est le même.

## Les Stratégies Evolutivement Stables

Pour expliquer les stratégies comportementales parfois étranges que l'on peut observer entre individus, John Maynard Smith, vers 1970, a l'idée d'utiliser la théorie des jeux<sup>243</sup>, Cette théorie, dont les créateurs étaient John von Neumann (un des concepteurs de l'ordinateur) et Oskar Morgenstern, a été avancée dans les années 40; elle cherchait à déterminer la stratégie optimale dans des situations de conflit (elle a évidemment été développée en raison du contexte de la 2<sup>ème</sup> guerre mondiale et raffinée ensuite dans celui de la guerre froide). Partant de là, Maynard Smith a posé les bases de ce qu'on appelle maintenant la "théorie évolutive des jeux", et introduit le concept de *stratégie évolutivement stable*.

Maynard Smith a défini ce qu'est une Stratégie Evolutivement Stable (SES) de la manière suivante<sup>244</sup>: on le dit d'une stratégie ayant la propriété que, si elle a été

---

<sup>242</sup> Sur *Scatophaga stercoraria*, en fait. Elles sont citées dans [BAR].

<sup>243</sup>

<sup>244</sup> Pour expliquer le concept, Maynard Smith a inventé l'exemple suivant, une espèce hypothétique où chaque individu n'a que deux tactiques (stratégies) possibles: faucon et colombe.

La tactique faucon consiste à combattre "à fond" jusqu'à ce qu'il gagne (en blessant l'autre ou le faisant fuir) ou qu'il soit lui-même blessé.

La tactique colombe consiste à combattre conventionnellement et s'enfuir dès que ça devient dangereux, avant d'être blessé.

A la fin de chaque affrontement, chaque individu reçoit un gain G, qui mesure son changement de fitness (en bien ou en mal).

Soit l'écriture G(X,Y) représentant le gain moyen pour un individu appliquant la tactique X lorsqu'il rencontre un individu appliquant la tactique Y.

Ce gain moyen sera déterminé par 3 facteurs: le gain en gagnant, la perte (gain négatif) si on est blessé, et la perte résultant d'un conflit prolongé.

Supposons les valeurs suivantes:

Victoire +10

Blessure -20

Long affrontement -3

Probabilité de gagner dans chaque rencontre où il y a effectivement combat: 0.5 (on suppose les opposants de même force). Alors:

L'espérance mathématique du gain pour un faucon attaquant un autre faucon est:

$G(F,F) = 0.5 (+10) + 0.5 (-20) = +5 - 10 = -5$

Pour une colombe affrontant une colombe (ça dure, mais sans blessures):

$G(C,C) = 0.5 (+10) + (-3) = +5 - 3 = +2$  (l'affrontement dure toujours longtemps)

Pour un faucon affrontant une colombe (celle-ci s'enfuit rapidement, il n'y a donc pas de combat!):

$G(F,C) = +10$

Et pour une colombe affrontant un faucon (idem):

$G(C,F) = 0$

adoptée par toute la population (c'est-à-dire, si elle s'est répandue, au cours de l'évolution, dans toute la population), alors aucune autre stratégie "mutante" ne peut plus venir la détrôner par l'effet de la sélection naturelle<sup>245</sup> (pour autant que l'environnement ne change pas).

En d'autres termes, une stratégie est évolutivement stable s'il n'y a aucune stratégie mutante qui donne une fitness darwinienne plus élevée aux individus qui l'adoptent.

Comme le disent Danchin et al.<sup>246</sup>, en biologie, c'est la sélection naturelle qui va trier entre les différentes stratégies en concurrence. La sélection favorisera en fin de compte la stratégie qui apporte le plus grand bénéfice reproducteur (comparé aux autres stratégies).

## ***Le cas courant des stratégies mixtes***

### **Une SES mixte chez le Sphex**

Les stratégies évolutivement stables sont souvent mixtes: deux (ou plusieurs) comportements coexistent dans une population, et c'est l'ensemble de ces variantes, *en proportion déterminée*, qui constitue la SES.

[GOO-108; GOO-77, édition 2001] La guêpe solitaire *Sphex ichneumoneus* illustre bien une stratégie mixte à deux comportements. La femelle pond ses œufs dans un nid avec des chambres latérales, comme le philante apivore déjà rencontré. Elle

Ceci donne la matrice de gain:

attaquant	attaque un Faucon	attaque une Colombe
Faucon	-5	+10
Colombe	0	+2

La reproduction des individus sera affectée proportionnellement à la somme de leurs gains.

Quelles sont les conditions pour qu'une stratégie soit ES? Ainsi que l'a montré Maynard Smith, une stratégie J est évolutivement stable si et seulement si une des deux conditions suivantes est remplie:

Pour toute autre stratégie "mutante" K

soit  $G(J,J) > G(K,J)$ ,

soit à la fois  $G(J,J) = G(K,J)$  et  $G(J,K) > G(K,K)$

Aucune des deux stratégies pures Faucon et Colombe ci-dessus n'est évolutivement stable (autrement dit, une population "tout F" ou "tout C" pourrait être envahie par l'autre stratégie).

En effet: Puisque le gain moyen dans une population "tout Faucon" est de  $G(F;F) = -5$ , un mutant Colombe serait avantagé au départ. Il rencontrerait uniquement des Faucons, et donc on aurait toujours la situation  $G(C,F) = 0$ , donc un gain meilleur que le -5 des Faucons entre eux. Par conséquent, la Colombe se reproduirait davantage, et sa fréquence (initialement quasi nulle) augmenterait dans la population. De même, puisque le gain moyen dans une population "tout Colombe" est de  $G(C,C) = +2$ , un mutant se comportant en Faucon serait avantagé, étant donné que  $G(F,C) = +10$ . On peut montrer qu'une stratégie mixte (avec, pour le cas particulier de matrice de gain ci-dessus, les probabilités  $p=8/13$  pour F et  $p=5/13$  pour C) est une SES: En effet, si on pondère les gains par la probabilité des types de rencontre dans la population mixte, on aura la matrice suivante:

attaquant // attaque un Faucon // attaque une Colombe

Faucon //  $(64/169) \cdot (-5)$  //  $(40/169) \cdot 10$

Colombe //  $(40/169) \cdot 0$  //  $(25/169) \cdot 2$

Et le gain moyen de la stratégie sera de 2.47 environ.

<sup>245</sup> J. Maynard Smith, *Evolution and the theory of games*, Cambridge University Press, 1982: "a strategy such that, if all members of a population adopt it, then no mutant strategy could invade the population under the influence of natural selection."

<sup>246</sup> Cf. [DAN-62].

dépose des katydides (des animaux semblables aux criquets) dans les chambres et pond ensuite un œuf dans chaque chambre.

Pour occuper un nid, le femelle sphex a deux possibilités:

Soit elle creuse son propre nid (ce qui est coûteux: il faut presque 2 heures pour le faire) et soumis à des risques (l'arrivée d'une autre femelle sphex qui veut s'emparer de ce nid tout fait, ou d'autres envahisseurs comme les fourmis);

Soit elle occupe un nid apparemment abandonné (mais il n'y a aucun moyen de savoir si le nid est effectivement abandonné ou si la propriétaire est en chasse, ce qui peut durer des heures ou des jours. Si la propriétaire revient, il y a combat, et la perdante doit abandonner tous les katydides déjà déposés.)

La stratégie "occuper un nid vide" n'a de chance de succès que si elle est relativement rare. Si beaucoup "occupent", cela veut dire que peu "creusent", donc la probabilité qu'un nid soit en fait déjà occupé augmente. A un certain point, c'est alors l'autre stratégie ("creuser") qui devient plus favorable.

Le mélange des stratégies devrait aboutir en fin de compte à un équilibre, et si cet équilibre se révèle stable, c'est que, nécessairement, le succès reproducteur pour une stratégie est le même que pour l'autre.

Dans une certaine population de Sphex, on<sup>247</sup> a pu vérifier que les stratégies se répartissaient en un rapport de 41 "entrer" : 59 "creuser", et que le taux de reproduction ne différait pas significativement entre les deux stratégies (environ 0.9 œuf pondu par individu et par 100 heures).

### **Une SES mixte chez le grillon**

Sans entrer dans le détail: les grillons mâles chantent pour attirer les femelles; mais leur chant coûte de l'énergie et attire aussi les prédateurs...

Certains grillons mâles ne chantent pas, mais interceptent les femelles attirées par le chant des autres mâles (ceux qui chantent), et s'accouplent avec elles. Ils ont donc les bénéfices sans prendre de risques. Évidemment, s'il n'y avait que des mâles qui ne chantent pas, cette stratégie ne pourrait pas marcher (les femelles ne viendraient pas!). On a montré qu'à l'équilibre, les deux stratégies entraînent le même succès moyen pour les individus.

Cela ne veut pas dire, évidemment, que 50% des individus adoptent une stratégie et 50% adoptent l'autre! Le rapport effectif des deux nombres dépend de nombreux facteurs, mais, quel que soit ce rapport, le succès reproducteur moyen est le même pour un individu ayant la sous-stratégie "chanter", que pour un individu ayant la stratégie "se taire".

Pour les personnes qui lisent l'anglais, on trouve sous le lien suivant une bande dessinée qui décrit la situation:

[http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/0\\_0\\_0/sneakermale\\_01](http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/0_0_0/sneakermale_01)

Le site est également intéressant car il expose les différentes facettes de l'évolution de manière simple.

---

<sup>247</sup> Brockmann J.A. et al. (1979) Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. *J. theor. biol.* 77, 473-496.

## ***Une stratégie ou plutôt un état stable?***

Une Stratégie Evolutivement Stable est en fait simplement un *état stable* (caractérisé par des types de comportement présents en certaines proportions dans une population) auquel a mené l'évolution. Cet état n'implique rien de ce que le terme "stratégie" sous-tend habituellement (en termes de processus conscients). Le spécialiste d'éthologie humaine Irenaüs Eibl-Eiblsfeldt préférait d'ailleurs le terme "Etat Evolutivement Stable"... mais c'est "Stratégie" qui est resté.

## **Introduction à l'éco-éthologie**

Dans la fin des années 70, plusieurs courants de pensée, influencés par les travaux de Maynard Smith et d'autres, aboutissent à la naissance d'une nouvelle discipline: l'éco-éthologie.

### ***Définition de l'éco-éthologie***

Si l'éthologie est l'étude biologique du comportement, et l'écologie l'étude de l'influence du milieu biotique et abiotique sur les organismes, alors

*l'éco-éthologie (en anglais *behavioral ecology*) est l'étude de l'influence du milieu (qui inclut les autres organismes, y compris les autres individus de la même espèce) sur le comportement et son évolution. Par là même, c'est l'étude des conséquences du comportement sur la fitness.*

Le champ s'est cristallisé notamment lors de la publication de l'ouvrage *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* de [John Krebs](#) et [Nick Davies](#)<sup>248</sup>.

### ***Un regard différent***

Pour comparer l'éco-éthologie et l'éthologie classique, on peut, comme le font Birkhead et Monaghan, contraster les regards portés par ces deux disciplines (et qui sont très complémentaires) sur le comportement de cour et d'accouplement [WES, p. 10, ma traduction]:

*Pour les éthologues des années 50 et 60, parade nuptiale et accouplement étaient vus comme une opération de coopération entre mâles et femelles, dont la fonction principale était de coordonner et synchroniser le comportement et l'état interne de chaque sexe de manière à assurer que la formation du couple et la copulation se passent correctement entre animaux de la même espèce. Les éthologues s'intéressaient aux postures, et au détail des patrons moteurs impliqués dans la production des parades.*

*Pour les éco-éthologistes, au contraire, le comportement de cour, la formation du couple et la copulation étaient vus davantage en termes de conflit, chaque membre du couple tentant d'obtenir les plus grands gains en fitness de cette opération: une situation où les partenaires s'informent, s'évaluent, se trompent et se manipulent. Les éco-éthologistes s'intéressent plutôt aux ressources nécessaires pour produire les parades, aux conséquences sur d'autres traits nécessitant les mêmes ressources, à l'information contenue dans les signaux, et aux bénéfices en fitness qu'elle apporte.*

---

<sup>248</sup> Une histoire intéressante de cette discipline se trouve dans [WES], chapitre 1, rédigé par Birkhead et Monaghan.

## ***Il existe des stratégies liées à la progéniture***

Au préalable, il avait été mentionné que souvent les parents cherchent à assurer le développement à l'identique de tous leurs enfants. En réalité, le tableau est plus nuancé que cela et l'analyse montre qu'il n'est pas rare que les parents s'investissent de manière différentielle dans leurs petits: il existe des stratégies subtiles d'investissement parental (on reviendra en détail sur l'investissement parental plus loin). Pensons au fratricide obligé des aigles de Verreaux: pourquoi les parents n'empêchent-ils pas l'aîné de tuer le cadet? La réponse tient en une phrase: il n'y a pas assez de ressources pour nourrir deux petits, et le cadet n'est pondu que comme assurance (dans le cas où l'aîné ne serait pas viable). A vrai dire les parents d'*Aquila verreauxi* font même pire que cela: ils sont "complices" du fratricide puisque la femelle pond les œufs à trois jours d'intervalle et l'aîné est donc nettement plus développé que le cadet, et à même de tuer ce dernier<sup>249</sup>.

Donc, les règles du jeu de l'investissement parental sont compliquées et dépendent de beaucoup de facteurs. Dans l'optique du comportement comme optimisation, les règles, les stratégies, qui seront appliquées sont évidemment celles qui maximalisent (ou en tout cas ont maximalisé jusqu'ici) le succès reproducteur (elles réalisent la meilleure solution en termes de fitness, vu les circonstances actuelles et les contraintes résultant de l'histoire évolutive de l'espèce) - et seulement celles-là, même si pour l'observateur naïf elles semblent étranges, voire contre-productives ou même absurdes.

## ***Plus de ressources pour les mâles***

L'investissement parental n'est donc pas toujours égalitaire. On a constaté<sup>250</sup> par exemple que les femelles **macaques** primipares<sup>251</sup> vont moduler leur investissement parental suivant que leur (unique) petit est mâle ou femelle: le lait destiné à un mâle sera de 27% plus riche, plus nutritif (1.14 kcal/g), que le lait destiné à une femelle (0.90 kcal/g), cette différence étant due à une plus grande proportion de graisses et de protéines.

Le même biais se retrouve d'ailleurs dans l'allaitement des bébés humains: le lait maternel de femmes qui ont un petit garçon contient 25% d'énergie en plus que le lait destiné à une petite fille<sup>252</sup>.

Quel est donc l'intérêt de ces femelles ou de ces femmes à nourrir davantage leurs bébés mâles que leurs bébés femelles? Cela n'est-il pas apparemment contre-productif que de favoriser la progéniture mâle? Laissons la question de côté pour l'instant: elle trouvera sa réponse automatiquement dans les sections suivantes.

## ***Le syllogisme de Trivers et Willard***

On peut se demander s'il existe des cas de manipulation de la sex ratio chez les vertébrés. Robert Trivers (un biologiste évolutionnaire et sociobiologiste) et Dan

---

<sup>249</sup> Dès la naissance du cadet, l'aîné l'attaque (on a dénombré 1569 coups de bec en trois jours, jusqu'à la mort du petit). Chez cette espèce, le fratricide est obligé: sur 200 nids avec deux œufs éclos, on n'a observé qu'un seul cas où les deux petits sont restés vivants.

<sup>250</sup> Hinde, K. (2007). First-time macaque mothers bias milk composition in favor of sons. *Current Biology*, 17 (22), R958-R959.

<sup>251</sup> Dont c'est le premier petit.

<sup>252</sup> Powe, C.E., Knott, C.D., & Conklin-Brittain, N. (2010). Infant sex predicts breast milk energy content. *American Journal of Human Biology*, 22, 50-54.

Willard (un mathématicien et informaticien) se sont associés en 1973 pour proposer l'hypothèse suivante, sous forme de syllogisme (leur article<sup>253</sup> deviendra un des plus cités de toute l'éco-éthologie):

Chez beaucoup de vertébrés polygynes, les mâles grands et en santé s'accouplent plus que la moyenne, alors que des mâles petits et plus faibles ne s'accouplent parfois pas du tout. Par contre, pratiquement toutes les femelles s'accouplent, indépendamment de leur état<sup>254</sup>.

De plus, les femelles qui ont la meilleure condition physique produisent les enfants en meilleure santé, et ces enfants tendent à devenir les adultes les plus grands et en bonne santé.

Donc, les femelles en bonne forme devraient produire une plus grande proportion de mâles (car ces mâles auront un grand succès reproducteur et produiront à leur tour un grand nombre de descendants); par contre, si l'état physique de la femelle décline, elles devraient favoriser la production de femelles.

Ce syllogisme trouve-t-il sa réalisation dans la réalité ou est-ce un simple amusement intellectuel? Voit-on en nature des sex ratios biaisées dans le sens attendu? Les femelles peuvent-elles influencer le sexe de leur enfant à naître?

### ***La sex ratio peut être modulée et ainsi optimiser la reproduction***

Cette hypothèse peut sembler surréaliste, puisqu'on a vu plus haut que la sex ratio est en principe toujours ramenée à 1. La compétition sexuelle localisée, cependant, peut entraîner des sex ratios temporairement différentes de 1 et manipulées en temps réel: ainsi, chez certaines espèces d'insectes, en particulier les hyménoptères sociaux (abeilles, guêpes, bourdons...), il existe un contrôle actif de la sex ratio. La femelle (la reine, chez les abeilles) conserve le sperme de son (ou ses) partenaire(s) dans une spermathèque, et elle peut "décider" (il n'est pas besoin pour cela de supposer une décision consciente, mais simplement l'effet d'un état hormonal!) de féconder ou non l'œuf qu'elle va pondre et qui passe dans l'oviducte en regard de la spermathèque.

Un œuf fécondé devient une femelle (la femelle est dite *diploïde*: possédant un double jeu de chromosomes, comme vous et moi), alors qu'un œuf non fécondé devient un mâle (le mâle est *haploïde*: possédant un seul jeu de chromosomes). La sex ratio est donc manipulée selon les besoins du moment. Par exemple les mâles des abeilles ou *faux-bourdons* ne sont produits que juste avant la saison de reproduction; comme ils ne servent à rien d'autre, ils ne sont pas produits en dehors de cette saison.

### **Etude corrélationnelle chez le cerf**

Tim Clutton-Brock et ses collègues ont mis en évidence chez le cerf élaphe, sur [l'île de Rhum](#) (en Ecosse, dans l'archipel des Hébrides Occidentales; cette île est entièrement une réserve naturelle), un exemple de lien entre statut hiérarchique

---

<sup>253</sup> Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.

<sup>254</sup> Donc, dans une espèce polygame, un fils à succès peut vous donner de nombreux petits-enfants, bien plus qu'une fille à succès; par contre, un fils sans succès ne vous donnera aucun petit-fils (les fils sont à hauts risques et hautes récompenses).

de la mère, succès reproducteur des descendants mâles (uniquement), et sex ratio biaisée vers les mâles.

Le cerf élaphe, *Cervus elaphus*, est le cerf qu'on trouve aussi dans nos régions. Dans cette espèce la procréation est *polygyne* (un mâle s'accapare plusieurs femelles): les biches vivent en hardes, défendues chacune par un seul mâle. A l'intérieur d'une harde, il existe une hiérarchie de dominance des mâles, mais aussi des femelles. Les dominantes sont mieux nourries, et peuvent mieux soigner leurs faons, qui deviennent plus forts que la moyenne [RID-311].

Les petits, mâles ou femelles, de mères dominantes seront donc en meilleure santé, plus résistants, etc., que les petits de mères subordonnées. Est-ce que le fait d'être mieux nourris va effectivement favoriser la reproduction de ces petits eux-mêmes? Et de la même manière qu'ils soient femelles ou mâles?

La lecture des résultats montre effectivement que (1) le succès reproducteur des filles n'est pas influencé par le statut social de leur mère, ce qu'on voit par la droite de régression "filles", en pointillé; (2) au contraire, le succès reproducteur des fils est corrélé positivement au statut social de leur mère, ce qu'indique la droite de régression oblique. Donc, le succès reproducteur des petits de sexe féminin n'est pas influencé par leur condition physique; par contre, le succès des mâles est directement lié à leur condition, elle-même directement liée à la dominance de leur mère.

Enfin, comme on le voit sur le graphique du bas, il y a dans cette population de cerfs, et exactement comme le prédit l'hypothèse de Trivers & Willard, une corrélation positive entre indice de statut social des mères et pourcentage de mâles qu'elles mettent au monde: les femelles de haut rang mettent au monde plus de mâles que de femelles, et vice versa pour les femelles de bas rang.

En tant que groupe, les femelles, donc, maximalisent leur succès reproducteur, en mettant au monde plus de mâles si elles sont de haut statut hiérarchique et que leur petits seront bien nourris, et en mettant au monde plus de femelles si leur statut est bas et donc que leur petits seront moins bien nourris.

Pour manipuler la sex ratio comme on le voit ici, les biches doivent évidemment percevoir leur statut social, mais "percevoir" veut simplement dire "s'y ajuster" et n'implique pas une représentation consciente.

Quant au mécanisme proximal qui permet aux femelles de manipuler la sex ratio, on ne le connaît pas<sup>255</sup>. On peut dire cependant qu'il ne s'agit pas d'un infanticide après la naissance, qui n'aurait pas échappé aux observateurs, dans ces populations bien étudiées.

16.11.2016

---

<sup>255</sup> Une étudiante m'a rapporté que les très jeunes embryons mâles seraient plus fragiles que les embryons femelles; dans des conditions défavorables, ils seraient alors auto-éliminés. Cette piste intéressante est à suivre, mais ne joue pas dans tous le cas (voir macaques plus bas).

## Le cas contraire existe aussi

Le syllogisme de Trivers et Willard peut également s'appliquer à l'envers (c.-à-d que certains cas, la sex ratio peut être biaisée dans le sens inverse), quand le statut hiérarchique des femelles influence massivement la reproduction de leurs enfants *femelles* (et pas celle des mâles comme dans le cas des cerfs).

Ainsi, chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), le rang des mâles est déterminé par leur force, mais celui des femelles est transmis de mère en fille (les mâles dispersent mais les filles restent en étroite association avec leur mère et leurs soeurs)<sup>256</sup> et influence la survie des filles.

Ce *népotisme* (favoritisme envers la famille) extrême a pour conséquence que les femelles dominantes produisent plus de filles que de fils (et ces filles ont une probabilité de survie supérieure à celle des fils) alors que c'est le contraire chez les inférieures [ARO-244]. Ici aussi, les mécanismes proximaux qui modulent la sex-ratio sont inconnus.

Notons au passage que ce cas montre qu'une explication impliquant une plus grande fragilité des embryons mâles, en tant que mécanisme proximal de la sex ratio biaisée (les embryons mâles plus fragiles mourraient in utero quand la femelle est mal nourrie), si elle ferait effectivement l'affaire pour les cerfs, ne marche pas dans le cas des macaques: ici ce sont les femelles moins bien portantes qui produisent davantage de petits mâles.

## Etude expérimentale chez l'opossum

[RIR-110] En 1986, deux chercheurs, [Steven Austad](#) et [Mel Sunquist](#), avaient décidé de prouver expérimentalement que la théorie de Trivers-Willard était fausse<sup>257</sup>.

Ils ont suivi grâce à un collier radio 40 opossums femelles (un marsupial d'Amérique du Sud<sup>258</sup>). Ils ont nourri 20 d'entre elles (tirées au sort) en déposant tous les deux jours 125 grammes de sardines devant leur tanière; ils ont donc constitué deux groupes expérimentaux: les femelles sans supplément alimentaire, et les femelles

---

<sup>256</sup> "L'une des particularités de la société des macaques est sa structure à dominance matrilineaire, ce qui veut dire que ce sont les femelles qui constituent le noyau du groupe alors que les mâles quittent le groupe à l'âge de la puberté. Et c'est là que le népotisme commence puisque, contrairement au mâle, la femelle sait qui sont ses enfants. En cas de conflit entre ses filles, la mère prend toujours la défense de la cadette parce que c'est elle qui a le plus besoin de protection (...). Cette alliance fait que la plus jeune en vient à dominer ses soeurs aînées et cette dominance finira par être solidement établie au sein du groupe même en dehors de la présence de la mère. L'effet politique de ce type de rapport mère-fille est que la place de la femelle dominante sera prise, à sa mort, par sa fille cadette. Les macaques prenant très peu de risques, cet ordre des choses est accepté par le groupe, contrairement aux sociétés à dominance mâle, où la place du dominant reviendra au plus fort. On pourrait donc, dans le cas des macaques, parler de monarchie héréditaire!" (<http://www.forum.umontreal.ca/numeros/1997-1998/Forum98-4-20/article06.html>)

<sup>257</sup> Austad, S. N., & Sunquist, M.E. (1986). Sex-ratio manipulation in the common opossum. *Nature*, 324, 58-60.

<sup>258</sup> [GOO-463] Les opossums (dans l'étude d'Austad et Sunquist, *Dideplhis marsupialis*, originaire du Vénézuéla) naissent à un état embryonnaire au bout de 13 jours de gestation: ils sont aveugles et sourds et n'ont que des moignons là où seront ensuite les membres postérieurs et la queue; par contre, leurs membres antérieurs sont développés et leur permettent de ramper les 4-5 cm qui séparent le vagin de la mère de sa poche marsupiale. Là, les petits s'accrochent à une tétine et ne la lâchent pas pour les 60-70 jours à venir (le gonflement du mamelon le scelle littéralement dans la bouche rigide du petit!)



avec supplément alimentaire. De mois en mois, ils ont ouvert les poches marsupiales des femelles et sexé les petits.

Les femelles sans nourriture complémentaire (donc en situation naturelle) ont eu 256 petits, dont exactement la moitié étaient des mâles. Les femelles nourries ont donné naissance à 270 petits, avec 1.4 fois plus de mâles que de femelles! A leur grande surprise, Austad et Sunquist avaient obtenu des données qui confirmaient l'hypothèse de Trivers et Willard.

Dans une étude annexe, Austad et Sunquist ont capturé et marqué également 19 femelles de deuxième année (généralement les opossums ne vivent qu'une seule saison de reproduction). En raison de leur âge, ces femelles étaient en très mauvaise forme (cataracte, manque de coordination...); et elles ont produit 1.8 fois plus de mâles que de femelles [GOO-464], confirmant *a contrario* aussi l'hypothèse de Trivers et Willard.

En termes de causes, la cause ultime - la raison d'être de la sex ratio biaisée - est l'avantage reproducteur selon le principe de Trivers et Willard; quant à la cause proximale - le mécanisme biaisant la sex ratio - il s'agit probablement ici d'une mortalité différentielle in utero<sup>259</sup>.

### Chez l'être humain

On a trouvé aussi chez... les Présidents des Etats-Unis d'Amérique (des familles dominantes vivant sans nul doute dans de bonnes conditions matérielles!) une sex ratio biaisée en faveur des garçons: de George Washington à Barack Obama<sup>260</sup>, il y a eu parmi les enfants des présidents 87 garçons pour 65 filles<sup>261</sup>, soit une sex ratio de 1.34:1, une différence statistiquement significative<sup>262</sup>. Cette observation n'est pourtant qu'anecdotique et mériterait une approche systématique<sup>263</sup>.

Valerie Grant est auteur d'un livre entier sur le sujet de la sex-ratio biaisée en faveur d'un des deux sexes, en particulier chez l'humain. On y trouve notamment des effets du statut de dominance des femmes, comme c'est le cas chez les cerfs<sup>264</sup>.

[TRI-297] Par ailleurs, on connaît plusieurs cas avérés de biais de la sex ratio à la naissance dus à des situations économiques ou socioéconomiques différentes:

On possède des statistiques sur les naissances dans une certaine région du Portugal entre 1671 et 1720. Cette période et cette région sont intéressantes car il s'agissait

---

<sup>259</sup> Autres possibilités envisageables: efficacité plus grande des mâles à atteindre les tétines; ou bien, sélection active des mâles par les mères, pendant que les petits rampent du vagin à la poche marsupiale - en clair, infanticide sur les filles.

<sup>260</sup> Donald Trump confirme la tendance: il a eu 3 garçons et 2 filles.

<sup>261</sup> Source: <http://www.infoplease.com/ipa/A0194051.html>, consulté le 31.3.2009.

<sup>262</sup> Test binomial, pour 87 et plus sur 152,  $p=0.044$ .

<sup>263</sup> La question de la sex ratio est compliquée. Certaines variables en jeu sont inattendues; par exemple, il a été montré chez les êtres humains que la toxoplasmose, une parasitose très répandue avec une incidence mondiale de 20% à 80% selon les régions, agit directement sur la sex ratio en la biaisant du côté mâle de manière proportionnelle au degré d'infection (jusqu'à des extrêmes de 2 garçons pour une fille!). Cf. Kankova, S., et al. (2007). Women infected with parasite *Toxoplasma* have more sons. *Naturwissenschaften*, 94, 122-127.

<sup>264</sup> Grant, V. J. (1998). *Maternal personality, evolution and the sex ratio. Do mothers control the sex of the infant?* L'augmentation de la sex ratio pendant les guerres s'expliquerait alors par l'augmentation de statut des femmes: puisque les hommes sont à la guerre, les femmes reprennent le rôle de ces hommes absents dans la société (voir pp. 156 ssq).

d'un milieu stable, homogène, avec très peu d'immigration ou d'émigration. On constate que la sex ratio dépendait de la qualité de la récolte: les mauvaises années (au nombre de 14), la sex ratio était de 90.7 garçons pour 100 filles; les bonnes (35), de 112.1 garçons pour 100 filles, des différences qui sont statistiquement significatives.

En 1970, aux USA, on a de même trouvé un lien entre le statut socioéconomique (un indice composite basé sur le salaire, les années d'études, et le statut dans le travail) et la sex ratio:

Statut socioéconomique	sex ratio des enfants
1 (le plus bas)	0.96
2	1.00
3	1.05
4 (le plus élevé)	1.04

Donc, significativement plus de garçons naissent dans les familles aisées. Selon la théorie de la manipulation de la sex ratio, les individus mâles issus d'une famille aisée ont de meilleures chances d'avoir des descendants (ceci a d'ailleurs été vérifié diverses fois), donc il est avantageux pour les parents de ces individus que ceux-ci soient plutôt des mâles!<sup>265</sup>

### Sex ratio dans les mariages polygynes

Un autre exemple d'ajustement de la sex ratio est à trouver dans les mariages polygynes, courants dans l'Afrique subsaharienne<sup>266</sup>. En effet, ainsi que le rapporte une étude<sup>267</sup>, dans les mariages polygynes, les femmes subissent, par rapport aux mariages monogames, des coûts en fitness, et ceci est particulièrement vrai pour les femmes de rang inférieur (les troisièmes, quatrièmes... épouses): leurs enfants ont une plus grande mortalité et une croissance moindre. Dès lors, l'hypothèse Trivers-Willard prédit que les épouses de rang inférieur dans les mariages polygynes devraient avoir une sex ratio biaisée en direction des filles.

Dans cette étude, qui a porté sur les résultats d'un recensement de 2002 au Rwanda<sup>268</sup>, les données relatives à 96'880 femmes ont été analysées en termes de

<sup>265</sup> De nombreuses données vont dans le même sens, aussi des études portant sur le... format des parents, comme celle de Kanazawa [Kanazawa S. (2005). Big and tall parents have more sons: Further generalizations of the Trivers-Willard hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*, 235, 583-590]: En se basant sur une étude longitudinale sur 22680 personnes nées en 1958 ou 1970, et en prenant la précaution de contrôler différents facteurs (comme le statut social, marital et la religion), Kanazawa trouve une corrélation entre taille/poids des parents et proportion de filles ou garçons: en gros, des parents plus grands/gros ont plus de garçons!

<sup>266</sup> Pourcentage de femmes ayant des co-épouses: de 11.4% au Zimbabwe à 53% en Guinée. Pourcentage des hommes ayant deux ou plusieurs femmes: de 4.9% au Zimbabwe à 36.7% en Guinée.

<sup>267</sup> Pollet, T. V., Fawcett, T. W., Buunk, A. P., & Nettle, D. (2009). Sex-ratio biasing towards daughters among lower-ranking co-wives in Rwanda. *Biology Letters*, published online. DOI: 10.1098/rsbl.2009.0394

<sup>268</sup> Si la prévalence des mariages polygynes au Rwanda (11% des femmes sont dans un mariage polygyne) fait penser à un pays à forte composante patriarcale, il faut cependant tempérer ce jugement en considérant que le Rwanda est un des deux seuls pays au monde où il y a plus de

proportion de garçons nés, et de diverses variables démographiques: mariage monogame/polygyne, rang dans le mariage polygyne, province, niveau d'éducation, milieu urbain/rural, etc. Un modèle linéaire mixte a été appliqué et ajusté aux données par retrait des variables non explicatives. Le meilleur ajustement indique que les épouses de 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> rang, comme prédit, ont proportionnellement moins de garçons (100 garçons pour 106 filles) que les premières et deuxièmes épouses et que les femmes de mariage monogame (100 garçons pour 99 filles). La sex ratio est en plus modulée par l'âge de la mère, la province, et le type de mariage, les autres variables n'intervenant pas.

Comme bien d'autres études, celle-ci montre que l'hypothèse Trivers-Willard prédit valablement l'ajustement de la sex ratio chez les êtres humains aussi.

### Une étude à Genève

Dans une recherche de bachelor menée sous ma direction en 2008-2009, deux étudiantes en psychologie, Emilie Jeanmaire et Valeria Kebets, se sont intéressées à l' "*Influence de la dominance et du statut socio-économique de la femme sur le sexe de son enfant*". Elles ont contacté des gynécologues et obstétriciens pour mener une enquête auprès de femmes enceintes pour la première fois, ou de femmes qui venaient d'accoucher de leur premier enfant. D'une part elles ont fait passer un questionnaire de statut socio-économique (et de personnalité dominante ou non), d'autre part elles ont noté le sexe de l'enfant né ou à naître. Elles ont également interrogé des étudiantes sans enfant sur le sexe qu'elles désiraient pour leur premier enfant. Elles résument leurs conclusions ainsi:

*"(...) nous avons observé un effet du statut socio-économique sur le sex-ratio chez les femmes enceintes/venant d'accoucher (N=44) : les femmes ayant un statut socio-économique bas donnent naissance à 69.44 garçons pour 100 filles, et les femmes avec un statut socio-économique haut à 130.95 garçons pour 100 filles. Quant à notre hypothèse sur l'influence de la dominance, nous avons pu observer un effet tendanciel entre la différence de moyenne des femmes à dominance haute et basse (t-test = -1.78, p<0.10).*

*Chez les femmes n'ayant pas encore eu d'enfant, nous avons également pu observer une influence de la dominance et du statut socio-économique significative. Cet effet est plutôt fort pour le statut socio-économique (N=152, t-test = -1.97, \*p<0.05) (...)."*

Les effets inattendus (intuitivement, mais très attendus dans une optique évolutionniste, par contre!) du statut (et de la dominance) sur la sex-ratio se retrouvent donc, semble-t-il, chez nous aussi, et il semble que des mécanismes psychologiques (liés au désir d'un sexe particulier pour l'enfant) les accompagnent.

### L'investissement parental

Quittons (sans la quitter) la question de l'optimisation du comportement (et de la reproduction) pour nous intéresser de plus près à ce que les parents apportent à la progéniture, ce qu'on nommera *l'investissement parental*.

---

femmes que d'hommes au parlement. Pour comparaison, il y a 32% de femmes au parlement suisse, et moins de 20% aux USA.

## **Donner sa peau pour ses enfants**

On observe, dans de nombreuses espèces animales (mais pas une majorité), qu'un parent ou les deux font un effort qui contribue à maximiser la survie et la reproduction de la descendance. Cela va de la construction d'un nid au nourrissage des petits, en passant par toute une palette d'autres comportements. Parmi les plus étranges, on peut mentionner un cas très particulier<sup>269</sup> de cet "investissement parental", cas dont l'existence, par ailleurs, nous renseigne de manière indirecte sur l'évolution de la viviparité (ce qui ne sera pas développé ici)<sup>270</sup>.

Chez l'amphibien cécilien (amphibien, donc cousin des grenouilles) *Boulengerula taitanus*, la femelle, qui est ovipare<sup>271</sup>, voit sa peau se modifier quand elle pond des oeufs; de leur côté, les petits qui éclosent ont une dentition particulière qui leur permet de... manger la peau de la mère! La femelle, donc, donne littéralement sa peau pour ses enfants!

## **La reproduction sexuelle**

### **Des mâles et des femelles: pas nécessaire**

Pour les êtres sexués que nous sommes, il est difficile d'imaginer que la reproduction puisse se faire autrement que sexuellement. C'est la règle pourtant chez les organismes unicellulaires (qui se reproduisent par scission), et même chez certaines espèces multicellulaires, p.ex. les pucerons de vos rosiers, ou les lézards parthénogénétiques.

Chez certains lézards du sud des USA et du Mexique (genre *Cnemidophorus*) la reproduction sexuelle a été "perdue" lors de l'évolution relativement récente de ce genre<sup>272</sup>. Ces espèces sont donc composées uniquement de femelles

---

<sup>269</sup> Kupfer, A., *et al.* (2006). Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian. *Nature*, 440, 926-929.

<sup>270</sup> Développement et éclosion des œufs à l'intérieur de la femelle. Les petits naissent donc "vivants" (évidemment!), ou plus exactement ils ne naissent pas à partir d'œufs pondus. L'intérêt plus général de cet exemple concerne l'évolution de la viviparité chez les amphibiens. La viviparité est une forme très avancée de soins parentaux, puisque les petits grandissent et se nourrissent à l'abri dans la femelle. Or, les amphibiens se reproduisent majoritairement en pondant des œufs (la réserve nutritive pour l'embryon étant alors le jaune de l'œuf); on pense que ceci est le type originel, le plus ancien, de reproduction chez les céciliens aussi. D'autre part, il y a des céciliens vivipares; chez eux, les petits, qui se développent à l'intérieur de la femelle, se nourrissent en râpant les sécrétions riches en lipides de la paroi de l'oviducte maternel: ils ont pour cela des dents spécialisées. Dans le cas de *B. taitanus*, on voit curieusement un cécilien ovipare, qui se développe donc à partir d'un œuf, mais qui éclôt à un stade peu développé, et qui possède des dents de type foetal qui lui permettent de se nourrir de la peau de la mère. Cette dermatotrophie maternelle est une étape intermédiaire plausible entre le mode de reproduction ancestral (ovipare) et le mode plus récent (vivipare). Les dents particulières en jeu seraient donc apparues avant la viviparité réelle (la viviparité est apparue plusieurs fois de manière indépendante ensuite chez les céciliens), et auraient ainsi constitué une préadaptation, c'est-à-dire un élément facilitateur, pour l'apparition de la viviparité.

<sup>271</sup> Qui pond des œufs.

<sup>272</sup> Among the reptiles, about fifteen species of whiptail lizard (genus *Cnemidophorus*) reproduce exclusively by parthenogenesis. These lizards live in the dry and sometimes harsh climate of the southwestern United States and northern Mexico. All these asexual species appear to have arisen through the hybridization of two or three of the sexual species in the genus leading to polyploid individuals. The mechanism by which the mixing of chromosomes from two or three species can lead to parthenogenetic reproduction is unknown. Because multiple hybridization events can occur, individual parthenogenetic whiptail species can consist of multiple, independent asexual lineages.

parthénogénétiques ("donnant naissance tout en étant vierges"). Il est intéressant de relever que des comportements sexués existent toujours entre ces animaux (comme chez les lézards "normaux") : lors d'un accouplement entre femelles, l'une des deux monte l'autre et la saisit par le dos. Il s'agit d'une persistance de comportements antérieurs à l'émergence de la parthénogenèse, puisque dans une espèce voisine, à reproduction sexuée, les mâles montent les femelles et les saisissent par le dos au cours de l'accouplement. Chez les espèces parthénogénétiques, les individus étant tous des femelles, ils ne nécessitent pas de fécondation pour produire des descendants; par contre, ces comportements pseudo-sexuels hérités du passé modifient le statut hormonal des partenaires et favorisent la reproduction de la femelle qui tient le rôle femelle.

### **La reproduction sexuelle est coûteuse: quel est son avantage?**

La sexualité implique des coûts: trouver un partenaire d'une part, mais aussi investir à perte dans les mâles...! Un lézard parthénogénétique, donc femelle, peut produire deux femelles, qui auront toutes deux des descendants, etc., pour le même coût qu'un lézard normal investit à produire une femelle et un mâle, qui devront se mettre à deux pour avoir des descendants! En termes de gènes, seuls 50% des gènes d'un parent sexué sont passés à son rejeton - une perte nette de 50%! A ce jour, on ne comprend pas encore exactement pourquoi la reproduction sexuelle est si répandue dans la nature malgré cela.

Dans une logique de coûts et bénéfices appliquée à l'évolution, il doit nécessairement y avoir un avantage massif à la reproduction sexuelle pour compenser ce surcoût énorme. La conséquence évidente de la reproduction sexuelle est la diversité génétique de la progéniture. Il faut donc supposer que l'avantage tient dans cette diversité.

Une théorie (proposée par Hamilton en 1980) toujours en vogue actuellement avance que la reproduction sexuelle est avant tout l'arme absolue "inventée" lors de l'évolution pour lutter contre les parasites. En effet, bien des parasites (bactéries...) se reproduisent très rapidement et peuvent donc évoluer, au travers de leurs générations, pour s'adapter à leur hôte au cours de la vie même de celui-ci. Si l'hôte se reproduit non sexuellement il aura des descendants qui seront pratiquement des clones de lui-même; les parasites seront donc pré-adaptés à ces clones et ils vont pouvoir les "coloniser" d'autant plus facilement. Au contraire, si la reproduction est sexuée, la progéniture est différente du parent, et la lignée de parasites doit recommencer son évolution adaptative à zéro ou presque. La variété issue de la reproduction sexuelle est donc une protection fondamentale contre les parasites à reproduction rapide de toute nature.

---

Within lineages, there is very little genetic diversity, but different lineages may have quite different genotypes. An interesting aspect to reproduction in these asexual whiptail lizards is that mating behaviors are still seen even though the populations are entirely female. One female plays the role formerly played by the male lizard and mounts the female that is about to produce eggs. The reason the animals act this way is due to their hormonal cycles, which cause some to act as males when levels of estrogen are low, and others to take the role of female when estrogen levels are high. Lizards that act out the courtship ritual have greater fecundity than those kept in isolation due to the increase in hormones that accompanies the mounting. So, even though asexual whiptail lizards populations lack males, they still require sexual stimuli for maximum reproductive success. [Wikipedia]

Une autre hypothèse (pas exclusive de la première) est que la reproduction sexuelle, par rapport à la reproduction non sexuelle, accélère la vitesse d'adaptation en raison de la recombinaison des gènes qui se produit lors de la fécondation. Des données génétiques récentes<sup>273</sup> comparant la dynamique de l'évolution de séquences génétiques entre des populations à reproduction sexuelle et asexuelle confirment cette hypothèse: les mutations bénéfiques sont mieux conservées (car réunies dans le même "background" génétique), et les délétères mieux éliminées (car séparées d'un background génétique favorable qui les fixerait), dans les générations des populations sexuées. Dans les mots des auteurs, "*sex makes natural selection more efficient at sorting beneficial from deleterious mutations*", ce qui, en fin de compte, accélère l'adaptation.

### **Les parasites, des spécialistes hors pair**

Faisons un petit détour justement chez les parasites, pour montrer à quel point ce sont des spécialistes hors pair, représentant donc une féroce pression de sélection sur leurs hôtes.

Tout le monde connaît la toxoplasmose, une maladie fréquente (en Europe occidentale, plus de la moitié des gens en sont porteurs) transmise aux humains par les chats (plus exactement, par les excréments des chats) ou par la viande mal cuite, et qui, si elle est pratiquement asymptomatique chez les adultes, représente une menace sérieuse pour les femmes enceintes, par les malformations et troubles graves qu'elle induit chez le fœtus quand la femme devient infectée pendant la grossesse.

Le cycle de vie du toxoplasme, un protiste<sup>274</sup>, est complexe et nous ne l'aborderons pas dans tous ses détails. Retenons simplement que l'hôte final, dans lequel le parasite se reproduit sexuellement, est toujours un félin (par exemple le chat). La reproduction sexuée du toxoplasme dans cet hôte donne des oocystes<sup>275</sup> éliminés dans les excréments. Ces oocystes, très résistants, peuvent survivre une année dans le milieu extérieur et être alors ingérés accidentellement par un hôte intermédiaire: n'importe quel animal à sang chaud peut ainsi l'abriter.

A l'intérieur de cet hôte intermédiaire, le toxoplasme se reproduit non sexuellement dans certaines cellules. La réponse immunitaire va confiner le toxoplasme dans des kystes, en particulier dans l'oeil, le cerveau et les muscles. Verrouillé dans ces kystes, le toxoplasme n'est cependant pas inactif: il produit par exemple des transmetteurs synaptiques (dopamine), et augmente la production de testostérone dans les testicules de l'hôte mâle.

Mieux encore, en caricaturant on peut dire que le toxoplasme transforme chez le rat la peur innée des rats en attirance sexuelle! Chez le rat comme chez l'être humain, l'amygdale est une structure cérébrale bilatérale liée notamment au traitement des stimuli menaçants. La perception de l'odeur d'urine de chat déclenche chez le rat une réaction d'évitement bien étudiée (concomitante d'une émotion qu'on pourrait assimiler à de la peur), qui dépend de la partie

---

<sup>273</sup> McDonald, M. J., Rice, D. P., & Desai, M. M. (2016). Sex speeds adaptation by altering the dynamics of molecular evolution. *Nature*, 531, 233-236.

<sup>274</sup> Anciennement "protozoaire", c.-à-d. animal unicellulaire (qui n'a donc rien à voir avec une bactérie).

<sup>275</sup> Des capsules de 10 à 15 µm de diamètre qui contiennent 8 toxoplasmes sous la forme dite *sporozoïte*.

postéroventrale de l'amygdale médiale (PVAM). Celle-ci reçoit les informations du système olfactif et, activée, les relaie à l'hypothalamus. Juste en dessus de la PVAM, la partie postéro-dorsale de l'amygdale médiale (PDAM) est, elle, activée préférentiellement par la perception de phéromones sexuelles, qui, évidemment, causent une attirance et pas de l'évitement.

Or, de manière étonnante, chez les rats infectés par le toxoplasme, la perception de l'odeur de chat active bien la PVAM, mais encore plus la PDAM, cette partie "sexuelle" de l'amygdale! Comment cela est-il possible?

Chez le rat, la PDAM contient de nombreux neurones récepteurs à la vasopressine (cette hormone dont nous avons déjà parlé à propos, notamment, des campagnols). Une étude<sup>276</sup> de 2014 a montré que le toxoplasme agit sur ces récepteurs à la vasopressine de manière épigénétique (c'est-à-dire en modifiant l'expression des gènes): il augmente<sup>277</sup> la réceptivité de ces neurones, qui dès lors deviennent actifs. De ce fait<sup>278</sup>, le toxoplasme exploite le canal de l'attirance sexuelle et transforme la peur des chats en attirance fatale...!

Les auteurs montrent d'ailleurs dans cette étude que les rats non infectés, mis dans un dispositif à deux bras, l'un contenant de l'urine de lapin, l'autre de chat, évitent le bras "chat" et passent tout leur temps dans le bras "lapin"; par contre, la plupart des rats infectés préfèrent rester dans le bras contenant de l'urine de chat.

Mais quel est l'avantage reproducteur, pour le toxoplasme, de cette manipulation raffinée du comportement du rat? Eh bien, cela va lui permettre de terminer sa course plus rapidement et plus sûrement à l'intérieur d'un chat, son hôte final nécessaire à sa reproduction sexuée.

On peut donc se représenter que, au cours de l'évolution, certains toxoplasmes (enkystés "de force" par la réaction immunitaire de l'hôte intermédiaire) produisaient, suite à des mutations accidentelles des métabolites influençant un peu, dans ce sens, le fonctionnement de l'amygdale. Ces toxoplasmes-là se sont un peu mieux reproduits que les autres, ce qui explique le raffinement progressif de ce mécanisme avec le temps<sup>279</sup>.

### **Qui est la femelle et qui est le mâle?**

*Par définition*, la femelle est celui des deux organismes qui produit les gamètes (cellules sexuelles) les plus grands. Le mâle, de son côté, est celui qui produit des gamètes petits.

La différence de taille entre les gamètes est appelée *anisogamie* (voir à ce propos l'image d'ovule et de spermatozoïde humains<sup>280</sup>). Cette différence de dimension a probablement résulté d'une sélection disruptive provenant de pressions de sélection divergentes favorisant (a) d'un côté, les individus dont les gamètes se développaient mieux après fertilisation (réserves de nourriture, donc taille plus

---

<sup>276</sup> Hari Dass, S. A., & Vyas, A. (2014). *Toxoplasma gondii* infection reduces predator aversion in rats through epigenetic modulation in the host medial amygdala. *Molecular Ecology*, 23(24), 6114-6122.

<sup>277</sup> En réduisant la méthylation d'un gène promoteur, le toxoplasme "désinhibe" ce gène promoteur, et augmente donc l'expression du gène "vasopressine" contrôlé par le promoteur.

<sup>278</sup> C'est aussi en lien avec l'augmentation de testostérone mentionnée plus haut.

<sup>279</sup> Les félidés sont apparus il y a environ 25 millions d'années.

<sup>280</sup> Une photo de Lennart Nilsson, pionnier de la photographie du cycle reproducteur humain, dans les années 60.



grande) et (b) à l'opposé, les individus dont les gamètes étaient efficaces quand il s'agit de fertiliser d'autres gamètes (nombre, mobilité, voire agressivité, donc taille petite).

On peut se représenter cette sélection disruptive de la manière suivante (cf. [BAR-474]): "Si à l'origine les gamètes étaient tous de même taille (isogamie), il devait cependant y avoir des variations de taille, comme dans toutes les entités biologiques. Dès lors, les gamètes légèrement plus grands avaient un avantage si cela correspondait à un peu plus de réserves nutritives pour le zygote [le premier stage de l'ovule fécondé] en développement. Cet avantage reproducteur a donc favorisé des gamètes de plus en plus grands. Cependant, cet avantage de taille peut être exploité par des gamètes de taille plus petite que la moyenne. Bien sûr, des grands gamètes auraient avantage à fusionner avec d'autres grands gamètes, mais ils n'ont pas forcément le choix: des gamètes petits, et donc mobiles, peuvent gagner la course plus facilement. On arrive donc à une sélection disruptive, car les dimensions intermédiaires n'ont ni l'avantage de l'approvisionnement, ni celui de la mobilité."

### ***L'investissement parental en tant que Stratégie Evolutivement Stable***

La majorité des animaux, vertébrés et invertébrés, se reproduit en pondant des oeufs. Le développement interne des embryons (viviparité) est typique des mammifères placentaires et apparaît sporadiquement dans d'autres groupes. Chez les espèces aquatiques qui pondent des oeufs, la règle générale est l'abandon des oeufs (pas de soins parentaux), avec bien sûr des exceptions.

La plupart des animaux ne font pas d'efforts destinés à augmenter les chances de survie de leur progéniture après la ponte. Une raison en est que lorsqu'il s'occupe de ses petits, un animal doit renoncer à d'autres activités profitables, comme par exemple se nourrir ou trouver d'autres partenaires sexuels. Une autre raison peut concerner le milieu: en pleine mer par exemple, il n'y a pas beaucoup de façons de donner des soins aux petits (sauf à les porter en soi ou sur soi, comme on l'a vu avec les fossiles, datés du Cambrien, du crustacé *Waptia fieldensis*).

Dans ces espèces, l'effort reproducteur est donc fait en termes de nombre d'oeufs et pas en termes de soins: une grande quantité d'oeufs (dont la production représente un coût) sont pondus et lâchés dans la nature sans grandes précautions ni soins, et c'est leur grand nombre qui permet, en fin de compte, la survie de quelques individus chanceux ou possédant des adaptations particulières.

Dans d'autres espèces, cet effort initial (la production d'oeufs) est complété par des soins, préalablement à la ponte (p. ex. construction du nid) ou suite à celle-ci (soins, protection et nourrissage des petits). L'ensemble de tous ces efforts, de la production des oeufs jusqu'aux derniers soins prodigués aux petits, constitue l'investissement parental.

### **Définition de l'investissement parental**

*L'investissement parental* se définit comme le temps, l'énergie et les risques qu'un parent investit dans un enfant et *qui diminue les chances que ce parent va avoir d'autres enfants.*



Ce terme et sa définition ont été proposés par Robert Trivers pour mettre en évidence le fait que s'occuper de ses enfants *implique aussi bien des bénéfices que des coûts* (les uns et les autres en termes de reproduction!). Pour fixer les idées, imaginons le cas hypothétique d'une naissance simultanée de deux petits. Plus le parent donnera de soins à l'un, moins il pourra donner de soins à l'autre.

L'existence d'un investissement parental ne s'explique donc que si le "retour sur investissement" est, en moyenne dans la population, supérieur aux coûts pour le parent considéré.

Notons que l'investissement parental ne se limite pas aux soins parentaux directs et visibles (couvaion des oeufs, nourrissage et défense des petits, etc.): il les englobe, mais comprend aussi l'investissement en nourriture fournie à l'embryon en développement, via les réserves nutritives de l'oeuf, ou pendant la gestation.

### Les stratégies "idéales"

Considérons l'avantage de chacun des parents: Les stratégies de reproduction idéales pour maximiser la fitness sont les suivantes:

Pour la femelle: Pondre un maximum d'oeufs (ou donner naissance à un maximum de petits) et laisser le mâle s'en occuper et élever les jeunes. En effet, pondre des oeufs (ou être gestante) est énergétiquement coûteux, il est donc avantageux pour la femelle qu'elle puisse rapidement "se refaire" en termes d'énergie (nourriture) de manière à avoir les ressources pour pondre de nouveaux oeufs ou avoir une nouvelle gestation.

Pour le mâle: Féconder un maximum de femelles (ou d'oeufs) et laisser la femelle élever les petits. En effet, le mâle, qui investit peu en énergie dans ses gamètes, gagnerait à maximiser sa descendance en multipliant les fécondations.

Il y a donc une différence entre stratégies idéales et stratégies réalisables (puisque les deux stratégies idéales s'opposent l'une à l'autre): *la meilleure stratégie pour un sexe dépend de la stratégie adoptée par l'autre*, et des coûts et bénéfices<sup>281</sup> qui sont liés aux particularités de reproduction de l'espèce (par

<sup>281</sup> On peut mettre en équations ces coûts et bénéfices: Soient les paramètres suivants (on peut selon l'espèce remplacer "oeufs pondus" par "petits mis au monde"):

$N_s$  : Nombre d'oeufs pondus au cours de sa vie par une femelle qui soigne les petits (au détriment de la ponte suivante)

$N_D$  : Nombre d'oeufs pondus par une femelle qui déserte

$PS_0$  : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par zéro parent

$PS_1$  : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par un parent

$PS_2$  : Probabilité de survie d'un oeuf élevé par les deux parents

$PA$  : Probabilité pour le mâle de s'accoupler à nouveau s'il déserte

Le mâle	La femelle	Espérance mathématique, pour le mâle, du nombre de petits survivants	Espérance mathématique, pour la femelle, du nombre de petits survivants
soigne	soigne	$N_s \cdot PS_2$	$N_s \cdot PS_2$
soigne	déserte	$N_D \cdot PS_1$	$N_D \cdot PS_1$
déserte	soigne	$N_s \cdot PS_1 + PA(N_s \cdot PS_1) = (1 + PA) \cdot (N_s \cdot PS_1)$	$N_s \cdot PS_1$

exemple, le coût de pondre des grands oeufs est plus élevé que le coût de pondre le même nombre de petits oeufs).

De nombreuses stratégies de soins parentaux (évolutivement stables si l'environnement est stable) sont donc apparues au cours de l'évolution; nous n'aurons pas le temps de les décrire ici, davantage intéressés que nous sommes par les grands principes organisateurs. La note de bas de page<sup>282</sup> renseignera brièvement les curieux sur la palette de soins parentaux.

déserte	déserte	$N_D.PS_0 + PA(N_D.PS_0) = (1 + PA) \cdot (N_D.PS_0)$	$N_D.PS_0$
---------	---------	---	------------

Prenons le cas où les deux désertent: pour que la stratégie soit stable, il faut que le gain (en descendants) soit plus élevé dans ce cas que dans le cas où l'individu soigne les petits, et ceci aussi bien pour le mâle que pour la femelle:

a. Pour le mâle, il faut donc que  $(1 + PA) \cdot (N_D.PS_0) > N_D.PS_1$  ou, en simplifiant, que  $(1 + PA) \cdot PS_0 > PS_1$

b. Pour la femelle, il faut que  $N_D.PS_0 > N_S.PS_1$

Si ces deux conditions sont réunies, la meilleure stratégie est d'abandonner totalement les petits. Ce qui veut dire que si on observe, par exemple, chez une espèce actuelle que les petits sont totalement abandonnés, c'est qu'au cours de la période finale de l'évolution qui a mené à cette espèce telle qu'elle est actuellement, ces deux conditions (a et b ci-dessus) étaient réunies (les soins ont pu apparaître, et disparaître; ils ont également pu ne jamais apparaître).

<sup>282</sup> Les soins parentaux peuvent avoir lieu avant la fertilisation, avant la ponte (ou naissance pour les vivipares), et/ou après la ponte (respectivement, la naissance). On trouve notamment les patrons de soins suivants [McF]:

- Invertébrés. On trouve au minimum la ponte dans un endroit abrité. Il peut y avoir aussi approvisionnement d'avance des larves (cf. la guêpe *Philantus triangulum* de Tinbergen), et même soins effectifs aux larves (abeilles).

- Poissons. Chez les poissons, on trouve un continuum complet, d'aucun investissement à des soins très élaborés. Un exemple intermédiaire est celui des Salmonidés (saumons, truites), où mâle et femelle forment un couple avant le frai et la fertilisation, et creusent (surtout la femelle) un creux pour recevoir les oeufs. On se souviendra ici de l'épinoche à trois épines, chez qui c'est le mâle qui creuse et aménage le nid. Chez d'autres espèces, la fertilisation est interne (les oeufs sont pondus déjà fertilisés, e.g. chez la carpe); chez d'autres encore, il y a viviparité (p.ex. chez les requins, où la nourriture de l'embryon est assurée par les réserves de l'oeuf, mais aussi dans l'utérus pour certaines espèces). Les oeufs sont également transportés chez certaines espèces. Chez certains Cichlidés, les oeufs se développent dans la bouche de la femelle. Chez l'Hippocampe, c'est le mâle qui porte les petits dans une sorte de poche ventrale. On a pu vérifier chez certaines espèces que le nombre d'oeufs pondus est inversement proportionnel au degré de soins parentaux.

- Amphibiens. Le problème des Amphibiens, c'est d'éviter que les oeufs ne se dessèchent (alors que les Amphibiens sont devenus aérobies, leurs oeufs, au contraire de ceux des oiseaux, n'ont pas évolué en oeufs à coquille). La fertilisation est souvent externe. Diverses espèces transportent les oeufs d'un endroit à l'autre pour assurer leur humidité correcte (ce transport étant assuré par le mâle chez certaines espèces). Il existe même un crapaud vivipare, avec échanges métaboliques entre le sang du têtard et la circulation de l'oviducte de la femelle, à la manière des mammifères.

- Reptiles. Chez les Reptiles il n'y a pas ou peu de lien de couple, et une faible territorialité sauf chez les Lézards et les Crocodiles. La fertilisation est interne; la plupart des espèces sont ovipares, mais on trouve des ovovivipares et des vivipares. L'oeuf est cléidoïque (à coquille), ce qui a permis aux Reptiles de s'affranchir des milieux humides. Les soins parentaux sont courants chez les Crocodiles (et donnés par la femelle), rares ailleurs (p.ex. les femelles du genre Python s'enroulent autour des oeufs et les chauffent en activant leur musculature)

- Oiseaux. On ne trouve pas de viviparité chez les oiseaux. Les soins sont donnés par un parent, souvent par les deux. Ces soins sont très complexes (construction du nid, incubation...). Si la femelle seule couve, le mâle la nourrit. Le mâle joue un rôle important dans différentes familles, au point d'assurer seul les soins (de manière concomitante, on trouve alors parfois que ce sont les

## **Qui fait l'investissement parental?**

### **L'investissement parental est parfois fait par le mâle**

Différents contextes, propres à chaque espèce, ont présidé au développement de l'investissement parental au cours de l'évolution (à partir du modèle originel simple qu'on peut supposer, à savoir l'absence totale d'investissement après la ponte). Il en résulte que, selon les espèces, mâles et femelles participent à l'élevage des petits à des degrés divers.

Dans certains cas, minoritaires, c'est le mâle qui fait l'essentiel de l'investissement. Par exemple, chez le leipoa ocellé (*Leipoa ocellatus*), un oiseau australien apparenté à nos poules, le mâle passe cinq heures par jour durant six mois à construire et s'occuper d'une véritable couveuse artificielle: il construit un monticule de compost recouvert d'une couche de sable, et assure la ventilation de l'ensemble par découvrement et recouvrement, de manière à maintenir dans le centre de la construction une température optimale pour incuber les oeufs.

Lorsque la femelle, fécondée par le mâle, vient pondre, le mâle va creuser un trou pour les oeufs, puis le reboucher. Cela ne représente pas moins de 850 kg de matière à déplacer, une activité "sportive" énergétiquement très coûteuse (quatre fois le métabolisme basal). Malgré tout cet investissement préalable, lorsque les petits émergent après éclosion, le mâle ne s'en occupe plus du tout [ALC].

### **Mais il est généralement fait par la femelle**

En fait, dans l'ensemble du règne animal, les femelles assurent l'effort parental majoritairement; ceci est en particulier vrai pour les mammifères, où les mâles participent aux soins dans seulement 4% des espèces.

De manière générale, les femelles (par définition) investissent dès le départ plus que les mâles dans la production de l'embryon: Chez les oiseaux, un oeuf peut représenter 15-20% du poids de la femelle, voire même 30%. L'oeuf lui-même représente donc un coût considérable (la femelle, en se nourrissant, doit aussi nourrir son oeuf). [McF-443]

Les exceptions (mâles participant, seuls ou aidés par la femelle, aux soins aux petits) concernent quelques invertébrés, poissons, amphibiens et, comme on vient de le voir, oiseaux.

---

femelles qui font la cour aux mâles, p.ex. chez les Phalaropes). Dans d'autres familles, ce sont les femelles qui assurent la majorité des soins (ansériformes, galliformes, psittaciformes, strigiformes). On pense que le patron de soins ancestral était caractérisé par des grands oeufs ne nécessitant que d'être mis à l'abri. Par la suite, l'évolution a favorisé des oiseaux plus petits (pour occuper d'autres niches écologiques, notamment arboricoles). La conséquence est des oeufs plus petits, avec moins de réserves: les petits naissent incomplètement développés, et nécessitent plus de soins. Si la femelle est "débordée", l'évolution favorise l'intervention des mâles; finalement, elle favorise aussi le recours à des aides à domicile!

- Mammifères. Chez les mammifères, la femelle (évidemment) allaite les petits et donc fournit l'essentiel des besoins de survie des tout-petits. Le mâle joue un rôle actif dans les soins parentaux via l'apparition de couples monogames, chez seulement 4% des espèces de mammifères.

## **Pourquoi sont-ce les femelles qui font l'investissement parental?**

Dans la vaste majorité des espèces, ce sont donc les femelles qui assurent majoritairement ou exclusivement les soins parentaux (cf. coléoptère ou chimpanzé; voir les exceptions mentionnées ci-dessus).

Pourquoi? Il existe plusieurs hypothèses<sup>283</sup> non exclusives l'une de l'autre. On ne discutera ici que des deux principales: l'incertitude de la paternité et l'abandon des gamètes.

### **Incertitude de la paternité**

Chez les espèces à fécondation interne (par exemple beaucoup d'insectes, les reptiles, les oiseaux, les mammifères), le père ne peut jamais "être sûr" que c'est bien lui qui a fertilisé les oeufs de la femelle: lorsqu'un mâle a fécondé une femelle, il n'est pas "sûr" d'être le premier (ni le dernier). Il y a donc une certaine *incertitude de paternité*.

Par contre, chez ces mêmes espèces, la mère est "sûre" à 100% que son investissement parental est bien offert à sa propre progéniture (en clair, elle est "sûre" que son enfant est bien le sien).

### **Le sens profond des termes "certitude" et "incertitude"**

Pourquoi des guillemets ci-dessus autour du terme "sûr(e)"? Le terme *incertitude* est en fait traduit de l'anglais ("low reliability of paternity"), ce qui provoque en français un glissement de sens malheureux duquel il faut se méfier. "Reliability" fait en effet référence à la certitude statistique, pas à la certitude cognitive, *et cette distinction est très importante!* En effet, l'expression "la mère est sûre que...", qui semble impliquer une évaluation explicite de la situation par l'individu, est totalement trompeuse en français. En réalité, l'individu "père" ou "mère" n'a rien à voir là-dedans: ce n'est qu'une question de probabilités.

Il faut en effet comprendre cette situation sous l'angle évolutif, en termes de probabilités, entraînant des conséquences sur la fitness darwinienne (coûts et de bénéfices reproducteurs): L'investissement parental d'un parent n'est rentable (en termes de fitness) *que proportionnellement à sa probabilité d'être le vrai parent*.

Dans les espèces à fécondation interne, la probabilité pour le père d'être le vrai père est plus basse (multiples fécondations de la femelle, par exemple) que la probabilité pour la mère d'être la vraie mère (c'est elle qui pond les oeufs ou qui porte les petits durant la gestation!). Au cours de l'évolution, cette asymétrie s'est traduite par une plus faible probabilité que le comportement de soins par les mâles se soit mis en place. Cela n'exclut pas l'apparition de ce comportement, si les mâles y gagnaient quand même en descendance; mais évidemment s'ils s'occupaient des petits (qui dans une certaine proportion n'étaient pas les leurs), ils n'allaient pas en même temps chercher une autre partenaire!

Tout est dans le rapport entre le bénéfice que les pères obtenaient en restant (c'est-à-dire, le bénéfice pour les petits que le père s'occupe d'eux, multiplié par la

---

<sup>283</sup> J'ai renoncé à mentionner ici celle de l'association avec les jeunes, selon laquelle l'investissement maternel est simplement dû au fait que les mâles, souvent, ne sont pas à proximité lors de la naissance ou même en général. Cette hypothèse semble peu convaincante. Je passe aussi sous silence le coût en occasions perdues de s'accoupler, pour ne garder que les plus claires.

probabilité que les petits soient bien de leurs pères), opposé au coût de rester (nombre des petits que le mâle aurait pu obtenir avec d'autres femelles).

Toujours pas clair? Voici encore une autre façon de le voir, qui est probablement la plus claire si on suit la démarche pas à pas:

Si une femelle a des gènes la prédisposant à s'occuper des petits, elle augmente leur probabilité de survie, donc elle augmente la probabilité de transmission des *gènes-pour-le-comportement-maternel* aux générations suivantes.

Par contre, si un mâle a des gènes le prédisposant à s'occuper des petits, il augmente leur probabilité de survie, donc il augmente la probabilité de transmission des *gènes-pour-le-comportement-paternel* aux générations suivantes (jusque-là c'est pareil) *sauf* que dans une partie des cas les petits ne sont pas les siens - et que dans ces cas-là ce père ne transmet pas plus loin les *gènes-pour-le-comportement-paternel*.

On peut raisonner de la même manière que pour les "gènes du sacrifice" chez les lemmings discutés plus haut: l'investissement du père pour des petits qui ne sont pas les siens correspond à un sacrifice des gènes de ce père (y compris ce qui compte ici, à savoir les gènes de l'investissement paternel).

### **L'abandonnabilité ("ordre des gamètes")**

Cette hypothèse ne sera présentée ici que cursivement.

Chez les animaux à fécondation interne (pensons aux mammifères), la femelle est dans l'impossibilité d'abandonner ses gamètes une fois ceux-ci fécondés, puisqu'elle les porte en elle. Le mâle, par contre, peut très bien partir une fois qu'il a fécondé la femelle. Rien ne l'en empêche et ce n'est que secondairement, au cours de l'évolution, que le mâle a pu être porté à rester auprès des petits si cela, en fin de compte, lui donnait un meilleur potentiel reproducteur que de les laisser se débrouiller seuls ou juste à l'aide de la mère. Evidemment le fait que rester ait été un avantage n'a rien de général, et dépend de nombreux facteurs liés à l'espèce.

Ainsi donc, si un des deux parents (en raison de l'histoire de vie, de la biologie, de l'espèce) *pouvait* abandonner les petits sans défavoriser sa propre reproduction, il était avantagé s'il le faisait (puisque'il pouvait alors se reproduire à nouveau ailleurs). Le comportement du second parent pouvait dès lors évoluer selon deux possibilités: ou bien s'investir et s'occuper des petits, ou bien abandonner aussi. Si les soins parentaux (du parent restant) étaient plus avantageux pour les petits que le coût encouru par le parent, l'évolution a favorisé chez celui-ci la stratégie de s'investir.

Chez les mammifères, le mâle peut partir juste après la fécondation et abandonner les petits; la femelle, elle, est prisonnière de son rôle de gestante jusqu'à la naissance des petits. On voit donc comment cette contrainte de départ a pu influencer l'asymétrie des soins parentaux après la naissance.

On voit que ces deux hypothèses (il y en a d'autres, mais celles-ci sont les plus importantes) mettent en oeuvre deux pressions de sélection qui auront toutes deux tiré l'investissement parental du côté femelle. Les cas où ce sont les mâles qui assurent l'investissement majoritaire sont donc particulièrement intéressants car les analyser met en lumière, en quelque sorte par inversion, les mécanismes qui, dans les autres espèces, ont poussé les femelles à s'occuper des petits.

### **Un exemple de soins paternels unilatéraux: la punaise aquatique**

Si une (ou plusieurs) des hypothèses mentionnées plus haut (qui expliquent que les soins sont en général donnés par les femelles) sont valables, il est intéressant d'essayer de comprendre comment peuvent s'expliquer les exceptions observées<sup>284</sup>. Notons en effet qu'un comportement parental paternel a pu apparaître quand les conditions étaient telles que l'investissement paternel (sous forme de soins aux petits) apportait un plus grand avantage reproducteur aux deux sexes qu'un investissement maternel.

Chez les punaises aquatiques géantes (des insectes de l'ordre des Hétéroptères<sup>285</sup>, de la famille des Belostomatidés), ce sont les mâles (et les mâles seuls) qui s'occupent des oeufs et les maintiennent humides (par exemple, chez *Belostoma flumineum*, en les portant sur le dos et en "faisant des pompes" pour les baigner dans l'eau et les aérer). Pourquoi faut-il donc que les mâles s'occupent des oeufs? Pourquoi faut-il s'occuper des oeufs, d'ailleurs? Faisons la démarche d'enquête:

a) Les insectes les plus proches des Belostomatidés sont des Insectes typiques, sans comportement de soins parentaux. Ce comportement est donc apparu chez les Belostomatidés.

b) Les Belostomatidés sont parmi les plus grands insectes du monde (ils font une douzaine de centimètres de long). La taille est un avantage pour ces prédateurs qui capturent des vertébrés (poissons, grenouilles).

c) Pour être grands, ils doivent naître de grands oeufs, car les Belostomatidés ne muent que 6 fois, et chaque mue ne permet de grandir que de 50-60% au plus<sup>286</sup>. Si les oeufs sont grands au départ, l'animal adulte sera donc plus grand.

d) Les oeufs étant plus grands que ceux des autres insectes aquatiques, ils ont de la peine à s'oxygéner dans l'eau: le rapport entre la surface (perméable à l'oxygène) et le volume (à oxygéner) est d'autant plus défavorable que les oeufs sont plus grands.

e) Il est nécessaire de les mettre à l'interface air-eau pour les oxygéner. Le problème est alors d'éviter qu'ils se dessèchent. La seule solution est de s'en occuper, de les baigner, etc. ce qui explique l'apparition de soins parentaux (plus exactement, la coévolution de la taille et des soins).

f) Les oeufs étant grands, ils sont coûteux à produire par la femelle: elle doit se nourrir bien plus qu'un mâle.

---

<sup>284</sup> On trouve d'autres exemples dans Bradbury & Vehrenkamp (*Principles of Animal Communication*), p. 777 ssq.

<sup>285</sup> Les Hétéroptères (punaises), de [beaux insectes](#) inoffensifs (sauf pour les cultures) ont des ailes arrières membraneuses, mais les ailes antérieures sont divisées en deux parties: une partie durcie (proche du thorax) appelée corie, et une partie extrême, membraneuse. Ce sont ces parties membraneuses qui, superposées quand les ailes sont fermées, forment l'espace de losange que l'on voit sur l'abdomen des punaises. Les Hétéroptères ont un appareil buccal piqueur-suceur; chez nous, la plupart sont végétariens, certains sont prédateurs, certains autres (rares) sont hématophages ([punaise des lits](#)).

<sup>286</sup> Ce sont des contraintes générales. En tant qu'insectes, ils ne peuvent grandir que durant les mues. De plus, aucun insecte ne grandit de plus de 50-60% à chaque mue. Finalement, aucun Belostomatidé ne mue plus de 6 fois, ce qui indique une contrainte sur le nombre de mues dans cet ordre. Donc, le seul degré de liberté qui reste concerne la taille de la nymphe qui émerge de l'œuf, et donc la taille de l'œuf lui-même.

g) Or, porter des oeufs limite la mobilité, donc la prédation. Le coût de s'occuper des oeufs serait donc plus grand pour la femelle (qui a plus de besoins) que pour le mâle; à l'extrême, la femelle, incapable de se nourrir et épuisée, ne pourrait assurer l'entretien correct des oeufs, et perdrait sa progéniture, qui est aussi celle du mâle. C'est ce fait qui a dû pousser l'évolution vers un investissement parental, sous forme de soins, exclusivement mâle.

Notons au passage que dans cet exemple l'investissement parental *total* n'est pas que le fait des mâles! Ce sont *les soins* qui sont faits exclusivement par les pères, mais les mères contribuent en investissant dans l'énergie de production des grands oeufs, ce qui justement conduit à ce qu'elles soient épuisées.

## Maximaliser le succès de l'accouplement

De manière générale, même chez les espèces dont les mâles n'assurent pas de soins parentaux, il est évidemment avantageux d'avoir des comportements amenant à ce que l'accouplement soit couronné de succès.

En effet, l'accouplement lui-même comporte des coûts: énergétiques, en risque de prédation (à titre d'exemple, les mouches ne volent pas la nuit: elles restent immobiles sur un mur ou un plafond, et les chauves-souris ne peuvent pas les détecter; mais si elles copulent, le bruit qu'elles font permet aux chauves-souris de les localiser et de les manger<sup>287</sup>), voire même en risque de prédation par le partenaire (cf. les [mantes religieuses qui dévorent les mâles](#), y compris leur partenaire sexuel<sup>288</sup>). Finalement, l'accouplement implique aussi des coûts en occasions d'accouplement perdues: quand on est en train de s'accoupler avec A, on n'est pas en train de s'accoupler en plus avec B... En termes de succès reproducteur, un individu mâle s'accouplant avec une femelle a tout intérêt (reproducteur) à ce que l'accouplement soit efficace et que ce soient bien ses propres rejetons qui seront produits, sans quoi l'accouplement ne représenterait que des coûts, et aucun bénéfice reproducteur.

23.11.2016

Une autre façon de le dire est que si un mâle possède des caractéristiques génétiques en lui qui font qu'il s'accouple avec un moindre succès que d'autres mâles, les variantes génétiques "inefficaces" qu'il porte vont être éliminées de la population; il ne restera en fin de compte dans la population que des stratégies reproductrices plus efficaces. Dans cette logique de l'évolution, il est donc probable qu'au cours de l'évolution se soient mis en place des mécanismes qui augmentent que l'accouplement soit couronné de succès.

### **Compétition spermatique: l'élimination de la concurrence**

Dans les espèces où les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles, il peut y avoir ce qu'on a nommé *compétition spermatique* ("sperm competition"): la compétition (pour la fécondation) entre les gamètes des différents géniteurs mâles potentiels.

---

<sup>287</sup> Björn M. Siemers, B.M., Kriner, E., Kaipf, I., Simon, M., & Greif, S. (2012). Bats eavesdrop on the sound of copulating flies. *Current Biology*, 22 (14), R563-R564.

<sup>288</sup> Voir par exemple Roeder, K.D. (1935). An experimental analysis of the sexual behavior of the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). *Biological Bulletin*, 69 (2), 203-220.

La probabilité de succès en fécondation d'un mâle donné (donc la proportion de petits qui porteront ses gènes) dépend du résultat de cette compétition.

Cette compétition suppose que les spermatozoïdes de plusieurs mâles peuvent être présents et vivants en même temps dans la femelle: ceci se produit facilement chez les insectes où le sperme est stocké à relativement long terme dans une spermathèque; chez les mammifères, les spermatozoïdes restent vivants dans la femelle durant quelques jours; chez l'être humain, on serait ainsi dans un cas de "sperm competition" si une femme avait des rapports sexuels avec deux ou plusieurs hommes en l'espace de cinq jours... ce qui arrive plus souvent qu'on pourrait le penser.

Par exemple, chez la demoiselle à ailes noires, une libellule (*Calopteryx maculata*, ordre des odonates; les demoiselles appartiennent au sous-ordre des zygoptères<sup>289</sup>), l'organe sexuel du mâle (une sorte de pénis situé sous le thorax) se termine par une partie munie d'une brosse. Lors de l'accouplement, le mâle introduit son pénis dans la spermathèque (chambre de stockage) de la femelle, et, par un mouvement de brossage, réussit à ôter 90-100% des spermatozoïdes qui s'y trouvent déjà; ensuite de quoi il y dépose ses propres gamètes<sup>290</sup>. On comprend que cette opération de nettoyage augmente la probabilité que le mâle soit bien celui qui féconde les oeufs de la femelle (ou au moins la majeure partie des oeufs)... pour autant qu'il ne soit pas suivi par un autre mâle!

On a vu précédemment, sans l'expliquer, l'exemple des coléoptères *Callosobruchus maculatus*, dont le pénis du mâle blesse les organes génitaux de la femelle lors de l'accouplement. On l'a dit, la blessure de la femelle ne rapporte rien au mâle ni à la femelle. Par contre, on comprend maintenant que les épines de l'organe du mâle augmentent son succès reproducteur (proportionnellement à leur longueur) lorsqu'il arrive en second pour féconder une femelle: des épines plus longues nettoient mieux la spermathèque de la femelle. Ceci a été montré dans une étude expérimentale<sup>291</sup>: plus les épines sont longues, plus grande est effectivement la proportion d'oeufs qui sont fécondés par le second mâle.

---

<sup>289</sup> Ce sont les libellules qui, au repos, ont les ailes repliées. Les anisoptères, ou libellules vraies, tiennent les ailes écartées au repos, et sont de meilleurs voiliers que les zygoptères. Les ancêtres des Odonates sont apparus au Carbonifère (-280 à -350 millions d'années) et sont donc parmi les plus anciens insectes volants. Les plus grands avaient une envergure de 75 cm.

<sup>290</sup> L'accouplement des demoiselles (et des libellules) est particulier: le mâle saisit l'avant du thorax de la femelle avec des pinces situées au bout de l'abdomen. Si la femelle est réceptive, elle bascule son propre abdomen pour le ramener en contact avec les organes génitaux du mâle, situés sous l'abdomen tout près du thorax. Le mâle "pompe" rythmiquement son abdomen, et durant ce temps le pénis agit comme brosse. Auparavant, le mâle avait transféré son sperme depuis les testicules (situés au bout de l'abdomen) jusque dans une chambre de stockage près du pénis. [ALC7-337]

<sup>291</sup> "Virgin females (1 day postemergence) of the reference population were each first mated to a randomly selected virgin sterile male from the reference population (sterilized by irradiation; 80 Grey, Caesium source). Females were then isolated with a single bean for 48 hr, after which each female was mated a second time to a virgin male from a focal population. Females (N = 14-17 per focal population) were then kept individually in Petri dishes containing 30 beans for oviposition for 7 days. After another 7 days of egg maturation, all eggs were scored as hatched or unhatched. Male sterility is higher than 99% at the irradiation dose used, and hatched eggs were thus considered to have been fertilized by the focal second male. The proportion of hatched eggs thus forms our measure of focal male fertilization success (i.e., P2) for each female." (Hotzy et al., 2009).



## Compétition spermatique chez les Oiseaux

Chez les mammifères et les oiseaux, lorsque deux mâles s'accouplent avec la même femelle, c'est souvent (mais pas toujours) la quantité de spermatozoïdes inséminée par chaque mâle qui détermine la proportion de petits qui seront effectivement les rejetons de l'individu.

De plus, la taille des testicules limite le nombre de spermatozoïdes produits: des petits testicules peuvent en produire moins que des grands. Chez les oiseaux dont la reproduction est saisonnière, d'ailleurs, les testicules du mâle grossissent très nettement durant la saison de reproduction<sup>292</sup>.

Chez les oiseaux polyandres (c'est-à-dire où chaque femelle s'accouple avec plusieurs mâles), on sait que les testicules sont plus grands que chez les oiseaux monogames<sup>293</sup>: ceci se comprend bien dans une hypothèse de "sperm competition"; les mâles qui peuvent produire davantage de spermatozoïdes sont avantagés, donc cela mène, au cours de l'évolution, à une sorte de "course aux armements" entre individus mâles, donc en fin de compte à des testicules plus grands chez tous les individus.

On pourrait contre-argumenter que cela pourrait aussi s'expliquer simplement par le fait que chaque mâle doit féconder plusieurs femelles; plusieurs exemples montrent cependant que ce n'est pas le cas et que la dimension des testicules est bien liée à la *compétition* entre spermatozoïdes de plusieurs mâles, et pas simplement au nombre de femelles à féconder.

Un exemple de la situation "beaucoup de femelles à féconder mais des petits testicules quand même" est à trouver chez le Tétras centrocerque<sup>294</sup>, qui se reproduit selon une structure d'accouplement curieuse dite *polygynie à lek*<sup>295</sup>. Les mâles qui détiennent les territoires les plus favorables du lek peuvent s'accoupler avec une cinquantaine de femelles en quelques semaines: ils ont beaucoup de femelles à féconder, et selon cette logique leurs testicules devraient être grands.

Mais leurs testicules sont en réalité tout petits: chaque femelle ne s'accouplant qu'avec un seul mâle, il n'y a donc pas de compétition entre mâles *en ce qui concerne la fécondation* (mais il y a, bien sûr, compétition sur le lek pour l'obtention des meilleurs "territoires"!).

---

<sup>292</sup> Par exemple, chez le bec-croisé rouge *Loxia curvirostra* maintenu en captivité dans des cages où seule la durée du jour varie comme en nature (alors que la température et la nourriture restent constantes), la longueur des testicules passe de 1 mm en décembre à 4 mm en juillet [ALC-198, 6<sup>ème</sup> édition].

<sup>293</sup> Pitcher, T. E., Dunn, P. O., & Whittingham, L. A. (2005). Sperm competition and the evolution of testes size in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3), 557-567.

<sup>294</sup> *Centrocercus urophasianus* (sage grouse): Un gros oiseau (semblable au faisane) des plaines américaines. Il est aussi appelé Tétras des armoises ou Gelinotte des armoises.

<sup>295</sup> Les mâles se réunissent en un lieu particulier (lek) où chacun détient un territoire symbolique (lequel ne contient aucune ressource; les mâles ne font d'ailleurs aucun investissement parental et ne défendent rien d'autre que ce territoire symbolique). Les femelles inspectent les mâles et s'accouplent avec certains, en général ceux qui sont plus près du milieu du lek, puis elles repartent. Cette forme extrême de polygynie se produit lorsque les facteurs environnementaux empêchent les mâles de monopoliser les femelles, soit directement comme dans la *polygynie par défense des femelles*, soit indirectement comme dans la *polygynie par défense de ressources*. On trouvera les différents systèmes d'appariement (monogamie, polygynie, polyandrie et leurs sous-classes) par exemple dans [GOO-349+] et dans [CAS].

Il n'y a donc aucune raison que les testicules soient grands (il n'y a pas eu de course aux armements entre mâles *sur ce point-là* au cours de l'évolution). On voit ici que ce n'est pas le nombre de fécondations qui compte, mais le risque de compétition spermatique.

### Compétition spermatique chez les Primates

Il est intéressant de noter que chez les Primates aussi, la probabilité qu'une femelle s'accouple avec plusieurs mâles dépend de l'espèce. Il y a ainsi des espèces vivant en monogamie, d'autres qui sont polygynes au sens strict (c.-à-d qu'un mâle a accès à de nombreuses femelles mais chaque femelle ne copule qu'avec un seul mâle, comme c'est le cas pour les tétras centrocerques), et d'autres enfin qui vivent en groupes multi-mâles/multi-femelles, où la polyandrie (accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles) est fréquente. Lorsqu'on trace le graphe du poids des testicules en fonction du poids du corps, on constate que dans les espèces monogames ou strictement polygynes, les testicules sont plutôt petits, et que dans les espèces à groupes multi-mâles/multi-femelles les testicules sont plutôt grands. Il y a bien sûr des exceptions qui correspondent à des histoires évolutives particulières, mais le tableau général est clair.

En particulier chez les singes anthropoïdes aussi, il y a un continuum qui va de la fidélité totale à la promiscuité extrême: chez les gibbons<sup>296</sup>, le couple mâle-femelle est stable et sexuellement fidèle; chez le bonobo (souvent improprement appelé "chimpanzé nain", bien qu'il ne soit que marginalement plus petit que le chimpanzé), chaque femelle copule avec de nombreux mâles, comme c'est d'ailleurs le cas pour les chimpanzés.

On peut donc ranger les grands singes<sup>297</sup> en fonction de la promiscuité: dans les quatre espèces les plus proches de nous, elle est la moindre<sup>298</sup> chez les gorilles (les mâles dominants, à dos gris, s'accouplent avec beaucoup de femelles, mais la femelle, elle, ne s'accouple qu'avec un seul mâle, donc cette situation - le harem, structure polygyne - n'est pas une situation donnant lieu à de la compétition spermatique), ensuite viennent les orangs-outans, et ensuite les chimpanzés et bonobos (où une femelle peut s'accoupler avec de nombreux mâles). Ce gradient de promiscuité polyandre entraîne-t-il des effets détectables liés à la compétition spermatique?

### Des plus grands testicules pour plus de spermatozoïdes

Puisque la taille des testicules joue un rôle dans le nombre de spermatozoïdes produits, la prédiction de l'hypothèse de la compétition de sperme est que les mâles des espèces où la promiscuité (polyandre) est plus grande devraient avoir des testicules plus grands relativement au corps, que dans celles où les couples sont moins polyandres. Les données observées sont les suivantes:

espèce	gorille	orang	chimpanzé, bonobo
poids des testicules en % du poids du corps	0.02	0.05	0.27

<sup>296</sup> Le gibbon (Genre *Hilobates*) est le plus petit des anthropoïdes (35-85 cm de haut); on le trouve dans les forêts tropicales d'Extrême-Orient.

<sup>297</sup> Autre dénomination des singes anthropoïdes. Nous n'avons pas de mot spécifique pour eux, contrairement aux anglophones, qui ont "apes".

<sup>298</sup> Les gibbons ne sont pas représentés dans ce tableau.

Les testicules du chimpanzé, comme ceux du bonobo, à 0.27% du poids du corps (quelque 120 grammes!), sont proprement démesurés, et cette dimension prend tout son sens dans ce contexte de concurrence spermatique très forte.

### **Plus de mitochondries pour des spermatozoïdes plus rapides**

Dans la même veine, on peut faire l'hypothèse qu'une situation de compétition spermatique a donné lieu à l'évolution de spermatozoïdes non seulement plus nombreux, mais plus rapides et résistants: on peut féconder plus probablement non seulement par le nombre, mais par la vitesse des spermatozoïdes qu'on met dans la course.

Pour vérifier cette hypothèse, il faut s'intéresser à la partie médiane des spermatozoïdes, qui contient les mitochondries (les organelles qui sont à l'origine de la source d'énergie utilisée par le "moteur" du spermatozoïde, le flagelle). La dimension de cette partie est corrélée à l'énergie (donc à la vitesse et à la durée d'activité) du spermatozoïde. Comme le prédit cette théorie de la compétition spermatique, une étude faite sur de nombreuses espèces de primates montre que là où les femelles n'ont qu'un partenaire sexuel, la partie médiane est plus petite que là où la promiscuité est grande; et qu'il y a également corrélation nette entre la taille des testicules et la taille de la pièce médiane des spermatozoïdes<sup>299</sup>.

### **La chasteté obligée**

Chez certains insectes, plutôt que de compter sur le nombre dans la compétition entre spermatozoïdes, le mâle, après avoir fécondé la femelle, bloque les organes génitaux de celle-ci par une sorte de bouchon (*mating plug*): l'équivalent chez les arthropodes de notre mythique ceinture de chasteté!

C'est notamment le cas chez le bourdon (*Bombus terrestris*), où le mâle laisse un bouchon dans les organes de la femelle, bouchon qui reste en place trois jours et qui, en outre, contient une substance active (l'acide linoléique) qui empêche la femelle d'être fécondée durant toute une semaine au moins<sup>300</sup> (on a pu vérifier que les femelles n'étaient effectivement fécondées que par un seul mâle).

Cette méthode nous fait sourire (bien qu'il faille lui reconnaître le mérite de l'efficacité!); mais il y a d'autres méthodes chez l'animal qui nous paraîtront plus élégantes car strictement comportementales, comme par exemple la surveillance de la partenaire.

### **Surveillance de la partenaire ("*mate guarding*")**

Chez les oiseaux, où les pères participent souvent aux soins des petits, les mâles pouvant s'assurer que leur progéniture était bien la leur avaient évidemment (et ont toujours) un avantage reproducteur. La façon la plus intuitive pour un mâle de s'assurer de la paternité des petits est simplement de garder la femelle sous surveillance.

---

<sup>299</sup> Anderson, M. J., & Dixson, A. F. (2002). Sperm competition: motility and the midpiece in primates. *Nature*, 416(6880), 496-496.

<sup>300</sup> Baer, B., Morgan, E. D., & Schmid-Hempel, P. (2001). A nonspecific fatty acid within the bumblebee mating plug prevents females from remating. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 3926.

Ainsi, le guêpier à front blanc<sup>301</sup> forme une relation coopérative avec la femelle qui dure jusqu'au moment où les petits de la saison quittent le nid. Au cours d'un cycle reproducteur, la femelle pond 4-5 oeufs à raison d'un oeuf par jour, et elle est fertilisable uniquement durant cette période de ponte.

Durant cette période fertile, la femelle est harcelée par d'autres mâles, qui cherchent à "voler" une fécondation; durant cette même période, le mâle titulaire garde sa femelle: il s'accouple fréquemment, il vole pratiquement toujours avec elle quand elle quitte le nid (on a pu mesurer que cela diminue d'un facteur 10 les risques de copulation pirate).

Il n'est pas étonnant de constater que dès que la femelle a terminé de pondre ses oeufs, le mâle... renonce à la garder et s'en va lui-même à la recherche de copulations pirates!<sup>302</sup>

## Probabilité de paternité et coût des soins aux petits

Tout ce qui précède est évidemment d'autant plus vrai si l'individu assure ensuite tout ou partie des soins parentaux (ce qui augmente les coûts et diminue les possibilités de se reproduire à nouveau). Dans les espèces où les mâles apportent des soins aux petits, si ce n'est pas le mâle qui est là qui a fécondé les oeufs ou ovules de la femelle, non seulement son succès reproducteur est nul et son accouplement "raté", mais en s'occupant des petits il va "bosser" pour le succès reproducteur d'un autre mâle ! Ceci instaure des coûts supplémentaires à ces accouplements "ratés" lors d'une situation de compétition spermatique potentielle.

On se souviendra à ce propos que l'une des deux raisons invoquées pour expliquer l'asymétrie en investissement parental (soins parentaux majoritairement femelles) est l'asymétrie de probabilité d'être réellement le parent: chez les espèces à fécondation interne, la femelle est toujours effectivement la mère de ses petits, alors que le mâle peut ne pas être celui qui a vraiment fécondé la femelle. Par exemple, si une femelle est fécondée en peu de temps par différents mâles, chaque mâle sera d'autant plus incertain d'être le père des petits à naître (ou, pour le dire de manière plus exacte et moins trompeuse, la probabilité<sup>303</sup> de chaque mâle d'être le père sera d'autant plus basse). Or, le bénéfice apporté au mâle par sa contribution aux soins aux petits est directement modulé par cette probabilité. Si la probabilité est basse, le retour sur investissement sera, en moyenne, bas aussi.

Les guépriers mâles participent aux soins aux petits, jusqu'au moment où ceux-ci quittent le nid. C'est le cas aussi, *mutatis mutandis*, pour les êtres humains mâles, qui, d'une manière ou d'une autre, contribuent fortement à l'investissement

---

<sup>301</sup> *Merops bullockoides* (White-fronted bee-eater). Chez cette espèce, on trouve des "aides", dont le nombre est fonction des conditions d'abondance des ressources [GOO-657]. Le genre *Merops* n'a qu'un représentant chez nous: le guêpier d'Europe, *Merops apiaster*.

<sup>302</sup> L'approche coût-bénéfices de ce comportement de garde produit l'attente que la garde sera d'autant plus ferme que l'opportunité de s'accoupler ailleurs va diminuer. En accord avec cela, on a montré chez un autre oiseau, la roussette turdoïde<sup>302</sup>, que le mâle garde d'autant plus assidûment sa femelle (fertile) que la saison avance (et que diminuent pour lui les chances d'attirer une seconde femelle): ceci se traduit par le fait qu'il chante de moins en moins (il ne peut pas garder et s'en aller chanter à la fois).

<sup>303</sup> Je rappelle que cette formulation probabiliste a l'avantage d'éviter de parler de *certitude*, qui, bien entendu, est un état psychologique conscient ("je suis sûr que..."), que nous n'avons pas du tout besoin de supposer, ni chez les libellules, ni chez l'humain, dans ce contexte.

parental. C'est une raison de plus pour penser que des mécanismes d'augmentation de la probabilité de réussite de l'accouplement, tels qu'on les a vus plus haut, pourraient bien se retrouver chez les humains aussi.

### **Compétition spermatique chez l'homme?**

Aussi bizarre que cette idée puisse paraître, trouve-t-on des indices de compétition spermatique chez l'homme, et peut-on mettre en évidence des mécanismes qui augmentent la probabilité de fécondation?

#### **La dimension des testicules**

On peut compléter ici le tableau relatif à la dimension des testicules en ajoutant l'homme parmi les autres singes anthropoïdes:

espèce	gorille	orang	homme	chimp
poids des testicules en % du poids du corps	0.02	0.05	0.08	0.27

Cette dimension intermédiaire des testicules humains parmi les anthropoïdes peut être prise comme une indication que, au cours de l'évolution humaine, il n'était pas exceptionnel (et il ne l'est peut-être toujours pas!) que les femmes aient des relations sexuelles avec plus qu'un homme en l'espace de quelques jours. Cette idée selon laquelle la taille des testicules serait l'indice d'une éventuelle promiscuité de type polyandre s'accompagnant de situations de compétition spermatique chez l'humain semble une caricature; elle a néanmoins été confirmée par les études de Baker et Bellis citées ci-dessous et qui portent sur les femmes actuelles.

Notons au passage (histoire de continuer dans ces sujets quelque peu croustillants) que la dimension des *pénis*, cette fois, a dû elle aussi faire l'objet de pressions de sélection particulières. Les pénis des primates anthropoïdes, gorilles compris, sont très petits, à l'exception du pénis humain, dont la taille est beaucoup plus grande que chez les autres anthropoïdes. La raison d'être de cette particularité n'est pas encore comprise<sup>304</sup>.

#### **Une piste: l'ajustement du nombre de spermatozoïdes chez les coqs**

Dans une optique adaptative, le nombre de spermatozoïdes inséminés doit logiquement correspondre à un optimum répondant à la fois au risque de "sperm competition" et aux besoins en économie. Ceci même en particulier à la prédiction que plus le risque de "sperm competition" est grand, plus grand devrait être le nombre de spermatozoïdes éjaculés. On aura cependant peut-être de la peine à imaginer qu'il est possible de régler "en temps réel" la quantité de spermatozoïdes éjaculés, en fonction du risque de compétition spermatique actuel.

Or, il se trouve que des données chez la poule domestique (plus exactement... le coq!) démontrent que ce type de mécanisme peut effectivement exister. Les

---

<sup>304</sup> La *forme* du pénis, par contre, avec la curieuse forme en champignon du gland, pourrait être liée aussi à la compétition spermatique. En utilisant des modèles de pénis pour analyser l'effet d'aspiration produit, on a trouvé que cette forme produisait une plus forte aspiration lors de l'acte sexuel qu'une forme moins marquée. [référence à retrouver]

auteurs de cette étude<sup>305</sup> montrent, parmi d'autres effets, que le mâle (n=16) éjacule davantage de spermatozoïdes dans une femelle donnée quand il y a davantage d'autres mâles alentour. Pour mettre cela en évidence, les auteurs manipulent expérimentalement le nombre de mâles "spectateurs", c'est-à-dire de mâles qui se trouvent à proximité d'un couple en accouplement; il y a ainsi 0, 1 ou 3 de ces mâles spectateurs, qui sont évidemment perçus comme des concurrents potentiels.

En comptant les spermatozoïdes (la femelle était immobilisée et munie d'un "harnais" destinée à recueillir le sperme en vue du comptage), les auteurs trouvent une régulation claire de l'éjaculat: le rapport du nombre de spermatozoïdes est de presque deux fois plus dans la situation 3 mâles relativement à la situation zéro mâle (ceci est surtout visible si le mâle testé est dominant; la situation est moins claire s'il s'agit d'un coq subordonné).

### **Baker et Bellis: la même chose chez l'homme**

Les observations faites chez les coqs peuvent-elles être répliquées ailleurs? Chez l'humain, en particulier, aussi étonnant qu'on puisse le trouver? Comment aborder cette question?

On peut partir de l'idée que le pourcentage de temps que passent ensemble les partenaires au quotidien est un facteur important (on le saisit intuitivement: si les partenaires restent collés ensemble 100% du temps, il ne peut pas y avoir d'infidélité...) et est corrélé négativement avec la probabilité que la femme ait une autre relation sexuelle (avec un partenaire différent), et en particulier avec la probabilité qu'elle ait des relations sexuelles avec deux partenaires en moins de 5 jours (l'empan de vie des spermatozoïdes une fois inséminés).

Cette corrélation négative intuitive est confirmée clairement dans les données de [Robin Baker](#) & Mark Bellis<sup>306</sup>. Ces auteurs ont piloté une vaste étude impliquant des couples, chez qui ils ont étudié le comportement mais aussi la production de spermatozoïdes de l'homme. En ce qui concerne le comportement (lien entre le temps passé ensemble et le risque de "sperm competition"), le tableau suivant montre effectivement que le risque croît à mesure que diminue la proportion de temps passé ensemble:

---

<sup>305</sup> Pizzari, T., Cornwallis, C. K., Løvlie, H., Jakobsson, S., & Birkhead, T. R. (2003). Sophisticated sperm allocation in male fowl. *Nature*, 426, 70-74.

<sup>306</sup> Voir: Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1989). Number of sperm in human ejaculates varies in accordance with sperm competition theory. *Animal Behaviour*, 37(5), 867-869; Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1993). Human sperm competition: ejaculate adjustment by males and the function of masturbation. *Animal Behaviour*, 46, 861-885; Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1993). Human sperm competition: ejaculate manipulation by females and a function for the female orgasm. *Animal Behaviour*, 46, 887-909.

% temps passé avec le partenaire depuis le dernier rapport sexuel du couple (temps de sommeil compris)	80-100%	51-60%	0-10%
N (taille de l'échantillon)	78	381	314
% des femmes qui ont eu plus d'un partenaire	3.8%	6.7%	13.7%
% des derniers rapports qui ont eu lieu hors couple	0%	1.8%	9.8%
% des derniers rapports qui étaient doubles (deux partenaires diff. en moins de 5 jours → sperm comp.)	0%	1.3%	4.0%

Ces données montrent aussi que les situations de type compétition spermatique ne sont pas si rares que cela, puisque une femme sur 25, dans les couples passant peu de temps ensemble, s'est trouvée dans une telle situation exactement au moment de l'étude.

Les auteurs ont en outre demandé à leurs sujets (qui avaient répondu au questionnaire ci-dessus) d'utiliser des préservatifs durant le rapport sexuel, et ils ont ensuite utilisé les techniques médicales usuelles de comptage des spermatozoïdes pour en établir le nombre produit lors du rapport.

Dans les données issues de cette procédure, les auteurs ont d'abord constaté que le nombre de spermatozoïdes éjaculés croît simplement avec le temps écoulé depuis la dernière copulation du couple (ça n'a rien d'étonnant: il y a accumulation de spermatozoïdes avec le temps qui passe). Une fois ajusté pour ce facteur confondant, le nombre de spermatozoïdes, en fait, *décroit* avec le pourcentage de temps passé ensemble, incluant le temps de sommeil. Cette diminution du nombre de spermatozoïdes éjaculés est cohérente avec l'hypothèse de la "sperm competition".

Le nombre de spermatozoïdes éjaculés lors de la masturbation, par contre, ne dépend que du temps écoulé depuis la dernière éjaculation, et pas des circonstances de la masturbation ou de l'éjaculation précédente<sup>307</sup>!

En résumé, les données montrent (une fois qu'on en a ôté le simple effet du temps qui passe) une baisse du nombre de spermatozoïdes éjaculés en lien direct avec la proportion de temps passé ensemble, dans le cas d'un rapport sexuel avec la partenaire habituelle; aucun effet de ce genre dans la masturbation.

On peut interpréter ces données ainsi: Le nombre de spermatozoïdes éjaculés augmente quand il se pourrait que des spermatozoïdes d'un autre homme soient dans l'appareil reproducteur de la femme (en raison de la séparation du couple pendant une partie du temps, il y a risque augmenté que la femme ait eu un rapport sexuel extraconjugal).

Ce qu'il faut retenir, c'est que l'existence de tels mécanismes et d'autres<sup>308</sup> ne s'explique (évolutivement) que si les humains ont une histoire ancestrale

<sup>307</sup> Le patron de masturbation masculine est typique: elle croît brutalement dès 4 jours. La fonction pourrait en être de fournir un sperme "jeune" (évacuation du sperme vieux), plus efficace dans la compétition et dans son déplacement. Après une masturbation, l'homme insémine moins de spermatozoïdes, mais une plus grande proportion sont retenus dans la femme; la tendance est même à l'avantage de ceux qui se sont masturbés.



d'infidélité sexuelle ou de promiscuité de type polyandre donnant lieu à des situations de compétition spermatique; autrement dit, qu'il n'était pas si rare qu'une femme ait des rapports sexuels avec plus d'un partenaire en l'espace de quelques jours - l'empan de vie des spermatozoïdes<sup>309</sup>.

### ***Mate guarding: la jalousie***

[BUS-325] On tend parfois à considérer la jalousie comme un comportement pathologique résultant d'un manque d'estime de soi. Lorsque la jalousie prend des proportions aberrantes, cette interprétation est sans doute correcte. Mais il ne faut pas perdre de vue qu'il ne s'agit pas d'un comportement nouveau, seulement d'un comportement normal du répertoire humain dont le seuil est, dans ce cas, anormalement bas.

En effet, la jalousie est un phénomène universellement humain, présent dans toutes les cultures, et aussi bien masculin que féminin (les deux sexes vivent la jalousie avec une intensité semblable). C'est ce que montrent plusieurs études interculturelles.

On peut alors supposer que la jalousie est une adaptation (un mécanisme qui augmenterait la fitness). Si c'est le cas, une analyse en termes évolutionnaires mène à la prédiction que les deux sexes vont souffrir de la jalousie, mais ils vont différer en ce qui concerne le poids des déclencheurs de cette jalousie.

Dans le contexte de l'incertitude de la paternité et de l'investissement parental, on peut prédire que les hommes donneront davantage de poids que les femmes à l'infidélité sexuelle (alors que les femmes devraient donner plus de poids aux éléments indiquant une baisse à long terme de l'investissement, i.e. une implication émotionnelle avec une personne hors du couple - on y reviendra).

**David Buss** (1992) a demandé à 511 étudiants de comparer deux événements imaginaires: (a) leur partenaire avait des relations sexuelles avec une tierce personne (b) leur partenaire s'impliquant émotionnellement avec une tierce personne.

	hommes	femmes
trouvent l'infidélité sexuelle plus dérangeante	60 %	17 %
trouvent l'infidélité émotionnelle plus dérangeante	40 %	83 %

<sup>308</sup> Baker et Bellis (1995) ont également trouvé que les morphes "anormaux" des spermatozoïdes (il y a une certaine proportion de spermatozoïdes dont le flagelle est en spirale et qui ne sont pas des bons nageurs) se comportent en tueurs de spermatozoïdes "étrangers"! La proportion de ces tueurs augmente quand le risque d'infidélité (au sens ci-dessus) est plus grand...

<sup>309</sup> Notons en passant que le nombre de spermatozoïdes produits par l'homme (12.5 millions par heure) dépasse le nombre qu'il utilise effectivement avec sa partenaire (ce ne sont pas tous les spermatozoïdes qui sont éjaculés, puisqu'il y a ajustement). On ne sait pas encore quel est le rôle de cette rétention (insémination d'autres partenaires? Avantages autres lors de l'insémination intra-couple? Une trop grande densité de spermatozoïdes *décroit* la probabilité de fertilisation chez la souris et chez l'homme (l'idéal in vitro chez l'homme est de 50'000 spermatozoïdes par ovule); de plus, une densité trop élevée de spermatozoïdes augmente le risque d'avoir une fertilisation polyspermiq ue et donc un foetus polyplœide, non viable (10% des foetus spontanément avortés sont polyplœides).



Ces tendances ont été confirmées par des études psychophysiques de laboratoire sur les indicateurs d'angoisse (modification du rythme cardiaque, de la conductance de la peau, du tonus du muscle fronceur des sourcils). Elles ont été répliquées aussi dans différentes cultures<sup>310</sup>.

Plus récemment, une étude<sup>311</sup> d'Imagerie par Résonance Magnétique Fonctionnelle (IRMf) a mis en évidence que les zones cérébrales activées par le fait d'imaginer une situation d'infidélité sexuelle (SI), respectivement d'infidélité émotionnelle (EI) n'étaient pas les mêmes chez les hommes et les femmes. Chez les hommes en situation SI, l'amygdale est plus activée que chez les femmes. Dans une situation EI, ce sont l'insula et l'hypothalamus qui réagissent plus chez les hommes que chez les femmes. Chez celles-ci par contre, dans la même situation EI, le sillon ("sulcus") temporal supérieur postérieur (STSp) est plus actif que chez les hommes. Cette combinaison de différences n'est pas simple à interpréter; les auteurs l'expliquent en invoquant les différentes émotions et fonctions cognitives sous-tendues par ces structures anatomiques<sup>312</sup>: plutôt la peur pour l'amygdale, le dégoût pour l'insula, ainsi que la détection des intentions et des tromperies, en ce qui concerne le STSp.

Les hommes et les femmes ont donc un mécanisme (différent) qui crée en eux des sentiments de jalousie; mais pour donner prise à l'évolution, les mécanismes psychologiques doivent avoir un résultat comportemental. Ici, ce serait d'empêcher la partenaire de commettre une infidélité ou de diminuer les risques qu'elle en soit tentée. Les enquêtes à ce sujet montrent que la forme de jalousie des hommes les mène, plus que les femmes, à cacher ou surveiller leur partenaire (comme chez les oiseaux; p.ex. en lui interdisant de l'accompagner à une fête où il y a d'autres hommes, en monopolisant son temps...), mais également à recourir à la violence.

### **Un lien entre *mate guarding* et *sperm competition* chez l'homme**

Dans une étude assez récente<sup>313</sup>, on a pu mettre en évidence que ces deux stratégies d'accroissement de la probabilité de paternité chez l'homme sont probablement liées, dans le sens d'une complémentarité, l'une s'équilibrant avec l'autre.

Les chercheurs ont recueilli le sperme d'une quarantaine d'hommes (l'éjaculat ayant été obtenu par masturbation) et ont mesuré 9 variables relatives aux

---

<sup>310</sup> Une contre-hypothèse intéressante a également été infirmée. DeSteno & Salovey ont supposé que ces résultats s'expliquent car hommes et femmes perçoivent différemment le risque qu'une infidélité sexuelle devienne une infidélité émotionnelle et vice-versa. En modifiant son étude de différentes manières, Buss (1999) a pu montrer que cette interprétation ne suffit pas [BUS-328]. Cependant, une étude faite sur les étudiants de FPSE de 1<sup>ère</sup> et 2<sup>ème</sup> année dans le cadre d'une recherche de bachelor par une étudiante de la FPSE, Magali Chanson, n'a pas répliqué ces résultats.

<sup>311</sup> Takahashi H., et al. (2006). Men and women show distinct brain activations during imagery of sexual and emotional infidelity. *NeuroImage*, 32, 1299-1307.

<sup>312</sup> "Sex difference analysis revealed that males showed greater activation than females in the amygdala in response to sexual infidelity and greater activation in the insula, hippocampus, and hypothalamus in response to emotional infidelity. The amygdala and insula are the central nodes of processing basic negative emotions, fear and disgust, respectively. (...) Females showed activation in the cortical regions and thalamus during both infidelity conditions. In addition to these regions, females demonstrated activation in the pSTS during the emotional infidelity condition. The pSTS has been implicated in detection of intention, deception, trustworthiness of others."

<sup>313</sup> Leivers, S., Rhodes, G., & Simmons, L. W. (2014). Sperm competition in humans: mate guarding behavior negatively correlates with ejaculate quality. *PLoS one*, 9(9), e108099.

échantillons obtenus (les variables usuelles obtenues par application des méthodes médicales habituelles lors de l'évaluation de la qualité du sperme): par exemple vitesse des spermatozoïdes, forme du trajet, pourcentage de spermatozoïdes mobiles, concentration. A l'aide d'une analyse en composantes principales des données obtenues, ils ont pu trouver trois variables latentes<sup>314</sup> expliquant les différences observées dans ces qualités des spermatozoïdes.

Par ailleurs, ils ont fait passer aux mêmes hommes un test de tendance à la surveillance de partenaire (MRI-SF, *mate retention inventory - short form*, un test à 38 questions précédemment validé dans d'autres études). D'autres mesures ont été prises pour pouvoir ôter de l'analyse certaines variables parasites.

Deux des variables latentes trouvées corrèlent négativement avec la tendance à la surveillance de la partenaire: elles traduisent à peu près "pourcentage de spermatozoïdes mobiles et vitesse", ainsi que "concentration et linéarité du trajet".

Plus les sujets sont des "surveillants de leur partenaire", moins leur sperme manifeste ces deux qualités. On voit dès lors que les deux moyens d'accroissement de probabilité de paternité représentent deux stratégies, l'une physiologique (qualité de "coureurs" des spermatozoïdes), l'autre comportementale (surveillance de la partenaire), mises en oeuvre de manière complémentaire dans différents individus.

## La question du mariage

Par rapport à certains autres primates, l'être humain a une particularité qui complique passablement le problème de la certitude de paternité et de la surveillance de la partenaire: l'ovulation de la femme est cryptique (c'est-à-dire très difficilement détectable).

Le plus souvent, chez les autres femelles de mammifères et dans bien d'autres groupes animaux, la période de fécondité (dite *oestrus*) s'accompagne de signaux indiquant cette fécondité. Les rapports sexuels ont lieu, en général, pendant cette période de fécondité. Ce qui veut dire que les mâles n'ont à garder la femelle que pendant une période féconde limitée (cf. guêpier à front blanc ci-dessus). Avant et après l'oestrus, le mâle n'a pas besoin de garder la femelle sous surveillance; il peut donc d'autant mieux le faire pendant l'oestrus!

Peut-on comprendre l'existence de l'institution du mariage (association prolongée d'un homme et d'une femme dans le but de procréer, reconnue et valorisée socialement) dans ce contexte? Ou le mariage, sous l'une ou l'autre de ses formes, est-il complètement indépendant des fondements biologiques discutés ici?

Comme nos ancêtres ne pouvaient guère passer tout leur temps à surveiller leur compagne (il y avait d'autres choses à faire pour assurer la survie!), une solution à ce problème a pu être apportée par le mariage (au sens large: le lien entre deux partenaires institutionnalisé par la communauté, sous une forme ou une autre): il fournissait à l'homme la possibilité d'avoir des contacts sexuels répétés avec la femme, donc d'augmenter ses chances d'être le père<sup>315</sup>. A cette fonction liée à la

---

<sup>314</sup> C.-à-d. des variables sous-jacentes (virtuelles, en quelque sorte) qui sont bien corrélées à plusieurs de celles qui ont été mesurées.

<sup>315</sup> L'hirondelle rousseline (*Hirundo daurica*) vit en couples solitaire, alors que l'hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica*) vit en colonies. Dans ce dernier cas, le risque de copulations hors couples est plus élevé; pour "compenser" cela, les hirondelles de cheminée copulent trois fois plus

probabilité de paternité vient s'ajouter, bien sûr, la fonction d'attachement réalisée par les cascades hormonales qui ont lieu durant l'acte sexuel et qu'on a mentionnée dans un chapitre précédent.

De plus, dès que le couple était ainsi institutionnalisé, la surveillance de la partenaire pouvait alors être également assurée par la famille; bien évidemment, celle de l'homme y trouvant un plus grand avantage. Est-ce une coïncidence que la société humaine est le plus souvent patriarcale avec exogamie femelle? Ce sont les femmes qui quittent leur famille et leur village et vont s'installer sous le regard de la famille de l'homme...

Notons que cette exogamie femelle semble avoir déjà été la règle chez nos cousins de Neanderthal. Il y a 49'000 ans, la caverne d'El Sidrón, en Espagne, s'est effondrée sur un groupe de Neanderthaliens. Douze individus ont péri dans cet accident. Les conditions de fossilisation ont permis de récupérer l'ADN mitochondrial de différents individus. Les mâles se sont révélés être tous de la même lignée matrilineaire, alors que les femelles venaient de lignées différentes. Ceci est compatible avec l'hypothèse d'une reproduction patrilocale (ce sont les mâles qui restent sur place) avec exogamie femelle (ce sont les femelles qui changent de groupe)<sup>316</sup>.

### ***Des adaptations encore utiles?***

Comme vous pouvez bien l'imaginer, les hommes n'exercent pas un contrôle conscient sur le nombre de spermatozoïdes éjaculés! Il y a fort à parier que cette augmentation en nombre se produit même chez les hommes certains de la fidélité de leur partenaire; elle traduit une adaptation résultant de l'histoire évolutive de l'espèce humaine. Que cette adaptation en soit encore une actuellement est une autre affaire. Autrement dit, les hommes ont-ils encore besoin de mécanismes augmentant la certitude de paternité? Les cas d'infidélité suivis de naissances sont-ils si courants?

Wrangham (1993), à partir d'un certain nombre d'études, avait essayé d'estimer le nombre de partenaires par femelle et par naissance chez ces certaines espèces, y compris l'être humain, avec les résultats suivants:

espèce	gorille	homme	babouin	bonobo	chimpanzé
nombre de partenaires sexuels de la femelle, par naissance	1	1.1	8	9	13

---

souvent que les hirondelles rousselines. Birkhead et Møller, auteurs de cette comparaison, l'ont répliquée chez six autres genres ayant des espèces solitaires et grégaires, toujours avec le même résultat. [ALC-474]

<sup>316</sup> Voir <http://anthropology.net/2011/02/09/neandertal-social-groups/>, récupéré en avril 2011 ("At least six adults, three adolescents and four younger individuals were buried at once, most likely during a storm. The cold conditions of the cave system and immediate burial of the remains not only preserved the bones well, but were also ideal for DNA."); et Lalueza-Fox, C., et al. (2011). Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups. *PNAS*, 108 (1), 250-253.

Cette estimation est confirmée par la constatation troublante, dans les statistiques américaines et européennes<sup>317</sup>, que 5 à 10% des enfants ne seraient pas élevés par la personne qui pense être leur vrai père (cf. la première page du "Matin" du 25.4.2001; les manchettes titraient "Tests ADN: La grande angoisse des pères"), ce qui représente tout de même environ un enfant par classe d'école en moyenne!

Il doit donc logiquement toujours exister des pressions de sélection qui maintiennent ces mécanismes d'augmentation de la probabilité de paternité (réglage du nombre de spermatozoïdes, jalousie, normes sociales, etc.).

Dans la même veine, on peut se demander si certaines règles sociales en apparence exotiques ne sont pas issues du risque que l'enfant ne soit pas du père qui pense être le père. On retiendra par exemple la règle en vigueur dans l'ancien royaume du Dahomey (le sud du Bénin actuel). Dans ce royaume, l'héritier du roi n'était pas un de ses propres fils, mais le fils aîné de la soeur la plus âgée du roi<sup>318</sup>.

Il est facile de comprendre l'origine de cette règle si on la regarde sous l'angle de la biologie évolutionnaire: y parvenez-vous?

### ***Investissement parental et probabilité de paternité***

Revenons au lien entre l'incertitude (au sens statistique) de "parentalité" et l'investissement parental. De manière générale, on voit, en raison du fonctionnement en boucle de l'évolution, que:

Si un parent a des gènes qui le prédisposent à s'investir sans discriminer,

et si la probabilité qu'il ne soit pas vraiment le parent est de  $p$  %,

alors, dans  $p$  cas sur 100, il va se dépenser pour d'autres gènes que les siens.

Donc, les gènes qui prédisposent à cet investissement non-discriminatif vont peu à peu diminuer dans la population, en faveur de ceux de parents plus discriminatifs.

Traduit pour l'être humain, ce raisonnement devient:

Si un père a des gènes qui le font s'investir (et chez les humains, il y a investissement paternel!) sans discriminer,

et si la probabilité qu'il ne soit pas vraiment le père est de  $p$  %, (pour la mère,  $p$  vaut toujours 100%)

alors, dans  $p$  cas sur 100, le père va se dépenser pour d'autres gènes que les siens. Dans ces cas, l'investissement parental du père occasionne des coûts mais sans aucun bénéfice, en termes de succès reproducteur.

Donc, les gènes qui prédisposent à ce investissement non-discriminatif vont peu à peu diminuer dans la population, en faveur de ceux de pères qui seraient plus discriminatifs.

---

<sup>317</sup> Ces valeurs sont issues d'études sur les groupes sanguins, études qui n'avaient pas du tout pour but d'évaluer la proportion d'enfants illégitimes.

<sup>318</sup> Communication personnelle de mon ami François Rossier, prêtre catholique, théologien (Executive Director of the Marian Library; Director of the International Marian Research Institute, University of Dayton, Ohio; <https://www.udayton.edu/imri/>), et intéressé par les explications évolutionnaires, ce qui montre qu'il n'y a pas de contradiction nécessaire entre la foi et la biologie évolutionnaire.

## ***Une autre façon de le dire***

L'infidélité sexuelle a des conséquences asymétriques en termes génétiques (plus exactement, en termes de "promotion" des propres gènes): Présentées ci-après avec pour acteurs le mari et la femme, elles sont tout aussi vraies, évidemment, si on remplace par "mâle" et "femelle" et qu'on parle d'animaux non humains.

Une femme ne perd rien, *en ce qui concerne son propre investissement parental et la transmission de ses gènes*, si son mari la trompe: en s'investissant dans ses enfants, elle va de toute manière promouvoir ses propres gènes.

Plus exactement (ou plus "évolutivement"! ), ceux de ses gènes qui la motivent à s'occuper de ses enfants amplifient de toute manière leurs propres chances d'être présents dans les générations suivantes, donc ce comportement maternel peut se répandre puis se maintenir dans la population même s'il y a souvent infidélité du partenaire.

Au contraire, l'homme risque d'élever un "bâtard" qui ne lui est pas apparenté<sup>319</sup>. Ceci veut dire qu'il va investir son énergie, etc., dans un enfant qui ne porte pas ses gènes, et qu'il va également être "exploité" par la femme (il va promouvoir ses gènes à elle, sans réciproque).

Dans une formulation plus évolutionnaire (et conceptuellement bien plus correcte), ceux de ses gènes qui le motivent à s'occuper de ses enfants, s'il y a infidélité de la partenaire, vont voir diminuer leurs propres chances d'être présents dans les générations suivantes, si des mécanismes "de sécurité" n'évoluent pas pour s'opposer à cela. Le comportement paternel a donc moins de chances de se répandre et de se maintenir dans la population que le comportement maternel. Il faut rappeler ici que dans la très grande majorité (96%) des espèces de mammifères, il n'y a *aucun* investissement parental de la part du mâle.

## **Le côté obscur: certitude de non-paternité et maltraitance**

Toujours en lien avec le concept de certitude de paternité des sections précédentes, nous pouvons nous demander maintenant quelles sont les conséquences de la certitude de *non-paternité*. Ce cas est clairement celui des familles recomposées, où un des partenaires apporte à l'autre des enfants d'une union précédente, et l'autre, évidemment, le sait.

## ***Le problème du parent de substitution***

Les personnages de conte que sont la [marâtre de Blanche-Neige](#) ou celle de Cendrillon ont des équivalents dans des cultures aussi diverses que les Irlandais, les Indiens, les Aléoutiens, les Indonésiens... Dans ces contes, le parent social mais non biologique est montré sous un jour très négatif: il n'a pas d'amour pour son

---

<sup>319</sup> [RIR-230; Voir aussi DAH, pages 190 et suivantes, sur les lois sur l'adultère]. On y apprend que la femme adultère est typiquement punie beaucoup plus brutalement que l'homme adultère - à supposer que celui-ci soit puni ! - dans la plupart des sociétés. Ainsi, l'infidélité de l'homme, en Europe, fait l'objet d'une sanction par la loi seulement depuis 1810 (alors que l'infidélité de la femme a toujours été punie). En fait, les codes légaux définissent l'adultère en fonction du statut marital de la femme: mariée ou non; par contre, que l'homme adultère soit marié ou non n'est pas pris en considération. Ce n'est pas l'adultère de la femme per se que la loi punit, mais l'introduction éventuelle d'enfants bâtards dans la famille (ou l'incertitude à ce sujet); l'adultère par le mari n'a pas ces conséquences. L'asymétrie dans la répression de l'adultère trouve donc dans l'approche évolutionniste une explication potentielle.

enfant, bien au contraire, et, s'il a des enfants biologiques, il les privilégie au détriment de l'enfant non biologique (cf. Cendrillon vs. [Javotte et Anastasie](#) dans le conte de Perrault - ou le film de Disney). Ces caricatures universelles sont-elles fondées dans quelque chose d'objectivable?

[BUS-196] Comme le disent Daly et Wilson (1988), la prédiction la plus évidente d'une interprétation darwinienne des motifs parentaux est celle-ci: *des parents de substitution tendront généralement à être moins concernés par le bien-être des enfants que des parents naturels (...). L'investissement parental est une ressource précieuse, et la sélection a dû favoriser les psychologies parentales qui ne la dilapidaient pas pour des non-apparentés.*

Attention: On ne parle pas ici des personnes qui ont décidé d'adopter un enfant (voir plus bas), mais bien du cas où une personne adopte "involontairement" un enfant apporté dans le couple par son/sa partenaire et né d'une autre union.

### ***Les sentiments des parents de substitution***

Une étude conduite à Cleveland (Ohio, USA) chez des gens de classe moyenne sans dysfonctions particulières (et confirmée à Trinidad) a trouvé que seuls 53% des beaux-pères (dans le sens de: second mari de la mère) et 25% des belles-mères affirment avoir des sentiments parentaux envers les enfants adoptifs.

La relation parent-substitut - enfant est marquée par des antagonismes, et une bonne partie de la littérature tout-public destinée aux familles recomposées concerne la gestion de ces antagonismes; on conseille même parfois de renoncer à l'idéal de devenir une famille nucléaire.

Ceci ne veut pas dire que des sentiments d'amour parentaux, et un investissement de ressources en général, ne peuvent pas exister dans ce cas, seulement qu'ils sont moins probables, et plus difficiles à obtenir.

### ***Un investissement différent***

Plus récemment, une étude de Zvoch<sup>320</sup> (1999) a montré que les parents d'une famille recomposée (aux USA), investissent différemment dans les enfants qu'une famille doublement génétique, même en contrôlant pour des variables potentiellement parasites: les capacités propres de l'enfant, la disponibilité de ressources financières, et le nombre d'enfants dans le ménage. L'étude portait sur un corpus: plus de 1000 écoles prises au hasard, 24 enfants de huitième, pour un total de 24'599 enfants, ont été soumis à une étude longitudinale, avec un processus complexe résultant en une analyse finale sur 7'161 enfants et leurs parents, par questionnaires à l'école et envoyés aux parents. Il y avait 89.2% d'enfants de parents génétiques, et 10.8% vivant avec une famille recomposée.

Les conclusions sont claires: en moyenne, pour les enfants dans les familles recomposées, on se met à faire des économies pour les études une année plus tard, et elles représentent 1600 \$ de moins. Cet effet est robuste, mais, à vrai dire, en dimension, il est petit: la différence ne cause que marginalement des difficultés d'éducation.

---

<sup>320</sup> Zvoch, K. (1999). Family type and investment in education a comparison of genetic and stepparent families. *Evolution and Human Behavior*, 20(6), 453-464.



Des différences d'investissement parental envers les enfants biologiques et les enfants d'un autre lit sont manifestes aussi dans des ethnies qui n'ont jamais été influencées par la civilisation occidentale; on peut ainsi les observer chez les Hadza.

Les Hadza<sup>321</sup> sont une ethnie nomade de chasseurs-cueilleurs de Tanzanie<sup>322</sup>; ce sont parmi les derniers humains à vivre à la manière de nos ancêtres, et ils n'ont guère de contacts avec les sociétés industrielles. Chez eux, le divorce est commun, entraînant un haut niveau de monogamie sérielle: environ un tiers des hommes ont des jeunes enfants qui ne sont pas les leurs. Par une observation focalisée, Marlowe (1999) a montré<sup>323</sup> que les pères passent plus de temps chaque jour à proximité de leurs enfants biologiques que de leurs enfants non biologiques, jouent nettement plus longtemps, et communiquent davantage. De plus, les hommes chasseurs rapportent moins de viande, et de nourriture en général, si leur famille est recomposée (877 kcal/enfant) que si elle est biologique (1900 kcal/enfant).

Ceci est à rapprocher du fait que dans le dictionnaire créole - français (éd. Jasor, 1990), on trouve, sous *manjé* (nourrir, manger, se nourrir; nourriture), une expression qui veut dire "je suis fort, j'ai été bien nourri": "*An pa manjé manjé a bopè*" (je n'ai pas été nourri de la nourriture d'un beau-père)...

### **Comment expliquer les cas d'adoption?**

Comment peut-on alors expliquer<sup>324</sup> que des personnes adoptent des enfants? Et que cela se passe en moyenne mieux que dans le cas des parâtres? De manière globale, le succès du parentage non biologique dépendra du désir initial du parent substitut de recréer un véritable amour parental. Chez des couples qui adoptent, ce désir est élevé car ce sont la plupart du temps des couples sans enfants qui désirent en avoir (on pourrait dire, dans le cadre de ce cours, que le fait d'être en couple a fortement activé chez eux les mécanismes proximaux liés à la reproduction et aux soins parentaux, mais sans succès), et en outre ils ont été fortement "filtrés" par les instances officielles d'adoption.

De plus, dans ces conditions, l'enfant n'est de personne, donc aucun des deux partenaires n'est (ou ne se sent) exploité au bénéfice de la fitness de l'autre. Des études montrent cependant que les enfants adoptés, même dans ces conditions

---

<sup>321</sup> *The Hadza people, or Hadzabe'e, are an ethnic group in central Tanzania, living around Lake Eyasi in the central Rift Valley and in the neighboring Serengeti Plateau. The Hadza number just under 1000. Some 300-400 Hadza live as hunter-gatherers, much as they have for thousands or even tens of thousands of years; they are the last functioning hunter-gatherers in Africa. The Hadza are not closely related to any other people. While traditionally considered an East African branch of the Khoisan peoples, primarily because their language has clicks, modern genetic research suggests that they may be more closely related to the Pygmies. The Hadza language appears to be an isolate, unrelated to any other.* [wikipedia, 7.4.2009]. Voir aussi le [bel article de National Geographic](#) sur cette ethnie.

<sup>322</sup> Un pays connu surtout pour son Mont Kilimandjaro, point culminant de l'Afrique (5895 m), et les parcs du Serengeti et du Ngorongoro.

<sup>323</sup> Marlowe, F. (1999). Showoffs or providers? The parenting effort of Hadza men. *Evolution and Human Behavior*, 20(6), 391-404.

<sup>324</sup> Section en réponse à une question d'étudiant qui revient chaque année.

favorables, peuvent souffrir de la naissance subséquente d'enfants naturels [DHO-84]<sup>325</sup>.

30.11.2016

### ***Des infanticides chez l'animal?***

Nous pensons volontiers que le comportement animal sert le bien de l'espèce (mais, souvenez-vous des lemmings, nous le pensons à tort!)<sup>326</sup>, et donc que les actes (particulièrement d'animaux supérieurs) ont pour but de rendre service au groupe, ou d'assurer sa cohésion. Il nous est donc difficile d'imaginer les Primates, en particulier, si proches de nous, dans le rôle d'infanticides. Et l'image d'un babouin chacma<sup>327</sup> en train de se nourrir n'évoque rien de dérangeant... jusqu'au moment où on observe de près la nature de son repas: un bébé babouin.

Cette répugnance a fait que le phénomène de l'infanticide chez les Primates a longtemps été contesté (il n'est pas facile d'observer les infanticides en nature en direct, et souvent les preuves en sont indirectes), ou, dans le cas où il était constaté, il était attribué à une pathologie (due à une trop grande densité de population, ou au contact avec l'être humain, ou aux conditions de captivité, etc.).

En fait, l'infanticide, en particulier l'infanticide par les mâles, est étonnamment répandu - nous y reviendrons plus tard -, et pour le comprendre, il va falloir s'attacher d'abord à explorer le conflit fondamental qu'il y a entre mâles et femelles (conflit que nous avons déjà suggéré entre les lignes), et ses

---

<sup>325</sup> On peut se poser la question de manière plus analytique, en relation avec le fait que l'investissement parental a des coûts, qui, dans les cas d'adoption, ne sont pas compensés. Les hypothèses suivantes ne sont pas exclusives. Tout d'abord, l'adoption peut simplement être un effet collatéral d'un comportement adapté. En effet, l'envie d'avoir des enfants et de s'en occuper, en général, est adaptative. Les mécanismes psychologiques ont été sélectionnés parce qu'ils augmentaient la fitness, et ils peuvent être conservés dans la population même si *parfois* ils provoquent des comportements qui ne sont pas adaptés (au sens darwinien, bien sûr!), comme l'adoption d'un étranger. Deux prédictions évidentes sont (1) que l'adoption doit apparaître préférentiellement chez des gens (resp. animaux) qui ne peuvent avoir d'enfants (de petits), ou ont perdu le leur (ils ont les mécanismes proximaux, mais pas l'être auxquels ces mécanismes sont normalement destinés); et (2) que l'adoption doit être rare. Chez l'animal, on trouve des cas d'adoption de ce type (cf. un exemple chez le manchot empereur) chez des animaux qui ont perdu leur petit. Secondement, il se peut que l'adoption vise préférentiellement des apparentés. On comprend que dans ce cas, les gènes prédisposant à l'adoption seraient maintenus dans la population puisque les apparentés sont, avec une certaine probabilité, porteurs de ces mêmes gènes. On reviendra d'ailleurs sur ce mécanisme de fitness "latérale", absolument fondamental, plus tard. Par exemple, les écureuils roux sont extrêmement solitaires, mais on a observé, très rarement, des adoptions: dans chaque cas, l'animal adopté était apparenté à sa mère adoptive. Pour ce qui est de l'être humain, en 1976, l'anthropologue Marshall Sahlins critiquait l'approche darwinienne sur la base de données indiquant qu'en Océanie, 30% des enfants sont adoptés [ALC-613]. Sahlins affirma que ces pratiques n'avaient pas de lien avec la parentèle, ce qui, selon lui, montrait la non-pertinence de la théorie évolutionnaire pour expliquer les traditions humaines. Par la suite, Joan Silk a étudié les patrons d'adoption dans ces îles (11 cultures), et elle a trouvé, bien au contraire, que l'adoption ne se fait pas de manière arbitraire, mais de manière liée (au moins en grande partie) à la proximité génétique.

<sup>326</sup> A tort en effet, dans la plupart des cas, comme l'a montré la réfutation formelle de la théorie de Wynne-Edwards par Williams.

<sup>327</sup> *Papio cynocephalus ursinus*. Un babouin d'Afrique australe (p.ex. Delta de l'Okavango), qui vit en grands groupes multi-mâles et multi-femelles. Les mâles alpha (dominants) ont un avantage en termes d'accouplements, mais la durée de leur dominance sociale est brève (moins d'une année en moyenne) relativement à l'intervalle entre naissances chez la femelle.[SCH-124].



conséquences: ce conflit sera au coeur du chapitre suivant, celui de la *sélection sexuelle*.

En effet et aussi étrange que cela paraisse, l'infanticide par les mâles est intimement lié à des comportements qui en apparence n'ont rien à voir avec lui et ne lui ressemblent en aucune manière, comme la parade des mâles de gélinottes des armoises (tétras centrocerques), se disputant sur le lek l'accès aux femelles.

## La sélection sexuelle

Il y a dans le règne animal des caractères (morphologiques ou comportementaux) tout à fait extrêmes, et dont l'existence vient contredire, du moins à première vue, la théorie de la sélection naturelle de Darwin. [RID-296] A première vue, un paon pourrait aussi bien féconder une femelle s'il n'était pas pourvu de l'ornement invraisemblable que constituent ses plumes de queue. Bien au contraire, s'agissant de succès reproducteur, on a l'impression que cet ornement est inutilement coûteux: la queue réduit la mobilité et la puissance de vol de l'animal (en fait on pourrait dire que les paons mâles ne volent pas, mais qu'ils tombent avec panache...), elle le rend plus visible, tout ceci étant plutôt à l'avantage des prédateurs; de plus, son élaboration (synthétiser la kératine des plumes et les pigments qui les colorent) comporte un prix énergétique élevé.

Pourquoi un tel caractère n'est-il donc pas éliminé par la sélection, puisqu'il est clairement coûteux? Comme on le verra plus bas, cette question préoccupait déjà Darwin lui-même. Mais ce caractère n'est pas le seul à exiger une explication complexe: bien des caractères et comportements liés à la reproduction sont ainsi exagérés et, en apparence, contre-productifs. Leurs porteurs investissent du temps et de l'énergie pour produire et afficher ces displays, prennent des risques en se rendant trop visibles, alors que tout cela semble bien inutile. Un des exemples les plus étonnants est la parade nuptiale des mâles de bien nommées araignées-paons, avec leurs displays complexes impliquant agitation des pattes et affichage d'un ornement abdominal coloré qui évoquent, justement, un paon. Pourquoi tant de ressources accordées par cet animal à cela, alors que lui-même est minuscule et qu'il possède un cerveau microscopique?

Pour comprendre l'existence de ces caractères, il est nécessaire de commencer par réaliser, une fois de plus, que si des caractères coûteux existent, c'est que leurs coûts reproducteurs sont compensés par des bénéfices (reproducteurs aussi) au moins équivalents aux coûts (toujours en moyenne sur la population) - sans quoi ils auraient été éliminés de la population et nous n'aurions pas besoin d'en parler.

### ***Illustration: L'oiseau satin***

Avant de nous atteler à comprendre les mécanismes ayant conduit à l'apparition d'ornements exagérés ou à des comportements de parade manifestement coûteux, on peut passer en revue encore un autre exemple où les coûts sont conséquents... et la manière, étonnante: celui de l'oiseau satin. Chez cet oiseau, les ornements coûteux ne sont pas portés par l'animal lui-même, mais ils sont littéralement fabriqués.

L'oiseau satin fait partie de la famille des oiseaux à berceau<sup>328</sup>. On trouve les oiseaux à berceau en Nouvelle-Guinée et en Australie. Cette famille, les

---

<sup>328</sup> "Bowerbirds", en anglais.

Ptilonorhynchidés, compte 18 espèces; dans 14 d'entre elles, le mâle réalise un ornement artificiel en décorant le sol préalablement déblayé ou en y construisant des "berceaux" de type différent selon l'espèce. Ainsi, les berceaux-allée, comme celui de l'oiseau satin<sup>329</sup>, débouchent sur une esplanade où sont exposées des décorations: coquilles, cailloux, plumes, objets manufacturés. L'oiseau satin manifeste une préférence pour des ornements bleus, et il "peint" également sa construction avec le jus bleu de baies qu'il écrase dans son bec.

Encore mieux, dans les endroits où l'oiseau satin trouve en particulier, comme éléments de décoration, des galets de différentes dimensions, il les arrange sur l'esplanade par dimension, et il ne le fait pas par hasard, puisque si on dérange cet arrangement, en trois jours le mâle le reconstruit selon le même gradient de dimension<sup>330</sup>. Ce gradient produit visuellement une illusion portant sur la taille du berceau: celui-ci semble plus grand qu'il ne l'est en réalité.

Les berceaux ne sont pas des nids et n'ont aucune fonction autre que d'attirer la femelle. Celle-ci examine les berceaux des différents mâles en passant de l'un à l'autre, et décide si elle accepte ou non de s'accoupler avec un (un seul!) des constructeurs. Dans l'affirmative, elle pénètre dans le berceau juste le temps de l'accouplement, qui est très bref. La femelle s'en va ensuite pondre ses oeufs (deux, dans un nid situé hors du territoire du mâle) et élever les jeunes sans l'aide du mâle. Le mâle, quant à lui, continue à améliorer son berceau pour y attirer d'autres femelles.

Il s'avère que le succès des mâles est lié à la qualité du berceau (les plus réguliers, aux parois les plus parallèles) et de sa décoration (il y a corrélation entre nombre d'éléments décoratifs et succès sexuel du mâle). Curieusement, les critères de choix des femelles semblent assez proches des critères selon lesquels les humains jugent ces constructions.

Comment expliquer que ce comportement de construction de pures décorations, et un choix aussi discriminatif par la femelle, portant sur ces constructions pourtant totalement inutiles, aient pu être mis en place par l'évolution? On verra ci-dessous que cela dépend des rôles sexuels, qui eux-mêmes sont tributaires de l'asymétrie en investissement parental.

### ***L'investissement parental asymétrique mène à des intérêts divergents***

#### **Les femelles sont une ressource rare à cause de l'investissement parental**

De manière générale, l'investissement parental global plus élevé chez les femelles (lui-même, rappelons-le, dû notamment à la probabilité moindre pour le père d'être effectivement le parent) implique des différences dans le taux *potentiel* de reproduction des mâles et des femelles. Chez les oiseaux, par exemple, la production des oeufs représente souvent un coût immense pour la femelle. Quant aux mammifères, le développement de l'embryon in utero, puis son allaitement, représentent un coût également immense, par rapport au coût que cela implique

---

<sup>329</sup> *Ptilonorhynchus violaceus*. Il vit dans l'est australien. C'est l'espèce d'oiseau à berceau dont on connaît le mieux les modalités de choix des femelles.

<sup>330</sup> Voir <http://www.sciencedaily.com/releases/2010/09/100909122801.htm> (avril 2011).

pour le mâle; ce coût se mesure en particulier en temps investi, qui n'est pas utilisable pour d'autres activités - comme se reproduire à nouveau.

Cela veut dire en particulier que les femelles passent une plus grande partie de leur temps que les mâles à ne pas être disponibles pour la reproduction, et qu'elles sont donc une ressource rare pour les mâles. La *sex-ratio opérationnelle* (le rapport du nombre de mâles sexuellement réceptifs au nombre de femelles sexuellement réceptives en un moment donné quelconque [ALC-431]) est en général biaisée côté mâle ( $S.R.O. > 1$  : il y a plus que 1 mâle par femelle); c'est-à-dire que pour chaque femelle prête à être fécondée, il y aura en moyenne beaucoup de mâles (ou, en tout cas, plus d'un mâle) prêts à la féconder<sup>331</sup>.

### **Donc les femelles peuvent, et ont avantage à, faire un choix**

Le succès reproducteur des mâles sera donc limité surtout par l'accessibilité des partenaires. Dans ces conditions, on peut prévoir que les mâles vont chercher à s'accoupler avec le plus de femelles possible.

Par contre, comme on l'a déjà dit, les femelles ne sont pas limitées par le nombre de partenaires, mais plutôt par les ressources qui limitent le nombre de petits qu'elles peuvent produire. Elles n'auront pas d'avantage à recevoir des gamètes d'autant de mâles que possible<sup>332</sup> (les accouplements présentent un coût, par exemple énergétique, ou en risque de transmission de parasites...). Par contre, elles peuvent améliorer leur succès reproducteur en s'appariant préférentiellement avec des partenaires de viabilité supérieure (les mâles qui leur donneront le plus de descendants sur plusieurs générations). Pour cela, il faut donc qu'elles discriminent les "bons" partenaires des "moins bons", et se comportent en conséquence. Dans ce contexte, "bon" peut vouloir dire différentes choses, en fonction des espèces.

### **Proximal vs. ultime: Un exemple de choix de "bon" mâle**

Nous allons voir ici un exemple d'étude sur le choix des mâles par les femelles qui nous permettra de revoir au passage la différence entre questions proximales ("comment") et questions ultimes ("pourquoi"), ainsi que les étapes de la démarche expérimentale. Cet exemple concerne les hirondelles.

---

<sup>331</sup> C'est bien la *sex ratio opérationnelle* qui compte: Dans le cas où la femelle déserte et où c'est le mâle qui garde les petits, le système sexuel va dépendre de si le mâle peut garder les oeufs de plusieurs femelles, ou seulement d'une seule. Dans le premier cas, la *sex-ratio opérationnelle* reste biaisée du côté des mâles, et si les rôles parentaux sont effectivement inversés (c'est le mâle qui s'occupe des petits), les rôles sexuels ne le sont pas (c'est les mâles qui sont en compétition); le résultat est un système dit "polygynandre" (les mâles sont polygynes en même temps, et les femelles sont polyandres de manière séquentielle). C'est le cas chez les épinoches, les autruches, et certains bélostomatidés (ceux qui gardent les oeufs attachés à des végétaux); les espèces où les rôles sexuels sont entièrement inversés incluent les hippocampes, divers autres poissons qui incubent les oeufs dans leur bouche, et quelques oiseaux (jacana, phalarope). Chez ces oiseaux, les femelles défendent de grands territoires où résident plusieurs mâles, et elles pondent des oeufs pour chaque mâle (qui ne peuvent en incuber que quatre à la fois). [Bradbury & Vehrencamp, 1998, p. 778]

<sup>332</sup> Par contre il peut être avantageux d'être fécondée par plusieurs mâles, en termes de variabilité génétique et donc, par exemple, de potentiel d'occupation de niches légèrement différentes.

## **Comment les hirondelles femelles font-elles un choix de partenaire?**

[RID-302] Anders Møller, en 1989, s'est intéressé au dimorphisme sexuel chez l'hirondelle de cheminée<sup>333</sup>. Chez cette espèce, les deux sexes sont semblables, sauf les rectrices (plumes de la queue) les plus externes, plus longues d'environ 16% chez le mâle. Møller s'est posé successivement deux questions, l'une concernant une cause proximale (mécanisme), l'autre une cause ultime (fonction pour la survie et la reproduction).

Møller se trouva donc avec une première *question* (ici proximale): Comment l'aspect du mâle, et en particulier celui de ses ornements, est-il impliqué dans les mécanismes de choix de partenaire chez les oiseaux, en particulier chez son espèce fétiche, l'hirondelle?

Il fit *l'hypothèse théorique* que des ornements plus grands, donc plus visibles, attireront davantage les femelles.

Il conçut une *méthode*: Møller a décidé de capturer des mâles et de les attribuer aléatoirement à 4 groupes: un groupe à queue raccourcie, deux groupes contrôles (les plumes coupées et recollées en place), et un groupe à queue allongée (en collant des morceaux de plumes). Il a décidé de mesurer le temps (jours) qu'il fallait aux mâles pour trouver une partenaire et s'accoupler.

Il dérivait, à partir de l'hypothèse théorique, *l'hypothèse opérationnelle* (résultat attendu, prédiction) correspondant à sa situation de test: si les rectrices des hirondelles mâles sont artificiellement raccourcies, l'accouplement leur prendra plus de temps (ces mâles mettront du temps à trouver une femelle); si, au contraire, elles sont artificiellement allongées, le mâle sera choisi plus rapidement que des sujets contrôles par les femelles.

Les *résultats* montrent que les mâles à queue raccourcie mettent très longtemps (14 jours en moyenne) à trouver une femelle, alors que les mâles à queue rallongée mettent très peu de temps (3 jours en moyenne).

Il aboutit finalement à une *conclusion*: Les résultats du test vont dans le sens de l'hypothèse théorique. On peut donc admettre que le choix des femelles est influencé par la dimension des ornements du mâle, toutes choses égales par ailleurs.

## **Pourquoi les hirondelles femelles font-elles un choix de partenaire?**

Sur la base du résultat positif précédent, on peut être amené à se poser la question non plus des mécanismes du choix des femelles, mais de la raison d'être de ce mécanisme. Pourquoi favoriser des mâles à rectrices plus longues?

En termes de phylogenèse: A une certaine époque du passé, chez les ancêtres de l'hirondelle, ce comportement n'existait pas. Il a dû apparaître accidentellement chez un individu (peut-être une mutation changeant l'attraction éprouvée par la femelle vis-à-vis des plumes du mâle). Puisque le gène responsable s'est maintenu jusqu'à maintenant, c'est que ce premier individu s'est reproduit avec succès, et ses descendants ont hérité de ce gène. De plus, ce comportement s'est répandu chez

---

<sup>333</sup> *Hirundo rustica* (swallow). Migratrice. Dos bleu noir, longues rectrices latérales. Front roux, gorge rousse cernée de bleu foncé. Voix très aiguë, cri fréquent "siwit"; chant, gazouillis rapide. Nid: dans une grange, sur une poutre... Coupe de boue collée, garnie d'herbe et de plumes, construit par les deux.

les hirondelles (maintenant, toutes agissent ainsi), c'est donc qu'il devait apporter un avantage reproducteur aux descendants de cet individu (un avantage même minime, qu'il faut mesurer par rapport au succès reproducteur des autres hirondelles). Quel était cet avantage? On ne peut pas remonter dans le temps, mais on peut tester sur l'espèce actuelle.

Møller aborda donc une seconde *question* générale (ici "ultime"): Y a-t-il pour les femelles un bénéfice reproducteur quand elles choisissent des mâles à longues plumes?

*Hypothèse théorique*: Peut-être que le choix des femelles fondé sur la longueur des rectrices s'est répandu dans la population par le passé car il y a une corrélation positive entre longueur des plumes et résistance (génétique) aux parasites (la pousse des plumes a un coût métabolique qui est mieux assuré chez un oiseau peu parasité; et la résistance aux parasites serait au moins en partie héréditaire).

*Méthode*: Møller a décidé d'introduire 50 acariens hématophages dans des nids d'hirondelle dont les mâles avaient naturellement des queues de différentes longueurs (dans ce cas-ci, il ne voulait *pas* manipuler la longueur des plumes, seulement la mesurer). Il a décidé de dénombrer les acariens sur les têtes des jeunes de 7 jours. Il a aussi décidé de faire en plus une seconde variante de cette méthode, afin d'éviter le "confound" que représente l'environnement du nid. Pour cela, il a décidé de transférer les jeunes<sup>334</sup> dans un autre nid immédiatement après l'éclosion (les hirondelles, dans ce cas, adoptent les petits comme s'ils étaient les leurs), et de mesurer ici aussi leur charge en parasites 7 jours après avoir introduit 50 acariens dans ces nouveaux nids.

*Hypothèse opérationnelle*: La résistance des petits aux parasites est corrélée à la longueur des plumes du père biologique (et, pour la seconde expérience, non liée au nid d'accueil ou au père adoptif): plus ces plumes seront longues, moins les petits attraperont de parasites.

Les *résultats* montrent pratiquement la même chose dans les deux situations: les mâles dont la queue étaient la plus longue avaient engendré les petits les moins parasités ensuite par des acariens. Ceci était donc vrai aussi pour les petits "adoptés": leur charge parasitaire n'était pas corrélée à la longueur des plumes du père adoptif, mais bien à la longueur des plumes du père biologique.

*Conclusion* de Møller: les résultats du test vont dans le sens de l'hypothèse. La résistance aux acariens est donc bien d'un trait (en partie) héritable et corrélé à la dimension des ornements du mâle. Il est donc effectivement possible que le comportement de choix par la femelle se soit répandu parce qu'il amenait celle-ci, par son choix de mâle, à engendrer des petits plus résistants aux parasites (donc davantage de petits survivant jusqu'à l'âge de reproduction; et, parmi ces petits, des femelles présentant ce mécanisme de choix préférentiel, qui seront elles-mêmes avantagées en termes de descendance, etc.). Ceci constitue donc la cause ultime de l'existence de ce comportement de choix de la femelle portant sur les plumes du mâle.

---

<sup>334</sup> Et pas les oeufs comme je l'ai dit par erreur en cours.

## La sélection sexuelle

### Encore Darwin

Lorsque les membres d'un sexe sont en compétition pour l'autre, qui est une ressource limitée, et que cet autre sexe exerce un choix sur les premiers, les conditions sont réunies pour qu'il y ait ce que Darwin a appelé la *sélection sexuelle* [ALC-439].

En effet, Darwin se posait aussi la question mentionnée plus haut: pourquoi un caractère désavantageux comme la queue du paon - morphologique ou comportemental - n'est-il pas éliminé par la sélection?

C'est Darwin qui, le premier, a apporté une réponse à cette question, déjà dans *The Origin of Species*. Il avait compris que cela s'expliquait par un mécanisme qu'il a donc nommé "*Sexual Selection*": Un caractère mâle résultant de la sélection sexuelle n'est pas explicable par la compétition pour la survie, mais par l'avantage sur les autres mâles qu'il confère à son porteur, dans la compétition pour des partenaires sexuels.

Dans cette conception, la perte de fitness (le désavantage reproducteur) imposé par le caractère - p.ex. la queue du paon - au travers de la sélection naturelle *non sexuelle* (prédation, etc.) est plus que compensé par l'avantage en reproduction dû au fait que la mâle est préférentiellement choisi par les femelles. Ceci permet d'expliquer les ornements que l'on trouve très souvent chez le mâle seul.

Cette asymétrie (ornements chez mâles plutôt que chez les femelles) a pu même être établie dans certains cas pour des espèces disparues il y a très longtemps, à partir de données paléontologiques; ainsi, les crêtes des ptérosaures *Darwinopterus*, qui vivaient il y a 160 millions d'années, n'étaient portées que par les mâles. En effet, si la plupart du temps on ne peut pas savoir si les fossiles retrouvés sont les restes de mâles ou de femelles (par manque d'indices sur les organes, les tissus mous ne se fossilisant souvent pas du tout), dans le cas de *Darwinopterus* on a pu établir qui était mâle et qui était femelle en retrouvant il y a cinq ans<sup>335</sup> un oeuf fossile encore à l'intérieur d'un fossile - évidemment une femelle alors.

### Un volet de la sélection naturelle

*La sélection sexuelle est un volet particulier de la sélection naturelle* (ce n'est donc pas un mécanisme différent!), et, évidemment, toutes deux opèrent de la même manière (il faut qu'il y ait chez les individus des variations héritables, causant des différences dans le nombre de descendants survivant jusqu'à l'âge de reproduction).

Mais il est utile, conceptuellement, de considérer la sélection sexuelle à part, pour comprendre les conséquences évolutives des interactions sexuelles à l'intérieur de l'espèce. En la considérant à part, on rend compte du rôle important des forces sélectives d'origine sociosexuelles.

---

<sup>335</sup> Lü, J., et al. (2011). An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science*, 331, 321-324.

## Compétition entre mâles et choix par les femelles

[ADA-85<sup>336</sup>] Darwin avait également déjà décrit les deux éléments-clés, ou volets complémentaires, de la sélection sexuelle:

*la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles,  
et le choix des mâles effectué par les femelles.*

Ces deux éléments complémentaires, évidemment en lien l'un avec l'autre, font de la sélection sexuelle un concept explicatif d'une richesse foisonnante, car ils permettent de donner une explication à une quantité folle de caractères morphologiques ou comportementaux qu'on n'aurait pas su comprendre autrement.

### Compétition entre mâles: la sélection intra-sexuelle.

En raison de ce qui précède (asymétrie des deux sexes en disponibilité pour la reproduction), les mâles sont donc en quelque sorte trop nombreux relativement aux femelles, et dans une situation de concurrence pour accéder à celles-ci.

Les mâles sont en donc en compétition (un conflit d'intérêts évident) entre eux, comme on l'a vu dans l'exemple du brame du cerf. Cette situation a produit au cours des générations une sorte de course aux armements (mâle contre mâle); les pressions de sélection viennent ici des (autres) mâles, la sélection est donc intra-sexuelle.

Conceptuellement, la compétition entre mâles ne fait pas de problème, car elle est assez évidente; qu'on pense aux affrontements entre mâles chez le cerf, ou au brossage de la spermathèque chez la Demoiselle à ailes noires, discutés précédemment. D'autres combats sont d'ailleurs autrement plus spectaculaires et donc visibles, comme ceux de lions qui s'affrontent, ou, plus inattendus, ceux (rarement observés) de girafes mâles s'affrontant aussi pour une femelle. Notons au passage que certains chercheurs font l'hypothèse que le cou démesuré de la girafe n'est pas dû uniquement à des pressions de sélection en lien avec l'accès à la nourriture, mais aussi à d'autres (les principales peut-être) qui seraient en lien avec la compétition entre mâles, de la même manière que le sont les bois des cerfs. L'ensemble cou+tête des girafes mâles est en effet bien plus long et lourd que celui des femelles, et il croît durant toute la vie des mâles, alors que celui des femelles cesse de croître quand elles ont dix ans. Les mâles qui sont meilleurs à ce combat de têtes ont un meilleur accès aux femelles.

### Dimorphisme sexuel et polygynie

Une observation renforçait l'idée qu'il y avait bien eu "course aux armements" entre mâles dans le contexte de la compétition pour l'accès aux femelles: Darwin avait constaté un lien entre dimorphisme sexuel (la différence entre mâle et femelle) et polygynie. Les espèces où les mâles sont vivement colorés, de grande stature ou dangereusement armés sont le plus souvent polygynes (donc, ceci correspond aux situations où la compétition est la plus vive entre mâles); par contre, les espèces où le mâle et la femelle sont semblables sont le plus souvent monogames<sup>337</sup> [RID-298].

---

<sup>336</sup> Dans cet ouvrage collectif, il s'agit ici de l'article de Gérald Borgia.

<sup>337</sup> Le colvert est un contre-exemple bien connu. Il y a dimorphisme, mais l'espèce est monogame.



On en a un bon exemple chez les pinnipèdes, un ordre de mammifères où on trouve une corrélation claire entre dimorphisme de taille corporelle et nombre de femelles dans le harem du mâle. Par exemple, les phoques gris sont monomorphiques et monogames; à l'autre extrême, les éléphants de mer sont très dimorphiques<sup>338</sup> et très polygynes. Un mâle dominant d'éléphant de mer, qui pèse jusqu'à 4 tonnes, peut défendre un harem de plus de 40 femelles, dans des combats violents et parfois mortels avec d'autres mâles. Dans cette espèce, le succès reproducteur des mâles chute brutalement selon leur rang hiérarchique, et les dominants ont accès à vraiment beaucoup de femelles; ceci explique la brutalité des affrontements entre mâles.

Remarquons au passage que les êtres humains sont légèrement dimorphiques, le mâle de notre espèce étant un peu plus grand et lourd que la femelle. On peut donc faire l'hypothèse, sur la base de ce seul critère anatomique, une légère tendance à la polygynie chez l'être humain actuel. Ce même type d'indication nous permet de supposer que les Australopithèques, plus dimorphiques, étaient plus polygynes que nous.

En 1972, les sondes américaines Pioneer 10 et 11 ont été lancées de la Terre en direction de Jupiter pour prendre des photos et des mesures de la planète géante. Par l'effet de la gravitation de cette planète, elles ont été propulsées en dehors du système solaire. Pioneer 10, qui n'émet plus de signaux radio, progresse ainsi en direction de l'étoile Aldébaran, dans la constellation du Taureau, étoile qu'elle atteindra dans deux millions d'années. Sur l'initiative de l'astronome Carl Sagan, ces sondes portent chacune une plaque en or, inaltérable, sur laquelle figure une représentation de la position de notre soleil par rapport à des repères astronomiques facilement identifiables, mais aussi une représentation d'humains des deux sexes, mis à l'échelle de la sonde dessinée en arrière-plan.

Il suffirait donc à un explorateur extraterrestre de trouver cette plaque dans le futur pour faire, ensuite, des hypothèses sur notre comportement sociosexuel (pour autant qu'il vienne d'une planète où la reproduction bisexuée serait apparue!); en effet, le fonctionnement de l'évolution a toutes les chances de se reproduire suivant les mêmes grandes lignes. Notre extraterrestre pourrait dès lors conclure, de manière probabiliste, que le plus grand des deux organismes représentés serait le mâle, et que ces créateurs de la plaque seraient légèrement polygynes.

Il ne se tromperait pas: 83% des sociétés tribales de l'ère préindustrielle étaient polygynes (ce qui ne veut pas dire, évidemment, que tous les hommes avaient plusieurs femmes; mais que les hommes dont le statut le permettait avaient plusieurs femmes, les autres n'en ayant qu'une ou zéro), ce qui traduit effectivement une tendance générale chez les êtres humains, par-delà les influences sociales qui modulent cette tendance.

---

<sup>338</sup> L'exemple extrême de dimorphisme se voit en effet chez l'éléphant de mer (*Mirounga angustirostris*), où les conditions font qu'il y a de grandes concentrations de femelles. C'est un bon exemple de *polygynie par défense des femelles*; les autres sont la *polygynie par défense des ressources* (ressources essentielles aux femelles: sites de nidification, nourriture...; courant chez les oiseaux) et la *polygynie à lek* (où les mâles défendent un territoire symbolique; cf. Tétras centrocerque, manakin, chauve-souris marteau *Hypsignathus monstrosus*, diverses antilopes) [voir par exemple GOO-512 pour un bref survol, et ALC-500 pour plus de détails, y compris un 4<sup>ème</sup> système, la *polygynie par "scramble competition"*-en attendant une traduction - comme chez l'écureuil terrestre à 13 lignes ou la limule].



## Choix par les femelles: la sélection inter-sexuelle

La stratégie idéale des femelles et celle des mâles divergent: les mâles auraient un avantage reproducteur à forcer les femelles, d'une manière ou d'une autre, à se reproduire de manière indiscriminée avec eux, alors que les femelles auraient un avantage reproducteur à éviter cela et à exercer un choix, d'une manière ou d'une autre, pour sélectionner le "meilleur" mâle.

Ce conflit d'intérêts a eu de profonds impacts: il a mis en place évolutivement une course aux armements cette fois entre les mâles et les femelles. Suite à cette course:

- Les mâles ont effectivement développé des moyens de féconder le plus de femelles possible.
- Les femelles ont développé les moyens de choisir les mâles (même contre le gér de ceux-ci) qui leur donneront le plus de descendants aptes à se reproduire.

Les pressions de sélection venant de l'autre sexe, la sélection est ici inter-sexuelle.

## La compétition entre mâles est claire, le choix par les femelles, moins.

La compétition entre mâles ne fait pas de problème car elle est souvent évidente, comme on l'a vu. Sur la base de telles observations, courantes, personne ne doutait donc, dès avant l'époque de Darwin, que les mâles s'affrontent pour l'accès aux femelles.

Par contre, Alfred Russel Wallace<sup>339</sup> et d'autres contestaient le rôle du choix des femelles: ils pensaient que les femelles n'avaient pas les qualités cognitives requises (sauf chez l'être humain, bien sûr) pour distinguer un mâle d'un autre. Sans même être sexiste, on peut comprendre cette réaction: il n'est pas facile d'imaginer que des animaux simples soient capables de choisir sur des critères subtils! Aujourd'hui, on sait que c'est pourtant le cas: il y a bien un choix fait par (en général) les femelles, même chez les insectes ou d'autres arthropodes. Le fait qu'il y ait effectivement choix n'est pas toujours facile à observer, et des méthodes raffinées doivent parfois être employées pour le mettre en évidence.

De plus, même une fois l'existence de mécanismes de choix avérée, il reste à comprendre les raisons exactes du processus de choix chez les femelles - ce qui n'est pas facile non plus.

## Un choix visible: chez le paon

Dans une étude assez récente, des chercheurs<sup>340</sup> ont manipulé le nombre d'"yeux" sur la queue de paons mâles: chez certains individus, ils ont massivement diminué le nombre de ces décorations (ils en ont ôté environ 25 sur les quelque 150 que compte la queue), et ils ont pu constater que le succès reproducteur (mesuré en accouplements) des mâles ainsi mutilés s'en trouvait amoindri<sup>341</sup>. La femelle

---

<sup>339</sup> Le scientifique qui avait eu lui aussi, en même temps que Darwin, l'idée de l'évolution par sélection naturelle.

<sup>340</sup> Dakin, R., & Montgomerie, R. (2011). Peahens prefer peacocks displaying more eyespots, but rarely. *Animal Behaviour*, 82, 21-28.

<sup>341</sup> Les auteurs remarquent cependant que cela ne se produit que lorsque la diminution du nombre d'yeux excède la variation naturellement présente chez les paons. En réalité, les femelles, bien que tenant compte de la conformation de la queue, choisissent les mâles sur une série de critères additionnels: "... mate choice in this species is more complex than previously thought: females may

effectue un choix facilement visible ici (même si ce choix est complexe sans doute pour la femelle, qui doit en quelque sorte "compter" les ornements sur la queue du mâle), et Darwin avait donc raison de supposer que l'ornement des paons mâles apporte à ceux-ci un avantage reproducteur (par rapport à des mâles moins bien ornés).

### Des choix cryptiques chez les cténaïres et la poule

Ce qui ne simplifie rien, c'est que le choix des femelles peut être *cryptique*, c'est-à-dire pratiquement invisible pour l'observateur.

Les cténophores ou "cténaïres" sont des parents lointains des méduses<sup>342</sup>, et comprennent par exemple la [groseille de mer](#) qu'on trouve parfois sur les plages. Chez le cténaire *Beroë ovata*, lors de la fécondation, en général plus d'un spermatozoïde pénètre dans l'oeuf (il y a *polyspermie*). Dans l'heure qui suit, le pronucléus femelle (le noyau de l'oeuf non fécondé; l'oeuf étant un ovule, le noyau n'est en réalité qu'un demi-noyau, avec la moitié du nombre de spermatozoïdes, d'où le nom de *pronucléus*) va se déplacer jusqu'à un pronucléus mâle (le noyau d'un spermatozoïde), va littéralement l'évaluer, et éventuellement le rejeter pour aller fusionner avec un autre<sup>343</sup> (voir aussi la [vidéo](#)). Il s'agit évidemment d'un choix de la femelle, qui privilégie ainsi un génotype mâle compatible avec le sien (le choix est donc ici effectué au niveau du génotype directement, pas au niveau du phénotype); cette préférence se fonde peut-être sur la distance génétique (un choix visant alors l'évitement de l'inbreeding, ou "outbreeding optimal"). On ne sait pas par quels mécanismes la partie femelle identifie le génotype de la partie mâle et y réagit.

En ce qui concerne un "vrai" comportement, cependant impossible à repérer sans une technique raffinée, on trouve une "sperm competition" à l'envers chez les poules (*Gallus gallus gallus*): les femelles éjectent le sperme des mâles qui les ont montées en fonction inverse du statut de dominance sociale du mâle! [ALC7- 342]. En effet, Pizzari et Birkhead<sup>344</sup> ont montré que chez la poule sauvage (variété *Bankiva*, ou "coq doré"), les femelles sont le plus souvent forcées à s'accoupler: d'elles-mêmes, les femelles sollicitent davantage les mâles dominants, mais les subordonnés obtiennent de force autant de copulations que les dominants. Les femelles sont-elles donc obligées de féconder leurs oeufs avec le sperme de mâles qu'en quelque sorte elles jugent inintéressants car subordonnés?

Eh bien, pas vraiment. Les femelles, en effet, éjectent (immédiatement, alors que le mâle les monte encore) avec une plus grande probabilité le sperme d'un individu s'il est moins dominant. À titre de vérification, les auteurs ont également manipulé la hiérarchie en ôtant des individus; si on enlève des dominants de la hiérarchie,

---

*mate less often with males missing a large number of eyespots, while choosing among the remaining males based on other aspects of their plumage and behaviour. Perhaps females benefit by avoiding mating with males that have experienced extreme feather loss through predation or physical stress. They may also perceive that males missing the outer rows of eyespots are subadult individuals. "*

<sup>342</sup> Cependant, contrairement aux méduses (cnidaires), les cténaïres n'ont pas de cellules urticantes (cnidocytes), mais des cellules collantes (colloblastes) pour capturer leurs proies.

<sup>343</sup> Données mentionnées dans: Birkhead, T. R., & Pizzari, T. (2002). Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, 3(4), 262-273.

<sup>344</sup> Pizzari, T., & Birkhead, T. R. (2000). Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, 405(6788), 787-789.

évidemment le rang des coqs restants va se modifier, la plupart voyant leur rang augmenter, quelques-uns, au contraire, perdant des points. Chez les poules étudiées après ces modifications de hiérarchie, les rejets de sperme ont été modifiés en parallèle aux modifications de statut (voir même illustration): ceux qui étaient descendus dans la hiérarchie voyaient aussi leur sperme rejeté plus souvent.

À part l'éjection de sperme, intéressante en elle-même, il faut aussi remarquer que cela veut dire que les poules possèdent des mécanismes cognitifs raffinés (pas nécessairement conscients!) qui évaluent en temps réel le degré hiérarchique des coqs qui essaient de les monter, et ajustent leur comportement (au niveau de leurs organes génitaux) en fonction de cela.

### **L'orgasme féminin comme outil de choix cryptique?**

Chez l'être humain, le rôle de l'orgasme chez la femme pourrait éventuellement être lié à des mécanismes de choix cryptique par la femme.

En effet, dans leurs études sur la compétition spermatique, Baker et Bellis avaient constaté que si la femme a un orgasme entre une minute avant et 45 minutes après l'éjaculation du partenaire, cela augmente de manière significative la rétention de sperme<sup>345</sup>. L'orgasme pourrait donc bien avoir une signification fonctionnelle (en plus de celle mentionnée plus haut dans le cours, liée à l'attachement).

De plus, et, sans vouloir entrer ici dans les détails, on sait par exemple que la fréquence de l'orgasme chez la femme, en moyenne dans la population, est plus grande si le partenaire est plus symétrique (ce qui revient à manifester une préférence, en termes de reproduction, pour un certain type de partenaire).

Le fait que l'orgasme féminin soit une *adaptation* (et pas simplement un effet collatéral de l'existence de l'orgasme masculin), donc que son existence et son fonctionnement améliorent la fitness de l'individu, reste objet de controverse<sup>346</sup>, et les études à ce sujet sont malheureusement encore trop peu nombreuses, ou pas assez bien contrôlées, pour qu'il soit complètement possible de trancher actuellement. Cependant, la littérature récente<sup>347</sup> semble confirmer que l'orgasme

---

<sup>345</sup> Shackelford et d'autres attirent cependant l'attention sur le fait qu'on n'a pas vérifié que les hommes éjaculent autant de spermatozoïdes quand la femme a un orgasme que quand elle n'en a pas, ce qui est une variable potentiellement parasite. E.g.: Shackelford, T. K., Pound, N., Goetz, A. T., & LaMunyon, C. W. (2005). Female infidelity and sperm competition. In: Buss, D.M., *The handbook of evolutionary psychology*, pp. 372-393. Hoboken, NJ: John Wiley and Sons.

<sup>346</sup> Voir en particulier le livre argumentaire écrit par Elisabeth Lloyd: Lloyd, E. A. (2005). *The case of the female orgasm: Bias in the science of evolution*. Harvard University Press. Ce livre a ensuite été attaqué, par exemple, par David P. Barash, par exemple dans le compte-rendu du livre qu'on trouve sous <http://www.epjournal.net/filestore/ep03347354.pdf>.

<sup>347</sup> Cf.: "Cross-species comparative data suggest that the correlates of human female orgasm evolved where females copulated polyandrously, and that female orgasm depends on the quality of a female's mate. Between-female variation in orgasm frequency in humans is also linked to the quality of a female's mate. Sex differences in human orgasm frequency mirror sex differences in choosiness over mates, and within-female variation in orgasm frequency and physiology tracks conception risk across the cycle, a key indicator that female orgasm may function in sire choice. Experimental manipulations of orgasm-related hormones and brain regions in humans and non human mammals also suggest that the physiological processes of female orgasm may promote conception. Female orgasm appears complex and functional, not vestigial, as the byproduct hypothesis predicts. Furthermore, variation in male and female orgasmic capacity seemingly results from variation in different sets of genes, also apparently contradicting the byproduct

féminin est bien une adaptation ayant une fonction de choix (certains partenaires seraient ainsi privilégiés lors de l'acte sexuel plus que d'autres), une adaptation liée donc à la sélection inter-sexuelle.

### ***Le choix des femelles quand des bénéfices matériels sont en jeu***

Dans de nombreux cas, l'aptitude du mâle à rapporter de la nourriture et divers matériaux (p.ex. des matériaux de construction de nid) semble être le critère essentiel pour la femelle; ou bien, l'aptitude prévisible du mâle à s'investir pour participer aux soins des jeunes, ou encore son aptitude à assurer la propre défense de la femelle<sup>348</sup>. Ces cas sont relativement faciles à comprendre.

#### **Apport de nourriture à la femelle**

[ALC-459] Ainsi, chez les Empididés mentionnés en début de cours, la mouche *Bittacus apicalis* mâle offre une proie comestible en guise de cadeau nuptial à la femelle. Les femelles de cette espèce n'acceptent pas n'importe quoi: elles refusent de s'accoupler avec le mâle si la proie n'est pas comestible; mieux encore, si la proie est comestible, la femelle laissera le mâle s'accoupler avec elle plus longtemps si le cadeau est plus conséquent (car l'accouplement dure autant que le repas)! Ceci influencera la quantité de spermatozoïdes transférés (en-dessous de 5 minutes, c'est zéro; pire encore, si le repas n'a duré que 12 minutes, la femelle laisse son mâle et s'en va chercher un autre).

Le comportement de la femelle est dans ce cas facilement compréhensible: un cadeau nuptial plus gros constitue un apport énergétique lui permettant (comme c'est le cas pour le spermatophore chez les criquets mormons qu'on verra plus bas) de pondre davantage d'oeufs, améliorant par là même son potentiel reproducteur.

#### **L'asymétrie comme indice de faiblesse**

[ALC] Chez le diamant mandarin<sup>349</sup>, un oiseau australien, on a montré<sup>350</sup> que la femelle préfère les mâles symétriques, en manipulant artificiellement la symétrie de mâles. Pour cela, on les a munis, à chaque patte, de deux bagues de couleur orange (O) ou verte (G, *green*), l'une au-dessus de l'autre, suivant un arrangement symétrique ou asymétrique.

Pour voir si cette manipulation affectait l'intérêt des femelles, on a disposé les mâles ainsi ornés aux extrémités d'une cage en forme de croix. La femelle-test, mise au milieu de la croix, pouvait se poser sur des perches en regard de chaque mâle (qu'elle ne pouvait pas rejoindre, et qui ne pouvait lui-même pas se déplacer), et distribuer ses perchages et son temps entre les quatre mâles, traduisant ainsi une plus ou moins grande attirance pour chacun d'eux. On a constaté que les femelles, en moyenne, passent plus de temps près des mâles ayant des ornements symétriques!

---

*hypothesis.*" (Puts, D. A., Dawood, K., & Welling, L. L. (2012). Why women have orgasms: An evolutionary analysis. *Archives of sexual behavior*, 41(5), 1127-1143.)

<sup>348</sup> Par exemple, chez le daim *Dama dama* (fallow deer), les femelles harcelées se réfugient sur le territoire des mâles dominants (c'est une polygynie à lek) qui repoussent ensuite les mâles qui harcèlent ces femelles.

<sup>349</sup> *Taeniopygia guttata* (Zebra Finch), un estrildidé australien.

<sup>350</sup> Swaddle, J. P., & Cuthill, I. C. (1994). Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature*, 367(6459), 165-166.

Comment expliquer cette préférence pour la symétrie, sous l'hypothèse que ce n'est pas un hasard mais une adaptation? Il faut savoir que l'asymétrie dite *fluctuante*<sup>351</sup> est l'indice d'une faible résistance aux perturbations lors du développement (perturbations de l'homéostasie développementale qui empêche le développement égal des deux moitiés du corps).

Elle pourrait donc être un indice d'une faiblesse rendant le mâle moins propre à aider la femelle. En effet, chez le diamant mandarin, la construction du nid, l'incubation (qui dure deux semaines) et l'approvisionnement des petits sont faits par le mâle et la femelle: le mâle fait donc un investissement actif qui nécessite d'être en bonne forme. La femelle pourrait donc simplement trouver un avantage à être capable de détecter, parmi les mâles, ceux qui seront le plus aptes à "tenir le coup" lors de ces activités exigeantes en énergie et en résistance.

07.12.2016

On reprochera peut-être aux données précédentes sur les diamants mandarins d'être obtenues à partir d'une asymétrie portant sur des ornements artificiels surajoutés à l'animal. En fait, les mêmes auteurs ont également, dans une autre expérience<sup>352</sup>, manipulé de manière très fine la symétrie des plumes du plastron (la partie sous le bec, jusqu'à la poitrine) des mâles. En effet, les plumes de ce plastron sont décorées de fines rayures horizontales. En coupant l'extrémité d'une plume, on fait apparaître la plume d'en-dessous, et des rayures alors différentes. En opérant d'un seul côté, on casse la symétrie du plastron. A nouveau, plusieurs asymétries/symétries ont été ainsi créées, et les femelles mises une à une dans une cage en croix, un mâle dans chaque bras. Les résultats montrent, tout aussi clairement, que les femelles sont plus intéressées par les mâles pour lesquels la manipulation n'a pas cassé la symétrie, que pour les mâles rendus asymétriques.

Beaucoup d'expériences, sur une grande variété de taxa<sup>353</sup> (y compris araignées et poissons<sup>354</sup>, et, plus près de nous, les primates non humains<sup>355</sup>, avec des méthodes impliquant par exemple des présentations en vidéo de partenaires virtuels dont la symétrie a été manipulée), mettent en évidence des préférences des femelles pour des mâles symétriques (pattes ou nageoires de longueur égale, ornements de plumage, visage, etc.).

Il faut cependant dire que le lien entre asymétrie fluctuante et succès reproducteur n'a pas été encore clairement établi et reste donc une conjecture;

---

<sup>351</sup> Cette asymétrie peut être mesurée par exemple en mesurant la dimension des oreilles ou d'autres traits physiques non influencés par la latéralité d'usage. Voir une note de bas de page plus loin dans le texte.

<sup>352</sup> Swaddle, J. P., & Cuthill, I. C. (1994). Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 258 (1353), 267-271.

<sup>353</sup> *Taxa*, pluriel de *taxon*. Un taxon est une entité conceptuelle qui est censée regrouper tous les organismes vivants possédant en commun certains caractères taxinomiques ou diagnostiques bien définis. Un taxon est constitué d'une population d'organismes spécifiés possédant des caractères naturels en commun. Exemple : le taxon (la sous-espèce) désigné(e) sous le nom *Canis lupus familiaris* englobe la totalité des chiens domestiques [wikipedia, *passim*].

<sup>354</sup> P. ex. Mazzi, D., Künzler, R., & Bakker, T. C. M. (2003). Female preference for symmetry in computer-animated three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(2), 156-161.

<sup>355</sup> P. ex. Waitt, C., & Little, A. C. (2006). Preferences for symmetry in conspecific facial shape among *Macaca mulatta*. *International Journal of Primatology*, 27(1), 133-145.

l'observation par contre clairement établie que la symétrie est un indice de choix dans autant d'espèces fait de cette conjecture un sujet d'étude important.

### Préférences pour la symétrie chez l'être humain

Chez l'être humain aussi, de nombreux facteurs environnementaux défavorables - y compris les infections par des parasites - produisent des asymétries développementales, et, en termes de beauté, les visages asymétriques sont généralement jugés moins beaux que les visages symétriques [BUS-141].

Pour mettre cette préférence en évidence, la procédure habituelle est de présenter, comme dans l'étude qu'on discute ici, des paires de visages dont l'un a été manipulé ("morphé") pour le rendre un plus symétrique, et d'obliger le sujet à faire un choix forcé (choisir le visage qui lui plaît le plus). On a aussi montré que cette préférence pour la symétrie n'est pas simplement due à un biais perceptif (préférence générale pour des éléments symétriques), car si on inverse les visages (cheveux en bas), il n'y a plus de préférence pour le plus symétrique<sup>356</sup>. C'est donc bien la symétrie *d'un visage*, dans ce cas-là, qui nous plaît, et pas la symétrie tout court. La participants à plupart des études du même genre indiquent préférer en moyenne les visages plus symétriques<sup>357</sup>.

Cette préférence pour la symétrie est-elle due, chez nous, à une influence culturelle? Les modèles culturels de beauté (mannequins et autres), les media, notre architecture même où souvent tout est symétrique, tout cela nous forme-t-il à préférer des visages symétriques? C'est sans doute vrai, mais il semble que d'autres effets, indépendants de la culture ceux-là, soient aussi en jeu.

On a notamment montré dans une étude<sup>358</sup> que ces préférences pour la symétrie des visages se retrouvent également dans la culture isolée de chasseurs-cueilleurs Hadza de Tanzanie, déjà mentionnée dans le cadre de l'investissement parental. Dans cette étude, 42 Hadza des deux sexes et 78 anglais ont été confrontés à des photos respectivement de visages de Hadza et d'Européens, mises toutes à la même échelle. Les photos étaient présentées par paires, avec ici aussi une photo morphée de manière à rendre le visage symétrique et l'autre non modifiée. Les sujets devaient choisir, sans limite de temps, quel visage de chaque paire présentée était le plus attrayant. Contrairement à ce à quoi on aurait pu s'attendre (sauf si on réfléchit en termes évolutionnaires et de signaux), non seulement les Hadza préfèrent eux aussi les visages symétriques, mais en réalité, chez les Hadza la préférence est même plus forte que chez les Européens; ce n'est pas un hasard. Il n'y avait pas d'interaction entre le sexe des sujets, le sexe des personnes photographiées, et les préférences manifestées.

---

<sup>356</sup> Little, A. C., & Jones, B. C. (2003). Evidence against perceptual bias views for symmetry preferences in human faces. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 1759-1763.

<sup>357</sup> Même si on ne présente que la moitié du visage (pour des visages non retouchés, mais ayant naturellement des symétries différentes): ce qui indique que certaines proportions du visage (visibles dans un demi-visage) sont corrélées à la symétrie gauche-droite du visage. Cf.: Scheib, J.E., Gangestad, S.W., & Thornhill, R. (1999). Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266, 1913-1917.

<sup>358</sup> Little, A. C., Apicella, C. L., & Marlowe, F. W. (2007). Preferences for symmetry in human faces in two cultures: data from the UK and the Hadza, an isolated group of hunter-gatherers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1629), 3113-3117.



## La qualité de la danse est liée à la symétrie

Si on y réfléchit, la danse est un drôle de comportement: dans un questionnement évolutionnaire, on dira que c'est un comportement coûteux en temps et en énergie, mais qu'est-ce que ça rapporte alors, et à qui?

Pour la petite histoire, Darwin avait déjà réfléchi à cette question et émis l'hypothèse que la danse avait évolué chez l'être humain comme signal lié à la sélection sexuelle. Une étonnante expérience<sup>359</sup> portant sur la danse dans une population jamaïcaine apporte de l'eau à ce moulin.

Les auteurs ont filmé 183 jeunes (env. 18 ans) danseurs et danseuses jamaïcains (tous dansant sur le même morceau de musique populaire durant une minute), à l'aide d'un système de capture de mouvement tel qu'employé pour le cinéma ou l'analyse du sport. Cela leur a permis de générer des "copies" virtuelles très simplifiées des danseurs et de leur danse, sans indicateurs de symétrie corporelle ni de sexe, de ces danseurs.

Par ailleurs, l'asymétrie corporelle des danseurs a été mesurée en différents points<sup>360</sup> de leur corps. Les vidéos virtuelles des 20 les plus symétriques (10 hommes, 10 femmes) et des 20 les moins symétriques (idem) ont été montrées à 155 jeunes sujets des deux sexes, jamaïcains aussi, qui ont dû juger de la qualité de la danse (en mettant une marque sur une ligne allant de "mauvais danseur" à "bon danseur").

Les résultats montrent d'une part qu'il y a un lien entre symétrie du danseur (qu'il soit homme ou femme) et qualité perçue de la danse (la danse des danseurs les plus symétriques, aussi bien pour les danseurs hommes que pour les danseurs femmes, est jugée plus réussie que celle des danseurs moins symétriques), ce qui est déjà étonnant.

On a demandé aux sujets-juges si les danseurs qu'ils voyaient sous forme de silhouettes correspondaient à des hommes ou des femmes; ils n'ont pu répondre qu'au hasard, donc, consciemment, les juges ne parvenaient pas à identifier le sexe des danseurs. Quand on regarde s'il y a des différences entre juges hommes et juges femmes, on voit que les deux sexes ont la même préférence pour la symétrie (index de préférence pour la symétrie<sup>361</sup> aux alentours de 8 à 10, différence non significative) quand le danseur est une femme. Par contre, les femmes ont une préférence plus forte (index: env. 20) que les hommes (env. 15) pour la symétrie quand le danseur est un homme - alors même que, comme on vient de le dire, les sujets n'étaient pas capables d'identifier le sexe du danseur!

Il est donc possible que Darwin ait eu raison: la danse aurait évolué en particulier en tant que moyen de communication (un signal!) véhiculant honnêtement la qualité reproductrice du danseur (et particulièrement discriminant et pris en compte, semble-t-il d'après cette expérience, lorsque le danseur est un homme observé par une femme).

---

<sup>359</sup> Brown, W. M., Cronk, L., Grochow, K., Jacobson, A., Liu, C. K., Popovic, Z., et al. (2005). Dance reveals symmetry especially in young men. *Nature*, 438(7071), 1148-1150.

<sup>360</sup> "Traits used to calculate composite relative FA were the elbow, wrist, knee, ankle, foot, third digit, fourth digit, fifth digit and ears. These traits were measured because they reveal true FA rather than directional biases, and have proven useful in numerous past studies of FA in humans."

<sup>361</sup> Cet index est calculé comme: note moyenne donnée aux danseurs symétriques moins note moyenne donnée aux danseurs asymétriques.

## **Le choix des femelles quand il n'y a pas de bénéfice visible**

Dans beaucoup d'espèces, le mâle n'aide pas la femelle (pas de cadeau nuptial comestible, pas de protection, pas de territoire, pas d'investissement parental...): chez l'oiseau satin, le mâle n'apporte en tout et pour tout, en tant qu'investissement, que son sperme! Or, même dans ces cas-là, les femelles montrent des préférences affirmées pour certains mâles (par exemple, la femelle de l'oiseau satin semble choisir très attentivement parmi les différents berceaux construits par les mâles). Pourquoi?

Encore plus étonnant: Certains caractères du mâle sont manifestement défavorables: les plumes disproportionnées de la queue du paon ou de l'oiseau de paradis représentent un handicap. Comment expliquer que l'évolution ait fini par faire que la femelle choisit préférentiellement un mâle présentant un handicap? Il existe plusieurs hypothèses, dont les principales sont décrites ici, regroupées en deux.

### **Hypothèse 1 (Fisher): un emballement évolutif**

Ronald Fisher<sup>362</sup> a avancé l'hypothèse de l'emballement évolutif ("runaway selection"), qu'on peut comparer à un "effet boule de neige": une fois démarré, le processus se nourrit de lui-même en un feedback positif.

Comme l'explique clairement John Alcock [ALC7-350], *"imaginez qu'une légère majorité des femelles, dans une population ancestrale, avait une préférence pour un certain caractère des mâles, peut-être initialement parce que ce trait préféré indiquait un avantage en termes de survie de ces mâles. Les femelles qui s'accouplaient avec ces mâles préférés auraient alors produit des descendants qui héritaient de leur mère les gènes influençant la préférence, et de leur père les gènes du trait attrayant. Les fils qui exprimaient ce trait auraient eu une plus grande fitness, en partie simplement parce qu'ils possédaient un trait jugé attrayant par les femelles. De plus, les filles qui répondaient positivement à ce trait mâle auraient eu l'avantage de produire des fils possédant ce trait attrayant pour beaucoup de femelles. Donc, les gènes influençant le choix de partenaire et les gènes des traits attrayants sont alors hérités en même temps. Ceci peut produire un emballement (...)"*

On peut aussi décrire cela de la manière suivante: [RID-298] a supposé qu'au départ, les queues des mâles étaient plus courtes et non coûteuses; il a supposé aussi que les femelles s'accouplaient au hasard. Supposons qu'à l'époque il y avait une corrélation positive (accidentelle<sup>363</sup>) entre longueur de queue et probabilité de survie des mâles. Dans ce cas, la sélection jouait en faveur d'une femelle qui choisissait les mâles à queue plus longue (les fils auraient un avantage en termes de survie).

La mutation commence alors à se répandre. Côté fils, elle concerne la longueur de la queue, et, côté filles, elle concerne la préférence des femelles. Les mâles à longue queue ont donc un double avantage: en termes de survie, et parce qu'ils

---

<sup>362</sup> Sir Ronald Aylmer Fisher (1890-1962), biologiste évolutionnaire anglais dont on a déjà parlé plus haut, est plus connu des psychologues pour ses contributions en statistiques, cf. le test de Fisher.

<sup>363</sup> En ce sens que ce n'est pas la longueur de queue qui influence la survie: simplement, il se trouve qu'une certaine combinaison génétique influence, par hasard, à la fois la longueur de la queue et la survie.



sont plus souvent choisis par les femelles. L'évolution de la longueur de la queue et l'évolution du choix des femelles se renforcent l'une l'autre, en un processus que Fisher a logiquement appelé un *emballement évolutif*. En effet, les descendants d'une femelle qui choisit des mâles à queue allongée hériteront de leur mère les gènes qui déterminent ce comportement et, de leur père, ceux qui commandent la morphologie de la queue. Ces deux sortes de gènes sont ainsi associées de manière non aléatoire.

L'évolution du caractère (en termes de fitness) peut atteindre un optimum, puis, en raison de l'emballement, dépasser cet optimum; mais l'emballement ne s'arrêtera pas facilement (en raison de sa nature en boucle); il ne cessera que lorsque l'accroissement de mortalité des mâles (dû aux ornements encombrants etc.) deviendra plus fort que l'avantage qu'ils ont à être choisis préférentiellement par les femelles. On voit ici que la sélection sexuelle peut aboutir à maintenir, pendant un temps, un caractère devenu non adaptatif.

## **Hypothèse 2 (Zahavi et Hamilton & Zuk): les bons gènes**

Il faut se souvenir ici qu'on peut supposer un conflit d'intérêts entre mâles et femelles. Les mâles ont intérêt à s'accoupler avec le plus de femelles possibles, car c'est ainsi qu'ils peuvent maximaliser leur reproduction; les femelles, à choisir de manière discriminative le mâle qui maximalisera leur propre reproduction (que ce soit par son investissement parental ou autrement).

Dans ce contexte de conflit d'intérêts, on avait mentionné que les pressions de sélection mènent souvent à des signaux honnêtes (non trompeurs). Les femelles, selon les hypothèses logiquement proches, l'une dite "des bons gènes" (de Bill Hamilton et Marlene Zuk) et l'autre "du handicap" (d'Ahmot Zahavi)<sup>364</sup>, devraient privilégier les mâles en santé, résistants aux parasites, ou ayant quelque autre avantage reproducteur, et les ornements, parades, etc., des mâles seraient des signaux traduisant ces avantages. Les démonstrations de parade nuptiale intense et complexe des mâles, leur plumage chatoyant, et leurs berceaux ornés seraient donc apparus, au cours de l'évolution, parce qu'ils renseignaient de manière honnête les femelles sur les qualités des mâles.

On se souviendra que la femelle épinoche préfère le mâle au ventre le plus rouge, et on sait que le rouge vif ne peut être produit que par un mâle en bonne santé. De plus, si même rouge vif - et donc très visible - le mâle a échappé aux prédateurs, c'est qu'il a des qualités autres que le rouge (rapidité, intelligence, endurance...), qui compensent le handicap d'être très visible.

Selon ces hypothèses des "bons gènes" ou du "handicap", les ornements et comportements excessivement coûteux qu'on observe dans le contexte du choix de

---

<sup>364</sup> J'ai comprimé ici les deux en une (RID fait de même): toutes deux raisonnent sur l'idée que les caractères extrêmes signalent des bons gènes chez le mâle. La *théorie du handicap*, d'Ahmot Zahavi, est la suivante: La qualité d'un mâle ne se trouve pas simplement affichée: elle doit être comprise par la femelle à partir d'un signal. Si ce signal n'était pas coûteux, il y aurait une sélection en faveur des tricheurs. Par contre, si le signal est coûteux, la sélection ne jouera pas en faveur des tricheurs: le signal sera alors "honnête". Seuls les mâles "à bons génomes" (résistants, etc.) présenteront ce signal handicapant. Dans cette théorie, dès le départ le caractère constitue un handicap, ce qui s'oppose à l'idée de l'emballement évolutif de Fisher. En ce qui concerne l'hypothèse de Bill Hamilton et Marlene Zuk, elle ne parle pas de signal honnête, mais simplement du fait que les parasites empêchent les mâles d'avoir de beaux plumages, et que, donc, des beaux plumages sont corrélés à une bonne résistance aux parasites.

partenaire seraient donc des signaux honnêtes corrélés aux qualités du mâle qui augmentent la fitness de la femelle qui les choisit.

Dans une optique où on pense que le parasitisme est une forte pression de sélection (cf. la justification de la reproduction sexuelle), Hamilton a suggéré que les colorations brillantes des mâles dans certaines espèces donnent aux femelles les moyens de reconnaître les plus résistants. Un oiseau non parasité peut entretenir un plumage éclatant, peut faire des parades complexes et longues, etc.; un oiseau parasité ne le peut pas.

Chez les oiseaux, il existe d'ailleurs un lien entre risque de parasitisme et éclat du plumage des mâles: Si on compare diverses familles (au sens taxonomique)<sup>365</sup> d'oiseaux, en raison de leurs écologies diverses, elles ne sont pas toutes susceptibles aux parasites de la même manière. Or, on s'aperçoit que les familles où le risque de parasitisme est le plus grand (comme chez les *Emberizinae*, autrement dit les **bruants**) sont aussi celles où les mâles ont les plumages les plus éclatants (ceci évidemment uniquement chez les mâles en santé). On peut donc penser que dans les espèces où il peut y avoir une forte charge de parasites, les plumages éclatants ont évolué comme signaux honnêtes de santé chez le mâle (ce qui permettait aux femelles de distinguer les mâles résistants aux parasites, très brillants, de ceux moins résistants, plus ternes). Au contraire, dans les familles taxonomiques peu susceptibles au parasitisme (comme chez les *Hirundininae* ou hirondelles), cet avantage n'existait pas, et alors ont primé sans doute des effets de pression de sélection des prédateurs (ayant conduit à des plumages généralement ternes chez les femelles aussi bien que chez les mâles).

### ***Retour au lien entre investissement parental et rôles sexuels***

On a mentionné plus haut que l'investissement parental détermine les rôles sexuels (le sexe qui fait l'investissement le plus lourd, l'amenant à être une ressource limitée pour la reproduction, est celui qui fait le choix). Pour savoir si c'est effectivement l'investissement parental qui détermine généralement les rôles sexuels (quel est le sexe dont les membres sont en compétition; quel est le sexe qui choisit), on peut essayer de vérifier cette hypothèse par la méthode comparée, voire même en manipulant certaines conditions environnementales, dans les rares cas où c'est possible.

Ainsi, de manière comparative, chez certaines espèces, c'est le mâle qui assure l'investissement parental majeur, et c'est la femelle qui a le potentiel reproducteur le plus élevé. On peut s'attendre à ce que les rôles sexuels soient inversés: ce sont les mâles qui choisissent la femelle.

[ALC7-325] Par exemple, chez les criquets mormons (qui ne sont pas des vrais criquets, mais des katydides qui leur sont apparentés), le mâle, lors de l'accouplement, transfère un immense spermatophore (un sac qui contient les spermatozoïdes), comestible, à la femelle. Pour la femelle, consommer le spermatophore est avantageux (on a montré que la non-consommation réduit chez la femelle le nombre d'oeufs de 30%); mais le spermatophore est très coûteux à produire pour le mâle: il représente 25% de son poids! En général, un mâle ne peut s'accoupler qu'une fois, car le milieu (semi-désertique) ne lui permet pas de se nourrir assez pour produire un second spermatophore; par contre, les femelles

---

<sup>365</sup> Des super-familles, à proprement parler.

peuvent produire plusieurs pontes, si elles trouvent des mâles leur apportant des spermatophores. La sex-ratio opérationnelle est donc, cette fois, biaisée en faveur des femelles: il y a trop de femelles pour le nombre de mâles effectivement à même de se reproduire, et de ce fait les femelles sont en compétition entre elles.

Dans des populations à haute densité, lorsqu'un mâle se met à chanter, de nombreuses femelles viennent et se chahutent pour pouvoir monter sur le mâle, ce qui prélude au transfert du spermatophore. De plus, les mâles refusent souvent de transférer le spermatophore: ils acceptent d'autant mieux que la femelle est plus grande (et donc porte plus d'oeufs<sup>366</sup>): pour cela, dans la position d'accouplement (la femelle sur le mâle), le mâle "souple" la femelle et la rejette s'il la juge trop légère! On constate bien que celui qui est la ressource limitée (ici, le mâle) effectue un choix discriminatif sur l'autre sexe (qui voudrait s'accoupler de manière peu discriminative), dont les membres sont en compétition.

Bien mieux: on peut artificiellement modifier les rôles sexuels de ces animaux! Si, en milieu artificiel, on enrichit l'environnement en nourriture, les mâles deviennent capables de se reproduire plus d'une fois, en produisant à chaque fois un spermatophore. Dès lors, ils cessent d'être une ressource rare, et les rôles s'inversent: alors qu'ils chantent rarement en milieu aride, voilà que les mâles chantent beaucoup plus, qu'ils cessent d'être sélectifs envers les femelles, et que les femelles, à leur tour, rejettent certains mâles. On constate donc que les rôles sexuels, chez le criquet mormon, ne sont pas fixés: ils dépendent directement de la sex ratio opérationnelle, autrement dit, de quel sexe est le plus handicapé dans sa reproduction globale par son investissement parental (coût de produire des oeufs vs. un spermatophore dans un environnement donné).

### ***De la sélection sexuelle chez les plantes?***

Certaines données<sup>367</sup> indiqueraient que des mécanismes de sélection sexuelle (compétition entre mâles, sélection par les femelles) seraient également à l'oeuvre chez les plantes.

Chez le radis sauvage, les grains de pollen de mâles différents inhibent les uns chez les autres la croissance du tube pollinique (l'excroissance du pollen qui va s'enfoncer dans les tissus femelles jusqu'à l'ovule).

Dans une espèce de pétunia, et chez les radis, les femelles elles-mêmes inhibent sélectivement la croissance des tubes polliniques de grains de pollen de mâles différents, et des femelles différentes favorisent le pollen des mêmes mâles (il y a accord pour choisir le meilleur?).

Bien que ce sujet de la sélection sexuelle chez les plantes soit encore controversé, il n'y a aucune raison de principe pour que ce ne soit pas possible, puisqu'on a vu plus haut des mécanismes de sélection à l'oeuvre même chez les pronucléus des

---

<sup>366</sup> Selon une étude, les femelles rejetées pesaient en moyenne 3.2 grammes, celles qui étaient acceptées, 3.5 grammes. Les secondes portaient en moyenne 48 oeufs, les premières, plus légères, seulement 30. Le gain pour les mâles, en choisissant les femelles plus lourdes, était donc de 60%, ce qui est loin d'être négligeable. [ALC7-326]

<sup>367</sup> Diane Marshall, U. of New Mexico; Mitchell Cruzan, State University of N.Y. Mentionnés dans un article de New Scientist, 9.1.1999. Voir aussi: Mitchell, R., & Marshall, D. (1998). Nonrandom mating and sexual selection in a desert mustard: an experimental approach. *American Journal of Botany*, 85(1), 48-55.

gamètes! Une revue relativement récente<sup>368</sup> sur cette question conclut bien que "(...) *there is good evidence that females (or the female function of hermaphrodites) exercise choice in selecting which pollen grains will ultimately be allowed to fertilize their ovules. (...) plants can choose their mating partners -- they just do it differently from animals.*"

### **Parfois les deux sexes ont des critères de choix**

On a discuté jusqu'ici de cas où les rôles sexuels sont bien partagés: compétition chez un sexe, choix chez l'autre. Mais il existe des cas où des critères de choix (pas nécessairement les mêmes) sont présents chez les deux sexes.

Les hippocampes sont des poissons osseux prédateurs de petits crustacés<sup>369</sup>, à l'aspect inhabituel de cheval, et qui nagent en position verticale. Il existe une cinquantaine d'espèces, et beaucoup sont monogames au moins durant la durée de la saison de reproduction. Chez les hippocampes, l'effort reproducteur (investissement parental) est partagé, et de manière très étrange. La femelle produit évidemment des oeufs, mais lors de l'accouplement<sup>370</sup>, ce n'est pas le mâle qui féconde la femelle, c'est la femelle qui transfère ses oeufs dans la poche ventrale du mâle, où ils seront fécondés. Les petits vont se développer durant 2 à 4 semaines dans la poche, en profitant des ressources fournies par les oeufs eux-mêmes, mais aussi par la poche du mâle, qui secrète lipides et calcium. En fin de compte, les petits naissent de la poche du mâle au cours de contractions qui évoquent les naissances de mammifères<sup>371</sup>. Il n'y a pas de soins aux petits par la suite, et les parents peuvent recommencer immédiatement un cycle de reproduction.

Les coûts de la reproduction sont donc répartis de manière relativement équitable entre la femelle qui produit les oeufs et le mâle qui nourrit et protège les petits en développement. A quoi peut-on donc s'attendre en ce qui concerne les rôles sexuels, en particulier, quel sexe effectue un choix sur l'autre sexe?

On a montré que chez une espèce d'hippocampe au moins, le choix est mutuel<sup>372</sup> et repose sur des critères différents chez les deux sexes. Les femelles (mais pas les mâles) choisissent leur partenaire sur la base de son identité immunitaire: elles préfèrent les mâles dont le système immunitaire (qui influence l'odeur) est différent du leur, probablement parce qu'en s'accouplant avec de tels mâles, elles améliorent les défenses immunitaires de leurs petits. Les mâles, eux (et pas les femelles), choisissent leur partenaire sur la base de sa taille: ils préfèrent les grosses femelles, probablement parce que des grosses femelles produisent, et apportent au mâle qui les fécondera, davantage d'oeufs.

---

<sup>368</sup> Moore, J. C., & Pannell, J. R. (2011). Sexual selection in plants. *Current biology*, 21(5), R176-R182.

<sup>369</sup> Par aspiration des proies dans leur bouche.

<sup>370</sup> Lequel est la culmination d'une extraordinairement longue parade, qui dure des jours.

<sup>371</sup> Le mâle secrète également de la prolactine! Dans ces poissons, on trouve d'ailleurs des gènes qui existent chez les mammifères et sont en lien avec la gestation de ceux-ci. Cf.: Whittington, C. M., Griffith, O. W., Qi, W., Thompson, M. B., & Wilson, A. B. (2015). Seahorse brood pouch transcriptome reveals common genes associated with vertebrate pregnancy. *Molecular Biology and Evolution*, 32(12), 3114-3131.

<sup>372</sup> Bahr, A., Sommer, S., Mattle, B., & Wilson, A. B. (2012). Mutual mate choice in the potbellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Behavioral Ecology*, 23(4), 869-878.

## **Psychologie évolutionnaire: La sélection sexuelle chez l'être humain**

### **La psychologie évolutionnaire (ou "évolutionniste")**

Les grands mécanismes évolutifs décrits dans le cadre de l'éco-éthologie ont visiblement affecté toutes les espèces vivantes, et les êtres humains ne font pas exception. L'application de cette théorie aux êtres humains, constituant une éco-éthologie humaine, a donné naissance à un volet de la psychologie qui s'appuie sur les mêmes idées théoriques: la psychologie évolutionnaire<sup>373</sup>. Elle s'est cristallisée suite à divers travaux à la fin des années 70 et dans les années 80, en particulier la publication des ouvrages de [Donald Symons](#) ("*The Evolution of Human Sexuality*", 1979) et de [Leda Cosmides et John Tooby](#) ("*The Adapted Mind*", 1992), ainsi que ceux de David Buss, un auteur dont on parlera un peu plus bas). Basée sur la même approche, elle prolonge donc chez l'être humain les questions et les aprioris théoriques de la biologie évolutive.

### **Les mêmes mécanismes?**

[BUS-108] Au cours de l'évolution humaine, les mêmes mécanismes ont donc été à l'oeuvre que dans le cas de la sélection sexuelle chez l'animal; du moins, il n'y a aucune raison de ne pas le supposer a priori.

Chez tous nos ancêtres, dont ceux qui étaient quasi humains (australopithèques et leurs propres ancêtres, puis *Homo ergaster* et ses dérivés *erectus* et suivants, puis *Homo heidelbergensis* et *antecessor*, puis humains de notre espèce, *Homo sapiens*), les mâles différaient les uns des autres par de nombreuses dimensions morphologiques et comportementales; par l'effet de la sélection naturelle, les femelles de ces êtres quasi humains, puis réellement humains, ont développé des instruments de choix leur permettant *en moyenne* de choisir leur partenaire mâle ayant les caractères les plus propres à augmenter la fitness (potentiel reproducteur) de leurs enfants (ce qui veut dire en premier lieu assurer leur survie, mais aussi et surtout leur passer des caractères optimaux pour le même but et pour leur reproduction).

Reste-t-il quelque chose de ce processus dans l'être humain moderne? En clair, peut-on trouver des indications que les femmes ont des mécanismes qui leur font préférer les hommes qui leur apportent des avantages en termes de fitness?

### **Des changements récents sont possibles**

Cette question ("sommes-nous les mêmes que nos ancêtres *Homo sapiens* du Pléistocène?") n'a pas de réponse de principe: l'évolution des traits humains ne s'est pas arrêtée il y a 100'000 ans! De plus, la culture peut avoir affecté les mécanismes évolutifs biologiques. Pour preuve, la digestion du lactose chez l'humain adulte (mécanisme qui nous permet de boire du lait sans être malades) résulte d'une évolution récente influencée par la culture.

Chez les mammifères, la lactase (l'enzyme qui permet de dégrader et digérer le lactose, sucre du lait) est produite uniquement chez les bébés, pendant la période où ils sont allaités. La production de cette enzyme cesse par la suite (mais,

---

<sup>373</sup> J'hésite toujours entre "évolutionnaire" et "évolutionniste". Les éditions De Boeck ont choisi ce dernier terme.

évidemment, le code génétique pour "lactase" ne disparaît pas du génome; simplement, il n'est plus activé), et l'individu devient intolérant au lait.

Cependant, une partie des humains (notamment en Europe et en Afrique) continue à produire de la lactase à l'âge adulte. Les données et les modélisations de génétique des populations les plus récentes<sup>374</sup> indiquent que cette persistance de la lactase résulte (pour les Européens<sup>375</sup>) d'une mutation récente qui se serait produite en Europe du nord et diffusée en Europe centrale il y a environ 7500 ans. Cette mutation s'est fixée car, à cette époque, les humains étaient accompagnés de bétail, et avoir la capacité de digérer le lait représentait dès lors un avantage reproducteur certain<sup>376</sup>: le lait apporte en même temps du calcium et la vitamine D qui sert à le fixer; des protéines, graisses et sucres; sa production est plus constante que celle liée aux récoltes, et c'est également une source de liquide peu contaminable, contrairement à l'eau.

C'est donc une variable culturelle (le style de vie) qui a permis la fixation de cette mutation, ce qui en retour a facilité la dissémination du style de vie (et donc de la mutation), réalisant dès lors un magnifique exemple de co-évolution génétique et culturelle; ceci qui montre (et c'est l'argument de ce paragraphe) que les humains actuels ont pu, même au travers des mécanismes évolutifs darwiniens, souvent naturellement lents, changer passablement relativement à leurs ancêtres.

Il n'y a donc pas d'autre moyen de savoir s'il reste quelque chose chez l'humain des influences générales que l'on a pu observer chez l'animal, si ce n'est en utilisant la méthode comparée, chère aux éthologues, à l'intérieur de l'espèce humaine actuelle, sous l'hypothèse que si un trait se retrouve à l'identique dans toutes les cultures ou presque, il ne peut pas être dû à des influences culturelles (puisque les cultures varient!).

## Les données comparées actuelles

David Buss (1989) a effectué sur le sujet du choix de partenaire une enquête multiculturelle, impliquant plus de dix mille individus dans 37 cultures du monde entier<sup>377</sup>. Ces cultures se différenciaient selon de nombreuses dimensions. On

---

<sup>374</sup> Itan, Y., Powell, A., Beaumont, M.A., Burger, J., & Thomas, M.G. (2009). The origins of lactase persistence in Europe. *PLoS Computational Biology*, 5(8), e1000491.

<sup>375</sup> En Afrique, plusieurs autres mutations ont amené le même résultat.

<sup>376</sup> Ceci constitue d'ailleurs un argument pour répondre à l'affirmation souvent répétée, mais très mal documentée, pour ne pas dire stupide, des créationnistes les plus bornés ("les mutations sont toujours délétères").

<sup>377</sup> La genèse de cette étude ambitieuse, et la manière dont elle a été reçue, est décrite dans un petit article de David Buss qui est une bonne illustration de sociologie de la science: à la page 224, Buss écrit (ma traduction): "*Je ne doute pas que les gens vont continuer à travailler sur ces découvertes et chercher à y apporter des explications alternatives. C'est la nature même de la science. Cependant, à ce point dans l'histoire des sciences, j'aimerais avancer les conclusions et prédictions suivantes: (a) Seules les hypothèses ancrées dans la logique évolutionnaire ont permis de prédire ces différences entre sexes avant qu'on les trouve universellement au travers des diverses cultures; (b) les théories alternatives qui avaient visé à expliquer les différences entre sexes (...) ont toutes lamentablement échoué lorsqu'on a voulu les tester empiriquement; (c) les découvertes de base de l'étude sur 37 cultures ont été depuis répliquées des dizaines de fois par des chercheurs indépendants dans de nombreuses cultures supplémentaires, sans, à ma connaissance, aucune exception; (d) ces différences entre sexes sont extrêmement importantes pour bien des aspects des interactions sociales - la compétition sociale, la négociation hiérarchique, (...) les stratégies pour garder un partenaire, les causes de divorce, et de nombreuses formes de conflit entre les sexes (...).*"



trouvait ainsi: des Brésiliens de milieu urbain ou des Zoulous d'Afrique du Sud vivant en bidonvilles; des cultures polygynes comme le Nigeria ou la Zambie, et des cultures monogames comme l'Espagne ou le Canada; des cultures où le concubinage est aussi courant que le mariage (Suède, Finlande) et d'autres où il est mal considéré (Bulgarie, Grèce); etc...

Lors de cette enquête, menée par des collaborateurs appartenant à chaque culture étudiée, les participants (hommes et femmes) ont dû placer sur une échelle (de "non important" à "indispensable") 18 caractéristiques d'un partenaire potentiel. Les résultats principaux sont indiqués ci-dessous.

### **Le choix des femmes**

De manière générale, les femmes souhaitent que leur partenaire soient intelligents, gentils, aient de la compréhension, partagent leurs valeurs et soient semblables à elles en attitude, personnalité et croyance religieuse.

Mais on peut se poser des questions plus proches des mécanismes observés chez l'animal.

Par exemple, on peut se demander si les femmes ont développé de même au cours des âges des préférences pour des partenaires leur apportant des ressources (plus de ressources que d'autres, pour être précis). On peut s'y attendre, puisque les ressources sont inégalement partagées entre hommes, et que ces ressources sont souvent des possessions personnelles et défendues.

### **Les femmes privilégient les ressources (investissement économique)**

Un extrait de l'émission "*Specimen*" de la Télévision Suisse Romande<sup>378</sup> donne le ton: pour les femmes, l'aspect physique d'un partenaire potentiel est important, certes, mais sa situation économique n'est pas sans importance...

Dans *toutes* les cultures étudiées par David Buss, quel que soit le système politique, le groupe racial, l'appartenance religieuse, et le type de mariage (polygyne ou monogame), les femmes donnent plus de valeur que les hommes (en moyenne 2 fois plus!) aux bonnes perspectives financières du / de la partenaire.

Ces résultats vont dans le sens d'une base évolutive sous-tendant la psychologie du choix d'un partenaire chez l'être humain. Comme nos ancêtres femmes avaient elles aussi à supporter les conséquences de la fertilisation interne, de la gestation très longue, et de la lactation ensuite, celles qui effectuaient le bon choix de partenaire avaient un fort avantage sur les autres. Les femmes actuelles sont les descendantes d'une longue lignée de femmes qui ont développé ces préférences.

L'enquête de Buss a également montré des préférences des femmes pour:

Un statut social élevé de l'homme (qui est lié aux ressources) - dans presque toutes les cultures. Ceci confirme une étude de Betzig (1986) sur 186 sociétés, où il avait été montré que les hommes de statut social élevé peuvent mieux nourrir leurs enfants.

Un homme un peu plus âgé qu'elles (dans toutes les cultures). En moyenne, les femmes préféreraient, selon leurs dires, des hommes plus âgés qu'elles d'environ 3

---

<sup>378</sup> Emission *Pour une nuit ou pour la vie*, diffusée le 15.12.2010 sur TSR1. Producteurs: [Eric Burnand](#) et Bettina Hofmann.

ans et demi<sup>379</sup>. En réalité, la différence d'âge moyenne dans les mariages est de 3 ans. L'âge est aussi corrélé aux ressources, et, semble-t-il, dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs, également aux dons de chasseur (qui sont maximales dans la trentaine<sup>380</sup>).

## Des colorations influencées par les facteurs de société

On ne le répètera jamais assez: ces colorations du comportement d'origine biologique ne sont pas verrouillées parce qu'elles sont biologiques! L'être humain, de par son adaptabilité cognitive, réagit vite, au niveau de l'ontogenèse individuelle, à son environnement en se conformant en partie aux pressions implicites ou explicites imposées par la société. On le voit très bien si on regarde combien pèsent les différences de préférences (citées ci-dessus) dans différentes sociétés marquées par une plus ou moins grande égalité sociale entre hommes et femmes.

Dans une étude assez récente, on a en effet montré que certaines différences de préférences (parmi celles mentionnées ci-dessus) sont moindres dans les sociétés plus égalitaires, et plus grandes dans les sociétés inégalitaires (ce qui est reflété par [la pente d'un index global de différence de préférences](#)). Il y a donc bien pour certains traits des préférences de partenaire une combinaison de facteurs sociaux et de facteurs biologiques, et le poids des uns et des autres dépend du trait évalué.

Il faut cependant noter que certaines des préférences semblent impénétrables aux facteurs sociaux: ainsi, la préférence des hommes pour une partenaire physiquement attrayante (voir plus bas) dans l'optique d'une relation à long terme n'est *pas* diminuée dans les sociétés égalitaires par rapport aux autres sociétés<sup>381</sup>.

## Les femmes évaluent les indices d'investissement émotionnel

D'autres études ont prolongé celle de Buss et apporté plus de détails à cette question du choix de partenaire.

Elles ont montré notamment que les femmes préfèrent des hommes grands et physiquement forts (des traits qui sont des indices assurant à la femme et à ses enfants une certaine protection). Il est intéressant de noter que les traits préférés par les femmes (taille, largeur des épaules, musculature du haut du corps) sont aussi ceux qui intimident les hommes.

---

<sup>379</sup> Précisément 3.42 ans.

<sup>380</sup> On peut se demander pourquoi dans ces conditions les femmes jeunes ne choisissent que des hommes un peu plus âgés qu'elles, plutôt que bien plus âgés. Un facteur qui vient à l'esprit est le risque de décès ou de maladie associé au vieillissement.

<sup>381</sup> Zentner, M., & Mitura, K. (2012). Stepping out of the caveman's shadow. Nations' gender gap predicts degree of sex differentiation in mate preferences. *Psychological science*, 23(10), 1176-1185. La relativisation que font les auteurs des mécanismes cités est remise en question par Schmitt [Schmitt, D. P. (2011). When the difference is in the details: a critique of Zentner and Mitura (2012) "Stepping out of the caveman's shadow: Nations' gender gap predicts degree of sex differentiation in mate preferences". *Evolutionary psychology: an international journal of evolutionary approaches to psychology and behavior*, 10(4), 720-726.] qui remarque "sex differences in some mate preferences (e.g., long-term mate preferences for physical attractiveness) are either unrelated to or actually get larger with higher national gender parity. It is critically important to distinguish among mate preference domains when looking for patterns of sexual differentiation across nations."



Les femmes préfèrent les hommes dont le visage est symétrique (et, comme on l'a vu, il semble y avoir une corrélation entre symétrie et santé physiologique et psychologique).

Les femmes (mais pas les hommes) préfèrent un partenaire qui montre de l'intérêt pour les enfants. La Cerra (1995), dans son travail de thèse, a montré à 240 femmes des diapositives représentant:

Un homme debout, seul.

Un homme interagissant positivement avec un enfant de 18 mois.

Un homme ignorant les cris de l'enfant.

Un homme et un enfant en situation neutre.

Un homme seul en train de passer l'aspirateur.

Les femmes devaient évaluer (sur une échelle de -5 à 5) l'attractivité de l'homme en tant que partenaire de mariage: Les femmes trouvent plus attrayant l'homme qui interagit positivement avec l'enfant que celui qui l'ignore... ou que celui qui passe l'aspirateur.

Les hommes, par contre, donnent le même score (2.7) à la femme debout, seule, qu'à la femme qui s'occupe de l'enfant... Ils donnent en fait ce même score à la femme dans tous les contextes.

Les données un peu anecdotiques de la thèse de La Cerra ont été répliquées dans plusieurs études, montrant chez la femme de manière plus fine encore qu'il y a pour les femmes un effet de l'attitude de l'homme vis-à-vis d'un bébé, alors que les hommes, eux, sont indifférents à l'attitude montrée par la femme vis-à-vis du bébé. Par exemple<sup>382</sup>, cet effet est plus manifeste quand la femme doit imaginer l'homme en tant que futur partenaire de mariage qu'en tant que simple amant de passage.

## Le choix des hommes

Chez l'être humain, les pressions de sélection<sup>383</sup> ont conduit aussi à des optimisations du côté des hommes: eux aussi manifestent des préférences. De

---

<sup>382</sup> Brase G.L. (2006). Cues of parental investment as a factor in attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, 27, 145-157.

<sup>383</sup> On peut réfléchir à ces pressions suivant les lignes que voici: D'une part, la lenteur de la reproduction humaine, dans une situation de monogamie majoritaire (même dans les sociétés ancestrales, polygames de droit, en fait la majorité des hommes n'avaient qu'une femme, ou pas de femme du tout, faute de statut), nécessite qu'on choisisse une partenaire fixe fertile; de plus, la polygynie manifeste chez les hommes (le psychiatre Willy Pasini, auteur de nombreux livres sur le couple et la fidélité, rapporte que 85% des hommes sont infidèles à des degrés divers) implique des coûts et des risques: les hommes qui cherchent à s'accoupler avec des femmes en dehors de leur propre couple prennent des risques, et, en termes évolutifs, si cette tendance s'est maintenue, c'est que ces accouplements 'sauvages' rapportaient des descendants de manière optimisée (c'est-à-dire suffisamment de descendants pour que les bénéfiques reproducteurs par cette voie-là compensent les coûts, et donc que ce trait - la tendance à l'infidélité - persiste dans la population des humains mâles).

Pour compléter ce tableau, mentionnons encore que les femmes aussi sont infidèles, et que de nombreuses études ont montré que les traits recherchés par les femmes chez un partenaire régulier et chez un partenaire occasionnel ne sont pas tout à fait les mêmes: chez le partenaire régulier, ce sont plutôt des indices liés à l'investissement parental, alors que chez le partenaire occasionnel, ce

bien des manières, le choix de partenaire par l'homme est semblable à celui des femmes. Mais nos ancêtres hommes étaient intéressés par d'autres critères d'appariement que nos ancêtres femmes (cela résulte des conséquences de l'investissement parental), et on peut prédire que les hommes actuels, leurs descendants modernes, ont des préférences partiellement différentes des préférences des femmes.

## Les hommes préfèrent les femmes plus jeunes

Dans l'étude multiculturelle de Buss, on avait vu que les femmes préfèrent les hommes plus âgés qu'elles, mais il résulte de cette étude aussi que dans toutes les cultures les hommes préfèrent les femmes plus jeunes qu'eux.

D'ailleurs, plus l'homme est âgé, plus il préfère les femmes d'autant plus jeunes que lui. Les exemples ne manquent pas dans les médias, comme le cas de Phil Collins et d'Orianne<sup>384</sup>...

Ce décalage de préférence d'âge à mesure que l'homme avance lui-même en âge est manifeste également dans une étude portant sur les petites annonces ("cherche partenaire") effectuée aux USA<sup>385</sup>. Les auteurs ont sélectionné les annonces qui mentionnaient un âge (ou une fourchette d'âges) jugé idéal par l'annonceur, et ont reporté les extrema en fonction de l'âge de l'annonceur. On voit dans leurs résultats que (a) pour les annonces insérées par des hommes, la différence d'âge jugée désirable croît presque linéairement dans les chiffres négatifs en fonction de l'âge de l'annonceur, alors que (b) pour les annonces insérées par des femmes, il n'y a pas de changement, les graphiques étant pratiquement plats. En clair, quel que soit leur âge, les hommes aimeraient rencontrer des femmes jeunes, alors que les femmes préfèrent des partenaires autour de leur propre âge.

## Le potentiel reproducteur de la femme diminue avec l'âge

Le Criquet mormon préfère les grosses femelles - car elles sont plus fertiles: elles pondent davantage d'oeufs. Le criquet mâle utilise donc un indicateur manifeste de fertilité pour effectuer son choix. Ceci nous aide à comprendre le fait que les hommes préfèrent les femmes jeunes d'une manière qui n'est caricaturale qu'en apparence.

Selon un modèle évolutif, ce n'est en effet pas la jeunesse en elle-même que les hommes rechercheraient, mais les indicateurs fiables de fertilité, et la jeunesse en est clairement un. En effet, la courbe d'espérance reproductive<sup>386</sup> de la femme augmente jusqu'à 20 ans<sup>387</sup> et décline ensuite. Pour un homme, prendre pour

---

sont plutôt des indices de type 'bons gènes' (tout en sachant que ces préférences ne sont pas en noir et blanc, mais s'établissent sur un continuum).

<sup>384</sup> Phil Collins et Orianne Cevey: il avait 50 ans quand ils se sont mariés (en 1999), elle 22 ans de moins; ils ont eu ensemble 2 enfants (succès reproducteur pour lui: il l'a choisie jeune donc fertile); après leur divorce en 2006, elle a reçu (et donc ses enfants ont reçu) 51 millions de francs, une partie de la fortune de Phil (ressources). Voilà une caricature appropriée... Néanmoins, cela ne dit rien sur les sentiments (qui sont les mécanismes proximaux de la reproduction!): ils se sont peut-être vraiment épousés par amour sincère de part et d'autre!!!

<sup>385</sup> Référence? Sauf erreur, dans [BUS]

<sup>386</sup> On trouve l'équation de Fisher (1930) en [KRE-312].

<sup>387</sup> Ceci est simplement lié à l'augmentation d'espérance de vie avec l'âge (raison pour laquelle on standardise l'espérance de vie en mentionnant toujours "l'espérance de vie à la naissance"). Si un homme se choisit pour épouse une jeune femme prépubère, il se peut que cette femme meure

épouse une femme de 20 ans, ou en tout cas dans la vingtaine, représente le meilleur choix possible si le déterminant en est uniquement l'espérance reproductive<sup>388</sup>.

### **L'apparence physique comme indicateur**

Dans toutes les cultures étudiées par Buss, les hommes accordent plus d'importance que les femmes à l'apparence physique de leur partenaire.

Il est probable que nos concepts de beauté soient partiellement liés à des adaptations relatives à la valeur reproductive<sup>389</sup>. Le grain de la peau, les cheveux éclatants<sup>390</sup>, la symétrie, etc. sont tous des indicateurs de santé. Les standards de beauté peuvent donc être en partie influencés par des prédispositions génétiques à s'intéresser à ces indicateurs.

On pense communément en sciences humaines que les standards de beauté sont acquis graduellement par transmission culturelle et donc qu'il faut aux enfants un certain temps pour les acquérir. En réalité, certains standards de beauté semblent déjà être présents chez de tous jeunes enfants, probablement avant que les modèles culturels de la beauté n'aient le temps d'être appris: [Judith Langlois](#) et ses collègues, dans les années 90, ont montré<sup>391</sup> que déjà à 2-3 mois, des bébés regardent plus longtemps des photos de visages de femmes considérés par beaux par des juges adultes.

---

avant d'avoir mis au monde un enfant. Ce risque diminue proportionnellement à l'augmentation de l'âge de la femme.

<sup>388</sup> On peut bien imaginer que d'autres variables viennent compliquer l'affaire. Une femme jeune et attrayante sera aussi attirante pour d'autres hommes, avec les risques que cela implique (allant de l'adultère à l'enlèvement, suivant le cas), et la stratégie de choix de l'homme mise en place au cours de l'évolution en tient nécessairement compte.

<sup>389</sup> On trouvera un petit historique de l'idée de beauté comme signalant la qualité reproductrice des femmes dans l'article suivant: Thornhill, R., & Grammer, K. (1999). The body and face of woman: one ornament that signals quality? *Evolution and Human Behavior*, 20, 105-120.

<sup>390</sup> "Crammer et al. (2002) found that hair length was significantly correlated with female attractiveness. Hair grows at the rate of about one-half inch per month, until it falls out upon reaching 2 to 3 feet in length. Starvation causes loss of hair, nutritional deficiencies in vitamins and minerals cause damaged hair, and malnourishment causes observable changes in hair color (e.g., dark hair takes on a reddish tone). Hair, therefore, provides an observable record of an individual's recent health and nutrition (serving as an indicator of diet and health over a 2- to 3-year period) and reflects heritable genotypic quality (Etcoff, 1999). Shiny, strong hair provides a cue to recent good health, developmental condition, and genotypic quality. Tellingly, long hair is often preferred across cultures, and long, lustrous hair is often associated with beauty (Etcoff, 1999). Hinsz, Matz, and Patience (2001) collected hair samples and contributor information from over 200 women ages 13 to 73 and found that younger, higher reproductive value women tended to have longer hair than older women, as predicted if higher reproductive value women were more likely to use their hair as an advertisement of that fact. And hair samples that beauticians rated as higher quality came from women who self-reported to be in better health, although age of donor probably contributes significantly to that result. It is interesting that hair grows fastest among women around the ages of peak fertility (Etcoff, 1999), with the result that evidence of environmental damage has less time to accumulate before new hair grows in, and evidence of health or dietary problems reflects a shorter period of time." [BUH-309]

<sup>391</sup> Voir par exemple: Langlois J. H. et al. (1991). Facial diversity and infant preferences for attractive faces. *Developmental Psychology*, 27 (1), 79-84.

## Un indicateur de fertilité inattendu

La préférence pour des femmes plutôt minces ou plutôt "plus rondes" varie d'une culture à l'autre et d'une époque à l'autre; qu'on pense aux idéaux féminins de la Renaissance comparés aux top models des années quatre-vingt!

Par-dessous ces variations qui sont clairement culturelles, Devendra Singh (1993) semble cependant avoir découvert un universel relatif aux préférences pour la forme du corps<sup>392</sup>. Il a réalisé aux USA une douzaine d'études dans lesquelles des hommes devaient juger de l'attrait de silhouettes de femmes qui variaient en termes de total de graisse corporelle et en termes de rapport entre tour de taille et tour de hanches (RTH)<sup>393</sup>. Les hommes préfèrent les femmes "moyennes" en terme de graisse corporelle totale; mais, indépendamment de cela, ils expriment une nette préférence pour les RTH les plus bas (0.70 est préféré à 0.80, lui-même préféré à 0.90), correspondant à un physique où la taille est bien marquée: une taille "de guêpe". Singh a répliqué cette étude dans des ethnies d'Indonésiens et de Noirs, avec les mêmes résultats<sup>394</sup>.

On trouve un écho des conclusions de ces études dans les cas particuliers où le RTH peut être manipulé artificiellement; c'est par exemple le cas dans les jeux vidéo, et le RTH de Lara Croft (qu'on peut estimer à 0.55) a évidemment été choisi pour qu'il joue un rôle de stimulus supra-normal, rendant ainsi l'héroïne extrêmement sexy (ce qui n'est pas étranger au succès du jeu, évidemment)<sup>395</sup>.

Quel est le sens, en termes de fitness, de cette préférence pour des RTH bas? D'abord, remarquons que le RTH est un indice utilisé en médecine, pour plusieurs raisons: les femmes avec un RTH bas ont une activité endocrine pubertaire plus précoce; les femmes (mariées) avec un RTH plus élevé ont plus de peine à devenir enceintes, et le font plus tard. Des maladies comme le diabète et l'hypertension, les risques d'attaque cardiaque ou cérébrale, sont corrélés au RTH (l'un n'est pas la cause des autres, mais le RTH est un indicateur de risque).

14.12.2016

Plus généralement, le RTH est un indicateur de statut reproducteur (fertilité). Avant la puberté, il vaut (chez les deux sexes) de 0.85 à 0.95; par la suite, le RTH reste constant chez les hommes, mais chez la femme, le RTH baisse (à cause du changement de répartition des graisses): il passe à 0.67-0.80, et constitue donc un indicateur de puberté. Par la suite, avec l'âge, le RTH augmente à nouveau chez les femmes.

Comme on l'a vu pour la taille extrêmement amincie de Lara Croft, cet indicateur a été artificiellement manipulé à plusieurs époques et de plusieurs manières dans notre société pour rendre les femmes plus attirantes: pensons par exemple à la mode des corsets, qui rétrécissaient artificiellement la taille, ou des crinolines qui ne modifiaient pas la taille mais élargissaient les hanches.

---

<sup>392</sup> Singh, D. (1993). Adaptive significance of female physical attractiveness: role of waist-to-hip ratio. *Journal of Personality and Social Psychology*, 65 (2), 293-307.

<sup>393</sup> *Waist-to-hip ratio*. On trouve facilement des informations en cherchant *Singh WHR* sous Google.

<sup>394</sup> Les femmes interrogées montrent, pour d'autres femmes, les mêmes préférences. Je l'ai également vérifié au cours des "journées des collégiens" de novembre 2009, où de nombreuses collégiennes se sont prêtées au jeu (réplication assez exacte de la première expérience de Singh). On trouvera ces données [en ligne sur le site ethologie](#), dans la rubrique *Divers-> collégiens*.

<sup>395</sup> Je ne connais pas le RTH d'Angelina Jolie au moment du tournage du film inspiré du jeu...

En résumé, il n'est pas étonnant que le RTH soit "mesuré" dans l'oeil de l'humain mâle puisqu'il est un signal honnête de statut (et de potentiel succès) reproducteur... sauf quand il est ainsi manipulé!

### **Des variations locales**

Une analyse précise<sup>396</sup> qui tient compte du fait que le RTH concerne non seulement les hanches (visibles de face) mais aussi les fesses (visibles de côté) montre que les hommes Hadza (des chasseurs-cueilleurs nomades de Tanzanie), comme les hommes américains, préfèrent des RTH plutôt bas. Il y a cependant des différences: les Hadza préfèrent un RTH moyen (valeurs combinées pour la silhouette de profil et de face) de 0.78, alors que les Américains préfèrent 0.68. Cet universel n'en est-il donc pas un?

En réalité, le RTH véritable (mesuré sur le corps) des femmes Hadza est plus élevé que celui des Américaines, ce qui est peut-être lié au mode de vie (locomotion et régime notamment). Cependant, comme on vient de le dire, le RTH, chez toutes les femmes, varie au cours de la vie: la courbe présente un creux vers 20-25 ans. A ce titre, le RTH est donc bien un indicateur de fécondité chez les Hadza aussi, chez qui il présente le même creux lié à l'âge. Et on constate en effet que les préférences des hommes américains sont proches du RTH réel des *jeunes* Américaines de 17 à 24 ans (0.72 à 0.73); les préférences des hommes Hadza correspondent au RTH des *jeunes* femmes Hadza entre 17 et 24 ans (0.79)<sup>397</sup>.

### **La violence des hommes: une conséquence de la sélection sexuelle?**

#### **Les chiffres de la violence**

La violence, un phénomène plutôt masculin... sont-ce juste des influences culturelles qui établissent ce dimorphisme, ou faut-il chercher ailleurs? Que sait-on sur la violence, au fait? Peut-on imaginer un lien entre la violence des hommes et les mécanismes de sélection sexuelle - ceux de la compétition, comme on les voit à l'oeuvre entre mâles de cerf ou d'éléphants de mer?

[DHO-123 ssq] Au cours des 700 dernières années, le taux d'homicides en Angleterre a diminué de 20 fois (aux USA, de 3 fois entre 1926 et 1980, et la tendance continue). La tendance historique est donc clairement à la baisse. Mais les motifs d'homicide étaient les mêmes en 1372 ou en 1980 qu'actuellement.

En 1980, un vendredi typique aux USA se soldait par une centaine de morts violentes (homicides). La plupart des victimes étaient des hommes, et quasi tous les coupables étaient des hommes. Dans la plupart des cas, les causes initiales

---

<sup>396</sup> Marlowe F., Apicella C., Reed D. (2005). Men's preferences for women's profile waist-to-hip ratio in two societies. *Evolution and Human Behavior* 26, 458-468.

<sup>397</sup> Une étude récente (Lewis, D. M., Russell, E. M., Al-Shawaf, L., & Buss, D. M. (2015). Lumbar curvature: a previously undiscovered standard of attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, 36(5), 345-350) a montré que la courbure des reins des femmes a aussi une valeur jugée par les hommes optimalement attrayante (43°), et cette valeur de courbure est précisément celle qui permet le mieux aux femmes d'éviter les problèmes dorsaux durant la grossesse, problèmes rendant la marche douloureuse (et donc, par exemple, la cueillette difficile).

étaient de simples altercations: insultes, bousculades, querelles, avec de l'alcool souvent impliqué.

Dans toutes les cultures étudiées, la violence physique des hommes est très nettement supérieure à la violence des femmes (y compris dans des sociétés généralement non violentes et non enclines à faire la guerre). Comment expliquer cette différence sexuelle?

Selon une revue de question<sup>398</sup> de 2010, le mécanisme le plus important (par ses effets) de sélection sexuelle chez les hommes ne serait pas le choix exercé par les femmes, mais la compétition entre hommes visant à éliminer, par la menace ou la force, les rivaux. Parmi les arguments avancés dans cette revue, on trouve: des arguments anatomiques (la dimension et la force des hommes), physiologiques (les effets de la testostérone sur le développement et le fonctionnement de l'organisme), cognitifs (l'habileté étonnante des hommes au lancer de projectiles, qui n'a pas son équivalent chez les femmes), et l'agressivité entre hommes (comme on vient de le voir).

L'étude de Daly et Wilson rapportée ci-dessus date de 1988 et se réfère donc à des chiffres anciens, mais il y a fort à parier que rien n'a changé depuis. En Suisse, ces dernières années, la violence semble en augmentation chez les femmes, mais (a) reste bien inférieure à la violence des hommes et (b) prend rarement la forme extrême qu'est l'homicide. Entre 2000 et 2004, il y a eu en Suisse 859 homicides ou tentatives d'homicide; 88% des suspects étaient des hommes (source: Office Fédéral de la Statistique). Si les victimes sont en majorité les compagnes ou ex-compagnes de ces hommes (ce qui nous ramène au contexte de la jalousie et de la garde de la partenaire), cependant une partie importante des victimes (des hommes en grande majorité dans ce cas) n'étaient même pas connues des coupables: les hommes peuvent tuer des hommes qu'ils n'avaient auparavant jamais rencontrés, et donc auxquels ils n'ont aucune raison d'en vouloir à mort! Comment expliquer ce fait en apparence totalement absurde?

### **Pourquoi une violence surtout masculine?**

Pour comprendre cette violence qui est le fait des hommes, et beaucoup moins des femmes, on peut bien sûr réfléchir en termes d'influences culturelles, mais il est aussi possible de réfléchir en termes de fitness darwinienne.

Dans beaucoup de milieux, la réputation (le statut) d'un homme dépend en partie du maintien d'une menace crédible contre les autres hommes ("convaincre que cela ne sert à rien de concurrencer"). Cela est particulièrement évident dans les sociétés tribales, pour ce qui est du statut de chef. Et le succès reproducteur des hommes dépend en partie du statut.

Pour mémoire, la polygynie était répandue dans 83% des sociétés tribales de l'ère préindustrielle, et avoir plusieurs femmes était une prérogative des hommes de haut statut.

Ainsi [DHO-131], chez les Dani, en Nouvelle-Guinée, aucun homme n'est jamais forcé à prendre part à une bataille: chacun est libre de le faire ou non. Cependant, un *kepu* (homme qui reste en arrière dans les batailles et qui n'a encore tué

---

<sup>398</sup> Puts, D. A. (2010). Beauty and the beast: Mechanisms of sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior*, 31(3), 157-175.



personne) a un rang social très bas et n'a en général qu'une seule femme, et, en fait, beaucoup d'entre eux n'en ont pas du tout.

Dans des conditions de polygynie, certains hommes ont beaucoup de descendants, d'autres pas du tout (le différentiel est moindre chez les femmes, comme on l'a vu aussi chez l'animal, par exemple dans l'étude de Tim Clutton-Brock sur les cerfs). Pour les hommes, les enjeux de la compétition sont donc élevés: les gagnants gagnent beaucoup, les perdants perdent beaucoup aussi. Les femmes sont donc ici aussi des ressources rares, et d'autant plus précieuses qu'elles sont rares. Il n'est pas étonnant que les conflits guerriers entre tribus soient aussi des conflits pour l'accès à cette ressource-là.

Autrement dit, chez les hommes, la variance en fitness est élevée, et elle est corrélée au statut; elle l'est beaucoup moins chez les femmes. Il n'est donc pas étonnant que les hommes soient plus inclinés à avoir des interactions de type confrontation, impliquant des risques... parfois mortels.

Les données développementales<sup>399</sup> montrent d'ailleurs des différences entre sexes allant dans le sens d'une préparation aux compétitions post-pubertaires: entre 2 et 4 ans, les garçons, plus que les filles, attaquent, se battent, détruisent des choses. Les garçons plus âgés font des jeux compétitifs dans 65% de leur temps libre, contre 35% chez les filles. Dès 3 ans, on voit aussi des différences de genre en ce qui concerne les jeux type "chasser", "capturer", "chahuter". Plus souvent que les filles, ils s'intéressent à savoir qui est "le plus fort". Ceci établit les relations de dominance hiérarchique, qui apparaissent dès 6 ans, relations qui sont de bons prédicteurs de ce qu'elles seront à 15 ans. Il y a donc bien chez l'humain un dimorphisme comportemental précoce concernant l'emploi de la violence physique (dans le cadre de l'établissement de relations hiérarchiques) qui va dans le sens attendu.

## L'infanticide par les mâles chez l'animal

Pour mémoire, nous étions partis de la question de l'infanticide chez l'animal, raison pour laquelle nous avons fait le détour par la sélection sexuelle (qui n'explique pas seulement l'infanticide, bien sûr!). Les mécanismes de la sélection sexuelle (avec ses deux volets de choix et de compétition), ainsi que leurs liens avec, en amont, l'investissement parental, nous étant maintenant connus, nous pouvons revenir à ce problème de l'infanticide chez l'animal, en nous limitant d'abord à l'infanticide par les mâles, qui est directement lié à ces mécanismes (l'infanticide par les femelles existe; il sera discuté plus bas).

### **Le langur gris**

[ALC-16] Les langurs gris<sup>400</sup> (ou "langurs de Hanuman") vivent en bandes unimâles, constituées d'un grand mâle reproducteur et d'un groupe de femelles, plus petites, et de leurs enfants (ils vivent parfois aussi en bandes multimâles)<sup>401</sup>. Dans ces conditions, évidemment, il y a des mâles surnuméraires, hors bandes, qui vivent en groupes à l'écart des bandes unimâles. Parfois les groupes de mâles attaquent une

---

<sup>399</sup> Revue tirée de BUH-635.

<sup>400</sup> *Presbytis entellus*.

<sup>401</sup> On trouve les détails de la structure sociale des langurs gris en SHE-21 (un article de S. Hrdy).

bande unimâle, et chassent le mâle résident. Ensuite, ils se battent entre eux, et un seul mâle reste, comme chef de la bande de femelles.

Après ces coups d'état, on a constaté que les enfants tendaient à disparaître - en clair, à mourir. On a fini par soupçonner que ces morts suspectes résultaient non de l'intervention fortuite de prédateurs, mais d'infanticides commis par le nouvel arrivant.

En raison de la répugnance qu'inspire cette idée de l'infanticide, on a d'abord imaginé que ces infanticides résultaient de conditions particulières et pathogènes (haute densité de population, captivité<sup>402</sup>): dans ce cas le mâle infanticide ne gagnerait rien par son comportement.

Ou alors, l'infanticide serait adaptatif, en ce sens qu'on pourrait argumenter que, dans des populations à haute densité, il éviterait la surpopulation. Le bénéfice existerait alors, non pas pour celui qui exécute le comportement (le mâle), mais pour l'entier du groupe. Mais cette interprétation en termes de "bien du groupe" est celle de Wynne-Edwards dont Williams avait montré qu'elle ne peut en général pas être correcte.

Sarah Hrdy (une des figures marquantes du domaine) a résumé et clarifié en 1979 quatre hypothèses tenables pour expliquer l'infanticide par d'autres individus que les parents<sup>403</sup>: Une hypothèse non adaptative, trois hypothèses adaptatives:

1. Pathologie (due aux conditions de vie, etc.) - dans ce cas, il ne s'agirait pas d'une adaptation.
2. Exploitation (cannibalisme; ou bien usage d'un otage: parfois les adultes, dans certaines espèces, utilisent un bébé - pas le leur, évidemment - comme bouclier ou comme moyen de faire pression sur d'autres; le bébé peut être blessé dans ces situations, voire mourir. L'infanticide n'est alors qu'une conséquence non voulue.)
3. Compétition pour les ressources (réduire le nombre de jeunes en compétition; également éviter que l'investissement parental soit détourné par des petits qui ne sont pas "les bons"<sup>404</sup>)
4. Sélection sexuelle (compétition entre les mâles pour la reproduction).

C'est donc Hrdy qui a "levé le lièvre" en suggérant que l'infanticide *par les mâles* avait évolué par action de la sélection sexuelle, et, précisément, de l'élément "compétition entre mâles" de celle-ci. La sélection sexuelle elle-même, rappelons-le, est liée à l'investissement parental, et évidemment le mâle nouveau qui protégerait des petits qui ne sont pas les siens, ou même simplement attendrait leur indépendance pour que la femelle soit à nouveau fécondable serait

---

<sup>402</sup> De fait, les babouins hamadryas en captivité tuent souvent leurs propres bébés; il existe donc des cas d'infanticide qui ne s'expliquent pas par la sélection sexuelle [SCH-44].

<sup>403</sup> Il y a une 5<sup>ème</sup> hypothèse pour l'infanticide, mais cette fois dans le cas où ce sont les parents eux-même qui en sont responsables: la manipulation parentale, qui a pour but d'augmenter l'*inclusive fitness* d'un parent ou des deux [SCH-1].

<sup>404</sup> Chez l'éléphant de mer, où le lait maternel est une ressource précieuse (le petit triple, voire quintuple, son poids de naissance en un mois; et la femelle jeûne durant ce temps), on observe beaucoup d'infanticides dus aux femelles: les petits séparés accidentellement de leur mère - il peut y avoir plusieurs centaines de femelles sur une seule plage - essaient de téter d'autres femelles, qui les attaquent alors. Ces attaques sont responsables de 58% à 73% des morts de bébés dans cette espèce [SCH-434; TRI-59].



désavantagé dans son succès reproducteur. On vérifie d'ailleurs qu'un langur mâle ne tue jamais ses propres petits<sup>405</sup>.

L'infanticide par le mâle n'est pas un acte gratuit (littéralement): il implique un risque de blessures (infligées par la femelle qui défend son petit ou poursuit l'infanticide), et donc des coûts reproducteurs. S'il y a des coûts, c'est qu'il doit y avoir des bénéfices; en l'occurrence, un plus grand potentiel reproducteur pour le mâle infanticide. Il en dérive la prédiction suivante: *La femelle ainsi privée de ses petits va redevenir sexuellement réceptive rapidement, y compris envers le mâle qui a tué ses petits.*

En effet (voir plus bas), chez beaucoup de mammifères, la lactation (allaitement) interrompt l'ovulation; et l'infanticide interrompt la lactation, permettant ainsi à la femelle d'ovuler à nouveau. C'est bien ce qu'on observe chez les langurs gris, espèce dans laquelle il ne faut que 4 jours après l'infanticide pour que la femelle redevienne sexuellement réceptive [SCH-39].

Si cette hypothèse tient, on devrait observer la même chose chez d'autres espèces pour lesquelles les conditions sont les mêmes. C'est ce qu'on va voir chez le lion.

## **Le lion**

### **Structure sociale**

Les lions vivent en bandes appelées "prides" par les anglophones; une *pride* est constituée d'un noyau de femelles adultes qui sont soeurs ou cousines, et qui restent associées toute leur vie avec un territoire donné passé d'une génération à l'autre (philopatrie). Une *pride* comporte de 4 à 37 individus (moyenne: 15).

Les lionnes coopèrent fortement (c'est une des formes de coopération les plus extrêmes chez les mammifères), en particulier durant la chasse (voir plus bas). Les jeunes sont élevés dans une "crèche"<sup>406</sup>: chaque femelle allaite préférentiellement ses petits, mais en tolère d'autres (un petit peut quémander son repas chez 3-5 femelles successives).

Les mâles qui vivent en bande (soit dans une *pride*, soit dehors) sont soit des frères soit des individus qui ont été longtemps associés. Dans une *pride*, ces mâles subsistent en parasites partiels: ils accompagnent les femelles, ne chassent pas eux-mêmes, mais, une fois la proie tuée, ils utilisent leur force supérieure pour repousser les femelles et les jeunes et manger en premier.

Les jeunes mâles quittent la *pride* et se déplacent ensuite seuls ou en groupes. Ils peuvent s'attacher à une nouvelle *pride*, parfois en en chassant les mâles résidents.

L'existence d'une structure sociale chez ces Félidés (alors que les Félidés sont en général solitaires) s'expliquerait par l'avantage pour la chasse de grands herbivores

---

<sup>405</sup> 85% des cas d'infanticide observés chez les primates non humains se produisent dans un contexte où un mâle en état de reproduction atteint une position de dominance en immigrant dans un groupe et en chassant le dominant, ou alors simplement en grimpant dans la hiérarchie. Dans 94% au moins (et probablement 100%) des cas d'infanticide, le mâle n'était pas le père de sa victime. Les victimes sont presque toujours encore en âge d'allaitement. Données citées dans Schaik & Janson [SCH], pp. 31 ssq.

<sup>406</sup> Comme chez l'éléphant d'Afrique.

en terrain ouvert, comme chez le loup<sup>407</sup>. En effet, la chasse chez les lionnes est hautement coordonnée, avec des lionnes qui jouent le rôle de rabatteurs et d'autres qui prennent l'initiative de l'attaque directe sur la proie. Cette coordination requiert des moyens cognitifs conséquents, et l'ensemble des comportements coopératifs des lions peut expliquer leur grande encéphalisation.

## Infanticides

Lorsqu'un groupe de lions mâles expulsent les mâles résidents d'une *pride*, ils font la chasse aux lionceaux de moins de 9 mois et cherchent à les tuer systématiquement (à voir aussi, mais pas pour les âmes sensibles, la vidéo proposée par [www.lionresearch.org](http://www.lionresearch.org)). Les femelles quant à elles cherchent à les défendre (et parfois y réussissent, cf. vidéo).

On estime que dans certaines populations les lions mâles sont responsables d'un quart de la mortalité des petits de moins d'un an.

Les lionnes qui gardent leurs petits font un à quatre petit(s) par période de deux ans environ<sup>408</sup>; celles qui les perdent recommencent à ovuler (en moyenne leur ovulation reprend 8 mois plus tôt que si elles ont des petits) et s'accouplent avec les nouveaux mâles. Or, la durée moyenne de résidence d'un mâle dans une pride est justement de deux ans: l'avantage pour le mâle d'accélérer l'oestrus de la femelle est donc évident.

Ce timing explique aussi pourquoi les mâles tuent seulement les petits de moins de 9 mois: au-delà, les coûts (risques de blessures infligées par les femelles, voire les petits eux-mêmes, énergie dépensée à localiser et attraper des petits devenus très mobiles, etc.) ne sont plus compensés par les bénéfices (de toute manière, la femelle en aura relativement vite terminé avec son allaitement).

## ***L'infanticide comme pression de sélection***

Le fait que la valeur adaptative de l'infanticide a été controversée a éclipsé le fait que l'infanticide a pu être une pression de sélection aussi importante que l'écologie ou la structure de la population, et donc qu'il a pu conduire à l'apparition de caractères comportementaux ou autres ayant pour fonction de diminuer sa fréquence, comme on le verra ci-après. Comme on l'a vu chez le lion, l'infanticide par les mâles peut représenter une proportion non négligeable des décès de juvéniles, et donc une forte pression de sélection. A part la chasse coordonnée, la seconde raison expliquant la socialité des lions (ou plutôt des lionnes) serait donc l'avantage en termes de protection des petits, contre les prédateurs mais aussi contre les infanticides. L'infanticide a donc pu contribuer à faire évoluer la structure sociale des lionnes.

Notons que la pression de sélection représentée par l'infanticide ne suffit pas à elle seule à expliquer l'existence d'une structure sociale chez les lions, car l'infanticide est très répandu chez les léopards (presque la moitié de la mortalité des petits dans certaines populations), pour les mêmes raisons que chez les lions (les mâles

---

<sup>407</sup> Chez le loup, une meute (5-15 individus) va couvrir environ 1000 km<sup>2</sup> de territoire; les déplacements peuvent être de 100 km par 24 heures. Les meutes ont une territorialité spatio-temporelle (marquages, chant). Une meute est fondée par un couple qui en quitte une autre; ils sont, pour un temps, les deux alpha des deux dominances linéaires (mâle et femelle) de cette meute [WIL-505].

<sup>408</sup> Chez la lionne, la gestation dure 110 jours et la lactation environ 200 jours.

gagnent en moyenne 6 mois en tuant les petits)<sup>409</sup>, et cependant les léopards sont solitaires. Comme toujours donc, un seul facteur ne suffit pas à expliquer un comportement exceptionnel, comme l'est la collaboration des lionnes.

### ***Déterminants de l'infanticide: style de vie et histoire de vie***

Evidemment, tout ceci ne se limite pas aux lions, aux léopards et aux langurs, car on sait maintenant que l'infanticide par les mâles est extrêmement répandu en particulier chez les mammifères; il l'est cependant de manière inégale selon les ordres considérés. Ainsi, tous les singes de l'Ancien Monde le pratiquent (y compris les singes anthropoïdes, dont nous sommes), mais il n'a été observé que dans une partie des espèces de singes du Nouveau Monde. Comment expliquer que l'infanticide apparait de manière différente dans les différents ordres étudiés? Il faut prendre en considération les variables de style de vie et d'histoire de vie propres aux différentes espèces.

En éthologie, les termes "style de vie" (*life style*) et "histoire de vie" (*life history*) ne se rapportent pas d'abord à l'individu, mais à l'espèce<sup>410</sup>. La notion de style de vie se comprend d'elle-même, quant à l'histoire de vie, elle correspond à la distribution des événements majeurs au travers de la vie des individus (durée de vie, âge et dimension à la maturité, nombre et format des petits...). Pour une espèce donnée, [SCH-61], certaines de ces variables vont influencer le risque qu'il y ait infanticide:

Les variables pertinentes du style de vie sont l'endroit où se tiennent les petits relativement à la mère, la présence ou l'absence de cachettes pour les enfants, et le degré de prévisibilité de la localisation spatiale des femelles dans un territoire.

Les variables pertinentes de l'histoire de vie incluent le degré de précocité des petits (s'ils sont sans défense à la naissance ou au contraire précoces<sup>411</sup>, capables de se mouvoir, etc., ce qui influence leur probabilité d'échapper à une attaque); et surtout, ce qui nous intéressera ici, la vitesse de reproduction des femelles et spécifiquement leur capacité à être à la fois gestantes (enceintes) et en train d'allaiter.

### ***Gestation, lactation, et attentes concernant l'infanticide***

On peut en effet se demander si cette dernière variable (la vitesse de reproduction des femelles) influence les probabilités qu'il y ait infanticide dans une espèce donnée.

Or il se trouve que l'infanticide est bien plus avantageux pour les mâles dans les espèces où la lactation (allaitement) est longue par rapport à la gestation. Dans ces espèces, une fécondation post-partum (peu de temps après la naissance des petits) est impossible, car elle résulterait en deux "jeux" de petits d'âges différents qui devraient être allaités en même temps. Ils auraient (vu leurs âges différents) des besoins différents et surtout des forces différentes dans la compétition pour l'accès au lait maternel (en clair, les aînés auraient les moyens de repousser les cadets,

---

<sup>409</sup> Balme, G. A., & Hunter, L. T. (2013). Why leopards commit infanticide. *Animal Behaviour*, 86(4), 791-799.

<sup>410</sup> Secondairement, on s'intéresse aussi aux variations entre individus d'une même espèce: pourquoi un couple de mésanges donne deux pontes en une année, et un autre couple seulement une ponte, etc.

<sup>411</sup> Les oiseaux précoces sont dits nidifuges.

qui souffriraient alors de dénutrition). Cette situation défavorable a été contre-sélectionnée lors de l'évolution. Il en résulte que quand la lactation (appelons-la L) est plus longue que la gestation (G), l'évolution a muni les femelles d'une interruption de l'ovulation durant la lactation (ce qu'on observe, évidemment, chez la femme).

Dans ce cas, la période de lactation empêche donc une nouvelle fécondation: le mâle devrait attendre la fin de l'allaitement pour se reproduire; et c'est ceci qui rend les femelles plus susceptibles à l'attaque infanticide par les mâles (ayant pour conséquence, favorable aux mâles, de raccourcir le temps d'allaitement et donc de non-fécondabilité). On s'attend donc à une forte relation entre le rapport L/G et le risque d'infanticide<sup>412</sup>, car plus la lactation est longue par rapport à la gestation, plus le mâle qui attend sagement... est perdant.

### **L'infanticide est bien en lien avec le rapport L/G**

L'étude des mammifères euthériens (c.-à-d. placentaires) non volants montre bien que le rapport entre durée de lactation et durée de gestation influence le risque d'infanticide<sup>413</sup>: des infanticides par les mâles ne sont observés que dans les ordres, respectivement sous-ordres, pour lesquels ce rapport L/G est supérieur à 1 ou proche de 1. Chez les mammifères, on trouve donc de nombreuses espèces où l'infanticide a été observé en concordance avec une hypothèse de sélection sexuelle. Parmi ces espèces, on trouve beaucoup de rongeurs, mais par exemple aussi le cheval, le zèbre, le dauphin<sup>414</sup>, l'ours<sup>415</sup>, le tigre, le léopard, le lynx<sup>416</sup>, le cerf, l'hippopotame, et le chat.

### ***Et l'infanticide quand les rôles sexuels sont inversés?***

Au passage, qu'en est-il de l'infanticide par les mâles quand les rôles sexuels sont inversés? Il devient, évidemment, un infanticide par les femelles.

Chez une autre punaise aquatique géante, *Lethocerus deyrollei* (Belostomatidés), les mâles ne portent pas les oeufs sur le dos, mais s'occupent activement (en les mouillant très souvent) des oeufs déposés en masse sur une tige, à la surface de l'eau ou juste au-dessus.

---

<sup>412</sup> La dimension du corps est un fort prédicteur du rapport L/G chez les primates et les carnivores [SCH-471]. La force de cet effet indique qu'il y a des contraintes développementales et physiologiques liées à la dimension du corps et influençant gestation et lactation, et donc qu'il n'est pas facile évolutivement de changer la *life history* (ici, le rapport L/G) pour réduire les risques d'infanticide.

<sup>413</sup> La clé de lecture des ordres ou sous-ordres indiqués dans le graphe est la suivante: Carniv. Pinnipeda: Pinnipèdes (Carnivores à doigts joints par une membrane: Phoques, otaries et morse). Edentata: Edentés (fourmiliers, paresseux et tatous). Rodentia-Hystricognathi: Hystricognathes (Rongeurs de type porc-épic: porcs-épics, cobayes, agoutis, ragondins, chinchillas...). Macroscelidea: Macroscélidés (musaraignes-éléphants). Cetacea-Mysticeti: Mysticètes (cétacés à fanons: baleines). Artiodactyla: Artiodactyles (ongulés à doigts pairs: porcs, hippopotames, chameaux, cervidés, bovidés - y compris moutons et antilopes -, girafes). Lagomorpha: Lagomorphes (pikas, lièvres et lapins). Insectivora: Insectivores (taupes, hérissons, musaraignes). Perissodactyla: Périssodactyles (ongulés à doigts impairs (tapirs, rhinocéros, chevaux, ânes). Rodentia-Sciurognathi: Sciurognathes (Rongeurs de type écureuil: écureuils, marmottes, castors). Cetacea-Odontoceti: Odontocètes (cétacés à dents: dauphins, cachalots, orques). Carnivora-fissipedi: Fissipèdes (Carnivores à doigts séparés, c.-à-d. tous ceux qui ne sont pas des Pinnipèdes)

<sup>414</sup> *Tursiops truncatus*

<sup>415</sup> *Ursus americanus*, *U. arctos*, *U. maritimus*

<sup>416</sup> *Lynx canadensis*, *L. rufus*.

Lorsqu'une femelle rencontre un mâle qui "garde" ses oeufs, la femelle détruit les oeufs (qui sont donc les oeufs d'une autre femelle), et "prend" le mâle pour elle-même et ses oeufs, mâle qui va alors féconder la femelle infanticide et "entretenir" ses oeufs.

Pour contrecarrer ce risque d'infanticide, les mâles s'installent avec les oeufs nettement au-dessus de la surface, là où les femelles ne peuvent pas les percevoir<sup>417</sup>.

### ***L'infanticide comme pression de sélection***

Le fait que la valeur adaptative de l'infanticide a été (et reste) controversée a éclipsé le fait que l'infanticide a pu être une pression de sélection aussi importante que l'écologie ou la structure de la population, et donc qu'il a pu conduire à l'apparition de caractères comportementaux ou autres ayant pour fonction de diminuer sa fréquence, comme on le verra ci-après.

Comment les femelles peuvent-elles protéger leur(s) petit(s) des mâles infanticides? Quatre options tombent sous le sens: en cachant les petits vulnérables, en se dispersant, en évitant les mâles autres que le père durant le temps où les petits sont vulnérables, ou en effectuant une défense en commun (lionnes, langurs).

Mais deux autres stratégies, plus subtiles, sont possibles. Dans les deux cas, elles reposent sur la certitude de paternité.

### **Quand le danger vient du dehors: avoir un protecteur**

La première stratégie correspond à une situation où le risque principal est lié à l'arrivée de mâles totalement étrangers au groupe (qui n'ont en tout cas pas copulé auparavant avec la femelle, donc pour lesquels la probabilité - "certitude" - de paternité est clairement nulle), ce qui est le cas par exemple pour les langurs gris.

Dans ce cas, le mâle arrivant "sait" qu'il n'est pas le père des petits présents et qu'il peut donc les tuer (il en est "informé", au sens de Lorenz, c'est-à-dire que probablement il a été, lors de l'évolution, muni génétiquement d'une prédisposition à tuer les petits présents, puisque c'est toujours le cas que ce ne sont pas les siens). Alors, une bonne stratégie pour la femelle est de rechercher la protection du mâle du groupe le plus à même de défendre les petits contre ces arrivants.

### **Lien d'amitié entre mâle et femelle**

Chez les babouins chacma, les femelles qui allaitent établissent ce qu'on pourrait appeler des liens d'amitié avec des mâles. Ceux-ci sont dans au moins 68% des cas des mâles qui ont copulé avec elles. Lorsque ces femelles crient, ces mâles amis prêtent davantage attention que d'autres mâles, ou que s'il s'agit des cris d'une autre femelle (Palombit et al. 1997 ont testé la chose en passant l'enregistrement du cri d'une femelle et en mesurant le temps que le mâle passait à regarder dans la direction du cri durant les 20 secondes suivant le cri) [SCH-255]. Cette attention préférentielle disparaît si la femelle a perdu le petit.

---

<sup>417</sup> Ichikawa N. (1994). Male counterstrategy against infanticide of the female giant water bug *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of Insect Behavior*, 8 (2), 181-188.

De plus [SCH-265] le taux de réponse de ces mâles "amis" est corrélé positivement avec leur statut social (dominance) non pas *hic et nunc*, mais celui qu'il était 6 mois plus tôt, à l'époque de la conception du petit (et il y a évidemment un lien entre dominance et succès en copulations!). En pratique, ces mâles amis interviennent si la femelle ou son petit sont menacés par d'autres mâles.

Comme on le sait, l'évolution aura mené à une protection par le mâle si et seulement si, en moyenne, la probabilité qu'il soit le père est suffisamment forte pour que les gains (meilleure survie) obtenus en protégeant les petits dépassent le coût associé à la défense de ces petits (blessures). On comprend dès lors aussi pourquoi [SCH-265] le taux de réponse de ces mâles "amis" est corrélé positivement avec leur statut social (dominance) non pas *hic et nunc*, mais celui qu'il était 6 mois plus tôt, à l'époque de la conception du petit (et il y a évidemment un lien entre dominance et succès en copulations!).

### **Un protecteur tout le temps: monogamie**

Dans le cadre de la théorie de la sélection sexuelle vue plus haut, les mâles devraient chercher à s'accoupler avec autant de femelles que possible, pas juste une seule, car le succès reproducteur d'un mâle, généralement, est proportionnel au nombre de femelles qu'il arrive à féconder. Comment, dès lors, expliquer l'existence d'espèces monogames (même si elles sont rares)?

Il est difficile de donner une explication valable pour toutes les espèces monogames. Ce qu'on peut évidemment dire généralement se résume à: pour que la monogamie soit devenue la stratégie utilisée, c'est que, comparativement à d'autres possibilités en concurrence, les bénéfiques reproducteurs en étaient plus grands!

Plusieurs hypothèses ont été mises en avant pour expliquer la monogamie. A côté des hypothèses de "garde de partenaire" déjà rencontrées en passant, et de celles liées à l'investissement parental trop important pour être assuré par un seul sexe (par exemple dans notre espèce)<sup>418</sup>, l'hypothèse que la monogamie résulterait d'une pression pour les pères de protéger les petits contre les risques d'infanticide a aussi été avancée; en effet, si les petits restent avec la femelle, et que le mâle est prédisposé à les protéger, il va dès lors aussi rester avec la femelle! Au fond, ce n'est que l'aboutissement de ce qu'on voit déjà dans les liens dits d'amitié entre mâles et femelles babouins ci-dessus.

Encore une fois, toutes ces hypothèses ne sont pas exclusives l'une de l'autre: les effets de différentes pressions de sélection, évidemment, peuvent s'additionner.

---

<sup>418</sup> De manière générale, dans le contexte de l'aide à la partenaire, la monogamie a pu apparaître quand les conditions étaient telles que l'aide apportée par le père augmentait beaucoup la chance de survie des petits. L'exemple extrême est l'hippocampe, où les mâles portent les petits dans une poche ventrale pendant 3 semaines (en fait, la femelle possède l'équivalent d'un pénis avec lequel elle injecte ses oeufs dans le mâle; ils sont alors fertilisés à l'intérieur du mâle). Les mâles et femelles de cette espèce restent ensemble durant plusieurs cycles de reproduction. Chaque matin, les membres du couple se saluent avant d'aller séparément chercher de la nourriture; en cours de route, ils ignorent les autres individus. Les mâles n'ont rien à gagner à courtiser d'autres femelles (la poche ne peut contenir qu'une couvée, et la femelle peut en refaire une immédiatement après l'éclosion des petits); pour les femelles, l'avantage à rester avec le même mâle tient au fait que les hippocampes sont rares et que chercher un partenaire est dangereux [ALC].

## Quand le danger vient du dedans: flouter l'information

La seconde stratégie impliquant la certitude de paternité correspond au cas où le risque principal est représenté par les autres mâles du groupe même (qui ne sont sans doute pas le père, mais qui ont néanmoins peut-être pu copuler avec la femelle), une bonne stratégie pour la femelle et ses petits est de "laisser planer le doute": c.-à-d que l'évolution aura conduit à ce que la femelle affiche des comportements, des signaux, etc., qui vont empêcher tout mâle de savoir avec certitude qu'il n'est *pas* le père des petits de la femelle: la probabilité d'infanticide s'en trouvera diminuée.

Remarquons au passage [SCH-231] que si les pères pouvaient reconnaître leurs petits à leur aspect, en les comparant à eux-mêmes, les autres petits seraient des victimes faciles... Or, les petits ont souvent un pelage très différent des adultes (notamment chez les primates): le mâle ne pouvant se comparer aux petits, il ne peut pas observer des différences entre leur pelage et le sien qui lui indiqueraient qu'il n'est pas le père! Ce pelage néonatal ne devient un pelage semblable à celui de l'adulte qu'au moment où les petits deviennent moins vulnérables (à 18-20 semaines) et commencent à s'éloigner de la mère.

Il est donc impossible pour un mâle de déterminer si un petit est le sien ou non sur la base d'éventuelles ressemblances; l'estimation de paternité par le mâle est donc nécessairement probabiliste, et dépend à ce titre de ce qu'il sait de son histoire de couple avec la femelle.

## Floutage: ovulation cryptique et confusion de paternité

Dans les groupes multimâles, c'est le dominant qui s'accouple avec les femelles, mais, si la période de réceptivité est un peu prolongée, le mâle dominant ne "monopolisera" une femelle qu'au moment de sa fécondabilité maximale (car il a d'autres femelles à courtiser, etc.); cela laisse aux autres mâles des occasions d'accouplement, en général en-dehors de la période de fertilité de la femelle.

Ces autres mâles auront moins intérêt à tuer les petits de la femelle que la probabilité qu'ils en soient les pères est non nulle. Dans ces conditions, les femelles qui avaient des caractères qui entretenaient une certaine confusion de paternité se reproduisaient mieux que les autres, car leurs petits étaient moins souvent victimes d'infanticide.

Il se trouve que l'ovulation est invisible (cryptique) pour les mâles: seule l'attractivité de la femelle est visible, et elle est liée à l'état hormonal de la femelle (hormone oestrogène). L'oestrogène augmente durant la 2<sup>ème</sup> partie de la phase folliculaire (maturation de l'ovule), puis chute immédiatement avant l'ovulation.

Ces modifications hormonales s'associent à des changements entre autres histologiques et morphologiques. Chez certaines espèces les femelles ont des signaux visibles (ou détectables olfactivement) de loin (voir par exemple le gonflement de tout le périnée chez la femelle de babouin, qui, accessoirement, se trouve être un signal honnête de l'espérance reproductive de la femelle mesurée sur toute sa vie<sup>419</sup>); chez d'autres, les manifestations sont peu détectables.

---

<sup>419</sup> cf. Domb L.G., Pagel M. (2001) Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, 410, 204-206.

Mais l'ovulation elle-même reste imprévisible exactement: entre le moment où le maximum des signaux détectables (p.ex. gonflement des organes génitaux) est atteint et l'ovulation, il y a un intervalle variable; de même qu'entre l'ovulation et la diminution des signaux. Chez le bonobo, le premier intervalle va de 2 à 21 jours (médian: 9); le second, de 6 à 9 jours. La grande variabilité du 1<sup>er</sup> intervalle correspond à une grande variabilité de la phase folliculaire.

En résumé, plus le danger se limite aux mâles locaux, plus grande doit être l'imprévisibilité du cycle ovarien, ce qui entretient une confusion de paternité maximale. Chez le bonobo, où il n'y a pas d'immigration de mâles, le danger est donc uniquement dû à des mâles déjà présents dans le groupe local. Chez les femelles de cette espèce, la variabilité du délai entre signaux d'oestrus et ovulation est, justement, la plus grande connue. Chaque mâle qui s'est accouplé avec une femelle pendant la période où celle-ci présente des signaux d'oestrus peut potentiellement être le père des petits présents, et n'a aucun moyen de juger s'il l'est ou pas, et ce d'autant moins que, chez le bonobo, on l'a vu, la polyandrie est très élevée.

## L'infanticide chez l'être humain

### ***L'ovulation cryptique chez la femme: confusion de paternité?***

On a vu plus haut les données de Daly et Wilson qui montrent qu'un enfant dans une famille reconstituée (une situation impliquant certitude de non-paternité ou, plus rarement, de non-maternité) a 40 fois plus de risques d'être tué qu'un enfant dans une famille biologique. Certains des infanticides par les mères dans les sociétés tribales peuvent aussi être classés sous cette rubrique (voir plus bas).

Il y a donc un risque effectif d'infanticide (ou au moins de désinvestissement paternel) chez les humains. Y a-t-il des signes de mécanismes venant diminuer ce risque?

### **Des signaux d'oestrus perçus par les hommes**

On a longtemps pensé que la femme n'émet pas de signaux liés à son oestrus. En fait, on sait maintenant que ce n'est pas vrai, en ce sens que, d'une part, son désir sexuel augmente autour de la période de fécondité, et d'autre part il existe des signaux, discrets mais réels, qui sont liés à cette période, et qui sont perceptibles par les hommes, même de manière inconsciente.

Pour preuve, une étude assez récente<sup>420</sup> a porté sur les "lap dancers" au Nouveau-Mexique: ces danseuses (souvent topless) de cabaret dont la spécialité est, sur demande d'un client, de s'asseoir sur ses genoux; tournée soit vers lui soit dans l'autre sens, la fille "joue" un peu lascivement (le client n'a cependant pas le droit de toucher la fille et il n'y a pas de prostitution).

Le client peut demander que la fille fasse plusieurs de ces "dances" successives (évidemment, cela suggère qu'il la trouve attirante alors!); chacune rapporte à la fille en moyenne 14 \$ en pourboire.

---

<sup>420</sup> Miller, G., Tybur, J. M., & Jordan, B. D. (2007). Ovulatory cycle effects on tip earnings by lap dancers: economic evidence for human estrus? *Evolution and Human Behavior*, 28(6), 375-381.



L'étude a montré que les gains des filles dépendent de où elles en sont dans leur cycle: ils sont deux fois plus élevés autour de sa période fertile<sup>421</sup>! Cette variation en gains est bien moindre pour les danseuses qui prennent la pilule<sup>422</sup>. Une femme en période fertile est donc jugée plus attirante par les hommes, et ceci est évidemment dû à des signaux émis par la femme (comportementaux, visuels, olfactifs... on ne sait pas<sup>423</sup>).

### **Mais un lien temporel variable**

Pour en revenir à ce qui nous occupe ici, ce n'est donc pas que la femme n'a pas de signaux d'oestrus. Simplement le lien temporel entre signaux et moment précis de l'ovulation (et donc, s'il y a lieu, de la fécondation) est variable; dès lors, les signaux éventuellement perceptibles ne renseignent que marginalement l'homme quant à sa probabilité d'avoir effectivement fécondé la femme, et donc d'être bien le père de l'enfant à naître.

Si on admet que ce sont les mêmes pressions de sélection qui ont été à l'oeuvre que chez les autres primates, on doit en conclure que l'évolution chez les femmes, historiquement, a installé des mécanismes de confusion de paternité, qui seraient alors une réponse au risque d'infanticides intra-groupe. Ceci suggère à son tour qu'il y avait peu de risques associés à l'arrivée d'hommes arrivant d'ailleurs et prenant subitement la tête de la hiérarchie à la manière de mâles lions. Ceci est en accord avec ce qu'on sait des sociétés de chasseurs-cueilleurs<sup>424</sup>.

### **Infanticide par les mères dans les sociétés tribales**

L'infanticide par les mâles s'explique, on l'a vu, par la sélection sexuelle, et, plus précisément, la compétition entre mâles pour la reproduction avec ces individus relativement rares que sont les femelles disponibles. Il est relativement courant. Mais pourrait-il y avoir un infanticide par les femelles *de leurs propres petits*? Cela semble totalement improbable, puisque dans ce cas elles nuiraient apparemment directement à leur propre succès reproducteur.

Et pourtant, cette seconde forme d'infanticide, des mères sur leurs propres enfants, existe bel et bien, et un exemple peut servir de point de départ: Lorsque la situation est désespérée (attaque du nid par des coléoptères qui le détruisent et mangent les larves) les guêpes *Polistes* mangent leurs propres larves avant qu'elles soient dévorées [TRI-79]. Ceci correspond à une attribution optimisée des ressources (en clair, réduire les dégâts autant que possible, en récupérant sous forme énergétique une partie de l'investissement parental, qui servira pour la prochaine tentative de reproduction - par exemple sous forme d'énergie utilisée à

---

<sup>421</sup> En fait, pour les filles qui ne prennent pas la pilule, le profil de gain suit exactement la courbe de concentration de l'oestradiol dans le sang.

<sup>422</sup> En fait, la prise de la pilule a une incidence économique sérieuse pour ces filles: par période de travail, une fille qui prend la pilule gagne en moyenne 193 \$, alors qu'une qui ne la prend pas gagne 276 \$!

<sup>423</sup> Mais on sait que le comportement des femmes est différent lors de leur moment fertile, que leur visage change (les femmes en oestrus sont jugées plus attirantes sur des photos), et que l'odeur corporelle change aussi [références à retrouver].

<sup>424</sup> Notons que tout le monde n'est pas d'accord avec l'idée que l'oestrus "invisible" de la femme résulte de la sélection sexuelle. Voir par exemple: Pawlowski, B. (1999). Loss of oestrus and concealed ovulation in human evolution. *Current Anthropology*, 40(3), 257-276.

reconstruire un nid.) Peut-on imaginer une telle optimisation des ressources - menant à des infanticides - aussi chez les humains?

### **L'infanticide par les mères chez les Ayoreo**

[DHO-37] Les Ayoreo sont une ethnie à la frontière de la Bolivie et du Paraguay; ils font une agriculture de brûlis sur une moitié de l'année et font de la récolte nomade l'autre moitié. Certains sous-groupes des Ayoreo sont les dernières tribus vivant encore en isolation en Amérique du Sud en dehors de l'Amazonie.

La tribu est basée sur une structure matrilineaire et sur la lignée des soeurs (l'homme s'en va habiter dans la famille de sa femme). Les mariages sont arrangés par les principaux intéressés eux-mêmes. Il n'y a pas de polygynie, mais typiquement une série de cohabitations temporaires et d'aventures impliquant différents partenaires, avant le mariage effectif.

Au moment de la naissance d'un bébé, la femme se rend dans la forêt, avec des autres femmes pour l'aider. On rembourre le sol là où le bébé va naître car l'accouchement a lieu en position accroupie, la naissance se fait sans qu'on touche le bébé (et donc, il tombe!); à côté, on creuse un trou. Lorsque le bébé est né, s'il est désiré, les aides coupent le cordon et lavent le bébé; sinon, le bébé est poussé à l'aide d'un bâton dans le trou creusé, et celui-ci est refermé.

Les femmes Ayoreo ne parlent pas volontiers de ces cas, mais il est courant qu'une femme, au cours de ses premières unions, ait ainsi enterré plusieurs enfants! Les raisons principales avancées par ces femmes pour expliquer leur décision de ne pas garder le bébé sont (1) le fait de ne pas avoir de soutien paternel (2) les malformations constatées, (3) la naissance de jumeaux, et (4) l'arrivée d'un second bébé trop tôt, qui surchargerait la mère et mettrait en danger la survie de l'aîné.

### **Des enfants de "valeur" différente**

Les soins parentaux contribuent directement à la fitness parentale: faut-il donc considérer que l'infanticide de ses propres enfants est une pathologie? A l'évidence, le cannibalisme des guêpes *Polistes* n'est pas une pathologie mais une adaptation.

En fait, il n'y a aucune raison de supposer que les mécanismes psychologiques qui ont évolué donnent la même valeur à chaque enfant de manière non discriminative (les "enfants" des *Polistes*, étant donné les circonstances, n'ont plus aucune valeur comme progéniture!).

Chaque enfant qu'un parent accepte d'élever "mord" sur les ressources limitées du parent, et peut-être aurait-il mieux valu distribuer ces ressources autrement (le rendement aurait été meilleur). En paraphrasant Alexander:

La sélection a dû raffiner l'altruisme parental en réponse à trois questions relatives aux coûts et aux bénéfices:

*Quelle est la relation entre l'enfant et le parent (l'enfant est-il bien le mien?)*

*Quels sont les besoins de l'enfant (plus exactement, dans quelle mesure est-il capable de transformer l'aide parentale en reproduction? I.e. les ressources investies dans un enfant qui ne pourra pas se reproduire sont investies à perte!)*

*Quels autres usages le parent pourrait-il faire des ressources qu'il peut investir dans sa progéniture?*

## Les données ethnologiques

Daly et Wilson, toujours eux [DHO], sont partis de la base de données *Human Relations Area Files* (elle comprend une société prise au hasard dans chacun des 60 clusters culturels majeurs<sup>425</sup>), et ont cherché toutes les sociétés dans lesquels les ethnologues avaient noté de l'infanticide. Sur ces 60 sociétés, il y en a 35 où l'infanticide est mentionné (en tout 112 cas d'infanticide où les circonstances sont explicitées). Les raisons invoquées pour justifier ces 112 infanticides sont:

"Enfant n'est pas du parent" apparaît 20 fois: adultère (15), de l'époux précédent (3), père d'une autre tribu (2) : dans la HRAF, on rapporte qu'il y a deux sociétés où les hommes qui acquièrent des femmes ayant des enfants en bas âge exigent que ces enfants soient tués: les Yanomami (Amérique du Sud) et les Tikopia (Océanie).

"Enfant handicapé, malade", 21 fois (dans une seule<sup>426</sup> de ces sociétés il y a désapprobation sociale de ce type d'infanticide)

"Circonstances défavorables", 56 fois (dont 14 fois naissance de jumeaux, un seul des deux est alors tué<sup>427</sup>; 11 fois second bébé né trop tôt, le plus jeune est alors tué<sup>428</sup>; 20 fois pas de soutien paternel ou femme non mariée; 6 fois mort de la mère...)

"Autres", 15 fois: l'enfant est une fille (4), élimination de rivaux pour le trône (2), rituels (3), enfant conçu en inceste (3)...

En fin de compte, sur les 112 infanticides répertoriés, 97 cas correspondent à l'hypothèse darwinienne de mécanismes assurant une attribution optimale des ressources. Et une analyse fine montre que dans seulement 4 cas l'individu infanticide agit directement négativement sur sa fitness (élimination de ses propres enfants, par exemple pour ne pas devoir céder le trône).

## En parallèle: l'infanticide par les mères chez les lionnes

On s'était limité, plus haut, à parler, chez les mammifères (notamment langurs, lions), de l'infanticide par les mâles, sur des petits qui ne sont pas les leurs. Mais si on considère que l'infanticide dépend de mécanismes assurant une distribution optimale des ressources, on peut s'attendre à des infanticides de leurs propres petits par les mères elles-mêmes, dans certaines circonstances, comme on l'observe chez les Ayoreo.

[HAU-38] Chez le lion, on observe parfois en nature comme en zoo des abandons de petits (alors irrémédiablement condamnés). Il s'agit toujours de petits qui sont

---

<sup>425</sup> Comme il ne s'agit que d'un collationnement de données préexistantes et recueillies selon les intérêts des ethnologues et selon les circonstances, cette base de données est malheureusement hétérogène. Elle est cependant la seule disponible, et le restera, dans la mesure où beaucoup de ces sociétés ont depuis disparu ou été mises en contact avec d'autres.

<sup>426</sup> Les Indiens Blackfoot d'Amérique du Nord.

<sup>427</sup> Les jumeaux donnent lieu à infanticide dans les sociétés où les mères ont peu d'aide, mais beaucoup moins dans celle où il y a soutien social à la mère. Dans la base de données HRAF, sur les 14 sociétés pour lesquelles le cas "infanticide pour cause de jumeaux" est mentionné, la majorité (12 sociétés) n'implique l'infanticide que de l'un des deux enfants, avec comme critère: le second-né, ou bien le plus faible ou "déformé" des deux, ou bien... la fille. Pour les 2 autres sociétés, les données ethnographiques se contredisent (Daly et Wilson 1988, page 51).

<sup>428</sup> Ceci est en accord aussi avec les prédictions évolutives: le potentiel reproducteur du grand est supérieur (il a déjà survécu jusque-là!)

seuls survivants d'une portée (qui comprend normalement deux ou trois lionceaux). La mère les emporte sur une aire exposée où elle les abandonne.

On pourrait s'étonner de ce qu'une mère abandonne son petit (qui est évidemment bien le sien, sans le moindre doute), et gaspille ainsi l'investissement parental fourni jusque-là. Cependant, si l'on tient compte du fait que la mère aura probablement d'autres portées ensuite, l'évaluation des coûts et des bénéfices prend une autre allure.

En effet, on a calculé que, chez le lion (comme chez le grizzli, où on a observé la même chose), le succès reproducteur mesuré sur la vie entière de la femelle est plus grand si celle-ci abandonne les petits qui sont seuls, et s'investit exclusivement dans des portées plus grandes.

21.12.2016

## **Fitness, inclusive fitness, égoïsme et altruisme**

### ***Rappel: la fitness darwinienne***

La fitness au sens classique, ou *fitness darwinienne* (parfois désignée comme "aptitude adaptative" ou "aptitude reproductrice") correspond à:

- La *viabilité*, i.e. l'aptitude à survivre (mais uniquement parce qu'elle est un prérequis pour le point suivant).
- Le *succès reproducteur relatif* (ou "différentiel"): i.e. relatif au succès reproducteur des autres membres de la population.

Le fait qu'il s'agit d'un succès reproducteur *relatif* est fondamental! En effet, ce qui compte, du point de vue évolutif, c'est la contribution en gènes apportée par l'individu au pool génétique de la génération suivante, *en comparaison* de la contribution des autres individus de la population. Donc, ce qui compte pour expliquer l'évolution des traits, ce n'est pas si on a beaucoup de petits; c'est si on en a *plus que les autres individus n'en ont en moyenne*.

Encore une autre façon de le dire: la population, à la génération d'après, vous ressemblera un (tout petit) peu plus, en moyenne, si vous y avez apporté plus d'individus (vos enfants) que la moyenne des autres individus de votre génération. Au contraire, la population vous ressemblera en moyenne *moins* si vous avez produit moins d'enfants que les autres individus.

### **Le gène égoïste**

Lorsque Richard Dawkins a écrit le livre *Le Gène Égoïste*, suggérant par son titre racoleur une volonté chez les gènes, il a en fait simplement écrit un livre grand public de génétique des populations, expliquant (et le livre est d'ailleurs excellent) comment et sous quelles pressions, au cours de l'évolution, les variantes des gènes se répandent ou, au contraire, disparaissent dans la population; certaines variantes sont donc "gagnantes", d'autres "perdantes".

L'idée de gène égoïste est donc simplement un raccourci utile pour dire ce que l'on sait déjà, à savoir que les gènes encore présents dans la population sont ceux qui se sont reproduits au détriment des variantes qui leur étaient en concurrence. À ce titre, on peut donc dire que les gènes encore présents sont, tautologiquement, les

plus "égoïstes"<sup>429</sup> - leur égoïsme s'étant manifesté envers d'autres gènes, et bien sûr, n'étant que dû à la mécanique de l'évolution, et n'impliquant aucun "but" chez les gènes (qui ne sont que des molécules contenant de l'information, en fin de compte).

Cette façon de voir les choses est donc, par commodité, "géo-centrée", c'est-à-dire qu'on ne va considérer, comme niveau sur lequel s'exercent les mécanismes de sélection, que le niveau des gènes (ou configurations de gènes et de séquences d'ADN contrôlant l'expression de ces derniers). Il faut cependant rappeler qu'une description de ce type n'est que partielle, et qu'il y a d'autres niveaux où s'exercent les mécanismes de sélection. Une approche plus globale est par exemple favorisée par Eva Jablonka et Marion J. Lamb dans leur ouvrage *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Il suffit de se souvenir de l'exemple de la persistance de la lactase à l'âge adulte pour avoir un joli exemple d'interpénétration des niveaux génétique (la mutation) et symbolique (la culture des groupes pastoraux) qui montre qu'il est utile de considérer tous les niveaux. Cependant, pour ce qui nous intéresse dans ce chapitre, nous en resterons à une approche centrée sur les gènes.

### ***La sélection agit sur la fréquence relative des allèles***

Ainsi que mentionné plus haut, en termes de gènes, s'il y a succès reproducteur différentiel et que cela dépend (au moins partiellement) de caractères héréditaires, les allèles (variantes de gènes) "à succès" (responsables de la différence en succès reproducteur) deviennent plus fréquents dans la population, voire même peuvent à long terme éliminer les formes alternatives.

La conclusion logique est que *la sélection, qui porte sur les individus, va favoriser, en fin de compte, des gènes*: les allèles qui concourent à produire des organismes qui sont de bons propagateurs de ces allèles.

De manière très fondamentale, on pourrait même dire, comme le fait Dawkins [DAH-154], que les organismes vivants existent au profit de l'ADN. La preuve en est l'échelle de temps d'existence des différentes entités (durée de vie); celle des gènes est incommensurablement plus longue que celle d'un organisme. Ainsi, l'ensemble de gènes codant l'histone H4<sup>430</sup> est commun aux êtres humains et aux

---

<sup>429</sup> Attention à ce qu'on veut réellement dire! McFarland remarquait: *Therefore, genes are sometimes thought of as being selfishly bent on replicating themselves by the best possible means. While this style of thought is plainly teleological, it is easier for many people to think of a complex system in terms of the best ways for it to reach a specific end-state. It certainly seems to be a helpful way of thinking about evolution. Confusion arises when this language is treated as being virtually equivalent to the language of what genes do. What is implied is some simple correspondence between teleological and causal explanation. This leads inexorably to the belief that if it is valuable to view genes as selfish, it is also valuable to suppose that they uniquely bring into being the phenotypic character of the whole animal. It cannot be stated too strongly that the activation of a particular gene may be a necessary condition for the development of a given pattern of behaviour without it being a sufficient condition. Furthermore, the gene may exclusively program a particular bit of behaviour without being the only agent to do so. So the switch from a useful way of thinking about evolution to a misleading way of thinking about development merely encourages a crude form of preformationism-the doctrine that a recently fertilized egg is a miniature adult.*

<sup>430</sup> Une des cinq protéines histones impliquées dans la structure de la chromatine des eucaryotes: les histones formant la chromatine "entortillent" l'ADN en des unités structurales nommées nucléosomes, avec au milieu la chromatine. Cet entortillement raccourcit la molécule d'ADN d'un

petits pois, il existe donc au moins depuis la divergence des plantes et des animaux il y a... quelque 1.5 milliards d'années.

*"Un poulet est en réalité la méthode employée par les gènes du poulet pour faire des copies d'eux-mêmes."*

Cet aphorisme est de Edward O. Wilson<sup>431</sup>; quant à McFarland, il parle des organismes comme étant les véhicules d'une alliance de gènes:

*"Different genes combine in each generation to form a temporary federation. The alliance is an individual organism. By reproducing, individuals serve to perpetuate the genes which in the next generation recombine in some other kind of alliance."*

Les entités sélectionnées sont les organismes, mais, selon les points de vue ci-dessus, on peut aussi entendre celles dont la sélection naturelle contrôle directement la fréquence: les gènes [RID-330], présents dans les "alliances temporaires de gènes" que sont les individus d'après McFarland.

### ***L'altruisme envers les proches, ou: de la fitness à l'inclusive fitness***

A la relecture du cours, on aura sans doute l'impression que cet "égoïsme" des gènes a conduit systématiquement à un égoïsme comportemental chez les individus: les lions mâles tuent les petits, les femelles abandonnent leur petit pour en faire plus vite d'autres... C'est en partie vrai, mais les choses sont plus subtiles qu'il n'y paraît d'abord.

Bien que cela ne saute pas aux yeux, cet égoïsme des gènes (dans le sens à la Dawkins rapporté plus haut, c.-à-d. que seuls les gènes améliorant la reproduction des individus se sont maintenus dans la population) peut en effet paradoxalement mener à des comportements altruistes des individus qui les portent, et c'est de comprendre cela qui a permis de résoudre certains problèmes qui ennuyaient Darwin quant à sa théorie. Dans ce qui suit, on en verra un exemple pour le moins inhabituel.

### ***Illustration: les robots altruistes***

Dans un article de mars 2007, une équipe pluridisciplinaire EPFL/Université de Lausanne<sup>432</sup> a montré, dans un organisme artificiel, l'importance que revêt l'apparement (autrement dit, le fait d'avoir des gènes en commun) dans l'évolution de comportements de coopération.

Ces chercheurs ont constitué un système expérimental composé de "colonies" de dix robots qui exploraient un environnement comprenant une source de nourriture simulée (qui rapportait des points), et une source de poison simulée (qui faisait perdre des points). Ces éléments émettaient de la lumière rouge et ne pouvaient être distingués l'un de l'autre que si les robots en étaient tout près.

---

facteur 40'000, ce qui est important justement pour faire tenir le long génome d'un eucaryote à l'intérieur du noyau cellulaire.

<sup>431</sup> L'auteur de l'ouvrage "Sociobiology", paru en 1975, et qui a suscité une controverse très animée parce qu'il osait suggérer que le comportement des humains était aussi coloré par ses soubassements biologiques. On pourrait évidemment remplacer le mot poulet par le mot humain dans l'aphorisme ci-dessus!).

<sup>432</sup> Floreano D., Mitri S., Magnenat S., Keller L. (2007). Evolutionary conditions for the emergence of communication in robots. *Current Biology* 17, 514-519.

Les robots, eux, possédaient un système nerveux rudimentaire dont les connexions étaient déterminées par un "génom" artificiel<sup>433</sup>. Ils pouvaient se mouvoir grâce à des moteurs, percevaient la direction globale et la couleur des sources de lumière grâce à une caméra omnidirectionnelle, percevaient la source de poison ou de nourriture à l'aide d'un capteur orienté vers le bas, et pouvaient émettre de la lumière bleue.

Dans ces conditions, l'efficacité dans la recherche de "nourriture" peut potentiellement être améliorée si les robots se transmettent des informations sur la présence de la nourriture ou du poison. Mais cette communication implique des coûts aussi: il y a 10 robots, mais seulement 8 places à la nourriture. Signaler la nourriture est donc un acte potentiellement coûteux.

Les auteurs ont créé virtuellement<sup>434</sup> 100 colonies (toujours de 10 robots), tous les robots ayant des génomes (et donc des systèmes nerveux et des comportements) initialement aléatoires (donc différents). Chaque colonie "vivait" pendant un certain temps; certains robots rencontraient la nourriture et/ou le poison plus souvent que d'autres. Il faut noter que le comportement de chaque robot était déterminé par son génome uniquement: il n'y avait pas d'apprentissage par les individus au cours de leur "vie".

A la fin de ce temps, les 200 meilleurs robots (ceux qui avaient le meilleur score) étaient utilisés pour créer la génération suivante. Ils étaient "virtuellement accouplés" deux par deux au hasard, et le double génome qui en résultait était soumis à des recombinaisons et à un taux de mutation de 1% (ce qui imite ce qui se passe dans les organismes biologiques lors de la création des gamètes), puis un seul des deux génomes était conservé; en fin de compte, on créait ainsi 100 robots différents les uns des autres mais ayant en commun d'avoir pour "parents" deux robots relativement efficaces dans la recherche de nourriture.

---

<sup>433</sup> "The control system of each robot consisted of a feed-forward neural network with ten input and three output neurons. Each input neuron was connected to every output neuron with a synaptic weight representing the strength of the connection (Figure S1). One of the input neurons was devoted to the sensing of food and the other to the sensing of poison. Once a robot had detected the food or poison source, the corresponding neuron was set to 1. This value decayed to 0 by a factor of 0.95 every 50 ms and thereby provided a short term memory even after the robot's sensors were no longer in contact with the gray and black paper circles placed below the food and poison. The remaining eight neurons were used for encoding the 360° visual-input image, which was divided into four sections of 90° each. For each section, the average of the blue and red channels was calculated and normalized within the range of 0 and 1 such that one neural input was used for the blue and one for the red value. The activation of each of the output neurons was computed as the sum of all inputs multiplied by the weight of the connection and passed through the continuous tanh(x) function (i.e., their output was between -1 and 1). Two of the three output neurons were used for controlling the two tracks, where the output value of each neuron gave the direction of rotation (forward if > 0 and backward if < 0) and velocity (the absolute value) of one of the two tracks. The third output neuron determined whether to emit blue light; such was the case if the output was greater than 0. The 30 genes of an individual each controlled the synaptic weights of one of the 30 neural connections. Each synaptic weight was encoded in 8 bits, giving 256 values that were mapped onto the interval [-1, 1]. The total length of the genetic string of an individual was therefore 8 bits x 10 input neurons x 3 output neurons (i.e., 240 bits)."

<sup>434</sup> C'est-à-dire que les génomes artificiels et les systèmes nerveux qu'ils créaient étaient réalisés sur ordinateur, de même que les robots, simulés dans tous les détails pertinents. La procédure de reproduction et de sélection était faite ainsi entièrement virtuellement, mais, en fin de compte, le résultat (le système nerveux des robots de dernière génération) était téléchargé dans de véritables robots qu'on pouvait donc voir interagir pour de vrai.

Chaque robot était ensuite cloné pour en faire 10. Ces 10 étaient soit (a) mis tous ensemble pour faire une colonie ("apparentés": similarité génétique entre individus d'une colonie: 100%), soit répartis au hasard entre les colonies ("non apparentés": similarité génétique entre individus d'une colonie: 0%). On répétait cette procédure sur 500 générations successives. Chacune de ces "expériences" était répliquée 50 fois.

Parmi les résultats de cette étude, le plus intéressant est peut-être celui-ci<sup>435</sup>: on a vu apparaître, dans ce processus imitant l'évolution, un système de communication altruiste entre robots (soulignons-le: ceci s'est fait sans aucune sélection ou programmation de ce critère, donc spontanément au cours de l'évolution de ces organismes artificiels), et ce comportement est apparu beaucoup plus souvent dans les colonies de robots apparentés que dans les autres. Dans ces colonies de clones, au cours des dernières générations, les robots réagissaient en allumant leur lumière bleue quand ils avaient atteint la nourriture, et, corollairement, en réagissant à la lumière bleue des autres en approchant (ce qui les menait à la nourriture)<sup>436</sup>.

Les auteurs concluent que le niveau de parenté influence l'évolution de la communication coopérative: elle va apparaître et se répandre beaucoup plus facilement quand les individus sont apparentés, ou mieux, *fortement* apparentés<sup>437</sup> (et c'est ce qu'on voit chez l'animal: par exemple chez les insectes sociaux, plus bas). Le fait que cette communication altruiste apparaisse dans l'évolution totalement artificielle de robots, sans qu'à aucun moment elle n'y soit programmée (les robots ne sont sélectionnés que sur leur score en recherche de nourriture!) ne fait que renforcer l'importance d'un tel résultat - et, par ailleurs, confirme de manière éclatante la puissance des mécanismes de base de l'évolution.

### ***Le succès des insectes sociaux***

[JAI-71] Dans les forêts tropicales du centre et du sud de l'Amérique, les fourmis dominant tout autre groupe du règne animal. Les fourmis, les termites, les abeilles et guêpes sociales représentent plus des trois quarts de la biomasse de l'ensemble des insectes. Les fourmis à elles seules pèsent 4 fois plus que tous les vertébrés de ces forêts (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères).

Le succès de ces insectes est d'autant plus évident qu'il est le fait d'une minorité d'espèces. La plupart des espèces d'insectes sont solitaires. Il y a 750'000 espèces d'insectes répertoriées, et seules 13'000 sont hautement sociales, ou "eusociales".<sup>438</sup>

### **L'eusocialité**

Dans la société humaine et chez les autres vertébrés sociaux, il y a répartition des rôles entre les membres de la société, mais cette répartition n'englobe pas la reproduction (il n'y a pas de caste spécialisée dans la reproduction!). Chez les insectes qu'on vient de voir et chez certains rares vertébrés, le partage des tâches

---

<sup>435</sup> Je ne parlerai ici que des deux conditions où la sélection portait directement sur les individus (les robots reproducteurs sont les 20% ayant fait le meilleur score); dans deux autres cas, la sélection portait sur les colonies (les robots reproducteurs étaient tirés au hasard dans les 20% de colonies ayant fait les meilleurs scores).

<sup>436</sup> Dans une partie des 50 réplicats, une autre stratégie est apparue, moins efficace: signaler le poison (et, corollairement, s'éloigner de la lumière-signal).

<sup>437</sup> Ou que le niveau de sélection est la colonie; c'est leur seconde conclusion, pas développée ici.

<sup>438</sup> Chez les hyménoptères, il y a 275'000 espèces, dont seulement 6% (soit 16'500) sont vraiment sociales: 13'000 fourmis, 2'500 abeilles et bourdons, 1'000 guêpes.



englobe aussi la reproduction. C'est le niveau de société le plus avancé du point de vue de l'Evolution, et il est dit *eusocial*.

Les caractères de la socialité avancée, ou eusocialité, sont:

- Superposition, dans un même groupe social, de plusieurs générations adultes.
- Cohésion entre les membres du groupe
- Elevage coopératif des jeunes
- Division des rôles avec notamment spécialisation d'un groupe restreint d'individus dans la fonction reproductrice, les autres étant stériles et engagés dans des actes altruistes

### **Le paradoxe de l'eusocialité**

Dans les points précédents, on trouve le fait que seule une minorité des individus se reproduit; les autres ne font que des tâches altruistes qui "aident" les reproducteurs. Ces altruistes renoncent donc à se reproduire eux-mêmes; ils semblent donc renoncer à passer leurs gènes aux générations suivantes.

Cela semble aller à l'encontre de la logique même de la sélection naturelle. En particulier, ces individus ne transmettent pas plus loin les gènes codant les comportements altruistes, qui devraient donc s'éteindre dans la population, et, à fortiori, n'auraient jamais dû apparaître et se maintenir! Ceci constituait pour Darwin (et longtemps après lui) un problème insoluble, comme une écharde douloureuse enfoncée dans la théorie de l'évolution.

### **Le cas particulier des hyménoptères**

Il existe deux grands groupes d'espèces eusociales: les isoptères (dont on ne parlera pratiquement pas ici) et les hyménoptères.

Chez les isoptères (termites), il y a 2'300 espèces, toutes eusociales. Comme chez les fourmis, la société est organisée en castes (dont une caste reproductrice), et certaines espèces créent des termitières d'une grande complexité. Les termites sont monophylétiques<sup>439</sup>: elles descendent toutes d'un même ancêtre commun, passé à la vie sociale: une sorte de cafard mangeur de bois et vivant en groupes familiaux. L'eusocialité n'est donc apparue qu'une fois dans ce groupe.

C'est différent chez les hyménoptères (fourmis, abeilles, guêpes, bourdons, etc.). En effet, la plupart des espèces d'hyménoptères sont solitaires. Toutes les fourmis sont eusociales, mais la plupart des abeilles, bourdons et guêpes sont solitaires, avec des espèces eusociales de-ci de-là. On a des raisons de penser que l'eusocialité est apparue de manière indépendante au moins 12 fois chez ces hyménoptères, au moment où se diversifiaient les plantes à fleurs, il y a un peu plus de 100 millions d'années<sup>440</sup>.

---

<sup>439</sup> Monophylétique = Issu d'un seul ancêtre, d'une seule espèce, et constituant un clade (groupe d'êtres vivants rassemblant à la fois un ancêtre commun et tous ses descendants).

<sup>440</sup> Cette diversification date du Crétacé. Il y a 110 millions d'années, le nombre d'Angiospermes (plantes à fleurs, ou, étymologiquement, "à graine enfermée", car les graines sont enfermées dans le carpelle, couche de tissus qui enrobe l'ovule, et qui deviendra le fruit) était négligeable par rapport au nombre de Gymnospermes (plantes sans fleurs, ou "à graine nue": mousses, lycopes, prêles, fougères, ginkgos et conifères). Dix millions d'années plus tard, les Angiospermes dominaient.

Comment expliquer l'apparition indépendante, aussi souvent que cela et de manière "concentrée" chez les hyménoptères, de l'eusocialité? Quelle est la particularité des hyménoptères qui peut l'expliquer?

Tout ce qui précède peut maintenant s'expliquer grâce au concept de "fitness globale", une idée de génie avancée dans les années 60 par Hamilton.

### ***Théorie de la sélection de parentèle: l'inclusive fitness***

La fitness<sup>441</sup> darwinienne, on l'a vu, est la mesure du succès reproducteur relatif de l'individu, son succès (comparé aux autres individus de la même espèce) en ce qui concerne le passage de ses gènes aux générations suivantes, via ses enfants.

Au début des années 60, William ("Bill") Hamilton, alors doctorant à Oxford, eut un éclair de génie: il réalisa que cette définition était trop étroite pour expliquer l'effet de la sélection naturelle sur la fréquence relative des allèles (gènes) dans la population.

S'il est vrai, pensa Hamilton, que la sélection naturelle favorise les caractères qui aident à la transmission des gènes codant ces caractères (par définition!), ce n'est *pas nécessairement via des descendants directs: la sélection naturelle peut favoriser les caractères qui aident aussi à la transmission via des apparentés.*

Ceci constitue le cœur de la théorie de la sélection de parentèle, ou *kin selection* en anglais. Malgré l'élégance (et, au fond, l'évidence) de son idée, aussi bien la thèse de Bill Hamilton que l'article qu'il en tira mirent longtemps à être acceptés. L'article est devenu depuis un des articles les plus cités en biologie, et la contribution de Hamilton à la biologie évolutionnaire a été massivement reconnue<sup>442</sup>.

On le sait, évidemment: relativement à un individu, des frères ou sœurs, des cousins ou cousines, des neveux ou nièces, etc., ont tous une certaine probabilité de porter une copie d'un gène donné (ou plus exactement, d'un allèle, ou variante) de cet individu; probabilité d'autant plus élevée que l'apparenté est proche.

Le chemin par lequel une variante donnée d'un gène peut se répliquer et perdurer dans la population suite au comportement d'un individu n'est donc pas unique: ce chemin peut être direct (lorsque l'individu passe ses gènes à ses petits), mais il peut aussi passer par une voie collatérale, lorsque l'individu aide d'autres porteurs de la même variante à se reproduire.

Si l'individu aidé est un parent proche, la probabilité qu'il soit porteur de la variante considérée est élevée. Si c'est un parent plus éloigné, cette probabilité est évidemment plus basse, et est proportionnelle au coefficient de proximité génétique.

---

<sup>441</sup> Il semble y avoir passablement de problèmes à traduire ce terme en français. Le traducteur de RID utilise *aptitude*; JAI préfère *adéquation adaptative*.

<sup>442</sup> Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *American naturalist*, 97 (896), 354-356. "Hamilton's work led to his election to the Royal Society of London in 1980. He was also awarded the Royal Society's Darwin Medal (1988), the Scientific Medal of the Linnean Society (1989), the Zoological Society of London's Frink Medal (1991), the Kyoto Prize (1993), and the Royal Society of Sweden's Crafoord Award (1993) and received virtually every other accolade that could possibly be bestowed on an evolutionary biologist." [Dugatkin, L.A. (2007). Inclusive fitness theory from Darwin to Hamilton. *Genetics*, 176, 1375-1380]. Malheureusement, Bill Hamilton est décédé en 2000 de la malaria, contractée sur le terrain au Congo.

## **Le coefficient de proximité génétique**

### **Des gènes en commun: mise au point**

En moyenne, chacun de nos gènes a une probabilité de 50% de se trouver aussi dans notre frère ou notre soeur. On pourrait aussi dire qu'on a en moyenne 50% de gènes identiques à ceux de l'autre (bien que cette formulation soit moins correcte). Mais attention: [JAI-171] Cela ne veut pas dire que deux frères n'ont en commun que 50% de leur hérédité totale!

En effet, la majorité des gènes sont invariables entre un individu et l'autre; c'est d'ailleurs cette partie invariable qui fait de la mouche une mouche, et de l'être humain un être humain. C'est aussi dans cette partie invariable que se trouvent les gènes qui codent pour les éléments fondamentaux du phénotype, comme le gène à l'origine de l'histone dont on a parlé plus haut.

Lorsqu'on dit que deux frères (ou deux soeurs, ou un frère et une soeur) ont en commun (en moyenne) 50% de leurs gènes, on ne parle que de la partie variable du génome, celle qui crée les différences héréditaires entre individus. En réalité, deux frères ont donc commun toute la partie invariable de leur génome, et *en plus* 50% de la partie variable.

A titre de comparaison, la différence génétique *totale* entre l'Homme et le Bonobo n'est que de quelques pour-cent. Cela ne veut pas dire qu'un chimpanzé est génétiquement plus proche de vous que votre frère ou soeur...

### **Le coefficient $r$**

On exprimera la proportion d'allèles communs à deux individus, ou plus exactement la probabilité moyenne qu'un allèle d'un individu soit aussi porté par l'autre individu, par le *coefficient de proximité génétique*, habituellement dénoté par  $r$  (*relatedness*), et compris entre 0 et 1.

Ainsi, entre individus complètement non apparentés, le coefficient  $r$  vaut 0; entre jumeaux monozygotes, il est de 1. Entre frères/soeurs, il est de 0.5. (en moyenne chaque allèle porté par l'un a 50% de chances d'être porté par l'autre); entre cousins germains, il est de 0.125 (en moyenne, chaque allèle de l'un a une probabilité de 12.5% d'être aussi chez l'autre). On calcule facilement  $r$  comme  $0.5^n$ , où  $n$  est le nombre d'étapes familiales à parcourir entre les individus. Ainsi, de vous à votre cousin germain, il y a trois étapes:

- (1) de vous à un de vos parents;
- (2) de ce parent à son frère ou à sa soeur (votre oncle/tante);
- (3) de cette personne à son enfant, qui est votre cousin germain<sup>443</sup>.

Et  $0.5$  puissance 3 vaut effectivement 0.125.

Par conséquent, la fitness globale, ou *inclusive fitness (IF)*, d'un individu (en termes de passage des gènes dont il est porteur aux générations suivantes) peut être calculée comme la somme:

---

<sup>443</sup> Petit exercice pour un cas très particulier: Deux vrais jumeaux épousent deux vraies jumelles; chaque couple a un enfant, qui sont donc considérés comme cousins germains l'un de l'autre. Quel est le coefficient  $r$  entre ces deux enfants? Génétiquement parlant, ces cousins sont donc...?

de la fitness darwinienne classique ( $F$ ) de l'individu; (c.-à-d. la reproduction par voie directe)

augmentée des effets positifs (bénéfices,  $B$ ) que les actions de l'individu ont sur la reproduction des membres de la parentèle génétique, pondérés par le coefficient de proximité génétique  $r$  entre l'individu et les membres de la parentèle;

diminuée des coûts  $C$  reproducteurs que ces mêmes actions imposent à l'individu directement<sup>444</sup>.

Soit:  $IF = F + r.B - C$

Dans le cas où l'individu ne consacre pas d'énergie à aider des individus autres que ses propres petits, on a le cas dégénéré évident:

$IF = F$ .

La différence entre ces deux cas ne tient donc qu'à la partie coûts et bénéfices. Si la somme des coûts et des bénéfices est positive, alors  $IF > F$ .

Qu'est-ce que cela veut dire? Que l'évolution aura pu mener des comportements de type altruiste à se répandre pour autant que les situations aient été telles que les bénéfices pondérés étaient supérieurs aux coûts, autrement dit si et seulement si:

$r \cdot B > C$  (règle de Hamilton),

inégalité qu'on peut aussi exprimer comme  $r > C/B$

Dans des expériences subséquentes sur les générations de robots<sup>445</sup>, les chercheurs ont montré (en manipulant le coefficient  $r$  entre robots) que les comportements altruistes se répandaient exactement comme attendu en fonction de cette inégalité: ils se répandaient rapidement quand  $r > C/B$ , ils stagnaient quand  $r = C/B$ , et ils s'éteignaient rapidement quand  $r < C/B$ .

Donc, en effet si la tendance à aider un proche à se reproduire apparaît chez un individu, elle ne va être conservée par l'évolution que si le bénéfice (indirect) est strictement supérieur au coût (direct). En clair: l'évolution ne favorisera *pas* le comportement d'aider un frère si cela (a) diminue le nombre de vos enfants et (b) n'augmente pas ses chances à lui d'en élever suffisamment pour compenser votre propre perte *en termes de proportion de vos gènes conservés dans le pool génétique* - en particulier ceux qui prédisposent au comportement altruiste (dans ce cas, en effet, ces gènes s'éteindraient plutôt que de se répandre dans la population).

Ce n'est pas uniquement la proximité génétique qui compte, mais également le nombre d'apparentés qui sont aidés. Ou, comme le disait le célèbre biologiste J.B.S. Haldane: "Je veux bien sacrifier ma vie si cela peut sauver 4 de mes petits-enfants ou bien 8 de mes cousins germains!"

---

<sup>444</sup> Et, pour être complet, diminuée du nombre de petits qu'on a eus soi-même en raison de l'aide apportée par d'autres individus (et qu'on n'aurait pas eus si on n'avait pas été aidé). On ne va pas parler de cette complexification ici, mais elle est importante pour bien comprendre dans les détails les mécanismes liés à l'*inclusive fitness*.

<sup>445</sup> Waibel, M., Floreano, D., & Keller, L. (2011). A quantitative test of Hamilton's rule for the evolution of altruism. *PLoS Biol*, 9(5), e1000615.

Il faut rappeler pour terminer la nuance très importante que  $B$  est un bénéfice reproducteur *pour l'individu aidé* (tel nombre de petits en plus grâce à l'aide) mais ce n'est pas vraiment cela qui nous intéresse! Ce qui compte, c'est en quoi ce bénéfice pour autrui se traduit en un bénéfice reproducteur indirect *pour les allèles de l'individu aidant* (ce qui correspond à l'expression  $r.B$ ).

Pour clarifier tout cela, imaginons que vous aidiez (financièrement ou autrement) votre soeur et que grâce à cette aide, elle puisse faire, et élever avec succès, un enfant de plus que sans votre aide. Pour elle, le bénéfice est donc de  $B = 1$ . Mais en ce qui *vous* concerne, son enfant ne représente qu'un bénéfice de  $r.B$ , soit  $0.5 \cdot 1 = 0.5$ . En quelque sorte, le fait d'aider votre soeur vous a rapporté un demi-enfant (du point de vue de la transmission de vos gènes à la génération suivante).

Quant à vous, peut-être que le fait d'aider votre soeur vous cause une perte en potentiel reproducteur (un coût,  $C$ ), puisque vous investissez des ressources ailleurs. Il faut donc savoir aussi à combien se monte cette perte (en moyenne pour les gens qui comme vous aident leur soeur).

Votre tendance héréditaire à aider votre soeur va-t-elle survivre génération après génération? Eh bien, cela dépend de la différence entre coûts et bénéfices. Si l'aide coûte davantage ( $C$ ) qu'elle ne rapporte ( $r.B$ ), les gènes que vous portez (y compris ceux qui vous poussent à aider) seront désavantagés relativement à ceux des individus qui n'aident pas: la tendance altruiste va s'éteindre progressivement. Au contraire, si les bénéfices sont plus grands que les coûts, la tendance à aider va se répandre<sup>446</sup>.

Notons pour terminer que si l'individu aidé n'est pas apparenté, même si  $B$  est élevé (c.-à-d. que l'individu aidé a eu bien plus de descendants que s'il n'avait pas été aidé), puisque  $r$  vaut zéro, le bénéfice reproducteur indirect pour la survie des "allèles pro-altruisme" de l'individu altruiste est de zéro aussi:  $r.B = 0.B = 0$ .

### ***L'eusocialité des hyménoptères expliquée***

Hamilton cherchait à expliquer l'eusocialité des hyménoptères, et plus spécifiquement le fait que l'eusocialité soit apparue si facilement (de manière répétée) chez les hyménoptères. Pour l'expliquer, il faut partir d'une spécificité particulière à cet ordre: l'haplodiploïdie.

### **L'haplodiploïdie**

Les hyménoptères ont la particularité presque unique<sup>447</sup> que leurs espèces sont à la fois haploïdes (un seul jeu de chromosomes, comme dans les gamètes des vertébrés) et diploïdes (un double jeu de chromosomes, comme dans les cellules autres que les gamètes): les femelles sont diploïdes et les mâles, eux, proviennent d'oeufs non fécondés et sont donc haploïdes (nous avons vu précédemment que la femelle peut biaiser la sex-ratio selon les besoins du moment, en contrôlant la fécondation des ovules qui passent devant la spermathèque).

---

<sup>446</sup> Bien entendu, on peut supposer que l'individu agit envers plusieurs membres de la parentèle, donc pour être complète l'expression devrait indiquer les différents effets pondérés, ainsi que les différents coûts, pour les différents membres aidés, quelque chose comme  $IF = F + \sum (r_i \cdot B_i \cdot C_i)$  avec  $i=1 \dots n$  où  $n$  représente le nombre d'individus aidés. Mais on se passera de cette écriture ici.

<sup>447</sup> Il existe des espèces haplo-diploïdes ailleurs que chez les hyménoptères, mais elles sont très peu nombreuses.

Soit une abeille femelle donnée: elle aura en commun avec une soeur 100% de gènes, pour les chromosomes provenant de son père (n'étant que haploïde, le père ne peut diviser ses chromosomes en deux pour faire des gamètes! Il n'y a de méiose que chez la femelle); et 50% pour les chromosomes provenant de sa mère (ce qui est la proportion usuelle des espèces diploïdes). 100% pour une moitié des chromosomes (paternels), 50% pour l'autre moitié (maternels): au total, le  $r$  entre deux soeurs est de:

$$(1 + 0.5) / 2 = 0.75.$$

Dans ces conditions, pour une femelle qui ne se reproduit pas directement mais aide sa mère à produire des soeurs (dont l'une sera une future reproductrice!), la probabilité que ses gènes restent dans le pool génétique est plus grande, toutes choses égales par ailleurs, que dans le cas habituel des animaux strictement diploïdes.

Cette probabilité favorable a entraîné un biais en faveur de l'apparition de l'eusocialité chez les hyménoptères<sup>448</sup>, d'où l'apparition multiple de ce trait au cours de l'évolution.

### **La proximité génétique n'est pas le seul facteur**

En fait, seuls les aculéates (porte-aiguillon), parmi les hyménoptères, ont vu évoluer l'eusocialité: la plupart des espèces d'hyménoptères ne sont *pas* eusociales. D'autres facteurs entrent aussi en jeu dans l'émergence de l'eusocialité, que nous ne développerons pas ici faute de temps), qui devaient être présents et l'ont facilitée.

- existence préalable de soins parentaux, à partir desquels l'eusocialité a pu se développer.
- bénéfices élevés apportés par l'aide entre membres du groupe familial;
- risques élevés liés à la dispersion, c.-à-d. risque élevé de mourir sans avoir pu se reproduire une fois sorti du nid.

De même, on trouve des espèces eusociales en-dehors des hyménoptères (peu, il est vrai). Des facteurs liés au style de vie et à l'histoire de vie jouent également un rôle important.

En effet, il faut raisonner en termes de coûts et de bénéfices associés au fait de rester dans le groupe natal et d'aider les siens, comparés aux coûts et bénéfices associés à la dispersion (le fait de quitter le noyau familial) et à la reproduction.

### **De l'altruisme un peu partout**

#### **De l'altruisme chez les... plantes?**

Les mécanismes évolutifs ont une portée tout à fait générale, et rien n'empêche de chercher l'équivalent d'un comportement altruiste chez les plantes, si les circonstances s'y prêtent. Evidemment, les plantes n'ont pas un comportement au sens où on l'entend pour l'animal. Mais elles peuvent prendre des

---

<sup>448</sup> John Maynard Smith et Eörs Szathmáry (*The Major Transitions in Evolution*, Oxford University Press, 1997, p. 265) remarquent que le lien de cause à effet n'est pas aussi immédiat qu'il y paraît. Cette question simple en apparence est en réalité extrêmement complexe.

formes de croissance qui, d'une certaine manière, peuvent être considérées comme des sortes de prises de décision ou de comportements.

Ainsi, dans une expérience<sup>449</sup>, des impatientes jaunes (*Impatiens pallida*) ont été soumises à différents contextes de croissance: par groupes de quatre, soit elles étaient apparentées soit pas; et soit elles pouvaient se toucher par les racines, soit pas (réalisant ainsi un plan factoriel 2 x 2). Pendant leur phase de croissance, toutes les plantes ont été mises dans un régime pauvre en lumière, produisant des modifications de croissance chez la plante, visant à obtenir davantage de lumière. Il y a deux moyens différents de faire cela: soit en allongeant la tige de manière à sortir les feuilles de l'ombre (ce qui ne produit pas d'ombre massive sur les plantes voisines), soit en augmentant la surface de feuilles (ce qui diminue la lumière qui arrive sur les plantes voisines).

Les résultats ont montré notamment que les impatientes qui avaient des voisines non apparentées à elles augmentaient leur surface de feuilles, mais que celles qui avaient des voisines apparentées augmentaient leurs tiges sans augmenter leurs feuilles; d'autres modifications vont dans le même sens: celui d'une réaction altruiste. Cet altruisme envers les voisines apparentées ne se produisait que si les plantes pouvaient se toucher entre elles par les racines, ce qui veut dire que c'est par les racines que la plante se renseigne sur l'identité de ses voisines.

On constate donc bien que des plantes apparentées s'entraident... et que l'inclusive fitness de Hamilton est donc un modèle évolutionnaire qui s'applique bel et bien ici aussi, chez les plantes.

### **De l'altruisme chez les... spermatozoïdes?**

Dans le contexte de la compétition spermatique, on a vu auparavant que les spermatozoïdes de plusieurs mâles pouvaient être à certaines occasions en compétition au sein d'une même femelle pour la fécondation. Les spermatozoïdes d'un même mâle sont apparentés entre eux: ils partagent en moyenne 50% de leurs gènes et le sont donc autant que des frères; ils sont en tout cas bien plus apparentés qu'avec les spermatozoïdes d'un autre mâle!

On peut donc s'attendre à des cas d'entraide de spermatozoïdes: ceux de l'opossum se regroupent par deux et nagent ainsi plus efficacement, alors que chez les rats, ils peuvent former des assemblages comportant jusqu'à 50 individus, voire plus<sup>450</sup>. En particulier, ces assemblages pénètrent plus facilement dans les milieux visqueux, ce qui pourrait constituer un avantage dans le mucus cervical de l'appareil reproducteur de la femelle.

Cette coopération est bien de l'altruisme: certes, en collaborant l'individu augmente aussi ses chances de succès, mais, dans ces groupes, chaque spermatozoïde accepte aussi d'entraîner avec lui un concurrent direct, ou plusieurs, ce qui, évidemment, divise ses chances de fécondation d'autant, puisqu'un seul peut "gagner" et pénétrer dans l'ovule.

---

<sup>449</sup> Murphy, G.P., & Dudley, S.A. (2009). Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 96 (1), 1990-1996.

<sup>450</sup> Immler, S., Moore, H.D.M., Breed, W.G., Birkhead, T.R. (2007). By hook or by crook? Morphometry, competition and cooperation in rodent sperm. *PLoS One*, 2(1), e170.

## L'altruisme en fonction de r: Les aides au nid

Des altruismes complexes, aux réglages raffinés, peuvent être observés chez des vertébrés aussi. C'est le cas par exemple chez certains oiseaux, où certains individus renoncent à essayer de se reproduire durant une saison (par exemple parce qu'ils n'ont pas encore trouvé de territoire) mais aident d'autres à le faire.

[WIL-452] Chez le geai<sup>451</sup> à gorge blanche de Floride<sup>452</sup>, un oiseau qui habite un environnement discontinu et sablonneux, les individus vivent longtemps (8 ans et plus) et se reproduisent tard (à 2 ans); les couples se forment à vie; la moitié des couples environ (36 à 71 % en fonction de l'année, selon l'étude longitudinale de Woolfenden) a des aides, qui ne participent pas à la construction du nid ou à l'incubation, mais par contre participent dans tous les autres domaines (défense du territoire et du nid contre d'autres geais; attaque contre les prédateurs, nourrissage des petits).

Woolfenden et Fitzpatrick, en 1984, ont étudié en détail<sup>453</sup> cet oiseau. Ils ont ainsi observé 74 cycles de reproduction (c.-à-d. 74 cas de nidification sur quelques saisons, un couple pouvant participer à l'échantillon plusieurs fois), et ont déterminé quel était le lien parental entre les aides et les membres du couple:

lien de parenté avec les membres du couple	nombre de cas obs.	"obtiennent"
ce sont les deux parents de l'aide	48	→ frères/soeurs
le père de l'aide et une femelle sans lien	16	→ demi-fr./s.
la mère de l'aide et un mâle sans lien	2	→ demi-fr./s.
le frère de l'aide et une femelle sans lien	7	→ neveux
un couple sans lien	1	→ non app.

On constate, comme le prédit la théorie de Hamilton, que les individus aident majoritairement les apparentés les plus proches: dans le premier cas, ils travaillent à augmenter leur probabilité d'avoir des frères et soeurs; dans les trois cas suivants, des demi-frères ou neveux.

Pour que l'aide (qui ne se reproduit pas lui-même) ne soit pas perdant, il faut effectivement qu'on constate que l'aide apportée augmente suffisamment le succès reproducteur du couple, et donc l'*inclusive fitness* de l'individu qui aide.

Woolfenden et Fitzpatrick ont pu comparer<sup>454</sup> les couples sans aide avec des couples aidés; entre un couple qui se débrouille seul, et un couple avec un aide, le succès reproducteur à 3 mois augmente d'un facteur de presque 3:

	nombre de petits quittant le nid	nombre de petits encore vivants 3 mois après avoir quitté le nid

<sup>451</sup> Contrairement à ce que semblent penser passablement d'étudiants, ça se prononce comme "j'ai", pas comme "gay" !!!

<sup>452</sup> *Aphelocoma coerulescens* (Florida scrub jay)

<sup>453</sup> Woolfenden, G. E., & Fitzpatrick, J. W. (1984). *The Florida scrub jay: demography of a cooperative-breeding bird*. Princeton University Press.

<sup>454</sup> Dans d'autres études, ils ont pu contrôler l'effet de l'âge (les couples sans aide sont aussi les plus jeunes, donc les plus inexpérimentés). L'étude finale comparait les mêmes couples dans des années avec aide et des années sans aide. Les effets étaient les mêmes.



couple sans aide	1.1	0.5
couple avec aide	2.1	1.3

Il semble que la différence soit due à la défense améliorée contre les prédateurs, en particulier les grands serpents qui attaquent les petits au nid. Les aides améliorent la vigilance de la famille et les capacités de mobbing (rameutage) contre le prédateur. Cette différence est encore augmentée pour la survie à plus long terme (petits mieux nourris donc plus robustes?).

L'attribution par l'oiseau de son aide à des couples plutôt qu'à d'autres se fonde sur des mécanismes étonnamment précis d'évaluation de la distance génétique. [KRE-236] Emlen et collègues ont pu vérifier quels nids choisissent des aides guêpiers à front blanc lorsqu'ils ont le choix entre deux nids dont les petits ont un  $r$  différent relativement à eux-mêmes: les guêpiers choisissent très majoritairement d'aider les petits qui leur sont le plus proches génétiquement<sup>455</sup>, et ils sont capables de choisir de manière appropriée même lorsque un des  $r$  est 0.25 (niveau oncle ou neveu) et l'autre 0.125 (niveau cousin germain).

On comprend donc que, tenant compte de la situation, les aides maximalisent leur gain en *inclusive fitness* au travers de l'aide qu'ils apportent sélectivement à leurs apparentés. Ce choix différentiel d'un nid à aider en fonction de la proximité génétique de ses occupants nécessite de pouvoir évaluer cette proximité génétique de manière fine puisqu'il permet de distinguer neveux et cousins.

## La reconnaissance des apparentés

### ***La théorie de la parentèle implique reconnaissance de la parentèle***

[JAI-65] Pour aider son prochain, il faut pouvoir le reconnaître comme son prochain! Le donneur altruiste doit pouvoir reconnaître son degré de proximité génétique avec autrui. Mais... comment diable est-il possible de reconnaître le degré de proximité génétique d'un autre individu relativement à soi? Bien que ce soit souvent mystérieux, il n'y a là rien de magique. Les canaux sensoriels habituels (vision, olfaction...) peuvent renseigner à ce sujet.

### ***Par exemple olfactivement: la souris et le CMH***

[ADA-92] Le CMH (Complexe Majeur d'Histocompatibilité<sup>456</sup>) désigne, en immunologie, un système de reconnaissance de soi présent chez la plupart des

<sup>455</sup> Cette structure "amicale" est encore renforcée par un autre effet: dans ces conditions de fort  $r$ , il n'y a pas de compétition sexuelle entre les aides et le mâle résident (en raison des risques associés à l'inbreeding).

<sup>456</sup> Le CMH (nommé HLA - *Human Leukocyte Antigen* - chez l'homme et H-2 chez la souris) est une grande région génétique (4 mégabases) qui contient 74 gènes, extrêmement variables (certains ont 50-100 allèles de fréquence identique). Il en résulte une combinatoire produisant un très grand nombre de génotypes différents. En particulier, le CMH est responsable de la présence de glycoprotéines dans la membrane cellulaire qui "identifient" soi-même; d'autres protéines produites par le CMH attrapent les composés étrangers (p.ex. viraux) dans le cytoplasme et les "présentent" en-dehors de la membrane cellulaire. Notons qu'en dépit du rôle du CMH dans la protection

vertébrés. Il est basé sur un groupe de gènes dont certains subissent facilement des mutations: donc il existe pour ces gènes-là de très nombreux allèles, et deux individus non apparentés ont très rarement des systèmes d'histocompatibilité identiques. Cette diversité détermine en grande partie l'identité biochimique de la surface cellulaire (protéines de surface de la cellule) et donc celle de l'individu.

Si le CMH joue un rôle crucial dans la reconnaissance et la réponse immunitaire, on constate en outre une relation importante entre la diversité du CMH et les variations anatomiques, physiologiques et de développement, ce qui fait supposer que le CMH joue aussi un rôle fondamental dans le développement à partir de l'ovule fécondé. Accessoirement, on sait que le CMH participe aussi à donner son identité olfactive (son odeur!) à l'individu, qui repose sur son identité cellulaire<sup>457</sup>.

Gary Beauchamp et ses collègues, des généticiens, disposaient de deux lignées de souris congéniques<sup>458</sup> ne différant que par le CMH. Ils ont observé par hasard que les mâles s'accouplaient préférentiellement avec des femelles de type différent<sup>459</sup>. Ils ont ensuite répété cette observation dans une expérience contrôlée, et sont arrivés à la conclusion qu'en milieu expérimental comme en nature, les souris (mâles et femelles) choisissent préférentiellement des partenaires sexuels différents d'eux-mêmes quant à leur CMH. On a dès lors supposé que les individus recherchaient en s'accouplant à augmenter la variance génétique du système immunitaire de leurs descendants, ce qui constitue peut-être un avantage, encore qu'on ne sache pas exactement en quoi.

D'autre part, Wilkinson et al. ont étudié 72 souris allaitantes dans un hangar: 10 avaient fait des nids par deux, et ces couples avaient un  $r$  de 0.13 (cousins germains). Ceci pourrait s'expliquer par le fait qu'il est plus probable que cela se passe bien (cf. l'inclusive fitness) si les deux mères ont un lien génétique entre elles [JAI-258]. En résumé, des souris femelles de même CMH (donc très

---

immunitaire, la diversité génétique n'influence pratiquement pas la résistance aux maladies: son seul effet connu est lié à la susceptibilité aux maladies auto-immunes et à la malaria.

<sup>457</sup> Les glycoprotéines de membrane produisent des sous-produits de décomposition qui sont sécrétés dans l'urine et la sueur. Des enfants de 3 à 6 ans peuvent reconnaître l'odeur de leur frère ou de leur soeur. Il est à noter qu'un chien (on a testé des bergers allemands et des labradors, réputés pour leur olfaction) ne peut pas distinguer à l'odeur deux jumeaux monozygotes nourris de la même manière [JAI-280].

<sup>458</sup> Une lignée congénique est un raffinement de la lignée consanguine. On commence par obtenir des lignées consanguines en accouplant, pendant de nombreuses générations, les descendants de mêmes parents (on accouple frère et soeur à chaque génération). On obtient des individus génétiquement identiques en fin de compte, car chaque accouplement "laisse de côté" certains allèles dans la combinatoire (qui ne reviennent plus en jeu ensuite; l'homozygotie totale est obtenue chez la souris après 20-30 générations; bonne description en ADA-95). Pour obtenir des individus congéniques, on croise ceux de deux lignées consanguines, ensuite on croise la progéniture avec l'une des deux souches initiales (toujours la même) sur de nombreuses générations, et à chaque génération on sélectionne les descendants en fonction d'un caractère génétique particulier. Les deux souches ne diffèrent finalement que par cette partie-là du patrimoine génétique.

<sup>459</sup> Pour étudier cela systématiquement, ils ont croisé des souris congéniques pour obtenir une F1 (dont tous les membres sont évidemment hétérozygotes pour le CMH), et ensuite ils ont croisé entre elles les souris de cette F1. En F2, on avait donc trois groupes de souris, deux homozygotes et un hétérozygote. Les F2 homozygotes ont donc été exposées à un environnement développemental différent (leurs parents de F1 sont hétérozygotes). Les préférences des F2 homozygotes étaient différentes en partie de celles des G homozygotes identiques, ce qui indique qu'outre l'information génétique il y a intégration d'information au cours de l'ontogenèse.

probablement apparentées) sont plus susceptibles de se mettre en nid commun que des femelles différentes quant à leur CMH.

### ***Humains: CMH et préférences olfactives pour des partenaires***

En écho aux résultats sur les souris, Claus Wedekind (Université de Berne) et coll. ont publié<sup>460</sup> en 1995 des résultats étonnants. Ils ont testé 49 étudiantes et 44 étudiants quant à leur classe de complexe majeur d'histocompatibilité. Les hommes et femmes probablement ne se connaissaient pas (ils étaient de facultés différentes situés en des lieux différents de la ville). On a demandé aux hommes de porter un T-shirt neuf en coton non traité durant deux nuits; on leur a demandé d'être neutre du point de vue des odeurs (pas de parfum, savon non parfumé, lessive non parfumée, éviter certaines nourritures, les lieux enfumés, l'activité sexuelle, l'alcool, la fumée, et de dormir seuls dans leur lit).

Le lendemain de la 2<sup>ème</sup> nuit, les femmes ont dû juger 6 T-shirts: 3 provenant d'hommes ayant un CMH proche de celui du sujet, trois ayant un CMH différent. Ces femmes ont été testées dans la seconde semaine après leurs règles, car on sait qu'elles sont le plus sensibles aux odeurs à ce moment-là. Pour les sensibiliser aux odeurs, on leur avait fait aussi lire le roman de Patrick Süskind, "Le Parfum"...!

Les T-shirts étaient présentés dans des boîtes en carton contenant un sac plastique avec un trou. Il y avait une 7<sup>ème</sup> boîte contenant un T-shirt non porté, qui permettait aux sujets d'avoir pour comparaison l'odeur "de base" du T-shirt.

Les femmes devaient juger l'odeur du T-shirt en ce qui concernait l'intensité, le fait qu'elle était plus ou moins agréable, le fait qu'elle était plus ou moins sexy.

Dans ses résultats, Wedekind a trouvé que "sexy" était très fortement corrélé à "agréable" ( $r=0.85$ ), et donc un seul indice ("agréable") a été utilisé. Sur la base de cette mesure, Wedekind a montré que les femmes qui ne prennent pas la pilule préfèrent l'odeur d'hommes différents d'elles sur le plan de l'histocompatibilité. Plus troublant, cette préférence est inversée chez les femmes qui prennent la pilule!!!

Ces résultats étranges concernant les femmes qui prennent la pilule indiquent que durant la grossesse (un état simulé par l'effet de la pilule, du point de vue hormonal), les hormones stéroïdes produites peuvent inverser les préférences des odeurs.

S'agissant des odeurs de ces hommes, ce n'est sans doute pas en lien avec le choix d'un partenaire sexuel, mais pourrait se comparer au fait que les souris préfèrent des individus semblables en CMH pour faire des nids en commun. On peut supposer une tendance augmentée chez la femme enceinte de fréquenter des gens proches par le CMH, donc apparentés, car ce sont eux les plus susceptibles de lui apporter de l'aide.

On pourrait penser que les résultats de Wedekind n'ont pas nécessairement de lien avec la réalité du choix d'un partenaire. En fait, pour les femmes ne prenant pas la pilule, l'odeur de ces hommes différents sur le plan du CMH rappelait aux sujets l'odeur de leur partenaire (ou ex-partenaire) deux fois plus souvent que celles des hommes semblables à elles quant au CMH, alors qu'il n'y avait pas de différence

---

<sup>460</sup> Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., & Paepke, A.J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 260, 245-249

pour ce qui est de la parentèle (l'odeur de ces hommes-là ne leur rappelle pas l'odeur des frères, soeurs, etc.). Ceci indique que les odeurs corporelles dépendant du CMH peuvent sans doute *effectivement* jouer un rôle dans le choix d'un(e) partenaire<sup>461</sup>.

En résumé, il apparaît que les êtres humains comme les souris peuvent en quelque sorte mesurer, et utiliser, une mesure corrélée à la distance génétique entre individus pour adapter leur comportement, ce qui est en particulier nécessaire, on l'a vu, pour sous-tendre les comportements d'aide aux apparentés.

---

<sup>461</sup> Quel est le poids de cette information olfactive relativement aux autres critères d'attraction, pour l'instant nul ne le sait. Toujours est-il que des données récentes (Roberts, S. C., Little, A. C., Burriss, R. P., Cobey, K. D., Klapilová, K., Havlíček, J., ... & Petrie, M. (2014). Partner choice, relationship satisfaction, and oral contraception: the congruency hypothesis. *Psychological science*, 25(7), 1497-1503. Voir aussi, concernant la manière dont la pilule influence le choix: <http://www.sciencedaily.com/releases/2009/10/091007124358.htm>) concernant 365 couples indiquent que le fait d'arrêter de prendre la pilule, ou au contraire, de commencer à la prendre, alors qu'on est déjà en couple avec quelqu'un, fait en moyenne *baisser* le taux de satisfaction à l'intérieur du couple...

## Epilogue

Comme vous l'aurez compris, reposant sur la théorie fondamentale de toute la biologie - à savoir la théorie synthétique de l'évolution - le champ de l'éco-éthologie, que ce soit chez les humains, les animaux non humains, ou même les plantes ou les unicellulaires, est extraordinairement vaste, et il reste bien des choses surprenantes à y trouver. Revenez-y de temps à autre à l'occasion de vos lectures ou de vos conversations... et n'hésitez pas à me solliciter même en dehors du cadre du cours ou des examens. Des années après avoir suivi le cours, certains étudiants m'envoient encore des liens vers des données étonnantes qu'ils ont rencontrées, et ces informations sont toujours les bienvenues.

## Remerciements

Je tiens ici à remercier [Ariane Etienne](#), formée notamment par Jean Piaget à Genève, par Konrad Lorenz à Seewiesen et par Pat Bateson à Cambridge, professeure d'éthologie à la FPSE, malheureusement décédée en février 2010, qui a été la directrice du laboratoire d'éthologie pendant les vingt ans où j'y ai travaillé, et qui a été mon modèle pour l'enseignement. Très "haute bourgeoisie bernoise" dans son look (bien que né à Berne moi aussi, je n'ai pas suivi son modèle sur ce point!), Ariane était passionnée par son domaine et en réalité modeste, et merveilleusement disponible et accessible dans son enseignement. Tous les étudiants l'adoraient et adoraient ses cours.

Outre l'éthologie classique, et les questions issues de son propre domaine de recherche (l'orientation spatiale), qu'elle abordait dans ses cours, Ariane Etienne a joué un rôle de pionnière en introduisant un cours d'éco-éthologie et de sociobiologie (l'étude éthologique du comportement social), tout à fait à la pointe dans le domaine de l'éthologie, alors que les idées de l'éco-éthologie peinaient (et parfois peinent encore) à s'imposer dans les milieux francophones des études biologiques du comportement, et encore plus parmi les sciences humaines, frileuses lorsqu'il s'agit d'accepter que le comportement des humains *aussi* a des soubassements issus de l'évolution biologique, et qui interagissent avec les mécanismes culturels sans être effacés par ceux-ci.

C'est donc Ariane Etienne qui m'a transmis sa fascination pour les mécanismes évolutionnaires sous-tendant le comportement, et sa passion pour l'enseignement. Si je suis celui que je suis, si j'enseigne comme j'enseigne, si j'ai certaines qualités (et aussi certains défauts), c'est en très grande partie à elle que je le dois.

Je remercie aussi [Vanessa du Frat](#), biologiste de formation mais écrivain de coeur, et occasionnellement conceptrice de sites web, qui a créé la charte graphique et la structure du site web il y a onze ans - site qui est resté visuellement plaisant et facile à maintenir malgré le passage du temps. Je n'aurais sans doute pas eu autant à coeur de faire les choses aussi bien si cet écran n'était pas là pour les recevoir.

Finalement, je remercie ici aussi **tous les étudiants** qui suivent ce cours, qui se lèvent le matin pour venir m'écouter, et qui me motivent par leur présence à donner un cours aussi clair, intéressant et dynamique que possible, bien que la matière soit parfois complexe, et que je ne sois pas toujours très bien réveillé, n'étant vraiment pas du matin...



# Bibliographie autour du cours d'éco-éthologie

Dernière mise à jour: 29 novembre 2016.

## ***Allons droit au but***

Vous trouverez en bas de ce document des recommandations de lectures (pour les gens qui désireraient approfondir quelques sujets abordés au cours ou se rafraîchir les idées en vue de l'examen).

## ***Informations...***

La bibliothèque de la Faculté de Psychologie et des Sciences de l'Education possède un riche assortiment de livres sur l'approche biologique du comportement animal et humain. Les ouvrages qui sont à la bibliothèque de la FPSE (ou, parfois, de Sciences II) sont indiqués avec leur cote (sauf erreur ou omission!). Certains ouvrages seront commandés par la suite pour la bibliothèque.

Cependant, la liste ci-dessous (partielle) est en fait celle des ouvrages que je possède moi-même et à partir desquels j'ai fondé mon cours (ceci explique que certains livres, pas très nombreux par ailleurs, ne soient pas à la bibliothèque). Elle peut également en partie servir de liste des sources citées: les codes abrégés de trois lettres qui identifient les livres sont parfois indiqués dans le texte du cours. En général, les articles sont directement cités en note de bas de page. Si une référence vous manque dans le cours, contactez-moi, j'essaierai de retrouver la source...

Notez que je ne me tiens pas au courant de toutes les rééditions et mises à jour! A vous de voir s'il existe des versions plus récentes.

--oOo--

Dans le texte du cours qui précède, une grande partie des références sont données en notes de bas de page. Le reste, en principe, est sous la forme de codes dans le texte (par exemple: [JAI-254]), qui font référence à l'ouvrage correspondant dans la liste ci-dessous; le chiffre, s'il y en a un, est le numéro de la page.

Il manque certainement des références de-ci de-là dans le texte. Ce document ne se veut donc pas définitif. Merci de me signaler les références manquantes! Notez aussi que beaucoup d'ouvrages ne sont pas cités dans le corps du texte et servent simplement à vous donner davantage de points d'entrée dans la matière.

Les ouvrages qui sont à la bibliothèque de la FPSE ou des SES, toutes deux à Uni Mail, sont indiqués avec leur cote (sauf erreur ou omission!). Ceux qui sont à Sciences II ou à Genève en général sont indiqués aussi.

--oOo--

N.B.: J'avais commencé cette liste en suivant un format de biologie, et pas de l'APA; actuellement elle est un peu hybride! Si un volontaire se propose pour la reformatter...

--oOo--

## ***Ouvrages généraux de biologie générale et neurobiologie***

GOK: Gould J.L., Keeton W.T. **Biological Science** (6th ed.) N.Y., Norton, 1996. En anglais mais extrêmement clair et superbement illustré, introduit de manière idéale à la complexité du vivant. [pas en biblioth.; une édition plus ancienne est à Sciences II]

KAN: Kandel E.R. et al: **Essentials of neural science and behavior**. Prentice Hall, 1995. Une version plus brève (mais plus que suffisante) que le pavé des mêmes auteurs: Tous les liens entre la neurobiologie et le comportement. Accompagné si désiré d'un livre d'exercices. [cet ouvrage-ci n'est pas en bibliothèque, mais le pavé original y est: 612.8 PRI]

JOL: Joly J., Boujard D. **Biologie pour psychologues. Cours et exercices**. Paris: Dunod. 2001 Un survol de la biologie en lien avec le comportement. Utile. [574 (07) JOL.2] La nouvelle édition qui se trouve à la FPSE est plus complète.

LEC: Lecointre G., Le Guyader H. **Classification Phylogénétique du Vivant**. Paris, Belin, 2001. La nouvelle phylogénie: indispensable pour en finir avec la classification ancienne, décidément dépassée, et pour saisir la parenté des espèces. [pas à la FPSE, mais à Sciences II, régulièrement réactualisée]

### **Sur le mode relax**

ALE: Aleixo P., Baillon M. **Biological Psychology. An Illustrated Survival Guide**. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, 2008. Une bande dessinée expliquant toute la psychologie biologique: sens, mémoire, émotions, et même psychologie évolutionnaire. Une façon amusante de se remettre les choses en tête.

## ***Ethologie "classique", éco-éthologie et sociobiologie***

### **Ethologie générale**

BAR: Barnard C. **Animal Behaviour: Mechanism, Development, Function and Evolution**. Harlow: Pearson Education, 2004. [159.929.1 BAR.5]

BOL: Bolhuis J.J., Verhulst S. **Tinbergen's Legacy: Function and Mechanism in Behavioral Biology**. Cambridge University Press, 2009.

CAS: Campan R., Scapini F. **Ethologie: Approche systémique du comportement**. Bruxelles: De Boeck Université, 2002. [159.929.1 (07) CAM]. Manuel général sur l'éthologie, récent, bien écrit, bien fait. Couvre l'entier du domaine de manière claire, même si on peut lui reprocher une vision un peu trop classique de l'éthologie et de ne pas mettre davantage l'accent sur l'éco-éthologie. Ce défaut est certainement d'origine culturelle, l'éthologie française ayant mis très longtemps à "prendre le train" de l'éco-éthologie. L'idéal est de compenser par la lecture d'Alcock, ou de Aron & Passera (voir plus bas)



GOO: Goodenough J., McGuire B., Wallace R.A. **Perspectives on Animal Behavior**. New York: Wiley, 2001. [159.929.1 (07) GOO] Un autre manuel général, de lecture agréable. Malheureusement la première édition (1993) aborde davantage de sujets que la seconde édition de 2001 (celle qui est à la bibliothèque)

GUY: Guyomarc'h J.-C. **Ethologie**. Paris: Masson, 1995. [159.929.1 GUY] . N'est cité ici que pour en dire qu'il faut l'éviter!

MAN: Manning A., Dawkins M.S. **An introduction to animal behaviour** (5th ed.). Cambridge UP, 1998. [159.929.1 MAN]

McF: McFarland D. **The Oxford companion to animal behaviour**. Oxford UP, 1987. Version française: **Dictionnaire du comportement animal**. Paris: Laffont 1990. [159.929.1 (03) DIC] . Ouvrage de référence parfois utile.

McFA: McFarland D. **Animal Behaviour**. Harlow: Longman, 1999. Version française: **Le Comportement Animal: Psychobiologie, éthologie et évolution**. Paris: De Boeck Université, 2001. [159.929.1 MAC.9] . Malgré une réédition et une traduction récentes, l'ouvrage date passablement, l'auteur n'ayant fait que des révisions mineures depuis les versions antérieures. Pas franchement mauvais cependant (mais ce n'est pas celui-ci que je recommanderais)

SHE: Sherman P.W., Alcock J. (Ed.) **Exploring Animal Behavior**. Sinauer, 1993. [159.929.1 EXP]

## **Ethologie "classique"**

GOU: Gould J.L.: **Ethology**. N.Y., Norton, 1982. [159.929.1 GOU] Un classique, ancien mais toujours lisible.

IMM: Immelmann K. **Introduction to Ethology**. N.Y.: Plenum, 1983. [159.929.1 IMM]

TIN: Tinbergen N. **L'étude de l'Instinct**. Paris: Payot, 1953.[159.929.1 TIN]

## **Neuroéthologie**

CAM: Camhi J.M. **Neuroethology**. Sunderland: Sinauer, 1983. [159.929.1 CAM]

## **Évolution et adaptation**

ALL: Allman J. **Evolving Brains**. Scientific American Library. New York: Freeman, 2000. [612.8 ALL.2]

ASH: Asher R.J. **Evolution and Belief: Confessions of a Religious Paleontologist**. Cambridge University Press, 2012. La science de l'évolution vue par un paléontologue catholique, qui montre comment évolution et foi sont reconciliables. [en salle de lecture à la Faculté de Théologie, Uni Bastions]

BRO: Brondex, F. **Evolution. Synthèse des faits et théories. Cours et questions de révision.** Paris: Dunod, 2003. [Sciences II: 575.8 BRO]. Petit ouvrage bien fait sur les bases de l'évolution, destiné à un public d'étudiants.

COB: Cobut G. **Comprendre l'Évolution 150 ans après Darwin.** Paris: De Boeck, 2009. [574 COM]

DAH: Dawkins R. **L'Horloger Aveugle.** Paris: Robert Laffont, 1989. [version anglaise *The Blind Watchmaker* à la FPSE sous 574 DAW]

DAR: Darwin C. **On the Origin of Species.** Cambridge MA: Harvard University Press, 1964 (facsimile de l'édition originale) [traduction française à la FPSE sous 574 DAR]

LEC: Lecointre G. **Guide Critique de l'Evolution.** Paris: Belin, 2009. Meilleur ouvrage disponible pour comprendre en détail l'évolution, la théorie de l'évolution, et les enjeux autour de cette théorie, y compris les risques pour l'éducation de la montée des intégrismes créationnistes. [pas à Genève mais obtainable en prêt interurbain]

PRO: Prothero D.R. **Evolution. What the Fossils Say and Why It Matters.** New York: Columbia University Press, 2007. Discute de la nature de la science, analyse les doctrines créationnistes, et explique les fossiles, les mécanismes de l'évolution, et l'histoire des êtres vivants. Excellente introduction. [pas à Genève mais obtainable en prêt interurbain]

RID: Ridley, M. **Evolution Biologique.** Paris: De Boeck Université, 1997. [à Sciences II]

THO: Thomas, F., Lefèvre, T., & Raymond, M. (2010). **Biologie Evolutive.** Bruxelles: De Boeck. Manuel de niveau master en biologie, 800 pages, extrêmement complet mais (évidemment) très technique. [disponible à Sciences II et au CMU notamment]

## **L'évolution de l'être humain**

COP: Coppens, Y., Picq P. **Aux Origines de l'Humanité.** Paris: Fayard, 2002. [FPSE, les 2 volumes bloqués en bibliothèque, section références]

## **L'éthologie avec un fort accent sur l'adaptation**

ALC: Alcock J. **Animal Behavior.** (6<sup>ème</sup> ed.) Sunderland: Sinauer, 1998, ou 7<sup>ème</sup> édition (remaniée), 2000. [diverses éditions plus anciennes: 159.929.1 ALC]

## **Eco-éthologie (behavioural ecology) et sociobiologie**

ALT: Alcock J. **The triumph of sociobiology.** Oxford: Oxford University Press, 2001. [159.929.1 ALC.4]

ARN: Arnqvist G., Rowe L. **Sexual conflict**. Princeton University Press, 2005.

ARO: Aron S., Passera L. **Les Sociétés Animales**. Bruxelles: De Boeck Université, 2000. [159.929.1 ARO]

DAN: Danchin E., Giraldeau L.-A., Cézilly F. **Ecologie Comportementale. Cours et questions de réflexion**. Paris: Dunod, 2005. [574 DAN]

JAI: Jaisson P. **La Fourmi et le Sociobiologiste**. Paris, Odile Jacob, 1993. [159.929.1 JAI]

KRE: Krebs J.R., Davies N.B. **Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach**. Oxford: Blackwell, 1998. [159.929.1 BEH.7]

TRI: Trivers R. **Social evolution**. Benjamin/Cummings, 1985. [159.929.1 TRI]

WIL: Wilson E.O. **Sociobiology. The New Synthesis**. Harvard University Press, 2000. (Edition originale: 1975) [159.929.1 WIL]

### **Génétique du comportement**

PLO: Plomin R., DeFries J., McClearn G., Rutter M. **Des gènes au comportement**. De Boeck, 1999. [575.1 DES]. Indispensable pour comprendre l'héritabilité des caractères comportementaux.

### **Éthologie humaine classique**

EIB: Eibl-Eibesfeldt I. **Human ethology**. N.Y.: Aldine de Gruyter, 1989. [159.929.1 EIB]

LAN: De Lannoy J.D. **L'Éthologie Humaine**. Paris, PUF (Que Sais-Je), 1997. [159.929.1 LAN]

### **Psychologie et psychiatrie évolutionnaire**

BAC: Barkow J.H., Cosmides L., Tooby J. **The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture**. Oxford: Oxford University Press, 1992 [159.922.7/8 ADA]

BAL: Barash D.P., Lipton J.E. **The Myth of Monogamy. Fidelity and Infidelity in Animals and People**. New York: W.H. Freeman & Co., 2001.

BAR: Baron-Cohen S. (ed.) **The Maladapted Mind. Classic Readings in Evolutionary Psychology**. East Sussex: Psychology Press, 1997. [616.891 MAL]

BET: Betzig L. **Human Nature: A Critical Reader**. Oxford: Oxford University Press, 1997. [159.929.1 HUM.3]

**BJO:** Bjorklund D.F., Pellegrini A.D. **The Origins of Human Nature. Evolutionary Developmental Psychology.** Washington: American Psychological Association, 2002. [159.922.7/8 BJO]

**BUS:** Buss D.M. **Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind.** Boston: Allyn and Bacon, 1999. [574 BUS]

**BUE:** Buss D.M. **The Evolution of Desire. Strategies of Human Mating.** New York: Basic Books, 2003. [159.922 BUS.2].

**BUH:** Buss D.M. **The Handbook of Evolutionary Psychology.** Hoboken, NJ: John Wiley and Sons, 2005. [574 (07) HAN, bloqué en bibliothèque FPSE]

**BUM:** Buss D.M. **The murderer next door. Why the mind is designed to kill.** New York: Penguin Press, 2005. [159.922 BUS.2]

**DHO:** Daly M., Wilson M. **Homicide.** N.Y.: Aldine de Gruyter, 1988. [343.9 DAL]

**JOP:** Jones, D. **Physical Attractiveness and the Theory of Sexual Selection.** University of Michigan, 1996. [pas dans le réseau romand]

**LAL:** Laland K.N., Brown G.R. **Sense and Nonsense. Evolutionary Perspectives on Human Behaviour.** Oxford University Press, 2002. [574 LAL]

**RIR:** Ridley, Matt. **The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature.** Penguin, 1994. [à Sciences II]

**SCF:** Schäppi R. **La Femme est le Propre de l'Homme. De l'Ethologie Animale à la Nature Humaine.** Paris: Odile Jacob, 2002. [159.929.1 SCH]

**STE:** Stevens A., Price J. **Evolutionary Psychiatry.** Londres: Routledge, 2000. [616.89 STE]

**WOR:** Workman, L., et Reader, W. **Evolutionary Psychology: An Introduction.** Cambridge University Press, 2008 [574.WOR.2]. (version française: **Psychologie Evolutionniste: une Introduction.** Bruxelles: de Boeck, 2007 [574.WOR])

Voir également le site web: EvoPsy ( <http://evopsy.org> )

**Sujets particuliers (homosexualité, épigénétique, sélection de groupe et niveaux de sélection, guerre, sex ratio, infanticide...)**

**AVI:** Avital E., Jablonka E. **Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution.** Cambridge University Press, 2000. [159.929.1 AVI]

**AXE:** Axelrod R. **The Evolution of Cooperation.** New York: Basic, 1984. [traduction française sous le titre *Comment réussir dans un monde d'égoïstes: théorie du comportement coopératif.* Paris, Odile Jacob, 1996; 159.9.03:300 AXE]

- BAG:** Bagemihl B. **Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity.** London: Profile Books, 1999. [159.929.1 BAG]
- BAH:** Barash D.P., Lipton J.E. **How Women Got Their Curves and Other Just-So Stories.** Columbia University Press, 2009.
- BAZ:** Balthazart J. **Biologie de l'Homosexualité.** Mardaga,
- BRA:** Bradbury J.W., Vehrenkamp S.L. **Principles of Animal Communication.** Sunderland, Mass.: Sinauer, 1998. [159.929.1.BRA]
- GAT:** Gat A. **War in Human Civilization.** Oxford University Press, 2006. Dans la première partie de ce livre, Azar Gat, politologue israélien, avance sur 150 pages une analyse évolutionnaire de la violence et la guerre.
- GRA:** Grant V.J. **Maternal Personality, Evolution and the Sex Ratio.** London: Routledge, 1998. [bibliothèque SES: 306.7 GRA]
- GOA:** Gould J.L., Gould C.G. **The Animal Mind.** N.Y.: Sci Am Library, 1994. [159.929.1 GOU]
- HAU:** Hausfater, G., Hrdy, S.B. **Infanticide. Comparative and Evolutionary Perspectives.** New York: Aldine, 1984. [159.929.1 INF]
- JAB:** Jablonka, E., Lamb, M.J. **Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life.** MIT Press, 2005.
- JUD:** Judson O. **Manuel universel d'éducation sexuelle à l'usage de toutes les espèces.** Paris: Editions du Seuil, 2004. Très drôle, cet ouvrage passe en revue, sous la forme 'Chère Dr Tatiana, j'ai un problème...', les mœurs reproductrices étranges de nombreux animaux. [obtenable en prêt interbibliothèques]
- RIC:** Richerson P.J., Boyd R. **Not By Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution.** Chicago: The University of Chicago Press, 2005. [574 RIC.2]
- SCH:** van Schaik C.P., Janson C.H. (Ed.) **Infanticide by Males and its Implications.** Cambridge University Press, 2000. [159.929.1 INF.3]
- SHA:** Shackleford T.K., Pound N. (Eds.) **Sperm Competition in Humans: Classic and Contemporary Readings.** Springer, 2006. [à faire commander]
- SOB:** Sober E., Wilson D.S. **Unto others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior.** Harvard University Press, 1998. [à la bibliothèque de philosophie]
- SOM:** Sommer V., Vasey P.L. **Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective.** Cambridge University Press, 2006 [commandé]

WAB: Walsh A., Bolen J.B. **The neurobiology of criminal behavior : gene-brain-culture interaction.** Ashgate, 2012. [612.8 WAL.6]

WIB: Wilson G., Rahman G. **Born Gay: The Psychobiology of Sex Orientation.** Peter Owen, 2008. [commandé]

WIG: Wilson, G.C. **Group Selection.** New Brunswick, USA: Aldine, 2008. [aucune bibliothèque, mais je l'ai].

WUN: Wunsch S. **Comprendre les origines de la sexualité humaine.** L'Esprit du Temps, 2014.

## Guides et atlas

LEH: Lehner P.N. **Handbook of Ethological Methods.** Cambridge University Press, 1998. [159.929.1 (07) LEH]

NIE: Nieuwenhuys et al. **The Human Central Nervous System.** Springer, 1988. [612.8 NIE]

## Articles isolés téléchargeables

ZEI: [Zeifman D.M. \(2001\) An ethological analysis of human infant crying: Answering Tinbergen's four questions.](#) *Developmental Psychobiology* 39, 265-285.

## Lectures recommandées

### *En tout premier:*

Les ouvrages à parcourir en premier si le domaine vous "branche" (ils sont décrits plus en détail plus loin):

- A feuilleter en premier, pour avoir un panorama général de l'éthologie: [Campan et Scapini: Ethologie](#). Un peu imposant, ne vous laissez pas impressionner. Inutile de tout lire d'ailleurs.
- [Alcock: Animal Behavior](#) si c'est plutôt l'approche évolutive de l'animal qui vous intéresse et que vous maîtrisez l'anglais;
- [Aron et Passera: Les Sociétés Animales](#), si les explications évolutives du comportement social vous intéressent particulièrement (ou Jaisson: *La Fourmi et le Sociobiologiste*);
- Daly et Wilson: *Homicide*, si c'est l'approche évolutive de l'être humain qui vous fascine ([Schäppi: La Femme est le Propre de l'Homme](#) si vous ne lisez pas l'anglais).

### *Le comportement en tant qu'adaptation*

- Le manuel de John Alcock (ALC) mentionné ci-dessus est une excellente introduction à l'approche évolutive du comportement animal. Il contient de

nombreux exemples parfois spectaculaires. Alcock a remanié son ouvrage au cours des éditions pour lui donner de plus en plus un fil conducteur axé sur l'adaptation. **S'il ne fallait lire qu'un seul ouvrage sur l'animal, c'est celui-là que je recommanderais.** Depuis la 7<sup>ème</sup> édition, c'est, en plus, un beau livre illustré en couleurs.

- L'excellent *Ravens in Winter* de Bernd Heinrich (HEI) raconte l'expérience personnelle de l'auteur étudiant les raisons adaptatives du comportement des grands corbeaux (*Corvus corax*) en milieu naturel (pourquoi diable crient-ils lorsqu'ils ont trouvé une charogne?). Fascinant.

### **Ethologie générale**

- Le manuel de Campan et Scapini, (CAS), assez récent (2002) et en français, couvre tout le domaine de l'éthologie sous ses différentes facettes. Dense, bien écrit et très complet (bien qu'un peu verbeux et parfois un peu égocentré), il est idéal pour avoir un panorama complet du domaine.
- Le manuel de James L. Gould (GOU), déjà ancien mais toujours réédité, donne une bonne idée de l'éthologie classique.
- Pour ceux qui lisent facilement l'anglais, je recommande le manuel de Judith Goodenough et coll. (GOO). Lui aussi couvre l'entier du domaine, et il est moins dense que CAS (ce qui est à la fois un avantage et un désavantage).

### **Eco-éthologie (behavioural ecology) et sociobiologie animale**

#### **Eco-éthologie**

- L'ouvrage collectif (KRE) édité par John Krebs et Nicholas Davies donne un panorama riche (bien qu'un peu technique) de la *Behavioral Ecology*.
- Danchin et al.: *Ecologie Comportementale (DAN)* est un manuel très complet d'éco-éthologie. Un gros ouvrage de 630 pages, très technique et très détaillé, destiné principalement aux étudiants en biologie (en France, explicitement dédié aux niveaux Master, CAPES et Agrégation), mais qui donne le détail des fondements méthodologiques et montre en quoi l'éco-éthologie est une discipline scientifique quantitative.

#### **Sociobiologie**

- L'ouvrage de Pierre Jaisson (JAI), en français, est d'une lecture agréable et constitue une excellente introduction à la sociobiologie (à l'origine l'étude des origines des sociétés animales, particulièrement chez les hyménoptères eusociaux). Il aborde évidemment les thèmes de l'altruisme envers la parentèle et de l'altruisme réciproque.
- L'ouvrage de Edward O. Wilson, *Sociobiology*, (WIL) dont le dernier chapitre a en son temps fait scandale, reste un classique de l'approche sociobiologique. Dans sa réédition actuelle (conforme à l'original, mais avec une section introductive), c'est un livre magnifique et fascinant.
- Le livre d'Aron et Passera (ARO) sur les sociétés animales explique clairement les influences évolutives sur la structuration des comportements reproductifs et sociaux.

## ***Ouvertures***

- Avital et Jablonka (AVI) suggèrent que le rôle de la transmission culturelle dans l'évolution a été sous-estimé.
- Sober et Wilson (SOB) rouvrent le dossier de la sélection de groupe (la sélection naturelle ne retiendrait pas uniquement les caractères favorables à l'individu, mais, dans certains cas, aussi ceux favorables au groupe) et affirment que l'attitude majoritaire des biologistes (qui la rejettent depuis la démonstration de Williams) est un préjugé.

## ***Comportement humain***

### **Approche classique**

- Le petit ouvrage de Jacques De Lannoy (LAN) introduit à l'approche la plus classique de l'éthologie humaine.
- Pour un répertoire multiculturel, largement illustré, des comportements, on pourra feuilleter le pavé d'Irenaüs Eibl-Eibsfeldt (EIB).

### **Des gènes au comportement**

- L'ouvrage de Plomin et al (PLO) fait très bien le lien entre gènes et comportement.

### **Psychologie évolutionniste (sociobiologie humaine)**

- L'ouvrage en français *La Femme est le Propre de l'Homme*, de Rolf Schäppi (SCF), psychiatre et éthologue genevois, introduit à la question de la nature humaine d'une manière très lisible. **Excellent ouvrage pour commencer.**
- La version plus moderne et controversée de l'éthologie humaine (la sociobiologie humaine sous sa nouvelle mouture: la psychologie évolutionniste) est décrite dans Buss (BUS), un ouvrage qui a pour qualité de ratisser large et pour défaut de présenter les choses à l'emporte-pièce. Mais il est tout de même intéressant, et constitue un bon point de départ pour des recherches bibliographiques dans ce domaine. Plus récemment, Buss a édité un vaste ouvrage collectif (BUH) qui fait le point sur les différentes facettes du comportement vu sous l'angle de la psychologie évolutionnaire.
- Workman et Reader (WOR) est un ouvrage qui ratisse large lui aussi, s'intéressant à l'évolution des comportements de sélection de partenaire etc., mais aussi à celle du développement social, des comportements de groupe, de la cognition, du langage, des émotions... Il existe en anglais et en français.
- Betzig (BET) ainsi que Laland et Brown (LAL) comparent de manière très critique les différentes approches adaptationnistes (évolutives) du comportement humain. Très utile pour évaluer les mérites et défauts de l'approche sociobiologique du comportement humain.
- *Homicide* (DHO), de Daly et Wilson, est un excellent ouvrage appliquant de manière très pointue l'approche évolutive à la violence chez l'être humain.



**S'il ne fallait lire qu'un seul ouvrage sur l'être humain, c'est celui-ci que je recommanderais. (Il est malheureusement en anglais)**

- Le tout petit ouvrage de Daly et Wilson (DAL) est un bon point d'entrée aussi, sur le thème particulier de l'investissement parental.



**Notes**





