

Master 1 Tours - Biologie des Populations
Écologie Comportementale – cours Alain Lenoir 2005

CHAP.1 - INTRODUCTION

L'écologie comportementale, une approche évolutive du comportement animal

L'étude du comportement animal est d'actualité. Il est important de connaître le comportement des insectes nuisibles pour les contrôler, de connaître la routes des migrateurs comme les baleines, les tortues⁽¹⁾ ou les oiseaux menacés pour établir des sanctuaires pour les protéger de l'extinction. Les études récentes sur le comportement ont révélé bien des surprises fascinantes ; par exemple que les mâles de libellules demoiselles utilisent leur pénis comme une cuillère pour retirer le sperme de leurs rivaux qui se sont accouplés avant eux ou que la fauvette des Seychelles est capable de contrôler le sexe de ses œufs (donc le sex-ratio) pour avoir plutôt des filles quand c'est avantageux selon les conditions écologiques. Le pénis de la libellule est un outil dans la compétition sexuelle, le contrôle du sex-ratio une adaptation à des conditions locales. Ces aspects seront développés dans le cours d'écologie comportementale.

⁽¹⁾ On vient par exemple de s'apercevoir que la tortue verte (*Chelonia mydas*) qui migre des côtes du Brésil vers les îles Ascension au milieu de l'Atlantique, soit plus de 2000 km, ne traversent pas directement l'Atlantique mais allongent leur trajet parfois de près de 800 km le long de la côte du Brésil, ce qui augmente les risques de capture par les pêcheurs.

Questions sur le comportement

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

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

Autre exemple : la mouette rieuse (*Black-headed gull, Larus ridibundus*), étudié par Tinbergen, qui retire les coquilles d'œufs du nid 1h après l'éclosion des poussins. Ce comportement a pu être sélectionné car les oiseaux qui présentaient ce comportement perdaient moins de poussins capturés par les prédateurs. Les coquilles peuvent en effet être un signal visuel facilitant le repérage du nid par des prédateurs comme les corbeaux. Pour montrer cet effet, Tinbergen a pour cela pris des œufs dans des nids et les a dispersés dans les dunes sur le sable, puis placé des coquilles à des distances variables. Les œufs situés à 15 cm de coquilles ont été enlevés par les corbeaux à 42% contre 21% pour ceux situés plus loin à 2 mètres (Tableau 1). Cela montre bien que les coquilles vides sont un signal qui permet aux prédateurs de localiser plus facilement les nids.

Figure 1. Mouette rieuse qui enlève les coquilles d'œufs de son nid après l'éclosion du poussin (Alcock, Animal Behavior, 1979)

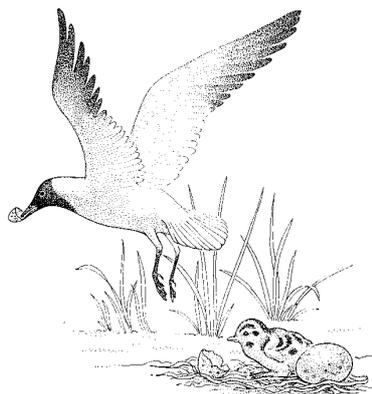


Tableau 1 : Effets de la proximité des coquilles d'œufs par rapport aux œufs sur la prédation par les corbeaux (Tinbergen 1963), d'après Alcock p. 10

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

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

L'écologie comportementale (*Behavioural Ecology*) est née de la volonté de mesurer l'efficacité du comportement (on parle de l'économie du comportement). On prendra comme exemple la vie en groupe. Est-ce que la vie en groupe contribue à la survie de l'individu ? Cette question devra être pensée aussi en termes écologiques : type de nourriture consommée, ennemis, besoins pour la nidification, etc. Les pressions écologiques vont favoriser (donc sélectionner) ou pénaliser la vie en groupe. Les études du choix du partenaire, du foraging, du mode de vie et autres décisions comportementales vont dépendre des conditions écologiques et vont donc avoir des retombées sur la biologie des populations.

Exemple récent : les lycaons (*Lycaon pictus, hunting dog*) qui vivent en meutes organisées complexes disparaissent du continent africain rapidement. On vient de montrer que leur survie est liée à la taille de la meute. Dans les groupes trop petits, tous les adultes se consacrent à la chasse, laissant les petits sans garde, et la troupe dépérit peu à peu. Pour lutter contre leur raréfaction, il vaudra mieux réintroduire un grand groupe en une seule fois plutôt que des petits groupes [1, 6].

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

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

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

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

L'écologie comportementale

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

L'écologie comportementale est une science jeune, le livre fondateur en est : « *An Introduction to Behavioural Ecology* » de John R. Krebs (Oxford) et Nicholas B. Davies (Cambridge) en 1981 (Behavioral Ecology en américain).

Ce livre en est maintenant à sa 3^{ème} édition (1981, 1987 et 1993).

Il s'accompagne d'une série « *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* » qui comporte maintenant 4 volumes (1978, 1984, 1991 et 1997). Ces livres sont de recueils de chapitres par divers auteurs et beaucoup plus difficiles.

Depuis 1984 il y a un congrès international bisannuel de la « *International Society of Behavioral Ecology* ». Les derniers se sont tenus à Zurich (2000) Montréal (juillet 2002), le 10^{ème} a eu lieu en Finlande en 2004, le 11^{ème} se tiendra à Tours en 2006. Une revue spécialisée dans cette discipline a été créée en 1990 et s'intitule « *Behavioral Ecology* ».

En France on parle souvent d'écoéthologie qui recherche les modifications comportementales liées au milieu.

L'écologie comportementale acquiert progressivement une place en tant que discipline scientifique, mais avec du retard en France où la première réunion s'est tenue seulement en 1998.

Développements récents de l'écologie comportementale

1. Théorie de la sélection de parentèle et l'altruisme

La sélection naturelle favorisant les individus ayant la meilleure fitness, on s'attend à ce que les comportements soient essentiellement de nature égoïste, au détriment du groupe. En réalité, on observe de nombreuses formes de coopération, qui permettent aux individus concernés

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

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

2. Sélection sexuelle

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

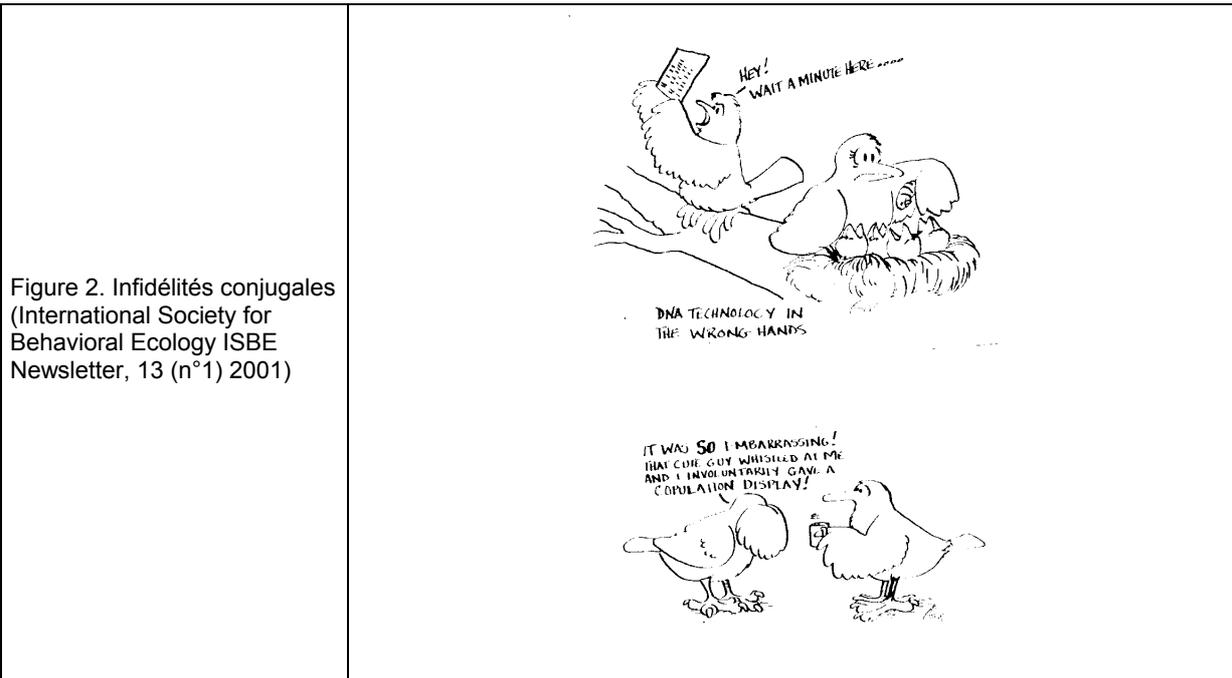
De nombreux travaux sont réalisés actuellement sur les signaux sexuels et leur fiabilité. Est-ce que l'information est exacte ? On a par exemple découvert que les animaux utilisent des signaux indicateurs de résistance aux maladies et parasites. Ces signaux sont donc « honnêtes », mais la « tromperie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

3. Techniques moléculaires

La biologie moléculaire a explosé depuis les années 90... et a révolutionné des idées considérées comme sûres ! L'analyse des empreintes génétiques a permis de progresser considérablement dans l'étude des liens de parenté. Cela a révélé bien des surprises, par exemple chez les oiseaux monogames, qu'il va falloir rebaptiser... On calcule des taux de **paternité hors couple (PHC)** qui sont parfois surprenants car cela avait complètement échappé aux observateurs avertis : 30% chez l'hirondelle rustique. Le divorce existe plus fréquemment qu'on ne le supposait. Il en est de même chez les mammifères « monogames » comme la marmotte où le taux de PHC atteint 20 à 30%. Ces taux sont parfois très surprenants comme dans le cas du **carouge à épaulettes** (*Agelaius phoeniceus*, *Red-winged blackbird*) des grandes plaines agricoles du Middle-West américain. 45% des nids du carouge à épaulettes contiennent au moins un petit engendré par un autre mâle. Dans les années 70, les biologistes de la faune sauvage américains ont voulu limiter les populations de carouge à épaulettes car ces oiseaux causaient des dégâts aux cultures. Ils ont alors vasectomisé les mâles, mais à leur grande surprise, au moins 50% des œufs étaient malgré tout fécondés. Cela pouvait provenir de modifications de comportement des mâles stériles, qui pouvaient accroître la fréquence de leurs copulations extraterritoriales, mais ce n'était pas le cas. L'explication est venue en 1990 avec les analyses de paternité, qui ont révélé de nombreuses PHC et que ce phénomène était fréquent en situation normale.

Il en est de même pour les oiseaux à lek où les mâles territoriaux ne sont pas les uniques reproducteurs. Cela entraînera une nouvelle analyse des modèles évolutifs de la formation des leks et des corrélats (plumage, comportement) du succès reproducteur. Les mammifères sont concernés aussi, par exemple la marmotte a un taux de PHC de 20%. Les analyses génétiques ont permis de mieux comprendre la structure des populations et des groupes sociaux, en

particulier les interactions de parentèle en relation avec l'altruisme. Il faut comparer les systèmes socio-sexuels apparents aux systèmes socio-sexuels génétiques.



4. Variations géographiques du comportement et perspective évolutionniste.

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

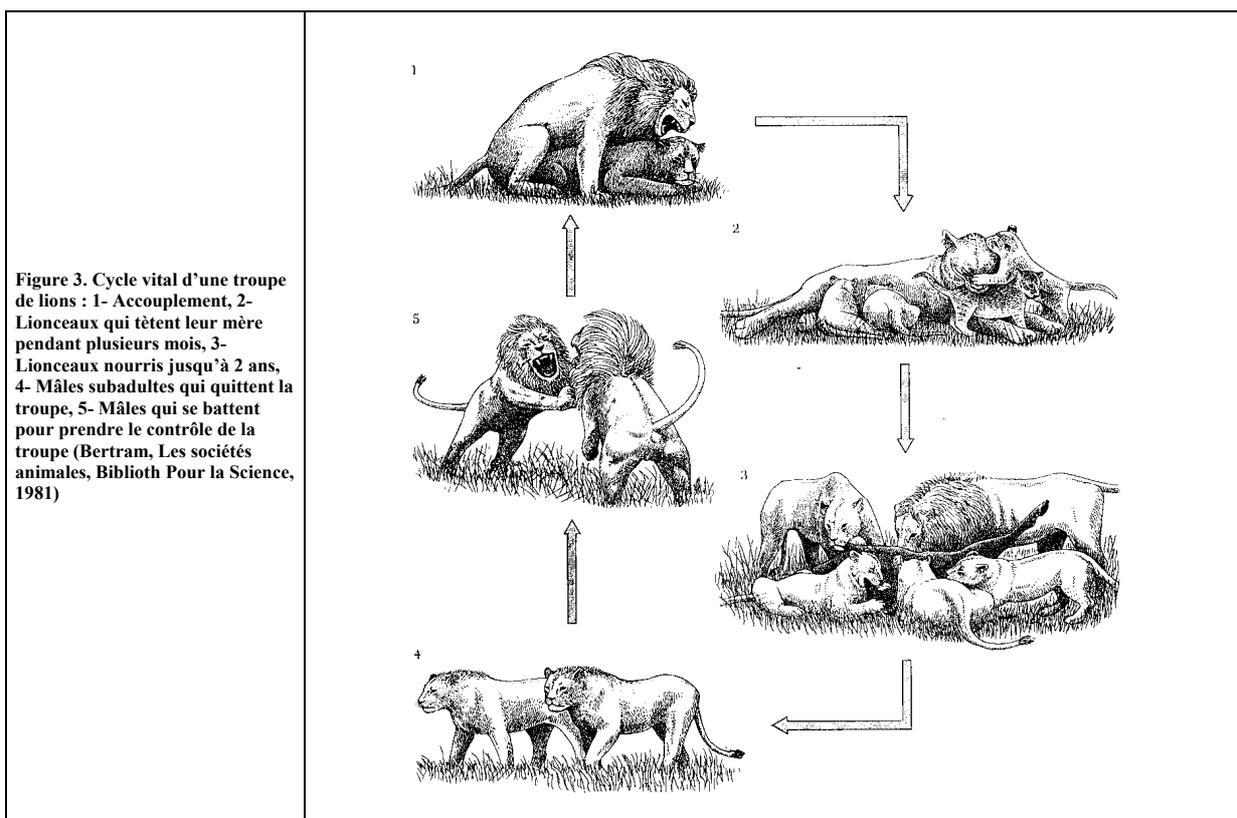
L'écologie comportementale était centrée au début sur l'étude des fonctions, et se déplace vers les mécanismes. Par exemple la sélection sexuelle longtemps étudiée sous l'angle évolutif fait l'objet de recherches sur la perception des signaux. Les caractères sexuels secondaires, fondamentaux dans la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

UN EXEMPLE : LE COMPORTEMENT REPRODUCTEUR DES LIONS

Il s'agit d'un système coopératif où les liens parenté sont très importants. Voir [2, 4, 5].

En Tanzanie, dans les plaines du parc national du Serengeti (Tanzanie)¹ les lions vivent en troupe matriarcales de 3 à 12 femelles adultes et de leurs jeunes, plus 1 à 6 mâles (le plus souvent 2 à 4).

La troupe défend un territoire dans lequel les animaux chassent (surtout des gazelles et des zèbres). Ce territoire est marqué par des rugissements émis aussi bien par les femelles que par les mâles, portant à 5-8 km à la ronde à l'attention des troupes voisines ou des individus errants. Ces rugissements permettent aussi le contact entre individus de la troupe. Des expériences de play-back ont bien montré ces phénomènes. À l'intérieur de la troupe toutes les femelles sont très fortement consanguines (sœurs, mères et filles, cousines). Les femelles sont nées dans la troupe, elles y conservent des relations amicales sans rivalité, elles collaborent pour la chasse et y restent pour se reproduire, elles se reproduisent de 4 à 18 ans (durée de vie maximum), ce qui assure une longue vie reproductive. Si la troupe comporte un excédent de femelles, certaines jeunes sub-adultes peuvent cependant être exclues, devenir nomades et se joindre à une autre troupe.



¹ Population de plus de 3000 lions étudiés depuis 1966 (voir Pour la Science juillet 1997), Les lions du Serengeti, décimés par chiens errants qui leur transmettent la maladie de Carré, ont été vaccinés (Sc et av mars 97). En dehors de l'Afrique, on trouve quelques lions en Inde dans la forêt de Gir (Gujarat) où ils sont protégés avec succès.

Il en est toute autre chose pour les mâles qui, à l'âge de 3 ans, quittent la troupe natale en petits groupes apparentés (parfois des frères) pour mener une vie nomade pendant quelques années. Ensuite ils essaient de conquérir une troupe en chassant les vieux mâles décadents. Quand ils y réussissent, ils sont à leur tour chassés par de nouveaux mâles au bout de 2 à 3 ans. La vie reproductive des mâles est donc courte. Ces mâles participent un peu à la chasse (80% de la chasse est faite par les femelles qui coopèrent), ce qui est surprenant car le mâle est deux fois plus gros que la femelle (180 kg / 120 kg, mais il a une crinière impressionnante). Les mâles interviennent surtout pour les grosses proies comme les buffles, ils se nourrissent essentiellement des proies subtilisées aux femelles ou à d'autres prédateurs grâce à leur force (dans le cratère du Ngorongoro - en dehors du parc du Serengeti - les lions mangent 84% des proies capturées par les hyènes !). Ils assurent surtout la protection des jeunes contre les prédateurs et la défense du territoire contre les bandes rivales. Ils marquent le territoire par leurs rugissements.

La troupe de lions est donc constituée d'un groupe permanent de femelles très apparentées avec leurs jeunes, et d'un groupe plus restreint de mâles adultes souvent apparentés entre eux mais pas avec les femelles et présents pendant une période courte. Les femelles assurent majoritairement la chasse. C'est un système de matriarcat.

Nous allons considérer quelques aspects de la reproduction des lions (cf Tableau 2) :

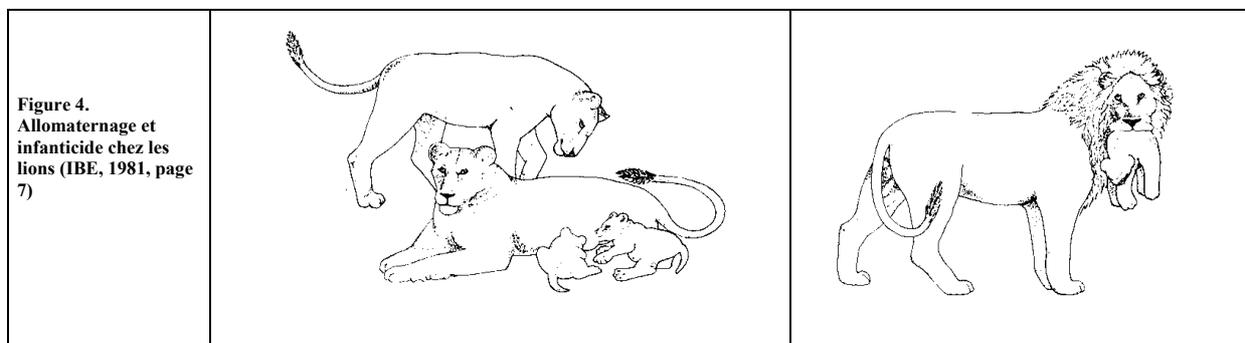
Tableau 2

Observation (comportement des femelles)	Explication causale (facteurs proximaux)	Explication fonctionnelle (facteurs ultimes)
1. Œstrus synchronisés chez les femelles	Facteurs chimiques ?	(a) Meilleure survie des jeunes (b) Meilleure survie des jeunes mâles quand ils quittent la troupe en groupe
2. Pendant œstrus la femelle s'accouple toutes les 15 minutes	Période exacte de l'ovulation cachée Fécondité faible ?	Réduction de la compétition entre mâles pour l'accouplement, troupe pacifique
3. Mortalité infantile élevée après la conquête d'une troupe	Infanticide par les mâles	(a) Femelle à nouveau en œstrus plus rapidement (b) mâles éliminent les jeunes qui peuvent entrer en compétition avec les leurs
4. Formation de crèches de femelles avec allomaternage, rugissements en chorus	Altruisme ? Plutôt lassitude des mères	Meilleure survie des jeunes : - lactation communautaire assure permanence nourriture - défense des petits plus facile en groupe. - Risque d'attirer d'autres mâles minimisé

1) Les lionnes peuvent se reproduire en toute saison, mais à l'intérieur d'une troupe toutes les femelles ont tendance à venir en œstrus en même temps. Le mécanisme est probablement une synchronisation des cycles œstriens par les phéromones femelles. Ce fait est connu chez les rongeurs (effet Whitten) et même chez l'homme (effet McClintok, 1971), mais en absence de

mâles.

La fonction du synchronisme des œstrus chez les lionnes est de permettre la naissance synchronisée des lionceaux après une gestation de 14 à 15 semaines. Ceux-ci ont une probabilité de survie améliorée parce que la lactation est communautaire (crèche), et pendant qu'une femelle est à la chasse son petit sera allaité par les autres (allomaternage). Si le jeune est un mâle, il aura de grandes chances de partir plus tard accompagné par au moins un autre mâle. La conquête d'une troupe est plus facile à plusieurs que tout seul (voir 5).



2) Une lionne vient en chaleur tous les mois environ quand elle n'est pas gestante ou allaitante. Elle reste en chaleur pendant 2 à 4 jours (même parfois 6 jours) durant lesquels elle s'accouple toutes les 15 minutes jour et nuit (2 à 300 coïts et plus). Malgré ce taux exceptionnel d'accouplements la natalité est faible (20% des œstrus suivis de naissance) et parmi les nouveau-nés seuls 20 à 25% vont survivre jusqu'à l'âge adulte. Cela représente 3000 copulations pour obtenir un adulte.

La raison de cette faible natalité n'est pas liée aux mâles qui éjaculent normalement, mais au faible taux d'ovulation des femelles, associé à un taux élevé d'avortements. A quoi correspond cette apparente inefficacité ?

Une hypothèse consiste à dire qu'il est avantageux d'avoir une longue période de chaleur, c'est-à-dire de rester réceptive même quand la fécondation est très improbable, parce que cela va banaliser l'accouplement. Pour un mâle, une copulation aura une chance sur 3000 de donner naissance à un descendant viable, donc il est inutile de se battre pour s'accoupler. Les femelles peuvent s'accoupler avec tous les mâles (système de promiscuité ou polygynandrie) et ceux-ci attendent patiemment leur tour sans aucun signe d'agression. L'inefficacité des copulations pourrait être une « invention » des femelles pour assurer la paix et la stabilité dans la troupe. Il n'y a donc pas de hiérarchie entre les mâles propriétaires de la troupe pour l'accès aux femelles.

3) Quand un nouveau mâle ou un nouveau groupe de mâles arrive dans la troupe, parfois ils tuent une partie des lionceaux présents (jusqu'à 25%) et peuvent même les manger. On pense que les mâles sont tentés de tuer tout lionceau dont l'odeur n'est pas familière.

L'avantage de l'infanticide pour le mâle qui vient d'arriver est d'accélérer la reprise de l'œstrus chez la mère et donc d'avancer la date de sa propre reproduction. Si le lionceau survit, la femelle ne se reproduira pas avant 25 mois. Si le lionceau meurt, la femelle sera en œstrus au bout de 9 mois. Si l'on se rappelle que la vie reproductive du mâle est courte, tout individu qui pratique l'infanticide sera avantaagé, et ce comportement se répandra par la sélection naturelle. Il faut ajouter que l'infanticide élimine un jeune compétiteur potentiel envers sa propre descendance. On peut aussi se demander si cela évite au mâle de s'investir dans une troupe pour des jeunes qui ne sont pas apparentés.

4) La fréquence de contacts des femelles avec les mâles errants est très élevée, puisqu'un nouveau mâle peut entrer en contact avec la troupe tous les 5 jours environ ! Les lionnes souffrent de l'infanticide de leurs petits. Elles vont élaborer des stratégies de défense : s'éloigner de tout mâle inconnu (identifié par son rugissement lointain), éviter les mâles qui s'associent aux

autres mâles de la troupe et seront plus efficaces dans l'infanticide, se regrouper pour repousser ensemble les intrus. Une femelle seule défend difficilement son lionceau, alors qu'à 2 ou 3 c'est plus facile, elles vont avoir tendance à former des crèches avec les lionceaux de même âge. D'ailleurs la femelle s'isole pour mettre bas et cache ses lionceaux pendant un mois environ avant de les ramener dans la troupe. Les femelles formant une crèche ont tendance à rugir de manière synchrone, formant un chorus. Par des expériences de play-back, on a montré que les mâles ont tendance à éviter les chorus, le chorus minimise le risque d'attirer d'autres mâles. A l'inverse les mâles ajustent leur comportement aussi : les vieux mâles sont plus prudents et les mâles seuls plus prudents qu'à deux. En fait l'allomaternalité n'est pas un véritable altruisme : les mères sont plus généreuses envers leurs petits, ce que l'on croyait être de la générosité est plutôt de l'indifférence et de la lassitude face aux nombreuses sollicitations des jeunes. En particulier les lionceaux profitent du fait qu'une lionne rentre exténuée de la chasse et s'endort pour la têter...

Le comportement des mâles

1) Quand les jeunes mâles atteignent l'âge de la dispersion ils émigrent le plus souvent en groupe de 2 à 7 individus errant pendant 1 an ou 2 dans la savane en coopérant pour chasser. Ils vont alors tenter de conquérir une troupe de femelles, et si les mâles résidents sont plus nombreux, la troupe ne sera pas attaquée. La probabilité de conquérir une troupe de femelles et de la garder longtemps est corrélée avec la taille de la coalition de mâles, augmentant donc leur LRS (« *Lifetime Reproduction Success* ») ou taux reproducteur espéré au cours de la vie. En effet un lion solitaire garde sa troupe rarement plus d'un an, 4 lions alliés résistent en moyenne 5 ans, avec donc d'autant plus de descendants possibles.

La tolérance sexuelle des lions s'explique donc en première analyse en termes de parentèle. Le roi des animaux, à la différence du tigre qui est toujours solitaire, ne peut survivre seul ! Son altruisme n'est qu'apparent, les lions coopèrent uniquement dans leur propre intérêt reproducteur ! C'est un fait général dans toutes les espèces sociales : en réalité la vie dans le groupe ou la colonie n'est pas toujours aussi harmonieuse et les individus usent parfois de véritables stratégies machiavéliques pour assurer leurs intérêts propres (l'altruisme est de l'égoïsme caché). Donc la vie sociale est une balance entre coopération et conflits entre les membres du groupe.

2) Des études d'empreinte génétique ont été réalisées, montrant que la coopération entre mâles est influencée par les gains de fitness directe et indirecte. En Tanzanie, sur 7 troupes étudiées et 78 jeunes, tous les lionceaux d'une troupe se sont révélés être descendants des mâles de la coalition, ce qui signifie que les mâles empêchent réellement les mâles périphériques errants de s'accoupler. Cependant, la paternité n'est pas partagée de manière équitable entre les mâles, dans les coalitions les plus nombreuses les subordonnés obtiennent peu ou même pas du tout de paternité alors qu'ils s'accouplent aussi souvent que les dominants. Dans ces conditions, pourquoi ces mâles se joignent-ils à une coalition si c'est pour n'avoir qu'une faible chance de se reproduire ? Packer et ses collaborateurs ont montré que les mâles des coalitions nombreuses (4 ou plus) sont apparentés. Les mâles non apparentés forment uniquement des coalitions de taille plus faible. Dans ces conditions on pourra parler de mutualisme : les individus coopèrent parce que chacun bénéficie d'un succès reproducteur direct amélioré. Dans les coalitions plus larges, le gain est indirect, parce que les subordonnés vont aider la reproduction de leurs apparentés (Packer et al 1991).

Tableau 3 : nombre de jeunes produits par chaque mâle en fonction de la taille de la coalition (d'après IBE page 279)

Nombre de mâles de la troupe	Nom de la troupe	Nombre de jeunes produits par chaque mâle (1 à 4)			
		1	2	3	4
2	A	8	6		
	B	6	5		
	C	3	2		
	D	8	2		
3	E	8	5	0	
	F	4	3	0	
4	G	9	8	1	0
Moyenne		6,6	4,3	0,3	0

Remarque.

La structure sociale des lions varie selon les conditions écologiques. Dans le parc Kruger en Afrique du Sud, l'habitat est constitué de savane arborée où se trouvent en grande quantité des zèbres, gnous, buffles et impalas. Dans cet habitat les lions mâles obtiennent la majorité de leur nourriture par la chasse des buffles plutôt que par charrognage. Les lionnes chassent plutôt les proies moyennes comme les gnous et les zèbres comme au Serengeti. Les mâles passent peu de temps avec leur troupe et tendent à chasser par eux-mêmes avec leurs alliés. Au Serengeti ils restent plutôt avec la troupe. Ces différences pourraient être liées à la végétation plus abondante et au type de proies disponibles [3]. Au Kenya, dans le parc national du Tsavo, les mâles n'ont pas de crinière et la troupe (7 ou 8 femelles) est associée à un seul et unique mâle très agressif. L'absence de crinière et l'agressivité sont peut-être liés à un taux de testostérone élevé [7].

Bibliographie

- Krebs John R. et Davies Nicholas B. (1993) - *An Introduction to Behavioural Ecology*, 3^{ème} édition, Blackwell Scientific Publications (éditions 1 et 2 en 1981 et 1987). [1 ex BU SCI 591.5KRE - éd. 1993]. Indispensable pour ceux qui veulent se spécialiser dans le domaine. **IBE dans le texte**
- Sur la vie sociale :
 - Aron Serge et Passera Luc (2000) – Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale, DeBoeck Université. [591.5 ARO, SCI-PHA + 1 ex DESCO ARO1415]. Très fortement conseillé.
- Ouvrages généraux sur l'éthologie :
 - Campan Raymond et Scapini Felicita (2002) – Éthologie. Approche systémique du comportement, DeBoeck Université (très complet). [591.5 CAM, SCI-PHA + 1 ex en Lettres 591.5 CAM, BU-LET].
 - Alcock John (2001) – Animal Behavior. Sinauer, 7^{ème} édition (très orienté écologie comportementale).
 - McFarland David (2001) – Le comportement animal. Psychobiologie, Éthologie et Évolution. DeBoeck. [2 ex SCI-PHA 591.5 MCF].
 - McFarland David (1990) – Dictionnaire du comportement animal. Laffont. [591.5 MCF, SCI-PHA 2 ex + 3 ex en Lettres 591.51 BU-LET].
- Pour se mettre à niveau :
 - Campbell NA (1995) - *Biologie*. Chap. 50 : « Le comportement animal », DeBoeck Université. [4 ex. BU SCI 547.CAM, dont 1 à consulter sur place]
 - Purves WK, Drians CH et Heller HC (1994) - *Le monde vivant*. Chap. 44 : « Écologie du comportement », Flammarion. [1 ex BU MED QH307PUR, 3 ex BU SCI 574PUR - dont 2 en consultation sur place]
- Livre sur les lions :
 - Schaller George B. (1972) - *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. University Chicago Press. [1 ex BU SCI 599.744SCH, 1 ex DESCO SCH1117]

Espèces citées

Nom français	Nom latin	Nom anglais	Cité à propos de :
Tortue verte	<i>Chelonia mydas</i>	Green turtle	Migrations
Mouette rieuse	<i>Larus ridibundus</i>	Black-headed gull	Valeur de survie des comportements
Hirondelle de cheminée, H. rustique	<i>Hirundo rustica</i>	Barn swallow	30% PHC
Marmotte alpine	<i>Marmota marmota</i>	Marmot (alpine)	Monogamie avec PHC
Lion	<i>Panthera leo</i>	Lion	Altruisme, chasse coopérative
Carouge à épaulettes	<i>Agelaius phoeniceus</i>	Red-winged blackbird	17 à 45% PHC
Guppy (guppys)	<i>Poecilia reticulata</i>	Guppy (guppies)	Variations géographiques du comportement
Lycaon	<i>Lycaon pictus</i>	Hunting dog	Chasse coopérative, effet de la taille du groupe

Citations

1. Anonyme (2002). Un tyran mal en point. Pour la Science, n° 295, mai, p. 14.
2. Bertram, Brian (1981). L'organisation sociale des lions. dans *Les sociétés animales*. Bibliothèque Pour La Science. p. 98-105.
3. Funston, P.J. et al (1998). Hunting by male lions: ecological influences and sociological implications. *Animal Behaviour*, 56: 1333-1345.
4. Packer, C. et A. Pusey (1997). La coopération chez les lions. Pour la Science, n° 237, juillet, p. 60-67.
5. Vincent, Catherine (2000). La lionne, superbe mais pas généreuse. Le Monde, 16-17 juillet.
6. Vincent, Catherine (2002). Le lycaon, tirillé entre chasse et baby-sitting. Le Monde, 5-6 mai.
7. Vincent, Catherine (2003). Le lion, avec ou sans crinière. Le Monde, 2 septembre.