

**Le comportement animal et l'environnement :  
résolution de problèmes ou spécification du monde ?**

Jean-François GERARD & Marie-Line MAUBLANC



Colloque Albi Médiations Sémiotiques – Actes

# Collection Actes

## Les vivants et leur environnement. Milieu, habitat, territoire, espace familial

sous la direction de  
Alessandro Zinna

Editeur: CAMS/O

Direction: Alessandro Zinna

Mise en page et relectures: Christophe Paszkiewicz

Collection Actes : Les vivants et leur environnement. Milieu, habitat, territoire, espace familial.

1<sup>re</sup> édition électronique: novembre 2021

ISBN 979-10-96436-05-7

*Résumé.* L'éco-éthologie est la discipline qui étudie les relations entre le comportement (individuel ou collectif) des organismes et l'environnement dans lequel ce comportement est produit. Ces relations sont traditionnellement analysées en termes de problèmes posés par l'environnement et de solutions présentées par l'individu ou le collectif. Cette perspective s'appuie sur la théorie néo-darwinienne de l'évolution et de l'adaptation par la sélection naturelle. Cependant, aucun système vivant n'est confronté à une réalité extérieure indépendante de lui-même : l'individu et le collectif, par leur constitution et leur activité, spécifient eux-mêmes le monde et les propriétés du monde dans lequel ils vivent. Dans cette perspective, l'organisme n'a pas à être optimal, mais simplement viable, et il apparaît comme un acteur fondamental de son devenir à l'échelle de la phylogenèse.

SYSTÈME VIVANT, UMWELT, MONDE PROPRE, ÉNACTION, ÉVOLUTION

**Jean-François Gerard** et **Marie-Line Maublanc** sont chercheurs dans l'unité « Comportement et écologie de la faune sauvage » de l'INRAE. Leurs travaux portent principalement sur le comportement individuel et l'organisation sociale des grands herbivores sauvages. Marie-Line Maublanc a été la première en France à étudier le comportement des chevreuils ayant colonisé la plaine agricole, et Jean-François Gerard, l'un des premiers à proposer un modèle dynamique de formation des groupes pour les grands herbivores. Parmi leurs publications : « Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent ? », *The Biological Bulletin*, 2002, vol. 202, p. 275-282 ; « Comportement et cognition animale : la perspective de l'énaction », in Delfour et Dubois (éds), *Autour de l'éthologie et de la cognition animale*, Lyon, PUL, 2005, p. 155-182 ; « Experimental evidence of socio-spatial intolerance between female roe deer », *Ethology Ecology Evolution*, 2018, vol. 30, p. 461-676.

Pour citer cet article :

Gerard, Jean-François et Maublanc, Marie-Line, « Le comportement animal et l'environnement : résolution de problèmes ou spécification du monde ? », in Zinna, A. (éd. 2021), *Les vivants et leur environnement. Milieu, habitat, territoire, espace familier*, Collection Actes, Toulouse, Éditions CAMS/O, p. 23-41.

[En ligne] : <<http://mediationsemiotiques.com/gerard-maublanc>>.

# **Le comportement animal et l'environnement : résolution de problèmes ou spécification du monde ?**

Jean-François GERARD & Marie-Line MAUBLANC  
(INRAE Toulouse)

## **Introduction**

Les théories sont omniprésentes en science. Lorsque nous disons que la Terre tourne autour du Soleil, nous avons l'impression d'avoir affaire à un fait brut. Mais si nous y réfléchissons un peu plus, nous nous rendons compte de la dimension théorique qu'il y a derrière une telle affirmation : aucun humain n'a jamais vu la Terre tourner autour du Soleil, même au cours d'une mission spatiale. C'est un phénomène très général : une fois admises, les théories ont tendance à devenir « transparentes », dans le sens où on ne les voit plus et où on a l'impression d'avoir affaire à des faits bruts (Kuhn 1962). Inversement, une théorie nouvelle ou minoritaire paraît souvent déconnectée du réel, voire délirante. Cela a par exemple été le cas pour la théorie héliocentrique, l'idée que l'univers n'est pas un petit monde clos, et celle que le vivant évolue (Koyré 1957, Gould 2002). Enfin, il arrive que plusieurs théories coexistent durablement au sein d'une même discipline scientifique. Ainsi, au début du XX<sup>e</sup> siècle, la physique « classique » a laissé place à la relativité générale d'Albert Einstein et à la physique quantique ; l'incompatibilité de ces deux perspectives a immédiatement été reconnue par les physiciens, mais elles ont cohabité jusqu'à présent et font encore autorité<sup>1</sup>.

L'éco-éthologie est la discipline qui étudie les relations entre le comportement (individuel ou collectif) des organismes et l'environnement

dans lequel ce comportement est produit<sup>2</sup>. On peut y distinguer deux perspectives théoriques. Dans la première, largement dominante, les relations entre le comportement et l'environnement sont analysées en termes de problèmes posés par l'environnement et de solutions présentées par l'organisme ou le collectif ; cette perspective caractérise les travaux se réclamant de l'« écologie comportementale »<sup>3</sup> (voir Lewontin 1998), ainsi que ceux réalisés en « auto-organisation fonctionnelle »<sup>4</sup> sur les phénomènes collectifs. Dans une seconde perspective, beaucoup plus marginale et que l'on pourrait appeler « perspective de l'*Umwelt* » ou « de l'énaction », les relations entre le comportement et l'environnement sont analysées en termes de caractéristiques de l'individu ou du collectif spécifiant le monde et les propriétés du monde dans lequel ils vivent.

### 1. Le comportement comme « résolution de problème »

Afin d'illustrer la perspective dominante, voyons un premier exemple de « résolution de problème ». Les grives et espèces apparentées se nourrissent en grande partie d'invertébrés qu'elles trouvent au sol. Si certains invertébrés, comme les lombrics et les larves d'insectes, sont aisément capturés et ingérés, il n'en va pas de même des escargots, qui sont protégés par une coquille. Une espèce, la grive musicienne (*Turdus philomelos*), parvient néanmoins à en consommer régulièrement, en les saisissant par le rebord de la coquille, puis en les frappant violemment sur une pierre jusqu'à ce que la coquille se brise (Cramp *et al.* 1988). À ce titre, les éco-éthologistes diront volontiers que la grive musicienne présente un comportement adapté au problème posé par des proies pourvues d'une coquille résistante.

Ce premier exemple concernait un comportement individuel. Voici à présent un exemple de « résolution collective de problème » : la sélection du chemin le plus court chez les fourmis (Deneubourg et Goss 1989). Nous sommes cette fois au laboratoire en présence de deux bacs : l'un fait office de nid pour une colonie de fourmis d'Argentine (*Linepithema humile*), tandis que l'autre va servir d'aire d'alimentation. Au début de l'expérience, on met en place un pont assez compliqué permettant aux fourmis de passer d'un bac à l'autre selon plusieurs itinéraires possibles (*fig. 1*). Quelques minutes après la mise en place du pont, la majorité des fourmis allant collecter la nourriture utilise l'itinéraire le plus court. Ce que l'on peut lire ou entendre à ce sujet, c'est en substance : « la colonie résout un problème : elle parvient à exploiter une source de nourriture de façon optimale en utilisant le chemin le plus rentable au plan énergétique ».

Notons qu'il s'agit bien d'un phénomène collectif: c'est la colonie et non l'individu qui sélectionne le chemin le plus court. Chaque fourmi dépose en fait une phéromone le long du trajet qu'elle emprunte. En outre, chaque fourmi a tendance à suivre la piste chimique la plus concentrée en phéromone. Cependant, lorsque les premières fourmis à avoir découvert la source de nourriture reviennent vers le nid, celles qui prennent le chemin le plus court sont les premières à arriver. L'itinéraire le plus court présente ainsi une concentration légèrement plus élevée en phéromone, et cette petite différence initiale, amplifiée par les dépôts de phéromone des individus recrutés, conduit rapidement la colonie à utiliser le chemin le plus court.

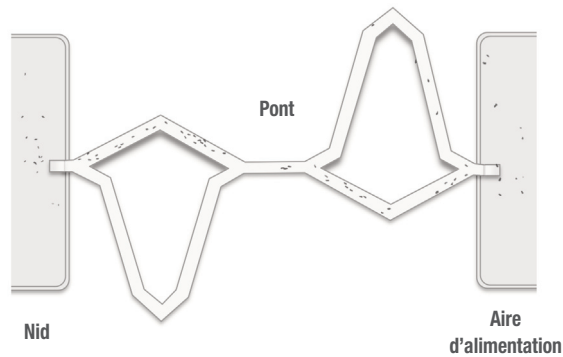


Fig. 1: Dispositif utilisé pour mettre en évidence la sélection du chemin le plus court

La notion de « résolution de problème » n'aurait probablement pas choqué Aristote ou William Paley et plus généralement les naturalistes, philosophes et théologiens qui expliquaient les organes et les comportements des organismes par leur finalité (ce à quoi ils servent). Bien sûr, les éco-éthologistes partant du principe que les organismes et les collectifs résolvent des problèmes ne se réfèrent pas à ces anciens auteurs. Ils s'appuient sur la *théorie de l'évolution et de l'adaptation par la sélection naturelle* de Charles Darwin et Alfred Russel Wallace<sup>5</sup> (Darwin et Wallace 1858, Darwin 1859). Plus précisément, ils se réfèrent à la théorie néo-darwinienne, qui stipule (1) que les traits d'un organisme (y compris ses comportements et ses éventuelles capacités d'apprentissage) sont encodés dans son génome, et (2) que la sélection naturelle retient, au fil des générations, les mutations produisant les individus

les plus aptes à survivre et se reproduire, et donc les plus aptes à surmonter les problèmes posés par l'environnement et à utiliser les ressources de celui-ci.

## 2. Résolution de problème ou simple viabilité ?

Bien que cette perspective soit dominante en éco-éthologie, on peut se demander s'il est tout-à-fait raisonnable de partir du principe que les organismes et les collectifs résolvent, par leurs comportements, des problèmes posés par l'environnement. À cet égard, il n'est pas inintéressant d'examiner dans quels contextes les éco-éthologistes ont recours ou non à cette notion.

Le merle noir (*Turdus merula*) est un oiseau apparenté à la grive musicienne. Les deux espèces ont des régimes alimentaires similaires, à ceci près que, le merle ne brisant pas les coquilles d'escargots sur des pierres, il consomme très peu les invertébrés en question (Cramp *et al.* 1988). Pour autant, personne ne dit que le merle passe à côté d'une ressource alimentaire et que, par conséquent, il n'est pas adapté ou bien qu'il a un problème à résoudre ; on dit simplement que la grive musicienne et le merle noir ont des niches écologiques différentes.

Revenons à présent au « recrutement par piste chimique » des fourmis. Nous avons vu un peu plus haut que ce mode de recrutement permettait à une colonie de fourmis d'Argentine de sélectionner l'itinéraire le plus court entre le nid et une aire d'alimentation. Cependant, le recrutement par piste chimique a aussi des conséquences moins optimales.

Voici les résultats d'une autre expérience réalisée au laboratoire avec la fourmi d'Argentine (Bonabeau et Theraulaz 1997). On place une première source de sucre à une certaine distance du nid, et on attend quelques minutes que la colonie l'exploite. Ensuite, on place à la même distance du nid une deuxième source de sucre beaucoup plus concentrée. Quelques individus découvrent de temps à autre la nouvelle source de nourriture et reviennent au nid en laissant une piste chimique. Cependant, la colonie continue d'exploiter massivement la première source en raison de la piste chimique beaucoup plus marquée qui y mène. Dans la même situation expérimentale, les colonies d'une autre fourmi, *Tetramorium caespitum*, sont au contraire très sensibles à l'apparition de la nouvelle source de sucre (*Idem*). Ceci est lié au mode de recrutement. *Tetramorium caespitum* pratique non seulement le recrutement par piste chimique, mais aussi le « recrutement de groupe » : une fois revenu au nid en laissant une piste chimique, un individu qui a découvert une source



de nourriture incite quelques congénères à le suivre jusqu'à cette dernière par des contacts antennaires et l'émission d'une phéromone. Cette forme supplémentaire de recrutement suffit à ce que les colonies de *Tetramorium caespitum* privilégient rapidement la nouvelle source de sucre, plus concentrée. En nature, la deuxième source de sucre pourrait très bien disparaître avant la première, en étant par exemple consommée par une autre espèce animale. Il est par conséquent préférable, pour une colonie de fourmis, de l'exploiter en priorité. Pour autant, on n'entend jamais dire que les colonies de fourmis d'Argentine, qui continuent d'exploiter massivement la première source de sucre, ont un problème à résoudre. Ce que l'on entend, c'est plutôt quelque chose comme : « le recrutement par piste chimique implique une inertie assez importante dans l'exploitation des sources de nourriture ».

Lorsqu'il est pratiqué de façon exclusive, le recrutement par piste chimique peut avoir d'autres conséquences aussi spectaculaires que non optimales : il n'est pas rare que, lors d'un raid effectué par une colonie de fourmis légionnaires *Eciton burchelli*, une partie des individus tourne indéfiniment en rond autour d'un obstacle (Schneirla 1971). Une piste circulaire se met en place lorsqu'une première fourmi a fait le tour complet d'un obstacle qui lui barrait la route. Une plus forte concentration en phéromone incitant les individus à se déplacer plus rapidement, les fourmis prises au piège de la piste circulaire tournent en rond de plus en plus vite, et ce jusqu'à épuisement. Et pourtant, là non plus, on ne va jamais lire ou entendre dire que le comportement des fourmis légionnaires n'est pas adapté ou bien que leurs colonies ont un problème à résoudre.

À l'évidence, l'idée que les organismes et les collectifs ont des problèmes à résoudre n'est présente dans le discours des éco-éthologistes que lorsque ceux-ci estiment que ces « problèmes » sont résolus : lorsqu'un comportement individuel ou collectif ne paraît pas efficient, la notion de « problème » n'a aucune chance d'être évoquée<sup>6</sup>. À ce titre, partir du principe que les organismes et les collectifs résolvent des problèmes posés par l'environnement paraît bien contestable. Les exemples précédents (et bien d'autres) montrent que ce qui importe n'est pas d'être optimal, mais d'être *viable* dans un ou quelques milieux. À la différence de la grive musicienne, le merle noir consomme peu d'escargots, mais cela n'empêche pas l'espèce de présenter des effectifs importants. Le recrutement par piste chimique peut amener les fourmis à présenter des comportements collectifs non-optimaux, mais globalement, ce mécanisme de recrutement permet aux espèces qui le pratiquent (de façon exclusive) de ravitailler leurs colonies.

### 3. Spécification du monde

Si les exemples précédents montrent que ce qui est important est d'être viable, ils suggèrent également qu'un organisme et un collectif ne sont pas confrontés à une réalité extérieure indépendante d'eux-mêmes. Du fait du comportement de la grive musicienne, la niche écologique de cette espèce inclut les escargots et les pierres, alors que ces éléments de l'environnement ne font pas partie de la niche écologique du merle noir. En fonction de leur(s) mode(s) de recrutement, les colonies de fourmis sont sensibles ou non à l'apparition d'une nouvelle source de nourriture lorsqu'elles en exploitent déjà une première. L'idée qu'un système vivant n'est pas confronté à une réalité extérieure indépendante de lui-même s'impose en fait lorsque l'on élargit l'éventail des exemples. Pour de nombreuses bactéries, l'oxygène présent dans l'air ou dissout dans l'eau est un poison mortel, alors que pour d'autres organismes dont nous faisons partie, l'oxygène est absolument vital. Pour un mammifère arboricole assez lourd et lent comme le paresseux, l'air est simplement quelque chose qui se respire, tandis que pour un écureuil volant, beaucoup plus vif et doté d'un patagium, l'air est non seulement quelque chose qui se respire, mais il a aussi une portance. À l'évidence, *un système vivant spécifie lui-même les aspects de l'environnement auxquels il est sensible, mais aussi les propriétés de ces différents aspects.*

L'idée d'une telle spécification a initialement été introduite pour les organismes par Jakob von Uexküll (1909, 1934). Elle a ensuite été reprise par quelques biologistes<sup>7</sup>, dont en particulier l'évolutionniste Richard Lewontin (1978, 1998). Mais l'idée a surtout été développée par Humberto Maturana et Francisco Varela (1987), et étendue à certains systèmes collectifs<sup>8</sup> par ces mêmes auteurs et John Stewart (Stewart et Varela 1994). Le principe général peut être énoncé comme suit : « tout système vivant, par sa constitution et son activité, spécifie lui-même le monde et les propriétés du monde dans lequel il vit » (Gerard *et al.* 2005). Ce « monde propre », que l'on peut également qualifier de « niche écologique », est ce que von Uexküll nomme l'*Umwelt*. Avec la terminologie introduite par Francisco Varela (1989), on dira qu'un système vivant « énonce » le monde dans lequel il vit en donnant un sens à certains aspects de l'environnement et en restant insensible à de nombreux autres.

Soulignons que le sens donné par un système vivant à un aspect de l'environnement – la façon dont il réagit à cet aspect – ne saurait *a priori* être considéré comme encodé dans le génome du ou des organismes impliqués. Ceci est relativement évident dans le cas de la colonie de fourmis

d'Argentine sélectionnant l'itinéraire le plus court ; dans ce cas, nous avons en effet affaire à un système collectif, donnant un sens à un aspect de l'environnement auquel la fourmi individuelle est à peu près insensible. Mais il serait tout aussi erroné de considérer que le sens donné aux escargots et aux pierres par la grive musicienne est encodé dans son génome : si elles ont tendance à saisir des objets avec le bec et parfois à les frapper sur le sol, les jeunes grives musiciennes ne donnent pas d'emblée un sens alimentaire aux escargots, pas plus qu'elles n'utilisent immédiatement des pierres (Henty 1986). Bien souvent, en effet, le sens qu'un organisme donne à un aspect de l'environnement du fait de son comportement dépend de *l'histoire des interactions* que cet organisme a eu avec l'environnement<sup>9</sup>. Cela est vrai lorsque le sens donné est assez accessoire, comme dans le cas de la grive musicienne et des escargots ; mais cela est également vrai lorsque le sens est vital, comme l'illustre l'expérience suivante, réalisée sur le chat domestique.

Au début des années 1960, Richard Held et Alan Hein (1963) ont fait élever des chatons par leurs mères dans une obscurité totale. Après quelques semaines, les chatons ont été placés par paire, trois heures par jour, dans une arène cylindrique éclairée dont la paroi était tapissée de bandes verticales. L'un des chatons de chaque paire (le même d'un jour à l'autre) pouvait se déplacer dans l'arène. Le deuxième chaton était installé dans une nacelle reproduisant les mouvements du premier chaton, grâce au harnais porté par ce dernier et une potence sophistiquée (*fig. 2*). Les deux chatons avaient ainsi la même expérience visuelle, mais l'un d'eux était responsable de cette expérience par ses déplacements, tandis que l'autre était passif. Lorsqu'ils n'étaient pas dans l'arène, les chatons étaient replacés dans l'obscurité. Après quelques semaines, les chatons ont été testés en pleine lumière. Ceux qui avaient été actifs dans l'arène se sont comportés normalement : ils fermaient les yeux lorsque l'expérimentateur approchait rapidement sa main de leur tête ; lorsqu'on les portait jusqu'à une table, ils anticipaient le contact avec le rebord en allongeant les pattes antérieures ; une fois posés sur la table, ils n'essayaient jamais de marcher au-delà du rebord. En revanche, les chatons qui étaient restés passifs dans l'arène ne manifestaient aucun de ces comportements. Ces chatons n'étaient pas aveugles : placés devant un écran où bougeait un spot lumineux, ils suivaient celui-ci des yeux. Mais ils ne donnaient aucun sens particulier au rapprochement d'un objet (main de l'opérateur ou table) ou au « précipice » s'étendant au-delà du rebord de la table<sup>10</sup>. À l'évidence, le sens vital donné par de jeunes chats domestiques à ce genre d'événements ou de configurations n'est pas encodé

dans leur génome : il nécessite une période d'interactions avec l'environnement, au cours desquelles les chatons, par leur activité, sont responsables de leur expérience visuelle.



Fig. 2: *Dispositif utilisé par Richard Held et Alan Hein (1963)*

#### **4. Spécification du monde et devenir des lignées**

La théorie néo-darwinienne de l'évolution et de l'adaptation par la sélection naturelle nous a habitués à voir les organismes comme des êtres essentiellement modelés par une réalité extérieure indépendante d'eux-mêmes. L'idée que les systèmes vivants spécifient le monde et les propriétés du monde dans lequel ils vivent nous amène au contraire à voir les organismes comme des acteurs fondamentaux de leur devenir à l'échelle de la phylogénèse (Maturana Romesin et Mpodozis Marín 1992, Gerard *et al.* 1997, Lewontin 1998).

##### *4.1 Persistance ou extinction*

Pour commencer, le sens que les organismes ou les collectifs donnent à une variation de l'environnement conditionne en grande partie la persistance des lignées. En voici un exemple donné par Kathy Griffis et David Chapman (1988). Une interruption de la photosynthèse pendant plusieurs jours consécutifs est létale pour la plupart des micro-organismes composant le phytoplancton. C'est vraisemblablement la raison pour laquelle de nombreuses lignées d'algues unicellulaires se sont éteintes il

y a 66 millions d'années, lorsqu'un astéroïde d'une dizaine de kilomètres de diamètre s'est abattu sur ce qui est actuellement la péninsule du Yucatán au Mexique : d'après les estimations, l'énorme quantité de poussières projetée dans la haute atmosphère a plongé la surface de la Terre dans l'obscurité pendant plusieurs semaines. Cependant, les diatomées, des algues unicellulaires qui présentaient déjà à cette époque la particularité d'entrer en dormance lorsque la lumière se fait rare (un trait qui leur avait permis de coloniser les hautes latitudes), ont donné un sens viable à la perturbation et n'ont que peu souffert des conséquences de l'impact météoritique (*Idem*).

Le même genre de phénomènes se produit de nos jours du fait des multiples perturbations de l'environnement liées aux activités humaines. Si les chauves-souris pratiquant l'écholocation donnent à nos baies vitrées le sens d'un obstacle infranchissable, ce n'est malheureusement pas le cas des oiseaux, qui leur donnent spontanément un sens identique à celui qu'ils donnent à l'air. De la même manière, plusieurs espèces de tortues marines se précipitent sur les sacs plastiques dérivant en mer comme elles le feraient sur les méduses, et le sens alimentaire qu'elles donnent à ces éléments de l'environnement provoque des occlusions intestinales qui leur sont fatales.

Notons que lorsque quelques individus d'une même espèce arrivent dans un nouvel écosystème, le sens donné (individuellement ou collectivement) à différents aspects de l'environnement est également crucial pour la survie de la lignée. Les pinsons de Darwin, connus pour leur radiation évolutive<sup>11</sup> dans les îles Galápagos, n'existeraient pas si leur ancêtre commun, originaire d'Amérique Centrale ou du Sud, n'avait pas donné un sens alimentaire viable à des graines ou des insectes présents à l'époque dans l'archipel. De même, les mouflons d'Europe (*Ovis gmelini musimon*) introduits en 1957 sur l'île Haute de l'archipel de Kerguelen, n'auraient pu y former une population viable s'ils n'avaient pas donné un sens alimentaire à la principale espèce végétale présente, l'azorelle (*Azorella selago*), une ombellifère n'existant que dans les terres australes (Chapuis et Boussès 1992, Chapuis *et al.* 2001).

#### 4.2 Apparences d'adaptation

Il importe, à ce stade, de souligner le point suivant : lorsque le sens donné à une variation de l'environnement est viable, le comportement correspondant peut avoir l'apparence d'une authentique adaptation darwinienne, autrement dit, d'un trait mis en place par la sélection naturelle pour sa fonction actuelle (Williams 1966). En voici deux exemples, l'un relatif à un comportement individuel, l'autre à un phénomène collectif.

Nous venons de voir que les mouflons introduits sur l'Île Haute de l'archipel de Kerguelen y avaient formé une population viable parce qu'ils avaient donné un sens alimentaire à une plante locale, l'azorelle. Un tel sens n'avait rien d'évident *a priori* car cette plante forme des coussins imposants, dont l'intérieur est tendre mais dont l'enveloppe externe est lisse et particulièrement résistante. Les mouflons introduits sur l'Île Haute ont donné un sens alimentaire à l'azorelle parce qu'ils ont pris l'habitude d'en éventrer les coussins à coups de tête (Chapuis et Boussès 1992). Les mouflons adressent le plus souvent des coups de tête à leurs congénères. Cependant, même sous nos latitudes, il n'est pas rare de voir un mouflon interrompre momentanément une phase d'alimentation pour frotter ses cornes sur un buisson ou donner un coup de tête dans une branche. Ces activités, appliquées aux coussins d'azorelle, ont fait des parties tendres de cette plante un item alimentaire. Si nous ne connaissons pas l'histoire des mouflons de l'Île Haute, le comportement que ces animaux manifestent vis-à-vis de l'azorelle, et sans lequel la lignée n'aurait pas survécu, pourrait aisément passer pour une adaptation. Selon la terminologie introduite par Stephen Jay Gould et Elisabeth Vrba (1982) en biologie évolutive, ce comportement n'est pas une adaptation mais une « exaptation », autrement dit un trait ayant un effet positif sur la survie ou la reproduction, mais ne devant pas son existence au rôle qu'il joue actuellement.

Comme le montrent ses habitats actuels et ceux dans lesquels ses restes fossilisés ont été retrouvés (Hufthammer et Aaris-Sørensen 1998), le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*) est un herbivore des milieux boisés. L'espèce forme en forêt des groupes de petite taille. Pourtant, avec l'augmentation de ses effectifs dans les massifs forestiers, le chevreuil colonise les plaines agricoles depuis une cinquantaine d'années, et il y forme spontanément des grands groupes (Maublanc *et al.* 1987). S'il n'était pas aussi soudain, un tel phénomène, chez un herbivore, pourrait aisément passer pour une adaptation : on considère traditionnellement que la sélection naturelle favorise les individus cherchant à former des grands groupes en milieu ouvert, car cela dilue le risque, pour l'individu, d'être la proie d'un prédateur (Jarman 1974). Dans le cas présent, il s'agit simplement du sens que la dynamique de fusion et éclatement des groupes donne à une variation de l'ouverture du milieu. Les groupes formés par les chevreuils sont en effet des entités non-permanentes, qui fusionnent et éclatent au fil des heures (Gerard *et al.* 2002). La taille moyenne des groupes, dans une population, est ainsi le résultat d'un équilibre entre les fusions et les éclatements. En outre, les fusions sont

majoritairement le résultat d'une interattraction entre groupes, et cette caractéristique rend la taille moyenne des groupes sensible à l'ouverture du milieu : lorsque le milieu permet aux animaux de se voir à plus grande distance, les fusions deviennent plus fréquentes ; l'équilibre entre fusions et éclatements est alors déplacé, et les groupes sont en moyenne plus grands (*Idem*).

#### 4.3 *Subdivision en lignées distinctes*

Si, comme nous l'avons vu plus haut, le sens donné par une espèce à une variation de l'environnement peut provoquer son extinction, il peut, à l'inverse, être à l'origine d'une subdivision en lignées distinctes. En voici un exemple chez les insectes (Bush 1969). *Rhagoletis pomonella* est une mouche vivant en Amérique du Nord. Les adultes émergent majoritairement à la fin de l'été, et après s'être accouplées avec des mâles, les femelles pondent leurs œufs dans les jeunes fruits d'aubépines. Avec la colonisation par les Européens, des pommiers originaires d'Europe ont été plantés massivement au début du XIX<sup>e</sup> siècle dans le Nord-Est des États-Unis. Les pommes se forment en moyenne plusieurs semaines avant les fruits d'aubépines. Cependant, les rares femelles de *Rhagoletis pomonella* qui émergeaient tôt en saison ont donné le même sens aux jeunes pommes qu'aux jeunes fruits d'aubépines. Une nouvelle forme de *Rhagoletis pomonella*, dont les adultes émergent au milieu de l'été et dont les larves se développent dans les pommes, a ainsi vu le jour en quelques décennies. En spécifiant une nouvelle niche écologique, qu'ils ont colonisée, des individus de *Rhagoletis pomonella* ont donné naissance à une nouvelle lignée.

#### 4.4 *Sélection naturelle et dérive génétique*

Le sens donné à un nouvel aspect de l'environnement peut induire un phénomène de sélection naturelle. Cela semble par exemple être le cas chez l'hirondelle à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*). Cette espèce nord-américaine niche en colonies dans les falaises. Cependant, depuis une trentaine d'années, elle établit aussi ses nids sous les ponts qui enjambent ou soutiennent les routes et les autoroutes. En d'autres termes, l'espèce donne à ces ponts le sens de support pour les nids qu'elle donne normalement aux falaises. Mais ce sens donné aux ponts semble induire un phénomène de sélection (Brown et Brown 2013) : les hirondelles ayant des ailes plus courtes évitent plus facilement les véhicules (avec lesquels les collisions sont mortelles, en raison de la constitution

physique des oiseaux) ; et il semble qu'au fil des générations, un phénomène de mortalité différentielle ait fait diminuer la longueur moyenne des ailes des hirondelles à front blanc nichant sous les ponts.

Si le sens donné à un aspect de l'environnement peut induire un phénomène de sélection naturelle, le fait qu'un individu spécifie sa niche écologique par sa constitution et son activité peut sans doute aussi faciliter les évolutions par simple dérive génétique<sup>12</sup>. Supposons qu'un passereau granivore colonise un archipel volcanique récent, encore pauvre en vertébrés, mais déjà peuplé d'espèces végétales produisant des graines de dimensions variées<sup>13</sup>. Dans ce cas, les variations héritables de la taille corporelle (et/ou de la taille du bec) des individus n'auront qu'un effet mineur sur leur survie et leur reproduction, car elles s'accompagneront sans difficulté de variations de la taille des graines auxquelles les individus donneront un sens alimentaire. La morphologie moyenne des individus de chaque lignée insulaire dérivera ainsi de façon purement aléatoire au fil des générations. En outre, si les individus passent rarement d'une île à l'autre, les dérives des différentes lignées insulaires seront indépendantes, produisant une radiation évolutive à l'échelle de l'archipel. Un scénario de ce type est tout-à-fait envisageable pour les pinsons de Darwin, tout au moins au début de leur radiation, lorsque les différentes îles de l'archipel des Galápagos étaient occupées par (au plus) une lignée de pinsons. De nos jours, les îles de l'archipel sont souvent peuplées par plusieurs lignées. Dans cette situation, de nombreuses variations de la taille corporelle ou de la taille du bec risquent d'affecter la survie et/ou la reproduction des individus, car diverses tailles de graines, consommées de façon préférentielle par les membres d'autres lignées, sont peu disponibles. À un régime d'évolutions par dérive génétique aurait ainsi succédé un régime de (quasi)stases dû à l'action conservatrice de la sélection naturelle.

#### 4.5 Contributions indirectes à l'évolution

Enfin, il nous faut souligner le point suivant : l'évolution d'un trait peut entraîner la co-variation d'autres traits en raison du sens que les organismes et les collectifs donnent à certains aspects de l'environnement. En voici deux exemples impliquant des phénomènes collectifs.

Parmi les fourmis légionnaires des forêts néo-tropicales, *Eciton hamatum*, *Eciton rapax* et *Eciton burchelli* présentent des régimes alimentaires différents (y compris en situation de sympatrie) : *E. hamatum* s'attaque à peu près exclusivement à des colonies de guêpes, lesquelles sont espacées les unes des autres ; *E. rapax* ajoute à ce régime des colonies de



fourmis et quelques gros arthropodes ; enfin, *E. burchelli* ajoute aux régimes des espèces précédentes de nombreux petits arthropodes. Comme toutes les fourmis légionnaires, les trois espèces effectuent des raids, à l'occasion desquels les individus sortent en masse pour alimenter la colonie. Lors de ces raids, les comportements individuels générant les réseaux de pistes (dépôt de phéromone, choix de la piste la plus marquée, accroissement de la vitesse de déplacement avec la concentration en phéromone, etc.) sont similaires chez les trois espèces. Cependant, ces comportements individuels rendent la forme des réseaux sensible à la distribution spatiale des proies (Deneubourg *et al.* 1989), si bien que leur forme typique varie d'une espèce à l'autre (*fig. 3*). Ainsi, dans le cas présent, une évolution du régime alimentaire a induit une variation au niveau collectif, sans que les comportements individuels générant les réseaux de pistes aient eux-mêmes changé.

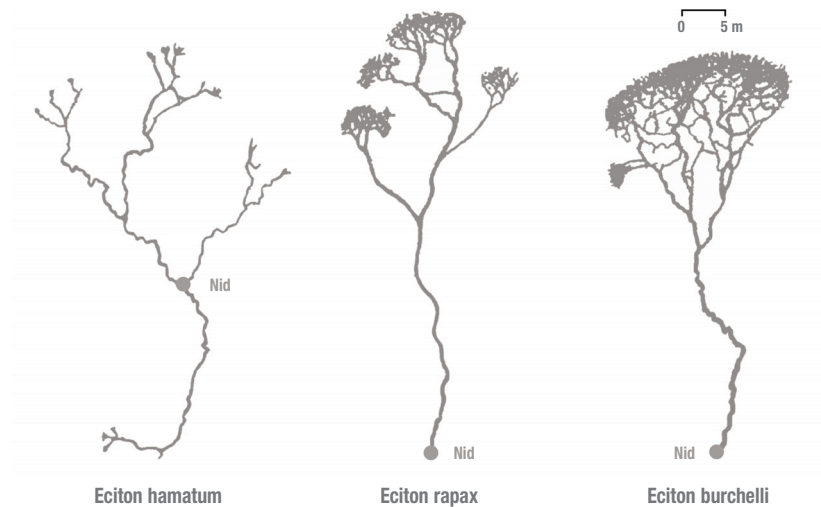


Fig. 3 : Réseaux de pistes formés par les trois espèces (redessinés d'après Deneubourg et al. 1989)

Longtemps forestiers et d'anatomies peu variées, les ruminants se sont diversifiés à partir de la fin de l'Oligocène (~25 millions d'années), à mesure que les paysages ouverts se développaient à la surface du globe (Cantalapiedra *et al.* 2014). Héritières de cette histoire phylogénétique, les quelques deux cents espèces actuelles présentent des anatomies variées<sup>14</sup> et se partagent la plupart des écosystèmes africains, eurasiens

et américains. Certaines espèces se nourrissent principalement de feuilles et occasionnellement de fruits, tandis que d'autres s'alimentent également ou à peu près exclusivement de graminées. Outre ces différences, il apparaît que les espèces peuplant les milieux fermés (forêts, brousses dominées par les buissons) forment des petits groupes, tandis que les espèces des milieux plus ouverts (savanes, steppes, pelouses d'altitude, toundra) forment au contraire des groupes de grande taille (Jarman 1974, Eisenberg 1981, Estes 1991). Or, chez de nombreux ruminants, les groupes sont des entités non-permanentes qui fusionnent et éclatent au fil des heures ; et comme nous l'avons vu plus haut pour le chevreuil, cette dynamique rend la taille des groupes sensible à l'ouverture du milieu<sup>15</sup>. Ainsi, les ruminants ont connu une importante radiation évolutive les ayant conduits à coloniser et se partager nombre d'écosystèmes, et il est vraisemblable que le caractère dynamique de leurs groupes soit au moins en partie responsable des tailles de groupes que les différentes espèces forment en fonction de l'ouverture du milieu (Gerard *et al.* 2002).

## **Conclusion**

Les théories sont omniprésentes et jouent un rôle fondamental en science. Cependant, lorsqu'elles sont admises et font partie de notre culture, nous avons tendance à ne plus les voir et à croire que nous avons affaire à des faits bruts. La théorie néo-darwinienne de l'évolution et de l'adaptation par la sélection naturelle est admise par la grande majorité des biologistes, et elle fait partie de notre culture depuis maintenant plusieurs décennies. Cette théorie nous a habitués à voir les organismes comme des êtres essentiellement modelés par une réalité extérieure indépendante d'eux-mêmes. À ce titre, les comportements manifestés par les individus et les collectifs d'individus résoudre des problèmes posés par l'environnement. Cependant, il semble plus pertinent de considérer que les systèmes vivants, par leur constitution et leur activité, spécifient eux-mêmes le monde et les propriétés du monde dans lequel ils vivent. Dans cette perspective, l'organisme n'a pas à être optimal, mais simplement viable, et il apparaît comme un acteur fondamental du devenir de sa lignée à l'échelle de la phylogénèse.

## **Remerciements**

Nous remercions les organisateurs, et tout particulièrement Pascal Carlier et Marie Renoue, pour nous avoir invités à participer au XXXVIII<sup>e</sup>

colloque d'Albi-Moissac Médiations Sémiotiques. Nous tenons également à remercier Valérie Boudier-Lavergne, François Loiret et Michel Vancassel pour leur relecture et leurs remarques amicales et constructives.

## Notes

- 1 Outre la relativité générale et la physique quantique, la « physique classique » d'Isaac Newton et James Clerk Maxwell a elle aussi persisté jusqu'à nos jours, en tant qu'approximation suffisante d'un point de vue technique, pour permettre par exemple d'envoyer des sondes spatiales dans le système solaire ou réaliser des composants électroniques.
- 2 L'écologie (étymologiquement le « discours sur la maison ») est la discipline qui étudie les relations entre l'organisme et l'environnement. L'éthologie (étymologiquement le « discours sur les mœurs ») étudie les comportements individuels et collectifs des organismes. L'éco-éthologie est ainsi la discipline qui étudie les relations entre le comportement et l'environnement.
- 3 L'écologie comportementale (*behavioural ecology*) fonde sa démarche sur le postulat que les comportements des organismes (ou les mécanismes qui sous-tendent ces comportements) ont été modelés par la sélection naturelle. Dans ce cadre, les objectifs de l'approche sont (1) d'identifier les fonctions des comportements (les problèmes qu'ils résolvent) et (2) d'arriver à prédire correctement certains aspects quantitatifs des comportements étudiés sur la base de calculs d'optimisation. L'approche domine l'éco-éthologie au point que les termes « éco-éthologie » et « écologie comportementale » sont bien souvent considérés comme synonymes.
- 4 Les travaux que nous regroupons ici sous l'appellation non-officielle d'« auto-organisation fonctionnelle » s'appliquent à identifier les comportements individuels générant certains phénomènes collectifs. En cherchant à identifier les causes immédiates de phénomènes observés, cette démarche est bien différente de celle qui prévaut en écologie comportementale (voir note 3). Cependant, comme en écologie comportementale, les phénomènes étudiés sont supposés résoudre des problèmes posés par l'environnement (d'où le qualificatif de « fonctionnelle » employé ici). Certains travaux menés en « auto-organisation fonctionnelle » envisagent du reste explicitement une optimisation par la sélection naturelle des comportements individuels qui sont responsables des phénomènes collectifs étudiés.
- 5 Darwin et Wallace n'ont pas inventé l'idée de sélection naturelle. Mais avant eux, la sélection naturelle était simplement vue comme une force qui élimine ce qui n'est pas viable (GOULD 2002: 137-141). Pour Darwin et Wallace, la sélection naturelle fait bien plus que cela puisqu'elle est simultanément à l'origine de l'évolution des organismes et de leur adaptation à l'environnement.
- 6 Tout comme les « bio-ingénieurs » qui affirment s'inspirer de la nature pour mettre au point divers artefacts, les biologistes se référant à la notion de « résolution de problème » ne prennent pas n'importe quel trait au hasard chez n'importe quelle espèce. Avec un regard moins biaisé par les notions de « problème » et de « solution », nous allons trouver, dans n'importe quelle espèce, des traits qui nous sembleront efficaces et d'autres beaucoup moins ; et dans bien des cas, un même mécanisme, comme par exemple le recrutement par piste chimique, nous paraîtra efficace dans certaines situations, et beaucoup moins dans d'autres.
- 7 L'idée que les organismes spécifient le monde dans lequel ils vivent apparaît notamment chez D'ARCY THOMPSON : dans *On growth and form* (édition de 1942, chapitre 2: *On magnitude*), l'auteur nous rappelle que les organismes, en fonction de leur taille, ne sont pas soumis aux mêmes forces physiques (pesanteur, tension superficielle, frottements, mouvement brownien).

- 8 Les systèmes collectifs étudiés en éco-éthologie sont des collectifs d'organismes (colonies d'insectes, groupes de vertébrés, etc.). Le système immunitaire, composé par les lymphocytes circulant dans le sang et la lymphe des vertébrés, est un autre exemple de système collectif: les lymphocytes interagissent entre eux, ainsi qu'avec les cellules de l'individu-hôte et des agents externes dont des virus et des bactéries pathogènes. JOHN STEWART ET FRANCISCO VARELA (1994) ont proposé un modèle de fonctionnement du système immunitaire dans lequel le système spécifique, par son activité, le monde dans lequel il vit.
- 9 Voir GAGLIANO ET AL. (2016) pour un exemple chez les végétaux, et BOISSEAU ET AL. (2016) pour un exemple chez l'organisme unicellulaire multinucléé *Physarum polycephalum*.
- 10 Placés dans un environnement éclairé où ils peuvent se déplacer librement, les chatons restés passifs dans l'arène présentent un comportement tout à fait normal après 48 heures (HELD ET HEIN 1963).
- 11 On parle de « radiation évolutive » lorsqu'une lignée ancestrale se divise en plusieurs lignées distinctes. Les caractères qui distinguent les lignées-filles peuvent être morphologiques, physiologiques ou comportementaux.
- 12 Le nombre de descendants produit par un individu est soumis à de nombreux aléas. Aussi, dans une population, les fréquences des différents allèles d'un même gène fluctuent toujours de façon aléatoire au fil des générations. Les fluctuations sont en moyenne d'autant plus grandes que l'effectif de la population est faible. En outre, les variations des fréquences des allèles peuvent être biaisées vers une hausse ou une baisse lorsque posséder un allèle ou un autre affecte la survie ou la reproduction de l'individu et donc le nombre de ses descendants. Il y a dans ce cas un phénomène de sélection naturelle. Cependant, lorsque le biais est faible relativement à l'ampleur des fluctuations aléatoires, les fréquences varient dans des directions quelconques et on parle d'« évolution par dérive génétique ». L'hypothèse que nous faisons dans ce paragraphe est que, dans une population, le fait que chaque individu spécifie sa niche écologique par sa constitution et son activité, rend la survie et la reproduction des individus plus indépendantes de leurs particularités génétiques.
- 13 En règle générale, les végétaux colonisent rapidement les îles océaniques.
- 14 À titre indicatif, la masse corporelle des ruminants actuels varie de 2 kg pour l'antilope royale (*Neotragus pygmaeus*) à 1900 kg pour les mâles de girafe (*Giraffa camelopardalis*).
- 15 La taille moyenne de groupes qui fusionnent et éclatent au fil des heures, est également sensible à la densité de population et à l'alternance jour-nuit (GERARD ET AL. 2002 ; PÉPIN ET GERARD 2008).

## Bibliographie

- BOISSEAU, ROMAIN P., VOGEL, DAVID ET DUSSUTOUR, AUDREY  
(2016) « Habituation in non-neural organisms: evidence from slime moulds », *Proceedings of the Royal Society of London B*, vol. 283, n° 1829, art. n° 20160446.
- BONABEAU, ERIC ET THERAULAZ, GUY  
(1997) « Auto-organisation et comportements collectifs: la modélisation des sociétés d'insectes », in THERAULAZ ET SPITZ (ÉDS 1997), p. 91-140.
- BROWN, CHARLES R. ET BROWN, MARY BOMBERGER  
(2013) « Where has all the road kill gone », *Current Biology*, vol. 23, n° 6, p. R233-R234.

- BUSH, GUY L.  
 (1969) « Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae) », *Evolution*, vol. 23, n°2, p. 237-251.
- CANTALAPIEDRA, JUAN L. ET AL.  
 (2014) « Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Caenozoic », *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 281, n° 1776, art. n°20132746.
- CHAPUIS, JEAN-LOUIS ET BOUSSÈS, PATRICK.  
 (1992) « Des moutons, des mouflons et des rennes dans l'archipel des Kerguelen », *Le Courrier de la Nature*, n° 135, p. 29-35.
- CHAPUIS, JEAN-LOUIS, BOUSSÈS, PATRICK, PISANU, BENOÎT ET RÉALE, DENIS  
 (2001) « Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European mouflon », *Journal of Range Management*, vol. 54, n°3, p. 239-242.
- CRAMP, STANLEY ET AL. (ÉDS)  
 (1988) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. V. Tyrant flycatchers to thrushes*, Oxford, Oxford University Press.
- DARWIN, CHARLES R.  
 (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, Murray.
- DARWIN, CHARLES ET WALLACE, ALFRED R.  
 (1858) « On the tendency of species to form varieties ; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection », *Journal of the proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, vol. 3, n°9, p. 45-62.
- DENEUBOURG, JEAN-LOUIS ET GOSS, SIMON  
 (1989) « Collective patterns and decision-making », *Ethology Ecology & Evolution*, vol. 1, n°4, p. 295-311.
- DENEUBOURG, JEAN-LOUIS, GOSS, SIMON, FRANKS, NIGEL ET PASTEELS, JACQUES M.  
 (1989) « The blind leading the blind: modelling chemically mediated army ant raid patterns », *Journal of Insect Behavior*, vol. 2, n°5, p. 719-725.
- EISENBERG, JOHN F.  
 (1981) *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*, Chicago, University of Chicago Press.
- ESTES, RICHARD D.  
 (1991) *The behavior guide to African mammals*, Berkeley, University of California Press.
- GAGLIANO, MONICA ET AL.  
 (2016) « Learning by association in plants », *Scientific reports*, vol. 6, art. n°38427.
- GERARD, JEAN-FRANÇOIS ET AL.  
 (1997) « Mondes émergents et évolution des systèmes vivants », in THERAULAZ ET SPITZ (ÉDS 1997), p. 235-251.  
 (2002) « Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent ? », *The Biological Bulletin*, vol. 202, n°3, p. 275-282.  
 (2005) « Comportement et cognition animale: la perspective de l'énaction », in Fabienne Delfour et Michel Jean Dubois (éds), *Autour de l'éthologie et de la cognition animale*, Lyon, PUL, p. 155-182.

- GOULD, STEPHEN J.  
(2002) *The structure of evolutionary theory*, Cambridge (MA), Belknap Press.
- GOULD, STEPHEN J. ET VRBA, ELISABETH S.  
(1982) « Exaptation – a missing term in the science of form », *Paleobiology*, vol. 8, n° 1, p. 4-15.
- GRIFFIS, KATHY ET CHAPMAN, DAVID J.  
(1988) « Survival of phytoplankton under prolonged darkness: implications for the cretaceous-tertiary boundary darkness hypothesis », *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 67, n° 3-4, p. 305-314.
- HELD, RICHARD ET HEIN, ALAN  
(1963) « Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior », *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, vol. 56, n° 5, p. 872-876.
- HENTY, CLIFF J.  
(1986) « Development of snail-smashing by Song Thrushes », *British Birds*, vol. 79, n° 6, p. 277-281.
- HUFTHAMMER, ANNE K. ET AARIS-SØRENSEN, KIM  
(1998) « Late- and postglacial European roe deer », in R. Andersen, P. Duncan et J. Linnell (éds), *The European roe deer: the biology of success*, Oslo, Scandinavian University Press, p. 47-69.
- JARMAN, PETER J.  
(1974) « The social organisation of antelope in relation to their ecology », *Behaviour*, vol. 48, n° 1-4, p. 215-267.
- KOYRÉ, ALEXANDRE  
(1957) *From the closed world to the infinite universe*, Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- KUHN, THOMAS S.  
(1962) *The structure of scientific revolutions*, Chicago, University of Chicago Press.
- LEWONTIN, RICHARD C.  
(1978) « Adaptation », *Scientific American*, vol. 239, n° 3, p. 156-169.  
(1998) *Gene, organismo e ambiente*, Bari, Laterza.
- MATURANA ROMESÍN, HUMBERTO ET MPODOZIS MARÍN, JORGE  
(1992) *Origen de las Especies por Medio de la Deriva Natural*, Santiago, Museo Nacional de Historia Natural.
- MATURANA, HUMBERTO ET VARELA, FRANCISCO J.  
(1987) *The tree of knowledge. The biological roots of human understanding*, Boston, Shambhala.
- MAUBLANC, MARIE-LINE, BIDEAU, ERIC ET VINCENT, JEAN-PAUL  
(1987) « Flexibilité de l'organisation sociale du chevreuil en fonction des caractéristiques de l'environnement », *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, vol. 42, n° 2, p. 109-133.
- PÉPIN, DOMINIQUE ET GERARD, JEAN-FRANÇOIS  
(2008) « Group dynamics and local population density-dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica* », *Animal Behaviour*, vol. 75, n° 2, p. 361-369.
- SCHNEIRLA, THEODORE C.  
(1971) *Army ants. A study in social organization*, San Francisco, Freeman.

STEWART, JOHN ET VARELA, FRANCISCO J.

(1994) « L'intelligence collective des lymphocytes : le système immunitaire est-il cognitif ? », in Eric Bonabeau et Guy Theraulaz (éds), *Intelligence collective*, Paris, Hermès, p. 145-156.

THERAULAZ, GUY ET SPITZ, FRANÇOIS (ÉDS)

(1997) *Auto-organisation et comportement*, Paris, Hermès

THOMPSON, D'ARCY W.

(1942) *On growth and form*, Cambridge, Cambridge University Press.

UEXKÜLL, JAKOB (VON)

(1909) *Umwelt und Innenwelt der Tiere*, Berlin, J. Springer.

(1934) *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen: Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten*, Berlin, J. Springer.

VARELA, FRANCISCO J.

(1989) *Connaître. Les sciences cognitives. Tendances et perspectives*, Paris, Seuil.

WILLIAMS, GEORGE C.

(1966) *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*, Princeton, Princeton University Press.