Les Sociétés Animales

exemples chez les Vertébrés et les Invertébrés

société = groupe?

Les sociétés sont des groupes d'individus

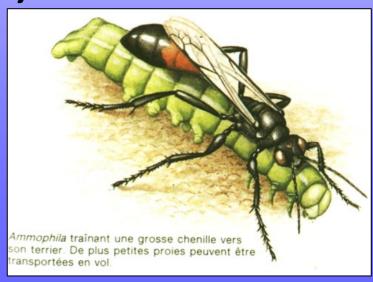
- Les groupes d'individus ne sont pas forcement des sociétés
 - Regroupements sous influence de facteurs environnementaux
 - Moules sur rocher
 - Papillons autour d'une ampoule

Degrés de socialité	Inter- attarction	Compt parentaux	Site d'élevage commun	Coopération pour le soin des jeunes	Elevage communautaire des jeunes et specialisation des tâches	Ind. Spécialisés dans la reproduction (castes)
Solitaire						
Grégaire	+					
Subsocial	+	+				
Colonial	+	+	+			
Communal	+	+	+	+		
Eusocial primitif	+	+	+	+	+	
Eusocial évolué	+	+	+	+	+	+

- Solitaire
 - L'individu vit seul, les regroupements n'ont lieu que pour les accouplements

Il n'y a pas d'élevage des jeunes

Ex: Guêpes solitaires



- Grégarisme
 - Attraction non-sexuelle entre les individus

Ex: Blattes



- Stade Subsocial
 - Investissement des parents dans le développement des jeunes

Ex: mammifères, oiseaux, certains reptiles, certains insectes etc...





- Stade colonial
 - Utilisation du même abris pour l'élevage indépendant des jeunes

Ex : Scolytes

Oiseaux de mer



- Stade communal
 - Entraide des femelles pour soigner les jeunes

Ex: Necrophores



- Eusocialité
 - Coopération dans le soin aux jeunes
 - Chevauchement d'au moins 2 générations
 les jeunes aident leurs parents dans le développement de leurs frères et sœurs
 - Division du travail sur le plan de la reproduction caste des reproducteurs / caste stérile (spécifique des insectes sociaux et quelques mammifères)

Exemples d'une espèce eusociale : crevette du genre Synalpheus

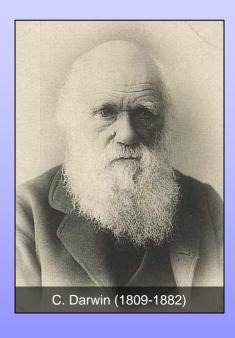
- Synalpheus regalis
 - Petite crevette qui vit dans les canaux internes des éponges (>300 ind.)
 - 1 seule femelle reproductive
 - Différentes « générations » de sœurs vivent toutes dans la même éponge et ne se reproduisent pas
 - Ces ind stériles protègent l'habitat des autres crevettes qui essaient d'y pénétrer



J.Emmett Duffy, 1996, Eusociality in a coral-reef shrimp. Nature 381, 512 - 514

Mutualisme / Altruisme

- Théorie de la sélection naturelle
 - Sélection des ind les plus adaptés à leur environnement et qui ont le meilleur succès reproducteur
 - Egoïsme : chacun essaie d'avoir le plus grand nb de descendants



- Dans certaines espèces certains individus vont coopérer et parfois même abandonner leur propre reproduction au profit d'autres ind
 - Coopération
 - Mutualisme, Altruisme

Mutualisme

 Interaction qui procure un bénéfice immédiat aux ind qui y participent (bénéfice > coût)

- Protection contre les prédateurs

Accès facilité à la nourriture



Fous => Trouver nourriture





<u>Dauphins</u>=> Trouver nourriture=> Trouver partenaire sexuel



Sardines
Gigantesques bancs
=> Protection
=> Trouver partenaire sexuel



Thons
=> Trouver nourriture
=> Trouver partenaire sexuel

- Autre exemple de protection
 - Groupes d'oiseaux durant le nourrissage

Vigilance collective chez le pigeon, l'oie

- => Augmente le tps de nourrissage
- => Diminue les risques de prédation



- Autre exemple pour l'accès à la nourriture
 - Groupe de hyènes

Plus le groupe de chasseurs est important, plus la proie convoitée va être de taille ou de vitesse importante

- => Optimise le rendement de la chasse (moins d'effort individuel pour une importante source de nourriture)
- => Permet de mieux défendre la proie contre les pilleurs

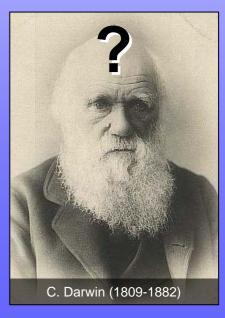


Altruisme

Compt qui augmente le succès reproducteur de celui qui en bénéficie, tout en diminuant le succès reproducteur de celui qui le fait (= altruisme de reproduction)

- Abeille qui meurt après avoir piqué un agresseur pour défendre sa colonie
- Soldats termites qui se font « exploser » près de leur prédateur pour les engluer
- Oiseau qui simule une blessure pour attirer l'attention d'un prédateur et ainsi le détourner de l'endroit où ses congénères nichent
- Individus qui renoncent à leur propre reproduction pour aider leurs congénères dans cette tâche
 - => Pause un pb! L'ind altruiste n'a pas de descendance donc comment un tel caractère peut-il être sélectionné?

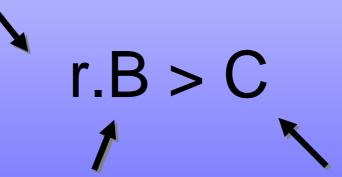




La sélection de parentèle

- Maynard-Smith, 1964
- Hamilton, 1964, 1972 (kin selection theory)

Apparentement avec le receveur

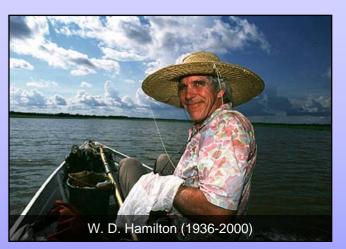


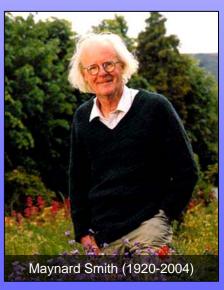
Bénéfice du receveur

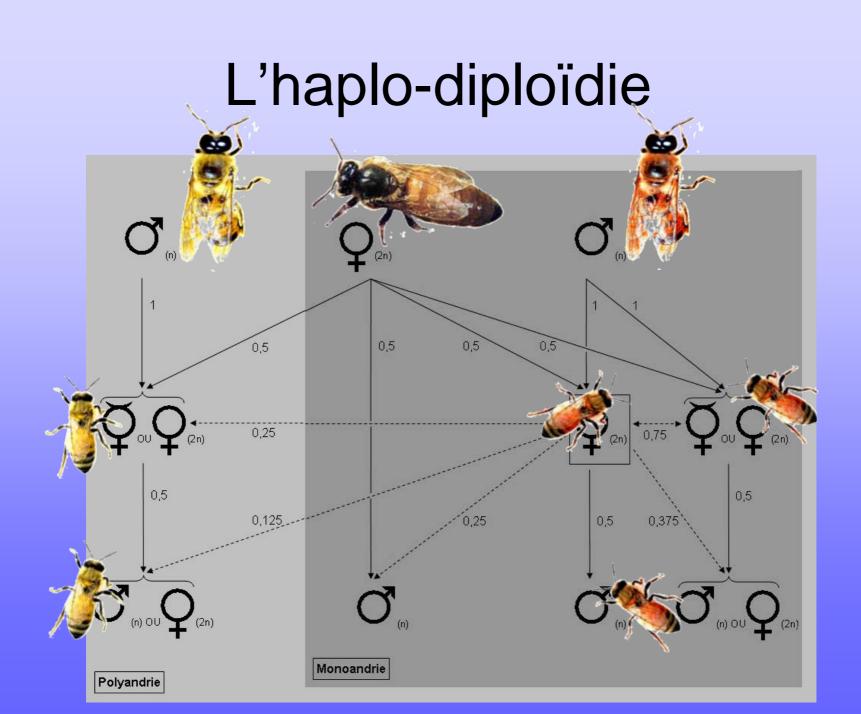
Coût personnel

La règle prédit que lorsqu'un gène d'altruisme sera favorisé:

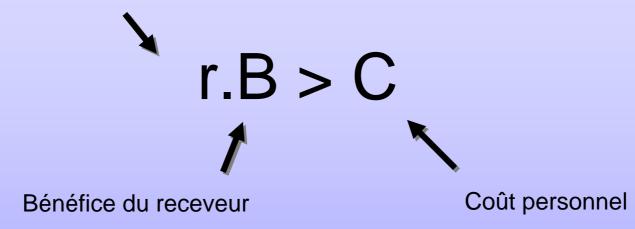
- => coopération avec fort apparentement
- => conflit aux faibles apparentements.







Apparentement avec le receveur



L'altruisme peut cependant apparaitre dès que :

Un gène altruiste (ainsi que les autres gènes) peut se propager parce qu'il favorise des copies de lui-même via des individus apparentés à son porteur

Nécessité de reconnaitre les individus apparentés

Reconnaissance spatiale

Ex: Laridae (mouettes, goelland, sternes)

Si un petit est dans le nid, il est considéré comme apparenté Si le petit est placé à qq cm à côté du nid, il est ignoré voir chassé

- Reconnaissance phénotypique
 - Associatif / Familier
 - Reconnaissance des ind fréquemment rencontrés qui sont alors considérés comme apparentés
 - Comparaison des phénotypes
 - Comparaison de son propre « signal » à celui d'un autre ind pour savoir s'il en est proche ou pas
 - Reconnaissance « allelique »
 - Effet « barbe vert » (Dawkins, 1976)

Effet « Barbe verte » chez la fourmi Solenopsis invicta

Deux formes sociales:

- Une reine par colonie (monogynie) M
- Plusieurs reines par colonies (polygynie)

Origine Amérique du Sud. Introduction aux USA (1930's), Australie (2001)



Polymorphisme génétique:

Deux allèles au gène *Gp-9* (*'General protein-9'*): *b* et *B* qui code pour l'expression d'une 'OBP' ('Odorant Binding Protein')

Bb = P

BB = M, exécutées par les ouvrières dans les colonies P (plus de phéromones ?)

bb = létal aux jeunes stades

- => Un gène majeur contrôle des comportements sociaux complexes
- Gène permettant la reconnaissance d'apparentés et l'altruisme dirigé,
- **b = 'Barbe verte'?** (Hamilton, 1964; Dawkins, 1976)

- Si la théorie de la parentèle explique l'apparition de compt altruistes chez des sociétés d'ind apparentés...
- ... ce compt existe également dans certains groupes d'ind non apparentés.
 - Ceci n'est possible que si l'ind qui coopère reçoit en échange de son acte une aide réciproque (souvent différé dans le temps)
 - Equilibre fragile qui ne tolère pas de compt égoïstes ou tricheurs
 - Si le bénéficiaire égoïste d'un acte altruiste refuse de rendre la pareille, alors le gène « altruiste » subit un coût sans bénéfice et le gène « égoïste » va se répandre dans la population
 - => Mise en place de mécanismes de régulation des égoïstes

• Le dilemme du prisonnier (Axelrod et Hamilton, 1981)

		Individu B		
		Coopère	Ne coopère pas	
Individu A	Coopère	Gain pour A : R = 3	Gain pour A : S = O	
	(ne dénonce pas)	Bénéfice de ne pas être inculpé	sanction	
	Ne coopère pas (dénonce)	Gain pour A : T = 5	Gain pour A : P = 1	
		Tentation de l'égoïsme Liberté+Récompense	Punition partagée	

• Le dilemme du prisonnier (Axelrod et Hamilton, 1981)

L'altruisme réciproque à un intérêt si :

		111 500 11 50 50 50		
		Coopère	Ne coopère pas	
Individu A	Coopère (ne dénonce pas)	Gain moyen = R	Gain moyen = (T+S)/2	
	Ne coopère pas (dénonce)	Gain moyen = (T+S)/2	Gain moyen = P	

Individu B

Il n'en reste pas moins que si B coopère A à tjrs plus intérêt à être égoïste puisque T>R

n'est évolutivement stable que si le nombre de rencontres entre les partenaires n'est pas finie

Se met en place à partir du moment où les ind ont une stratégie de « donnant-donnant » (« tit-for-tat »)

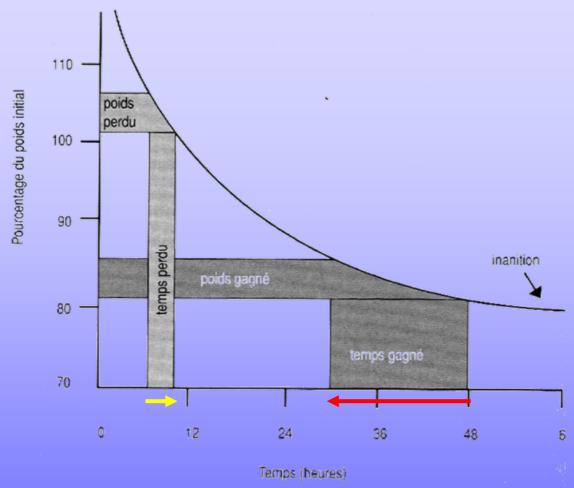
- 1- toujours coopéré à la première confrontation
- 2- reproduire lors de la rencontre suivante la comportement manifesté par le partenaire à l'interaction précédente

Chauve-souris Vampire

- Amérique centrale
- 10ène de femelles qui nichent plusieurs années ensemble et ne sont pas forcement apparentées
- Se nourrit la nuit du sang des animaux domestiques
- Extrêmement fragile car meurt si jeun plus de 2 nuits



Desmodus rotundus



Peut y avoir un échange alimentaire entre congénères qui permet

au receveur de gagner (R) un peu plus de 24 heures (+30% de tps d'autonomie)

le donneur ne perds (S) que 5% de son tps d'autonomie => R>S

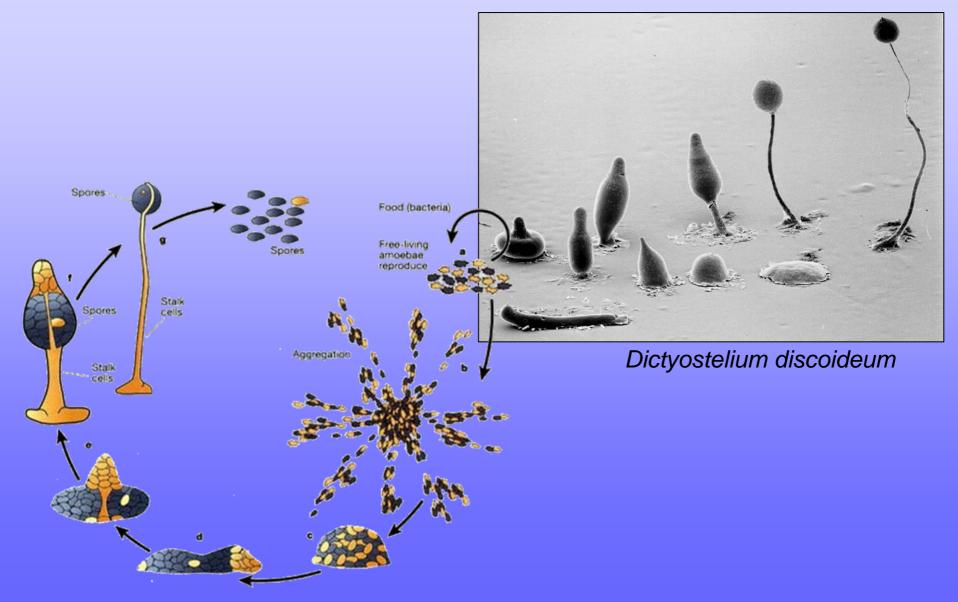
Exemples de sociétés animales

Les amibes

- Les sociétés de Vertébrés
 - Groupes Spécificité
 - Conflits

- Les sociétés d'Invertébrés
 - Concepts et exemples
 - Conflits

Amibes acrasiales



Les sociétés de Vertébrés

- Influence des conditions environnementales
 - Nourriture, site de reproduction, prédation

 Pas de caste (tous les individus se reproduisent... ou presque)

Les vertébrés sociaux

- Défendent un territoire
 - Marquages physiques, odorants, chants
 - Permet de garder des ressources alimentaires
 - Permet de se réserver une place en vu de la reproduction

Ex: les leks (oiseaux, cervidés)

Les vertébrés sociaux

- Peuvent développer différentes stratégies de reproduction
 - Monogamie
 Elevage des jeunes plus facile à 2
 - Polygamie (harems, leks)
 Mâle n'aide pas à l'élevage mais protège mère+jeune
 - Polyandrie

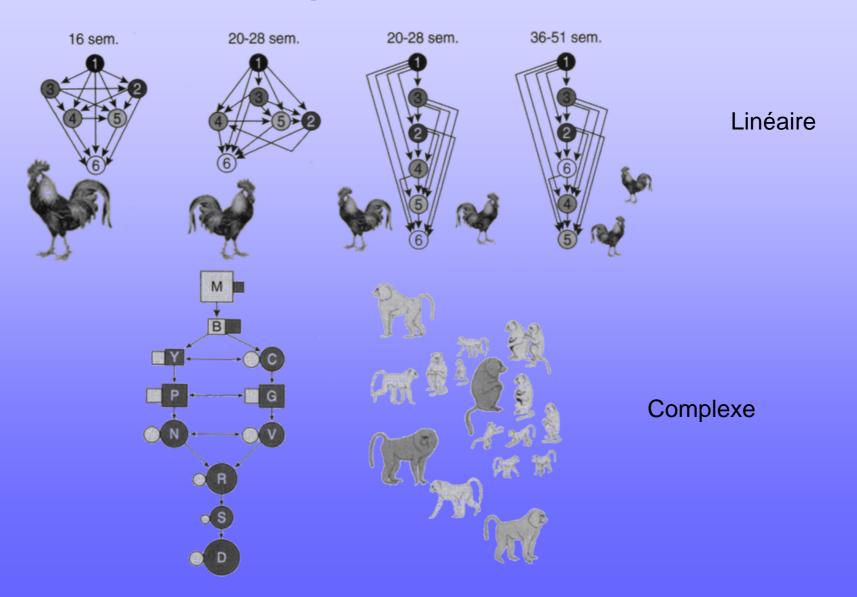
Mâle n'aide en rien la femelle et essaie donc uniquement d'optimiser son nombre de descendants (compétition pour avoir accès aux femelles et/ou compétition spermatique)

Fécondation interne / externe => effet sur la certitude de la parenté et donc de l'investissement du mâle dans l'élevage des jeunes

Les vertébrés sociaux

- Entrent en compétition pour l'accès aux femelles : hiérarchie
 - Compt agressifs
 - Développement d'ornementations / couleurs
 - Combats ritualisés
 - =>Sélection sexuelle des femelles (pas forcement pour le male dominant)

Exemples de hiérarchies



Sélection sexuelle

- Domination reflète souvent la qualité du mâle. Pas tjrs choisi par les femelles.
 - Le dominant aura un meilleur territoire, mais la femelle devra le partager avec d'autres femelles...
 - Le dominant a de meilleurs « gènes », mais attire les convoitises, fait de plus nombreux accouplement :
 - Risque de transfert de maladie
 - Risque de copulation sans fécondation (peu ou pas de transfert de sperme)
 - Mâle occupé à maintenir son rang social donc moins disponible pour élever les jeunes
 - Le dominant peut être un ind apparenté

Les lions (Panthera leo)

- 5 à 10 femelles adultes
- 2 à 3 mâles adultes
- Juvéniles (lionceaux <2ans ; subadultes 2 à 3 ans)
- Toutes les femelles sont apparentées et vivent toute leur vie dans le même groupe
 - Commence à ce reproduire vers 3 ou 4 ans
 - Les femelles vont coopérer pour chasser la nuit, souvent en groupe de 4 à 5.
 - Pourtant le succès dans la chasse est plus importante pour des femelles seule
 - Avantage : les jeunes peuvent être confiés à 1 seule femelle en « garderie » pendant que les autres vont chasser
- Les mâles quittent la troupe à l'âge de 3 ans et forment des cohortes d'ind ± apparentés (nomades env. 2 ans) et qui ensuite vont essayer de prendre possession d'un groupe de femelles.
 - Infanticide (réceptivité des femelles...)
 - Coopération qd + de 2 mâles (sélection de parentèle)



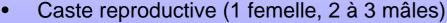




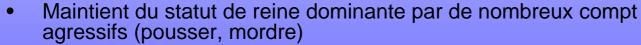


Les rats-taupes (Heterocephalus glaber)

- Zones arides Afrique
- Vit dans le sol
 - Creuse des réseaux de galeries (coopération)
 - Se nourrit des tubercules de plantes



- Autres ind ne se reproduisent pas :
 - Maintien des galeries, Défense, Soin des jeunes, Alimentation (corrélation poids / tâches)
 - Femelles ouvrières : ovaires en sommeille
 - Mâles ouvriers : sexuellement actif mais n'ont pas accès la reine



=>stress et inhibe la reproduction des ouvrières

Mutualisme et sélection de parentèle à cause de la forte pression de l'environnement (formation de nouvelles colonies par fission)

Très proche des sociétés d'insectes sociaux









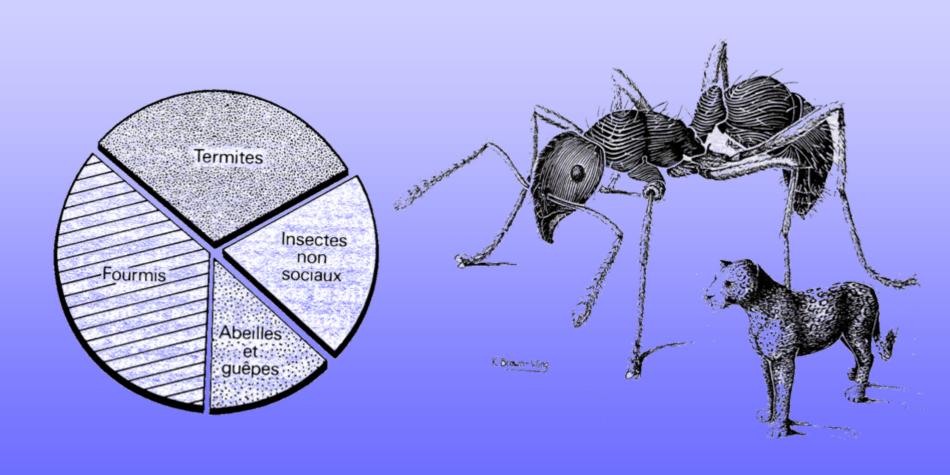


Les sociétés d'Invertébrés

- Les hyménoptères sociaux
 - Guêpes, bourdons, abeilles, fourmis

• Les isoptères : les termites

Succès écologique des insectes sociaux



Eusocialité

- Coopération dans le soin aux jeunes
- Chevauchement d'au moins 2 générations les jeunes aident leurs parents dans le développement de leurs frères et sœurs
- Division du travail sur le plan de la reproduction caste des reproducteurs / caste stérile (spécifique des insectes sociaux et quelques mammifères)

Castes

Dimorphisme +/- fort

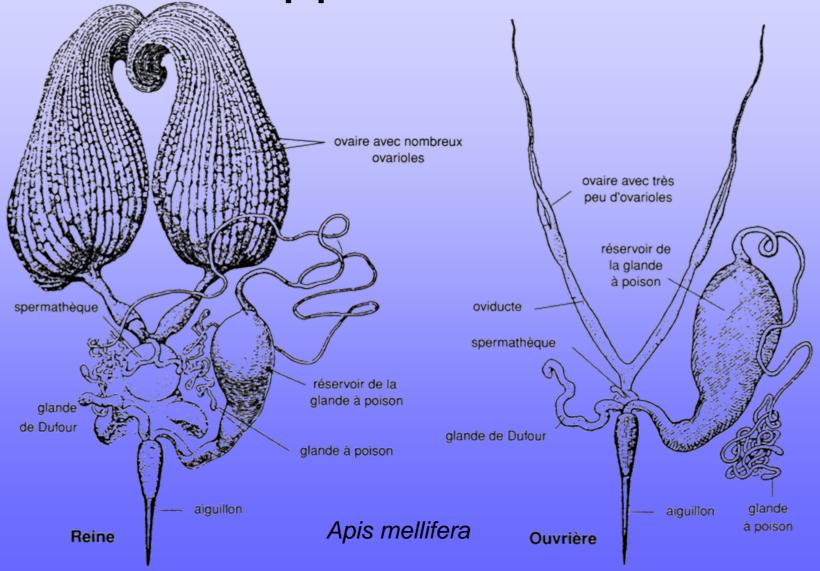
- Guêpes
- Abeilles

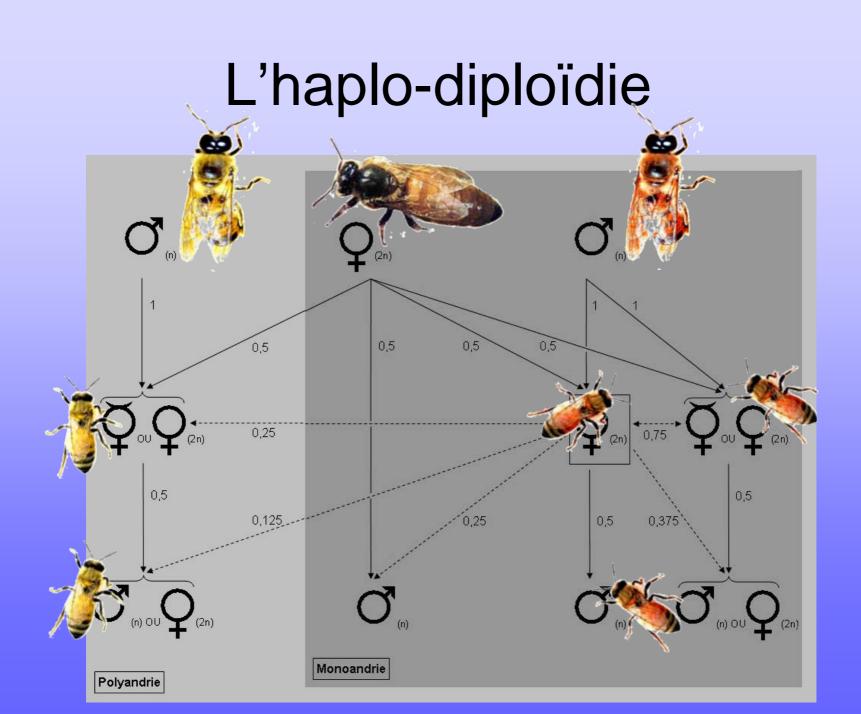
- Fourmis

- Termites



Développement ovarien





Asymétrie génétique : pb de sex-ratio

- Ho : colonie monogyne, reine monoandre et ouvrières stériles
- Reine aussi apparenté à ses filles qu'à ses fils
 - Elle devrait pondre autant d'œufs haploïdes que diploïdes
 - Sex-ratio primaire (1:1)
- Ouvrières 3x plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères
 - Elles devraient donc favoriser l'élevage de 3 sœurs (fertiles) pour 1 frère
 - Sex-ratio secondaire (3:1)
- Sex-ratio énergétique
 - Coût de production mâles vs femelles (le sexe le moins coûteux à produire est favorisé)
- Conditions qui biaisent le sex-ratio
 - Compétition sexuelle (proba de chaque sexe de pouvoir s'accoupler)
 - Compétition locale pour l'accès à la copulation (entre ind apparentés)

Les bourdons

- Sociétés monogynes annuelles
- Reine monoandre
- <100 ouvrières (qui peuvent se reproduire)



Reines fondent seules une nouvelle colonie, les ouvrières aident aux dév des autres ouvrières (fourragement, soins des larves) ...

Switch point : Ponte d'œufs haploïdes => production de mâles

+ la reine arrête de produire une phéromone qui induit le dév des œufs diploïdes en ouvrières => production de femelles sexuées

Switch point tôt => prod principale de mâles Switch point tard => prod principale de femelles

Eclatement sur sex-ratio (si une colonie se spécialise dans la prod de mâles, une autre à intérêt à se spécialiser dans la prod de femelles)

Competition point : les ouvrières pondent des œufs haploïdes pour produire leurs propres mâles

- + compt de destruction des œufs de la reine et des congénères (worker policing)
- + dév de compt agressifs

Les abeilles

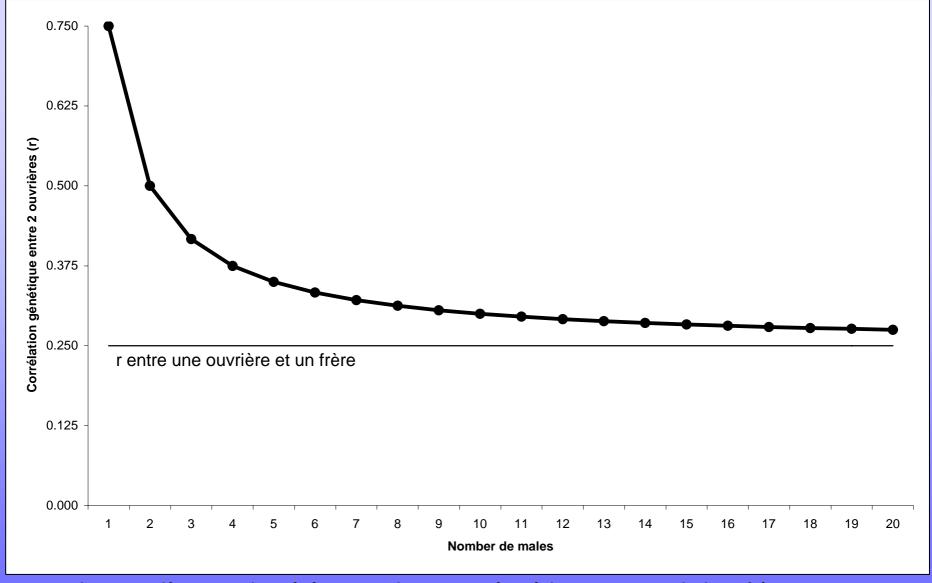
- Sociétés monogynes pérennes
- Reine polyandre
- Milliers d'ouvrières



La polyandrie fait que les ouvrières sont sœurs ou demi-sœurs (fratries)

$$r = \frac{1}{4} + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{k})$$

k = nombre de mâles qui ont fécondé la reine (et qui participent à la descendance)



- Les ouvrières tendent à être aussi apparentées à leur sœurs qu'a leur frères
- Le sex-ratio secondaire rejoint le sex-ratio primaire => intérêts reine et ouvrières se rejoignent (tant que les ouvrières ne se reproduisent pas)

Worker policing

 Si les ouvrières ont accès à la reproduction dans un contexte de polyandrie



- Elles auront intérêt à élever leurs propres fils (0,5 au lieu de 0,25)
- Et de ne surtout pas favoriser l'élevage de neveux (0,125)
- Les ouvrières vont donc détruire le couvain issus des autres ouvrières
- Au final, seul reste le couvain de la reine

Eclatement du sex-ratio

- 1- Sociétés monogynes et monoandres
 - Sex-ratio 3:1 (femelle:mâle) => équilibré du point de vue des ouvrières
 - Donc les mâles ont 3x plus de chances de trouver un partenaire sexuel
- 2- Une colonie deviens polyandre (2 mâles)
 - Les ouvrières ne sont plus que 2x plus apparentées à leurs sœurs qu'a leurs frères.
 - Dans la population, les mâles ont 3x plus de chances de se reproduire que les femelles
 - Il y a un déséquilibre de parenté dans la colonie
 - => Il devient alors très intéressant de produire un excès de mâles plutôt que de suivre les asymétries de parentés
- 3- En réponse, les colonies restées monogynes vont préférer produire plutôt des femelles

Eclatement du sex-ratio

plutôt mâles < Asymétrie moyenne (population) < plutôt femelles

Fourmi des bois Formica exsecta

Colonies sont monoandres ou polyandres

Les ouvrières ne mangent leur frères que dans les colonies monoandres

Empêchant la différentiation des larves femelles en reine (détermination trophique) dans les colonies polyandres



- L'éclatement du sex-ratio peut aussi être dû à l'accès à la nourriture
 - faibles ressources => mâles
 - bonnes ressources => femelles

- Habitat commun: le nid
 - Guêpes : nid de carton
 - Abeilles / bourbons : cire
 - Fourmis
 - Absence : fourmis légionnaire Eciton burchelli
 - Arboricole : fourmis tisserandes Oecophylla smaragdina ou dans les plantes Azteca alfari
 - Souterraines : avec ou sans dômes fourmis des bois Formica sp; Pheidole fallax







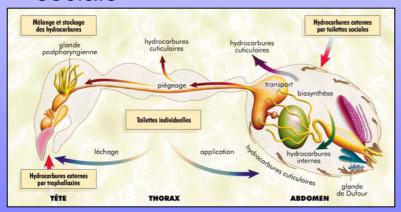




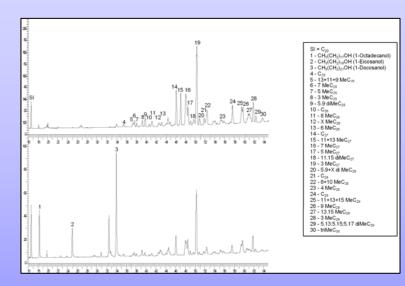




- La communication
 - La chimie
 - Hydrocarbures cuticulaires
 - => dessiccation et reconnaissance sociale



- Phéromones
 - Piste => alimentation
 - Alarme => recrutement, défense
 - Sexuelles => inhibition des ouvrières, attraction du partenaire sexuel

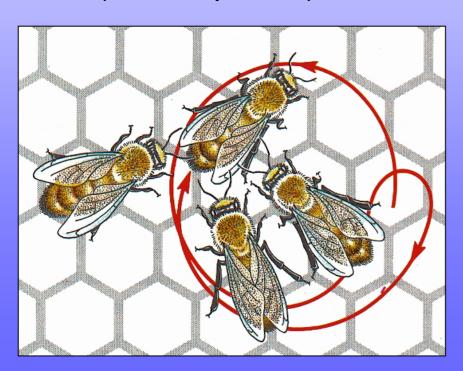


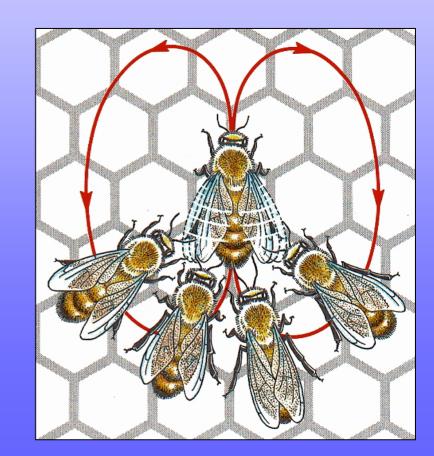


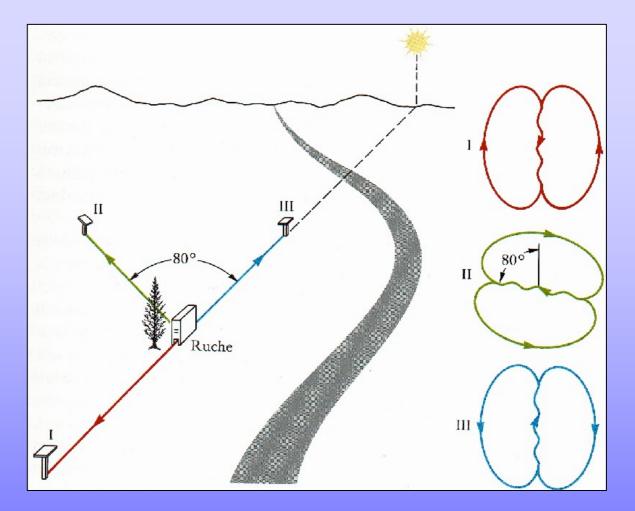
La communication

La danse : recrutement alimentaire chez les abeilles

(market places)



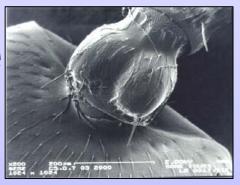


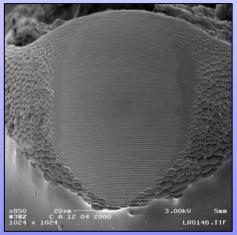


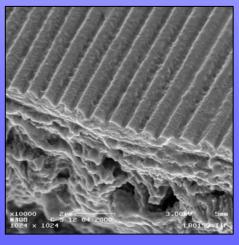
- Direction : angle par rapport à la verticale = angle par rapport au soleil
- Distance:

Rapidité des tours (inversement proportionnel à la distance) Fréquence du frétillement (proportionnel à la distance)

- La communication
 - Les stridulations (vibrations)
 - Défense : drumming
 - Reconnaissance coloniale
 - Fréquence spécifique pour chaque espèce (arboricoles)
 - Recrutement congénères
 - Augmentation de la durée de trophallaxie (Crematogaster scutelaris)
 - Attire les congénères en cas d'agression
 - Guide les congénères en cas d'éboulements
 - Présent durant la séquence copulatoire de certaines espèces (Cardiocondyla elegans)
 - Dans un autre contexte : aide à la découpe des feuilles chez les Atta et Acromyrmex







- La division du travail (polyéthisme)
 - En fonction de l'âge (régulation physiologique)
 - Ind jeunes : tâches intérieures
 - Ind agés : fourragement et défense
 - Apis mellifera; Pogonomyrmex badius
 - Particularité physiques (polymorphisme)
 - Principalement chez les fourmis
 - Gardiennes, soldates, ouvrières,
 soigneuses des larves, pot à miel ...









Juste parce que c'est joli quand même!

Les termites

- Isoptères
 - Hémimétaboles
 - => Polythéisme temporel (différents stades d'évolution avec différentes tâches)

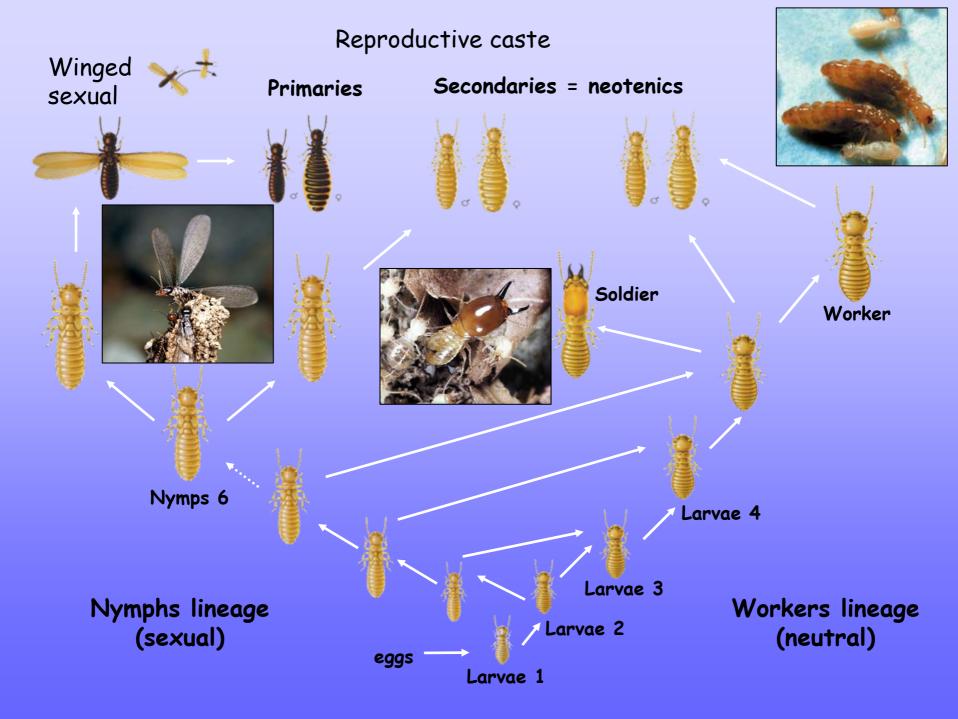


Diploïdes

La colonie se compose de mâles et de femelles

- Castes (div de la reproduction)
 - Sexués adultes fertiles (termites ailés)
 - Sexués néoténiques





Résumé?

- Les indices de l'eusocialité
 - Coopération dans le soin aux jeunes
 - Chevauchement d'au moins 2 générations
 - Division du travail sur le plan de la reproduction
- Les concepts qui permettent de mieux comprendre l'apparition de la socialité
 - La théorie de la sélection de parentèle
 - Mutualisme
 - Altruisme / Altruisme réciproque
 - Les conflits
 - Asymétrie de parenté / Sex-ratio

Et l'Homme?

Est-il eusocial?

- Coopération dans le soin aux jeunes ?
- Chevauchement d'au moins 2 générations ?
- Division du travail sur le plan de la reproduction ?

"Grandmother effect"

Foster KR and Ratnieks FLW (2005) A new eusocial vertebrate? *Trends in Ecology & Evolution* 20:363-364

Références

Ouvrages

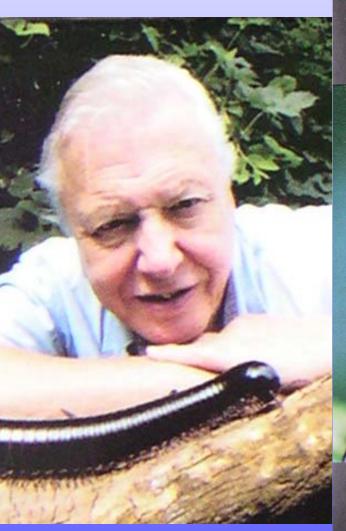
- Aron, S. et Passera, L. 2000. Les sociétés animales Evolution de la coopération et organisation sociale. DeBoeck University. Bruxelles, Belgique . 336 pp.
- Campan, R. et Scapini, F. 2002. Ethologie Approche systémique du comportement. DeBoeck University. Bruxelles, Belgique. 737 pp.
- Jaisson, P. 1993. La fourmis et le sociobiologiste. Ed Odile Jacob. Paris, France. 315 pp.
- Passera, L. et Aron, S. 2005. Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution. Les presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480 pp.

Support vidéo

Attenborough, D. 2005. Life in the Undergrowth – Episode 5:
 Supersocieties. BBC DVD.

LIFE IN THE UNDERGROWTH

THE COMPLETE SERIES







DAVID Attenborough