

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Ecole Nationale Supérieure Vétérinaire



Mémoire de fin d'études

En vue de l'obtention du diplôme de

Docteur en Médecine Vétérinaire

**Le comportement animal du point de vue de l'écologie
comportementale : l'effet du comportement sur la transmission
des maladies infectieuses au sein des populations animales**

Présenté par : BELAIDI Rayane Ahcene Reda

Soutenu le : 13/07/2022

Le jury :

Mr. Laamari A

MCB (ENSV)

Président

Mme Azzag N

Professeur (ENSV)

Promotrice

Mme Bouabdallah R

MCA (ENSV)

Examinatrice

Année universitaire : 2021-2022

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Ecole Nationale Supérieure Vétérinaire



Mémoire de fin d'études

En vue de l'obtention du diplôme de

Docteur en Médecine Vétérinaire

**Le comportement animal du point de vue de l'écologie
comportementale : l'effet du comportement sur la transmission
des maladies infectieuses au sein des populations animales**

Présenté par : BELAIDI Rayane Ahcene Reda

Soutenu le : 13/07/2022

Le jury :

Mr. Laamari A

MCB (ENSV)

Président

Mme Azzag N

Professeur (ENSV)

Promotrice

Mme Bouabdallah R

MCA (ENSV)

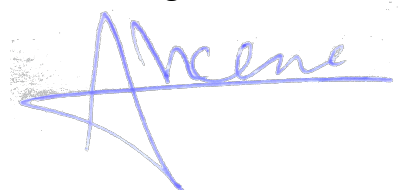
Examinatrice

Année universitaire : 2021-2022

Déclaration sur l'honneur

Je soussigné, BELAIDI Rayane Ahcene Reda, déclare être pleinement conscient que le plagiat de documents ou d'une partie de document publiés sous toute forme de support, y compris l'internet, constitue une violation des droits d'auteurs ainsi qu'une fraude caractérisée. En conséquence, je m'engage à citer toutes les sources que j'ai utilisées pour écrire ce mémoire de fin d'étude

Signature



Remercîments :

Je souhaite avant tout remercier ma promotrice **Mme Azzag N.** pour son enthousiasme, sa rigueur ainsi que pour sa patience et sa disponibilité. Je tiens également à la remercier pour tout le soutien morale et intellectuelle quel m'a apporté tout au long de ma démarche.

J'adresse mes Remerciement également à **M^r. Laamari A.** pour avoir accepté de présider ce jury, **Madame Bouabdallah R.** qui m'a fait l'honneur d'accepter d'examiner mon modeste travail

J'adresse mes sincères remerciements aux enseignants chercheurs de l'école nationale Supérieure Vétérinaire qui veillent à dispenser un enseignement de qualité.

Dédicaces :

Je dédie ce travail

À mes chers parents pour leur sacrifice leur support leur soutien et leurs prières tout au long de mes études. Mille merci

À mes sœurs Lina et Meriem et mon frère Samy

À toute ma grande famille

À mes chers amis Imad et Mourad ainsi que mes amis et compagnons du groupe 1

Liste des figures :

Figure 1 : méthodes d'élimination de la progéniture de l'espèce hôte par les jeunes coucous (Willson, 1975)	31
--	----

Sommaire

I. Introduction	1
II. notions de base sur le comportement animal	2
1. L'écologie comportementale.....	2
2. Le comportement	3
a) Innée ou acquis ?	4
b) Les déclencheurs du comportement	6
3. facteurs intervenants dans la variation du comportement animal	6
a) Les horloges biologiques	6
b) Les hormones	7
c) Les forces évolutives	8
d) Les facteurs génétiques.....	11
4. Le comportement social des animaux.....	15
a) La coopération	16
b) L'agressivité et agression	18
c) La dominance et la hiérarchie de dominance	20
III. Les relations interspécifiques et associations du vivant	23
1. La symbiose	23
a) Classification des symbioses	25
b) Les subdivisions de la symbiose	25
2. Le commensalisme	25
3. Le mutualisme	26
4. Le parasitisme	27
a) La virulence	28
b) Les conséquences écologiques du parasitisme	28
5. La plasticité des associations symbiotiques	29
6. Les symbioses sociales	29
a) Le commensalisme social	30
b) Le mutualisme social	30

c) Le parasitisme social	31
IV. L'effet de la socialité et comportement social sur la transmission de pathogènes....	32
1. L'effet comportemental de l'infection chez les animaux	32
2. Les comportements affectant la transmission d'agents infectieux	33
a) Le comportement maladif	33
b) Les comportements d'évitement d'infections	34
c) L'évitement des espèces parasites ou leurs vecteurs	35
d) Le système de reproduction et le choix de partenaire	36
V. Discussion	38
VI. Conclusion	40
Références bibliographiques	41

I. Introduction générale :

L'homme et l'animal se côtoient étroitement depuis la nuit des temps. Partagent bien plus qu'une origine commune, humains et animaux avaient une relation complexe marquée par plusieurs interactions interspécifiques en raison de leur proximité inéluctable.

La relation prédateur-proie était de loin la plus importante pour nos ancêtres humains, la compréhension du comportement animal était donc primordiale pour la survie de notre espèce. Observer et comprendre le comportement de sa proie ainsi que celui des animaux qui le prenaient pour proie à donner beaucoup d'avantages à l'homme ancien (Danchin et al., 2005).

Plus récemment, la relation homme-animal s'est d'avantage compliquée avec la domestication, l'élevage intensif et l'utilisation des animaux pour des fins scientifiques, thérapeutiques et même pour le divertissement sans oublier le problème de pollution, la déforestation et la menace d'extinction de plusieurs espèces sauvages (Danchin et al., 2005).

Face à tous ces problèmes des temps modernes l'observation et l'étude du comportement animal représentent un outil précieux dans l'élaboration de mécanismes d'optimisation de la production animale, la protection et réintroduction en liberté d'espèces en danger d'extinction, la détermination de l'état de bien être animale et son amélioration et peut même offrir des modèles pertinents pour l'étude des maladies infectieuses et même psychiatriques chez l'homme (Danchin et al., 2005).

L'étude du comportement animale s'impose de nos jours au côté des théories d'analyses sociaux et de modélisations mathématiques dans l'étude et la gestion des épidémies dans les populations animales, d'où son intérêt dans la biologie de la conservation et préservation des espèces en danger d'extinction et la gestion des espèces nuisibles (Snijders et al., 2017).

Ce travail a pour objectif de réaliser une revue bibliographique portant sur le comportement animal, les facteurs qui l'influencent, son évolution ainsi que son effet sur la transmission de maladies infectieuses contagieuses au sein de populations animales.

II. notions de bases sur le comportement animal :

II.1 L'écologie comportementale :

L'écologie comportementale appelée également écoéthologie est l'étude du comportement animal dans un cadre évolutif et écologique. L'écoéthologie s'intéresse aux relations écologiques inter et intra-spécifiques entre animaux ainsi qu'à leur connexion à leurs environnements tout en cherchant à identifier les origines et conséquences évolutives des comportements observés.

Les écoéthologues tout comme les éthologues, utilisent diverses approches méthodologiques pour étudier le comportement animal. En combinant théorisation, échantillonnage et observation, l'écologie comportementale répond aux quatre questions de Niko Tinbergen qui est considéré comme l'un des précurseurs de l'éthologie moderne, ces questions reposent sur la détermination des 4 aspects du comportement (Goldberg, 2010)

1. L'aspect causal : quelles sont les causes, stimuli, mécanismes internes et externes qui déclenchent le comportement ?
2. L'aspect fonctionnel : quelle est la valeur adaptative de ce comportement ?
3. L'aspect phylogénétique : quel était le rôle de ce comportement au cours de l'évolution de l'espèce ?
4. L'aspect ontogénétique : quand est-ce que durant la vie de l'individu s'installe ce comportement ? Quels sont les facteurs d'apprentissage et interactions gène-environnement ?

L'écologie comportementale trouve ses origines lointaines dans la vision Vitaliste qui est apparue au XVIII^e siècle, dans un temps où les sciences biologiques étaient réduites aux lois de la mécanique, la chimie et de la physique. Les vitalistes eux, croyaient que « les vérités physiologiques étaient d'un ordre plus élevé que celles de la physique » (Danchin et *al.* 2005) en conséquence la biologie et la médecine d'après eux devaient être exclusivement basées sur l'observation et non l'expérimentation. Ils procèdent alors à l'observation du comportement chez une large gamme d'espèces animales et émettent des généralisations à partir de ces observations souvent anecdotiques. Le travail des vitalistes trace le chemin pour les naturalistes qui proposent une description détaillée des mœurs des animaux et ce n'est qu'au XIX^e siècle avec l'apport du transformisme notamment les travaux de Jean-Baptiste de Lamarck et de Charles Darwin que l'étude du comportement animal a passé d'un cadre créationniste à un cadre évolutif et phylogénétique, d'autre part les théories darwiniennes soulignaient une continuité entre les espèces animales et l'homme ouvrant ainsi la porte à la psychologie comparative, une science qui est restée centrée sur l'étude au laboratoire, chose qui a déplu aux zoologistes de ce temps-là qui considéraient l'étude du comportement animal au laboratoire réductionniste car elle ignore la diversité et complexité des agissements des animaux dans la nature. C'est alors la mise en doute de la démarche de la psychologie

comparative qui a mis en lumière l'apparition de l'éthologie, une étude biologique et naturaliste du comportement animal. Le passage vers l'écoéthologie est arrivée dans les années 1970 apportant une visée écologique et plus adaptationniste que celle de l'éthologie qui ignorait la biologie évolutive. De plus l'écologie comportementale incorpore la sociobiologie qui a été introduite par Edward Wilson en 1975 dans son ouvrage « Sociobiology : The new synthesis » une thèse qui aborde le comportement social dans un contexte évolutionnaire.(Danchin et al. 2005)

On peut alors dire que l'écologie comportementale est une extension de l'éthologie qui se focalise plus sur les approches écologiques adaptationnistes et évolutives de l'étude du comportement animal tout en incorporant des sciences comme la biologie évolutive, la sociobiologie et même quelques notions de l'approche behavioriste pour l'étude des comportements acquis et une meilleure compréhension de l'apprentissage (Danchin et al. 2015)

- Le Behaviorisme :

L'approche behavioriste s'aligne avec la vision mécaniste qui n'accordait crédit qu'à l'expérience dans l'étude des phénomènes biologiques. Le courant mécaniste progresse avec les travaux d'Ivan Pavlov qui a mis en évidence le conditionnement chez le chien, une des formes d'apprentissage animal. En 1894 Conwy Lloyd Morgan a publié son livre « an introduction to comparative psychology » où il propose son fameux « canon » stipulant qu'il est inconvenable d'invoquer des structures psychologiques d'ordre supérieur telle que la volonté lors de l'étude du comportement animal quand des systèmes simples tel que les réflexes conditionnés peuvent expliquer le comportement observé. Le canon de Morgan gagne de la popularité et est adopté par de nombreux chercheurs particulièrement en Amérique du Nord où s'est constitué le mouvement Behavioriste qui s'oppose strictement à l'anthropomorphisme des premiers évolutionnistes et éthologues. Le behaviorisme tend à réduire l'explication de tout comportement aux mécanismes d'apprentissage qui d'après Edward Lee Thorndike s'effectue « par essai-erreur avec succès accidentel ». (Danchin et al. 2015)

Malgré sa visée réductrice, le behaviorisme pourrait fournir des explications précieuses dans l'étude des comportements acquis et l'apprentissage chez les animaux.

II.2. Le comportement :

Une mésentente peut être observée entre les éthologues sur la définition même du comportement. Nikolaas Tinbergen, naturaliste et père fondateur de l'éthologie classique a décrit le comportement comme étant « la totalité des mouvements produits par un animal intact » (1955). De nombreux autres éthologues ont décrit l'essence et les constituants du comportement animal mais hélas ces définitions ne sont généralement pas en accord ou même parfois contradictoires. Une enquête a été réalisée afin de déterminer les différentes définitions du terme « behavior » utilisées par trois sociétés savantes spécialisées dans l'étude du comportement (D. Levitis et al. 2009) a montré que même les experts utilisent le terme comportement dans un sens déductif et généraliste non définitionnel. Pour mettre fin à cette

hétérogénéité, Daniel Levitis et ses collègues ont proposé une définition qui d'après eux est opérationnelle et applicable à tout organisme vivant mais surtout basée sur le sondage effectué dans leur enquête. Cette définition représente alors la formalisation de la vision des 174 membres des trois sociétés savantes qui ont participé au sondage.

Le comportement d'après Levitis est toutes les réponses coordonnées à l'intérieur (actions ou inactions) d'organismes vivants entiers (individus ou groupes) à des stimuli internes et/ou externes, en excluant les réponses qui peuvent être plus facilement expliquées par les changements développementaux. (D.Levitis et al. 2009)

II.2.a. Le comportement est-il inné ou acquis ?

Le comportement animal est divisé en deux types :

1) Le comportement inné : ou instinctif.

La définition de Pierre Grassé : « l'instinct est la faculté innée d'accomplir sans apprentissage préalable et en toute perfection, certains actes spécifiques, sous certaines conditions du milieu extérieur et de l'état physiologique de l'individu ». Le comportement instinctif se produit alors d'emblée et ne nécessite pas d'apprentissage cela est expliqué par le fait que les actes instinctifs sont génétiquement codés et font partie du patrimoine génétique de l'espèce c'est donc un héritage phylogénétique qui concerne la totalité des individus de l'espèce dont l'apparition est liée à certaines conditions internes et signaux externes (Goldberg, 2010)

2) Le comportement acquis :

Les comportements acquis ne sont pas génétiquement codés et résultent de l'expérience individuelle. Essentiellement fondés sur des réflexes conditionnés et l'apprentissage par répétition.

Il est connu que l'intégralité des espèces animales présentent une tendance à l'apprentissage cependant une disparité peut être observée concernant leurs capacités d'apprentissage, cette disparité est liée aux différences individuelles, différences phylogénétiques et à l'environnement. (Goldberg, 2010)

Dans le milieu naturel l'apprentissage se fait grâce à deux comportements très importants qui sont la manifestation de tendances innées (génétiquement codés)

L'exploration : Ou comportement curieux il permet à l'animal d'explorer son environnement donc de recueillir un maximum d'informations sur ce dernier. Le milieu dans lequel l'animal est élevé est donc très important dans l'acquisition de comportement intelligent c'est pourquoi les rats élevés dans des milieux enrichis (présence de plusieurs stimuli) possèdent un cortex cérébral plus développé que ceux ayant grandi dans un milieu appauvri (M. Diamond 1964)

Le jeu : Considérée comme la forme juvénile de l'exploration, le jeu n'est présent que chez les espèces évoluées il est donc bien observé chez les vertébrés supérieurs. Bien que considéré comme un comportement de jeunes il peut quelquefois être observé chez les adultes le jeu " permettrait d'exercer et de développer les petites routines comportementales que le jeune intégrera dans des séquences plus vastes et surtout plus orientées" (J. Goldberg 2010) il

prépare alors les jeunes individus à des situations qu'ils rencontreront dans leur vie adulte ce qui est exprimé dans les deux types de jeux :

Le jeu locomoteur: qui mime généralement des phénomènes tels que la prédation ou la fuite

Le jeu social: Mime des interactions sociales telle que la compétition entre adultes.

Il y a une continuité entre le jeu et l'exploration bien que le jeu n'est exprimé qu'au jeune âge le comportement exploratoire quant à lui persiste le long de la vie adulte. (Goldberg, 2010)

•Le conditionnement :

Il s'agit d'un processus qui permet de transformer un stimulus neutre (ne déclenchant normalement pas de réaction) en un stimulus conditionnel qui sera perçu par l'animal comme un déclencheur de réaction et qui provoque la manifestation du même comportement normalement stimulé par un stimulus dit inconditionnel (le stimulus normal) et cela par " dressage" de l'animal (Goldberg, 2010)

L'exemple de conditionnement le plus connu et celui effectué par le physiologiste Ivan Pavlov. En 1955 il a conditionné des chiens à sécréter de la salive à chaque fois qu'ils entendaient le son du métronome (stimulus conditionnel) même en absence de viande (stimulus inconditionnel)

Il existe deux types de conditionnement qui répondent aux deux lois d'apprentissage premièrement :

- Le conditionnement de type 1: ou conditionnement pavlovien dans laquelle une réaction inconditionnelle est associée à un stimulus neutre qui devient alors conditionnel. Ce type de conditionnement répond la loi d'habitude.
- Le conditionnement de type 2 lui obéit à la loi d'apprentissage qui conditionne l'animal à travers des renforcements positif ou négatif à développer des réflexes. À chaque fois que l'animal est récompensé il associe un « sentiment agréable » avec le comportement produit, il apprend ainsi à le reproduire d'avantage, en parallèle quand il est puni il associe son comportement avec un « sentiment désagréable » et apprend ainsi à ne plus le reproduire.

•L'extinction du conditionnement :

Lorsqu'un réflexe conditionné cesse d'être renforcé il subit ce qu'on appelle l'extinction du conditionnement dans ce cas le stimulus conditionnel redevient neutre.

L'extinction est un mécanisme actif ou l'animal apprend à ne plus réagir aux stimuli conditionnés, Il s'agit d'un processus adaptatif qui permet l'élimination des réactions devenus inutiles pour l'animal. L'extinction n'élimine cependant pas le conditionnement d'une manière définitive, la restauration d'une réaction ou un reconditionnement (plus rapide que le conditionnement initial) est possible. (Goldberg, 2010)

III.2.b. Les déclencheurs du comportement :

Dans leurs relations écologiques, et pour pouvoir communiquer entre eux les animaux émettent différents signaux qui une fois reçus provoquent le déclenchement du comportement chez l'individu récepteur.

Les signaux sont des stimuli pouvant être de nature visuelle, tactile, sonore ou même chimique émis intentionnellement par un individu dans le but de transmettre une information à un individu récepteur qui en réponse modifie son comportement.

Les signaux sont le fruit d'une coévolution entre émetteur et récepteur, leur évolution et modification s'effectue sous l'effet de pression de sélection (naturelle, sexuelle) ou des mutations (par hasard) (Goldberg, 2010)

Les signaux ont un intérêt sélectif pour l'émetteur contrairement aux indices, qui ne sont pas bénéfiques pour ce dernier on cite l'exemple d'une souris qui produit un son lors de son déplacement ce son émis par la souris indique aux prédateurs sa position la mettant ainsi en risque de prédation. Le récepteur du signal quant à lui ne répond que si lui aussi en bénéficie en terme de valeur sélective. (Goldberg, 2010)

Les signaux peuvent être divisés en deux :

➤ Déclencheurs intra-spécifiques :

Ces signaux servent de moyens de communication entre les individus de la même espèce ils peuvent être utilisés dans la reconnaissance de groupes ou même d'individus chez certaines espèces ils peuvent aussi servir pour indiquer le dimorphisme sexuel (différenciation des sexes) aussi l'état de l'émetteur, par exemple : cri des oisillons quand ils ont faim (Goldberg, 2010).

➤ Les signaux interspécifiques:

Ces signaux servent à informer des individus appartenant à une autre espèce sur l'identité spécifique de l'émetteur (l'espèce à laquelle il appartient) ou représenter une stratégie anti-prédation chez certaines espèces, les gazelles de Thompson *Gazella Thomsonii* effectuent des sauts à la vue d'un prédateur signalant ainsi leur bonne santé et soumettant qu'ils ont une grande probabilité de lui échapper ce qui intimide le prédateur (Goldberg, 2010).

II. 3. Facteurs intervenants dans la variation du comportement animal

II.3.a. Les horloges biologiques :

Les animaux présentent des comportements périodiques prédictibles, l'expression de ces comportements est liée aux informations reçues depuis leur environnement. Des facteurs abiotiques tels que l'alternance régulière entre le jour et la nuit et le changement de saison ainsi que des facteurs biotiques tels que le changement de végétation annuelle et la disponibilité de ressources affectent le comportement animal. (Helm et al., 2017)

L'horloge biologique ou le cycle circadien est génétiquement codé et se répète dans des

périodes d'à-peu-près 24 heures, cette activité périodique anticipe les signaux environnementaux au lieu de simplement interagir avec eux, elle représente alors un mécanisme adaptatif face au changement constant de l'environnement.(Helm et *al.*, 2017)

Essentiellement contrôlé par le noyau supra-chiasmatique (NSC) chez les mammifères. Le NSC synchronise les autres régions du cerveau et autres organes effecteurs et sensoriels avec le cycle circadien intrinsèque à travers ses liaisons nerveuses et par la production de peptides. Sa position et ses connections lui procurent une bonne réception d'informations sur l'environnement externe ainsi qu'une coordination de plusieurs fonctions importantes notamment la thermorégulation, le métabolisme basal, la lactation et le comportement maternel et sexuel et cela par sa proximité de l'hypothalamus.(Gillette, 2013)
L'horloge biologique régule plusieurs fonctions de l'organisme c'est la raison pourquoi un organisme peut réagir différemment au même stimulus environnemental a de différents moments de la journée. (Hem et *al.*,2017)

Les différents phénotypes d'horloge biologique sont appelés chronotypes et sont classifiés en "tôt" et "tard" en relation avec le rythme biologique mesurer. Ces chronotypes ont des valeurs sélectives différentes et peuvent représenter un avantage ou désavantage sélectif pour l'individu dans un environnement donné. La variation de chronotypes dans le même habitat crée une ségrégation d'utilisation de ressources entre des espèces ou individus susceptibles d'être en compétition ce qui permet une meilleure coexistence entre ces espèces. C'est le concept de "niches temporelles".(Hem et *al.*,2017)

Les espèces exotiques dites invasives peuvent s'adapter à leurs nouveaux environnements en s'emparant de niches temporelles vides pour éviter de rentrer en compétition avec les espèces natives (S-Aguilar et *al.*, 2015)

II.3.b. Les hormones :

Le système endocrinien joue un rôle important dans le maintien de l'homéostasie il opère à travers la sécrétion de substances chimiques capable de modifier l'expression génique et les fonctions cellulaires, ces substances sont appelées hormones.

Les hormones sont des messages chimiques libérés directement dans le sang par des glands spécifique désigné d'endocrines (Nelson, 2010)

Les hormones dépendamment de leur nature influencent leurs cibles différemment. Les hormones stéroïdiennes par exemple provoquent une réponse génomique en stimulant ou inhibant la transcription d'ARNm spécifiques, la protéine résultante peut-elle même activer ou désactiver d'autres gènes. Les hormones peptidiques quant a elles provoquent généralement des séries d'activation enzymatiques.(Nelson, 2010)

Les hormones ne peuvent agir sur leurs cellules cibles que par l'intermédiaire de récepteurs spécifiques. Avec l'évolution de la multicellularité, une coévolution hormone-récepteur s'est installée pour une meilleure communication cellulaire. (Nelson, 2010)

Les hormones affectent le comportement de manière générale en sensibilisant à la fois le système sensoriel, les centres nerveux et les effecteurs a des stimuli spécifiques ce qui

favorise la manifestation de certaines réponses. Par exemple chez la femelle rongeuse la lordose (position prise lors de la copulation) est liée aux hautes concentrations d'œstrogènes sanguins et est stimulé par la montée du male (stimulus tactile). (Golberg, 2010)

Il existe cependant un feedback comportement-hormone où le comportement affect les concentrations hormonales, les mâles présentent plus de comportement agressive quand leur concentration de testostérone sanguine sont élevées les rendant plus susceptible d'entrer en combat avec d'autres mâles. Si un male gagne un combat il verra ses concentrations de testostérone sanguine augmenter en réponse à l'action de gagner le combat. Cette élévation du taux de testostérone augmente la probabilité de gagner plus de combat dans le futur par cet individu. (Goldberg, 2010 ; Nelson, 2010)

II.3.c. Les forces évolutives :

Le comportement comme tout autre caractère héréditaire peut être sujet à l'évolution.

L'évolution est le changement du patrimoine génétique d'une population au fil du temps (Colby, 1966) arrive sous l'influence des 4 forces évolutives : la mutation, la migration, la sélection naturelle et la dérive génétique.

1) La mutation :

La mutation produit plus de variation génétique que toutes les autres forces évolutives. Elle permet l'apparition de nouveaux allèles et ainsi potentiellement de nouveaux phénotypes. Le taux de mutation dépend de l'efficacité de réparation d'information génétique mal copiée, il varie en fonction des espèces et des loci, et même au sein d'une même espèce et pour le même locus il peut varier d'un individu à l'autre. On cite le cas de certaines bactéries dites hyper-mutatrices, cette particularité leur serait désavantageuse dans les conditions normales car en effet les mutations héréditairement transmises sont typiquement plus délétères que bénéfique pour les descendants parce que la majorité des gènes important pour la survie de l'organisme fonctionnaient déjà proprement chez les parents qui eux même viennent d'une lignée d'individus avec un succès sélectif, n'importe quel changement dans la séquence de ces gènes est susceptible de rendre leur fonctionnement moins efficace. Cependant dans certains environnements notamment en présence de pressions sélectives le caractère hyper-mutateur représente un avantage qui augmente la chance de survie de ses descendants face à la sélection (exemple : antibiotiques) (Thomas et *al.*, 2010)

Il existe 2 grands types de mutations :

- Les mutations ponctuelles :

Les mutations ponctuelles impliquent la modification d'un seul nucléotide au niveau d'un seul gène. Il existe trois types de mutations ponctuelles (Thomas et *al.*, 2010 ; Zeigler, 2014) :

➤ La mutation de substitution:

N'affecte qu'une seule base azotée dans un seul codon, cette dernière est remplacée par une autre base. Ce genre de mutations peut être silencieux dans le sens où elles peuvent ne pas causer de changements fonctionnels et cela dans le cas ou même après

substitution d'une base le codon code encore pour le même acide aminé.

Dans le cas contraire la mutation de substitution peut-être à l'origine de grands changements fonctionnels rendant la protéine issue moins ou plus efficace ou peut-être même non fonctionnelle.

- Les mutations d'insertion et de délétion : ou une base est soit ajoutée ou bien perdue. Ce genre de mutations produit généralement des gènes et des protéines non fonctionnelles.

- Les mutations chromosomiques :

Les mutations chromosomiques impliquent des portions considérables d'un ou plusieurs chromosomes. Il existe plusieurs types de mutations chromosomiques qui ont une influence importante sur l'évolution.(Thomas et *al.*, 2010 ; Zeigler, 2014)

- mutation chromosomique de délétion :
ou toute une portion d'un chromosome est perdu, cela se produit habituellement durant le phénomène de division cellulaire. Dans le cas où il y a perte de segments contenant des gènes essentiels ou régulateurs cette mutation devient létale pour les cellules ou descendants recevant cette déficience.
- Mutation chromosomique de duplication : duplication d'un segment de chromosome et sa réinsertion sur le même chromosome. Si le segment dupliqué est inséré sur un autre chromosome non homologue on parle de translocation.
- Un autre type de mutation chromosomique possible et l'inversion : une portion chromosomique est coupée puis réinsérée dans l'ordre inverse. Cette mutation peut passer inaperçue et ne pas être néfaste pour la cellule ou la progéniture recevant tant que l'anomalie ne se produise pas au niveau de régions comportant des gènes importants ou régulateurs.
- Finalement il existe des mutations chromosomiques plus rares, il s'agit des fusions et fissions c'est-à-dire soit la fusion de deux chromosomes en un seul chromosome géant où la fission d'un chromosome en deux petits chromosomes.

2) La dérive génétique :

La dérive génétique est un changement dans la structure génétique d'une petite population qui prend place de manière strictement aléatoire. Elle peut résulter en la perte ou la dissémination d'allèles indépendamment de leur valeur sélective ou reproductrice. (Massel, 2011 ; Templeton, 2019)

La génétique mendélienne propose des probabilités de transmission de chaque gamète possiblement produite par des individus lors de la reproduction sexuelle. Cependant les proportions des phénotypes produits lors d'un accouplement entre deux individus hétérozygotes ne suivront pas nécessairement le ratio 3 : 1 en faveur du phénotype dominant cela est dû au fait que les gamètes sont choisis au hasard.(Massel, 2011 ; Templeton, 2019)

La combinaison des gamètes suit alors les lois de probabilité mais s'effectue toujours sous l'effet du hasard ce qui crée des fluctuations des fréquences alléliques observables d'une génération à l'autre au sein de petites populations en absence de sélection naturelle. Dans les grandes populations (infinies) l'effet de la dérive n'est pas appréciable car d'après la loi de Hardy-Weinberg les fréquences alléliques sont toujours constantes dans le temps (absence de l'évolution et maintien du polymorphisme d'une génération à l'autre) au sein des populations infinies en présence de panmixie et en absence de sélection et de migration et avec un taux de mutation constant.(Massel, 2011 ; Templeton, 2019)

3) La sélection naturelle :

La présence de variation génétique est la première condition pour l'enclenchement de la sélection naturelle, ce polymorphisme génétique produit une expression phénotypique différente au sein d'une même population les individus de cette dernière présentera différents traits pour le même caractère. Ces traits peuvent être avantageux ou désavantageux pour l'individu qui les porte, c'est cette relation entre trait et la capacité de survie ou de reproduction des individus qui représente la deuxième condition pour qu'il y ait sélection naturelle. La troisième et dernière condition est l'héritabilité de la variation génétique. En présence de ces 3 conditions la sélection naturelle prend place. (Stephens, 2007 ; Thomas et *al.*, 2010 ;Mueller, 2020)

La sélection naturelle favorise la multiplication des allèles les plus bénéfiques et diminue la fréquence des allèles codants pour les traits les moins avantageux pour la survie et reproduction des individus d'une population dans un environnement donné. Elle agit alors en faveur des mutations bénéfiques et élimine les mutations délétères du patrimoine génétique des populations animales dépendamment de Leur environnement. (Stephens, 2007 ; Mueller, 2020)

La sélection naturelle est le résultat de la compétition entre organisme pour les ressources limitées mais aussi des conditions environnementales physiques telles que le climat par exemple.(Stephens, 2007 ; Mueller, 2020)

On peut quantifier la sélection naturelle par la mesure de la valeur sélective ou l'aptitude phénotypique qui représente la capacité d'un individu ou phénotype à survivre dans un environnement et de produire des descendants matures. Elle est définie sur un cycle de zygote à zygote ou d'adulte à adulte. On ne peut comparer entre des valeurs sélectives de génotypes ou d'individus appartenant à des populations différentes où ayant vécu à des époques différentes. L'aptitude phénotypique n'a de valeur qu'au sein d'une population donnée.(Stephens, 2007 ; Mueller, 2020)

•La sélection fréquence dépendante en faveur des allèles rares :

La valeur sélective d'un génotype dépend de l'environnement dans lequel il est présent et ses changements. L'environnement ne se limite pas qu'au climat et autres facteurs abiotiques auxquels l'organisme est exposé. Les fréquences alléliques ou génotypiques d'un génotype peuvent influencer sa valeur sélective dans la population. (Thomas et *al.*, 2010)

Sous la sélection fréquence dépendante les allèles rares sont avantagés. La valeur sélective des génotypes rares est maximale quand ils sont moins fréquents au sein de la population, cette valeur diminue au fur et à mesure qu'il devient plus fréquent. Ce type de sélection contribue au maintien du polymorphisme dans les populations (Thomas et *al.*, 2010)

4) l'opération simultanée de plusieurs forces évolutives

Dans les conditions réelles la plupart des forces évolutives agissent de manière simultanée. Il existe plusieurs situations possibles susceptibles d'aboutir à un équilibre polymorphe.(Thomas et *al.*, 2010)

➤ La mutation-sélection:

L'association de ces deux forces entraîne une meilleure adaptation de la population. La mutation apporte de nouveaux allèles qui vont être soit disséminés dans la population ou éliminé en fonction de leur valeur sélective et de l'avantage ou désavantage sélectif qu'ils apportent.(Thomas et *al.*, 2010)

•Dans le cas de super dominance la valeur sélective des hétérozygotes est supérieure aux autres génotypes et est généralement de 1. Les homozygotes subissent des forces sélectives différentes dépendamment de leurs valeurs sélectives jusqu'à l'obtention d'un équilibre polymorphe.(Thomas et *al.*, 2010)

➤ La migration-sélection et migration-dérive :

La migration fournit un flux génétique (génétique flow) depuis de grandes populations vers de petites populations isolées. Elle apporte alors de nouvelles fréquences alléliques et peut même introduire de nouveaux allèles dans la population dite autochtone à travers les migrants. Les fréquences alléliques vont varier au sein de la population locale soit sous l'effet de forces sélectives (pour le cas de sélection) ou simplement par hasard (dans le cas de la dérive génétique).

L'association des trois forces évolutives migration sélection dérive est possible la prédiction du cours de l'évolution de la population dans ce cas est difficile car la dérive affecte l'efficacité de la sélection.(Thomas et *al.*, 2010)

•Dans le cas où la migration apporte de nouveaux allèles rares avec présence d'hétérosis, les hétérozygotes auront la valeur sélective la plus élevée. Les fluctuations de fréquences alléliques seront également sous l'effet de la dérive dans le cas de l'association des trois forces.(Thomas et *al.*, 2010)

II.3.d. Les facteurs génétiques :

Nous considérons que la plupart des caractères comportementaux sont des caractères quantitatifs à variation continue dont l'expression est le résultat de l'interaction complexe entre facteurs environnementaux et génétique.(Thomas et *al.*, 2010)

La variabilité phénotypique comportementale implique une combinaison de facteurs génétiques et environnementaux, c'est la raison pourquoi la valeur phénotypique (P) d'un

individu représente l'addition de sa valeur génotypique (G) et de l'effet de l'environnement (E)

On écrit alors : $P = G + E$

Et en terme de variance on écrit : $VP = VG + VE$.

L'héritabilité au sens large (H^2) représente le pourcentage de contribution des facteurs génétiques dans la variation phénotypique. Elle peut être calculée par le rapport.(Krieg, 1989 ; Thomas et *al.*, 2010)

$$H^2 = \text{var}G/\text{var}P$$

Afin d'estimer ce paramètre avec précision il faut contrôler l'Environnement. En mettant tous les individus dans des conditions environnementales les plus homogènes possible on va éliminer l'influence que l'environnement a sur l'expression phénotypique et cela dans le but de n'apprécier que l'effet génétique. (Krieg, 1989 ; Thomas et *al.*, 2010)

L'héritabilité au sens étroit (h^2) quant à elle nécessite la décortication de la valeur génétique G en trois contributions :

- La valeur génétique additive A : Correspond à l'ensemble des effets moyens de tous les allèles dans tous les loci d'un individu. Elle représente la partie de la valeur génétique qui peut être héritée, un parent transmet approximativement la moitié de sa valeur additive à ses descendants.
- La valeur de dominance D : Représente les interactions entre gènes allèles
- La valeur épistatique I : Représente les interactions entre gènes non allèles

On écrit alors :

$$P = A + D + I + E$$

Et en terme de variance :

$$\text{Var } P = \text{var } A + \text{var } D + \text{var } I + \text{var } E$$

L'héritabilité au sens étroit représente la portion génétique additive intervenante dans le déterminisme de l'expression phénotypique elle est calculée par le rapport :

$$h^2 = \text{var}A/\text{var}P$$

Son calcul se fait dans les limites d'une population et d'un Environnement donné elle ne peut être généralisée où appliquée pour d'autres populations ou autre environnement dans l'étude du même caractère en question.

Il est important de noter qu'un caractère peut très bien être héréditaire (génétiquement déterminé) sans pour autant être héritable (a une héritabilité >0) cela peut-être observé au sein de populations ne présentant aucune variabilité génétique pour un caractère (Krieg, 1989 ; Thomas et *al.*, 2010)

$$h^2 = \frac{\text{var } A(0)}{\text{var } P} = 0$$

1) la plasticité phénotypique :

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire une variété de phénotypes sous l'effet de différents facteurs environnementaux.(Thomas et *al.*, 2010)

La gamme phénotypique produite par un génotype en réponse aux conditions environnementales est connu sous le nom de norme réactionnelle, la norme réactionnel permet d'évaluer la sensibilité du génotype aux changements environnementaux (l'interaction génotype-environnement GxE), en effet la variation génétique pour la plasticité peut faire en sorte qu'un génotype soit plus plastique et produire plus de variation phénotypique dépendamment de l'environnement ou moins plastique dis canalisé et mieux résister au changement environnementaux auquel il est confronté.(Thomas et *al.*, 2010)

La modification environnementale du phénotype est fréquente pour les caractères polygéniques (quantitatifs) d'organismes vivants dans des environnements hétérogène (Via & Lande, 1985) c'est le cas du comportement qui es considéré comme étant un trait plastique. Ces modifications phénotypiques sont susceptibles d'apporter une meilleure adaptabilité au génotype et faciliter l'exploitation de plusieurs environnements par ce dernier(Thomas et *al.*, 2010)

2) phénomènes génétiques intervenants dans la variation du comportement :

1- polymorphisme d'un seul nucléotide (PSN) :

Single nucleotide polymorphism en anglais. Le PSN représente un facteur majeur dans la variation génétique, il est le résultat de mutations ponctuelles de substitution qui permettent l'apparition de nouveaux allèles avec la différence d'une seule paire de base au niveau d'un locus.(Liu, 2007 ; Borsting&Morling, 2013)

L'influence du PSN sur le comportement animal a été démontré par exemple chez la race ovine mérinos l'effet de plusieurs PSN de gènes codant pour la TPH 2 (tryptophane 5 hydroxylase) Une enzyme jouant un rôle dans la biosynthèse de la sérotonine, un transporteur est un récepteur de la sérotonine et finalement un récepteur de l'oxytocine a été identifié et associé à la variation du tempérament de ces animaux (Ding et *al.*, 2020)

2- la variabilité du nombre de copies :

Copy number variation (CNV) en anglais. Les CNVs représentent des variations structurales du génome d'un individu sous la forme de perte ou de gains de fragment d'ADN. Étant le fruit des mutations chromosomiques de duplication, délétion ou de transmutation ou même de phénomène de recombinaison inégale lors de la méiose qui aboutit à la duplication sur l'un des chromosomes et la délétion sur l'autre d'une portion génomique. Les CNVs sont une source important de variation phénotypique par l'altération de l'expression génique ou la fonction des protéines. (Bhanuprakash et *al.*, 2018)

3- les éléments transposables (ET) ou gènes sautant:

Les éléments transposables sont des segments d'ADN ayant la capacité de se déplacer d'une location à une autre sur le génome. Ces éléments montrent une diversité dans leur mécanisme de mobilité

Certains d'entre eux effectuent leur déplacement d'une manière répllicative avec l'intermédiaire de l'ARNm qui sera intégrée sous forme d'ADN dupliqué dans une nouvelle position sur le génome et cela après sa rétro-transcription, ce mécanisme de transposition est adopté par les rétro-transposons et les rétrovirus endogènes. Les transposons quant à eux se déplacent au sein du génome par un processus de couper-coller de fragments d'ADN sans l'intervention de processus réplcatifs.(Hardison, 2005)

Les ETs représentent un facteur important contribuant à l'évolution et au polymorphisme car lors de leurs déplacements les ETs peuvent activer les gènes avoisinants leur nouvelle position en apportant des amplificateurs de transcription (augmentent l'expression génétique) ou inactiver des gènes en alternant leur potentiel d'encodage lors de leur insertion.(Hardison, 2005)

4- Les haplotypes :

Un haplotype est un groupe de gènes ayant une proximité physique étroite et qui ont tendance à être hérités ensemble. Un haplotype est aussi reconnu comme étant l'ensemble de variations d'ADN d'un chromosome. L'absence de recombinaison ou crossing-over entre ces gènes explique leur mode de transmission en groupe.(Thomas et *al.*, 2010)

3) transmission non génétique de traits :

Bien qu'il soit le mieux connu, l'héritage Mendélien (héritage génétique) n'est pas le seul type d'héritage permettant aux parents de transmettre leurs traits à leur progéniture. L'héritage non génétique implique des mécanismes épigénétiques qui prennent place suite à l'exposition des parents à certains facteurs environnementaux. (Jablonka, 2009 ; Boskovic&Rando, 2018)

➤ L'épigénétique :

Mécanismes impliquant le marquage physique d'ADN sans induire de changement à la séquence nucléaire initiale du génome.

Les mécanismes épigénétiques contribuent généreusement dans le polymorphisme phénotypique et l'adaptation des individus à leurs environnements mais ils permettent aussi la transmission de traits non déterminés génétiquement d'une génération à l'autre (Sweatt et *al.*, 2013)

●La méthylation de l'ADN :

Mécanisme permettant le marquage du génome à travers la méthylation de la cytosine qui doit être immédiatement suivie d'une guanine. La méthylation d'ADN est associée avec la suppression de transcription du gène marqué, elle modifie alors l'expression génique (Sweatt et *al.*, 2013)

●La modification des histones :

Les histones, des protéines autour desquels s'en roule l'ADN pour former (en plus d'autres protéines) les chromosomes, peuvent être modifiés par des réactions enzymatiques d'acétylation, de méthylation ou de phosphorylation.(Sweatt et *al.*, 2013)

Ces modifications chimiques induisent des modifications de l'architecture de la chromatine entraînant soit son ouverture ou sa répression ce qui affecte directement la possibilité de transcription des gènes (Sweatt et *al.*, 2013)

➤ La transmission trans-générationnelle de traits épigénétiques :

Afin d'être transmise d'une génération à l'autre, la variation épigénétique doit survivre le processus de gamétogenèse ainsi que les stades précoces d'embryogenèse, ce sont deux étapes qui impliquent d'importantes restructurations de chromatine et où plusieurs marqueurs épigénétiques peuvent être supprimés depuis le matériel génétique des gamètes ou du zygote. (Sweatt et *al.*, 2013)

Ce n'est alors que les marqueurs qui échappent à ces deux étapes qui jouent un rôle dans la transmission de la variation épigénétique. Ce type d'héritage n'affecte généralement qu'un nombre restreint de générations, cette transmission limitée est associée avec une fonction adaptative qui facilite l'adaptation de la prochaine génération à son environnement.(Sweatt et *al.*, 2013)

II.4. Le comportement social chez les animaux

Edward O. Wilson le fondateur de la théorie de la sociobiologie a défini la société dans son livre "sociobiology: the new synthesis" comme étant un groupe d'individus appartenant à la même espèce qui s'organise de manière coopérative. L'agrégation par contre est le rassemblement de plusieurs animaux notamment de couples reproducteurs sans aucune organisation sociale ni engagement dans des comportements coopératifs.

D'un point de vue évolutionnaire la socialité offre plusieurs avantages aux espèces sociales en facilitant l'approvisionnement ainsi qu'en assurant une meilleure protection contre les prédateurs et des soins parentaux et alloparentaux plus efficaces, tout cela au prix d'une exposition plus importante aux prédateurs du fait de la détection facile des grands groupes et aux maladies transmissibles du fait de la proximité entre animaux, à cela s'ajoute la constante compétition entre les membres du même groupe pour les ressources essentielles qui peuvent se faire rares dans quelques cas extrêmes le coût de la socialité sur le plan individuel peut aller jusqu'à la stérilité et cela chez les espèces eusociales exemple abeilles et fourmis.

Pour persister, la vie en groupe doit offrir plus d'avantage que de désavantage aux membres du groupe et augmenter leur valeur sélective (fitness)

II.4.a. La coopération

Le comportement Coopératif permet l'échange réciproque de ressources et de services entre individus du même groupe social et implique par définition un risque de perte direct de valeur sélective de l'animal donneur et un potentiel gain en termes de valeur sélective du receveur (Willson, 1975).

Ce comportement va à l'encontre du principe même de la sélection naturelle c'est la raison pour laquelle plusieurs théories ont vu le jour dans le but d'expliquer l'intérêt évolutif de la coopération et du comportement coopératif :

- Le modèle le plus connu est la théorie de la sélection des parentèles (kin selection en anglais) qui suggère que la coopération et le comportement altruiste (sacrifice de soi) dans un réseau d'animaux apparentés augmente la valeur sélective moyenne de l'ensemble du réseau. En raison de leur parenté les membres du groupe partagent plusieurs gènes en commun ce qui fait que leur coopération assure indirectement la transmission de leur gène à la prochaine génération. Pour que cette relation de coopération soit optimale et pour qu'un comportement coopératif soit favorisé par la sélection naturelle le coefficient de parenté R (la probabilité pour qu'un allèle du donneur soit identique à celui du receveur) devrait être supérieur au rapport coût/avantage de la relation en question (Hamilton 1964) cela veut dire que le plus génétiquement proche 2 animaux sont le plus une relation coopérative sera favorisée entre eux. (Mueller, 2020)
- Le deuxième modèle qui pourrait expliquer l'intérêt de la Coopération entre animaux non apparentés est la théorie de la sélection de groupe qui en réalité n'est rien d'autre que la sélection naturelle agissant sur le niveau d'un groupe entier de la sorte que la survie de l'individu dépend de la survie du groupe, elle permettrait la sélection de certains groupes d'une population et d'extinction d'autres. Un gène altruiste qui augmente la valeur sélective du groupe aurait été favorisé par la sélection naturelle dans quelques groupes en parallèle d'autres groupes dépourvus de l'équivalent de ce gène s'auraient éteints rapidement (Dugatkin, 2002)
- L'altruisme réciproque:
est l'échange de service entre animaux de sorte que l'un d'eux exerce une action bénéfique envers l'autre en échange d'un potentiel aide dans le futur. (Mueller, 2020)

• La tricherie :

La socialité et la coopération offrent une multitude d'avantages mais elles sont toutefois particulièrement coûteuses pour les individus subordonnés. Sous l'influence de mutation et de la sélection naturelle des génotypes "défectifs" bien moins coopérateurs sont apparus donnant naissance à des individus désignés de "tricheurs". (Riehl & Frederickson, 2015)

La tricherie est une stratégie non coopérative qui augmente la valeur sélective du tricheur au détriment du reste du groupe social l'exemple type de ce phénomène serait celui de la reproduction d'individus subordonnés qui sont censés avoir renoncé à la reproduction, en se reproduisant ces individus tricheurs augmentent leur valeur sélective en produisant plus de

copie de leurs gènes et diminue celle des autres membres en créant plus de compétition au sein du groupe et en diminuant leur fournissement de soins alloparentaux (s'occuper de jeunes animaux qui ne sont pas directement descendants de l'individu même).(Riehl&Frederickson, 2015)

Le caractère "tricheur" est souvent sujet à la sélection fréquence dépendante négative qui aboutit à la formation d'un équilibre polymorphe dans le groupe en gardant la fréquence de ce gène basse et donc la tricherie rare dans les sociétés animales.(Riehl&Frederickson, 2015)

En réponse à la tricherie les animaux sociaux ont élaboré des stratégies anti tricherie, la punition qui consiste généralement en le harcèlement physique de l'individu non coopératif mais elle peut même aller dans des cases extrême jusqu'à l'expulsion de l'individu défectif du groupe social.(Riehl&Frederickson, 2015)

La punition peut diminuer le taux de tricherie dans un groupe et pourrait même promouvoir la coopération entre les membres de ce dernier.(Riehl&Frederickson, 2015)

•La reconnaissance sociale :

Les animaux semblent être incapables de reconnaître instinctivement leurs proches, en effet un animal n'est capable de reconnaître les individus qui lui sont apparentés sans être passé par un processus d'apprentissage appelé l'imprégnation (ou le phenotypic matching en anglais). Pendant ce processus le jeune animal apprend à identifier les caractéristiques de son propre phénotype ainsi que de celui des individus lui avoisinants en recueillant un maximum d'information olfactives, visuelles et auditives qui lui serviront de référence qu'on appelle "l'empreinte". (Goldberg, 2010)

En comparant les caractéristiques de chaque animal rencontré à cette empreinte les animaux peuvent faire la différence entre un proche et un étranger.

La reconnaissance sociale chez les animaux repose essentiellement sur la reconnaissance du CMH chez de nombreuses espèces notamment de poissons d'amphibiens et de mammifères. Bien que l'odeur soit le critère de reconnaissance essentiel chez les mammifères quelques espèces peuvent cependant se fier à la vocalisation ou à des caractérisations visuelles comme chez les primates par exemple. (Lukas & Clutton-Brock, 2018 ; Breed& Moore, 2016)

Les oiseaux en revanche reconnaissent leur parent via leur vocalisation plutôt que par leur odeur contrairement aux insectes eusociaux qui reconnaissent les membres de leur colonie par leur odeur spécifique et qui correspond aux phéromones produits par la reine de la colonie. (Breed& Moore, 2016)

La reconnaissance sociale joue un rôle très important dans le choix de partenaire sexuels en raison de l'évitement de l'accouplement avec des parents et cela à cause du coût génétique élevé de la consanguinité.(Breed& Moore, 2016)

II.4.b. L'agressivité et l'agression chez les animaux

Le comportement agressif ou agonistique est tout comportement extériorisé par un organisme dans le but de forcer autrui à céder une possession ou quelque chose qu'il aurait autrement atteint soit par l'acte physique ou par la menace (Wilson, 1975)

L'agressivité peut être catégorisée en 7 catégories observables chez l'homme et l'animal :

- L'agressivité prédatrice : survient lors de la prédation ou lors de défense contre cette dernière.
- L'agressivité intra-male : Associer aux combats entre mâles dans le contexte de compétition sexuelle.
- L'agressivité territoriale : Lors de défense de leur territoire face aux intrus.
- L'agressivité maternelle: cette forme d'agressivité a un but disciplinaire et sert à augmenter la valeur sélective du jeune dans la plupart des cas.

L'agressivité peut aussi être : induite par la peur, l'irritabilité ou peut-être même instrumental.

Le comportement agressif aurait évolué en tant que stratégie de compétition, en réalité c'est cette compétition intra-spécifique qui représente la pression sélective la plus importante pour l'évolution du comportement agressif entre congénères. Il existe toutefois une variation dans l'intensité du comportement agonistique d'une espèce à l'autre cette variation est essentiellement due à la diversité de stratégie compétitives utilisées d'une espèce à l'autre. (Willson, 1975)

• Les avantages de l'agression intra spécifique :

L'intérêt du comportement agonistique est relatif aux caractéristiques, la valeur, l'abondance, la distribution et la possibilité de monopolisation des ressources pour lesquels les animaux rentrent en compétition. (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ La compétition pour la nourriture :

La compétition agressive pour un aliment n'a de l'intérêt que si l'aliment en question est rare, nutritionnellement riche ou monopolisable, l'exemple type est celui de la viande qui représente une ressource de haute valeur nécessitant la compétition agressive intense chez les carnivores sociaux comme les hyènes.

En contraste s'emparer d'aliments communs comme l'herbe et les feuilles d'arbres ne nécessite pas de compétition directe agressive, il y a toutefois l'installation d'une compétition indirecte entre herbivores pour consommer le plus d'aliments possible. Les frugivores quant à eux ont tendance à être bien plus compétitifs que les herbivores en raison de la haute valeur nutritionnelle des fruits. (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ La compétition pour les partenaires sexuels :

Chez la majorité des vertébrés les mâles fertiles représentent une ressource de faible valeur en raison de leur abondance ce qui rend bien logique l'absence de compétition agressive entre femelles pour avoir accès aux mâles.

Les femelles fertiles en revanche représentent une ressource précieuse notamment

chez les mammifères où il peut arriver que la plupart des femelles adultes soient soit gestante ou en lactation et où les femelles ne sont fertiles que quelques jours par mois. L'intensité de la compétition agressive reste cependant relative à la possibilité de monopolisation des femelles. (Georgiev et *al.*, 2013)

La compétition agressive est donc accentuée au sein des sociétés polygames où les femelles sont monopolisées soit par un seul mâle (système d'harem avec un seul mâle et plusieurs femelles) ou par un groupe de mâles (système de groupe multi mâles-multi femelles), en opposition chez les espèces monogame la compétition agressive mâle-mâle est de faible intensité du mois après l'établissement des paires cela est essentiellement dû au fait qu'il n'est pas avantageux pour les mâles de rentrer en rivalité pour une ressource peu monopolisable. (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ La compétition pour le territoire :

Les animaux ont tendance à défendre agressivement leur territoire, ils peuvent aussi s'engager dans des conquêtes pour s'emparer du territoire de leurs voisins cela peut-être observé chez les mâles chimpanzés qui ont tendance à élargir leur territoire en tuant leurs voisins cela offre un meilleur accès à la nourriture à leur communauté du plus qu'en tuant les mâles voisins les vainqueurs gagnent des opportunités de reproduction additives car en effet les femelles voisines seront plus susceptibles de rejoindre leur groupe. (Georgiev et *al.*, 2013)

• Le coût de l'agressivité interspécifique

➤ Coûts physiques:

Les bagarres entre congénères impliquent un risque accru de blessure et une exposition aux infections bactériennes. Ce risque est d'autant plus significatif chez les espèces dotées "d'armes" tels que les cornes ou les bois dont la fonction première est d'être utilisée dans les combats entre mâles et qui sont secondairement utilisés dans la défense contre les prédateurs.

Le meurtre est cependant rare chez les animaux et la mort qui fait suite aux bagarres entre congénères est typiquement dûe aux complications infectieuses plutôt que par ponction d'organes vitaux par exemple. (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ Coût physiologique et psychologique

L'élévation chronique des taux de la testostérone et du cortisol associés avec la compétition agressive peut induire une immunosuppression et avoir des répercussions négatives sur la santé et la valeur sélective des animaux compétitifs. (Georgiev et *al.*, 2013)

D'autant que l'exposition à des niveaux d'agression élevés pourrait produire des affections physiologiques graves tel que l'anxiété chronique et la dépression chez certains sujets ce qui affecte directement les chances de survie et de reproduction de ces derniers (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ Coûts énergétiques

La compétition agressive peut affecter les réserves énergétiques d'un individu en augmentant la dépense énergétique ainsi qu'en réduisant sa prise alimentaire. (Georgiev et *al.*, 2013)

➤ Risque de prédation augmenté

Les interactions agressives s'interfèrent avec la vigilance des animaux lors de combats les rendant plus vulnérable à la prédation de plus que les bruits et les vocalisations produites lors de telles interactions pourraient attirer l'attention des prédateurs. (Georgiev et *al.*, 2013)

• La différence entre les motifs d'agressions chez les deux sexes :

En règle générale, les mâles rivalisent principalement pour avoir accès aux femelles, Tandis que les femelles dans la plupart des cas n'entrent en compétition que pour la nourriture quoiqu'elles puissent dans le cas des femelles mammifères sociales vivantes dans des sociétés polygames exprimer un comportement hautement agressif afin de défendre leur petit contre l'infanticide. (Georgiev et *al.*, 2013)

Les mâles sont communément plus agressifs que les femelles. Chez les chimpanzés, les mâles sont 14 fois plus agressifs que les femelles cela pourrait être expliqué par l'élévation du coût énergétique lié à l'agressivité chez les femelles et qui peut avoir des effets néfastes sur leur fertilité, gestation et lactation. (Georgiev et *al.*, 2013)

Il est cependant important de souligner l'existence d'une déviation de cette règle générale où les taux d'agressivité féminine peuvent être aussi élevés que ceux des mâles (comme chez les espèces sociales monogames ou le ratio coût/avantage de l'agressivité est semblable pour les deux sexes) ou même bien plus élevés comme chez les hyènes tachetées une espèce où les femelles dominent les mâles dans l'intégralité des interactions sociales. (Georgiev et *al.*, 2013)

II.4.c. La dominance et la hiérarchie de dominance :

Les fortes concentrations de congénères vivant en communauté résultent inévitablement en l'accentuation du comportement compétitif et agressif entre ces derniers, la dominance sociale est évoluée alors comme moyen de détournement de l'agressivité (Wilson, 1975).

La hiérarchie de dominance est l'ensemble des relations agression/soumission stables établies entre animaux coexistant dans un seul territoire, l'établissement d'une telle organisation sociale stable réduit radicalement la fréquence des interactions hostiles entre les membres du groupe. (Wilson, 1975)

la hiérarchie se forme suite au déroulement de plusieurs confrontations, menaces et combats entre animaux, et est essentiellement caractérisée par la xénophobie et le rejet des étrangers

qui peuvent représenter une menace au statut social de tous les individus du groupe , la fréquence des interactions Coopératif entre ces derniers atteint son apex lors du rejet d'intrus.

- Les formes d'hierarchie :

La hiérarchie de dominance s'organise différemment d'une espèce à l'autre. 2 modes de dominance sont observés :

1) La dominance absolue : Où le rang des individus est stable et ne change ni avec le déplacement du groupe ni pour n'importe quel autre motif ce mode est observée chez de nombreuses espèces d'insectes sociaux par exemple. (Wilson, 1975)

2) La dominance relative : dépend fortement de la position spatiale des animaux. Ils sont alors plus dominant au sein des frontières de leur propre territoire et n'ont aucun problème à se soumettre à un autre individu moins dominant Lors d'altercations sur un territoire étranger ce mode de dominance est observé chez les chats de gouttières. (Wilson, 1975)

La forme hiérarchique la plus simple est le despotisme où l'intégralité des membres du groupe social est dominée par un seul individu. D'autres formes plus complexes de type chaîne : courtes comme dans l'exemple des poissons et amphibiens ou longues comme chez les mammifères et oiseaux ou il y a un vrai ordre hiérarchique, ces chaînes peuvent être parfaitement linéaire ou elles peuvent être compliquées par des éléments triangulaires ou circulaires ou même la formation d'alliances dans le cas des singes supérieurs. (Wilson, 1975)

- Les déterminants de la dominance :

Le rang des individus au sein de leur groupe est déterminé par plusieurs facteurs a cité : le sexe, les mâles sont généralement plus dominant que les femelles. La taille et le poids peuvent aussi représenter un facteur très important dans la détermination du rang chez les rongeurs et les bovins par exemple. (Wilson, 1975)

Les taux hormonaux sont également impliqués, chez les mammifères sociaux les taux d'androgènes élevés associées à la masculinisation anatomique et comportementale sont en corrélation avec le gain de rangs supérieurs. (Hobson, 2019)

Le statut social des parents notamment celui de la mère est très important chez les macaques japonais, les jeunes issus de femelle de haut rang passent plus de temps au centre de la troupe ce qui leur permet de coopérer avec les mâles dominant et ainsi de maintenir leur haut statut.(Hobson, 2019)

L'intelligence sociale représente aussi un facteur très important influençant le rang social des animaux :

Les individus socialement compétents sont les individus les plus conscients de leur position au sein du groupe et ceux ayant assez de capacité cognitive leur permettant d'optimiser leur comportement et de s'emparer de rangs supérieurs. Ces animaux recueillent alors la totalité des informations sociales disponibles et nécessaires pour l'élaboration de stratégies leur

permettant d'optimiser leur comportement.(Hobson, 2019)

Ces informations sont recueillies par l'animal soit à travers :

- ses expériences personnelles : lui permet d'évaluer ces capacités de combat. Suite aux interactions agressives l'effet gagnant-perdant s'installe, c'est un effet à médiation hormonale qui augmente l'agressivité et la probabilité de gain des nouveaux combats du gagnant et en parallèle de diminue celles du perdant le rendant plus susceptible de se soumettre. Ces expériences peuvent être associées à la capacité de reconnaissance individuelle ce qui permet à l'animal d'établir des relations différenciées en fonction de son historique de combats (Hobson, 2019)

- l'observation du reste de son groupe :

Certains signaux tels que la taille corporelle, le port des oreilles et de la queue chez le loup ou même la coloration des plumes chez certains oiseaux peuvent-être directement informatif du rang et de la compétitivité d'autrui.(Hobson, 2019)

La capacité de reconnaître ces signaux exprimés par les autres membres du groupe et d'estimer leur importance et de même pouvoir prédire l'issue de potentielles interactions avec eux, confère aux animaux socialement compétents une meilleure gestion des décisions et du choix du type d'interactions. Avec qui coopérer, qui agresser et avec qui former une alliance.(Hobson, 2019)

Cette sorte de raisonnement complexe n'est présente que chez les espèces sociales évoluées à noter les primates en contraste avec d'autres espèces ayant moins de capacité cognitive qui se fient généralement qu'à leurs expériences individuelles.(Hobson, 2019)

III. les relations interspécifiques et associations du vivant

III.1. La symbiose :

La symbiose est une association entre deux organismes ou plus appartenant à des espèces différentes, pouvant être permanente ou durable. Cette définition n'inclue pas les populations (associations entre individus de la même espèce). La symbiose est conventionnellement illustrée dans la littérature en biologie par des interactions entre des paires d'organismes, d'autres cas sont cependant connus d'individus entrant en symbiose avec des sociétés, ou même de symbioses entre sociétés tout entières (Willson, 2000 ; Paracer et Ahmadjian, 2000).

Les organismes associés dans une symbiose peuvent bénéficier de, subir un préjudice ou ne pas être affecté par cette association, comme il a été décrit par Anton de Bary 1879 pour invoquer la vie en commun de différents organismes vivants (Oulhen et al., 2016 ; Paracer et Ahmadjian, 2000) l'interchangeabilité entre les deux termes : symbiose et mutualisme ne serait donc pas possible et pourrait mener à la confusion (Lewin, 1995 ; Paracer et Ahmadjian, 2000).

La symbiose a joué un rôle très important dans l'évolution des cellules eucaryotes et leurs organelles a cité les mitochondries et les chloroplastes. En formant des associations avec des organismes procaryotes, la cellule eucaryote a acquis la « machinerie » métabolique nécessaire pour la respiration cellulaire. De plus, les animaux et plantes ont acquis de nouvelles capacités métaboliques en s'associant à des bactéries (Olf et Ritchie, 1998 ; Paracer et Ahmadjian, 2000) en effet il semblerait que les symbiotes microbiens représentent une partie normale et même nécessaire du cycle de vie des mammifères (Gilbert et al., 2012).

Il s'avère que les micro-organismes symbiotiques sauraient un effet direct sur plusieurs fonctions anatomiques, biochimiques, génétique et même immunologique de leurs hôtes. à la naissance, les mammifères acquièrent ces microbes depuis leur environnement. Une fois installés ces derniers induisent l'expression de certains gènes au niveau intestinale (Hooper et al., 2001 ; Gilbert et al., 2012) chez l'homme c'est un symbiote courant, le *Bacteroides thetaiotaomicron* qui induit l'expression génique de l'angiogénine-4 dans les cellules de Paneth, cette protéine stimule la production de nouveaux vaisseaux sanguins (Cash et al., 2006 ; Gilbert et al., 2012). Chez le poisson zèbre le microbiote régule la prolifération normale des cellules souches de l'intestin, sans ces microorganismes en question l'épithélium intestinale serait sous développé avec une quantité d'entérocytes, de cellules caliciformes et de cellules entéro-endocrines en dessous de la norme (Rawls et al., 2004; Gilbert et al., 2012).

Chez les vertébrés le GALT (gut-associated lymphoid tissue) est organisé et spécifié par leurs bactéries symbiotiques (Rhee et al., 2004 ; Gilbert et al., 2012) en l'absence de ces derniers comme chez les souris exemptes de germes le développement du réseau capillaire intestinale ainsi que du GALT est insuffisant avec un système immunitaire peu développé et un répertoire de lymphocytes très réduit menant à un syndrome d'immunodéficience (Stappenbeck et al., 2002 ; Duan et al., 2010 ; Gilbert et al., 2012) chez plusieurs espèces d'insectes, les bactéries du genre *Wolbachia* jouent un rôle important dans la protection antivirale (Hanson et al., 2011).

Des études ont montré un effet direct des symbiotes sur la valeur sélective de leur hôte, chez la drosophile les symbiotes induisent la production de phéromones nécessaires pour le choix du partenaire et des préférences d'accouplement (Sharon et al., 2010; Gilbert et al., 2012). Le holobionte i.e. l'ensemble hôte et son microbiote, devient alors une entité sélective sous l'effet de la sélection naturelle (Gilbert et al., 2010; Gilbert et al., 2012). La symbiose aurait un effet évolutif bien plus important et cela par la possibilité de transfert horizontal de gènes depuis les symbiotes microbiens vers les cellules animales (Altincicek et al., 2012; Gilbert et al., 2012) bien que cette ADN soit vue comme étant « du matériel génétique parasite » il apporte des éléments transposables qui pourraient créer de nouveaux modèles de transcription (Kunaro et al. 2010; Gilbert et al., 2012) cela est susceptible de provoquer l'évolution adaptative mais aussi de participer dans l'émergence de nouveaux caractères chez ces espèces (Castaneda et al., 2011; Emera et al. 2012; Gilbert et al., 2012).

Du fait de la durabilité de leur association les symbiotes et leurs hôtes ont développé plusieurs mécanismes adaptatifs et coévolutifs pour consolider leur relation et protéger leurs intérêts. Les animaux tout comme les plantes étanthôtes de plusieurs symbiotes ont développé des mécanismes de défenses sophistiqués (Clay et Kover, 1996; Paracer et Ahmadjian, 2000) le système immunitaire des hôtes a la capacité de distinguer entre les micro-organismes pathogènes et leur propre microbiote et cela en reconnaissant des molécules bactériennes symbiotiques, l'hôte sélectionne alors son microbiote et favorise la colonisation commensale (Round et al., 2011 ; Gilbert et al., 2012). Un exemple pertinent de coévolution hôte-symbiote serait celui des insectes suceurs de sève avec leurs endosymbiotes bactériens, ces endosymbiontes sont transmis d'une manière exclusivement verticale c'est-à-dire de parent à progéniture favorise leur cospéciation avec leurs hôtes (Moran et al., 1998; Leigh Jr, 2010) du fait de leur mode de transmission strictement verticale les symbiotes sont consanguins, il en conséquence la détérioration et le rétrécissement du génome de ces bactéries souvent associé à une perte de gènes de réparation augmentant ainsi la fréquence de mutation. L'hôte lui lutte contre cette perte de gènes à travers la sélection en faveur des fonctions nutritives qui lui sont avantageuses. L'hôte fait face à la perte de matériel génétique de ses symbiotes par deux processus : soit par le biais de l'évolution et l'acquisition de nouvelles fonctions par l'hôte pouvant dupliquer celle perdues par les bactéries (Wilson et al. 2010; Russell et al. 2013; Luan et al., 2015) ou par le remplacement des symbiotes au génomes détériorés à l'occasion par de germes ayant un génome complet (Douglas, 2010; Koga and Moran 2014; Luan et al., 2015). La coévolution hôte-symbiote pourrait aussi assurer une protection pour les deux parties e.g. *Bacteroides thetaiotaomicron* responsable de l'expression de l'angiogénine-4 au niveau intestinale chez l'homme, induit la production de cette protéine non seulement pour son effet vasculaire mais aussi pour son effet bactéricide envers *Listeria*, un agent pathogène chez l'homme mais aussi un compétiteur de *Bacteroides* (Cash et al., 2006; Gilbert et al., 2012) finalement, le génome de certaines souris permettrait et favoriserait la colonisation de leurs intestins par une bactérie spécifique qui d'autre part en fonction de ses capacités métaboliques aura un effet non négligeable sur le phénotype de ces souris en produisant soit un phénotype obèse ou mince (Turnbaugh et al., 2006; Gilbert et al., 2012).

Vu la complexité de la relation des animaux avec leur symbiotes quelques scientifiques suggéreraient que les animaux ne pourraient plus être considérés comme des individus et cela d'un point de vu anatomique, développemental, physiologique, immunologique, génétique et évolutionnaire et qu'il serait plus judicieux d'étudier ces derniers comme étant des entités holobiontes dont plusieurs fonctions ont évolué au sein de relations interspécifiques communes (Gilbert et al., 2012)

III.1.a. Classification des symbioses

Les symbioses peuvent être classifiées selon :

La localisation du symbiote : un symbiote peut être inta- ou extracellulaire. L'endosymbiote est celui qui réside au niveau intracellulaire. Rares sont les symbiotes qui sont en contact avec le cytoplasme de son hôte, la plupart d'entre eux sont entourés par la membrane cytoplasmique de l'hôte. Les ectosymbiotes par opposition sont les organismes extracellulaires

La persistance de la symbiose : la plupart des symbioses sont persistantes. Les associations dans lesquelles un partenaire est un endosymbiote sont les plus persistantes, les symbiotes restent en relation pendant tous les stages de leur cycle de vie. Le contact entre partenaires peut être intermittent. Dans le cas du parasitisme la symbiose persiste le long de la vie de l'hôte, la durée dépend de la virulence du parasite

La dépendance de la symbiose : les symbiotes obligatoires sont tellement adaptés à l'existence en symbiose qu'ils ne peuvent pas vivre en dehors. Il s'agit généralement des associations trophiques ou le symbiote obligatoire dépend de l'autre pour se nourrir. Les symbiotes facultatifs ont la totale capacité de vivre en dehors d'une association.

La spécificité de la symbiose : les symbiotes peuvent être hautement spécifiques d'un organisme donné où ils peuvent s'associer à divers organismes. La spécificité d'une symbiose reflète le stage évolutif de cette dernière. Plus une symbiose est évoluée, plus les symbiotes auront le temps de s'adapter l'un à l'autre et l'association deviendra alors plus spécifique

III.1.b. Les subdivisions de la symbiose

Selon l'effet de l'association sur les deux parties, les symbioses sont divisées en 3 types principales : le mutualisme, le commensalisme et le parasitisme. La transition d'un type de symbiose à un autre est possible et même fréquent à l'issue de changements de facteurs externes environnementaux par exemple ou internes comme les processus développementaux de l'hôte. Une association parasitaire pourrait donc évoluer en une association mutualiste ou commensale e.g. quelques souches de *Wolbachia* un symbiote bactérien parasite des drosophiles *Drosophila* auraient évolué du parasitisme au mutualisme (Weeks et al. 2007; Leigh Jr, 2010)

III.2. Le commensalisme : associations entre deux espèces dans lesquelles une espèce bénéficie et l'hôte ne subit aucun effet. Le commensalisme peut être observé chez une large gamme de taxons et d'habitats (Mathis & Bronstein, 2020). Il existerait deux type de

commensalisme, en effet dans une symbiose commensale le partenaire non affecté pourrait ne subir réellement aucun effet ni coût ni bénéfice où il se pourrait qu'il subissent à la fois un coût et un bénéfice balancés et donc ont un effet neutre sur la valeur sélective du partenaire en question parmi les bénéfices qui pourraient être apportés aux espèces commensales sont une diminution des taux de parasitisme, une augmentation des taux de croissance et une disponibilité accrue des ressources les coûts associés au commensalisme sont entre autres des taux de compétition pour les ressources et de prédateurs plus élevés. Le premier type est bien plus commun tandis que le deuxième est rare dans la nature. Beaucoup de relations commensales sont facultatives dans beaucoup de cas la commensale a la capacité de mener une vie indépendante mais il peut aussi être retrouvé en association avec un partenaire d'une autre espèce, d'autres symbioses commensales peuvent être obligatoire pour la commensale dont un stade libre peut ne pas être observé (Williams et McDermott, 2004 ; Mathis & Bronstein, 2020)

III.3. Le mutualisme : dans une symbiose mutualiste les deux partenaires bénéficient de l'association. Le motif principal des associations mutualistes est le plus souvent trophique (Thomas et al., 2010 ; Paracer et Ahmadjian, 2000; Leung et Poulin, 2008), d'importants échanges réciproques de nutriments sont observés dans plusieurs symbioses mutualistes l'exemple typique est celui des bactéries endosymbiotiques des insectes suceurs de sève *Bucherna* par exemples qui synthétisent des acides aminés notamment le tryptophane, essentiels pour leurs hôtes à citer certaines espèces de pucerons (Thomas et al., 2010) un autre exemple d'échanges nutritifs entre partenaires peut être observé chez les ruminants et leur flore ruminale bactérienne et infusoire qui utilisent l'amidon, la cellulose et l'urée qui tombent dans la panse des ruminants pour leur alimentation tout en produisant en l'occurrence des vitamines, des acides gras volatiles (AGV) et des matières azotées microbiennes très favorables pour le métabolisme de l'hôte ruminant, les bactéries ruminales apportent un avantage précieux à leurs hôtes de par leur capacité de dégrader la cellulose en acides gras grâce à la cellulase, une enzyme non synthétisée par les ruminants. Les protozoaires ruminants quant à eux bénéficient leurs hôtes en captant une importante partie d'amidon digestible dans leurs vacuoles le mettent en réserve, cela évite sa fermentation par les bactéries et ainsi prévient les météorisations chez les hôtes ruminants (Faurie et al., 2012) .

Un autre important bénéfice des associations mutualistes est la protection, c'est l'un des avantages dont bénéficient les endosymbiotes qui s'associent avec des hôtes capables de leur fournir un environnement favorable pour leur réplication et de les protéger contre les agressions du milieu extérieur. Un autre très bon exemple de mutualisme de protection est celui de l'anémone de mer (l'ordre des Actiniaria) et des poissons-clowns (genre *Amphiprion* et *Premnas*) qui partagent une relation obligatoire qui procure de la protection pour les deux partenaires. Les tentacules urticants de l'anémone offrent un environnement sûr et exempt de prédateurs au poisson clown qui en échange défend l'anémone de ses prédateurs, les poissons papillons (Chaetodontidae). Cette association entre anémone et poissons-clowns apporte bien plus d'avantages à l'hôte c'est-à-dire l'anémone qui bénéficie de l'amélioration de ses taux de croissance et de la fréquence de sa reproduction asexuée (Leung et Poulin, 2008)

Comme il a été cité précédemment, les symbiotes et notamment les mutualistes d'entre eux ont la capacité de provoquer des modifications anatomiques, génétiques et physiologiques chez leurs hôtes, les associations mutualistes peuvent également être à l'origine de l'émergence de nouvelles fonctions et l'apparition de nouveaux phénotypes chez leurs hôtes et cela soit par l'addition des capacités des deux symbiotes ou par la création de nouvelles structures qui n'existent pas hors de la relation exprimant ainsi des propriétés que les deux partenaires ne possèdent pas séparément (Thomas et al., 2010).

Au moment de la reproduction de l'un des deux partenaires 2 modes de transmission permettent à l'hôte de transmettre ses symbiotes à sa progéniture

La transmission verticale : assure la présence du partenaire chez la génération suivante, peut avoir lieu lors de la reproduction sexuée. La descendance reçoit le symbiote soit avant fécondation à travers les gamètes (exemple: mitochondries et de *Brucherna* qui sont toutes les deux transmises verticalement à travers les gamètes de leurs hôtes). Ce type d'hérédité est généralement uni parentale apporté par le gamète femelle en raison de sa taille qui a la capacité d'acquérir le symbiote contrairement aux gamètes males. La symbiose peut être également transmise à la descendance après fécondation et formation du zygote comme dans le cas des bactéries du tube digestif de certains insectes. La transmission verticale biparentale de symbiotes est possible et aboutit à la potentielle coexistence de 2 symbiotes chez le descendant, en l'occurrence ces derniers auraient la capacité d'effectuer des recombinaisons génétiques, cette coexistence peut cependant créer une compétition entre les différents symbiotes avec une sélection en faveur du type compétitif ce qui pourrait être désavantageux pour l'hôte, cela pourrait offrir une explication à la raison pour laquelle l'hérédité monoparentale des symbiotes a plus souvent été sélectionnée (Thomas et al., 2010)

La transmission horizontale : ce mode de transmission offre à l'hôte l'accès à une diversité de partenaires qui pourraient potentiellement lui apporter plus d'avantages mais il implique et fait cependant appel à la capacité de l'hôte à choisir et à sélectionner son partenaire en tenant compte notamment des caractéristiques du milieu. (Thomas et al., 2010)

III.4. Le parasitisme :

Il s'agit d'une symbiose dans laquelle l'un des symbiotes, le parasite bénéficie et vit au dépend de son partenaire. Tout comme pour le mutualisme, le motif primaire de cette association est trophique (Paracer et Ahmadjian, 2000)

On distingue deux types de parasites avec en règle générale des caractéristiques différentes (Combes, 2001) :

Les micro-parasites : représentés par les bactéries, virus, protistes et champignons, sont petits de taille, ont tendance de se multiplier d'une manière abondante chez l'hôte, induisent par la suite une immunisation durable (sauf exceptions) et ils sont agents de maladies épidémiques

Les macroparasites : représentés par les helminthes arthropodes et certains métazoaires, ils sont plus grands, en général ne se multiplient pas chez l'hôte (sauf exceptions), n'induisent

pas d'immunisation durable dans le temps et sont généralement agents de maladies endémiques.

Le système parasite-hôte comporte 3 phases majeures : la rencontre, la comptabilité et finalement la destruction du parasite par l'hôte où l'interaction durable, ce n'est que pendant cette dernière que l'échange d'information génétique entre le parasite et son hôte est possible

Les deux parties de l'association exercent respectivement une pression sélective sur l'un l'autre, les poussant tous les deux à mieux s'adapter à la relation en vue de protéger leurs propres intérêts. Il s'agit réellement d'une « course aux armements » entre le parasite et son hôte. Les parasites d'une part sont positivement sélectionnés pour leur capacité à rencontrer et de survivre au sein de leur hôte, ces derniers d'autre parts ont positivement sélectionnés pour leur capacité à éviter le parasite et de pouvoir si la rencontre a eu lieu de l'éliminer en impliquant des mécanismes de distinction du soi du non soi et de défense efficaces. Dans cette « course aux armements » les parasites possèdent du fait de leur taille 3 facteurs leur donnant un avantage sur leurs hôtes. Il s'agit de 1) le temps de génération : plus bref chez les parasites que chez l'hôte donc permet l'apparition de plus de mutations dans la population parasite, 2) le taux de mutation : bien plus supérieur chez les micro parasites et finalement, 3) la fécondité des parasites qui est supérieure. Ces trois facteurs contribuent à la variation génétique des populations de parasites facilitant leur adaptation face aux pressions sélectives (Combes, 2001)

III.4.a. La virulence

D'un point de vue écologique et évolutif la virulence est définie comme étant l'ensemble des « conséquences de la présence de l'organisme étranger sur la transmission des gènes de l'organisme hôte » (Combes, 2001) un pathogène n'est alors virulent que s'il affecte les capacités reproductives de son hôte et dans des cas extrêmes sa viabilité. La virulence d'un pathogène étant un paramètre difficile à mesurer peut-être estimé indirectement par la constatation de son effet pathogène qui représente l'ensemble des changements observés sur divers niveaux fonctionnels : anatomiques, métaboliques, comportementales, reproductifs de l'hôte causés par la présence du parasite pathogène en supposant la présence de proportionnalité entre les deux paramètres. (Combes, 2001)

Les pathogènes adaptent leur virulence constamment en fonction des conditions écologiques affectant le système parasite-hôte et ses 3 phases. Des rencontres parasites-hôte plus rares par exemple favorisent la sélection de parasites pathogènes plus virulents et donc l'émergence de souches plus virulentes dans les générations suivantes. La virulence a cependant tendance à diminuer de génération à génération lorsque la sélection est plutôt focalisée sur l'hôte et ses compétences immunitaires en faveur des phénotypes les plus résistants diminuant systématiquement la virulence du pathogène (Combes, 2001)

III.4.b. Les conséquences écologiques du parasitisme :

En alternant l'issue des interactions compétitives entre leurs espèces hôtes, les parasites peuvent avoir une influence palpable sur la biodiversité.

Les parasites peuvent faciliter l'invasion biologique et réduire la biodiversité dans un écosystème en éliminant des populations d'une espèce hôte en faveur d'une autre l'exemple le plus concret serait celui du déplacement de l'écureuil roux, une espèce endémique en Grande-Bretagne par l'écureuil gris, une espèce envahissante qui se trouve être tolérante envers un parapoxvirus, envers lequel les populations d'écureuils roux naïves sont très sensibles. Le pouvoir de l'espèce envahissante à amplifier le pathogène lui à donner un avantage dans sa compétition avec l'espèce indigène. (Tompkins et al., 2003 ; Preston et Johnson, 2010)

Un autre effet que peut avoir les parasites, cette fois positif sur la biodiversité en permettant la coexistence d'espèces compétitivement inférieures et d'espèces dominantes et cela en diminuant la compétitivité de l'espèce dominante, e.g. deux espèces de lézards *anolis gingivinus* et *anolis wattsi* ne coexistent que lorsque *A. gingivinus* (l'espèce dominante) est fortement parasité par *plasmodium azurophilum* un parasite qui prends les deux espèces pour hôte mais envers lequel l'espèce la moins compétitive semble être plus tolérante. (Schall, 1992 ; Preston et Johnson, 2010)

Bien qu'ils aient la capacité de causer des maladies, les parasites ne provoquent des extinctions que rarement car des faibles densités d'hôtes réduit généralement la transmission des pathogènes. Les exceptions restent lors de l'envahissement de populations d'hôtes naïves par un pathogène émergent ou lorsque des hôtes réservoirs permettent la persistance du parasite malgré la faible densité d'hôtes (Preston et Johnson, 2010)

III.5. La plasticité des associations symbiotiques :

En décrivant chaque catégorie avec des caractéristiques bien déterminées, le système de classification des symbioses présente les associations symbiotiques comme étant stable et figés dans le temps et l'espace. En réalité les interactions entre organismes existent selon une graduation continue, les frontières entre les catégories ne sont pas aussi clairement délimitées que la bibliographie le suggère. En pratique, on ne peut pas faire la distinction entre les commensaux et les parasites qui causent à leurs hôtes des niveaux de pathologie relativement faibles, et les mutualistes qui exercent un cout trop élevé sur leur hôte (Leung, Poulin ; 2008). En effet, des changements dans divers facteurs extrinsèques (e.g. les circonstances environnementales) et intrinsèques (e.g. le mode de transmission) peuvent influencer le basculement d'une association du mutualisme au parasitisme et vice versa. Les commensaux peuvent être à l'origine d'infections opportunistes suite à la détérioration des défenses de son hôte ou à l'occasion de l'acquisition de facteurs de virulence apportés par d'autres souches ou espèces (Pérez-Brocal et al. ; 2013)

III.6. Les symbioses sociales et comportementales :

Chez les animaux spécialement chez les insectes et les oiseaux, les symbioses peuvent se produire non seulement entre individus d'espèces différentes mais également entre individus et sociétés et même entre sociétés d'animaux d'espèces différentes.

III.6.a. Le commensalisme social :

De nombreux pairs d'espèces de fourmis forment des nids composés, d'autres espèces de fourmis tolèrent la présence de coléoptères dans leurs colonies. Des groupes constitués d'espèces mixtes sont observés chez les oiseaux insectivores et de mammifères marins, dauphins et baleines

III.6.b. Le mutualisme social

La traphobie : une association symbiotique mutualiste entre fourmis et pucerons ou les fourmis se nourrissent du miellat produit par les pucerons en échange de leur protection et transport. Cette association compare des modifications anatomiques et comportementales chez les deux espèces, le puceron a perdu des structures anatomiques de défense telle que l'exosquelette. Les fourmis indiquent aux pucerons leur envie de se nourrir en caressant ces derniers avec leurs antennes cela stimule le puceron à excréter le miellat. Certaines espèces de fourmis gardent des œufs de pucerons dans leurs colonies et à leurs éclosions les utilisent comme source de nourriture

Les symbioses de nettoyage : de nombreuses espèces de poissons marins sont régulièrement débarrassées d'ectoparasite et de débris tissulaires morts par des poissons ou des crustacés spécialisés appelés nettoyeurs. Dans ce type d'association symbiotique une coévolution à la fois anatomique et comportementale entre les deux espèces nettoyées et nettoyeurs s'impose, l'hôte « pose » pour son symbiote pour exposer les parties de leur corps qui nécessitent d'être nettoyés, ces prises de poses servent de communication entre l'hôte et le nettoyeur et peut inclure l'ouverture de la bouche pour permettre au nettoyeur d'entrer dedans ou même la prise de position verticales non naturelles

Les symbioses de nettoyages sont retrouvés également chez les animaux terrestres, diverses espèces d'oiseaux tel que les pique bœuf débarrassent de gros animaux (e.g. les zèbres, les buffles des rivières et les crocodiles) de leurs parasites

Les groupes hétérospécifiques de vertébrés : le regroupement d'individus d'espèces différentes pendant plusieurs heures de la journée est observé dans le règne animal notamment chez les oiseaux et les mammifères. Ces regroupements octroyant aux divers membres du groupe mixte un meilleur évitement des prédateurs ainsi qu'une recherche de nourriture plus efficace. En effets, les groupes interspécifiques de mammifères herbivores africains combinant : impalas, gnous, gazelles, zèbres, girafes et babouins sont tous sensibles aux cris d'alarmes des uns les autres.

III.6.c. Le parasitisme social :

Comporte essentiellement le parasitisme de couvée : qui n'est rencontrer que chez les oiseaux .Les ovipares sont plus disposés à ce type de parasitisme en raison de l'anonymat relative des œufs qui sont des objets reconnus par les oiseaux adultes à travers un nombre petit de stimuli relativement vagues assurant l'interchangeabilité entre œufs.

Près de 100 espèces de coucous sont des parasites de couvée obligatoires i.e. ils dépendent d'autres oiseaux pour éclore et élever leurs petits. Les coucous pondent leurs œufs dans les nids des oiseaux hôtes, à l'éclosion les oisillons coucous se débarrassent des œufs de l'hôte ou de leurs oisillons en les éjectant du nid ou en les attaquant. Cette association est tellement évoluée que la couleur et la taille des œufs et des oisillons coucous ressemblent à ceux des espèces hôtes. Les coucou gris *Cuculus canorus* l'un des parasites sociaux le mieux étudié est si adapté cette association que sa femelle pond des œufs à coquille épaisse pour résister lors de la ponte rapide ou ils sont pratiquement jetés dans le nid de l'hôte, une autre adaptation impressionnante est leur capacité à mimer le vol des rapaces afin de distraire l'hôte hors de leurs nids et d'y déposer leur propres œufs.



Figure 1 : méthodes d'élimination de la progéniture de l'espèce hôte par les jeunes coucous
(Willson, 1975)

IV. L'effet de la socialité sur la transmission des agents infectieux :

Bien qu'elle apporte beaucoup de bénéfices aux espèces sociales la vie en société reste associée aux variations de valeur sélective des animaux sociaux et l'homme.

La socialité impose deux couts significatifs affectant la santé des membres du groupe :

1. une transmission de parasites augmentée entre les membres du groupe : soit par le contact entre congénères ou entre individus d'espèces différentes.
2. une susceptibilité plus élevée aux infections due au stress chronique induit par la compétition sociale notamment chez les individus de rangs inférieurs qui sont exposés à des niveaux de stress accrus et a un faible apport calorique correspondants à des taux élevés de glucocorticoïdes et un système immunitaire compromis.

En effet, l'agrégation donne aux parasites accès à une concentration spatio-temporelle d'hôtes potentiels. La socialité facilite alors la transmission d'agents infectieux très souvent spécifique pour une espèce d'hôte particulière, ce risque est d'autant plus accentué dans les groupes sociaux dont les membres partagent des liens de parenté. L'apparenter favorise la coopération et la cohésion entre les membres du groupe ce qui se traduit par la performance de comportements coopératifs a noté le toilettage mutuel et les soins alloparentaux cette augmentation de contact entre parents est susceptible d'avoir d'importantes implications pour la transmissions de pathogènes d'autant plus qu'en raison de leur similitude immunogène et homogénéité génétique les groupes d'individus apparentés font face a un risque épidémiologique plus important. (Benton et al., 2016)

Ceci dit, la vie en groupe semble être bénéfique pour la santé des animaux sociaux à travers des mécanismes individuels développés pour faire face au risque d'exposition aux pathogènes. Un investissement immunitaire plus élevé semble être la réponse de choix des espèces sociales tels que les abeilles et les guêpes chez lesquelles il a été prouvé que les individus sociaux possédaient des sécrétions corporelle anti microbienne plus efficace que celles des individus solitaires (Kappeler et al., 2015). L'augmentation de l'immunité personnelle des membres du groupe peut être obtenue soit par le transfert d'immunité passive, soit par propagation d'un faible nombre d'agents infectieux par le biais de contacts sociaux qui peuvent stimuler le système immunitaire sans entraîner la maladie (immunisation active)

IV.1. L'effet comportementale de l'infection chez les animaux

Il est bien connu que l'infection des animaux par des parasites macro (métazoaires) soient ils ou micro (bactéries, virus, protozoaires) implique une réaction de défense de l'hôte mettant en jeu l'activation des mécanismes immunitaires, l'infection a plusieurs effets sur le comportement de l'individu infecté. Les parasites modifiaient le comportement de leurs hôtes a leur profit de deux manières qui améliorent le taux de leur transmission. La première est la régulation négative des performances reproductives de l'hôte entraînant une économie d'énergie ce qui permet au parasite de tirer plus de nutriments de l'hôte sans pour autant

diminuer ses chances de survie. La deuxième stratégie qu'emploient les parasites ayant des cycles comprenant plus d'un hôte pour optimiser leurs taux de transmission est l'altération du comportement de l'hôte intermédiaire infecté le rendant plus susceptible à la prédation par l'hôte définitif complétant ainsi le cycle de vie du parasite l'exemple type serait celui du protozoaire *Toxoplasma gondii*, les rongeurs infectés par *T.gondii* sont plus actifs, moins vigilants et présentent des troubles de mémoire et un comportement explorateur plus élevé due à l'élévation de leurs niveaux de dopamine, ces rongeurs ont également moins peur des chats (hôte définitif) et les odeurs ou phéromones associés à eux ce qui facilite leur prédation par ces derniers complétant ainsi le cycle de vie du protozoaire. (Ramnath, 2009)

Plusieurs parasites exploitent le système nerveux central de leurs hôtes pour favoriser leur propre transmission. Un lyssavirus, agent de la rage transmis par la salive, provoque des changements chez l'hôte qui augmentent l'agressivité et diminuent les réactions de peur ce qui favorise la transmission du virus par morsure. (Herrera et Nunn, 2019)

Les maladies sexuellement transmissibles bénéficient généralement du comportement sexuel accru des hôtes infectés. Les MST stérilisantes (qui éliminent la gestation et causent un retour des chaleurs) augmentent la fréquence d'accouplement des femelles mammifères et donc leur transmission (Herrera et Nunn, 2019)

Les parasites peuvent également causer des changements physiques ou physiologiques chez l'hôte pour augmenter la probabilité de leur transmission. Des comportements tels que la toux et l'éternuement améliorent le taux d'excrétion bactérienne et leur transmission par les aérosols. La diarrhée elle aussi facilite la transmission de pathogènes. (Ramnath, 2009)

IV .2. Les comportements affectant la transmission d'agents infectieux

a) le comportement maladif :

Les comportements de maladie comprennent une série de changements de comportement liés à l'infection, tel que l'inactivité générale ou la léthargie, une augmentation du sommeil, une réduction des interactions sociales et l'alimentation et la prise de poses qui aident à réduire les pertes de chaleur. (Herrera et Nunn, 2019)

Ces modifications comportementales diminueraient la probabilité de transmission en raison de la diminution des interactions entre les individus infectés et sensibles on parle alors d'auto-isollement passif qui se produit lorsqu'un individu malade réduit directement ou indirectement le contact avec les autres tout en restant dans le groupe. Il peut être direct lorsque les animaux perdent leur motivation à s'engager dans des comportements sociaux physique tels que le toilettage ce phénomène est observé chez les chauves-souris vampires, les abeilles et l'homme. L'auto-isollement passif peut également se produire indirectement en raison des réponses physiologiques à l'infection. La léthargie induite par la maladie réduit l'investissement social des individus infectés ce qui pourrait réduire le contact avec les autres membres du groupe. La léthargie peut également modifier les schémas de déplacement du sujet infecté et induit une réduction de ses mouvements ce qui pourrait restreindre la

propagation d'agents pathogènes directement transmissible entre des groupes d'individus susceptibles. (Stockmaier et al., 2021)

Les comportements maladifs restent cependant associés à des coûts importants affectant leur valeur sélective e.g. la perte d'interactions compétitives, en effet chez le Roselin familial en captivité *Carpodacus mexicanus* les males en bonne santé augmentent leur temps passé à se nourrir à proximité des males infectés expérimentalement par *Mycoplasma gallisepticum* en raison de leur faible compétitivité. Cette modification des interactions comportementale due à l'infection augmente probablement la probabilité de transmission du pathogène. (Herrera et Nunn, 2019)

b) les comportements d'évitement d'infections :

Ce sont les comportements produits par un animal (ou un groupe d'animaux) pour diminuer ses (ou leurs) risque d'être infecté par un agent pathogène. (Curtis, 2014)

L'évitement de l'infection comporte trois stratégies et nécessite la capacité de l'animal à reconnaître les signes de l'infection (symptômes) chez ses congénères ou la capacité de reconnaître le pathogène, ses vecteur ou les objets et situations à risque d'infection (Curtis, 2014)

- La distanciation sociale, l'auto-isollement et l'évitement des congénères :

La distanciation sociale, l'auto-isollement et l'évitement de congénères infectés à l'échelle du groupe peut profondément affecter la propagation des maladies contagieuses en réduisant le degré de contact entre les individus sensibles et malades

Il existe deux types d'auto-isolation :

L'auto-isollement passif : est une composante du comportement maladif (voir les comportements maladifs)

L'auto-isollement actif (par des individus potentiellement infectés) : un comportement altruiste observable chez les insectes eusociaux et l'homme ce qui indique son évolution à travers la sélection de parentèle. Ou un individu potentiellement infecté se retire activement du groupe social empêchant ainsi le reste du groupe d'interagir avec eux. Cette stratégie diffère de l'auto-isollement passif, dans laquelle les membres susceptibles peuvent maintenir le contact avec les membres infectés léthargiques parce qu'ils font encore partie du groupe et peuvent et même recevoir des dons alimentaires de la part de leurs congénères (e.g. les chauves-souris). Au contraire, les fourmis exposées aux champignons passent plus de temps à l'extérieur du nid et ainsi s'isolent activement limitant leur rencontre avec des compagnons de nid susceptibles. Les termites exposés à des spores fongiques entomopathogènes émettent des alarmes vibratoires immédiates qui déclenchent une réponse d'évitement chez leurs congénères (Stockmaier et al., 2021)

Une autre stratégie d'évitement de l'infection est

- L'évitement de congénères potentiellement infectieux :

Chez les animaux atteints par des pathogènes contagieux, la sélection doit favoriser les individus susceptibles capable de détecter et d'éviter leurs congénères potentiellement infectieux, cela nécessite (i) des signaux qui différencient les individus potentiellement infectieux et les membres sains du groupe, (ii) des systèmes sensoriels pour détecter ces signaux, et (iii) les voies neurologiques qui traduisent ces signaux en des changements comportementaux. Les signaux émis par les individus infectés peuvent être comportementaux, olfactifs ou visuels et plus rarement auditifs. (Stockmaier et al., 2021)

- Exclusion des individus potentiellement infectieux (isolement forcé) :

L'exclusion des congénères infectieux, par agression ou par d'autres moyens représentent une autre stratégie d'évitement d'infection. L'exclusion agressive des individus infectés est principalement documentée chez les insectes eusociaux (e.g. les abeilles infectées par des virus sont traînées de force hors de la ruche). L'exclusion forcée reste cependant non démontrée chez les mammifères non humains (Stockmaier et al., 2021)

- La distanciation sociale proactive :

Suite à l'entrée de compagnons de nids contaminés par des champignons, les fourmis noires de jardin *Lasius niger* les butineuses augmentent la distance sociale entre l'une l'autre diminuant ainsi les taux de contact intergroupe. Cette réaction précoce à l'échelle de la colonie réduit probablement le risque d'épidémie (Stockmaier et al., 2021)

Les troupes de primates s'évitent activement. Les petits groupes cèdent devant les plus grands, des signaux vocaux sont émis à distance et les affrontements et contacts physiques sont évités, cela aide à réduire les conflits mais réduit probablement aussi la transmission de pathogènes d'un groupe à l'autre (Curtis, 2014)

Les nids de la plupart des insectes sociaux comprennent de nombreuses chambres séparées au lieu d'une seule grande salle. Cette division des nids en une série de pièces pourrait aider à réduire la gravité des épidémies de maladies. (Curtis, 2014)

- c) évitement des espèces parasites ou leurs vecteurs :

Le deuxième type de comportement animal d'évitement des infections consiste à se tenir à l'écart des autres espèces qui pourraient être pathogènes ou qui pourrait être vectrices de ces derniers. Un tel comportement est commun à tous les taxons e.g. le bruissement de la queue du bétail pour chasser les mouches, les impalas qui utilisent leurs dents comme peignes à tiques et les éléphants qui utilisent des branches d'arbres afin de chasser les mouches. Tout comme les huitriers pie *Haematopus ostralegus* se nourrissent, non des plus grosses coques (*Cerastoderma edule*) car elles sont les plus parasitées, ni des plus petites car trop énergétiquement coûteuses à ouvrir, mais de coques de taille moyenne, équilibrant ainsi le besoin pour un aliment nutritif, facile à procurer et sûr. (Curtis, 2014)

- L'évitement des objets et situations à risque d'infection :

Le troisième moyen comportemental d'éviter de devenir la proie d'un parasite est de se tenir à l'écart des objets et des environnements où il existe un risque élevé de rencontre avec le pathogène. Les fourmis de l'espèce *Temnothorax albipennis* évitent de construire des nids dans les sites où elles trouvent des fourmis mortes, probablement parce que les congénères morts sont un indice du risque parasitaire local. Si les fourmis *Acromyrmex striatus* rencontrent une plaque de spores fongiques près de leur nid, elles ferment l'entrée la plus proche, probablement pour aider à empêcher les compagnons de nid d'importer la contamination. (Curtis, 2014)

Les herbivores tels que les rennes et les caribous éviteraient de s'alimenter sur l'herbe produite par des sols fertilisés avec du fumier car bien qu'elle soit plus nutritive, elle contient également plus de larves de parasites, notamment de nématodes gastro-intestinaux. Cela pourrait être la raison pour laquelle ces espèces d'herbivores peuvent migrer chaque année à la recherche de pâturages propres et sans excréments pour se nourrir, mettre bas et élever leurs petits (Curtis, 2014)

- Modification de la niche écologique pour repousser les pathogènes :

Le quatrième moyen que les animaux utilisent pour éviter l'infection parasitaire est de modifier leurs niches afin de décourager les parasites. Les fourmis des bois *Formica paralugubris* construisent de la résine à partir d'arbres de pin qu'ils incorporent dans le tissu de leurs nids pour inhiber la croissance des bactéries et des champignons (Chapuisat et al., 2007)

Toutes les espèces animales en particulier les sédentaires d'entre elles ont besoin de stratégies pour éliminer leurs déchets ; les insectes jettent leurs excréments, les oiseaux et les blaireaux défèquent loin de leurs nids. Les déjections animales ne sont pas seulement une source de parasites, elles sont une nuisance ; elles s'accumulent dans l'environnement et peuvent attirer les prédateurs et fournissent un substrat pour la croissance fongique et bactérienne. (Curtis, 2014)

La plupart des fourmis retirent les matières fécales ainsi que les membres malades et morts de la colonie de leurs nids, les fourmis qui effectuent ce travail de nettoyage sont isolées de force du reste de la colonie et toute tentative de socialisation de leur part est accueillie avec violence. (Curtis, 2014)

d) Le système de reproduction et le choix de partenaire :

Pour de nombreux animaux à reproduction sexuée, un contact physique direct est nécessaire pour la fécondation. Ce qui offre des opportunités d'échange d'agents infectieux. (Herrera et Nunn, 2019)

La monogamie à vie est une contre-stratégie comportementale potentielle aux maladies sexuellement transmissibles (MST), car s'accoupler avec un seul partenaire réduirait l'exposition aux MST. Bien que la monogamie puisse réduire la transmission des pathogènes, c'est aussi une stratégie d'accouplement qui réduit la taille effective de la population en diminuant la proportion de femelles accouplées en raison de la difficulté de trouver des mâles

célibataires, et augmente ainsi la probabilité d'extinction. Par conséquent, différentes stratégies optimales existent entre éviter les maladies infectieuses et maximiser le succès de la reproduction. (Herrera et Nunn, 2019)

La monogamie peut être une stratégie sûre dans le contexte des MST, mais la variation d'autres facteurs, en particulier la prévalence des MST, est corrélée avec des changements dans la probabilité d'infection qui peuvent l'emporter sur les effets protecteurs de la monogamie. (Herrera et Nunn, 2019)

On suppose que le parasitisme affecte le choix du partenaire, les femelles ont tendance à préférer les mâles exprimant des traits sexuels exagérés car associés à une résistance génétique aux maladies infectieuses (Herrera et Nunn, 2019) chez le Roselin familier *Carpodacus mexicanus* les mâles au plumage plus rouge sont préférés par les femelles, car ils ont moins de bactéries dégradant les plumes tel que *Bacillus licheniformis* que les mâles ternes (Archie et Theis, 2011) les femelles babouins olive *Papio anubis* évitent la copulation lorsqu'elles sont approchées par des mâles infectés par *Treponema pallidum* présentant des ulcération au niveau de leurs organes génitaux (Paciência et al., 2019)

Discussion :

Les résultats de notre recherche bibliographique montrent que le comportement animal est soit inné soit acquis. Il est aussi la conséquence d'une composante génétique (capacité d'apprentissage) c'est pourquoi, le comportement chez les animaux est un caractère qui est sujet à une évolution constante (Goldberg, 2001 ; Thomas et *al.*, 2010). Cette évolution à un intérêt adaptatif pour l'animal, l'adaptation peut aussi impliquer des mécanismes physiologiques, non génétiques par le fait que le comportement soit un caractère quantitatif (et donc son expression est affectée par l'environnement) et plastique (s'exprimant différemment dans différents milieux) (Thomas et *al.*, 2010)

Le comportement social ou la socialité semble avoir évolué chez les espèces sociales comme une stratégie de protection et d'évitement de prédateurs ainsi que pour la facilitation et la disponibilité des ressources essentielles : alimentation, partenaires sexuels ... etc. la vie en société nécessite cependant une certaine cohésion entre les membres de la société, cette cohésion n'est atteinte que par la coopération entre membres (sélection des parents). L'instauration d'une hiérarchie de dominance et l'agressivité associée, offrent une structure à la société et renforce l'harmonie au sein de cette dernière. (Willson, 1975)

Les symbioses sont des associations interspécifiques ayant le plus souvent un motif trophique ou de protection les deux parties veillent toujours à protéger son intérêt dans l'association ce qui engendre une coévolution qui pourrait être comparée à une course aux armements. Le principe de coût/bénéfice est très important dans la détermination du type de symbiose, peu importe le type de symbiose la relation entre les deux espèces est généralement étroite et témoigne des échanges de matériel génétique usuellement depuis le symbiote vers l'hôte. (Paracer et Ahmadjian, 2000 ; Combes, 2001)

L'effet de la socialité sur les variations de la valeur sélective des espèces sociales ne se limite pas qu'à son aptitude à entretenir leurs besoins en matière de ressources et de protection mais du fait de l'étroit contact imposé par cette dernière le risque d'infection augmente potentiellement, les espèces sociales semblent avoir développé une panoplie de comportements susceptibles de réduire leur exposition aux pathogènes et de limiter l'apparition d'épizooties. (Herrera et Nunn, 2019 ; Stockmaier et *al.*, 2021)

Il est possible de quantifier les interactions sociales et comportementales des animaux en créant des réseaux de contact. L'analyse de ses réseaux de contacts sociaux représente un outil précieux dans la compréhension, prédiction et potentielle manipulation des dynamiques de populations (Snijders et *al.*, 2017), en effet elle permet l'identification des individus à risque et de révéler les individus dit « super diffuseurs » (hyper-spreaders) vis-à-vis de la diffusion de maladies infectieuses contagieuses cette désignation est attribuée aux individus occupant des positions centrales disproportionnées dans la communauté ou la population (Carne et *al.*, 2017) après mesure de 4 paramètres essentiels dans l'analyse des réseaux sociaux (Social Network Analysis) : le degré de centralité (nombre de contacts), l'intermédiarité aléatoire (une mesure de la proportion de fois qu'un individu se trouve sur le chemin entre d'autres individus), l'intermédiarité sur le chemin le plus court (la proportion de fois qu'un individu se trouve sur le chemin le plus court entre d'autres individus) et l'éloignement (la somme du

nombre de pas (individus) entre un individu et tous les autres individus) (Christley et al., 2005). L'identification d'individus plus centraux dans les populations peut être utilisée pour éclairer les stratégies de surveillance et de contrôle des infections. L'utilisation de concepts pluridisciplinaires associant la théorie d'analyse des réseaux sociaux, la biologie et écologie comportementale ainsi que l'écologie des maladies est d'un intérêt crucial dans la conservation et gestion de la flore sauvage, aider à identifier comment les impacts anthropiques affectent la stabilité et la viabilité du groupe susceptibles d'interférer avec des processus sociaux démographiquement importants, aider dans la conception des stratégies de gestion basées sur les relations pour les populations animales, y compris les populations menacées ainsi que les populations « problématiques » (réservoirs, vecteurs) (Snijders et al., 2017)

Conclusion :

Cette synthèse bibliographique porte sur l'étude du comportement animal du point de vue de l'écologie comportementale ainsi que sur l'effet du comportement sur la transmission des pathogènes. Ainsi nous pouvons conclure que l'étude du comportement animale présente de multiples intérêts indéniables dans le domaine de la psychologie comparée et de la psychiatrie. Les nouvelles sciences intégratives couplant l'éthologie à la biologie évolutive ainsi qu'à l'écologie des maladies offrent des points de vues pertinents dans la compréhension de la transmission des pathogènes infectieux au sein des populations animales en isolant les comportements favorisant l'infection et ceux qui diminuent la transmissibilité des pathogènes. La prédiction d'éventuels épidémies et l'identification d'individus à risque peut être réalisée grâce à la théorie d'analyse des réseaux de contacts d'où l'intérêt d'appliquer ces méthodes de théorisation et de modélisation dans le contexte de la biologie de conservations et la protection des espèces en danger d'extinction qui représente de nos jours un sujet d'actualité. Le mariage entre les sciences comportementales et les méthodes de théorisations présente des intérêts dans d'autres domaines autre que la conservation, en effet la compréhension des différents mécanismes de transmission des maladies infectieuses et contagieuses pourrait être appliquée dans l'optimisation des élevages et productions animales par l'étude et la prédiction d'éventuelles épizooties.

Références :

- Albers, H. E. (2012). The regulation of social recognition, social communication and aggression : Vasopressin in the social behavior neural network. *Hormones and Behavior*,
- Bailey, N. W., & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24
- Baker, D. M., Freeman, C. J., Wong, J. C. Y., Fogel, M. L., & Knowlton, N. (2018). Climate change promotes parasitism in a coral symbiosis. *The ISME Journal*,
- Barr, C. S., & Driscoll, C. (2013). Neurogenetics of Aggressive Behavior : Studies in Primates. In K. A. Miczek & A. Meyer-Lindenberg (Éds.), *Neuroscience of Aggression*
- Bhanuprakash, V., Chhotaray, S., Pruthviraj, D. R., Rawat, C., Karthikeyan, A., & Panigrahi, M. (2018). Copy number variation in livestock : A mini review. *Veterinary World*,
- Børsting, C., & Morling, N. (2013). Single-Nucleotide Polymorphisms. In *Encyclopedia of Forensic Sciences* (p. 233-238).
- Boskovic, A., & Rando, O. J. (2018). *Transgenerational Epigenetic Inheritance*. 21.
- Breed, M. D., & Moore, J. (2016). Social Behavior, Cooperation, and Kinship. In *Animal Behavior* (p. 423-458).
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462(7269), p 51-57.
- Colby, C. (s. d.). *Introduction to Evolutionary Biology*. 24.
- Curtis, V. A. (2014). Infection-avoidance behaviour in humans and other animals. *Trends in Immunology*, 35(10), p 457-464
- Diamond, M. C., Krech, D., & Rosenzweig, M. R. (1964). The effects of an enriched environment on the histology of the rat cerebral cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 123(1), p 111-119.
- Ding, L., Maloney, S. K., Wang, M., Rodger, J., Chen, L., & Blache, D. (2021). Association between temperament related traits and single nucleotide polymorphisms in the serotonin and oxytocin systems in Merino sheep. *Genes, Brain and Behavior*, 20(3).
- Dugatkin, L. A. (2002). Cooperation in animals : An evolutionary overview. *Biology & Philosophy*, 17(4), p 459-476.
- evolution—The science of evolution | Britannica. (s. d.). Consulté 27 août 2021, à l'adresse <https://www.britannica.com/science/evolution-scientific-theory/The-science-of-evolution>
- Fawcett, T. W., & Johnstone, R. A. (2010). Learning your own strength : Winner and loser effects should change with age and experience. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1686).
- Frank, D., Zlotnik, A., Kofman, O., Grinshpun, J., Severynovska, O., Brotfain, E., Kut, R., Natanel, D., Melamed, I., & Boyko, M. (2019). Early life stress induces submissive behavior in adult rats. *Behavioural Brain Research*.
- Freudenberg, F., Carreño Gutierrez, H., Post, A. M., Reif, A., & Norton, W. H. J. (2016). Aggression in non-human vertebrates : Genetic mechanisms and molecular pathways. *American Journal of Medical Genetics Part B: Neuropsychiatric Genetics*.
- Genetic drift | Definition, Process, & Effects | Britannica. (s. d.). Consulté 19 août 2021, à l'adresse <https://www.britannica.com/science/genetic-drift>

- Georgiev, A. V., Klimczuk, A. C. E., Traficante, D. M., & Maestripieri, D. (2013a). When Violence Pays : A Cost-Benefit Analysis of Aggressive Behavior in Animals and Humans. *Evolutionary Psychology*.
- Gilbert, S. F., Sapp, J., & Tauber, A. I. (2012). A Symbiotic View of Life : We Have Never Been Individuals. *The Quarterly Review of Biology*.
- Gillette, M. U. (2013). *Chronobiology : Biological timing in health and disease*. Academic Press.
- Helm, B., Visser, M. E., Schwartz, W., Kronfeld-Schor, N., Gerkema, M., Piersma, T., & Bloch, G. (2017). Two sides of a coin : Ecological and chronobiological perspectives of timing in the wild. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Hosokawa, T., & Fukatsu, T. (2020). Relevance of microbial symbiosis to insect behavior. *Current Opinion in Insect Science*.
- Inoue-Murayama, M. (2009). Genetic polymorphism as a background of animal behavior. *Animal Science Journal*.
- Jablonka, E., & Raz, G. (2009). Transgenerational Epigenetic Inheritance : Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution. *The Quarterly Review of Biology*.
- Krieg, F. (1989). La génétique des caractères quantitatifs : Méthodes d'analyse et possibilités d'utilisation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*.
- LEIGH Jr, E. G. (2010a). The evolution of mutualism : The evolution of mutualism. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Leimar, O. (2021). The Evolution of Social Dominance through Reinforcement Learning. *The American Naturalist*, 197(5).
- Leung, T. L. F., & Poulin, R. (2008). PARASITISM, COMMENSALISM, AND MUTUALISM: EXPLORING THE MANY SHADES OF SYMBIOSES.
- Levitis, D. A., Lidicker, W. Z., & Freund, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour*.
- Luan, J.-B., Chen, W., Hasegawa, D. K., Simmons, A. M., Wintermantel, W. M., Ling, K.-S., Fei, Z., Liu, S.-S., & Douglas, A. E. (2015). Metabolic Coevolution in the Bacterial Symbiosis of Whiteflies and Related Plant Sap-Feeding Insects. *Genome Biology and Evolution*.
- Luan, J.-B., Chen, W., Hasegawa, D. K., Simmons, A. M., Wintermantel, W. M., Ling, K.-S., Fei, Lukas, D., & Clutton-Brock, T. (2018). Social complexity and kinship in animal societies. *Ecology Letters*.
- Mathis, K. A., & Bronstein, J. L. (2020). Our Current Understanding of Commensalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Mesterton-Gibbons, M., Dai, Y., & Goubault, M. (2016). Modeling the evolution of winner and loser effects : A survey and prospectus. *Mathematical Biosciences*.
- Mikula, P., Hadrava, J., Albrecht, T., & Tryjanowski, P. (2018). Large-scale assessment of commensalistic–mutualistic associations between African birds and herbivorous mammals using internet photos.
- Moosa, M. M., & Ud-Dean, S. M. M. (2011). The Role of Dominance Hierarchy in the Evolution of Social Species : The Role of Dominance Hierarchy in the Evolution of Social Species. *Journal for the Theory of Social Behaviour*.

- Mueller, L. (2020). 1930 The fundamental theorem of natural selection. In *Conceptual Breakthroughs in Evolutionary Ecology* (p. 11-13).
- Nair, R. R., Vasse, M., Wielgoss, S., Sun, L., Yu, Y.-T. N., & Velicer, G. J. (2019). Bacterial predator-prey coevolution accelerates genome evolution and selects on virulence-associated prey defences. *Nature Communications*.
- Natural selection | Definition & Processes | *Britannica*. (s. d.). Consulté 27 août 2021, à l'adresse <https://www.britannica.com/science/natural-selection>
- Nerissa Ramnath, K.-M. (2009). Behavioral Effects of Parasitism in Animals. *Journal of Exotic Pet Medicine*.
- Oulhen, N., Schulz, B. J., & Carrier, T. J. (2016). English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, 'Die Erscheinung der Symbiose' ('De la symbiose').
- Paracer, S., & Ahmadjian, V. (2000). *Symbiosis : An introduction to biological associations* (2nd ed). Oxford University Press.
- Refinetti, R. (2008). The diversity of temporal niches in mammals. *Biological Rhythm Research*.
- Riehl, C., & Frederickson, M. E. (2016). Cheating and punishment in cooperative animal societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Sanz-Aguilar, A., Carrete, M., Edelaar, P., Potti, J., & Tella, J. L. (2015). The empty temporal niche : Breeding phenology differs between coexisting native and invasive birds. *Biological Invasions*.
- Sweatt, J. D., Nestler, E. J., Meaney, M. J., & Akbarian, S. (2013). An Overview of the Molecular Basis of Epigenetics. In *Epigenetic Regulation in the Nervous System* (p. 3-33).
- Tanner, C. J., & Jackson, A. L. (2011). The combination of social and personal contexts affects dominance hierarchy development in shore crabs, *Carcinus maenas*. *Animal Behaviour*.
- Teseo, S., van Zweden, J. S., Pontieri, L., Kooij, P. W., Sørensen, S. J., Wenseleers, T., Poulsen, M., Boomsma, J. J., & Sapountzis, P. (2019). The scent of symbiosis : Gut bacteria may affect social interactions in leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*.
- The association between play fighting and info gathering during subsequent contests.pdf*. (s. d.).
- Toth, A. L., & Rehan, S. M. (2019). Evolutionary Behavioral Genetics. In *Encyclopedia of Animal Behavior* (p. 243-249).
- Toth, M. (2015). Mechanisms of Non-Genetic Inheritance and Psychiatric Disorders. *Neuropsychopharmacology*.
- Turnbaugh, P. J., Ley, R. E., Mahowald, M. A., Magrini, V., Mardis, E. R., & Gordon, J. I. (2006). An obesity-associated gut microbiome with increased capacity for energy harvest. *Nature*.
- Via, S., & Lande, R. (1985). Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution*.
- Zeigler, D. (2014). Genetics Basics & Mutations. In *Evolution* (p. 39-53).
- Thomas F., Lefèvre T., Raymond., (2010). *Biologie évolutive*, 965 p
- Goldberg J., (2010). *Ethologie animale et humaine*, 333 p
- Danchin E., Giraldeau L., Cézilly F., (2015). *Ecologie comportementale*, 666 p
- Willson E., (1975). *Sociobiology : the new synthesis*, 1398 p

Résumé :

Ce travail constitue une étude bibliographique du comportement animal du point de vue de l'écologie comportementale pour s'intéresser aux différents comportements affectant la transmission de pathogènes infectieux au sein de populations animales. Nous abordant le comportement animal ainsi que ses facteurs de variation, le comportement social et interactions interspécifiques et finalement étudions les divers comportements influençant la transmission d'agents infectieux au sein de sociétés animales.

Abstract :

This work constitutes a bibliographic study of animal behavior from the point of view of behavioral ecology to focus on the different behaviors affecting the transmission of infectious pathogens within animal populations. We approach animal behavior as well as its variation factors, social behavior and interspecific interactions and finally study the various behaviors influencing the transmission of infectious agents within animal societies.

ملخص:

يشكل هذا العمل دراسة بيبليوغرافية لسلوك الحيوانات من وجهة نظر علم البيئة السلوكية و يهتم بمختلف السلوكيات التي تؤثر على انتقال مسببات الأمراض المعدية داخل مجموعات الحيوانات. نحن نتعامل مع السلوك الحيواني وكذلك عوامل التباين والسلوك الاجتماعي والتفاعلات بين الأنواع وندرس في نهاية المطاف السلوكيات المختلفة التي تؤثر على انتقال العوامل المعدية داخل المجتمعات الحيوانية