

CONFÉRENCE

Les aléas de la monogamie

De la socio-éthologie des oiseaux à la nature humaine¹

par
Rolf SCHÄPPI, Genève²

SUMMARY : Hazardous monogamy : from socio-ethology of birds to human nature

Monogamy is very rare in mammals but frequent in birds. That is why the author proposes to investigate more closely some mating structures in birds, a zoological class in which monogamy is predominant. Having shown that modern ethologists emphasize individual strategies and gene based selection rather than group selection, having shown some important differences between polygamous and monogamous birds as sexual dimorphism and differences in mate choice, the author studies the two mechanisms which allow male birds to be sure of their fatherhood : mate guarding of the fecond female and frequent copulations.

Based on some recent publications, and particularly the most detailed study of the dunnock by Nick DAVIES, the demonstration shows that male and female reproductive strategies are not the same, and that speaking of a conflict between the sexes is unavoidable. The mutual recognition of the necessity of reproduction and the conflict about the divergent individual strategies in order to attain an optimal reproduction are the basis of a continuum among family structures. This continuum includes a spectrum of mating patterns from simultaneous polygyny to simultaneous polyandry.

To look on human family organizations as structures of a continuum could lead to a better understanding of the reality we observe. Given the frequent convergencies of avian and human mating behaviour and family structures, it seems plausible that the socio-ethology of birds could contribute to an outline of human nature.

Keywords : avian mating systems, monogamy, reproductive strategies, extra-pair copulations, convergencies, human nature

¹ Conférence présentée le 23 novembre 1999 au Grand Auditorium de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège, sous l'égide du service d'Ethologie et avec le concours de l'asbl Faune, Education, Ressources Naturelles (F.E.R.N.).

² Dr Rolf Schächli, 8 rue du Simplon, CH 1207 Genève.

1. Introduction ou le danger de prendre les animaux comme modèles

Notre modèle conjugal occidental est celui de la monogamie, imposé aussi bien par la tradition que par les institutions civiles et religieuses. Malgré ces contraintes internalisées et extérieures, il est évident que les Occidentaux ne vivent pas tous en monogamie stricte. Divorces et mariages successifs pour la moitié d'entre eux font plutôt penser à une polygamie séquentielle. Et je ne parle pas de l'aspect caché des comportements individuels. CUBER et HAROFF, qui ont étudié la sexualité et le couple chez les Américains, ont publié des interviews de 473 hommes ayant connu une grande réussite professionnelle et qui entretenaient deux familles dont aucune ne connaissait l'existence de l'autre.¹ Quant à la tendance polyandre des femmes, il suffit de penser aux recherches sur l'hérédité des groupes sanguins qui ont été pratiquées aux Etats-Unis dès les années quarante. Elles ont donné un résultat inattendu qui n'a pas été révélé à l'époque : 10 % des enfants de familles apparemment stables étaient issus de relations extraconjugales. Par la suite, d'autres études faites en Amérique et en Angleterre, et dont les résultats ont été publiés, parlent de 5 à 30 % d'enfants de familles biparentales stables qui n'ont pas été engendrés par le mari.²

Ces faits font penser que les exigences de la société et les stratégies individuelles sont loin de se recouvrir parfaitement. Depuis l'Antiquité, les philosophes ont insisté sur ce conflit entre l'être moral, social et public, sur ses pulsions, sur le conflit entre nature et culture. C'est peut-être pour cette raison qu'on a fait si souvent appel à la nature pour qu'elle nous fournisse des exemples qui devaient étayer et corroborer, voire justifier, les exigences culturelles et morales.

Avec une certaine émotion, je me rappelle les premières leçons de botanique que j'ai reçues de ma mère, à l'occasion de promenades en montagne. Bien des noms populaires de fleurs avaient à voir avec la fidélité conjugale masculine, de celui du Chardon bleu ou Panicaut des Alpes (*Mannstreu*)³ à l'odorant Orchis vanillé (*Männertreu*). Plus tard, en marchant en montagne avec des Bavarois, j'ai appris que pour eux d'autres fleurs évoquaient la question épineuse de la fidélité masculine. Ce qui m'a frappé, c'est que ces fleurs

¹ Cité par SYMONS D. (1979). — *The Evolution of Human Sexuality*. Oxford University Press, Oxford.

² DIAMOND J. (1992). — *The Third Chimpanzee. The Evolution and the Future of the Human Animal*. Harper Collins, New York.

³ Dans la peinture occidentale, le chardon est, tout comme le lierre, un symbole de fidélité conjugale (voir le fameux portrait de couple peint par Frans HALS, et dont l'identification des personnages n'a jamais vraiment été éclaircie). Quant aux animaux symboliques, on rencontre souvent des tourterelles et des chiens (voir, p.ex., les « Courtisanes » de Vittore CARPACCIO).

étaient le plus souvent bleues (le Polygale alpestre, par exemple, si je me souviens bien), comme chez moi aux Grisons. Couleur de la Vierge ou couleur de la raison comme dirait JUNG ? Je vous laisse à vos propres pensées, car ce n'est pas de symboles de plantes que je veux parler, mais des animaux et de leur comportement.

Les exemples zoologiques évoqués pour encourager la fidélité conjugale ne manquent pas, bien que les **mammifères**, la classe à laquelle nous appartenons, constituent un problème. Ce ne sont que 3 % des espèces de mammifères qui vivent en monogamie. Grâce à la gestation, une sorte d'incubation intériorisée, et grâce à l'allaitement, la femelle mammifère est la spécialiste indéniable des soins parentaux. Dans cette classe, la contribution paternelle à l'élevage des jeunes est exceptionnelle, et la famille monoparentale y est la règle. Ce n'est donc pas du côté des mammifères qu'il faut nous orienter, à moins que nous croyions PLINE l'Ancien qui, dans son *Histoire Naturelle*, fait l'éloge de l'éléphant qui vivrait en couple fidèle, ignorant l'adultère. Cet animal vertueux, écrit PLINE, ne s'accouple que dans l'intimité et très rarement, environ tous les deux ans (ce dernier point, d'ailleurs, pourrait faire penser que les Romains savaient que la gestation de l'Eléphant d'Afrique est de 22 à 24 mois). Cet exemple de probité de l'éléphant sera repris par les théologiens chrétiens dans le but de justifier l'indissolubilité du mariage, et ceci jusqu'au XVII^e siècle, notamment par un voisin des Genevois, François de SALES.

Avant de connaître les petites antilopes et les canidés monogames, avant les publications sur les familles biparentales des petits platyrhiniens et des hylobatidés, il était, en effet, impossible de trouver des exemples de monogamie chez les mammifères. Tout change si nous nous intéressons aux **oiseaux**. Il suffit d'être un peu observateur pour se rendre compte que les oiseaux de nos jardins vivent en couples et que les mâles contribuent activement à l'élevage des jeunes. Pensons, par exemple, au va-et-vient incessant des **Mésanges bleues** (*Parus caeruleus*) quand elles nourrissent. Il est vrai que chez les oiseaux, à l'opposé des mammifères, le mâle peut vraiment se rendre utile : il choisit et défend le territoire, contribue à la nidification, participe à l'incubation, approvisionne la femelle pendant qu'elle pond et couve, nourrit et surveille les oisillons après leur éclosion.

Comme les passereaux étaient considérés, il n'y a pas si longtemps encore, comme strictement monogames, vous ne serez pas étonnés d'apprendre qu'ils ont dû prêter main forte aux prêcheurs de morale. Et voici un exemple bien britannique : Au début de son magnifique livre sur l'**Accenteur mouchet** (*Prunella modularis*), Nicholas DAVIES cite un certain Révérend MORRIS qui, en 1856, trois ans donc avant la parution de « L'Origine des Espèces » de DARWIN, encourageait ses paroissiens à imiter le style de vie modeste, discret et, bien sûr, strictement monogame de ce moineau des haies ou traîne-buisson, comme on l'appelait encore. Je cite, tout en traduisant : « point envahissant, tranquille et retiré mais sans être farouche, humble et simple dans son comportement et ses habitudes, sobre et sans prétention quant à son habit, mais néanmoins

propre et plein de grâce, l'Accenteur mouchet fait montre d'un mode de vie que beaucoup, appartenant à un échelon supérieur, devraient imiter, et ceci pour leur propre bien et celui des autres, grâce à un exemple d'amélioration. »⁴

Depuis, Nick DAVIES a mis en évidence que la femelle de cet oiseau aux moeurs soi-disant exemplaires non seulement est très souvent bigame, mais que l'on observe aussi de la polygynie, c'est-à-dire des harems, voire de la polygynandrie (des familles dans lesquelles deux mâles et deux femelles vivent en promiscuité) dans cette espèce réputée monogame. Pauvre Révérend, s'il savait, il se retournerait dans sa tombe !

Les ornithologues, dont l'honnêteté observatrice l'emportait sur leur penchant moralisateur qui tendait à corriger la nature, avaient pourtant noté que nos protagonistes ailés, connus comme monogames, montraient parfois d'étranges comportements. Dans son étude sur le **Pinson des arbres** (*Fringilla coelebs*), Pieter MARLER mentionne qu'après le début de l'incubation, qui incombe à la femelle, le Pinson mâle faisait des incursions clandestines à l'intérieur des territoires voisins, où les couples étaient encore en phase d'accouplement. Il insiste sur le déplacement silencieux et discret de ces mâles qui se cachent autant que possible et qui copulent avec la femelle résidente pendant l'absence de son conjoint.⁵ Encore dans les années cinquante, de tels comportements mâles furent interprétés comme un signe de maladie ou, du moins, d'un déséquilibre hormonal. Ainsi tout rentrait dans l'ordre : le Pinson normal restait monogame et rien ne menaçait la morale victorienne.

2. Stratégies de reproduction individuelles et organisations sociales

Depuis, les choses ont hélas changé. Les théories de la biologie évolutionniste, en vigueur depuis les années septante, mettent l'accent sur **les stratégies reproductrices individuelles** et sur **le conflit entre les sexes** dont chaque représentant cherche à optimiser son succès reproductif personnel.

Il est vrai que le dichromatisme sexuel, faible chez l'Accenteur mouchet (la femelle est plus brune que le mâle) mais très prononcé chez le Pinson, est plutôt suspect si on le prend comme un indicateur de la fidélité conjugale. DARWIN avait souligné que les espèces polygynes se caractérisent, en général, par une différence des plumages mâle et femelle, plumages qui sont quasi identiques chez les espèces monogames. Pensons, par exemple, aux cygnes et aux oies. Si l'on partage vraiment le travail — les couples humains modernes nous l'enseignent — on porte de l'unisexe.

⁴ DAVIES N. (1992). — *Duncock Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

⁵ MARLER P. (1956). — Behaviour of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour, suppl.* 5 : 1-184.

Tout à l'heure, je vous ai dit que les théories modernes de la biologie évolutionniste mettaient l'accent sur les stratégies de reproduction individuelles. Cette façon nouvelle de voir a sonné le glas de certaines thèses de l'éthologie lorenzienne qui nous peignait un tableau bien trop idéalisé du comportement animal : les mâles se battaient en tournois, en respectant un fair-play quasi britannique, et la fidélité conjugale des espèces monogames était à toute épreuve. Tous les individus semblaient tenir compte de l'intérêt aussi bien du groupe que de l'espèce.

Le néodarwinisme a revalorisé les idées originales du fondateur de la théorie de l'Évolution, idées toujours révolutionnaires et invariablement dérangeantes et déplaisantes pour beaucoup. L'accent étant mis sur l'intérêt de l'individu, le centre de gravité des théories actuelles s'est ainsi éloigné des thèses qui prenaient en compte le bien de la communauté. Elles semblent privilégier la perspective d'un égoïsme individualiste bien moins plaisant au premier abord, mais qui correspond bien à la conception du grand Anglais.

Personnellement, je comprends bien les résistances à cette tendance à mettre l'individu, si ce n'est les gènes, au centre du processus de sélection. Nous vivons, actuellement, dans une société de plus en plus atomisée qu'on a appelée celle de l'individu-roi. Nous sommes en train de nous rendre compte que la facture à payer pour toutes ces libertés personnelles est lourde et qu'elle a nécessité des prélèvements massifs du côté de la cohésion et de la solidarité sociales. On pourrait même parler d'un véritable effet de vengeance ou d'un « effet Franckenstein ». ⁶ Notre société est touchée de plein fouet par le néo-capitalisme et la mondialisation. Comme c'est cette économie moderne qui est accusée d'être la grande responsable de notre désarroi, il est mal vu que même les biologistes utilisent des termes économiques, comme ceux de coût et de bénéfice, mais également ceux qui mettent en exergue l'individualisme, pour essayer de comprendre et évaluer les stratégies animales.

A mon avis, il s'agit là d'une réaction anxieuse de défense. Nous aimerions que l'animal au moins reste en dehors de la mondialisation. Nous verrons, d'ailleurs, que même si nous plaçons les stratégies individuelles des animaux au centre, notre compréhension de son intégration sociale ne se trouve pas affaiblie pour autant, bien au contraire. Le plus souvent nous la comprenons mieux grâce aux interactions complexes des stratégies individuelles plutôt qu'au moyen des théories fumeuses, et probablement d'origine idéaliste et moraliste, qui pivotaient autour de la thèse du comportement visant la conservation de l'espèce. Bref, si une intégration sociale est menacée, c'est bien la nôtre et non celle des animaux, à moins que, cela va sans dire, nous finissions par détruire leurs habitats grâce à notre gestion désastreuse de la Terre.

⁶ TENNER E. (1996). — *Why Things Bite Back. Technology and the Revenge of Unintended Consequences*. Knopf, New York.

Pourquoi consacrer tout ce temps à parler de stratégies individuelles ? Tout simplement pour mieux comprendre qu'aucun animal ne va investir dans l'élevage de jeunes si la certitude qu'il en est réellement le géniteur n'est pas garantie, ou qu'une certaine parenté du moins est probable. Aucun problème pour une mère mammifère, mais beaucoup d'incertitudes pour le mâle. Chez les oiseaux, la certitude n'est pas totale pour la femelle, car une autre femelle de la même espèce peut pondre dans son nid. Ceci est courant chez des espèces qui nichent en colonie, comme par exemple, notre **Hirondelle de rivage** (*Riparia riparia*). Vous connaissez, bien sûr, le parasitisme entre espèces, pratiqué par beaucoup de coucous. Dans ce cas, il s'agit le plus souvent d'un oeuf introduit pour un oeuf éjecté. Mais les femelles de certaines espèces poussent le bouchon plus loin. Ce n'est pas un oeuf que la femelle du **Garrot à oeil d'or** (*Bucephala clangula*) glisse parfois dans une cavité de nidification du **Harle couronné** (*Lophodytes cucullatus*) et du **Harle bièvre** (*Mergus merganser*), mais plusieurs. Ceci se remarque d'autant moins que les harles femelles ont tendance, de toute façon, à pondre dans le nid d'une congénère.^{7, 8}

Si la mère oiseau n'est pas sûre de sa maternité, imaginez le problème du père ! Les oiseaux se distinguent des reptiles par une singularité importante. Nous savons que chez les premiers, chaque oeuf doit être fécondé individuellement. Pour la plupart des espèces d'oiseaux, les copulations ont lieu à l'aube, ce qui nous explique cette flambée de défense territoriale matinale soulignée de chants qui nous réveillent — et qui émerveillent certains d'entre nous — pendant la saison de reproduction. Les oiseaux chantent donc moins pour saluer le soleil qui se lève et la belle journée qui s'annonce, que dans le but de tenir les autres mâles à distance et de garantir ainsi, dans la mesure du possible, leur certitude de paternité (et, à un certain moment, pour séduire la voisine !). Cela manque peut-être de poésie, mais en même temps, les oiseaux pourraient nous apprendre que la défense territoriale peut être esthétique. Pourquoi ne pas planter des haies de rosiers à la place des thuyas ou des clôtures de fil de fer barbelé ?

⁷ Le Garrot à oeil d'or parasite aussi bien le Harle couronné que le Harle bièvre. La femelle parasitée semble être capable de distinguer les oeufs d'autres espèces, mais elle ne peut pas les sortir de la cavité sans risquer de casser les siens. Elle opte alors pour une contre-stratégie intéressante. Elle met les oeufs de Garrot vers la périphérie de la ponte, ce qui fait que les petits Garrots n'éclosent pas avant ses propres petits : MALLORY M.L., WEATHERHEAD P.J. (1993). — Responses of nesting mergansers to parasitic goldeneye eggs. *Animal Behaviour*, **46** : 1226-28.

⁸ Il semble que cette stratégie de parasitage de soins parentaux soit connue depuis longtemps. Peut-être vous êtes-vous déjà demandés pourquoi on trouve souvent des perdrix sur des peintures à sujet religieux. Selon une vieille légende, la perdrix couve les oeufs d'autres perdrix et d'autres oiseaux. Mais à l'éclosion, les petits reconnaîtraient immédiatement le cri de la vraie mère et courraient vers elle. La perdrix est ainsi devenue un symbole de la vérité : elle invite le chrétien à fuir les fausses attentes du démon pour n'écouter que la voix du Christ et pour accourir vers sa mère, l'Eglise.

J'aimerais, maintenant, vous parler un peu de ces stratégies de reproduction individuelles chez les oiseaux, en choisissant quelques espèces bien étudiées par la socio-éthologie moderne.

Je vous ai déjà dit que DARWIN avait souligné le rapport qui existait entre dimorphisme ou dichromatisme sexuels et polygynie, entre monomorphisme et monogamie. A vrai dire, la monogamie n'exclut pas toujours le dichromatisme chez les oiseaux, mais on peut alors penser qu'il ne s'agit pas de monogamie stricte.

Mais j'aimerais insister sur un autre phénomène. Le rapport entre polygamie et dimorphisme sexuel semble évident. Ce qui est intrigant, c'est que moins l'organisation sociale en question permet à la femelle de compter sur le concours du mâle, plus le plumage de ce dernier est spectaculaire, et plus la femelle semble donner de l'importance à ces décorations pour choisir son partenaire sexuel. Elle est « *choosy* », difficile dans son choix. Dans une polygynie du type harem, la femelle peut encore compter sur un rôle protecteur du mâle, par exemple chez le **Faisan de Colchide** (*Phasianus colchicus*). Ceci n'est pas le cas chez le **Paon** (*Pavo muticus*) qui passe pour l'exemple même du porteur d'un plumage extravagant.

Pourquoi cette attention particulière que la femelle prête au plumage décoratif du mâle chez les espèces où les deux sexes ne se rencontrent que pour la copulation ? La réponse semble être la suivante. Si les soins paternels font défaut, la seule contribution à la reproduction que fournit le mâle est son sperme. Comme la femelle n'a aucune chance de se faire aider par le mâle, elle défendra ses intérêts, et ceux de sa progéniture à venir, dans les limites de ses possibilités. La seule chose qu'elle peut essayer de faire, c'est d'obtenir le meilleur du peu qu'elle arrive réellement à recevoir du mâle, c'est-à-dire le sperme de la meilleure qualité, ou mieux, les meilleurs gènes possibles.

Ceci pourrait nous faire comprendre pourquoi c'est chez les espèces qui ne forment pas de couples monogames durables que nous trouvons les plumages et les parades les plus spectaculaires. Décorations et danses nuptiales élaborées sont le résultat d'une sélection opérée et par les mâles en compétition entre eux et par les femelles qui jettent leur dévolu sur le plus beau mâle accessible. Un des domaines les plus fascinants de l'éthologie moderne concerne la signification de ces plumages et de ces parades. Il est plus que probable qu'il s'agisse là non seulement de signes d'une bonne santé, d'une excellente condition physique et (pourquoi pas ?) psychique, mais également de signes qui informent sur la qualité génétique du mâle en question, sur sa résistance héréditaire aux maladies.

Comme le mâle n'est que « fécondeur », il est une sorte de semeur de sperme à tout vent. Il cherche à copuler dans un minimum de temps avec un maximum de femelles. Vis-à-vis des prédateurs, sa stratégie est risquée, car son plumage et son comportement le rendent voyant et vulnérable. Comme il ne

choisit pas la femelle et qu'il prend tout ce qu'il rencontre (songez à l'inventaire de Leporello), la femelle n'a aucun intérêt à se distinguer par un plumage coloré. Son habit sera mimétique, son comportement discret. L'exemple le plus courant pour nous est sans doute le **Canard colvert** (*Anas platyrhynchos*), espèce où le mâle déserte vers le milieu de l'incubation.

3. Stratégies mixtes

Peut-être certains parmi vous ont-ils tiqué, tout à l'heure, quand j'ai montré le Canard colvert parmi les espèces non monogames. N'observe-t-on pas souvent des couples isolés de ces canards ? Et parfois, vous l'avez sûrement remarqué lors de vos promenades, la femelle a même des mouvements agressifs de la tête envers un autre mâle qui approche. Tableau idyllique d'un couple solide ? Je vous ai déjà mis en garde quant à l'idéalisation des animaux. Le colvert mâle est un bon exemple d'un oiseau qui a plus d'une corde à son arc. Il est monogame jusqu'à ce que la cane ait pondu les oeufs. Il peut donc être sûr que les jeunes seront bien les siens. Dès que la femelle a fini de pondre et qu'elle n'est plus fécondable, son conjoint passe à une tactique tout ce qu'il y a de plus polygame. Non seulement il abandonne la mère et sa progéniture, mais il cherchera désormais à copuler avec toute cane fécondable qu'il rencontre, quitte à la violer, seul ou avec des compères.

Ces **stratégies mixtes** se rencontrent probablement chez la plupart des oiseaux dits monogames. La tendance polygame ne prend pas forcément l'allure apparente de la désertion, mais elle peut se manifester sous la forme plus discrète de **copulations extraconjugales**. La monogamie stricte semble, en effet, être plutôt l'exception. Chaque année, les éthologues — véritable brigade des mœurs qui ne recule pas devant un test d'analyse de l'ADN des jeunes pour savoir qui les a engendrés — ajoutent une ou plusieurs espèces sur la liste des fautifs. Aussi, je ne vous donne pas de chiffres précis, mais sachez qu'on a découvert ces infidélités secrètes chez environ 150 espèces de passereaux. Ces copulations extraconjugales ne sont pas — malgré tout ce qu'on veut bien dire sur notre propre espèce — l'apanage du mâle, pas plus, d'ailleurs, que l'initiative prise lors de ces rencontres. Pour chaque mâle, il faut bien une femelle. Il est vrai que, selon l'espèce, la femelle est parfois violée ; parfois, elle accepte passivement les avances du mâle, mais dans certains cas, elle prend carrément l'initiative. Pour un ravissant colibri des Petites Antilles, le **Colibri madère** (*Eulampis jugularis*), un observateur a même eu le mauvais goût de parler de prostitution : pour avoir le droit de prélever du nectar sur les fleurs dont le mâle est propriétaire, la femelle de cet oiseau-mouche a l'habitude d'accepter des copulations.⁹

⁹ WOLF L.L. (1975). — « Prostitution » Behavior in a tropical hummingbird. *Condor*, 77 : 140-144.

Disons, en résumé, que la stratégie de la fidélité domine si elle est payante ; si c'est la stratégie polygame qui procure des avantages, cette dernière sera suivie. Petite question entre parenthèses : est-ce, en définitive, tellement différent dans notre société ? Il ne faut pas, bien sûr, vous imaginer que nos oiseaux sont d'affreux calculateurs sans éthique, des psychopathes amoraux, pour utiliser un jargon psychiatrique. Premièrement, il est hautement probable, du moins chez les oiseaux, que tous ces comportements aient lieu sans qu'ils en soient conscients. Deuxièmement, il faut voir ces stratégies comme des résultats de la sélection et de l'évolution. Les individus avec les meilleures stratégies reproductives ont plus de descendants et, avec ces derniers, certaines tactiques se sont répandues et en ont éliminé d'autres. Pour les appliquer, les oiseaux ne font ni choix ni calcul conscients. Ceci vaut, d'ailleurs, le plus souvent pour notre espèce : pour être un bon joueur de ping-pong, il n'est pas nécessaire d'être fort en math ou professeur de balistique. Lancer des objets fait partie de nos possibilités cérébrales sélectionnées au cours de l'évolution. Nous pouvons perfectionner nos performances grâce à l'exercice, mais nous n'avons pas besoin, à moins d'être artilleur, de calculer.

4. Le choix du partenaire chez les espèces monogames

Mais venons-en à la **formation du couple**. Par opposition à ce qui se passe dans les familles monoparentales, le mâle va participer à l'élevage des jeunes. La femelle a donc intérêt à choisir un mâle qui sera un conjoint et un père compétent. Chez beaucoup de rapaces, la parade du mâle consiste, entre autres, à apporter des proies à sa belle. Ceci est le cas chez le **Faucon crécerelle** (*Falco tinnunculus*). Une recherche faite dans le Sud de l'Ecosse montre que la femelle Crécerelle opte, parmi les mâles qui la courtisent, pour le meilleur chasseur.¹⁰ Plus nous montons au Nord, plus la saison optimale pour se reproduire se raccourcit. Vers l'extrémité septentrionale de son aire de répartition, la femelle de ce faucon n'a apparemment plus le temps qu'il lui faudrait pour pouvoir évaluer la qualité de chasseur du prétendant. Selon des ornithologues finlandais, elle opte alors pour le mâle le plus beau, celui dont le plumage dorsal est du roux le plus intense, décoré des taches noires au diamètre le plus grand.¹¹

Mais plus le mâle investit dans l'élevage de sa progéniture, plus il est intéressé, lui aussi, à avoir une compagne compétente. Nous ne serions donc pas déconcertés d'apprendre que dans les monogamies qui se caractérisent par un investissement paternel important, ce n'est pas seulement la femelle qui choisit, mais également le mâle. Chez bien des espèces, le mâle choisit effectivement la femelle la plus grande, c'est-à-dire celle qui par sa taille et par son

¹⁰ VILLAGE A. (1985). — Spring arrival times and assortive mating of kestrels in South Scotland. *J. Anim. Ecol.*, **54** : 857-858.

¹¹ PALOKONGAS P. *et al.* (1994). — Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour*, **47** : 443-448.

poids promet le succès reproductif le plus important. Déjà DARWIN lui-même avait pensé que la sélection sexuelle pouvait jouer un rôle considérable chez les espèces monogames. Les résultats d'études actuelles lui donnent raison.

Il y a quelques mois, j'ai lu dans un quotidien que la femelle de notre **Mésange bleue** choisissait son mâle en évaluant l'intensité du reflet ultraviolet de sa calotte. Pourquoi seulement la femelle, me suis-je demandé. Et elle, elle aurait une calotte bleue pour rien ? Le journaliste ne mentionnait pas de référence scientifique, et je suis resté sur ma faim. Je m'étais néanmoins rappelé que chez la **Gorgebleue** (*Luscinia svecica*), les mâles préféraient des femelles colorées.¹² A l'opposé des femelles Gorgebleues, les femelles de la Mésange bleue sont du même bleu intense que les mâles. Moi du moins, je suis incapable de distinguer les sexes au seul plumage. Il me paraissait improbable que ce monochromatisme n'ait pas de fonction.

Dans un article récent, j'ai appris que je n'avais pas tellement tort. Sarah HUNT et ses collaborateurs de l'Université de Bristol ont manipulé l'intensité du reflet ultraviolet de la calotte et du croupion de notre mésange à l'aide de filtres. Ils ont pu montrer que ce sont avant tout les mâles qui préfèrent des partenaires à reflets intenses. Réfractrices donc ces dames, et non pas réfractaires ! Elles-mêmes semblent également avoir une préférence pour des mâles à reflet intense, mais les résultats ne sont pas significatifs dans tous les travaux que j'ai lus.¹³ Il est probable que pour son choix, la femelle, à l'opposé du mâle, se base en même temps sur d'autres critères que l'apparence visuelle, par exemple sur le chant, comme c'est le cas chez la Gorgebleue. Inutile d'insister lourdement sur la ressemblance avec notre espèce où le sexe mâle attribue également plus d'importance à l'apparence visuelle du partenaire que les femmes.

Cette ressemblance ne s'arrête pas là. Grâce au Belge Bart KEMPENAERS et son équipe, nous savons aujourd'hui que les femelles de la Mésange bleue ne sont pas d'une fidélité à toute épreuve si le mâle voisin semble être d'une meilleure qualité génétique que l'époux. Dans cette population anversoise, 11 % des jeunes ne sont pas du père, ce qui correspond au nombre des copulations extraconjugales observées. Ce sont manifestement les mâles de la meilleure qualité qui engendrent le plus de jeunes et sont à l'origine des faux pas de leurs voisines, lesquelles recherchent activement à établir des contacts avec eux.¹⁴ Ces travaux flamands montrent également que la structure familiale de la Mésange bleue n'est pas exclusivement monogame, car certains mâles ont deux, rarement trois femelles. Il existe donc une certaine tendance à la polygynie. Ce seuil entre monogamie et polygynie peut être, théoriquement, en rapport

¹² AMUNDSEN T. *et al.* (1997). — On the function of female ornaments : male bluethroats prefer colourful females. *Proc. Roy. Soc. London, Series B*, **264** : 1479-86.

¹³ HUNT S. *et al.* (1999). — Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour*, **58** : 805-15.

¹⁴ KEMPENAERS B. *et al.* (1992). — Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*, **357** : 494-96.

avec plusieurs facteurs : qualité du territoire, qualité du mâle et sex ratio. Comme l'a dit un auteur américain : il vaut mieux être la deuxième femme d'un président des Etats-Unis que la première femme d'un clochard !

La polygynie ne serait donc pas seulement dans l'intérêt du mâle, mais elle pourrait également avantager la femelle dans certaines conditions bien précises. Si les femelles ne bénéficient pas de la structure sociale, nous pouvons nous attendre à des contre-stratégies qui ont comme but d'augmenter leur succès reproductif. En ce qui concerne le raffinement de ces tactiques, la réalité dépasse la fiction. La **Rousserole turdoïde** (*Acrocephalus arundinaceus*) est aussi bien monogame que polygyne. Des éthologues suédois ont observé que les pontes des femelles primaires sont détruites trois fois plus souvent que celles des femelles secondaires ou monogames. C'est, en effet, la femelle secondaire qui est responsable de cet infanticide. En détruisant la progéniture de sa rivale, qui a pondu avant elle, la femelle secondaire augmente ses chances d'accéder au statut d'épouse primaire et de biaiser les soins du mâle en sa faveur.¹⁵

5. Monogamies strictes

Après ce que nous venons d'entendre, il sera peut-être rassurant pour certains parmi vous d'apprendre qu'il y a tout de même des espèces qui prennent la fidélité conjugale au sérieux. C'est chez les rapaces, mais également chez beaucoup d'oiseaux de mer, que nous trouvons les monogamies les plus strictes, ceci sûrement parce qu'une collaboration parfaite des parents est indispensable pour que les jeunes soient élevés avec succès. Je choisis mon exemple dans la famille des alcidés, oiseaux planctonivores des mers du Nord, et qui comprend entre autres les **guillemots** (*Uria*, *Cephus* sp.), les **macareux** (*Fratercula* sp.) et les alques. C'est en particulier chez ces dernières que nous trouvons des plumages décoratifs spectaculaires que les deux sexes arborent pendant la saison de reproduction.

Un travail récent nous apporte des renseignements étonnants sur la fonction des ornements et le choix mutuel des partenaires chez une petite alque de l'Alaska, l'**Alque cornue** ou **Starique cristatelle** (*Aethia cristatella*).¹⁶ Avec ses cousines plus petites, les Alques ou Stariques minuscules (*Aethia pusilla*), les Alques cornues forment de grandes colonies mixtes qui peuvent compter jusqu'à un demi-million d'oiseaux.¹⁷

¹⁵ HANSSON B., S. BENSCH, D. HASSELQUIST (1997). — Infanticide in great reed warblers : secondary females destroy eggs of primary females. *Animal Behaviour*, **54** (2) : 297-304.

¹⁶ JONES I.L., F.M. HUNTER (1999). — Experimental evidence for mutual inter- and intra-sexual selection favouring a crested auklet ornament. *Animal Behaviour*, **57** (3) : 521-528.

¹⁷ Les observations ont été faites dans une colonie mixte d'Alques cornues et minuscules qui compte environ 450.000 individus, sur l'île de Buldir (Aléoutiennes).

Pendant la saison de reproduction, les individus des deux sexes de l'Alque cornue sont ornés d'une crête frontale spectaculaire, crête formée de plumes noires allongées, incurvées vers l'avant. Chez les deux sexes, la longueur de cette décoration est en corrélation étroite avec le statut hiérarchique. Lors de rencontres agressives entre individus du même sexe, ceux qui arborent un toupet plus long — on comprend le double sens de ce mot — dominent ceux à toupet court. Lors de rencontres entre individus de sexe différent, les mâles dominent les femelles, peu importe la longueur de la crête.

En travaillant avec des leurres, des oiseaux artificiels à toupets plus ou moins longs, Ian JONES et Fiona HUNTER ont constaté que les mâles manifestaient moins d'agressivité face aux modèles à crêtes longues que devant ceux à toupets normaux ou courts. La longueur du toupet signale donc le statut. Il correspond à nos galons militaires. Cette comparaison est d'autant plus valable que dans les armées modernes, hommes et femmes peuvent prendre du galon.

Regardons maintenant de plus près ce qui se passe lors de rencontres non agressives entre individus de sexe différent. Dans ce cas, mâles et femelles manifestent plus fréquemment leur comportement stéréotypé de parade sexuelle si l'individu en face porte une crête longue. Chez les deux sexes, il existe donc une préférence sexuelle pour les individus à décoration plus spectaculaire.

L'ornement frontal de notre petite alque remplit donc une double fonction. Dans ces grandes colonies, il est impossible que tous les individus se connaissent personnellement. Comme des galons, le toupet frontal renseigne immédiatement sur le statut du porteur. Aucune perte de temps pour clarifier le statut lors d'une rencontre, ce qui évite sûrement bien des tensions et des conflits. Tout se passe comme lors de rencontres entre militaires dans une cour de caserne : ou on salue ou on est salué. Mais chez nos alques, les deux sexes portent l'uniforme et des galons, et les deux sexes marquent des préférences pour les ornements de l'autre sexe, prédilection qui se manifeste par la fréquence des parades sexuelles conformément à la supposition de DARWIN. Chez l'Alque cornue, mâle et femelle participent équitablement aux tâches de l'incubation et de l'élevage des jeunes. Les deux sexes ont donc intérêt à former un couple avec un partenaire de qualité.

J'ai parlé de galons, de militaires et de caserne. Il est vrai que cet oiseau de mer nous fait penser à nous, humains. Familles monogames, soins parentaux partagés, mais surtout forte densité de population regroupant des individus de statut différent, autant de caractéristiques qui nous rappellent notre propre espèce. Il y a, bien sûr, des ressemblances et des différences. La forte concentration d'individus peut rappeler celle de nos villes, mais nous ne vivons pas en colonies mixtes, à moins que l'on tienne compte des rats et de leurs équivalents ailés, les pigeons. Notre organisation sociale peut être, selon la population considérée, monogame ou modérément polygyne. L'ethnographe nous dira que nous ne pouvons pas comparer une colonie d'oiseaux à une communauté humaine à cause des réseaux complexes de parenté qui caractérisent cette

dernière et qui la relie aux communautés voisines. Certes, mais je me demande parfois si une cité satellite ne ressemble pas plus à une colonie animale qu'à une communauté humaine préindustrielle.

Plus l'égalité entre hommes et femmes est prononcée, plus leurs cahiers des charges vont se ressembler. Mais de toute façon, les individus des deux sexes ont tendance à investir et dans le couple et dans « l'élevage » des enfants. Selon la société ou le moment historique, la contribution de chaque sexe sera plus directe ou plus indirecte. D'après notre modèle occidental traditionaliste, la participation du père est, du moins en ce qui concerne les soins parentaux, plus indirecte que celle de la mère, spécialiste des soins parentaux précoces. Cependant, peu importent ces détails : le fait que les deux partenaires investissent dans la famille, et dans les enfants en particulier, veut que les deux aient également intérêt à choisir un partenaire compétent. Ceci peut nous expliquer pourquoi, dans notre espèce, tout comme chez la Mésange bleue et chez l'Alque cornue, les deux sexes paraded, chacun à sa façon. Hommes et femmes décorent leur corps par des peintures, des tatouages, des scarifications, voire des mutilations plus ou moins importantes. Hommes et femmes ont tendance à exhiber leur corps ou à le couvrir de vêtements colorés.

Il est évident que ces décorations et les parades qui les mettent en valeur sont sous un contrôle génétique bien plus contraignant chez les oiseaux que dans l'espèce humaine. En ce qui concerne la détermination génétique, notre espèce se caractérise par une importante émancipation. Peut-être serait-il plus exact de dire que cette émancipation et la liberté qu'elle nous procure sont spécifiques de notre programmation génétique. Rien ne nous empêche alors de considérer la culture, avec l'incroyable variété qui la caractérise, comme une interprétation assez libre d'une propension, d'une disposition naturelle. Veillons néanmoins à ne pas confondre émancipation par rapport à la détermination génétique et liberté de l'individu. Les contraintes culturelles sont en général bien plus tenaces que les tendances naturelles. Tout à l'heure, j'ai parlé des décorations et des parades humaines comme si les individus des deux sexes étaient libres de choisir leur partenaire dans la plupart des cultures. Il est évident que ceci n'est point le cas, en particulier pour la femme. J'essaierai d'examiner ce problème complexe de plus près lors de mon exposé de jeudi.¹⁸

Mais retournons à nos oiseaux. Nous venons de voir qu'ils utilisent plusieurs critères pour chercher à évaluer la qualité d'un congénère : plumes décoratives chez l'Alque cornue, reflet ultraviolet chez la Mésange bleue, couleur et dessin du plumage chez la Crécerelle. Je pourrais ajouter une multitude d'exemples concernant le plumage. Mais il me paraît plus intéressant de compléter ce catalogue de critères en soulignant en même temps la similitude avec notre propre espèce et ses parades masculines.

¹⁸ Exposé fait le 25 novembre 1999 à l'invitation du Professeur Marc ANSSEAU, du service de Neuropsychiatrie et de Psychologie médicale de l'Université de Liège, sur la suggestion du Dr Albert DEMARET, neuropsychiatre.

La convergence entre notre façon de faire la cour et celle des oiseaux est effectivement étonnante, en partie probablement parce que nous privilégions les mêmes canaux sensoriels pour communiquer. L'homme séduit par une sérénade, l'offre d'un bon repas, une belle propriété, des performances sportives, en sortant vainqueur d'une compétition, voire par ses performances sexuelles. Selon la population ou l'époque en question, il séduit par une parure ou un habit coloré — pensons aux ornements dont se parent les sujets mâles de nombreuses ethnies et tribus, mais également aux aristocrates du XVII^e et du XVIII^e siècle ou aux beaux militaires de l'Empire — ou par l'habit strict et plus discret de l'homme d'affaires sérieux de notre époque.

Tous ces moyens de séduction s'observent également chez les oiseaux : le chant varié, l'offre d'une nourriture ou d'une proie convoitée, le territoire de qualité, la performance « sportive et esthétique » d'une parade élaborée ou la vigueur sexuelle, le plumage bigarré ou sérieux comme chez le **Traquet rieur** (*Oenanthe leucura*) qui, habillé en noir, cherche à impressionner sa belle par le nombre de pierres qu'il transporte à grande peine et qu'il entasse dans les cavités de nidification. Ces tas de pierres pèsent en moyenne deux kilos, et ceci pour un oiseau de 40 grammes.¹⁹ Nous voyons bien que cet oiseau a été baptisé avant qu'on connaisse son comportement. Si on bosse comme lui, il n'y a vraiment pas de quoi rire.

Jusqu'à présent je n'ai parlé que de décorations, de parades et de formation du couple. J'ai aussi souligné le fait que s'il y a un investissement parental important du mâle, ce dernier a intérêt à veiller à ce que sa certitude de paternité soit garantie. Ceci ne pose pas de problèmes dans la monogamie stricte où la femelle n'a pas avantage à rechercher ou à accepter de copulations extraconjugales. Ceci est le cas si le mâle a tendance à abandonner sa partenaire au moindre signe d'infidélité. Mais pour qu'il n'y ait pas de copulations extraconjugales du tout, il faut que la femelle soit en mesure de refuser un prétendant qui insiste ou qui harcèle.

Je vous ai dit que la monogamie stricte s'observait souvent chez les rapaces. Le **Faucon crécerellette** (*Falco naumanni*) en est un très bon exemple. La fréquence de copulations conjugales est très élevée chez ce petit faucon, 326 en moyenne au cours d'une seule période de reproduction. Les copulations extraconjugales, par contre, sont très rares et on ne les observe qu'entre mâles appariés et femelles célibataires. Il est vrai que la femelle est plus grande et plus forte que le mâle — ceci est le cas pour beaucoup d'oiseaux de proie — et qu'en aucun cas le mâle ne peut imposer une copulation à une femelle réfractaire. Chez la Crécerellette, la femelle appariée refuse toute aventure extraconjugale et l'on peut supposer que cette fidélité est en rapport avec le fait qu'elle dépend entièrement du mâle pour l'approvisionnement en nourriture. L'infidélité augmenterait le risque que le conjoint trompé diminue son

¹⁹ SOLER M. *et al.* (1996). — The functional significance of sexual display : stone carrying in the black wheatear. *Animal Behaviour*, **51** : 247-254.

investissement conjugal et paternel, ce que la femelle cherche à éviter. L'analyse du sang des jeunes (*DNA fingerprinting*) a confirmé les observations du comportement. Les jeunes d'une nichée ne sont pratiquement jamais engendrés par un autre mâle que le conjoint.²⁰

6. Stratégies mâles pour assurer la certitude de paternité

Même si la monogamie constitue l'organisation sociale de base des oiseaux, la monogamie tout à fait stricte semble être plutôt exceptionnelle, et nous avons vu que les copulations extraconjugales sont connues chez un nombre d'espèces qui augmente chaque année. Plus l'investissement du mâle dans l'élevage des jeunes est important, plus son déficit sera grand si ces derniers devaient s'avérer ne pas être sa progéniture. Pour éviter le cocufiage, mot dans lequel on reconnaît encore la racine « coucou », le mâle dispose de plusieurs tactiques. La plus courante est celle de la **surveillance de la femelle** pendant ses jours de fécondité. Comme cette période est, en général, courte (de 8 à 10 jours chez la plupart des passereaux), cette garde à vue — les Anglo-saxons parlent de *mate guarding* — est « aviairement » possible.

Ce contrôle du mâle commence quelques jours avant le début de la ponte et se termine avec le dernier oeuf ou juste avant. Chez les nicheurs en cavité, par exemple chez les **Étourneaux sansonnets** (*Sturnus vulgaris*), le mâle se tient près du nid et surveille toute sortie de sa compagne. Chez les Hirondelles de rivage, où la femelle s'envole souvent de sa galerie, soit pour se nourrir soit pour récolter du matériel de nidification, le mâle la suit de si près qu'on peut parler de véritables vols de poursuite. Pendant ces vols, d'autres mâles s'intéressent de près à toute femelle féconde qui se distingue par un poids légèrement supérieur et un vol un peu plus lourd. Son partenaire essaye d'écarter tout rival et, s'il se sent dépassé par le harcèlement de ces derniers, il lui arrive de pousser un cri d'alarme qui signale la présence d'un prédateur fictif. Toutes les hirondelles disparaissent dans leurs terriers, ce qui permet au pauvre époux de reprendre haleine.²¹

Tout se complique chez les rapaces, chez qui le mâle, chargé de l'approvisionnement de la femelle, doit s'absenter pour chasser. De ce fait, une surveillance permanente de la femelle devient impossible, et les mâles optent pour une double stratégie. Entre les excursions de chasse, ils surveillent la femelle de près, mais ils complètent cette tactique insuffisante par celle de **copulations fréquentes**. Cette dernière stratégie fait partie de ce que les

²⁰ NEGRO J.J. *et al.* (1992). — Copulatory behaviour in a colony of lesser kestrels : sperm competition and mixed strategies. *Animal Behaviour*, **43** : 921-930.

NEGRO J.J. *et al.* (1996). — DNA fingerprinting reveals a low incidence of extra-pair fertilizations in the lesser kestrel. *Animal Behaviour*, **51** : 935-943.

²¹ BECHER M.D., I.M. BEECHER (1979). — Sociobiology of bank swallows : reproductive strategy of the male. *Science*, **205** : 1282-1285.

éthologues appellent la **compétition spermatique** qui fut d'abord découverte chez les insectes, mais qu'on a trouvée ensuite dans bien d'autres groupes zoologiques, notamment les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Chez les oiseaux, c'est la dernière insémination qui l'emporte, ce qui explique les copulations fréquentes chez les rapaces. Par ces inséminations répétées, le mâle cherche à diluer le sperme d'un éventuel rival et à le rendre inefficace. Ceci peut nous expliquer pourquoi l'**Alouette des champs** (*Alauda arvensis*), qui pratique la surveillance de la femelle à plein temps, ne semble copuler qu'une seule fois pendant toute une saison de reproduction, l'**Autour des palombes** (*Accipiter gentilis*), par contre, environ 500 fois.

La compétition spermatique constitue un des domaines les plus fascinants de la biologie évolutionniste moderne, et ceci surtout depuis la découverte qu'un éjaculat se compose de plusieurs types de spermatozoïdes. Certains d'entre eux sont de véritables coureurs de fond, chargés d'atteindre l'ovule au plus vite, d'autres ont la fonction d'obstruer le passage ou encore d'identifier tout spermatozoïde étranger et de le trucider. Intrigante découverte que celle du *killer sperm*.

Notre espèce ne fait pas exception à cette règle générale de la recherche de certitude de paternité. Non seulement, les hommes ont tendance à surveiller leur épouse, au singulier et au pluriel, s'ils en ont le pouvoir. Pensons au culte de la virginité précédant le mariage, à la tendance à séquestrer les femmes dans certaines cultures. Des recherches ont également montré que des maris qui retrouvent leurs femmes après une absence prolongée ont fortement tendance à avoir des relations sexuelles. Il ne sera pas étonnant d'apprendre que dans ces cas, leur éjaculat est particulièrement abondant et riche en spermatozoïdes, peu importe le temps passé depuis la dernière éjaculation.²²

Chez certaines espèces de rapaces, les observations semblent être en contradiction avec la théorie de la compétition spermatique. Chez le **Faucon crécerellette** — je l'ai déjà mentionné — et la **Crécerelle d'Amérique** (*Falco sparverius*), les copulations intraconjugales sont très nombreuses (plus de 300 chez la Crécerellette) et ceci malgré une fidélité à toute épreuve de la femelle. De plus, la plupart des copulations n'ont pas lieu pendant la période féconde de la femelle, mais bien plus tôt, au cours de la formation du couple. En testant soigneusement toutes les hypothèses explicatives possibles, des chercheurs espagnols et canadiens sont arrivés à la conclusion que chez ces petits faucons, la femelle teste la vigueur du mâle en évaluant sa capacité de faire l'amour le plus de fois possible. S'il s'avère qu'il n'est pas à la hauteur, elle en choisira un autre.²³ Ceci me fait penser à des performances semblables qu'on observe chez d'autres espèces, par exemple chez le Lion, et je vous laisse à vos propres phantasmes concernant l'*Homo sapiens*.

²² BAKER R.R., M.A. BELLIS (1995). — *Human Sperm Competition*. Chapman & Hall, London.

7. Monogamie versus polygynie

En ce qui concerne l'*Homo sapiens*, on a le sentiment que derrière une espèce culturelle par nature se cache une nature animale et, selon le sexe qu'on analyse, on peut même avoir l'impression d'avoir affaire à deux espèces différentes. Cette impression est due aux stratégies de reproduction individuelles — certains auteurs parlent d'agendas — qui varient selon le sexe. La tendance polygame est plus marquée chez l'homme, alors que la femme paraît opter pour la monogamie. Bien des auteurs ont souligné que l'homme essaye d'aimer pour avoir des relations sexuelles, et que la femme accepte des relations sexuelles pour être aimée. Bien que cette formulation pêche par exagération, elle contient une vérité profonde. Il est vrai que le sexe mâle a derrière lui une longue histoire évolutive, durant laquelle il a joué le rôle du semeur à tout vent. La femme, elle, est le résultat d'une évolution qui a favorisé les soins prodigués à la progéniture, progéniture dans laquelle le sexe femelle a de tout temps investi davantage que le mâle, et ceci depuis l'origine des sexes, depuis la différenciation des gamètes en ovules et en spermatozoïdes.

Vous ne serez donc pas étonnés de rencontrer ce conflit entre tendance monogame femelle et tendance polygyne mâle chez les oiseaux. Je me limite à deux exemples qui en constituent une belle illustration. Le premier exemple est finlandais, et il me paraît intéressant parce qu'il montre qu'il faut une certaine richesse en ressources — dans notre cas en nourriture — pour qu'il puisse y avoir polygynie. Il s'agit de la **Chouette de Tengmalm** (*Aegolius funereus*).

Erkki Korpimäki a montré que l'approvisionnement de la femelle en nourriture peut être un moyen utilisé par le mâle pour tromper sa compagne. Durant les printemps riches en campagnols, des mâles de Chouette de Tengmalm, espèce du grand Nord mais que l'on trouve aussi dans nos montagnes (et en Ardenne), « séduisent » jusqu'à trois femelles en leur fournissant une nourriture abondante. Les cavités de ces femelles sont éloignées les unes des autres et ainsi les femelles courtisées ne s'aperçoivent pas de la polygynie du prétendant. Ce n'est que par la suite, à l'éclosion des jeunes, que le mâle ne pourra plus satisfaire aux besoins de toutes les nichées. Il privilégiera alors sa première femelle, mais même celle-ci n'arrivera pas à élever autant de jeunes qu'une mère monogame. Chaque femelle aurait donc avantage à préférer un mâle célibataire comme partenaire, même si celui-ci ne possède pas de territoire optimal. Mais liée à sa ponte — les oeufs et les jeunes nécessitent sa présence constante dans ces régions froides — elle est apparemment incapable de se rendre compte de la supercherie. Et même si elle s'en apercevait, elle n'aurait pas la liberté de mouvement permettant de chasser les rivaux.²⁴

²³ VILLARROEL M., D.M. BIRD, U. KUHNLEIN (1998). — Copulatory behaviour and paternity in the American kestrel: the adaptive significance of frequent copulations. *Animal Behaviour*, **56** : 289-299.

²⁴ KORPIMÄKI E. (1991). — Poor reproduction success of polygynously mated female Tengmalm's owls : are better options available ? *Animal Behaviour*, **41** : 37-47.

Une pareille tromperie ne profite qu'au mâle, qui augmente ainsi son succès reproductif par rapport à celui d'un mâle monogame. La femelle en supporte le revers par un succès reproductif moindre. Le même phénomène a été observé chez le **Busard Saint-Martin** (*Circus cyaneus*). Comme l'a fait remarquer un autre éthologue scandinave qui étudie ces polygynies cachées : « les oiseaux mâles portent peut-être des bagues mais jamais d'alliance ! »

L'exemple de la Chouette de Tengmalm met en évidence le conflit qui existe entre les sexes. Chacun aimerait optimiser son succès reproductif. Même chez les espèces monogames, les intérêts du mâle et de la femelle ne se recouvrent pas entièrement ; la tendance aux copulations extra-conjugales, voire à la polygynie ou — comme nous allons le voir — à la polyandrie, en témoignent.

L'exemple le plus extraordinaire pour illustrer ce conflit entre les sexes est, sans doute, l'**Accenteur mouchet** déjà mentionné, et auquel Nick DAVIES a consacré dix années de recherche et un livre passionnant.²⁵

En Angleterre, ce passereau n'est pas migrateur et il est relativement facile à observer dans les jardins et les parcs tout au long de l'année. Chez nous, en Suisse et en Savoie, l'Accenteur mouchet migre, et ce sont les mâles qui arrivent les premiers dans les zones de reproduction d'altitude, où ils occupent des territoires. À nos yeux de continentaux, le comportement des Anglais paraît souvent insolite, et ceci vaut également pour l'Accenteur d'Outre-Manche.

En Grande Bretagne, ce sont, en effet, les femelles qui se répartissent l'habitat. En compétition entre elles, elles délimitent leurs territoires. C'est la qualité de l'habitat, c'est-à-dire sa richesse en nourriture, en couverts et en opportunités de nidification, qui déterminent leur choix. Les mâles greffent leurs territoires sur cette répartition des femelles, en essayant d'optimiser leur accès à ces dernières.

La qualité et l'étendue des territoires, mais aussi le nombre respectif de mâles et femelles en état de se reproduire, vont déterminer la structure sociale. Nous aurons de la monogamie si le mâle surimpose son territoire à celui d'une femelle en la monopolisant, de la polygynie si son territoire embrasse deux territoires femelles, en excluant tout rival.

La polyandrie s'observe si le territoire femelle est plus grand que celui d'une monogamie. Ce sont alors souvent deux mâles qui s'y installent, l'un à côté de l'autre. Pour commencer, chacun domine l'autre dans sa moitié, mais ensuite les deux territoires mâles fusionnent. Parallèlement à cette fusion s'établit une hiérarchie durable, le mâle plus âgé et plus grand, alpha, dominant le

²⁵ DAVIES N. (1992). — *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

plus jeune, bêta, qui, le plus souvent, n'a qu'un an. Dès ce moment, les deux mâles vont défendre leur territoire en commun, ce qui leur permet de rester propriétaires d'une grande surface.

Comme le succès reproductif d'une femelle est supérieur si elle se fait aider par deux conjoints que si elle vit en monogamie, elle a intérêt à opter pour la polyandrie. Les observations prouvent qu'elle réussit un compromis optimal en copulant suffisamment avec alpha pour ne pas perdre son aide et assez avec bêta pour s'assurer sa contribution. Pour fournir des soins parentaux, les mâles ne tiennent pas compte du nombre absolu de leurs copulations mais de leur part comparée à celle du rival. Si l'on détermine la paternité des jeunes par du *DNA fingerprinting*, le résultat est stupéfiant car la femelle nous apparaît comme une tacticienne tout à fait étonnante : 55 % des jeunes — il s'agit d'une moyenne sur un grand nombre — sont engendrés par alpha, 45 % par bêta.

La femelle arrive donc à obtenir que chaque conjoint ait une part suffisante de copulations pour qu'il contribue à l'élevage des jeunes. Ce partage n'est pas dans l'intérêt des mâles, d'où leur effort permanent pour monopoliser la femelle. Pour cela, ils cherchent non seulement à copuler aussi souvent que possible mais ils essaient également d'annuler l'effet de la copulation précédente du rival. Chez l'Accenteur mouchet, le prélude à la copulation est, en effet, inhabituellement long pour un passereau (50 secondes en moyenne). Au cours de ces préliminaires, le mâle donne des coups de bec dans la région cloacale de la femelle. Sous l'effet de ce picotement d'environ 30 coups de bec en moyenne (10 à 118 !), le cloaque se colore en rose, se distend, et finit par éjecter une gouttelette de sperme.

Nous savons en effet que la femelle stocke le sperme en vue de la fécondation et, de ce fait, les mâles se livrent une bataille de compétition spermatique acharnée. Ils sont d'ailleurs équipés pour une grande production de spermatozoïdes. Leurs testicules pèsent 64 % de plus que chez un passereau normal de cette taille, et dans un éjaculat d'Accenteur mouchet, les spermatozoïdes sont environ mille fois plus nombreux que chez un **Diamant Mandarin** (*Taeniopygia guttata*) ou chez un **Spermète** ou **Capucin** (*Lonchura sp.*), par exemple.

Grâce à la souplesse remarquable de son organisation sociale, l'Accenteur mouchet sert de démonstration exemplaire du conflit d'intérêts qui règne entre les individus du même sexe et des deux sexes. Quant au conflit entre les sexes, on voit clairement que les mâles cherchent à vivre en polygynie, structure qui leur garantit un succès reproducteur maximal. Pour la femelle, c'est la polyandrie qui favorise la progéniture la plus nombreuse qui arrive à l'envol. Entre ces deux solutions extrêmes qui, chacune, n'avantage qu'un sexe aux dépens de l'autre, monogamie et polygynandrie apparaissent comme des **compromis** que les deux sexes sont obligés d'accepter s'ils ne parviennent pas à imposer une solution qui leur est plus propice.

Traditionnellement, on voyait dans la monogamie aviaire le meilleur système de reproduction pour cette classe zoologique. Ceci reste probablement vrai pour les oiseaux de mer, mais il n'en est rien pour la plupart des autres groupes d'oiseaux. Actuellement, on sait que la polygynie occasionnelle existe dans 39 % des 122 espèces de passereaux européens bien étudiées. L'exemple de notre Accenteur, mais également celui de la Mésange bleue et de bien d'autres, montre que même chez les passereaux insectivores, qu'on croyait pourtant strictement monogames, les deux sexes n'ont pas vraiment intérêt à vivre en monogamie. Cette structure familiale n'est que le meilleur compromis lorsqu'aucun des partenaires ne parvient à disposer de partenaires supplémentaires.

7. En guise de conclusion

Par les allusions fréquentes à notre espèce, j'ai essayé de **montrer que le fossé entre les oiseaux et l'*Homo sapiens* n'était pas si infranchissable** que cela. L'écart phylogénique aurait pu faire penser qu'il était totalement impraticable. Il m'a paru important de souligner que **la mise en évidence de convergences sociales humaines, et ceci malgré toutes les différences** qui nous séparent de la gent ailée. Je me suis, bien sûr, demandé s'il était méthodologiquement défendable de comparer une classe zoologique à une seule espèce. La tentative m'a paru intéressante, car nous pouvons considérer notre espèce comme un ensemble de manifestations sociales d'une variété quasi infinie, ce qui a permis de parler de pseudo-spéciation. De l'autre côté, nous avons vu que l'organisation sociale d'une espèce d'oiseaux peut également varier selon les circonstances.

Que retenir de concret, à ce stade de mon intervention ?

Premièrement, il me semble important que **la socio-éthologie des oiseaux soit consultée si nous cherchons à esquisser la nature sociale de notre espèce**. Nous partageons avec les oiseaux des caractéristiques qui parlent en faveur d'une telle comparaison : mêmes canaux sensoriels de communication privilégiés, lien conjugal durable, importance des soins paternels. Cela ne veut pas dire qu'il faille négliger les différences essentielles. La monogamie constitue, pour les oiseaux, la structure sociale de base. Tel n'est pas le cas pour notre espèce, chez laquelle le lien conjugal s'est greffé secondairement sur une organisation qui, à l'origine, était probablement une communauté dans laquelle régnait la promiscuité. Je vous montre un cliché énumérant les différentes disciplines qui pourraient contribuer à une image plus claire de notre nature sociale (**fig. 1**).

Esquisse de la nature humaine

Ecueils, à éviter, si possible :

- prendre ses désirs pour des réalités (*Wunschdenken* : ce que je veux qui soit est), idéologies, modes, « Zeitgeist » ;
- ethnocentrisme ou idéalisation du lointain (bon sauvage) ;
- réductionnisme, zoo-morphisme, biologisme.

Disciplines à mettre à contribution :

1. **Ethnographie comparée** : universaux ;
2. **Histoire** : étude comparée diachronique des idées et des comportements ;
3. **Etude des populations de chasseurs-cueilleurs existantes** mais prudence : les habitats marginaux actuels ne correspondent pas à ceux de nos ancêtres !
4. **Primatologie comparée** et socio-éthologie des primates supérieurs, (anthropoïdes en particulier) ;
5. **Socio-éthologie comparée** (vertébrés). Les oiseaux sont particulièrement importants à cause de la variété de leurs structures sociales et de la prédominance de la monogamie.

Fig. 1. Esquisse de la nature humaine.

Deuxième point : nous avons vu que, chez les oiseaux, l'organisation sociale varie d'une espèce à l'autre, mais qu'elle varie également entre les populations d'une même espèce, voire localement selon les circonstances. Nous pouvons dresser une liste des différentes structures familiales, et nous constaterons alors qu'il existe des formes de passage entre les différentes structures caractérisées. D'un côté, la polygynie séquentielle et les relations extraconjugales du mâle s'intercalent entre la polygynie simultanée du type harem et la monogamie ; de l'autre, ce sont les relations extraconjugales dues à l'initiative de la femelle et la polyandrie successive qui s'insèrent entre la monogamie stricte et la polyandrie simultanée, telle que nous la trouvons, par exemple, chez les jacanas (*Actophilornis sp.*, *Jacana sp.*).

Nous voyons donc que les différentes organisations familiales sont en fait des stades ou des phases d'un **continuum** qui s'étend de la polygynie à la polyandrie simultanées. Chaque structure sociale s'avère être un compromis qui tient compte, d'une façon plus ou moins équitable, des intérêts des deux sexes. Il me semble que comprendre les différentes structures familiales humaines,

non pas comme des organisations sociales isolées les unes des autres, définitivement fixées par la culture, mais de les voir également comme des structures plus labiles et intégrées dans un continuum, correspond bien à ce que nous observons en réalité (fig. 2).

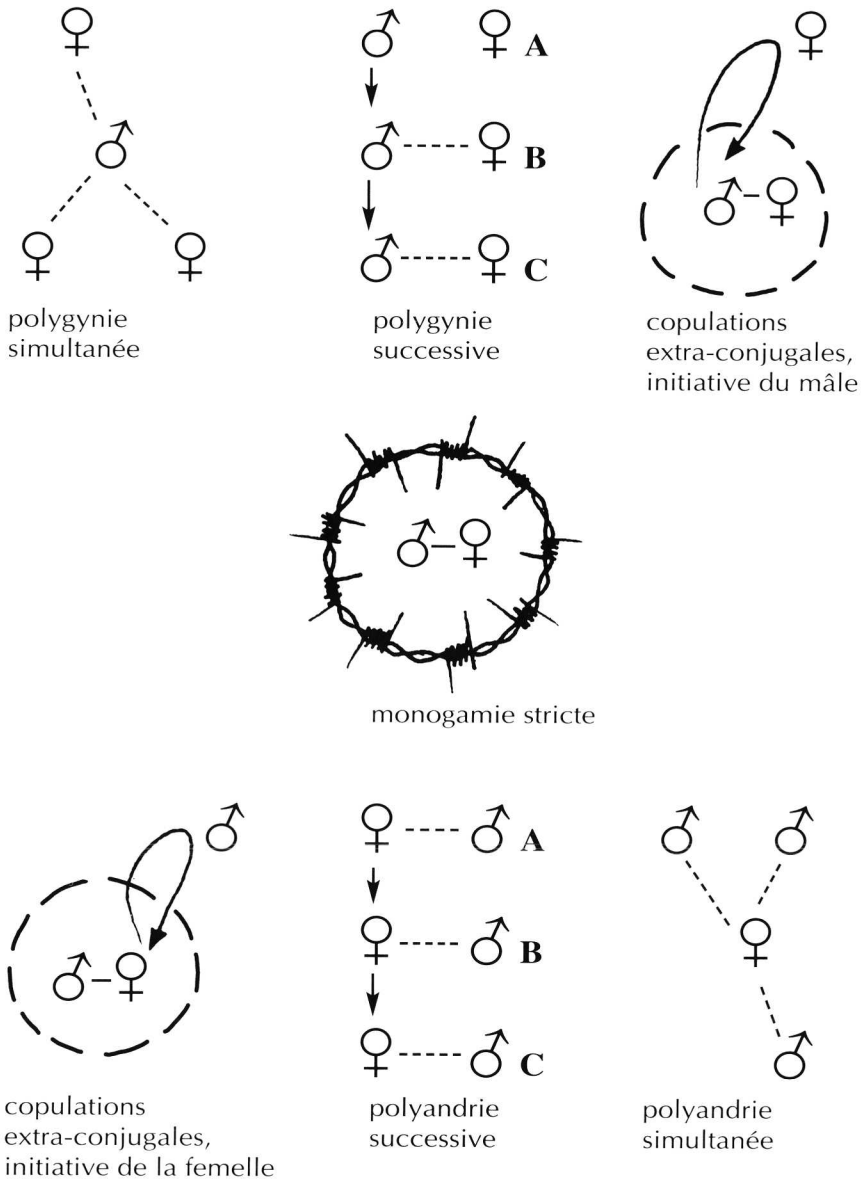


Fig. 2. Structures familiales chez les oiseaux.

Troisième point : la fréquence des différentes organisations familiales est étonnamment semblable chez les oiseaux et dans notre espèce. La monogamie domine. Elle est suivie par la polygynie. A notre époque, la famille humaine monoparentale devient de plus en plus fréquente : plus de 50 % dans certains milieux défavorisés des Etats-Unis. En Europe, les familles à structure monoparentale sont aussi en voie d'augmentation rapide (de 25 à 50 % depuis le début des années 80), et atteignent actuellement 18 % du total des familles dans une demi-douzaine de pays.²⁶

La polyandrie est très rare chez l'Homme comme chez les oiseaux (moins de 1 %). Je ne chercherai pas à interpréter cette similitude de fréquence, mais elle attire notre attention sur les modèles que la sociobiologie a élaborés pour essayer de faciliter la compréhension du passage d'une structure sociale à une autre. Comme nous l'avons vu, ces modèles doivent tenir compte de toute une série de facteurs, comme la latitude, la qualité du biotope (richesse en nourriture, en couverts, en opportunités de nidification), le *sex ratio*, les soins parentaux indispensables, etc. Pensons, par exemple, au modèle simple qui a été élaboré pour déterminer le seuil à partir duquel une femelle a intérêt à préférer la polygynie à la monogamie.²⁷

Nous avons vu que chez l'Accenteur mouchet la structure familiale peut passer de la monogamie à la polyandrie. Je ne pense pas qu'un modèle général, valable pour tous les oiseaux polyandres, ait été élaboré. Ce qui est fascinant, c'est qu'aussi bien chez l'Homme que chez les oiseaux, cette organisation sociale est liée à des situations exceptionnelles, des conditions écologiques particulièrement dures. Chez les oiseaux, elle surgit dans le biotope instable et hostile de la toundra ou encore dans celui, périlleux également, des marais tropicaux. De même, la polyandrie humaine est liée à des conditions de survie difficiles et précaires (Ladakhi, Tibétains ou Esquimaux). Tant chez ces populations humaines que chez les oiseaux en question, la polyandrie a comme but ultime d'assurer une reproduction optimale. Il ne me semble pas exclu qu'un jour des modèles complexes soient en mesure d'intégrer dans une même théorie ce qui se passe chez l'animal et chez l'Homme.

Définissons donc la monogamie comme une structure conjugale et familiale qui se situe entre la famille monoparentale, la polygynie et la polyandrie. Pour nous, Occidentaux, j'aurais tendance à conclure, pour l'instant du moins, de cette façon : comme la démocratie pour Winston CHURCHILL, la monogamie est peut-être un mauvais compromis. Mais il n'en existe pas de meilleur si nous nous soucions de l'égalité entre les individus et entre les sexes.

²⁶ Voir, par exemple : GUILLEBAUD J.C. (1998). — *La tyrannie du plaisir*. Ed. du Seuil, Paris.

²⁷ VERNER J., M.F. WILLSON (1966). — The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, **47** : 143-147.

ORIAN G.H. (1969). — On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, **103** : 589-597.

RÉSUMÉ

L'éthologie lorenzienne a dressé le tableau d'un comportement animal qui, rétrospectivement, frappe par une certaine idéalisation de l'animal. Depuis les années septante, sous l'impact de la sociobiologie surtout, toute la biologie évolutionniste a rejeté la thèse de la sélection de groupe et l'idée que le comportement animal viserait l'intérêt de l'espèce. L'accent a été mis sur les stratégies de survie et de reproduction individuelles, voire sur les gènes, ce qui a eu un effet de désillusion. Il s'avère, en effet, que, même dans la monogamie, les tactiques reproductives mâles et femelles ne se recouvrent pas aussi parfaitement qu'on le pensait, d'où un conflit entre les sexes plus ou moins prononcé. Comme la plupart des humains vivent en famille biparentale, cette structure sociale mérite un intérêt tout particulier. Mais la monogamie est rare chez les mammifères. Pourquoi alors ne pas regarder de plus près une classe zoologique dans laquelle la monogamie constitue l'organisation sociale de base ? Est-ce que l'étude des oiseaux nous permet de mieux comprendre notre monogamie humaine, et ceci malgré la spécificité de cette dernière ?

L'étude de différentes espèces d'oiseaux dont les stratégies de reproduction sont bien connues fait apparaître la monogamie comme un compromis acceptable pour les deux sexes si ces derniers n'arrivent pas à imposer l'organisation familiale qui leur assure le meilleur succès reproductif. Ce que l'on observe dans la réalité, c'est un continuum d'organisations, allant de la polygynie simultanée d'un côté, à la polyandrie simultanée de l'autre. Aussi bien les différents types de parades que les critères du choix du partenaire présentent des convergences avec des comportements humains. Il en va de même pour les efforts déployés par les mâles pour garantir leur certitude de paternité. Vu l'intérêt des nombreuses convergences entre les structures sociales des oiseaux et les nôtres, il semblerait que la socio-éthologie comparée des oiseaux apporterait une contribution valable à une esquisse de la nature sociale de l'Homme. Dans ce contexte, l'élaboration de modèles qui expliquent les seuils de passage d'une structure à une autre est particulièrement souhaitable et prometteuse.

Mots clés : systèmes d'appariement des oiseaux, monogamie, stratégies de reproduction, copulations extra-conjugales, convergences, nature humaine

Le Dr. Rolf SCHÄPPI, médecin psychiatre d'origine zurichoise, exerce le métier exigeant de psychothérapeute et psychiatre en pratique privée à Genève. Il a été aussi, de 1978 à 1990, Privat Dozent à la faculté de psychologie et sciences de l'éducation à l'université, où il continue à diriger des séminaires sur l'approche évolutionniste du comportement humain, à l'intention des psychologues, psychiatres et pédiatres. Il a en effet introduit l'éthologie dans la psychiatrie suisse dès le début des années 70, au moment où Albert Demaret faisait de même à Liège. Il doit sa formation d'éthologiste à des contacts réguliers avec des éthologistes suisses réputés comme Schenkel et surtout Hans Kummer, le spécialiste des babouins. Ayant un accès aisé à l'importante littérature éthologique de langue allemande, notamment aux œuvres de LORENZ qu'il a pu lire dans le texte originel, il s'est orienté de plus en plus vers la psychologie évolutionniste de langue anglaise, partant des travaux de BOWLBY sur « l'attachement » pour oser se référer très tôt à WILSON, DAWKINS, TRIVERS et à d'autres pionniers de la sociobiologie. Correspondant avec le célèbre psychiatre évolutionniste Christopher BADCOCK, il s'est spécialisé dans l'approche darwiniste des stratégies de reproduction humaine et de la relation parents enfants.

Rolf Schächpi a publié une partie des nombreuses conférences — malheureusement pas toutes — données à Genève, Zurich, Lausanne, Paris et Liège. Mais, bénéficiant actuellement d'un soutien de la Fondation Piaget pour la recherche en psychologie et en épistémologie, il pourra probablement publier prochainement sous forme d'un livre la synthèse de ses réflexions sur la nature humaine. Ce que nous apprécions spécialement à la rédaction des *Cahiers d'Éthologie*, c'est que Rolf Schächpi n'est pas seulement un théoricien alimentant sa réflexion de nombreuses lectures en primatologie et en psychologie humaine évolutionniste : il est aussi un praticien de la psychothérapie et un authentique naturaliste aimant observer les oiseaux et les primates dans la nature ; ses loisirs et vacances sont consacrés à des randonnées dans les montagnes suisses et à des voyages en Afrique.

JCR, d'après AD.