

**Ce texte a été en grande partie publié dans :**

**Beaugrand, Jacques P. (1983) Modèles de dominance et théorie de l'évolution. In: J. Lévy  
H.É. Cohen (Éds): Darwin après Darwin, Québec: PUQ, pp. 110-137.**

## **Modèles de dominance et théorie de l'évolution**

**Jacques P. Beaugrand<sup>\*)</sup>**

**Département de Psychologie, UQAM**

*\*) Ce travail a été rendu possible grâce à des octrois du Conseil de la Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada.*

Courriel : [beaugrand.jacques@uqam.ca](mailto:beaugrand.jacques@uqam.ca)

### **Abstract**

Factors which contribute to the fact that an individual maintains a relationship of quality with its environment, and thus is well adjusted to it, are the same factors which favor its social dominance. In a context in which resources are limited or can become scarce, dominance orders get established because it is to the interest of individuals to compete, and because there exist individual differences in competitive ability due to various degrees of individual adaptation. Individuals which are less adapted learn to avoid futile confrontations with opponents which they assess as superior in adaptation to themselves in the light of acquired eco-socio-cognitive experiences. Social organization of a given species is a compromise between living alone and not

being able to profit from the important advantages of living in a group, and living in group of which the major disadvantage is to have to compete with others. The biological value of social organization as a complex property emerging from sociosystems is that such an organization allows some individuals to reproduce more than others. The dominance structure plays a role similar to a filter which retains only the best adapted, a role identical to that of natural selection. Such a differential promotion of individuals which results from intrasexual rivalry furnishes the material to epigamic selection. Females, having interest to be more selective when it comes to choose their reproductive partner, develop preferences for certain types of males which maximize their chances of reproduction. This choice made by females is not necessarily the product of highly complex neurobiological activity but nonetheless it leads to the selection of dominant individuals, thus of those which are the best adapted within a given group.

**Nous sommes en 1982 ...**

Plus de 125 ans après la publication par Darwin de *L'Origine des Espèces*, le comportement social demeure encore une énigme pour les éthologistes. Il est en effet bien difficile de concilier l'intense rivalité, parfois spectaculairement agressive, qui semble faire loi dans l'ordre naturel, avec le fonctionnement très serein qui prévaut pour d'autres sociétés animales bien organisées. Dans le contexte où chaque individu n'est préoccupé que par ses intérêts personnels, c'est-à-dire par la propagation de ses gènes ou par la propagation de ses idées, l'organisation sociale axée sur la coopération serait-elle une anomalie, une chose rare et exceptionnelle ?

Le présent texte tentera d'abord de poser et de définir un réseau de concepts préalables à l'édification d'une théorie générale de l'organisation sociale. L'auteur est de ceux qui croient que suffisamment de régularités de base ont été entassées anarchiquement en éthologie et qu'il est temps d'élaborer des systèmes d'hypothèses, cohérentes avec l'ensemble de ces données (et non avec chacune d'elles), mais capables de produire des hypothèses fraîches, de guider de nouvelles observations et de nouvelles expérimentations. Dans un second temps, nous explorerons un thème difficile de l'éthologie sociale, soit celui de la fonction et valeur biologique des ordres de dominance sociale. Notre thèse est que l'organisation des groupes d'animaux en ordres de

dominance sociale agit comme un filtre qui sélectionne les individus les mieux ajustés à la vie sociale et aux conditions écologiques qui prévalent à un moment donné de l'histoire d'une population. Les forces de coopération et de rivalité, en s'équilibrant devant les pressions écologiques, donnent lieu à une structure sociale qui est un ordre reposant sur la qualité de la relation qu'entretient chaque individu avec son environnement, résultat assimilable à celui de la sélection naturelle.

### **Qu'est ce que la dominance ?**

Les animaux qui vivent en petits groupes et dont les membres sont stables, sont susceptibles de se rencontrer fréquemment et d'interagir. Ils apprennent vite les idiosyncrasies ou particularités individuelles de leurs congénères. Non seulement les discriminent-ils des autres individus du groupe, mais ils sont vite en mesure d'anticiper le résultat des interactions sociales qu'ils ont avec eux, avant même qu'elles ne se déroulent complètement. Ils peuvent ainsi moduler leur propre comportement en fonction de l'individu avec lequel ils interagissent. Il est possible que cette discrimination repose sur des caractéristiques relativement générales, par ex. à partir d'insignes ou de badges indiquant le statut social de l'individu (grande crête, présence de gallons cousus à l'épaule, maintien d'une posture métacommunicative): il s'agit alors de reconnaissance de classe ou de statut. Étant donné que dans un groupe un individu est le plus souvent à la fois un dominant et un dominé d'un certain nombre de congénères, il devient plus économique que les individus prennent leurs décisions à partir de la configuration perceptive individuelle de chacun des membres du groupe plutôt qu'à partir de caractéristiques de classe «dominante» ou «soumise», puisque chaque individu (sauf le premier et le dernier) appartient simultanément à chacune de ces classes selon le contexte où il se trouve. Dans un groupe d'individus dont l'habileté compétitive varie grandement, il ne peut y avoir une catégorie de caractéristiques qui soit en parfaite corrélation avec l'habileté compétitive si ce n'est peut-être pour un observateur extérieur à une hiérarchie. Une discrimination plus fine repose sur des caractéristiques individuelles qui prennent alors une signification de par leur couplage à des conséquences particulières (ex: se faire mordre) associées à une configuration individuelle; on parle alors de discrimination interindividuelle ou de reconnaissance individuelle. La discrimination interindividuelle est une capacité biologique beaucoup plus généralisée chez les espèces

animales qu'on l'a d'abord crû. Il semble en effet que la capacité qu'ont les animaux de discriminer les uns des autres les individus de leur espèce existe chez certains arthropodes (crevettes et crabes), anoures et urodèles, reptiles, poissons et, bien entendu, chez les vertébrés supérieurs.

Les modifications dont est l'objet le comportement dans une situation compétitive sont le plus souvent remarquables. Lorsque plusieurs animaux se retrouvent ensembles pour la première fois, soit naturellement (ex: nichée, couvée, assèchement d'un cours d'eau) ou artificiellement, il est habituel qu'ils s'engagent dans des échanges agressifs fréquents et intenses. Dès qu'ils se familiarisent les uns aux autres, ils apprennent vite à reconnaître les congénères qu'ils peuvent battre ou déplacer de ceux auxquels ils doivent concéder la victoire. Chaque individu commence donc très tôt à céder sans combat devant un rival qu'il reconnaît comme lui ayant été supérieur et cette discrimination se consolide jusqu'à ce qu'une société relativement calme en résulte. La connexion sociale qui s'établit ainsi entre deux individus est appelée relation de dominance-soumission ou plus simplement relation de dominance. La structure des relations stables qui émerge de ces relations entre paires d'individus est appelée structure d'ordre de dominance hiérarchique. Elle n'est pas toujours parfaitement hiérarchique, mais on constate qu'elle a tendance à se linéariser dans les groupes d'individus qui demeurent longtemps ensembles. Ainsi, chez la poule domestique, 10 poules prennent 36 semaines avant qu'une structure hiérarchique linéaire n'émerge (Murchison, 1936). Il faut, par contre, un peu moins de deux semaines à quatre poissons Porte-épée et à quatre poules en batterie avant que les relations ne soient bien stabilisées. C'est donc dire que la linéarité ou la complète transitivité des relations de dominance dans un groupe n'a pas le caractère strictement essentiel qu'on lui prête souvent, étant donné la très grande probabilité que les petits groupes naturels soient régulièrement perturbés par l'arrivée ou la naissance de nouveaux membres. L'état normal tend probablement vers la linéarité sans l'atteindre nécessairement. La dominance sociale est une relation d'ordre reposant sur des comportements agonistiques manifestes (agressifs et défensifs) ou encore sur des comportements non manifestement agressifs mais qui peuvent avoir une fonction dérivée des comportements agressifs. Il semble de plus en plus évident que cette priorité biophysique des individus est assortie de priorités et de primautés sur les nécessités de la vie et de la reproduction, sujet que nous aborderons plus loin. Quelques considérations théoriques sont nécessaires pour distinguer la

dominance sociale de la dominance agressive, et pour départager le concept de dominance de celui de sa mesure. Nous devons aussi voir quels sont les facteurs susceptibles d'expliquer la dominance d'un individu sur l'autre et quels sont les mécanismes qui président à l'établissement des ordres de dominance.

### *Dominance sociale et dominance agressive*

Une double distinction s'impose, d'une part, entre la dominance sociale et la dominance agressive et d'autre part, entre la notion de relation de dominance (-soumission) et celle de dominance hiérarchique. La dominance sociale chez l'animal ne doit pas être confondue avec la dominance agressive qui est une des modalités observables par lesquelles la dominance sociale peut s'établir et se maintenir. La dominance agressive (ou agonistique) est spectaculaire, facile à observer et surtout à reproduire. Elle se caractérise par le fait qu'un individu menace ou offense son rival et que ce dernier anticipe ou réagit par des comportements de fuite ou de soumission. Cette séquence motrice agression-défense est facilement reconnaissable et peut être considérée comme une manifestation d'une supériorité momentanée d'un individu sur l'autre. La relation de dominance-soumission entre ces deux mêmes individus sera le plus souvent constatée au cours d'une ou de plusieurs séances d'observations. Deux techniques sont le plus souvent appliquées: la première consiste à avoir recours à un critère numérique qui permet de déclarer dominant l'individu réussissant à unilatéralement être l'initiateur d'une séquence agressive à l'égard du même rival, sans que ce dernier ne puisse en initier une en retour. Par exemple, six interactions agonistiques se soldant systématiquement en faveur d'un individu suffisent à le déclarer dominant par rapport à un autre. La seconde technique consiste à déclarer dominant l'individu ayant numériquement plus fréquemment été l'initiateur de cette séquence agression-défense à l'égard du congénère que l'inverse (critère de supériorité numérique). Dans le premier cas on obtient une relation du type «droit d'offense» (de morsure, de picorement ou en anglais «*peck-right*»), l'animal dominant ayant le «droit» d'offenser son adversaire alors que l'autre n'y a pas droit. Dans le second cas, on obtient une relation du type «dominance d'offense» (en anglais: «*peck-dominance*»), indiquant la dominance par sa supériorité numérique du premier sur le second quant à la fréquence avec laquelle des offenses sont initiées l'un envers l'autre. Il devient de plus en plus évident que les relations du type «dominance d'offense» sont le signe

qu'une dominance effective n'a pas encore été établie entre les deux individus ou qu'elle est temporairement contestée; elle se transforme le plus souvent, après quelques jours, en un droit d'offense qui n'est pas toujours symétrique à la relation de dominance qui avait été initialement obtenue. Chez les poissons Porte-épée (*Xiphophorus helleri*), le droit d'offense est un droit de poursuite ou de chasse du congénère. Or, il ne faut pas confondre la mesure empirique du concept et sa référence factuelle. Ces deux mesures de la relation de dominance à partir, soit de l'unilatéralité et de l'asymétrie des séquences agressives, soit à partir de la supériorité fréquentielle des séquences agressives pertinentes, peuvent permettre d'inférer l'existence d'une relation de dominance de type binaire entre les membres d'une paire d'individus. Prise dans ce sens, la dominance n'est pas un concept individuel, ni un concept applicable à une classe d'individus. Il s'agit d'un concept dénotant une relation entre deux individus, plus justement une *connexion*; et dire qu'un individu est dominant n'a ici aucun sens à moins que l'on ne spécifie que l'individu concerné domine (ou est dominant sur) tel autre individu. Les propriétés formelles de la relation de dominance binaire sont définissables de la façon suivante:

D1: D ou relation de dominance binaire est une relation d'irréflexion en A:

$$(\forall x) (x \in A \rightarrow \neg(xDx)).$$

D2: D est asymétrique en A:

$$(\forall x) (\forall y) (x, y \in A \ \& \ xDy \rightarrow \neg(yDx)).$$

D3: D est connecté ou couplé en A et les relations sont complètes:

$$(\forall x) (\forall y) (x, y \in A \rightarrow xDy \vee yDx).$$

C'est à partir de l'ensemble des relations binaires de dominance entre tous les individus d'un groupe que la hiérarchie sera dégagée par un observateur. Il n'est pas du tout certain que les animaux soient capables de constater cette hiérarchie. La dominance hiérarchique est donc une relation obtenue par la partition des relations binaires constatées dans le groupe. Une hiérarchie consiste en un ensemble d'individus qu'une relation d'ordre partitionne en niveaux sociaux ou statuts ou classes, soit équivalents, soit différents. Le fait d'appartenir à tel niveau hiérarchique ou d'avoir tel statut est interprété comme le fait d'être dominant ou supérieur envers un ou plusieurs autres individus qui appartiennent à un niveau hiérarchique inférieur. À condition que les relations hiérarchiques obtenues reposent sur des relations de dominance-soumission binaires

constatées à partir d'échanges agressifs entre les paires d'individus, la hiérarchie sera alors dite d'ordre de dominance *agressive*. Cependant, tout ordre hiérarchique peut être défini par des connotations très diverses, exprimant par exemple des préséances binaires alimentaires sexuelles, spatiales et territoriales, etc. Chez la plupart des espèces, ces diverses préséances ne coïncident pas toujours avec la dominance agressive (Syme, 1974; Richards, 1974; Rowell, 1974; Bernstein, 1981). Certains chercheurs vont dégager des hiérarchies de mesures strictement individuelles (que certains qualifient de «profils individuels») comme la taille, le poids ou même la fréquence de certains comportements émis. Ces hiérarchies ne reposent pas sur des relations binaires asymétriques qui sont fondamentales pour la compréhension des relations de dominance éthologique. Par conséquent, elles ne sont donc pas pertinentes.

Les relations de dominance hiérarchiques possèdent des propriétés *émergentes* additionnelles à celles des relations de dominance binaire, dont la transitivité:

D4: D est une relation transitive en A:  $(\forall x) (\forall y) (\forall z) (x, y, z \in A \ \& \ xDy \ \& \ yDz \rightarrow xDz)$ .

C'est en effet la transitivité qui permet de définir une hiérarchie. On devrait donc considérer la triade comme un modèle minimal mais réaliste d'un groupe et à fortiori d'une société hiérarchique si l'on désire que cette dernière propriété soit exprimable.

La nature de la relation ainsi que les attributs des statuts dépendront du niveau d'analyse, des organismes étudiés, de la discipline qui l'étudie. Ainsi, l'ordre hiérarchique pourra avoir une connotation de supériorité socio-économique, de suprématie politique, de pouvoir de décision, de contrôle de l'information, etc. Cependant, pour être pertinent pour l'éthologie, un tel ordre de dominance hiérarchique devrait reposer sur des relations ordinales binaires exprimées par des supériorités ou encore par des préférences lors de pairages, soit d'individus, soit de stimuli.

La dominance hiérarchique est une dominance pluri-relationnelle qui véhicule une notion de distance sociale entre les classes ou entre les statuts sociaux, bien que l'échelle soit quasimétrique. Alors que la relation de dominance-soumission binaire est strictement une relation d'ordre, la relation de dominance hiérarchique repose sur une comparaison globale et correspond à une partition des relations binaires en statuts hiérarchiques exprimant une distance

sociale entre sujets de rang distinct. Le degré de complexité ou de complétude d'un ordre hiérarchique (échelle quasimétrique) nous est fourni par le nombre d'asymétries binaires effectivement établies sur le nombre maximal possible. Le degré de cohérence ou de transitivité ou encore de linéarité du même ordre hiérarchique nous est fourni par le nombre de triades obtenues qui respectent le principe de la transitivité, sur le nombre maximal de triades transitives possibles. Si ce rapport est centré réduit entre 0 et 1, nous obtenons l'indice de Landau (1968).

### *Éviter la circularité*

Comme nous l'avons mentionné, la structure de dominance qui émerge des interactions agonistiques binaires n'est qu'une facette de la dimension rivalité. Il peut y avoir rivalité factuelle en l'absence d'interactions agonistiques qui soient notables. La dominance sociale qui résulte de la rivalité, doit être considérée comme différente de la dominance agressive. La dominance sociale est un concept plus fondamental que celui de la dominance agonistique ou agressive. Ce dernier se veut une mesure empirique du premier (i.e. une définition opératoire) et nous avons toutes les raisons de croire que les relations de dominance-soumission agressives ainsi que les structures hiérarchiques qui sont construites à partir de ce type de relations binaires, sont isomorphes aux relations de dominance sociale ainsi qu'aux structures de dominance sociale. Cependant, des relations de dominance sociale peuvent exister dans un sociosystème sans qu'il soit possible pour le chercheur de les mettre en évidence à partir des relations de dominance agressive. Il ne s'agit pas uniquement d'un problème méthodologique ou de mesure puisqu'une fois la structure de dominance sociale établie et présumée stabilisée, les échanges agressifs font place, dans un premier temps, à des comportements *ritualisés*. C'est le cas, par ex. des menaces effectuées à distance et des postures d'apaisement, qui se transforment ensuite graduellement en des relations non strictement agonistiques. Ainsi, le subalterne pourra céder sa place ou sa proie ou toute autre ressource à l'approche du dominant ou même au simple regard de sa part dirigé en sa direction. Il en est de même pour le toilettage sur sollicitation; le fait de se laisser toiletter, courtiser, même copuler par un dominant du même sexe, peut contribuer à éviter les conflits avec un supérieur. Il devient donc extrêmement difficile pour l'éthologiste d'établir les ordres de dominance sociale une fois que les relations se sont stabilisées. Cette constatation explique peut-être pourquoi les primatologistes délaissent les mesures de dominance agressive pour des



mesures de coopération, d'alliance, de partage alimentaire et d'utilisation de l'espace, et, en général, des rôles des individus dans un groupe. C'est que ces concepts sont définis opératoirement à partir de comportements qui se produisent plus fréquemment que les comportements agressifs qui, en d'autre temps, médiatisent les relations de dominance. Cette apparente sérénité sociale repose sur le fait que les animaux sont ensemble depuis fort longtemps, se connaissent bien, et sont en mesure d'anticiper et de prévoir le comportement des autres. Dans l'état actuel de nos connaissances sur l'éthologie des relations sociales, nous ne pouvons que postuler que les relations de dominance agressive sont isomorphes aux relations de dominance sociale, et que ces premières sont là pour médiatiser ces dernières. Comme il a été mentionné plus haut, la dominance sociale peut probablement être approchée par d'autres comportements que les comportements agressifs. Par exemple, l'utilisation de l'espace, la primauté d'accès aux objets et aux ressources, l'approche et l'évitement des congénères, la durée des proximités et des contacts, les préférences sexuelles, sont autant de mesures qui ont été utilisées. Cependant, il y a danger que le concept de dominance sociale se circularise si les avantages et les conséquences de la dominance sociale sont confondus à la mesure du concept lui-même. Afin d'éviter cette circularité, nous suggérons de restreindre la mesure du concept à la dominance agressive, telle qu'elle se manifeste auprès des organismes relativement peu ritualisés socialement. Ainsi, en identifiant chez ces organismes les rituels qui font graduellement place aux interactions nettement agressives, tout en conservant la même fonction sociale, ces homologues descriptives pourront peut-être ensuite être appliquées à des groupes d'animaux plus avancés phylogénétiquement.

### ***Facteurs déterminants de la dominance agressive***

L'établissement d'une relation de dominance entre les individus d'une paire dépend d'un complexe causal composé des différences entre les individus en ce qui concerne, d'une part, des facteurs biophysiques et, d'autre part, des facteurs éco-socio-cognitifs. Parmi les facteurs biophysiques, mentionnons la taille (et la force physique qui lui est corrélée), l'agilité, qui dépendent eux-mêmes du sexe, de l'âge, de l'état physiologique et hormonal et, bien entendu, de facteurs génétiques. Ainsi, en ce qui concerne la taille, on admet bien volontiers que les asymétries produites par celle-ci constituent le facteur le plus décisif sur l'issue des rencontres

agonistiques chez les animaux. Dans les expériences où sont introduits ensemble deux ou plusieurs individus dans un milieu inconnu et dont il est impossible de s'évader, on peut souvent prédire que l'individu le plus grand dominera un individu moins grand. Cela se confirme pour plusieurs espèces animales. Cependant, d'autres facteurs sont aussi très importants, et l'on peut penser que chez un groupe dont les individus sont tous de tailles très semblables, d'autres asymétries contribuent, en plus, à déterminer l'organisation hiérarchique. Il est bien connu, par exemple, qu'un avantage de taille est fortement réduit quand l'individu profite d'une priorité de résidence ou encore d'une expérience de dominance préalable ou que l'adversaire a subi une expérience récente de soumission, ou simplement de «peur» produite par des manipulations. Chez le Porte-épée, les travaux de Zayan (1976) et de Beaugrand et Zayan (1985) suggèrent que le rôle de la taille ne devienne prépondérant que si les différences de taille entre les poissons excèdent certaines limites (5mm). Ces observations confirment aussi celles de Frey et Miller (1972) sur le poisson Gourami bleu (*Trichogaster trichopterus*) qui ont noté que les poissons les plus grands dominaient dans la grande majorité des cas quand les différences de tailles étaient comprises entre 3 et 5mm, mais non quand elles étaient inférieures à ces valeurs.

(Note : voir aussi, Beaugrand et al., 1991, 1996)

Les facteurs éco-socio-cognitifs sont plus subtils que les facteurs biophysiques mais jouent néanmoins un rôle très important. Ils sont représentés d'abord par l'expérience ontogénétiquement précoce ( les effets d'un milieu enrichi ou appauvri) et par l'expérience sociale immédiate de dominance et de soumission sur laquelle nous avons travaillé. Ainsi, le fait d'avoir bénéficié d'une expérience de dominance quelques heures avant une rencontre, augmente la probabilité de dominer à nouveau chez les poissons, les poules et les rongeurs. Par contre, une expérience récente de soumission réduira grandement cette probabilité. Une période d'isolement social de quelques heures après une expérience de soumission permettra néanmoins de faire disparaître les effets de cette expérience négative. Nos résultats suggèrent aussi que les effets d'une dominance et d'une soumission dépendent de l'écart qui existe entre l'individu concerné et son adversaire (Beaugrand & Zayan, 1985). Ainsi, le fait de perdre contre un adversaire bien apparié produit des effets plus importants sur les combats futurs que ceux de concéder la victoire à un rival de beaucoup supérieur. Il en est de même pour l'expérience de dominance qui n'a pas des effets aussi importants si la victoire est obtenue facilement contre adversaire défavorisé: «A vaincre sans péril, on triomphe sans gloire» (Corneille, 1636. Le Cid, acte II, sc. 2, vers 434).

*(Effet confirmé par Beaugrand & Goulet, 2000)*

La familiarité au milieu dans lequel se déroule l'interaction agonistique établit aussi une asymétrie entre les opposants et augmente la probabilité que l'individu familier sorte vainqueur d'un duel contre un individu non familier avec ce même milieu, et cela chez plusieurs espèces animales. Ainsi, chez plusieurs poissons et mammifères, il suffit qu'un individu réside seul dans un milieu pendant quelques heures pour qu'il chasse par la suite (et réussisse avec grande probabilité) tout intrus, même si ce dernier est plus grand. Ces effets peuvent être attribuables à la «défense territoriale» s'il est possible de démontrer une réversibilité de la dominance selon le territoire où se produit l'interaction (Beaugrand et al., 1994). Ils peuvent être attribuables à la priorité de résidence, c'est-à-dire au fait, pour le résident, d'être là le premier, mais aussi à la familiarité du résident avec le milieu suite à une résidence préalable. La non-familiarité de l'intrus avec ce même milieu peut aussi être déterminante. Dans d'autre cas, le simple fait d'être là au moment où l'autre arrive procure un avantage (par un effet, cette fois, sur l'intrus), comme il a été démontré chez des papillons *Parage aegeria* (Davies, 1978). Dans tous les cas, l'issue d'une rencontre entre deux individus inconnus pourra s'expliquer par l'influence simultanée de plusieurs asymétries introduites par les facteurs énumérés plus haut. Ces asymétries avantagent l'un et désavantagent l'autre des rivaux, soit de façon additive, soit en interaction. Ainsi, la combinaison expérimentale de plusieurs asymétries nous a permis d'expliquer (et de prédire) plus de 85% des gains et des pertes lors de combats planifiés entre mâles Porte-épée verts de tailles semblables et inconnus les uns des autres (Beaugrand & Zayan, 1985). Certaines asymétries sont beaucoup plus importantes que d'autres; c'est le cas de l'expérience préalable de dominance et de soumission, qui chez la poule, les souris et le Porte-épée ont un rôle prépondérant.

*(Note : nos travaux Beaugrand et al. 1991, 1996 montrent que plusieurs facteurs sont additifs et peuvent aussi se neutraliser)*

### *Processus d'établissement les relations sociales*

Comment s'établissent les relations de dominance sociale dans un groupe et quels sont les mécanismes permettant d'obtenir des ordres de dominance linéaires ? Deux principes d'établissement sont véhiculés plus ou moins implicitement par la littérature éthologique pour expliquer comment pourraient s'établir les hiérarchies linéaires et transitives. Le premier est celui du tournoi. Il propose qu'une hiérarchie transitive soit le produit final de la rencontre de tous les individus dans un groupe. En effet, on postule le plus souvent, même implicitement, que tous les membres d'un groupe doivent se rencontrer deux à deux (Braddock, 1945; Landau, 1951a, 1951b, 1965, 1968; Rapoport, 1949a, 1949b, 1950). Le second principe suggère l'existence d'une bonne corrélation entre la position hiérarchique des individus et certaines caractéristiques ou propriétés individuelles. Un individu présentant le pointage le plus élevé pour un trait désirable, avantageux, qu'il soit pur ou lui-même composé de plusieurs autres traits, dominerait tous les autres individus du groupe, alors que l'individu au pointage un peu moins élevé dominerait tous les autres individus à l'exception du premier, et ainsi de suite jusqu'à l'individu le moins favorisé, occupant le dernier échelon de la hiérarchie. Ces deux principes représentent deux aspects d'une même hypothèse qui apparaît intuitivement valable. Chase (1974) a démontré que ces deux modèles devaient d'abord satisfaire à des conditions très rigoureuses sur le plan mathématique pour être en mesure d'expliquer la linéarisation d'une hiérarchie et que la plupart des données de recherche disponibles indiquent que ces conditions ne sont pas remplies. Avant lui, Landau (1951a, 1951b, 1953, 1968) avait démontré, dans une série d'articles théoriques, qu'une hiérarchie linéaire dans un groupe ne pouvait être expliquée uniquement par les mêmes facteurs reconnus comme déterminants de l'issue de rencontres dans un contexte «dyadique» et qu'une hiérarchie linéaire ne pouvait émerger uniquement d'asymétries individuelles entre les individus dans un groupe. Supposons que chaque membre d'un groupe se caractérise par un «vecteur d'habiletés» dont les éléments dépendent de caractéristiques individuelles comme la taille, la concentration d'hormones sexuelles, etc., mais non de facteurs sociocognitifs comme ceux liés à l'histoire des gains et des pertes antérieurs et au rang social de l'individu. Supposons aussi que ces différences se distribuent normalement dans la population et que la probabilité qu'un membre domine un autre est une fonction des vecteurs d'habileté des deux individus d'une paire et qu'elle n'est autre que la probabilité que cette différence soit avantageuse pour l'un des duellistes. Étant

donné que la majorité des membres d'une population normale présentent des habiletés semblables, la probabilité de dominance est alors de 0.5 et une telle organisation devrait davantage être caractérisée par l'égalité entre ses membres que par une organisation hiérarchique et linéaire. Cet argument a été repris par Chase (1974). Or, le nombre d'individus adultes dans un groupement hiérarchique linéaire ne dépasse que rarement 10 individus; on est en droit de se demander si la loi normale convient bien pour décrire un effectif si clairsemé. Nos résultats suggèrent aussi que l'habileté compétitive soit simultanément déterminée par plusieurs facteurs qui interagissent de telle sorte que la probabilité d'obtenir au hasard dix points possédant, dans un espace multivarié, les mêmes coordonnées et superposables par projection sur un même axe, celui de la dominance, nous paraît assez faible. Landau a aussi proposé que, si la probabilité de dominance résulte d'une pondération de nombreuses asymétries indépendantes, il était alors possible que l'organisation hiérarchique se linéarise, 1) plus le nombre d'asymétries indépendantes augmentait, 2) si des différences très minimes existaient et étaient décisives pour la dominance; de plus, cet auteur suggérait que ce rôle décisif pouvait être joué par l'histoire récente des dominances et soumissions. Une hiérarchie se construirait à partir d'une série de duels en tournoi où chacun est confronté à son tour à un autre membre du groupe, mais les duels ne seraient plus indépendants les uns des autres; l'issue d'un duel donné influencerait d'une certaine façon l'issue d'un duel suivant de l'un et l'autre des duellistes impliqués. L'issue d'un *n*ième duel ne serait plus explicable uniquement à partir des caractéristiques personnelles des duellistes, mais aussi à partir de l'histoire des gains et des pertes. L'auteur examina alors plusieurs façons par lesquelles les probabilités des duels et de leurs issues pouvaient dépendre de relations antérieures de dominance, comme l'avait fait Rapoport (1949a, 1949b, 1950) dans le contexte des triades. Landau (1951b) proposa plus tard l'existence d'une résistance aux inversions des relations une fois qu'elles sont établies. Nos résultats sur des paires d'individus (Beaugrand & Zayan, 1985) déjà mentionnés plus haut, de même que ceux de Zayan (1974, 1975a, 1975b, 1975c, 1976), mettent en évidence des mécanismes qui peuvent s'articuler parfaitement à ceux annoncés par Landau (1951b). Il s'agit du rôle prépondérant de l'expérience sociale récente de dominance ou de soumission, de la qualité de l'expérience sociale, et de la reconnaissance individuelle. Les résultats récents de Chase (1982a, 1982b) sur des triades et des tétrades viennent aussi supporter l'existence de ces mécanismes. Mais avant de fournir au lecteur un schéma de l'établissement des ordres de dominance, le travail récent de Chase (1982a, 1982b)

doit être présenté. A notre connaissance, Chase est le seul chercheur à s'être intéressé, empiriquement il s'entend, au processus de l'établissement des hiérarchies. Tous les travaux portant sur l'établissement des ordres de dominance débutent habituellement leurs observations quelque temps après que l'ordre hiérarchique se soit assez bien établi et stabilisé. Chase (1982a, 1982b) quant à lui a suivi l'ordre dans lequel des groupes de trois et quatre poules se rencontraient lors de la formation des hiérarchies; il notait systématiquement les dominances et les soumissions pour chacune des poules. Ses résultats indiquent que les individus qui gagnent une première fois gagnent aussi une seconde fois avec une très grande probabilité, confirmant ainsi les effets prépondérants d'une expérience récente de dominance sur les duels ultérieurs. De même, les individus qui perdent un premier duel, perdent aussi le second avec une très grande probabilité, confirmant à nouveau l'importance d'une expérience récente de soumission pour expliquer les pertes ultérieures. Près de 91% des triades se font ainsi dans une séquence «gagne-gagne» ou «perd-perd», contribuant à la transitivité de chaque triade d'individus. Ces résultats s'appliquent aussi aux tétrades, décomposables en quatre triades. Chase (1982b) propose que les groupes plus grands s'assemblent à partir de ces triades fondamentales, à la manière d'un «puzzle» ou d'une mosaïque. Nous croyons que des explications plus profondes sont nécessaires. Ce qu'il faut expliquer c'est pourquoi cette tendance naturelle à la transitivité à l'intérieur des triades et des assemblées de triades, et comment ces triades peuvent s'assembler pour former des lignes de dominance transitive. Mentionnons que des triades transitives peuvent être obtenues au hasard avec une probabilité de 75%. Les poules et les Porte-épée s'assemblent naturellement en triades transitives dans 100% des cas (Chase, 1982b; Beaugrand et al., 1984) ce qui est encore mieux que par chance seulement. Dans le cas de rencontres planifiées de façon indépendante et de triades formées par la suite artificiellement à partir de ces dernières sans que les trois individus d'une triade ne soient simultanément présents, les triades ainsi reconstituées artificiellement sont transitives dans 85% des cas chez nos poissons et dans 86%, chez les poules (Chase, 1982b). C'est donc dire que la présence de congénères non seulement en tant que spectateurs des confrontations, mais en tant qu'éventuels participants aux triades, augmente le degré de transitivité des triades dans le cas où elles seraient réelles. Lorsqu'un spectateur est éventuel participant, la transitivité est presque assurée alors qu'en sa présence, mais sans sa participation ultérieure, le degré de transitivité est significativement plus bas. Un mécanisme comme celui de la transitivité perceptive pourrait expliquer ce résultat. La transitivité perceptive

est la capacité d'un animal de tirer une conséquence donnée d'un événement objectif qu'il perçoit et de la transposer à des événements futurs. Dans la classification piagétienne, les opérations attestant de cette capacité chez l'enfant humain se produisent au stade sensori-moteur (0-2ans). Cette fonction inférentielle opérerait dans un contexte social au cours des événements conduisant à l'établissement des relations de dominance. Ainsi, un individu observant son ancien dominant se soumettre devant un adversaire inconnu pourra en tirer comme conséquence «logique» de ne pas s'engager lui-même dans un duel contre cet adversaire inconnu et de lui signaler sans autre forme d'évaluation sa soumission immédiate. Un mécanisme d'apprentissage semblable par observation (un seul essai) a été proposé par Altmann (1962) et Rowell (1974) pour expliquer les hiérarchies chez les primates. Cependant, la transitivité perceptive n'a pas encore été clairement démontrée dans un contexte social, ni chez les primates (excluant l'homme), ni chez les poules et les poissons.

***(Note : Depuis, on a démontré chez la poule un effet de l'observation : voir les articles de Hogue et al., 1996 et de Beaugrand et al., 1997)***

Il est fort probable que les individus trouvent que d'autres moyens d'établir les relations binaires de dominance que celui d'avoir toujours recours à des échanges agressifs. En escaladant, les risques de blessures deviennent aussi très importants, autant pour celui qui attaque que pour celui qui est attaqué puisque la probabilité qu'il y ait riposte immédiate est très grande (Geist, 1974). Dans certains cas, les risques de blessure et les coûts possibles d'une escalade peuvent surpasser les avantages procurés par le fait d'avoir éliminé un des nombreux compétiteurs (Maynard Smith & Price, 1973; Parker, 1974). La plupart des duels entre animaux sont asymétriques, soit en gains éventuels, soit par la taille des armes ou de façon «conventionnelle» i.e., dont le règlement se fait à partir d'une convention. Par exemple, la convention du bourgeois implique «le résident gagne et l'intrus perd». Maynard Smith & Parker (1976) ont suggéré qu'une solution évolutive stable lors de duels asymétriques consistait à permettre aux asymétries de décider de l'issue du duel sans qu'il soit nécessaire aux duellistes d'avoir recours à l'escalade. Cependant, cette forme de règlement ne peut se faire que lorsque les duellistes sont parfaitement bien informés de leurs habiletés respectives à rivaliser. Ce postulat n'est évidemment pas réaliste à moins que les individus n'aient déjà eu l'occasion de se combattre auparavant et se reconnaissent individuellement, ou encore qu'ils aient eu la possibilité de s'évaluer d'abord. Nos résultats

(Beaugrand & Zayan, 1985) suggèrent un mécanisme qui consiste à employer des stratégies aux risques calculés à partir de l'expérience éco-socio-cognitive récente (intégration des expériences de dominance et de soumission récente, qualité de l'expérience sociale).

L'expérience passée avec un milieu, avec le congénère confronté, avec d'autres congénères, déterminerait jusqu'à quel point un individu est prêt à combattre pour acquérir ou défendre des ressources potentielles. La qualité des ressources à acquérir ou à défendre influence aussi bien entendu ce seuil de disponibilité à l'escalade. Ce pendant, cette qualité des ressources dépend aussi en grande partie de l'histoire récente, économique, sociale et reproductive de l'individu. L'évaluation que fait l'individu de son opposant n'est possible qu'en relation ou en comparaison avec sa propre expérience antérieure et de sa propre disponibilité à combattre pour un statut ou pour certaines ressources.

Si nous avons à proposer un modèle synthétique de l'établissement des ordres de dominance chez les animaux, ce modèle ferait place aux mécanismes et principes suivants:

1) Une hiérarchie linéaire et transitive n'est possible que si tous les individus soient connectés par des relations de dominance. Les individus du groupe doivent parvenir à se discriminer inter-individuellement et à reconnaître la direction de la relation de dominance qui les connecte entre eux. Chaque individu doit être en mesure de décider à chaque instant s'il domine un autre individu du groupe ou s'il est dominé par lui. Étant donné que les capacités de discrimination et mnésiques sont limitées, le nombre d'individus qu'il est possible de discriminer, et donc l'effectif d'un groupe, devraient être aussi limité.

2) Les relations binaires de dominance sociale s'établissent pour chacune des paires, soit par la médiatisation de comportements agressifs, soit par la médiatisation d'autres comportements. Il n'est pas nécessaire qu'un combat ait lieu. L'escalade peut être évitée s'il est possible pour l'individu de procéder à une évaluation distale. L'évaluation est alors faite soit à distance par simple examen, par communication à l'aide de menaces et de coups simulés, ou encore par des comportements ritualisés (ex: s'envoyer des courants d'eau chez les poissons) qui permettent aux adversaires de se jauger. Un combat peut être évité si des caractéristiques morphologiques ou encore métacommunicatives suggèrent, après évaluation par l'individu concerné, une nette



supériorité du rival. Chaque individu décide alors, à partir de cette information, et de celle qu'il possède déjà sur son propre état, s'il doit poursuivre jusqu'à l'escalade ou s'il doit concéder la victoire à son opposant. Cette décision dépend vraisemblablement de la valeur des ressources convoitées (y compris le statut de dominant), les différences entre les habiletés à combattre des opposants, les coûts et dommages associés à diverses tactiques, comme celle de se soumettre immédiatement ou d'escalader et, bien entendu, l'expérience éco-socio-cognitive.

3) L'issue du duel et l'expérience sociale qui en découle (dominer ou être dominé) dépendent de l'interaction simultanée des asymétries de taille, de la familiarité au milieu et de l'expérience sociale antérieure. Par exemple, l'expérience récente de dominance augmente les chances de dominer à nouveau, alors que l'expérience récente de soumission les diminue drastiquement (Beaugrand & Zayan, 1985; Chance, 1982a, 1982b).

4) Les effets d'une expérience de dominance ou de soumission consécutive à la résolution d'un conflit entre deux opposants sont plus ou moins importants selon les asymétries existantes entre eux. Si les asymétries sont faibles ou si les opposants ne possèdent qu'une information lacunaire sur ces asymétries, ils devront investir plus d'énergies pour résoudre le conflit et éventuellement devront escalader; les effets seront alors plus importants que si les asymétries apparentes aient été importantes.

5) L'avantage ou le désavantage que procure le fait de gagner ou perdre un duel modifie non seulement la distance sociale entre les deux duellistes concernés mais aussi modifie leur distance par rapport aux rivaux qui n'ont pas encore été rencontrés. Les effets de l'expérience sociale viennent s'ajouter ou se soustraire à l'habileté compétitive de l'individu concerné.

6) L'ordre d'exécution des duels ou leur séquence lors d'un tournoi conduisant à l'établissement d'une hiérarchie est fondamental. Il influence suffisamment la hiérarchie finale pour que l'habileté compétitive initiale, telle qu'estimée, par exemple, par des caractéristiques physiques ou par l'issue lors de duels et de tournois indépendants contre des opposants standards, soit très faiblement corrélée à la hiérarchie linéaire obtenue (Guhl et al., 1953, 1968; McBride, 1968).

7) La discrimination interindividuelle permet à une hiérarchie de s'établir en empêchant, par un mécanisme qui joue le rôle d'une convention, que tout individu ne remette en question pendant un certain temps une relation qui a été établie entre lui et tout autre individu maintenant reconnu comme supérieur. La reconnaissance individuelle assure la stabilité de la connexion. C'est une conclusion obtenue sur une relation individuelle à partir d'une expérience particulière et significative (par ex: le fait d'avoir été mordu) associée à une configuration perceptive caractéristique d'un individu du groupe, reconnu comme différent des autres.

8) D'autres mécanismes sont aussi possibles. La transitivité perceptive peut être un de ceux là, particulièrement chez les primates (Altmann, 1962; Rowell, 1974) et chez l'enfant humain. Il n'est pas exclu non plus que, lors de l'établissement des hiérarchies, les individus fassent des erreurs sur l'identité de leurs rivaux, et assimilent un nouvel individu pour un ancien despote ou même pour un ancien soumis et décident de se soumettre ou d'escalader sur la base de cette généralisation.

Ces mécanismes peuvent permettre à un nombre limité d'individus présentant des asymétries très faibles d'en arriver à former un ordre de dominance linéaire et transitif, et manifestent, après un certain temps, une grande stabilité. Les effets des gains et des pertes s'amplifient au cours de l'établissement de la hiérarchie et permettent de sérier les individus même si au départ les asymétries entre eux étaient très minimes. La reconnaissance individuelle empêche qu'un individu ne contrefasse une relation qui vient d'être établie entre celui-ci et un supérieur. Un individu a en effet toutes les chances d'être battu à chaque fois qu'il conteste sa position face à un certain nombre d'individus du groupe qui lui sont supérieurs, peu importe, dans une certaine mesure, les changements internes que subit cet individu. La sélection naturelle a donc favorisé l'apparition à un niveau individuel d'un mécanisme évaluatif et cognitif permettant d'éviter d'inutiles confrontations coûteuses avec des congénères possédant une habileté compétitive supérieure à la sienne, telle qu'estimée par cet individu lors de rencontres antérieures. L'individu doit donc être en mesure de distinguer parmi ses congénères de groupe ceux contre lesquels il est inutile de combattre étant donné sa très faible probabilité d'inverser une relation déjà établie, de ceux qu'il domine déjà ou qu'il pourrait dominer. La reconnaissance individuelle permet, économiquement, d'utiliser de l'information qui prennent leur origine de

conflits antérieurs impliquant les deux mêmes individus. .

### ***Pourquoi les animaux s'organisent-ils socialement ?***

***(Note : Cette section n'a pas été publiée)***

Le «pourquoi» d'un organe, d'un comportement, d'un schème d'organisation sociale, réfère à la «fonction biologique» qui a au moins deux sens ambigus en éthologie. Dans sa première acception, la fonction biologique désigne ce que fait ou le rôle d'un organe. Par exemple, la fonction spécifique du cœur est celle de pomper le sang et de le faire circuler. C'est l'activité à laquelle l'organe (entendre aussi le comportement ou le schéma d'organisation) est le mieux adapté. L'organe et sa fonction forment un couple dissociable d'un point de vue épistémologique, mais indissociable d'un point de vue biologique. Dans sa seconde acception, la «fonction biologique» réfère au «but» ou à la finalité d'un organe. Par exemple, la fonction de la reproduction sera d'assurer la continuité des individus. Employée dans ce sens, la fonction est un vestige du finalisme, position métaphysique incompatible avec les données scientifiques modernes et avec le néodarwinisme. Les organismes n'ont pas pour but de se perpétuer en se reproduisant. Ce qui se produit est beaucoup plus déconcertant: les organismes qui ne se reproduisent pas ne contribuent pas à perpétuer leurs gènes et ne sont plus là pour témoigner de leur manque d'adaptation. L'expression «valeur biologique» est plus appropriée pourvu qu'il s'agisse d'une propriété objective des organismes et non d'une fantaisie vitaliste (Bunge, 1979). La valeur biologique d'un organe, c'est sa valeur de survie, sa valeur sélective, ce pourquoi sa présence procure un avantage reproducteur pour les individus qui le possèdent ou l'émettent, s'il s'agit d'un comportement.

Le schéma d'organisation sociale d'une espèce est le résultat qui a permis d'optimiser la reproduction, l'occupation et l'exploitation d'un habitat, la diète et les stratégies alimentaires, la taille d'un groupe, sa configuration ainsi que ses stratégies antiprédatrices. L'organisation sociale d'une espèce doit donc idéalement être analysée en même temps que sa solution reproductrice, alimentaire, anti-prédatrice; bref, l'organisation sociale est indissociable des conditions écologiques qui l'ont façonnée et auxquelles elle est une adaptation. Ce sont là toutes des facettes interdépendantes d'un même sociosystème et écosystème. Pour plusieurs, la dominance et

l'organisation sociale ont pour fonctions de réduire l'agression intra-spécifique (Collias, 1953) et de contrôler la densité de la population. Cependant, les explications reposant sur la sélection de groupe sont bien difficiles à défendre. Il faut leur préférer une explication individuelle. Ce qui est bon pour l'individu est le plus souvent aussi bon pour l'espèce. Les avantages de vivre en groupe et de s'organiser socialement sont individuels: ils réservent les ressources à quelques individus privilégiés (Chance & Jolly, 1970). Il est de plus en plus évident que la sélection opère au niveau individuel et non au niveau du groupe (Lack, 1954; Maynard Smith, 1976b). Ce qui est bon pour la population en général n'est pas nécessairement bon pour l'individu. La sélection de groupe, si elle est possible, est probablement fort secondaire dans la plupart des cas parce que ses conséquences sont susceptibles d'être l'objet de tricherie de la part des individus.

### *Coûts et bénéfices de la vie sociale*

***(Note : Cette section n'a pas été publiée)***

Nous ne pouvons ici qu'énumérer les avantages que peut procurer la vie sociale. On trouvera ailleurs des exposés plus factuels sur ce sujet (Wilson, 1975; Barash, 1977; Wittenberger, 1981). La vie en groupe permet essentiellement aux individus de coopérer: en augmentant leur vigilance, ensemble ils peuvent mieux se défendre contre les prédateurs, et en groupe se permettre de l'attaquer et de le houspiller. De même, chaque individu dans un groupe profite des effets de délusion, i.e. camouflage, et peut plus facilement échapper au prédateur en s'évadant dans la cohue du groupe que s'il n'était seul. En groupe, il est aussi plus facile de défendre et d'exploiter des ressources alimentaires et de conditionner l'environnement le rendant ainsi plus facile à exploiter. Il est aussi plus efficace de se défendre contre les parasites et les infections; un congénère peut toujours lécher et nettoyer des régions qui autrement sont difficiles d'accès. La présence de plusieurs individus facilite certaines activités qui profitent alors d'un synchronisme et de la stimulation sociale; la vie de plusieurs espèces qui viennent en colonie dépend de ce synchronisme et de cette stimulation sociale. La vie sociale encourage la division des tâches et l'apparition des rôles. Chez les espèces dont le système nerveux est suffisamment évolué, la vie en groupe est une condition pour la transmission du savoir appris. Plusieurs individus connectés peuvent se communiquer des informations sur la présence de prédateurs, ou

de nourriture, et permettre ainsi le développement d'un style de vie plus économique qu'individuellement. Le groupe procure aussi des avantages purement mécaniques et énergétiques, comme celui de pouvoir se réchauffer en se rassemblant ou encore de pouvoir s'orienter plus facilement. La vie en groupe présente cependant aussi des désavantages, des coûts. Le premier est sans aucun doute d'être plus facilement détectable par un prédateur comme groupe que comme individu. Un second est d'avoir à investir du temps et des énergies dans la résolution des conflits sociaux à propos de ressources alimentaires, des partenaires reproducteurs, et aussi de voir augmenter les risques de contamination par contagion et de maladie. Enfin, la vie sociale peut donner lieu au vol de paternité, ainsi qu'à la prédation des jeunes par les rivaux (cannibalisme). Les principaux coûts de la vie en groupe sont d'avoir à rivaliser avec des individus mieux armés et d'encourir le danger d'être blessé et de devenir inapte à se reproduire. C'est ici par contre que vivre socialement, mais de façon organisée, peut procurer certains avantages supplémentaires à celui de vivre en groupe non-organisé.

L'organisation des connexions entre composantes sous une forme hiérarchisée est une caractéristique fondamentale pour la synthèse, la coordination, la communication et la survie et l'évolution des systèmes vivants et inertes les moins complexes (Simon, 1962). Qu'il s'agisse de l'organisation du système nerveux, de celle des systèmes d'information et de contrôle, des ordinateurs, des systèmes planétaires et même de notre façon de représenter sur le plan cognitif les choses, il semble que tout cela soit organisé de façon hiérarchique. Certains éléments ont préséance sur d'autres, sont servis avant d'autres, ou encore en commandent d'autres.

En ce qui regarde l'organisation sociale, qu'elle soit complète ou partielle, celle-ci procure à certains individus la priorité d'accès aux ressources vitales et distribue donc ces avantages inégalement entre les individus d'un groupe. Même lorsque les ressources sont en quantité suffisante, les individus d'un rang supérieur obtiennent les meilleures. Lorsqu'elles sont limitées, le rang peut faire toute la différence entre obtenir les ressources ou ne pas en obtenir du tout. De même, on peut penser que les avantages d'occuper un rang inférieur dans un groupe hiérarchisé doivent dépasser les coûts, sinon l'organisation sociale disparaîtrait d'elle-même. L'organisation sociale d'une espèce peut donc être considérée comme un compromis, une balance entre les avantages que procure le fait de vivre socialement et de pouvoir coopérer, et ses désavantages, y compris ceux introduits par le fait d'avoir à rivaliser. Comme mentionné plus haut, le point d'équilibre pourra se déplacer suite aux contraintes exercées par l'environnement et

suite aux demandes intrinsèques des individus. On peut imaginer un système capable de modifier sa structure en réponse aux contraintes de l'environnement (ex: abondance ou rareté de la nourriture) et aux demandes imposées par les membres (ex: besoins accrus suite à la naissance de petits). Les coûts et bénéfices de la vie en groupe varient d'une espèce à l'autre et aussi, chez la même espèce, et seront modulées par les pressions de l'environnement et par le nombre d'individus qu'il pourra supporter. Ces coûts et bénéfices déterminent la taille optimale d'un groupe. Par exemple, chez les animaux qui mangent à même le sol, plus le groupe sera grand, moins chaque individu aura à passer de temps à surveiller l'approche d'éventuels prédateurs en levant la tête et plus il pourra passer de temps à manger. Par contre, plus le nombre d'individus dans le groupe augmentera, plus la proportion de temps passé en interactions agressives devra aussi augmenter. Le temps passé à se nourrir sera donc dans des proportions idéales dans un groupe de taille intermédiaire. Le temps passé à se nourrir dépendra aussi d'autres facteurs comme celui de la durée de la photofraction du jour, des besoins énergétiques (eux mêmes déterminés par la température ambiante, le taux d'activité, la nécessité d'accumuler des réserves pour l'hiver ou pour la migration, la présence de petits à nourrir, etc.), la disponibilité de la nourriture, les risques de prédation. Ces mêmes facteurs détermineront s'il est avantageux de vivre en groupe ou isolément, sur un territoire individuel ou en couple. Ainsi, si les ressources sont distribuées inégalement mais en agrégats défendables économiquement, il peut être avantageux de passer d'une recherche de nourriture en groupe à une exploitation des ressources dans un territoire et d'en défendre l'accès aux autres individus de la population. Par contre, si les ressources sont très rares, les gains obtenus en excluant les autres ne dépassent peut-être pas les coûts impliqués dans leur défense. Il devient alors plus avantageux de délaissé un système de défense territoriale et de passer à la recherche de nourriture en groupe. Au moment de la reproduction, les dangers de prédation augmentent étant donné que les parents et les petits sont davantage exposés que s'ils profitaient de la protection du groupe. De même, les besoins énergétiques sont à cette époque très élevés: il faut une nourriture plus abondante et plus riche. Les avantages de vivre isolément dans un espace défendu favorisent alors la territorialité, d'autant plus que la reproduction coïncide le plus souvent avec la période de l'année où la nourriture est la plus abondante pour une espèce. Dans d'autres cas, les avantages de vivre en groupe surpassent nettement ceux procurés par la défense d'un territoire et les animaux passent alors à une vie plus sociale favorisant la coopération entre les individus, mais susceptible aussi

de donner lieu à la rivalité.

### *Avantages procurés par le fait de s'organiser socialement*

***(Note : Cette section n'a pas été publiée)***

Pourquoi l'organisation sociale, qu'elle soit hiérarchique, monarchique et despotique ou intermédiaire, s'est-elle programmée au répertoire social des espèces ? La réponse que nous fournissons est la suivante: l'organisation sociale correspond à un compromis entre vivre seul et vivre en groupe, et sa valeur biologique comme propriété complexe vient du fait qu'une telle organisation permet à certains individus de se reproduire plus que d'autres. Ainsi, les bénéfices obtenus par le fait d'avoir un statut élevé dans un ordre de dominance, ou d'être le despote ou le monarque absolu d'un groupe sont clairs (Wilson, 1975; Barash, 1982; Wittenberger, 1981), bien que le degré varie d'une espèce à l'autre. L'avantage le plus évident et primordial est celui, chez les mâles, d'avoir priorité d'accès aux femelles ainsi qu'à celles qui sont des plus prolifiques. Les mâles dominants de certaines espèces et, à plus forte raison les despotes, peuvent réussir à exclure complètement les autres mâles matures du groupe social et monopoliser les femelles qui forment alors un harem (polygynie simultanée). C'est le cas de la plupart des gallinacés (poules, faisans), des porcs, cerfs, les chevaux, les babouins hamadryas, et l'homme. Ainsi, des poules placées en prairie forment des groupes comprenant quelques femelles et un mâle despotique qui défend ce harem en chassant les autres coqs. Ces derniers forment alors des petits groupes satellites (Zayan, comm. pers.). De même, les poissons Porte-épée sur lesquels nous travaillons forment un système despotique où un mâle dominant défend les femelles d'un harem contre l'approche des autres mâles (Beaugrand et al., 1984). Chez ces deux espèces, les mâles de haut rang assurent leurs avantages en chassant les autres mâles lorsqu'ils s'approchent des femelles ou encore en les délogeant s'ils tentent d'usurper sournoisement des copulations.

***(Note : Le lecteur pourra s'étonner qu'un poisson soit capable de copulation : le Porte-épée (Xiphophorus helleri, Pisces, Poeciliidae) est un poisson ovovivipare: les oeufs sont fécondés par le mâle à l'aide d'un organe de copulation appelé gonopode qui est une modification des nageoires ventrales. Les œufs une fois fécondés se développent dans le ventre de la femelle sans y être reliés par un cordon ombilical).***

D'autres espèces, et parfois les mêmes espèces que nous venons de mentionner, mais sous des conditions de densité sociale différentes, s'organisent hiérarchiquement et les mâles semblent contribuer aux inséminations et à la reproduction de façon plus conforme et proportionnelle à leur rang social. C'est le cas des poules gardées en poulailler en groupe hétérosexuel (Guhl et al., 1945), du rat de Norvège (Calhoun, 1962), du lapin (Myers & Krebs, 1971), des grandes otaries (Leboeuf & Peterson, 1969) et des poissons Porte-épée élevés dans de grands bassins. Un second avantage d'être de rang élevé dans un groupe est d'avoir priorité d'accès à la nourriture. Cet avantage est plus difficile à établir que celui d'avoir priorité à la reproduction. Cependant, il a été reconnu que les mâles de haut rang avaient préséance sur les mâles subordonnés dans les situations où la compétition alimentaire n'était pas trop intense, qu'il n'y avait pas abondance de nourriture et lorsque les items alimentaires étaient hautement recherchés par les individus. Ainsi, avoir priorité d'accès à la nourriture est particulièrement bien corrélé au fait d'être dominant dans un groupe d'oiseaux qui hivernent sous des conditions très froides alors que les besoins énergétiques sont très élevés et que la nourriture est peu abondante ou peu nutritive. On constate aussi que ce sont surtout les individus du bas des ordres de dominance qui meurent au cours de l'hiver et il est probable que le manque de nourriture en sera une cause importante (Fretwell, 1969). Un troisième avantage d'être dominant est d'être beaucoup moins soumis au *stress*. Les individus des rangs supérieurs semblent plus détendus et moins stressés que les subordonnés, peut-être parce qu'ils sont moins susceptibles d'être l'objet d'agressions de la part d'individus supérieurs. Ils sont moins soumis aux contraintes des supérieurs que ne le sont les subordonnés, qui doivent être constamment sur leurs gardes et demeurer vigilants afin de ne pas s'approcher ou être approchés par des dominants. On a noté que ces subordonnés, et encore davantage les individus se situant dans la zone centrale de l'ordre de dominance, développaient des surrénales (et interrénales) plus grosses que celles des individus supérieurs, signe de l'effet d'un stress soutenu (Erickson, 1967). De même, il a été démontré chez plusieurs espèces animales, y compris des blattes, que les individus subordonnés étaient davantage susceptibles aux maladies contagieuses et aux infections mortelles que les individus d'un rang supérieur.

On est alors en droit de se demander pourquoi un animal accepterait-il de demeurer un subordonné s'il n'a pas la possibilité de se reproduire autant que s'il était dominant, s'il ne mange pas à sa faim, et s'il est constamment assailli par les individus qui lui sont dominants. Les subordonnés peuvent émigrer et rejoindre un autre groupe ou fonder un groupe nouveau



(Gauthreaux, 1978) ou vivre en solitaire, contester leur statut, attendre que leur tour vienne, ou accepter avec résignation d'avoir un statut subordonné dans le groupe. Il peut être avantageux pour un individu de quitter le groupe. Émigrer n'est pas toujours une solution parce qu'il est difficile de s'intégrer à un nouveau groupe. Vivre isolément, temporairement du moins, peut alors être une solution s'il s'agit de refaire des forces pour ensuite réintégrer le groupe ou tout autre groupe. Vivre en solitaire pour de longues périodes compromet les chances de se reproduire si les femelles vivent en groupe. Demeurer avec le groupe malgré un statut subordonné peut être plus avantageux que d'émigrer ou de vivre seul, surtout si les chances d'atteindre éventuellement un statut plus élevé s'en trouvent augmentées. En demeurant avec le groupe, l'individu acquiert de l'expérience et améliore son habileté compétitive de telle sorte qu'une fois les individus dominants devenus trop vieux et disparus, il pourra les remplacer. Avoir la séniorité dans un groupe semble parfois être un pré-requis pour occuper un statut supérieur; la séniorité s'obtient très souvent en acceptant d'abord d'occuper des statuts subordonnés. Enfin, les subordonnés ne sont pas autant défavorisés qu'on pourrait le croire de prime abord. Ainsi, chez plusieurs espèces, ils participent à la reproduction, bien qu'à un degré moindre que les individus supérieurs. Il n'est pas impensable non plus que les individus de statut supérieur accordent certains privilèges occasionnels aux individus subordonnés, les encourageant ainsi à demeurer dans le groupe et à contribuer aux avantages que procure la vie sociale. Enfin, la sélection par lien de parenté peut expliquer pourquoi les subordonnés restent dans le groupe. Si les subordonnés sont suffisamment parents avec les individus dominants, i.e., ont suffisamment de gènes en commun avec eux, en permettant aux individus supérieurs de se reproduire, les individus subordonnés se reproduisent aussi. Dans le jargon de la sociobiologie, les gènes qui favorisent que leurs porteurs acceptent d'être subordonnés seraient sélectionnés parce que leur comportement permet que des gènes apparentés ou semblables se propagent dans la population, augmentant ainsi les chances de reproduction des individus qui leur sont parents et dominants.

### *Comment cette organisation se crée et s'entretient*

L'apparition d'un ordre de dominance peut s'expliquer par le fait que dans un contexte où

les ressources sont limitées ou peuvent le devenir, il est avantageux pour les individus de rivaliser pour avoir accès aux ressources alimentaires et reproductrices. Il est avantageux pour un individu de se battre pour ces ressources si les bénéfices qu'elles procurent dépassent les coûts encourus pour les acquérir. Lorsque les bénéfices escomptés sont élevés et les coûts faibles, les individus ont tout intérêt à rivaliser; par contre, lorsque les coûts pour les obtenir dépassent les bénéfices escomptés, les individus n'ont aucun intérêt à rivaliser pour les obtenir (Maynard Smith & Price, 1973; Maynard Smith & Parker, 1976). Les hiérarchies se forment parce qu'il y a compétition et qu'il existe des différences individuelles au niveau de l'habileté compétitive et parce que les individus moins habiles apprennent vite à éviter le combat lorsqu'ils estiment que leurs chances de gagner sont réduites, évitant par le fait même pertes de temps et d'énergies. La dominance est semblable à la territorialité; les deux mécanismes contribuent par l'interférence à ce que certains individus privilégiés s'approprient une part anormalement grande des ressources et cela en privant les autres. La dominance sociale impose la priorité d'accès aux ressources. Elle est obtenue le plus souvent par les individus qui peuvent le mieux combattre et supplanter les autres membres du groupe et avec lesquels ils rivalisent. La dominance se distingue de la territorialité, qui peut être considérée comme une forme de dominance relative à un lieu, par l'absence de référence claire dans l'espace.

Notre postulat de base est le suivant: Les facteurs qui contribuent à faire qu'un individu est bien adapté, ajusté et bien efficace dans son milieu et dans son groupe sont ceux qui favorisent aussi sa dominance sociale sur ses congénères dans ce même groupe.

L'adaptation est une mesure de la qualité de la relation qu'entretient l'organisme avec son environnement, et avec les autres organismes qui composent le groupe. L'environnement est l'ensemble des éléments extérieurs à l'individu et qui l'ont influencé durant sa vie. L'ensemble des expériences sociocognitives qui ont été assimilées et intégrées au cours de sa vie contribuent aussi à son adaptation. Cela inclut aussi sa capacité de transformer et d'utiliser efficacement, avec pertinence et économie, les ressources de son milieu, de même que de «vivre en groupe». Cette définition peut paraître circulaire; elle inclut des éléments qui sont à la fois des causes et des conséquences. Cependant, elle est auto-ampliative: en agissant, elle modifie son propre état par rétroaction positive ou négative. Cette qualité de la relation qui existe entre un individu et son milieu est déterminée par des facteurs comme l'habileté à trouver de la nourriture, d'éviter les dangers, de combattre, etc. Le fait qu'un individu soit bien adapté à son environnement lui

procure un surplus de temps et d'énergies, si on le compare aux individus moins bien adaptés et qui doivent réserver tout leur temps aux activités strictement essentielles, comme celle de trouver la nourriture. L'individu bien adapté peut donc se permettre de mieux rivaliser avec les autres membres du groupe. La comparaison, au même instant, des degrés d'adaptation de deux individus peut être considérée comme une image de la probabilité que chacun d'eux domine l'autre. Bien sûr, certaines asymétries devront être pondérées plus que d'autres pour obtenir une mesure réaliste du degré d'adaptation de chaque individu. Mais, cette première approximation est intuitivement valable pour suggérer des développements théoriques. On doit assumer aussi que ce degré d'adaptation est ancré génétiquement: il existe une corrélation positive entre le degré d'adaptation d'un organisme à son environnement et le degré d'adaptation de ses rejetons à ce même environnement, en moyenne, sur toute une vie. Soyons clair cependant: la dominance sociale ne peut pas être héritée par transmission génétique. D'abord parce qu'il s'agit d'une relation et non d'un état, et que la sélection naturelle n'opère pas sur des relations. Ensuite, parce que, tel que nous l'avons vu, la dominance binaire s'explique par les avantages (différences, asymétries) que procurent plusieurs facteurs à un individu comparativement aux avantages procurés à un autre individu auquel il est comparé et confronté; les facteurs qui sous-tendent ces différences ont nécessairement des racines génétiques, probablement polygéniques (même la capacité d'apprendre est programmée génétiquement). Si la taille est héritée génétiquement, les différences de taille, elles, sont contextuelles; elles dépendent de la taille des autres membres du groupe. La sélection naturelle peut opérer pour favoriser la force des individus, leur taille, leur agilité; contribuer à améliorer leur capacité d'évaluer des adversaires sans combattre ou compromettre leurs chances de succès, à se souvenir des victoires et des défaites; à se souvenir de leurs anciens despotes ou de leurs subalternes, à leur associer certains milieux plutôt que d'autres et à choisir le bon moment pour se rebeller. Mais la sélection naturelle ne peut pas opérer sur les asymétries ou différences pouvant exister entre les individus. Elle ne peut pas sélectionner les relations du genre: plus fort que, plus grand que, plus agile que, plus confiant de gagner que, parce que ce sont là des différences entre individus et que les gènes influencent l'apparition des caractères individuels de façon absolue et non d'une façon relative.

*La structure de dominance: un filtre*

La structure de dominance sociale joue un rôle comparable à celui d'un filtre qui contrôlerait la qualité. Ce rôle est assimilable à l'action de la sélection naturelle puisque, comme cette dernière, la structure de dominance favorise les éléments du groupe qui sont les mieux adaptés à leur environnement à un moment donné de leur vie. Il faut insister sur cet aspect temporaire de la position de dominance d'un individu dans un groupe. La structure de dominance sociale correspond à l'état du sociosystème à un moment donné de son histoire. Au cours de l'ontogenèse, les propriétés de chaque individu se modifient. Le poids s'accroît, la force physique aussi; la combativité s'améliore ou se détériore, de même que la capacité d'exploiter efficacement l'environnement. C'est donc dire que la qualité de la relation qu'entretient l'individu avec son environnement, et l'adéquation entre l'individu et son l'environnement et à l'ensemble des relations sociales intrinsèques se modifient. L'individu n'est pas toujours, dès sa naissance, au summum de ses capacités d'adaptation, lui permettant d'occuper le statut alpha dans un groupe d'individu. Il se développe graduellement, ce développement contribuant à modifier la composition interne de la structure des relations sociales. La sélection opère vraisemblablement à tous les niveaux de développement et non uniquement au moment où l'individu est au meilleur de ses capacités d'adaptation. Il est intéressant de noter, cependant, que les individus qui occupent les rangs les plus élevés dans une structure sociale sont ceux, du point de vue de l'éthologiste, les mieux adaptés, les mieux ajustés à leur environnement biophysique et social. On peut penser que ces individus possèdent des propriétés désirables pour l'espèce, mais ce ne peut être là qu'une métaphore. Par contre, au niveau de l'individu, la sélection naturelle peut avoir sanctionné et renforcé un mécanisme s'exprimant par la compétition sociale et dont les conséquences émergentes pour l'ensemble du groupe correspondraient à la structure de dominance. Cette compétition favoriserait les individus qui, à un moment donné de leur vie, présentent un degré supérieur d'adaptation à l'environnement immédiat à se reproduire plus que les autres. Le fait que ces individus aient survécus jusque là et qu'ils se soient mesurés avec avantage aux autres du groupe, témoigne d'un haut niveau d'adaptation et de supériorité sur les rivaux, du moins momentanément. L'individu le mieux adapté à son environnement immédiat est aussi celui qui peut le plus adéquatement choisir et défendre un lieu de nidification, construire un nid, produire le plus d'ovules ou de sperme, et assurer les soins parentaux s'il y a lieu. La structure de dominance servirait d'abord les intérêts égoïstes des dominants. Quant aux individus subordonnés, il leur reste l'«espoir» d'être dominants un jour, et c'est le cas en particulier des

individus juvéniles et immatures. Quant aux adultes subordonnés, ils font, du mieux qu'ils peuvent, un mauvais travail. Si leurs chances de se reproduire sont accrues en acceptant d'être des subordonnés dans groupe donné comparativement à celles de refuser ce statut (et d'émigrer par ex.), une structure de dominance sociale en résultera nécessairement. La sélection naturelle opère à la fois sur les individus de rangs élevés et sur les subordonnés. Cependant, les descendants des individus dominants seront vraisemblablement plus nombreux que ceux des individus subordonnés si la structure de dominance impose une contrainte limitative sur la reproduction et les ressources qui favorisent la reproduction. Cette promotion différentielle des individus serait équivalente à la sélection sexuelle, isosexuelle, mais en même temps épigamique. En effet, la compétition entre mâles sert non seulement les intérêts des mâles mais aussi ceux des femelles. Cette compétition est probablement aussi entretenu par elles.

### *Cherchez la femme*

Le rôle de la femelle en déterminant quel mâle sera le père de ses enfants a été analysé par Darwin (1871) dans sa théorie de la sélection sexuelle. Fisher (1930) et Huxley (1938) virent deux principes impliqués dans la sélection sexuelle. Huxley réserva le terme de sélection épigamique à la sélection opérée par un sexe sur l'autre au niveau du comportement, et de sélection intrasexuelle (ou isosexuelle) pour qualifier la sélection se produisant par suite des interactions entre individus du même sexe (habituellement les mâles). La préférence sexuelle, i.e., lorsqu'une femelle sélectionne un ou quelques mâles parmi plusieurs candidats, est un exemple de sélection sexuelle de type épigamique, alors que les combats entre mâles permettant à un individu mâle de monopoliser les femelles et de se reproduire plus que ses rivaux, est un exemple de sélection isosexuelle. La distinction entre les deux formes de sélection sexuelle est parfois difficile à établir clairement. Par exemple, une femelle qui choisirait un mâle lui apparaissant bien adapté parmi de nombreux autres augmente ses chances de se reproduire et que ses rejetons soient viables et bien adaptés. Or, par le fait même de choisir, elle se trouve aussi à disqualifier les autres femelles qui dès lors ne peuvent plus choisir le même partenaire et doivent se contenter d'un mâle de moindre qualité. Darwin pensait que les sélections épigamique et intrasexuelle pouvaient expliquer le fait que des différences importantes existent entre les sexes, en particulier en ce qui concerne le dimorphisme sexuel, soit la présence de cornes, d'éperons, de

panaches, d'épée, etc. chez les mâles, et leur absence chez les femelles. Ainsi, la rivalité entre les mâles peut expliquer l'apparition de caractéristiques sexuelles secondaires comme les cornes, les bois, éperons et autres structures évidemment adaptées au combat et à l'évaluation agonistique entre mâles. Par contre, l'apparition de huppes, plumes et structures aux couleurs voyantes, en particulier chez les oiseaux, l'épée chez nos Porte-épée, structures qui ne servent pas dans les combats entre mâles, s'expliquerait par les préférences sexuelles exercées par les femelles au moment du choix du partenaire sexuel.

Les femelles ont intérêt à être plus sélectives que les mâles lors du choix de leur partenaire reproducteur. Une femelle produit au cours de sa vie des gamètes qui coûtent extrêmement cher et qui sont peu nombreuses comparativement à celles produites par les mâles de la même espèce. Chaque gamète féminine contient, en plus du matériel génétique, une grande quantité d'énergie. Il faut en plus, chez plusieurs espèces, que la femelle prodigue des soins maternels pour assurer leur développement et survie. Les gamètes mâles quant à elles véhiculent les instructions génétiques mais contiennent à peine l'énergie suffisante pour parvenir à féconder les gamètes femelles qu'elles iront chercher. Elles ne coûtent pas très cher à produire. Le nombre de gamètes qu'un mâle peut produire dans sa vie est donc très grand lorsque comparé à celui que peut produire une femelle, compte tenu de l'énergie placée dans chacune de ces gamètes et des soins qu'il faut ensuite prodiguer pour leur développement. Quant aux femelles, elles n'ont le plus souvent besoin que d'un seul mâle pour féconder tous leurs oeufs. Il s'ensuit qu'en s'accouplant avec de nombreuses femelles différentes, les mâles d'une espèce peuvent disséminer leurs gènes beaucoup plus que les femelles. L'erreur que commettrait une femelle en choisissant un mâle incompetent génétiquement est donc catastrophique si on la compare à celle commise par un mâle dans la condition converse. Ainsi, chez les espèces qui ne se reproduisent qu'à une période bien précise de l'année, qu'une femelle s'accouple avec un mâle stérile ou produisant des rejetons mésadaptés à leur naissance, aura pour conséquence de gaspiller toute la production de gamètes féminines pour cette année là et, dans certains cas, pour toute une vie. Par contre, un mauvais choix de la part d'un mâle sera très rapidement réparable par la production presque immédiate de nouveaux spermatozoïdes et par la fécondation d'une nouvelle femelle. On devrait donc s'attendre à ce que les femelles soient beaucoup plus capricieuses dans le choix de leur partenaire reproducteur et qu'elles développent des préférences pour certains types de mâles qui se sont avérés de bons géniteurs et de bons pourvoyeurs.

Lorsqu'on parle de choix ou de préférences chez la femelle on n'implique pas nécessairement un choix délibéré et conscient. Il y a préférence lorsqu'une femelle a une influence quelconque sur quel mâle fertilisera ses gamètes, peu importe comment cette influence est obtenue. Il n'est pas nécessaire qu'une réponse positive soit initiée par la femelle à l'égard du mâle, comme celle de s'en approcher et de le solliciter. La nature est parcimonieuse. Une préférence peut être opérée si la femelle refuse les avances de tous les candidats, sauf un. Par exemple, chez nos poissons, les femelles fuient à l'approche de mâles subordonnés, la fuite étant ici manifestée par une accélération brusque et un déplacement sur une grande distance. Par contre, à l'approche du mâle alpha, une femelle répondra en parcourant une petite distance, dépassant rarement sa propre longueur corporelle, puis s'arrêtera brusquement, permettant ainsi au mâle de facilement la rejoindre et de recommencer ainsi le petit manège. Le fait qu'une femelle s'éloigne d'un mâle qui la sollicite n'indique pas non plus un manque de réceptivité de la part de la femelle. Ce comportement peut servir à éprouver la vigueur, la ténacité et la vitesse des mâles qui la sollicitent, qualités qui sont peut-être corrélées au fait d'être bien adapté. La sélection devrait favoriser les comportements chez la femelle qui conduisent avec plus de sûreté à une union ayant des conséquences génétiques optimales pour elle.

La femelle peut maximiser ses chances de reproduction (de choix du meilleur mâle) sans avoir à discriminer entre les mâles ou sans avoir à évaluer leurs territoires. Elle peut encourager la compétition entre mâles, ou encore mieux, utiliser sans effort le résultat de cette compétition, et se reproduire avec le gagnant. Chez les Lions de mer et les Éléphants de mer (grandes otaries) les femelles protestent avec véhémence contre les avances d'un mâle subordonné et sollicitent ainsi le despote à intervenir immédiatement pour chasser le subordonné et très souvent féconder la femelle lui-même (Cox & Leboeuf, 1977). Il en est de même chez certains primates qui forment des groupes composés de plusieurs mâles (Eaton, 1973; Seyfarth, 1978). Ce «choix» effectué par les femelles n'a pas à être le produit d'une activité neurobiologique très complexe. Ainsi, une otarie qui proteste, peu importe le statut du mâle qui la sollicite, sélectionne indirectement le mâle ayant le statut le plus élevé. En protestant ainsi, tous les mâles se délogent les uns les autres jusqu'au sommet de la hiérarchie c'est-à-dire jusqu'à ce que le mâle de plus haut rang soit le seul à pouvoir copuler, n'étant pas lui-même déplaçable par aucun autre. Le mâle qui

a délogé tous ses rivaux, est un mâle mature et fort, en excellente condition physique, et qui a probablement pu démontrer ses compétences sexuelles par le passé et qui est donc mieux adapté à son environnement que ses rivaux subordonnés. Chez plusieurs espèces, le choix effectué par les femelles semble plus «délibéré» et il implique une discrimination plus poussée. Même chez nos poissons Porte-épée, les femelles se tiennent plus fréquemment à proximité du monarque mâle qu'à côté de tout autre mâle subordonné (Beaugrand et al., 1984). Le choix effectué par les femelles peut se faire à partir de traits morphologiques et des comportements masculins qui indiquent de hautes qualités génétiques sous-jacentes et un bon degré d'adaptation.

*(Note : Basolo 1990a, 1990b, 1991, a depuis démontré que chez les Porte-épée les femelles préféraient les mâles possédant les plus longues queues, celles les moins attaquées par les maladies et les parasites).*

De plus, s'il existe des différences entre les mâles qui peuvent indiquer des qualités génétiques supérieures de l'un comparativement à l'autre, ces différences devraient devenir la base du choix du mâle avec lequel il est de l'intérêt d'une femelle de s'accoupler. Il en est de même pour les traits comportementaux qui sont corrélés à la possession d'un trait désirable pour la reproduction de la femelle. Par exemple, chez quelques espèces, le rôle du mâle ne se termine pas avec la fécondation des gamètes femelles mais implique, en plus, des soins parentaux, à savoir: la possession et la défense d'un territoire riche sur le plan alimentaire, la protection et la défense des petits contre le cannibalisme et la prédation, etc. Dans ce cas, la sélection effectuée par une femelle devrait reposer sur les qualités du territoire et sur tout indice susceptible d'indiquer les compétences parentales du mâle. Les mécanismes qui sous-tendent l'organisation sociale en ordres de dominance peuvent être instrumentaux dans ce choix sexuel. Dans tous les cas, peu importe le mécanisme de sélection, il est de l'intérêt des femelles de rivaliser entre elles pour se reproduire avec les mâles dominants (Trivers, 1972; Selander, 1972).

Bien que les premières hiérarchies aient été mises en évidence sur des femelles de la poule domestique (Schjelderup-Ebbe, 1922), la rivalité entre les mâles est apparue plus remarquable et a canalisé l'attention des chercheurs. Cependant, il ne faudrait pas penser que les femelles ne rivalisent pas entre elles. Les femelles forment des ordres de dominance qui reposent parfois sur des échanges agonistiques plus subtils que ceux manifestés par les mâles de la même espèce. Les femelles dominantes nuisent et interfèrent avec la reproduction des subordonnées,



soit en inhibant leur maturation, leur réceptivité ou leur ovulation; dans certains cas, le harcèlement peut conduire jusqu'à l'avortement spontané, la mort ou le cannibalisme des petits des femelles subordonnées. Ces effets assez étonnants ont été remarquablement bien documentés chez le lycaon ou chien sauvage d'Afrique (Frame et al., 1979), la petite mangouste (Rood, 1980) et les Babouins gelada (Dunbar & Dunbar, 1977).

### ***Conclusion***

Les facteurs qui contribuent à faire qu'un individu entretient une relation de qualité avec son environnement et y est bien ajusté, sont les mêmes qui favorisent aussi sa dominance sociale. Dans un contexte où les ressources sont limitées ou peuvent le devenir, les ordres de dominance se forment parce qu'il est de l'intérêt des individus de rivaliser et qu'il existe des différences individuelles au niveau de l'habileté compétitive qui résulte de ce degré d'adaptation. Les individus moins habiles apprennent à éviter les confrontations inutiles avec des individus qui s'avèrent supérieurs à la lumière d'une expérience éco-socio-cognitive qui est acquise. L'organisation sociale d'une espèce est un compromis entre vivre seul et ne pas pouvoir profiter des avantages importants de la vie sociale dont le plus important est de pouvoir coopérer, et vivre en groupe dont le désavantage le plus important est d'avoir à rivaliser. La valeur biologique de l'organisation sociale en tant que propriété complexe et émergente des sociosystèmes vient du fait qu'une telle organisation permet à certains individus de se reproduire plus que d'autres. La structure de dominance joue un rôle comparable à celui d'un filtre qui ne retiendrait que les éléments les mieux adaptés, rôle assimilable à l'action de la sélection naturelle. Cette promotion différentielle des individus qui résulte de la rivalité intrasexuelle fournit le matériel pour une sélection épigamique. Les femelles, ayant intérêt à être plus sélectives que les mâles lors du choix de leur partenaire reproducteur, développent des préférences pour certains types de mâles qui maximisent leurs chances de reproduction. Ce choix, effectué par les femelles, n'a pas à être le produit d'une activité neurobiologique très complexe, mais il conduit vraisemblablement à la sélection des individus dominants, et donc les mieux adaptés dans un groupe donné.

### ***Références***

- Altmann, S.A. (1962) A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. Annals N.Y. Acad. Sci. 102, 330-435.
- Barash, D.P. (1977) Sociobiology and Behavior. New York : Elsevier.
- Beaugrand, J.P., Caron, J., & Comeau, L. (1984) Social Organization of Small Heterosexual groups of Green Swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces: Poeciliidae) under condition of captivity. Behaviour, 91, 24-60.
- Beaugrand, J.P., & Zayan, R. (1985) An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae) Behavioural Processes, 10, 1-52.
- Bernstein, I.S. (1981) Dominance: The Baby and the Bathwater. Behavioral and Brain Sciences, 4, 419-457.
- Braddock, J.C. (1945) Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platyplecillus maculatus*. Physiol. Zool., 18, 176-195
- Bunge, M. (1979) Some Topical Problems in biophilosophy. J. Soc. & Biological Structures, 2, 155-172.
- Calhoun, J.B. (1962) The ecology and sociology of the Norway rat. U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service Document No. 1008, 288 pp.
- Chance, M.R.A., & Jolly, C.J. (1970) Social Groups of Monkeys, Apes and Men, New York : E.P. Dutton, 224 pp.
- Chase, I.D. (1974) Models of Hierarchy formation in animal Societies. Behavioral Sciences, 19, 374-382.
- Chase, I.D. (1982a) Behavioural sequences during dominance hierarchy formation in chickens. Science, 216, 439-440.
- Chase, I.D. (1982b) Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. Behaviour, 80, 218-240.
- Collias, N.E. (1953) Social Behavior in animals. Ecology, 34, 810-820.
- Corneille, Pierre (1636) Le Cid, acte II, sc 2, vers 434.
- Cox, C.R., & Leboeuf, B.J. (1977) Female incitation of Male Competition : A mechanism in Sexual Selection. American Naturalist, 111, 317-335.
- Darwin, C. (1871) The Descent of Man and selection related to sex, vol. I, II, New York : Appleton.
- Darwin, C. L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature. Paris : Alfred Coster Éd.
- Davies, N.B. (1978) Territorial Defense in the Speckled Wood Butterfly (*Pararge aegeria*) : The resident always wins. Animal Behaviour, 26, 138-147.
- Dubar, R.I.N., & Dunbar, E.P. (1977) Dominance and Reproductive Success among female Gelada Baboons. Nature (London), 266, 351-352.
- Eaton, C.G. (1973) Social and Endocrine Determinants of Sexual Behavior in Simian and Prosimian

- Females. In : C.H. Phoenix (Éd.), Primate Reproductive Behavior. Symposia of the 4th International Primatological Congress, Basel, vol. 2, pp. 20-35.
- Erickson, J.G. (1967) Social hierarchy, territoriality, and stress reactions in sunfish. *Physiol. Zool.* 40, 40-48.
- Fisher, R.A. (1930) *The General Theory of Natural Selection*. Oxford : Clarendon.
- Frame, L.H., Malcolm, J.R., Frame, G.W., & Van Lawick, H. (1979) Social organization of African wild Dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania 1967-1978. *Z. Tierpsychol.*, 50, 225-249.
- Fretwell, S.D. (1969) Dominance behavior and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*) *Bird-Banding*, 40, 1-25.
- Frey, D.F., & Miller, R.J. (1972) The establishment of dominance relationships in the Blue Gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pallas) *Behaviour*, 42, 8-62.
- Gauthreaux, S. (1978) The ecological significance of behavioral dominance. In: P.P.G. Bateson et P.H. Klopfer, Eds, *Perspectives in Ethology*, vol. 3., New York: Plenum Press, pp. 17-54.
- Geist, V. (1974) On the relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates. *American Zoologist*, 14, 205-220.
- Guhl, A.M., Collias, N.E., & Allee, W.C. (1945) Mating behavior and the social hierarchy in small flocks of white leghorns. *Physiol. Zool.*, 18, 365-390.
- Guhl, A.M. (1968) Social inertia and social stability in chickens. *Animal Behaviour*, 16, 219-232.
- Guhl A.M., & Ortman, L.L. (1953) Visual patterns in the recognition of individuals among chickens. *Condor*, 55, 287-298.
- Huxley, J.S. (1938) Darwin's Theory of Sexual Selection and the data Subsumed by it, in the light of Recent Research. *Am. Naturalist*, 72, 416-433.
- Lack, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press.
- Landau, H.G. (1951a) On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13, 1-19.
- Landau, H.G. (1951b) On dominance relations and the structure of animal societies: II Some effects of possible social factors. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13, 245-262.
- Landau, H.G. (1965) Development of Structure in a society with a dominance relation when new members are added successively. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 27, 151-160.
- LeBoeuf, B.J., & Peterson, R.S. (1969) Social status and mating activity in Elephant seals. *Science*, 163, 91-93.
- Maynard Smith, J., & Parker, G.A. (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24, 159-175.
- Maynard Smith, J., & Price, M.G. (1973) The logic of animal conflict. *Nature (London)*, 246, 15-18.

- Maynard Smith, J. (1976) Evolution and the Theory of Games. *American Scientist*, 64, 41-45.
- McBride, G. 1968. The measurement of Aggressiveness in the Domestic Hen. *Animal Behaviour*, 6, 87-91.
- Murchison, C. (1936) The Experimental Measurement of a Social Hierarchy in *Gallus domesticus*. VI. Preliminary Identification of Social law. *J. Gen. Psychol.*, 13, 227-247.
- Myers, J.H., & Krebs, C.J. (1971) Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*. *Ecol. Monogr.* 41, 53-78.
- Parker, G.A. (1974) Assessment strategy and the Evolution of fighting behavior. *J. Theor. Biol.*, 47, 223-243.
- Rapoport, A. (1949a) Outline of a probabilistic approach to animal sociology: I. *Bull. Math. Biophys.*, 11, 183-196.
- Rapoport, A. (1949b) Outline of a probabilistic approach to animal sociology: II. *Bull. Math. Biophys.*, 11, 273-281.
- Rapoport, A. (1950) Outline of a probabilistic approach to animal Sociology: III. *Bull. Math. Biophys.*, 12, 7-17.
- Richards, S.M. (1974) The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.*, 22, 914-930.
- Rood, J. (1980) Mating Relationships and Breeding Suppression in the Dwarf Mongoose. *Anim. Behav.*, 98, 143-150.
- Rowell, T.E. (1974) The Concept of Social Dominance. *Behav. Biol.*, 11, 131-154.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922) Soziale Verhältnisse bei Vögeln. *Z. Psychol.*, 90, 106-107.
- Selander, R.R. (1972) Sexual Selection and Dimorphism in Birds. In : B. Campbell (Éd.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*, Chicago : Aldine, pp. 180-230.
- Seyfarth, R.N. (1978) Social Relationships among Adult Male and Female Baboons. *Behaviour*, 64, 204-226.
- Simon, H.A. (1962) The Architecture of Complexity. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 106, 467-482.
- Syme, G.J. (1974) Competitive orders as measures of social dominance. *Animal Behaviour*, 22, 931-940.
- Trivers, R.L. (1972) Parental Investment and Sexual Selection. In : B. Campbell (Éd.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*, Chicago : Aldine, pp. 136-179.
- Wilson, E.O. (1975) *Sociobiology: the New Synthesis*. Cambridge (Mass.): The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wittenberger, J.F. (1981) *Animal Social Behavior*. Boston: Duxbury Press.
- Zayan, R. (1974) Le rôle de la reconnaissance individuelle dans la stabilité des relations hiérarchiques chez *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae) *Behaviour*, 49, 268-312.

Zayan, R. (1975a) Modification des effets liés à la priorité de résidence chez *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae): le rôle de l'expérience immédiate de dominance et de soumission. *Rev. Comp. Anim.*, 8, 296-311.

Zayan, R. (1975b) Défense du territoire et reconnaissance individuelle chez *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae) *Behaviour*, 52, 266-312.

Zayan, R. (1975c) Modifications des effets liés à la priorité de résidence chez *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae): le rôle des manipulations expérimentales. *Z. Tierpsychol.*, 39, p. 463-491.

Zayan, R. (1976) Modification des effets liés à la priorité de résidence chez *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae): Le rôle de l'isolement et des différences de taille. *Z. Tierpsychol.*, 41, 142-190.

### Références additionnelles

Basolo, A L. (1991) Male swords and female preferences. *Science*, 253, 1426-1427.

Basolo, A.L. (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science*, 250, 808-810.

Basolo, A.L. (1990) Female preference for male sword length in the green swordtail. *Animal Behaviour*, 40, 332-338.

Beaugrand, J.P., & Goulet, C. (2000) Distinguishing kinds of prior dominance and subordination experiences in males of Green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes*, 50, 131-142.

Beaugrand, J.P., Goulet, C., & Payette, D. (1991) Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*): Effects of body size and prior dominance. *Animal Behaviour*, 41, 187-194.

Beaugrand, J.P., & Cotnoir, P.A. (1996). The role of observation and of individual differences in the determination of rank order in triads of male green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes*, 38, 287- 296.

Beaugrand, J.P., Payette, D., & Goulet, C. (1996) Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*): Interaction of body size, prior dominance/subordination experience and prior residency. *Behaviour*, 133, 303-319.

Beaugrand J.P., Hogue, M.E., & Laguë, P.C. (1997) Utilisation cohérente de l'information obtenue par des poules domestiques assistant à la victoire ou à la défaite de leur dominante contre une étrangère : s'agit-il d'inférence transitive ? In: *Processus cognitifs et ajustement écologique*. Société Française pour l'Étude du Comportement Animal. Presses de l'Université Paul Sabatier, Toulouse (F), pp. 131-137.

Hogue, M.E., Beaugrand, J.P., & Laguë, P.C. (1996) Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. *Behavioural Processes*, 38, 241-252.