

Alimentation et optimalité

... décisions économiques

Modèle coût-bénéfice

- Le plus souvent appliqué aux décisions d'alimentation
- Le même type d'analyse pourrait s'appliquer à tout autre comportement, mais la "monnaie commune" des coûts et bénéfices est plus difficile à établir
- Pour l'alimentation, nous pouvons utiliser l'énergie comme monnaie commune

Alimentation et prédation

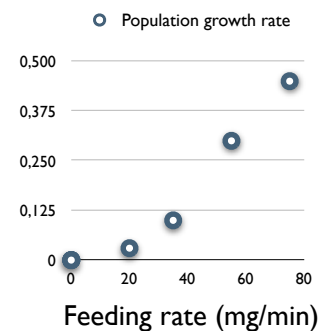
- 2 thèmes
 - Comment trouver de la nourriture (alimentation)
 - Comment ne pas devenir nourriture (interactions prédateurs-proies)
- Survol évolutif
 - Les interactions prédateurs-proies sont un bras de fer
 - Les prédateurs augmentent leur succès évolutif (s'alimenter) au détriment de celui des proies
 - Cette interaction dynamique résulte en une grande diversité de tactiques d'alimentation



Trouver de la nourriture

- L'approvisionnement en énergie est la clé de la survie et de la reproduction, mais demande du temps: compromis
- La sélection devrait favoriser des comportements d'alimentation efficaces, qui maximisent le taux d'acquisition d'énergie (E/t)
- Les coûts et les bénéfices sont idéalement exprimés en terme de succès reproducteur futur, une monnaie commune (voir les notes du dernier cours sur la mesure de l'aptitude)
- En pratique, nous utilisons des monnaies simples
 - Ces monnaies devraient être mesurables et corrélés avec le succès reproducteur

Alimentation et aptitude



Alimentation: coûts

- Coûts:
 - Temps et énergie investis dans la recherche de nourriture
 - Temps et énergie investis dans la poursuite de cette nourriture
 - Taux de capture
 - Temps et énergie investis dans la manipulation et la digestion de la nourriture

7

Alimentation: bénéfiques

- Bénéfices:
 - Valeur calorique de la proie (énergie)
 - Nutriments
- Acquisition nette d'énergie
 - $E = \sum \text{bénéfices} - \sum \text{coûts}$
 - La sélection naturelle devrait adapter les animaux à maximiser E

8

2 stratégies d'alimentation

- Minimisation du temps
 - Ex: suspensivores qui se nourrissent par filtration
 - Pas de temps de recherche ou de poursuite
 - Pas de sélectivité
 - Consommation nette est une fonction de la densité des proies

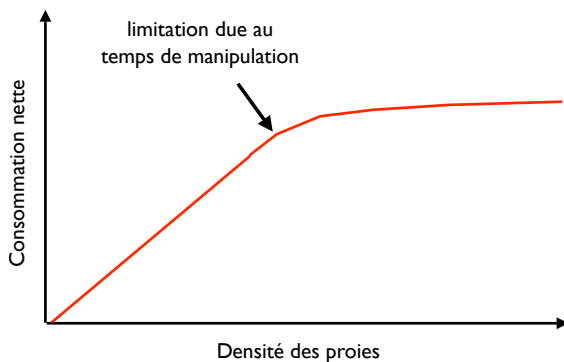
9

2 stratégies d'alimentation

- Maximisation de l'énergie
 - Cherchent les proies
 - La valeur de la proie (énergie) doit augmenter en proportion de l'augmentation des coûts (recherche, poursuite, manipulation)

10

Minimisation du temps



11

Décisions des animaux

- Recherche de proies:
 - Où chercher
 - Comment chercher
 - Quels items prendre
 - Combien de temps rester
 - Combien en transporter

12

Décisions des animaux

- Théorie de l'alimentation optimale
 - Y a-t-il des règles déterminant les décisions
 - Les règles devraient être optimisées par la sélection naturelle pour maximiser le gain net d'énergie
 - Le défi est de définir l' 'efficacité' et les contraintes qui la limitent
 - Développer des modèles et des tests
 - Ce test n'est pas un test de l'optimalité des animaux

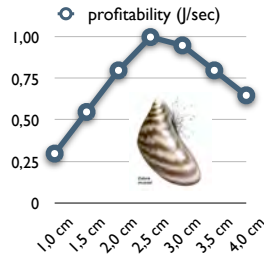
13

Exemples de modèles d'alimentation optimale

14

Choix des tailles de proies

- Quelle taille devrait être prise?
- Crabes (*Carcinus maenas*) qui se nourrissent de moules
- Profitabilité (taux d'acquisition d'énergie)
- Contenu en énergie / temps de manipulation = E / m
- Les crabes préfèrent la taille qui maximise la profitabilité
 - Très grosses moules - m long
 - Très petites moules - E bas

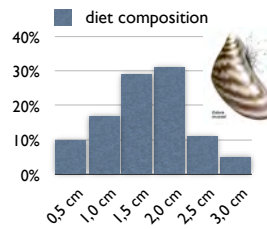


Elnor & Hughes 1978 J An Ecol 47: 103-116

15

Perfection du choix de taille

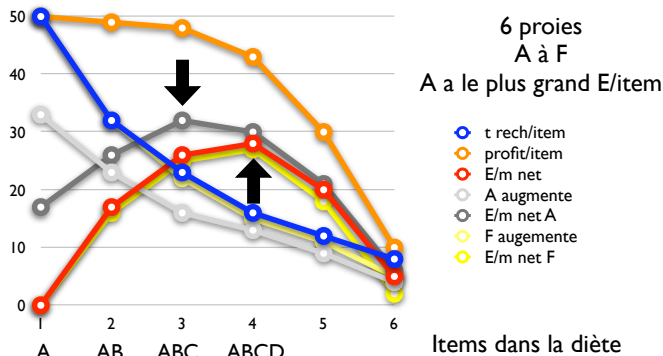
- Prédiction: seulement les moules de la taille la plus profitable devraient être consommées
- Les crabes mangent en fait un intervalle de tailles centré sur la taille la plus profitable, pourquoi?



Étant donné une taille exacte de proie qui donne le plus d'énergie par unité, quels facteurs déterminent quand les tailles alternatives sont aussi consommées?

16

Choix des proies et temps de recherche



17

Choix des proies et temps de recherche

- Modèle:
 - Grande (G) et petites (P) proies où $\frac{E_G}{m_G} > \frac{E_P}{m_P}$
 - Si G est rencontrée, elle devrait toujours être mangée
 - La décision de manger G ne dépend pas de l'abondance de P
 - Si P est rencontrée, elle devrait être mangée seulement si le gain obtenu en mangeant P est plus grand que le gain de rejeter P et de chercher G

$$\frac{E_P}{m_P} > \frac{E_G}{R_G + m_G} \quad \text{ou} \quad R_G > \frac{E_G m_P}{E_P} - m_G$$

- Où R_G est le temps de recherche pour G
- Donc, le choix de manger P dépend de l'abondance de G

18

Prédictions du modèle du choix des proies

- Un prédateur devrait manger G, G et P, mais jamais seulement P
- La décision de manger G et P dépend de R_G , non de R_P
- Il devrait avoir un changement abrupt de G seulement à G et P

$$R_G > \frac{E_G m_P}{E_P} - m_G$$

19

Test du modèle de choix des proies

- Les mésanges charbonnières mangeant des vers de farine
- Morceaux de vers de farine sur une courroie roulante
- $E_G = 2 E_P$ et m est mesuré
- Variation expérimentale de taux de rencontre avec G

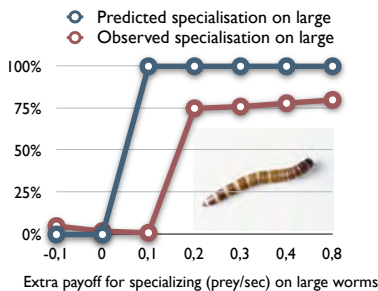


Krebs et al 1977 An Behav 25: 30-38

20

Résultats du test du modèle

Accord qualitatif, mais pas quantitatif... Pourquoi?



Temps de reconnaissance
 quand les P sont abondantes, beaucoup de temps doit être investi pour la reconnaissance et le rejet

Krebs et al 1977 An Behav 25: 30-38

21

Combien de nourriture transporter?

- Si la nourriture est transportée du site d'acquisition au site de consommation, combien devrait être transporté par voyage? 'central-place foraging'

22

Combien de nourriture transporter?

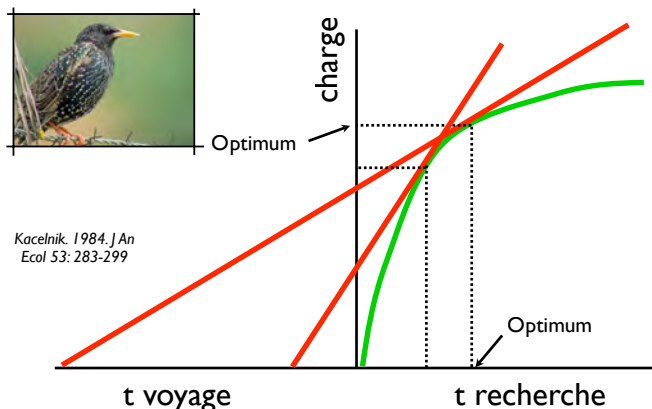
- Étourneaux nourrissant leurs poussins
- L'efficacité de trouver des nouvelles proies diminue à mesure que le bec est rempli - loi des dividendes diminuants
- Quand l'oiseau devrait-il abandonner et retourner au nid?
- Taux de livraison
- $\text{Chargement} \div (\text{voyage} + \text{recherche})$



Kacelnik 1984 J An Ecol 53: 283-299

23

Modèle de Kacelnik



24

Test du modèle de Kacelnik



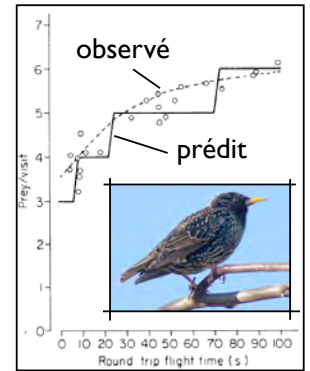
- Hypothèse: Maximise le taux net d'approvisionnement des poussins
- Prédiction: La charge devrait augmenter quand le temps de voyage augmente
- Étourneaux ramassent des vers de farine sur une planche de bois
- La courbe de dividendes diminuants est générée expérimentalement
- Test la même courbe à différentes distances du nid (8 à 600 m)

Kacelnik 1984 J An Ecol 53: 283-299

25

Résultats du test du modèle de Kacelnik

- Concordance de ~ 63%, pourquoi?
- Toutes les charges n'ont pas des coûts de transport égaux

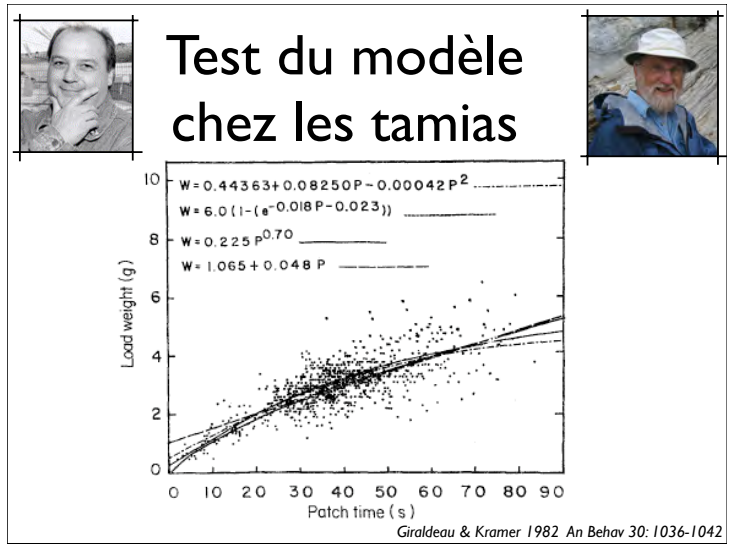


Kacelnik 1984 J An Ecol 53: 283-299

26



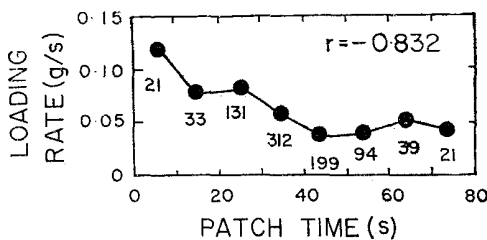
27



Giraldeau & Kramer 1982 An Behav 30: 1036-1042

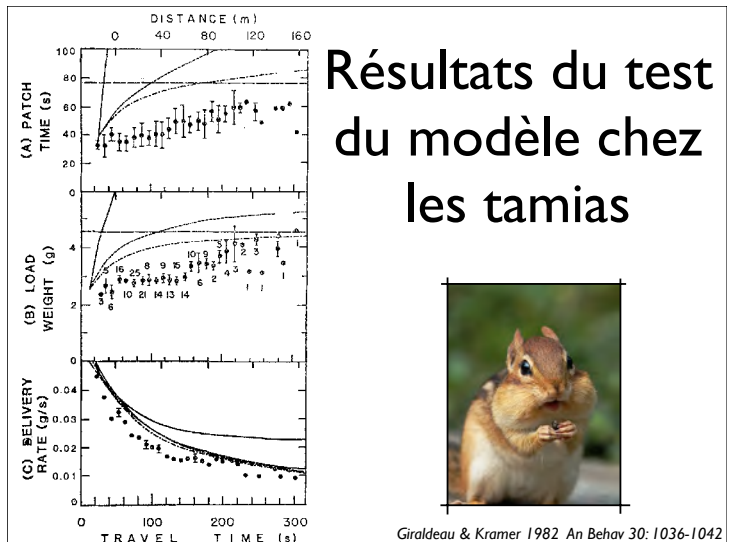
28

Test du modèle chez les tamias



Giraldeau & Kramer 1982 An Behav 30: 1036-1042

29



Résultats du test du modèle chez les tamias

Giraldeau & Kramer 1982 An Behav 30: 1036-1042

30

Exemples de modèles prenant en compte d'autres facteurs que l'énergie

31

Demande en nutriments

- Diète de l'orignal
- Se nourrissent dans 2 habitats
 - Forêt - bas en Na^+ , haut en E
 - Lacs - haut en Na^+ , bas en E



Belovsky 1978 Theo Pop Biol 14: 105-134

32

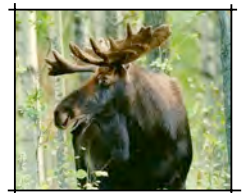
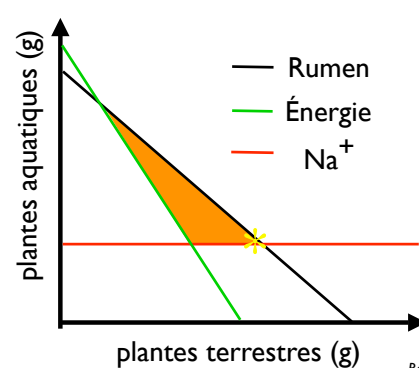
Demande en nutriments

- Doivent avoir une diète mixte prédite par un modèle d'optimisation
- Contrainte de la taille du rumen
- Contrainte des besoins en E minimaux
- Contrainte des besoins en Na^+ minimaux
- Optimisation de la diète par rapport à E seulement est insuffisant

Belovsky 1978 Theo Pop Biol 14: 105-134

33

Modèle d'alimentation optimale chez l'orignal



Belovsky 1978 Theo Pop Biol 14: 105-134

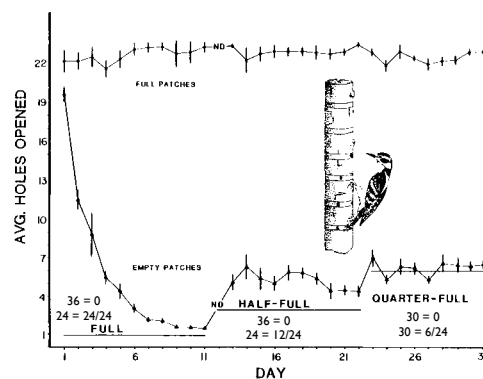
34

Sensibilité au risque de sous-alimentation

- Environnement est imprévisible
- Hypothèse: la stratégie d'alimentation devrait être sensible à la variabilité environnementale
- Prédiction:
 - Si $E_{\text{requis}} < E_{\text{attendue}}$ moyenne, prendre l'option la moins variable (comportement non-risqué)
 - Si $E_{\text{requis}} > E_{\text{attendue}}$ moyenne, prendre l'option la plus variable (comportement risqué)

35

Besoin d'échantillonnage et variance



Pic mineur

Lima 1984 Ecology 65: 166-174

36



Test du modèle de la sensibilité au risque I

- Deux options d'alimentation dans une volière
 - A - 100% 3 graines: moyenne = 3 graines
 - B - 50% 0 et 50% 6 graines (au hasard): moyenne = 3 graines
- À 19°C, 3 graines est assez pour E_{requis} quotidienne, mais pas à 1°C
- Prédiction: comportement non-risqué à 19°C et risqué à 1°C
- Les oiseaux choisissent A à 19°C et B à 1°C
- L'option variable offre une chance de survie de 50% à 1°C, celle fixe n'offre pas de chance de survie

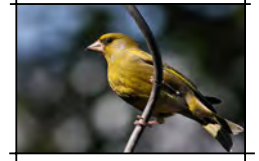
Caraco et al 1990 *An Behav* 39: 338-345

37

Test du modèle de la sensibilité au risque II

- Se nourrissent en groupe ou seuls, la nourriture est partagée
- 2 choix de volière
 - seul (X graines), 1 oiseaux (2X graines)
- 2 traitements
 - balance énergétique + et -

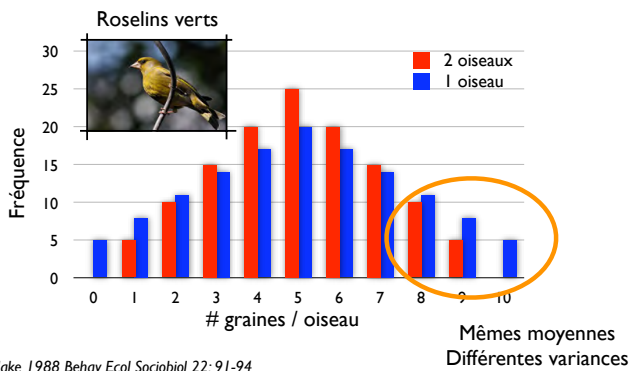
Roselins verts



Ekman & Hake 1988 *Behav Ecol Sociobiol* 22: 91-94

38

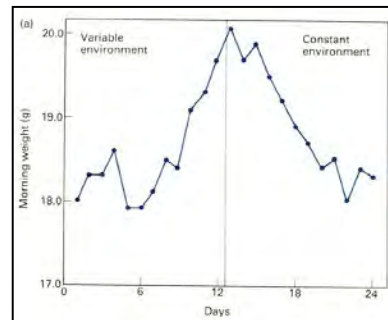
Test du modèle de la sensibilité au risque II



Ekman & Hake 1988 *Behav Ecol Sociobiol* 22: 91-94

39

Test du modèle de la sensibilité au risque III



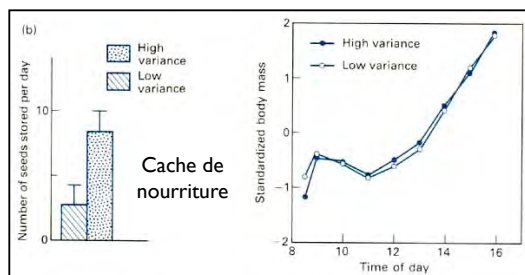
Réserves de graisse des charbonnières



Bednekoff 1992 *PhD thesis*

40

Test du modèle de la sensibilité au risque IV



Mésange des marais

Hurly 1992 *Behav Ecol* 3: 181-188

41

Sensibilité au risque de prédation

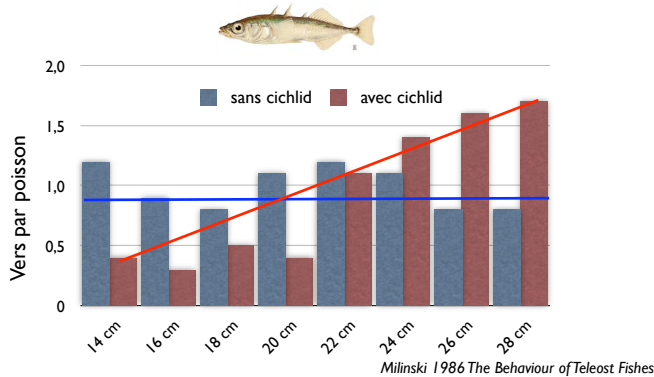
- Épinoches et ciclides
- Les épinoches sont nourris avec des vers Tubifex placés à différentes distances du prédateur
- La présence du prédateur influe sur le choix des proies



Milinski 1986 *The Behaviour of Teleost Fishes*

42

Sensibilité au risque de prédation



43

Équilibre entre alimentation et risque de prédation

- Facteurs affectant l'équilibre entre l'alimentation et le risque de prédation
 - La valeur énergétique des nourritures alternatives
 - La faim
 - La perception du risque de prédation



44

Effet de la valeur énergétique

- Prédiction: les animaux devraient prendre plus de risque quand la valeur énergétique de la nourriture dans l'endroit sécuritaire est faible

45

Test de l'effet de la valeur énergétique

- Menés et poissons prédateurs
 - Série de compartiments avec de la nourriture, certains avec un prédateur
 - Essai 1 - même quantité de nourriture
 - Essai 2 - plus de nourriture dans les compartiments avec prédateur
 - La probabilité de trouver un mené dans un compartiment avec prédateur est plus grande pour l'essai 2

Cerri & Fraser 1983 Am Nat 121:552-561

46

Effet de la faim

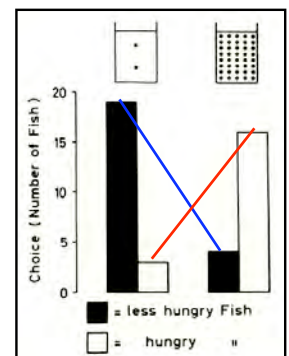
- Prédiction: La faim devrait pousser l'animal à prendre plus de risques

47

Test de l'effet de la faim



- Épinoches et daphnées
 - Choix de 2 densités de daphnées
 - Un taux d'alimentation plus élevé à haute densité
 - Essai 1 - épinoches presque gavés
 - Essai 2 - épinoches affamés
 - Moins bonne vigilance à haute densité, donc plus risqué



Milinski & Heller 1978 Nature 275:642-644

48

Effet de la perception du risque



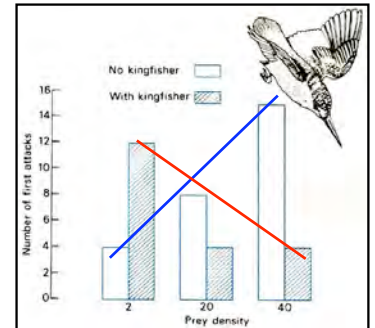
- Prédiction: un risque perçu plus élevé devrait réduire la prise de risque

49



Test de l'effet de la perception du risque

- Épinoches et daphnées
- Même expérience
- Épinoches affamés
- Passage du prédateur (martin pêcheur) au-dessus de l'aquarium



Milinski & Heller 1978 Nature 275: 642-644

50

Discordance avec le modèle I

- Le modèle est inadéquat
- Plusieurs variables sont ignorées
- Les animaux ont des contraintes
- Doivent faire de l'échantillonnage régulièrement
- Demandes en nutriments non-relées à l'énergie

51

Discordance avec le modèle II

- L'animal n'a pas évolué pour maximiser le taux de consommation de nourriture
- Maximisation de la surveillance des prédateurs
- Notre présupposition de départ est fausse: les animaux ne se comportent pas de façon optimale
- L'environnement change trop rapidement pour que l'évolution puisse suivre

52

Sommaire I

- Il y a des coûts et des bénéfices à toute stratégie d'alimentation
- Des modèles prédictifs de la stratégie la plus payante peuvent être formulés à partir des estimés des coûts et des bénéfices

53

Sommaire II

- Les données des tests empiriques sont en accord qualitatif, mais pas toujours quantitatif
- Discordance quantitative utile pour découvrir les autres facteurs d'influence
- Accord qualitatif indique que les animaux emploient une stratégie approximativement optimale, mais il y a des raffinements à apporter au modèle ou à ses présuppositions

54