

# Combat & évaluation

# Combat des crotales diamantins de l'ouest

1060-3

# Combat des *salt pan* lizards



# Stratégie gagnante

- Quels facteurs déterminent la stratégie gagnante dans une compétition?
- Type de compétition
- Habiletés de compétition
- Ressources
- Démonstration vs. combat
- Utiliser la théorie du jeu pour prédire la stratégie optimale dans un combat en se basant sur les coûts et les bénéfices

# Stratégie évolutivement stable

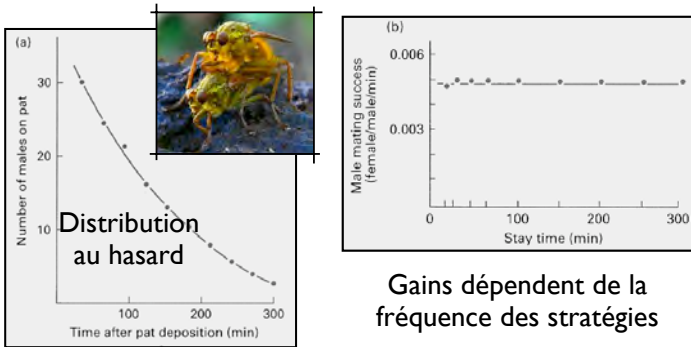
- SÉS = Stratégie qui, une fois adoptée par la plupart des membres d'une population, ne peut être battue par aucune autre stratégie de jeu
- SÉS mixte pour chaque individu
- Polymorphisme dans la population

# Compétition par exploitation

- Ex: mouches à fumier
- Quel est le temps optimal que les mâles devraient attendre les femelles?
- Dépend de ce que les autres mâles font
- Stratégie d'attendre plus longtemps que le compétiteur gagnera jusqu'à ce que les coûts de l'attente > valeur de la ressource
- La seule SÉS est d'être imprévisible, car les autres peuvent prendre avantage si un individu est prévisible



## Test de la SÉS chez les mouches à fumier



Parker 1970 J An Ecol 39: 205-228

7

## Modèle du siège

- Le jeu de l'attente
- Prédications
  - Temps d'attente variable
  - Gains pour les différents temps d'attente seront les mêmes une fois la SÉS atteinte
- L'égalité des gains est obtenue par une sélection qui dépend de la fréquence

8

## Compétition par concours

- Le modèle du siège s'applique à la compétition par exploitation, plusieurs conflits sont de type concours
- Pourquoi la plupart des concours ne résultent pas en la mort d'un des combattants?
- Allégorie des éperviers et des colombes

Maynard Smith 1974 J Theor Biol 47: 209-221

9

## Éperviers & Colombes

- Les colombes font toujours des démonstrations
- Les éperviers combattent toujours pour blesser ou tuer l'adversaire
- Les éperviers se reproduisent pour donner des éperviers, et les colombes des colombes, en proportion de leurs gains
- Gagnant = 50, Perdant = 0, Blessure = -100, Démonstration = -10



Maynard Smith 1974 J Theor Biol 47: 209-221

10

## Éperviers & Colombes

		Défenseur	
		Épervier	Colombe
Attaquant	Épervier	$0,5 \cdot 50 + 0,5 \cdot -100$ -25	50
	Colombe	0	$0,5 \cdot (50 - 10) + 0,5 \cdot -10$ 15

SÉS est un mélange

11

## Quelle est la SÉS chez les éperviers & colombes?

- Une population de colombes seulement sera envahie par les éperviers
- Une population d'éperviers seulement sera envahie par les colombes
- La SÉS est un mélange avec des proportions de chaque stratégie telles que les gains moyens sont égaux
- Une stratégie est payante quand elle est rare

12

## Proportions de la SÉS chez les éperviers & colombes

- Proportion des éperviers (E):  $e$
- Proportion des colombes (C):  $1 - e$
- $E = -25*e + 50*(1 - e)$
- $C = 0*e + 15*(1 - e)$
- $SÉS \Rightarrow C = E \Rightarrow -25*e + 50*(1 - e) = 0*e + 15*(1 - e)$
- $-25e - 50e + 50 = 0e - 15e + 15$
- $-75e + 50 = -15e + 15$
- $35 = 60e$
- $e = 35/60 = 7/12 \Rightarrow C = 1 - e = 1 - 7/12 = 5/12$

13

## Deux façons d'atteindre la SÉS

- La population est composée d'individus qui jouent une stratégie pure et, à la SÉS, 7/12 sont des éperviers et 5/12 sont des colombes
- La population est composée d'individus qui jouent tous une stratégie mixte et, à la SÉS, ils jouent épervier avec une probabilité de 7/12 et colombe avec une probabilité de 5/12

14

## Argument contre la sélection sur le groupe

- Le gain moyen par concours est de 6,25 (moins que colombes seulement = 15)
- $-25*e + 50*(1 - e) = 0*e + 15*(1 - e)$
- $-25*7/12 + 50*5/12 = 0*7/12 + 15*5/12 = 6,25$

15

## Argument contre la sélection sur le groupe

- La stratégie optimale pour le groupe est Colombe seulement (15 vs 6,25)
- Cette stratégie est instable
- L'évolution conduit à des stratégies stables, car elles sont immunisées contre la trahison

16

## La stratégie Bourgeois



- L'individu fait l'épervier quand il est propriétaire et la colombe quand il est l'intrus
- Gagnant = 50, Perdant = 0, Blessure = -100, Démonstration = -10
- Présumons qu'un individu est propriétaire la moitié du temps et intrus l'autre moitié du temps

17

## La stratégie Bourgeois

	D = Épervier	D = Colombe	D = Bourgeois
A = Épervier	-25	50	12,5
A = Colombe	0	15	7,5
A = Bourgeois	-12,5	32,5	25

SÉS est Bourgeois seulement

18

## Les modèles et la réalité

1. La meilleure stratégie pour chaque individu dépend de ce que les adversaires (compétiteurs) font
2. La SÉS dépend des stratégies qui sont incluses dans le jeu
3. La SÉS dépend des coûts et des bénéfices

Le but de ces modèles est d'aider notre compréhension de comment les concours évoluent

19

## Éperviers & Colombes II

1. Gagnant = 50, Perdant = 0, Blessure = -100, Démonstration = -10
  1. SÉS est un mélange
2. Gagnant = 200, Perdant = 0, Blessure = -100, Démonstration = -10
  1. SÉS?

20

## Éperviers & Colombes II

	D = Épervier	D = Colombe
A = Épervier	$0,5 \cdot 200 + 0,5 \cdot -100$ 50	200
A = Colombe	0	$0,5 \cdot (200 - 10) + 0,5 \cdot -10$ 80

SÉS est tous éperviers...

21

## Stratégie épervier

- Les combats peuvent résulter en des blessures ou la mort
- La prédiction est que la valeur de la ressource > coûts des blessures, de telle façon que la SÉS est purement épervier
- La valeur de la ressource influence l'issue d'un concours

22



Guêpes à figues

Hamilton 1979 Sex Sel Rep  
Comp Insects 167-220

23

## Stratégie épervier chez les guêpes à figues

- Mâles se battent en se mordant avec de grosses mâchoires
- Perdre un combat signifie que l'individu ne passera pas ses gènes à la prochaine génération
- 15 femelles, 12 mâles en santé, 42 mâles morts ou mourants

Hamilton 1979 Sex Sel Rep Comp Insects 167-220

24

## Stratégie Bourgeois



- Respect pour la propriété
- Ex: lions
  - Coalition de mâles défendent une troupe
  - Mâles compétitionnent pour l'accès aux femelles en chaleur
  - La taille est importante, mais ensuite le respect pour la propriété est le déterminant principal de qui est vainqueur

*Packer & Pusey 1982 Nature 296: 740-742*

25

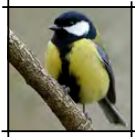
## Pourquoi les proprios gagnent?

1. Les propriétaires sont de meilleurs batailleurs
2. Les propriétaires ont plus à gagner d'un combat et sont donc prêts à se battre plus fort
3. La propriété est une convention utilisée pour régler les disputes (la stratégie Bourgeois)

26

## Les proprios gagnent: défense de territoire

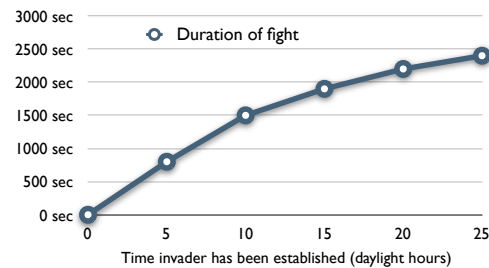
- Mésanges charbonnières
- Proprios enlevés des territoires et ré-introduits après différents temps suite à la prise de possession du territoire par un nouveau venu
- (1) Prédiction que le proprio va re-gagner
- (2) Prédit un renversement graduel de la dominance en faveur du nouveau venu
- (3) Prédit que le nouveau venu va gagner



*Krebs 1982 Behav Ecol Sociobiol 11: 185-194*

27

## Défense de territoire chez les charbonnières



Prédiction 2

28

## Concours de force

- Une stratégie mixte Épervier / Colombe
- Démonstrations ritualisées peuvent être utilisées en plus du combat pour régler les concours
- La plupart des concours sont constitués d'une séquence de démonstrations qui permet la détermination des habiletés de combat

29

## Concours de force chez le cerf élaphe

- Le succès reproducteur du mâle dépend de son habileté au combat
- Le coût du combat peut être élevé
  - 20-30% blessés de façon permanente
- Stade 1: mugissements
- Stade 2: marche parallèle
- Stade 3: épreuve de force



*Clutton-Brock & Albon 1979 Behav 69: 145-170*

30

## Séquence de démonstration

1. Les démonstrations utilisées pour juger sont des signaux fiables (honnêtes) des habiletés de combat
2. Il y a une certaine coopération entre les combattants
3. Le concours se déroule selon un patron déterminé avec escalade séquentielle de l'intensité du combat

## Combat coûteux

- L'échange d'information sur les différences dans le comportement de combat devrait être favorisé
  - Utiliser cette différence pour régler la dispute sans un combat coûteux
  - Séquence de démonstration fournit une opportunité de juger
  - Échantillonnage statistique
  - Les combats avec des opposants de compétitivité similaire devraient durer plus longtemps et escalader plus

## Exemple de démonstration chez les cichlidés

- Cichlide sud-américain
- Mâles compétitionnent pour les femelles sur le point de pondre
- Concours



## Démonstration chez les cichlidés

- S'alignent latéralement avec les nageoires érigées
- Soufflets avec la queue
- S'alignent frontalement, mordent
- Luttent avec la bouche
- Nage en cercle couplée à des morsures du dos de l'opposant
- Le perdant plie ses nageoires, change de couleur et bat en retraite



## Démonstration chez les cichlidés

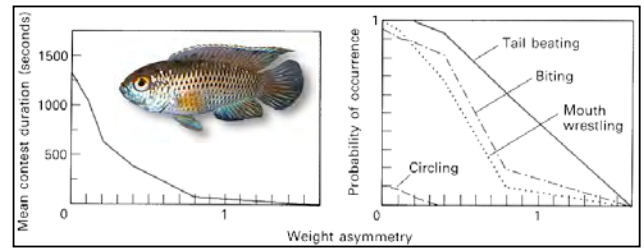
- Les mâles plus gros gagnent plus souvent
- Une différence de taille marquée pousse le petit mâle à abandonner tôt
- Les mâles de taille similaire s'engagent dans des escalades et des combats prolongés



Jakobsson et al 1979 ZTierpsychol 49: 210-220

37

## Démonstration chez les cichlidés

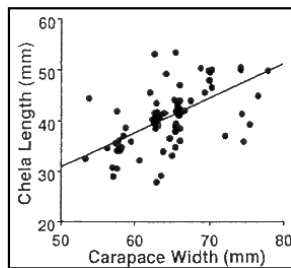


Jakobsson et al 1979 ZTierpsychol 49: 210-220

38

## Facteurs déterminants moins évidents I

- Taille corporelle
- Crabes des rivages: longueur de la pince est un meilleur prédicteur du vainqueur d'un combat que la largeur de la carapace
- Pinces utilisées pour alimentation, acquisition de partenaires et la défense
- La taille des armes peut être plus importante que la taille corporelle



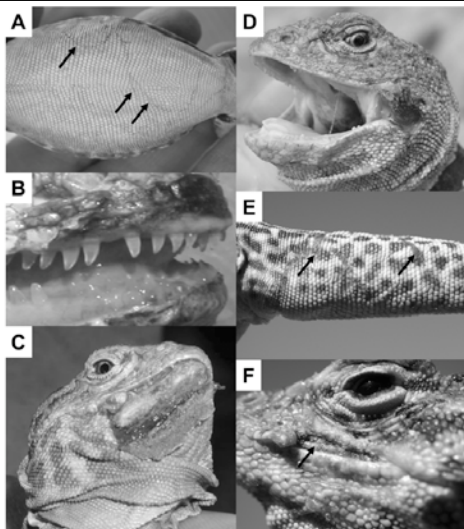
Sneddon et al 1997 Behav Ecol Sociobiol 41: 237-242

39

## Lézard à collier



40

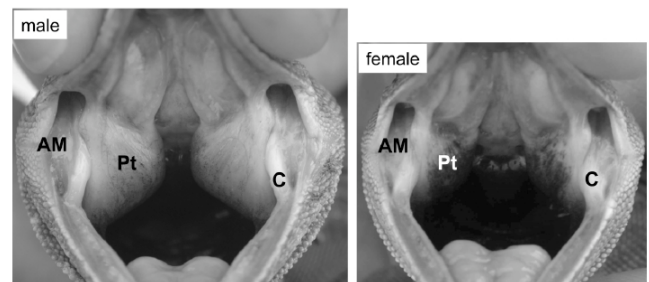


Blessures de combat chez le lézard à collier

Lappin & Husak 2005 Am Nat 166: 426-436

41

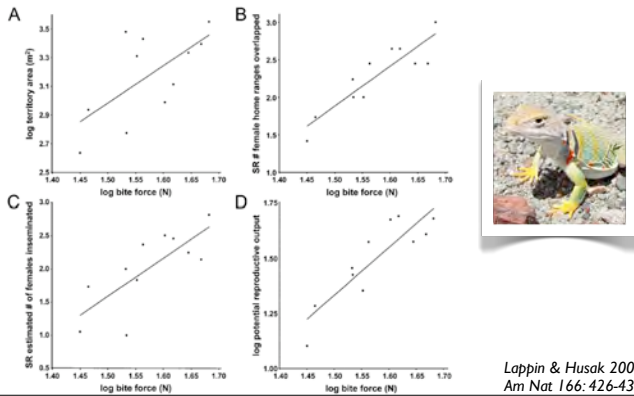
## Dimorphisme des mâchoires chez le lézard à collier



Lappin & Husak 2005 Am Nat 166: 426-436

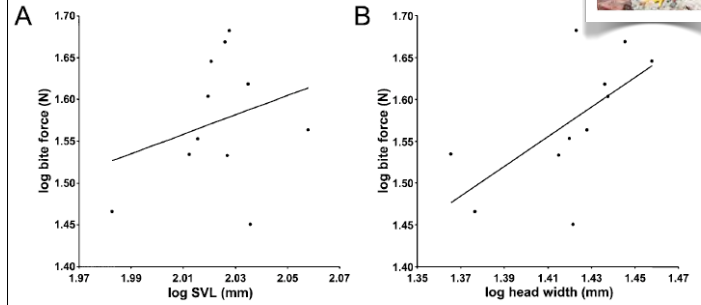
42

## Taille des armes chez le lézard à collier



43

## Taille des armes chez le lézard à collier



44

## Facteurs déterminants moins évidents II

- Tilapia: la taille n'est pas un bon prédicteur du vainqueur d'un combat, la masse des testicules l'est
- Comment évaluer la taille des testicules de l'opposant?
- Morphologie de la bouche est corrélée avec la taille des testicules



Neat 1998 J Fish Biol 53: 890-892

45

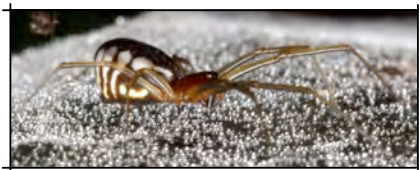
## Valeur de la ressource

- La valeur de la ressource influence aussi l'issue des concours value
- Qu'arrive-t-il lorsque les opposants diffèrent quant à la valeur de la ressource et à leur habilité de combat
- Le gagnant est celui qui a le plus petit rapport coûts: bénéfices
  - Individu A devrait battre en retraite quand
  - $V_A/K_A < V_B/K_B$
  - où  $V$  = valeur de la ressource et  $K$  = taux auquel les coûts sont accumulés
  - $K$  est proportionnel à l'habilité au combat: les bons combattants accumulent les coûts moins vite ( $K$  est bas)

46

## Valeur de la ressource chez les araignées

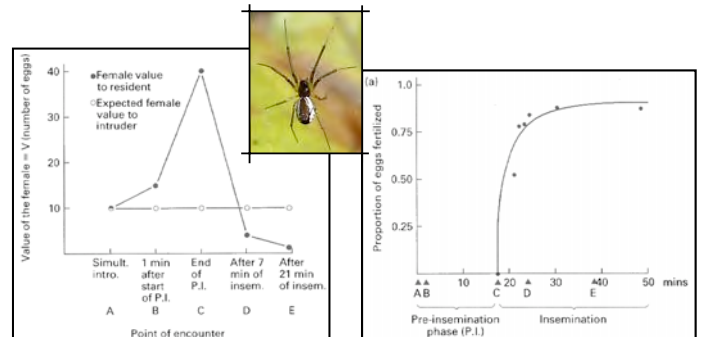
- Longévité du mâle après l'atteinte de la maturité est 3 jours
- Les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles, mais il n'y a pas de déplacement du sperme



Austad 1982 Evol 36: 777-785; 1983 An Behav 31: 59-73

47

## Valeur de la ressource chez les araignées



48

## Valeur de la ressource chez les araignées

- Valeur de la ressource
- Nombre moyen d'oeufs fertilisés est 10
- Phase pré-insémination
- Copulation
- Varie la valeur en introduisant l'intrus à différents stades

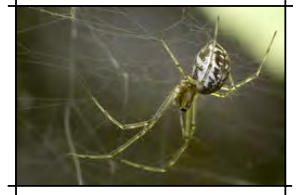


Austad 1982 *Evol* 36: 777-785; 1983 *An Behav* 31: 59-73

49

## Valeur de la ressource chez les araignées

- Coûts
- Durée du combat
- Taille
- Rencontres organisées
- Varie les coûts en variant le différentiel de taille entre les mâles

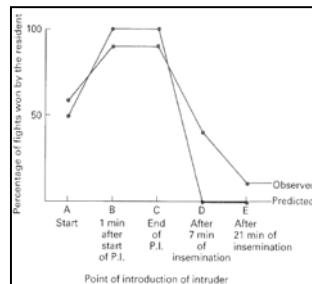


Austad 1982 *Evol* 36: 777-785; 1983 *An Behav* 31: 59-73

50

## Valeur de la ressource chez les araignées

1. Pour le même V, combat décidé par les différences de K
2. Pour le même K, combat décidé par les différences de V
3. Quand les résidents étaient plus petits, ils étaient plus persistants quand V était grand
4. Les combats les plus longs et intenses sont pour les V/K identiques



Austad 1982 *Evol* 36: 777-785; 1983 *An Behav* 31: 59-73

51

## Statut dans les groupes

- Différences dans les habiletés de combat détermine le statut et, donc, l'accès prioritaire à la nourriture et aux partenaires de reproduction
- Les démonstrations sont des signaux fiables de l'habileté au combat
- Lien entre la démonstration et l'habileté au combat n'est pas toujours évident

52

## Statut chez le bruant de Harris

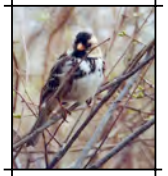


- Plumage foncé = dominant (hors saison de reproduction)
- Crée des tricheurs avec un pinceau = pas de changement de statut
- Injecte de la testostérone chez des oiseaux pâles = pas de changement de statut
- Peinture + testostérone = augmentation du statut

Rohwer & Rohwer 1978 *An Behav* 26: 1012-1022

53

## Status chez le bruant de Harris



- Le plumage foncé est un insigne qui signifie une habileté de combat élevé (testostérone élevée) et, donc, la dominance
- Réduit les combats au sein du groupe

Conclusion: l'habileté au combat est un facteur important influençant l'issue d'un concours

Rohwer & Rohwer 1978 *An Behav* 26: 1012-1022

54

## Sommaire

- La plupart des vrais concours comprennent une évaluation de la valeur de la ressource et de l'habileté au combat
- Réglés par des différences dans les habiletés (ex: cerf élaphe), la valeur des ressources (ex: charbonnières), ou les deux (ex: araignées)
- L'évaluation est composée de séquences de démonstration dont l'intensité augmente
  - L'intensité atteint son maximum pour des opposants similaires
- Des modèles simples donnent un contexte par lequel l'évolution du comportement de combat peut être analysé

55

## Questions

- Pourquoi les propriétaires du territoire gagnent plus souvent que les intrus?
- Est-ce que l'évaluation est toujours basée sur des signaux fiables (honnêtes)?

56