

conçues pour la moule seront bientôt disponibles et mettront en évidence les cascades de réactions déclenchées par différents types de stress.

Pour tous les organismes qui filtrent l'eau de mer et en extraient les particules nutritives, la marée basse constitue une période de jeûne forcé. Cependant, quelques-uns, tels le crabe *Emerita* et certains bivalves du genre *Donax*, continuent à se nourrir en se maintenant dans la zone de déferlement où ils profitent des vagues qui mélangent le sable. Ils migrent donc vers le bas de la grève à chaque marée. Pour les organismes psammivores, tel l'arénicole, qui ingèrent le sédiment pour en extraire leur nourriture, la marée basse est aussi une période difficile, car lorsque l'eau se retire, le sable moins humide devient difficile à manipuler. Les prédateurs fixés, comme les cnidaires (anémones, tomates de mer...), sont aussi à la diète sauf s'ils se trouvent dans les flaques laissées par la marée descendante.

En revanche, dans les zones exposées aux vagues, les « brouteurs » de surface, telles la patelle et les littorines, profitent de la marée basse pour se nourrir quand l'atmosphère est suffisamment humide (notamment la nuit). De même, la marée basse constitue une période privilégiée pour les prédateurs capables de se déplacer, même en plein jour, à condition qu'ils supportent la lumière et une certaine déshydratation, leurs proies ayant des défenses amoindries. C'est le cas de l'annélide *Eulalia viridis*, qui explore la moulière en plein midi, ou de la pourpre qui se fixe sur les balanes et perce leur coquille pour les dévorer. Pour les détritivores du haut de la plage, les puces de mer ou les liges, la marée basse représente le seul moment pour manger. Dans tous les cas, la prise de nourriture pendant l'émergence sera d'autant plus active qu'il fera nuit, que le vent sera faible et l'humidité atmosphérique importante.

Symbiose et prédation

Notons que quelques espèces intertidales vivent en symbiose avec des algues unicellulaires et tirent une partie de leur énergie directement de la lumière solaire : l'éponge *Haliclondria panicea*, toute lisse et qui doit sa couleur brun vert à la présence d'algues symbiotiques ; l'anémone *Anemonia viridis* dont les dizaines de tentacules verts abritent aussi des algues ou le minuscule *Convoluta roscoffensis*, un ver plat, dépourvu de tube digestif, mais dont les tissus hébergent des milliers d'algues vertes unicellulaires. L'animal ne se nourrit plus, mais utilise les molécules produites par la photosynthèse de l'algue. *C. roscoffensis* vit dans les espaces séparant les grains de sable. Pendant la marée basse, il remonte à la surface du sédiment et expose ses algues à la lumière solaire, puis il s'enfouit à quelques millimètres de profondeur lorsque la marée remonte.

Les animaux de l'estran se nourrissent, mais servent aussi de nourriture. Le cycle de marée correspond ainsi à une alternance de dangers : ils sont menacés par les prédateurs marins pendant la marée haute, et terrestres pendant la marée basse. De très nombreux oiseaux (goélands, mouettes, échassiers) exploitent l'estran pendant la marée basse, chassent les hôtes des laisses de mer, les annélides et petits crustacés sous les pierres et dans le sable, ainsi que les bivalves et les poissons. Contre ces chasseurs, la

seule défense est la dissimulation (dans le sable, sous les pierres et sous les algues) ou l'homochromie dissimulatrice, si bien illustrée par les poissons plats.

Assurer la descendance

La reproduction des espèces intertidales diffère finalement assez peu de celle des autres animaux marins. Notons toutefois que, lorsqu'on s'élève du bas de l'estran vers le haut (et que le nombre d'espèces diminue !), la multiplication asexuée devient plus rare, l'incubation des œufs est plus fréquente, et le nombre des espèces ayant des larves planctoniques diminue. En réalité, tous les cas de figure sont possibles. Tous les petits crustacés des hauts niveaux (talitres, gammare, liges...) incubent leurs œufs et donnent naissance à de jeunes individus semblables aux parents. C'est aussi le cas de *Littorina saxatilis*, mais pas celui de *Melaraphe neritoides*, pourtant située plus haut sur l'estran. Les balanes, même les espèces situées en haut de l'estran, ont toutes des larves planctoniques, ainsi que la plupart des annélides. Cependant, l'œuf de l'arénicole évolue dans la galerie de la femelle et donne naissance à une larve, enveloppée d'une gangue de mucus, qui sera entraînée vers les plus hauts niveaux par la marée montante.

Dans le cas d'un développement direct (la larve ressemble aux adultes), l'établissement des juvéniles au bon niveau de la zone intertidale est assuré, mais le brassage génique des populations est faible, favorisant la sélection de populations adaptées au micromilieu local. Dans le cas d'un développement passant par une phase planctonique, la durée de vie de la larve est souvent courte. La libération des larves se produit pendant la marée haute, la ponte d'une population étant synchronisée. Ces larves ont des tropismes positifs ou négatifs favorisant un positionnement adéquat, facilité parfois par des substances émises par les adultes.

Ainsi, vivre à la plage est l'apanage d'une minorité d'espèces. Plus on s'approche du haut de la zone intertidale, plus elles deviennent rares. Celles qui s'y trouvent sont extraordinairement bien adaptées à leurs conditions de vie si changeantes, au point parfois de ne pouvoir subsister ailleurs, comme les talitres. Il existe donc bel et bien une faune typiquement intertidale, dont les stratégies de survie uniques justifient l'intérêt qu'on leur porte. Cette faune est régulièrement menacée par les marées noires. L'inventaire de sites de référence permettra aux biologistes d'estimer comment et à quelle vitesse la faune intertidale se restaure dans les sites touchés par la marée noire et de mesurer avec précision les dégâts causés, si jamais une autre catastrophe devait se produire.

François LALLIER est professeur à l'Université Pierre et Marie Curie et directeur du Laboratoire Adaptation et diversité en milieu marin de la Station biologique de Roscoff. **André TOULMOND** est professeur émérite à l'Université Pierre et Marie Curie et fut directeur de la Station biologique de Roscoff de 1994 à 2003.

P. HOCHACHKA et G. SOMERO, *Biochemical adaptation : mechanism and process in physiological evolution*, Oxford University Press, 2002.

C. LITTLE et J. KITCHING, *The biology of rocky shores*, Oxford University Press, 1996.

Y. TURQUIER et M. LOIR, *Connaître et reconnaître la faune du littoral*, Éditions Ouest-France, 1981.

Vivre serein dans un monde cruel

Dans un univers où certains groupes adoptent une attitude agressive systématique, une communauté coopératrice peut-elle survivre et s'imposer ?

L'intérêt collectif est souvent opposé à l'intérêt individuel. Ce type de situation est magnifiquement illustré par le *dilemme du prisonnier* dont les règles sont explicitées sur la figure 1 et qui semble condamner les participants à l'égoïsme agressif. À long terme toutefois, l'intérêt collectif peut l'emporter. En effet, si les mêmes situations se répètent (*dilemme itéré du prisonnier*), la rationalité peut consister à faire confiance à autrui, même si nous ne sommes pas certains qu'il ne profitera pas de notre main tendue : la perspective de futures rencontres fructueuses rend acceptable le risque de se faire temporairement exploiter. Les expérimentations, menées par Robert Axelrod et ses continuateurs, l'ont établi : même sans contrainte policière, même sans motivation morale, les individus choisissent majoritairement de s'entendre et de coopérer à long terme.

Qu'en est-il cependant des situations où la tactique de chacun est immuable, soit par volonté pacificatrice, soit par ignorance du statut du partenaire ? Nous verrons par des simulations informatiques que dans certaines confi-

gurations géométriques d'interaction entre communautés, l'intérêt collectif peut être préservé et que des attitudes de coopération peuvent dominer.

Miraculeuse coopération

Le *dilemme du prisonnier* nous fait mieux comprendre les mécanismes coopératifs en général, notamment de nombreux phénomènes observés par les psychologues, les sociologues, les spécialistes de stratégie politique et militaire, les économistes et les théoriciens de l'évolution. Le mécanisme qui amende ou élimine les individus agressifs est la réactivité des stratégies de type *donnant-donnant* qui coopèrent si vous coopérez, qui punissent votre agressivité si vous tentez de les exploiter. En revanche, si personne n'a le temps de nouer de relation suivie avec ses vis-à-vis et d'en tirer des leçons, le *donnant-donnant* et les stratégies réactives du même type n'ont aucun effet dissuasif. Ne devient-il pas alors évident que ne survivront que ceux qui saisissent toute occasion de bénéfice, aussi durs et intransigeants que soient leurs comportements ?

Nous observerons, en analysant les effets des « réseaux de communautés », qu'il existe d'autres mécanismes de mise

1. Le dilemme du prisonnier

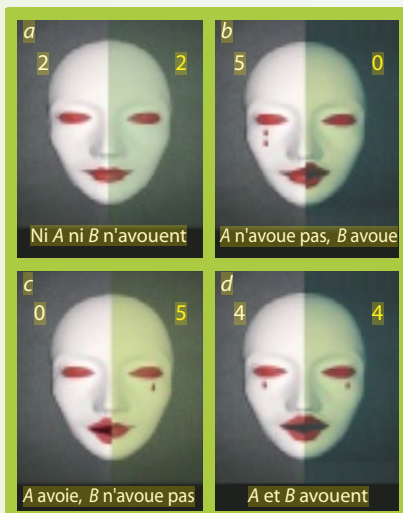
Deux malfaiteurs A (représenté par la moitié de visage de gauche) et B (représenté par la moitié de visage de droite) sont arrêtés et placés dans deux cellules différentes. Le juge leur propose un marché : « Si aucun de vous n'avoue (a), vous ferez deux ans de prison chacun ; si l'un avoue que vous prépariez une attaque de banque et que l'autre ne dit rien (b et c), celui qui avoue sera libéré, celui qui n'a rien dit fera 5 ans de prison. Si vous avouez tous les deux (d), vous ferez 4 ans de prison chacun. »

Nous utiliserons ces coefficients dans nos modèles. L'avoué est assimilé à l'attitude agressive (on trahit la confiance de son compère) et la coopération est assimilée au refus d'avouer (on reste solidaire).

Ce jeu est le prototype des relations où l'intérêt personnel s'oppose à l'intérêt collectif : chacun est tenté

de trahir, mais pourtant l'intérêt collectif est que chacun se taise. Dans des expériences menées par Robert Axelrod, on propose plusieurs fois de suite à deux individus de jouer à ce jeu (*dilemme itéré du prisonnier*). Les joueurs ne connaissent que les choix passés de l'autre joueur et ils peuvent en tenir compte.

La stratégie de jeu *donnant-donnant* est : « Je coopère la première fois, puis les autres fois, je joue au coup n ce que l'autre joueur a joué au coup $n - 1$ ». C'est une très bonne méthode de jeu et lors d'un tournoi où de nombreuses stratégies sont confrontées elle obtiendra souvent le meilleur résultat total. La présence de ces stratégies réactives et coopérantes (*donnant-donnant* n'est agressive qu'en réaction à une agression) conduit presque toujours à l'élimination des stratégies agressives.



en place de la coopération, différents de ceux résultant des comportements réactifs. Ces réseaux modélisent des mondes biologiques, sociaux ou économiques habités par des entités n'ayant pas la possibilité de réagir ; et pourtant, des régimes stables de coopération y sont possibles, fondés sur d'autres mécanismes dont il faudra tenir compte pour analyser la mise en place et le maintien de systèmes biologiques, sociaux ou économiques coopératifs. Nos simulations ont été menées à l'aide d'un logiciel développé par Jérémie Briffaut au sein de l'équipe *Systèmes Multi-agents et Comportements* du Laboratoire d'informatique fondamentale de Lille du CNRS.

Dans le modèle des réseaux de communautés, l'espace social est un graphe dont les nœuds sont occupés par des ensembles d'individus, les communautés. Chaque nœud est assimilé à un groupe (un village, un pays, une entreprise, une catégorie professionnelle, etc.), possédant une « culture » qui définit le comportement de ses membres.

Chaque individu interagit avec les individus de sa communauté (présents sur le même nœud) et avec tous les individus placés sur les nœuds reliés au sien. Lors de ces interactions, des points sont distribués selon des règles équivalentes à celles du *dilemme du prisonnier* : (1) Quand deux individus coopérants entrent en contact, ils tirent chacun 3 points de leur rencontre ; (2) Quand deux individus agressifs entrent en contact, ils obtiennent chacun 1 point ; (3) Quand un individu agressif rencontre un individu coopérant, l'agressif gagne 5 points et l'autre, qui se fait exploiter, ne gagne rien. Le coefficient 5 est parfois remplacé par un coefficient plus élevé qui favorise les individus agressifs.

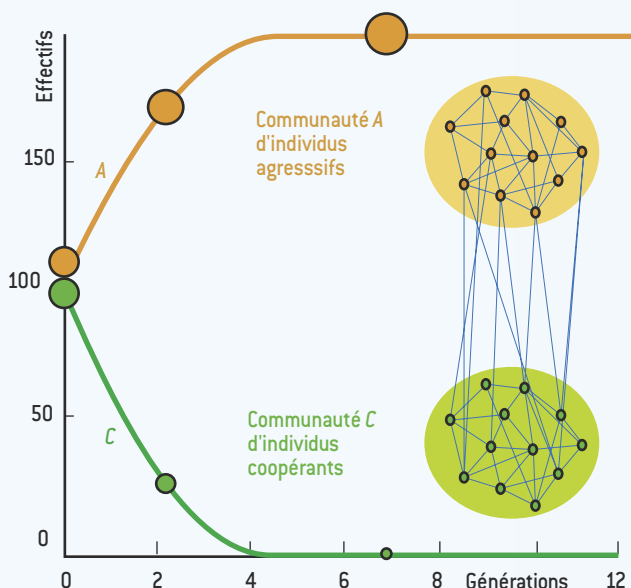
Ce système de rétribution du *dilemme du prisonnier* justifie l'utilisation des adjectifs coopérant et agressif. Il n'incite pas à la coopération, et bien pire, avec ces règles, l'individu agressif gagne plus de points, quel que soit l'individu rencontré :

(a) si l'individu rencontré est agressif, être agressif donne 1 point au lieu de 0 ; (b) si l'individu rencontré est coopérant, être agressif donne 5 points au lieu de 3.

Cependant le problème est plus délicat qu'il n'y paraît, car gagner individuellement à chaque rencontre en adoptant un comportement agressif coûte globalement à la communauté dont on fait partie : en effet, une communauté isolée d'individus coopérants gagne 3 points par individu à chaque rencontre, alors qu'une communauté isolée d'individus agressifs n'obtient qu'un point par individu et par rencontre. L'agressivité est rentable à la condition qu'elle ne se généralise pas et que subsistent toujours de bonnes poires. Dans notre modèle, cet antagonisme entre intérêt personnel et intérêt collectif existe dès que deux individus se rencontrent : chacun a intérêt à être agressif, pourtant si les deux individus coopèrent, ils gagnent collectivement $3 + 3 = 6$ points, ce qui est mieux que s'ils sont tous deux agressifs ($1 + 1 = 2$ points), et même mieux que si l'un se laisse exploiter par l'autre ($0 + 5 = 5$ points).

Les générations successives

Pour évaluer les conséquences des comportements, nous envisagerons une évolution dynamique des communautés : chaque individu totalise le nombre de points qu'il gagne lors de ses rencontres avec les membres de sa communauté et ceux des communautés liées. Ses points comptés, chaque individu se reproduit et a un nombre de descendants proportionnel à la moyenne des points qu'il a tirés de ses échanges (intra-communautaires et extra-communautaires). Si un individu coopérant en rencontre 10 autres et rencontre 20 individus agressifs, il gagne $(10 \times 3 + 20 \times 0) / 30 = 1$ point en moyenne. Cela correspond, par exemple, à un seul descendant.



2. Quand l'agressivité l'emporte

Deux communautés A et C sont liées. La communauté (ou le « nœud ») A est composée de 100 individus agressifs, la communauté (ou le « nœud ») C de 100 individus coopérants. Chaque individu rencontre tous les individus de sa communauté et tous les individus des nœuds voisins.

À chaque rencontre, des points sont distribués (attitudes coopérante contre coopérante donne 3 points à chacune, coopérante contre agressive donne 0 à coopérante et 5 à agressive, agressive contre agressive donne 1 point à chacune). Le nombre de descendants d'un individu à la génération suivante (après toutes les rencontres) est proportionnel à la moyenne de ses gains. Le nombre total d'individus (ici 200) est constant d'une génération à la suivante.

La simulation numérique montre une évolution inéluctable : la communauté agressive l'emporte détruisant l'autre (sur les graphes de cette figure et des figures suivantes, les cercles ont des surfaces proportionnelles aux effectifs des communautés représentées).