

## CHAP. 3 – TRAITS D'HISTOIRE DE VIE - EXEMPLE DES STRATÉGIES DE REPRODUCTION

### Théorie des traits d'histoire de vie (Life-history traits Theory)

Pourquoi la mouche se reproduit-elle à 12 jours et la tortue géante à 30 ans ? Comment expliquer que certaines mésanges font une seule couvée et d'autres deux dans la même population ? Pourquoi certains lézards vivipares choisissent de rester au soleil pendant l'incubation pour produire plus de mâles (le déterminisme du sexe est dépendant de la température comme chez les tortues) ? [1]

On appellera traits d'histoire de vie la distribution des événements majeurs au cours de la vie d'un individu qui contribuent directement à la production et la survie des descendants : timing et intensité de reproduction, mécanismes aboutissant à cette distribution temporelle. On considérera la durée de vie, la taille à la naissance, le mode de croissance, l'âge de la maturité sexuelle, les conflits entre croissance somatique / maintenance / réparation et reproduction, les décisions du nombre, de la taille et du sex-ratio des descendants, l'investissement dans la portée actuelle (soins aux jeunes) et les portées futures. C'est une façon moderne d'aborder les stratégies de reproduction ! Deux éléments sont cruciaux pour permettre la sélection naturelle et la variation des phénotypes : la variation environnementale et la variation génétique, la seconde étant plus rare.

Trait : tout paramètre mesurable

Trade-off : terme très général pour qualifier les choix effectués en fonction des coûts et bénéfices associés à une activité.

Au cours de sa vie un individu doit nécessairement faire des choix, prendre des décisions (Trade-off), par exemple décider de se reproduire maintenant ou attendre demain. Ces choix ont des effets positifs sur certains traits et négatifs sur d'autres. Le but est toujours de transmettre le maximum ses gènes au cours de sa vie (optimiser sa fitness) mais on peut choisir par exemple entre la reproduction actuelle et les suivantes, entre faire beaucoup de descendants ou des descendants de meilleure qualité reproductive (Stearns 1992) [2]. Les trade-off ont leur origine dans les limites physiologiques de l'organisme. S'il est possible d'identifier les trade-off, on peut espérer faire des modèles et prédire les valeurs optimales pour les traits étudiés. Le modèle sera valable pour une population, mais au niveau de l'individu les choix pourront varier. On aboutit à des règles de décisions (ou normes de réaction) qui seront optimales si elles maximisent la fitness pour chaque condition environnementale. N'oublions pas que les colonies d'insectes eusociaux se comportent comme un superorganisme et vont être confrontées à des trade-off comme la décision de commencer la production des sexués,

et selon quel sex-ratio.

Dans les cas extrêmes, ces normes de réaction aboutiront à des phénotypes différents. C'est ainsi que criquets des plaines d'Afrique de l'est vont changer de couleur lors de la mue en fonction du substrat. Ils vont devenir noir sur une zone brûlée ou vert sur l'herbe. On peut reproduire ce développement en laboratoire en élevant les larves sur des papiers de couleur différente. Cette adaptation est importante pour la survie de l'animal. La couleur définitive est atteinte lors de la mue imaginaire [3].

## 1. Diversité des stratégies de reproduction

- annuelle pour la plupart des espèces ;
- rapide : rongeurs (rat, souris, etc.), moineau domestique (5 nichées par an) ou lente (exemple de la frégate qui attrape les poissons volants qui essaient d'échapper aux prédateurs événement rare ce qui entraîne un développement lent des jeunes, plus d'un an, ce qui est la période d'élevage la plus longue connue chez les oiseaux [4]) ;
- une fois dans la vie : la plupart des insectes, presque tous les saumons meurent après la ponte, 5% seulement se reproduisent une deuxième fois, les anguilles et les congres.
- certains poissons changent de sexe au cours de leur vie, c'est le cas du mérrou qui à maturité sexuelle vers 5 ans devient femelle jusqu'à 12 ans puis mâle jusqu'à la fin de sa vie (parfois 30 ans) [5].

Reproduction irrégulière ("années sabbatiques" [6])

- elle est connue chez l'albatros hurleur de l'Antarctique (*Diomedea exulans*) ou le pétrel des neiges (*Pogodroma nivea*) : tous les deux ans.

Pétrel des neiges de Terre Adélie : oiseau totalement blanc qui présente des variations de taille corporelle. C'est un trait d'histoire de vie. Il se reproduit durant l'été austral, se nourrit sur des fragments de banquise qui dérivent (jusqu'à 300km), le mâle et la femelle incubent en alternance par périodes d'un mois, idem pour l'élevage des poussins. La reproduction s'effectue une année sur 2, la 1ère reproduction à 8 ans. L'animal adulte pèse 250 à 550g, il existe des localités avec de petits individus, ou d'autres avec de grands individus et des localités où les 2 types coexistent. Le mâle est 20% plus gros que la femelle. L'incubation des poussins dure 44.5j. La durée du séjour en mer est corrélée à la taille corporelle, donc l'alimentation des poussins aussi. On constate une forte variation de survie selon les années. La prédation par les skuaw sur poussins est importante. La philopatrie faible car le nombre de sites reproducteurs sur les rochers autour de l'Antarctique est en augmentation avec le réchauffement climatique.

- pétrel bleu des Kerguelen (*Halobaena caerulea*) : 30 à 65% des couples s'abstiennent chaque année, en moyenne un couple se reproduit tous les 1,5 ans. Doit faire longs trajets en mer pour se nourrir. Si la nourriture est abondante il accumule des réserves pour couvrir son œuf. Le pétrel plongeur se nourrit à proximité et niche tous les ans.
- la vipère aspic (*Vipera aspic*) se reproduit en moyenne tous les 3 ans. Par radiotracking on a montré qu'elle passe beaucoup de temps à l'affût de mulots, et se déplace peu. Elle doit accumuler des réserves importantes de graisses pour pouvoir se reproduire. La gestation dure 3 mois, les vipéreaux accumulent des graisses pendant leur

développement embryonnaire car ils doivent ensuite vivre seuls pendant 6 à 8 mois sans s'alimenter. La couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*), et les autres couleuvres étudiées dans la région de Chizé sont des chasseurs actifs et omnivores, occupent un vaste domaine vital, elles sont souvent arboricoles, elles accumulent rapidement des réserves et se reproduisent presque chaque année. On distingue les « *capital breeders* » comme la vipère, des « *income breeders* » comme la couleuvre selon les sources d'énergie utilisées dans la reproduction (réserves corporelles pour les *capital* et proies récemment digérées pour les *income*). La viviparité favorise plutôt la stratégie *capital* car elle nécessite une longue gestation immobile (voir le film sur les serpents dans la série "Des bêtes et des hommes"). Une étude récente utilisant des radio-isotopes a montré que 10 espèces de bécasseaux arctiques (Groenland et Canada arctique) utilisent les aliments trouvés sur place et ne sont donc pas des *capital breeders*, contrairement à ce que l'on pensait. En effet, on considérait que ces oiseaux emmagasinaient des réserves en hiver et les réinvestissaient dès leur arrivée dans le Nord [7].

#### Fécondation différée :

Chez les chauve-souris micro-chiroptères l'insémination a lieu en automne et la fécondation est différée à l'ovulation au printemps.

Chez les reines d'insectes, sociaux la spermathèque permet la conservation du sperme pendant de nombreuses années (le record de longévité d'une reine de fourmis en laboratoire est de 28 ans).

#### Ovo-implantation différée :

Chez le chevreuil l'accouplement a lieu en été, l'œuf est bloqué au stade blastocyste jusqu'à l'automne où se fait l'implantation pour permettre les naissances au printemps. Existe aussi chez le cerf du Père David en Chine et dans divers autres groupes de mammifères (phoques, otaries, fouine, vison, ours et tatou).

#### Divers :

Gestation gastrique existe chez une grenouille d'Australie : œufs avalés par la femelle, sécrétion gastrique s'arrête, pas d'alimentation pendant 6-8 semaines, puis jeunes expulsés.

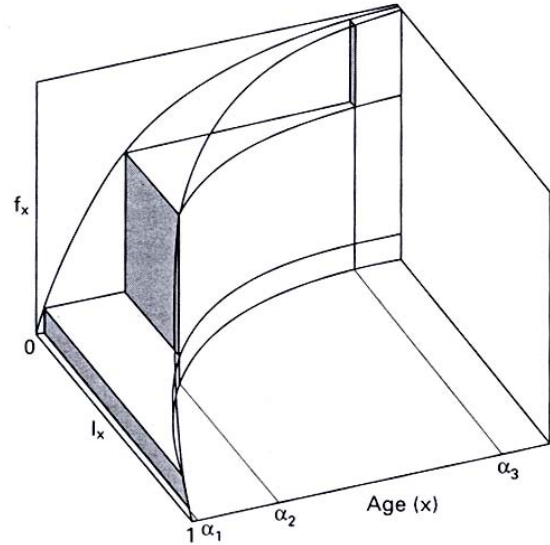
### Les modèles

#### **a) croissance et reproduction : âge de la maturité sexuelle**

Le premier problème de l'individu sera de savoir quand commencer à se reproduire. La croissance est nécessaire pour arriver à l'âge adulte, mais il y a des risques de mortalité. La durée de la vie reproductive est inversement corrélée avec la longueur de la période de maturation. On a donc un trade-off entre fécondité et survie. Cette théorie de l'âge optimal de la maturité a été présentée par Gadgil et Bossert (1970), puis formalisée par divers modèles dont celui de Kozłowski (à partir des années 1980). On parle de modèle d'allocation des ressources (*Resource allocation model*). Il existe d'autres modèles de ce type.

**Figure 1** Modèle de Kozłowski : optimisation de l'âge ( $x$ ) de la maturité sexuelle en fonction de la probabilité de survie ( $l_x$ ) et de la fécondité potentielle ( $fx$ ). La section sombre indique la durée de vie reproductive espérée à trois âges  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  et  $\alpha_3$ .

D'après BE4, fig. 13.2, p. 315

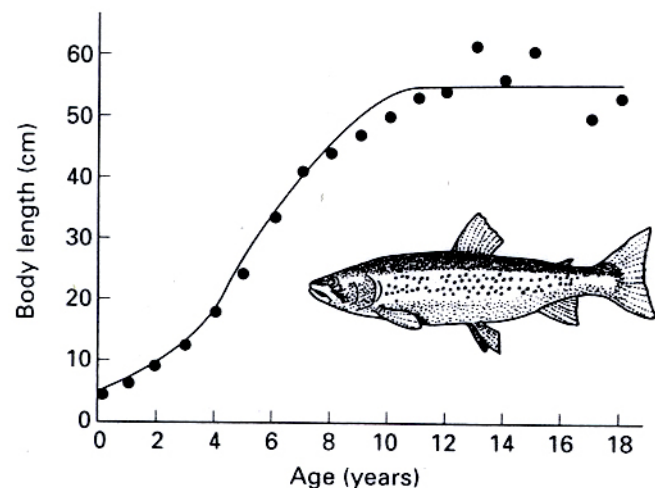


Il ressort du modèle qu'il existe un âge optimal pour passer de la croissance à la reproduction et optimiser les succès reproductifs. Ce modèle permet aussi de prédire le poids optimal à la maturité sexuelle où s'arrête la croissance.

Ces prédictions sont violées si l'animal continue de croître après la maturité sexuelle, ce qui est le cas de nombreux poissons, et autres poïkilothermes. Dans ces conditions il apparaît que l'animal, après sa première saison de reproduction retourne à la croissance pondérale puis alternera. La croissance peut être simulée par une courbe de Bertalanffy,  $z_x = z_\infty \{1 - \exp(-kx)\}$ , où  $z_x$  est la taille à l'âge  $x$ , et  $k$  le coefficient de croissance. Cela a été vérifié chez la truite arctique *Salvelinus alpinus* dans le Labrador.

**Figure 2** Poids corporel en fonction de l'âge chez la truite arctique au Labrador. Points : prédiction selon le modèle d'allocation des ressources.

D'après BE4, fig. 13.3, p. 316



Les poissons clown (*clownfish, Amphiprion percula*) sont dans une situation particulière. Ils vivent dans les anémones où ils trouvent le gîte, la protection et le couvert. Ils forment des groupes composés d'une femelle dominante de 65 mm, et de quelques mâles subordonnés plus petits qui fertilisent la femelle. Si le dominant disparaît, l'un des petits prend sa place et se met à grandir et change de sexe pour devenir femelle. Des expériences ont montré que la femelle dominante tolère les autres à condition qu'ils ne dépassent pas 80% de son poids, sinon elle les chasse. Les poissons sont prisonniers et ne tentent pas de changer d'anémone, car la prédation est très forte, et toutes les anémones sont occupées. Il vaut mieux attendre son tour en bloquant sa croissance [8].

### Influence des conditions du milieu : exemple du guppy

Les guppys mâles soumis à une forte prédation atteignent la maturité sexuelle plus précoce et donc une fécondité plus forte. C'est ce qui a été observé dans l'île de Trinité (Caraïbes) par Reznik (1997), en amont des rivières les prédateurs sont peu nombreux alors qu'en aval il y a de nombreux cichlidés et autre characins. Si on transplante les guppys dans un milieu pauvre en prédateurs, en 6,9 générations, soit 4 ans, les mâles s'adaptent génétiquement à leur nouveau milieu. L'adaptation est complète au bout de 7 ans, soit 12,7 générations pour les femelles. A ce stade les poissons ont acquis les caractéristiques des poissons vivant avec une pression de prédation faible : maturité sexuelle plus tardive et fertilité plus faible. On a pu écrire que cette situation représente le darwinisme en marche [9].

Figure 3 Traits d'histoire de vie en fonction du niveau de prédation chez le guppy

(Science et Vie Junior hors série "La théorie de l'évolution", n° 27, janvier 1997)



### **b) Investissement reproductif et coût de la reproduction**

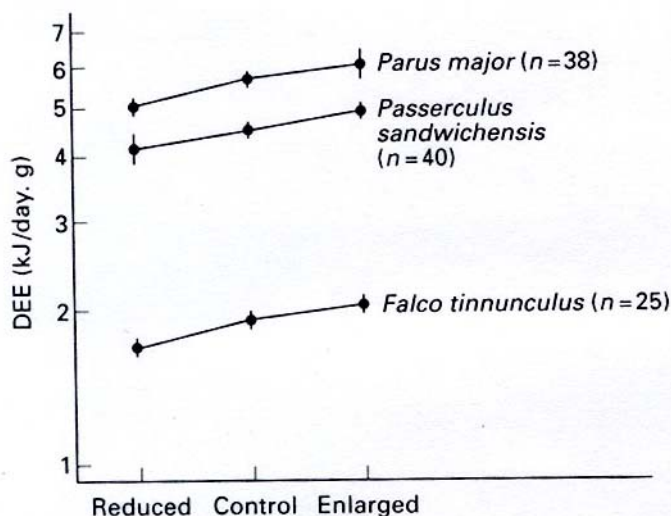
Selon la théorie de l'investissement parental de Trivers (1972), reprise par Williams (1976), le coût de la reproduction reflète un trade-off entre reproduction actuelle et

reproductions futures. Rappelons que l'investissement reproductif décrit les ressources affectées à la reproduction présente : produire plus d'œufs, des œufs plus gros, soigner mieux les jeunes, etc. La valeur reproductrice résiduelle est ce qui reste pour les reproductions futures. Cependant, on n'avait aucune donnée expérimentale confirmant cette théorie.

Plusieurs études ont été réalisées sur des oiseaux dont on a manipulé la taille de la couvée, et mesuré l'effort parental en calculant la dépense énergétique journalière (par ex. à partir du temps de vol nécessaire pour alimenter les oisillons). Il a été vérifié que la dépense augmente bien avec le nombre de petits à élever chez le moineau de savane (*Passerculus sandwichensis*), la mésange charbonnière (*Parus major*) et le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*).

Figure 4 Effet de la taille de la couvée chez trois espèces d'oiseaux sur la dépense énergétique journalière (DEE – Daily Energy Expenditure). Des oisillons sont enlevés (Reduced) et confiés à un autre couple (Enlarged).

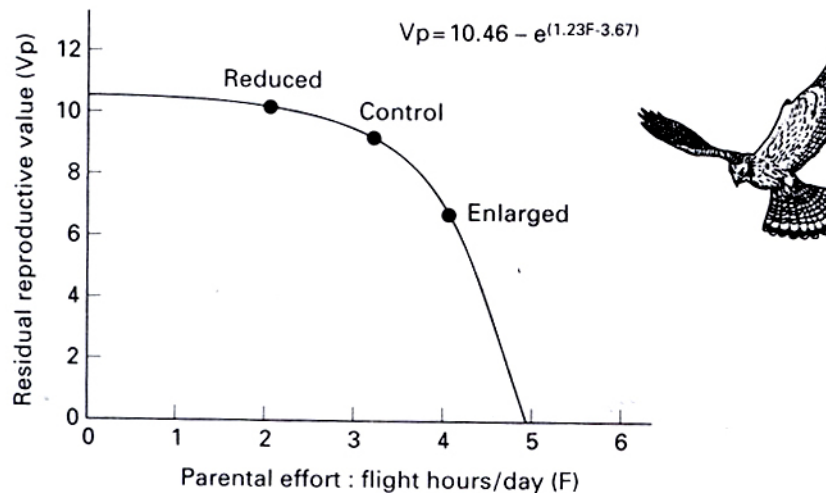
D'après BE4, fig. 13.7, p. 322



Chez le faucon crécerelle, on a par ailleurs vérifié que le surplus de jeunes à élever a un coût sur la reproduction ultérieure : la valeur reproductrice résiduelle passe de 9 à moins de 7 descendants potentiels si on alourdit la charge de la couvée (Daan et al 1990).

Figure 5 Valeur reproductive résiduelle à l'issue d'une couvée, en fonction de l'effort parental (heures de vol par jour) chez le faucon crécerelle.

D'après BE4, fig. 13.8, p. 323

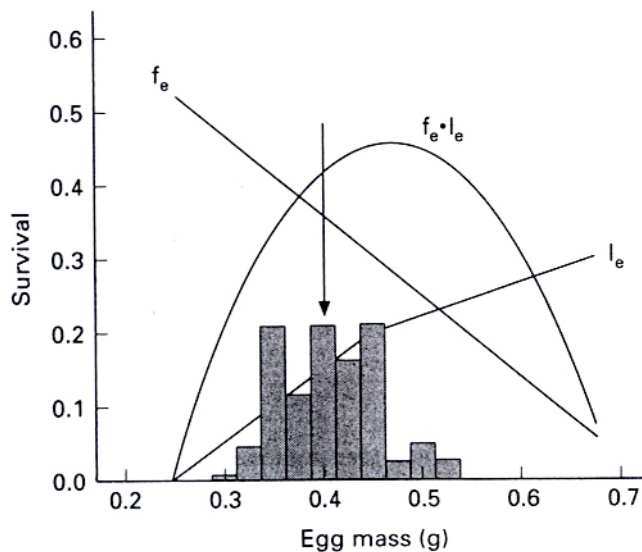


### c) Nombre et taille des descendants

Un autre trade-off fondamental dans la théorie des traits d'histoire de vie est le lien entre le nombre de descendants et leur taille. Cela a été étudié chez le lézard californien *Uta stansburiana* (situation simple en l'absence de soins parentaux) et la mésange charbonnière.

Figure 6 Nombre d'œufs par ponte ( $f_e$ ), survie des nouveau-nés ( $l_e$ ) et la courbe intégrée en fonction des deux variables ( $f_e \cdot l_e$ ) comme estimation de la fitness dans une population de lézards manipulés. Les barres montrent la distribution des poids des œufs dans la nature (la flèche indique la moyenne).

D'après BE4, fig. 13.13, p. 329



Les expérimentateurs ont réduit la taille des œufs en prélevant du vitellus avec une seringue, et mesuré la survie de ces animaux un mois après. Il apparaît que la fitness est la meilleure pour les œufs de taille moyenne.

Des travaux récents récapitulant 16 ans d'observations des babouins d'Amboseli (au pied du Kilimandjaro), menés par Joan Silk (Los Angeles), montrent que les mères les



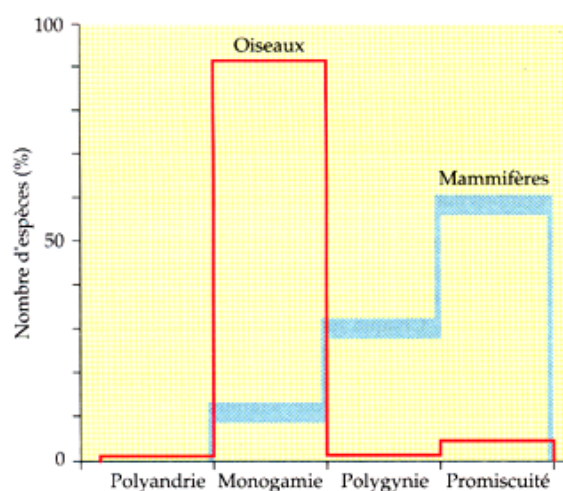
plus sociales (qui consacrent beaucoup de temps aux relations avec d'autres femelles) parviennent à élever plus d'enfants au-delà de l'âge d'un an (équivalent à 5 ans pour un enfant humain), seuil à partir duquel la mortalité est plus faible [10]. La socialité est donc favorable pour la reproduction.

## 2. Les systèmes reproducteurs (structures socio-sexuelles)

On distingue 4 grandes catégories de systèmes reproducteurs à soins parentaux.

du grec *monos* = seul, *gamos* = mariage, *polus* = nombreux, *gunê* = femme, *andros* = mâle.

Figure 7. Répartition des systèmes reproducteurs chez les oiseaux et les mammifères (dans Rosenzweig et coll., p ; 428, fig. 12.13)



La génétique moléculaire a révolutionné l'étude des systèmes socio-sexuels : les systèmes d'appariement ("social mating systems") sont distincts des systèmes socio-génétiques ("genetic mating systems").

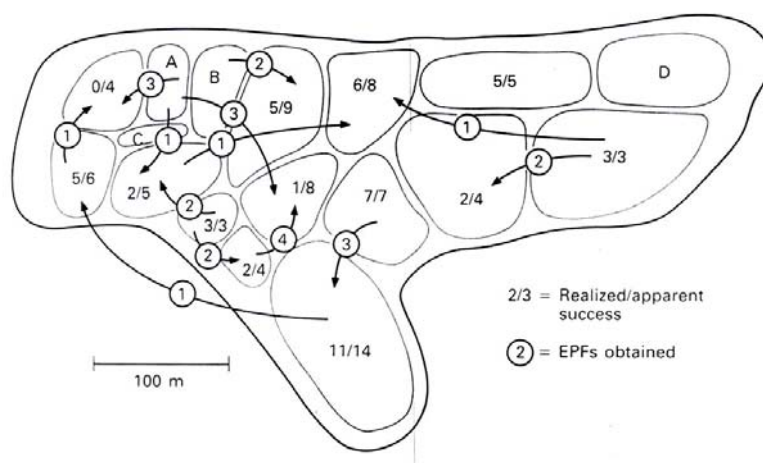
Divers systèmes socio-sexuels :

- Monogamie : couple stable au moins pour une saison
- La polygamie correspond à deux cas : polyandrie (plusieurs mâles pour une femelle) et polygynie (un mâle avec plusieurs femelles)
- Polygynandrie. La dernière situation est le système communautaire de promiscuité où l'on observe de nombreux accouplements sans associations durables (donc mélange de polygynie et de polyandrie)
- monogamie : couple stable au moins pour une saison de reproduction, 92% des oiseaux sont monogames en général pour une saison de reproduction, plus rarement avec une monogamie pérenne (cygnes, oies, albatros, grues, pigeons, choucas, tourterelles), elle est rare chez les poissons (hippocampe). Environ 5% des mammifères seulement sont monogames (gibbons, loups). Chez les invertébrés, la monogamie est rare (nécropores, quelques espèces de crustacés, insectes sociaux ou non sociaux). Des travaux récents sur les relations de parentèle à l'aide marqueurs génétiques (ADN)



ont révélé qu'en réalité chez les oiseaux de nombreux mâles vont féconder d'autres femelles (exemple du carouge à épaulettes...) et que les reines de fourmis ou d'abeille s'accouplent de nombreuses fois avec des mâles différents (jusqu'à 30 fois chez l'abeille). Il faut distinguer la monogamie sociale de la monogamie vraie génétique. Pour mémoire, rappelons que selon Lorenz, les animaux domestiques étaient dénaturés car infidèles, à l'inverse des choucas ou des oies !

**Figure 8** Succès reproductif de mâles de carouge à épaulettes au Canada (Ontario) par analyse génétique. La fraction représente le nombre de petits biologiques / nombre total d'oisillons élevés par un mâle. Les flèches montrent les fertilisations hors couple. La plupart sont dues à des mâles voisins.



D'après IBE, fig. 9.5, p. 230

Chez le carouge à épaulettes, le succès reproductif du mâle comporte 17 à 35% de fertilisations hors couple selon les années

### Monogamie chez les oiseaux

On a toujours considéré que cela permettait l'élevage d'un plus grand nombre de jeunes (Lack 1968) et que l'investissement parental devant se faire envers les descendants génétiques, cela permettait donc d'assurer un meilleur succès reproductif. La monogamie est de règle chez les espèces où les deux partenaires partagent l'incubation, sont longévifs, pondent un seul œuf en général tous les deux ans (oiseaux marins où la fidélité est corrélée à la longévité) ou bien quand le mâle nourrit la femelle dans le nid (rapaces pêcheurs). Les deux sexes sont essentiels, la mort ou le retrait expérimental de l'un d'eux entraîne l'échec de la couvée. Cette explication n'est pas suffisante chez les oiseaux chanteurs où les deux sexes aussi élèvent en commun les jeunes. Si le mâle est enlevé pendant l'élevage des jeunes, les femelles en général arrivent à élever 40 à 70% de la couvée (51% chez le bruant chanteur, 66% chez le moineau maritime et 38% chez le junco ardoisé. Cela suggère que le mâle clairement accroît le succès reproductif, mais il n'est pas indispensable. Il pourrait être plus important en période de disette alimentaire.

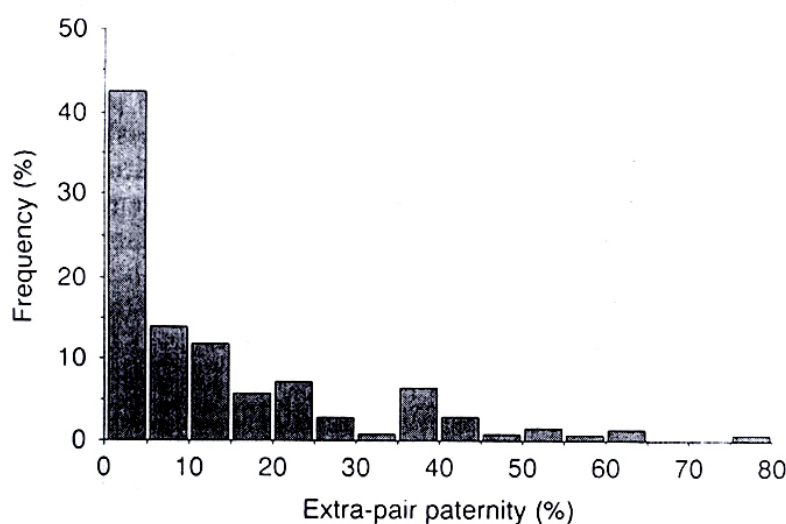
### Polygynie chez les oiseaux monogames

En fait, on s'aperçoit que le mâle peut avoir une autre femelle si l'occasion se présente, par exemple suite à la disparition d'un voisin. La véritable fidélité sexuelle est rare. Les études de la paternité hors couple sont faciles chez oiseaux car les hématies sont nucléées, il suffit de faire un prélèvement sanguin. La mésange bleue est l'image de la fidélité, pourtant la femelle s'échappe pour de brèves liaisons furtives avec d'autres

mâles du voisinage et 10 à 18% des petits sont d'un autre père (36% des nids). Dans ce cas le mâle pourra aider l'une des femelles ou répartir son investissement entre les deux nids. Le record est le mérion bleu d'Australie (*Malurus cyaneus*) avec 76% des jeunes provenant d'un autre mâle. La polygynie occasionnelle a été observée chez 43% des 136 espèces de passereaux européens bien étudiés (Figure 9). Ces données suggèrent que la monogamie est apparue chez de nombreux oiseaux plutôt parce que les possibilités de polygynie sont limitées. Une autre hypothèse consiste à attribuer la monogamie aux conditions du milieu, ce serait une adaptation au manque d'espace pour la nidification.

**Figure 9** . Distribution de la fréquence des paternités hors-couple (mesurées par le % des jeunes dans le nid nés d'un père étranger, n = 136).

D'après Petrie & Kemperer, TREE 1998.



Au total, sur 180 espèces d'oiseaux monogames étudiés actuellement, seulement 10% sont sexuellement monogames. Les quelques rares cas de monogamie génétique sont : accenteur mouchet, pouillot, faucon émerillon, vautour noir, pétrel fulmar, leach's storm petrel *Oceanodroma leucorhoa*, le record est le Cory's shearwaters *Calonectris diomedea* avec une monogamie durable et fidèle malgré la vie coloniale qui augmente le risque de EPC.

#### Types de polygamie chez les oiseaux :

- la femelle va s'accoupler avec un autre mâle (EPCs = Extra pair Copulations) ce qui peut donner dans le nid des petits d'un autre père (EPFs = Extra Pair Fertilizations ou EPP = Extra Pair Paternity -> **PHC Paternité Hors Couple**).
- la femelle peut pondre dans un autre nid dont les occupants vont donc élever des poussins d'un autre couple (ISBP = IntraSpecific Brood Parasitism). La proportion de nids parasités peut être très élevée. Chez l'étourneau elle varie selon les populations de 5 à 46% des nids, de 3 à 31% chez les hirondelles. L'hirondelle des falaises (*Hirundo pyrrhonota*) peut même transporter ses œufs dans un autre nid après la ponte.
- la femelle peut aller pondre dans un autre nid après avoir été fécondée par le mâle du nid en question (QP = QuasiParasitism). Le quasi parasitisme semble rare, sur 130 espèces, il n'a été trouvé que chez l'hirondelle des rivages.

Ex chez l'hirondelle des rivages (*bank swallow Riparia riparia*, Amérique Nord) une étude sur 3 ans avec DNA a permis de trouver sur 45 nichées, 60% de couples monogames (81% des jeunes), PHC (EPF) fréquente pour 36% des couvées (mais 14% des poussins), ISBP dans 4% (1,8%) et QP dans 9% (2,4%). Le total est supérieur à 100% dans la mesure où certains couples cumulent deux types (QP + EPF ou ISBP + EPF).

Le taux de EPC et celui des PHC (EPP) ne correspondent pas forcément. Le taux de PHC varie de 0% des descendants chez le fulmar (*Fulmaris glacialis*), la plupart des oiseaux marins et les rapaces, jusqu'à 55% chez le bruant des roseaux (*reed bunting Emberiza schoeniclus*), de 41 à 57% chez l'hirondelle des arbres *Tachycineta bicolor*, il est variable de 10% à 35% chez les passereaux. Dans ce cas on a une véritable stratégie mixte, à la fois mâles et femelles se reproduisent avec un investissement reproductif double intra et extra couple.

Tableau 1. fréquence des copulations hors-couple

Espèce	% copulations hors couple observées	% nids paternité couple	% jeunes provenant de copulations hors couple
Pétrel fulmar	2	0	0
Cormoran huppé	14	20	18
Guêpier européen	4	5	1
Hirondelle pourprée	?	54	35
Pouillot	13	0	0
Gobe-mouches noir	?	15	4 à 24
Mésange bleue	5	36	10-18
Bruant indigo	2-3	48	27-42
Carouge à épaulettes	?	47	28
Diamant mandarin	5	8	2
Mérion bleu			76
Bécasseau commun	16	18,5	15,7

Divorce et PHC chez les oiseaux monogames. Le divorce est une rupture de la monogamie. Il est de 100% chez les flamants et les hérons, de 0% chez les albatros qui ont une période de fiançailles pouvant aller jusqu'à 3 ans. Le divorce peut se faire selon 3 possibilités : rupture du couple sur décision commune, sur l'initiative d'un partenaire, ou par intrusion d'un élément extérieur (dans ce cas, on parle de *forced divorce hypothesis*). Dans le premier cas, les deux partenaires s'aperçoivent de leur incompatibilité et de leur succès reproductif réduit, ils divorcent alors par « consentement mutuel » (*Incompatibility hypothesis*). Dans le second cas, le divorce est décidé par l'individu qui attend une meilleure fitness ultérieure (*better option hypothesis*). C'est souvent la femelle qui quitte le territoire du mâle et choisit un nouveau partenaire meilleur. L'analyse de 38 espèces d'oiseaux de 11 ordres montre une relation positive entre le taux de divorce et le taux de PHC. En Corse, le taux de divorce de la mésange bleue est deux fois plus élevé (59%) que sur le continent. Les femelles quittent probablement le mâle pour un autre qui a un

meilleur territoire en termes de végétation ou de nourriture. Cela se traduit l'année qui précède le divorce par des visites à d'autres mâles et un taux de PHC plus élevé.

Pourquoi des EPC ? C'est normal pour les mâles de disperser leurs gènes au maximum (production de spermatozoïdes non coûteuse). Cela entraîne une double conséquence pour le mâle : il investit dans des jeunes qui ne sont pas les siens (défavorable), mais on peut imaginer qu'en compensation il augmente sa fitness en dehors du couple. Il peut même pousser à l'extrême son comportement et répartir son investissement entre ses deux portées et nourrir aussi les jeunes de l'autre nid (par ex. chez le diamant mandarin).

Chez les femelles? On a pensé au début que les femelles étaient forcées à s'accoupler en EPC, mais ce n'est probablement pas le cas, il devient évident qu'il s'agit d'une stratégie active de la part des femelles pour augmenter leur succès reproductif. Les femelles de mérion bleu quittent leur nid au coucher du soleil pour chercher des EPC (découvert grâce à la télémétrie). Les femelles de la fauvette à capuchon (hooded warbler) ont même un chant spécial pour les appels de copulation extra couple.

Quels sont les avantages de ces copulations hors couple pour les femelles ?

- augmenter la variabilité génétique de leurs descendants en cas de variation de l'environnement.
- les femelles choisissent les mâles ayant des chants plus variés (fauvettes), qui sont aussi meilleurs pères et en bonne santé (bons gènes). Les femelles qui sont avec des mâles de moindre qualité font des EPC pour obtenir de meilleurs gènes (ex. la mésange bleue).
- assurance contre la stérilité éventuelle de leur partenaire et augmentation de la probabilité de fécondation avec le meilleur sperme.
- hypothèse de l'évitement d'incompatibilité génétique entre le sperme et l'ovule. On connaît divers exemples de conflits génomiques chez les vertébrés (incompatibilité foeto-maternelle ou entre CMH) et les insectes (bactéries féminisantes, chromosome Y tueur).

### **Mammifères monogames**

La monogamie chez les mammifères est rare, elle est typique des canidés (loup, *Canis lupus*). Dans d'autres cas, le couple dominant s'accouple aussi en dehors comme chez le loup éthiopien (*Ethiopian wolf*, *Canis sinensis*) où les jeunes ont plusieurs pères. La monogamie existe aussi chez le castor canadien ou la marmotte, mais chez la marmotte on a aussi 30% de paternités en dehors des mâles du groupe.

L'analyse d'ADN a permis de montrer le premier cas de monogamie vraie chez les rongeurs. Chez la souris de Californie (*Peromyscus californicus*), les couples formés bien avant la reproduction. 28 familles ont été suivies pendant 2 ans : tous les descendants sont bien issus des parents (David Gubernick). Dans cette espèce, le couple est obligatoire pour la survie des jeunes, c'est le seul cas connu chez les mammifères où le père est nécessaire, ce qui a donc, comme chez les oiseaux, favorisé la monogamie.

Parmi les rongeurs, on connaît aussi deux espèces de campagnols : *Microtus ochrogaster* dans les plaines, monogames et bons parents, et *M. montanus* des montagnes, volages et mauvais parents. Chez les campagnols des plaines monogames, on observe de nombreux accouplements pendant les 24h que dure l'œstrus. Cela déclenche la sécrétion de vasopressine chez le mâle qui devient agressif envers les autres mâles et paternel. Chez la femelle on a une sécrétion d'ocytocine qui déclenche le comportement maternel et la lactation. Si on bloque ces deux hormones, il n'y a pas de formation du couple. Chez le campagnol de montagne ces deux hormones sont présentes mais la répartition des récepteurs dans le cerveau est différente, c'est une espèce à système socio-sexuel de type promiscuité.

L'ocytocine est sécrétée pendant la lactation ; elle permet l'expulsion du lait, qui est normale pour les deux espèces. L'ocytocine est liée au système de récompense : la mère qui donne le sein a un taux d'insuline qui monte (mobilisation du sucre), les taux de gastrine (suc gastrique) et d'une hormone CCK (qui facilite la digestion et le transfert d'énergie) montent, le taux de cortisol baisse et la PA (pression artérielle) aussi, les vaisseaux de la poitrine se dilatent (augmentation de chaleur du sein). Cet état de détente est lié à l'ocytocine qui provoque la sécrétion du lait. Cela pourrait renforcer le lien mère-enfant, mais on ne peut éliminer un rôle possible de l'auto-apaisement du nourrisson lui-même. On a découvert que la deuxième espèce de campagnols (*M. montanus*) ne possède pas de récepteurs de l'ocytocine dans le septum, ce qui pourrait expliquer leur comportement maternel déficient.

### Polyandrie

Elle est très rare chez les oiseaux (0,4%), limicoles (phalaropes, jacanas, tinamides), quelques espèces de faisans et charadriides.

Exemple du bécasseau de la toundra (*Calidris temminckii*, *temminck's stint*) : la femelle pond une couvée qui sera soignée par le mâle, ensuite la femelle s'accouple à nouveau et couve cette fois. Cette double couvaison est intéressante dans la toundra où la saison est très courte mais très productive avec une prédation élevée.

Le bécasseau tacheté (*Arctitis macularia*, spotted sandpiper) est un bon exemple de polyandrie : la femelle peut faire 5 couvées (20 œufs) en 40 jours avec des mâles territoriaux qui vont couver à sa place. Elle est 25% plus lourde que le mâle, parfois elle incube la dernière ponte elle-même.



Figure 10. Bécasseau tacheté

Le jacana à longue queue asiatique : la femelle s'accouple avec une dizaine de mâles ayant chacun leur nid. La femelle du jacana noir du Mexique (ou du Panama) s'accouple avec au moins 4 mâles. Ces animaux vivent dans des marais où les jeunes sont très souvent mangés par les crocodiles. Chez ces oiseaux la femelle est plus grosse, plus colorée et plus agressive que le mâle. Elles se battent entre elles et peuvent détruire les couvées de la femelle battue. Dans ce cas, le mâle est disponible et une semaine plus tard il commence une nouvelle couvée.

Figure 11. Jacanas, la femelle est plus grosse que le mâle (dans Le comportement animal, p. 92)



La poule de Tasmanie est bigame, elle s'accouple avec 2 mâles et le trio élève les poussins (*Tribonyx mortierii*)

La polyandrie est très fréquente chez les insectes : la reine d'abeille s'accouple en moyenne 20 fois, elle existe chez les scorpions, certaines fourmis.

**Polygynie** : rare chez les oiseaux (2%), plus fréquente chez les mammifères (35%).

Un cas particulier est celui du harem où un seul mâle possède un groupe de femelles et assure la majorité des accouplements (cerf, lapins, équidés, otaries, babouins, etc.). L'avantage sélectif est que la surveillance des femelles est plus facile si elles sont groupées. La totalité des phénomènes de reproduction des otaries (accouplement, mise bas, allaitement) a lieu à terre ; préalablement, les mâles entrent en compétition pour la conquête d'emplacements où les femelles seront rassemblées en harem ; les mâles qui ne parviennent pas à contrôler un territoire sont définitivement exclus de la reproduction.

Chez les otaries éléphants de mer (2 espèces sur la côte Pacifique *Mirounga leonina* – *Southern elephant seal* - et *M. angustirostris* – *Northern elephant seal*, le mâle pèse 2,5 tonnes et les femelles au maximum 900kg), les trois ou quatre mâles dominants assurent 88% des accouplements (pour un groupe de 70 individus). Les mâles les plus gros et les plus forts ont les harems les plus nombreux. Être propriétaire d'un harem est si contraignant (2 mois sans manger) que généralement les mâles n'y arrivent qu'une ou deux années avant de mourir. Parfois le mâle écrase ses nouveau-nés au cours des combats, mais il est possible que ce ne soit pas le sien s'il n'était pas là l'année précédente (la gestation dure 11 mois !). Les femelles ne restent que quelques semaines sur la plage, elles mettent bas et s'accouplent tout de suite après. Les analyses

génétiques ont permis aussi de rejeter l'idée de fidélité chez le phoque gris (*gray seal*, *Halichoerus grypus*) où il existe aussi un système apparent de harem, mais 50 à 70% des paternités se font hors harem (lors d'accouplements aquatiques qui passent inaperçus).

#### Autre système polygyne : le lek

Les mâles s'agrègent dans un endroit commun pour parader appelé lek. Il correspond à un micro-territoire qui sera défendu. C'est la femelle qui visite les territoires et choisit selon le statut du mâle. Existe chez des insectes, anoures, oiseaux et ongulés.

Chez le tétras centrocercue le succès reproductif des mâles est très variable : seul un petit nombre attirent la majorité des femelles, il s'agit des meilleurs territoires situés au centre de la zone des leks.

**Polygynandrie.** La dernière situation est le système communautaire de promiscuité où l'on observe de nombreux accouplements sans associations durables (donc mélange de polygynie et de polyandrie) comme chez les rongeurs ou les macaques « partouzards » (J.-D. Vincent) (65% des mammifères mais de nombreuses espèces mal connues, 6% des oiseaux).

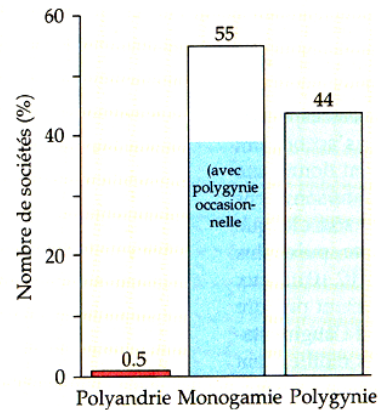
Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) entrent dans ce système, pourtant il existe une grande plasticité. Un mâle dominant peut monopoliser l'accès à une femelle pendant la période de l'œstrus (avec turgescence vaginale), un autre cas est celui d'un couple qui quitte le groupe pendant une période limitée de quelques jours à quelques semaines. Dans toutes ces situations, plus le mâle est fort et de grande taille, plus il pourra s'assurer la dominance d'une femelle. Enfin, on a observé sur le terrain des femelles s'éloignant furtivement du groupe. On supposait que ces femelles pouvaient chercher à s'accoupler avec des mâles d'autres troupes, même si cela n'a jamais été observé. Une analyse génétique sur 55 chimpanzés de la forêt de Taï en Côte d'Ivoire a montré que sur 13 jeunes en 5 ans, 7 avaient un père qui ne pouvait être du groupe (soit 50%). Toutes les femelles qui ont conçu hors groupe se sont révélées absentes au moins un jour au moment probable de la conception ! Cela signifie que les femelles recherchent activement des partenaires hors de leur groupe social. La reproduction extra groupe permet aux femelles de combiner les avantages de la vie en groupe et des mâles variés.

Dans l'espèce humaine, sur 854 sociétés représentatives de toutes les régions du globe, on trouve 0,5% de polyandrie (Au Tibet la femme épouse tous les frères les uns après les autres), 55% de monogamie et 44% de polygynie. En fait dans la plupart des sociétés monogames la polygynie est tolérée occasionnellement. Pour Lévy-Strauss il existerait une tendance universelle de l'espèce humaine à la monogamie pour la femme, à la polygynie pour l'homme. Cela serait attesté par le fait que l'homme mâle est plus gros que la femme. La monogamie sociale aurait été favorisée par l'évolution, les deux parents étant nécessaires pour élever l'enfant. Cependant des analyses génétiques sembleraient montrer que 10% des enfants sont illégitimes dans l'espèce humaine. La chercheuse Sarah Hrdy, dans son livre "Les instincts maternels" explique que ce chiffre est très fortement gonflé et ne s'applique qu'à des populations particulières où les mères font souvent appel à des stratégies de "*maternité polyandre*". En Amazonie, les hommes rentrent souvent bredouilles de la chasse ou la pêche, ou peuvent disparaître



prématurément ; les femmes ont ainsi des rapports avec plusieurs hommes qui doivent subvenir à leur progéniture [11, 12].

Figure 12. Systèmes matrimoniaux chez homme (dans Rosenzweig et coll., Fig. 11.17, p. 429)



### Cas des insectes sociaux :

On parlera de monogynie si la colonie ne comporte qu'une seule reine et de polygynie si elle comporte plusieurs reines. Les reines peuvent être fécondées une seule fois (monoandrie) ou plusieurs fois (polyandrie, jusqu'à 30 fois chez l'abeille).

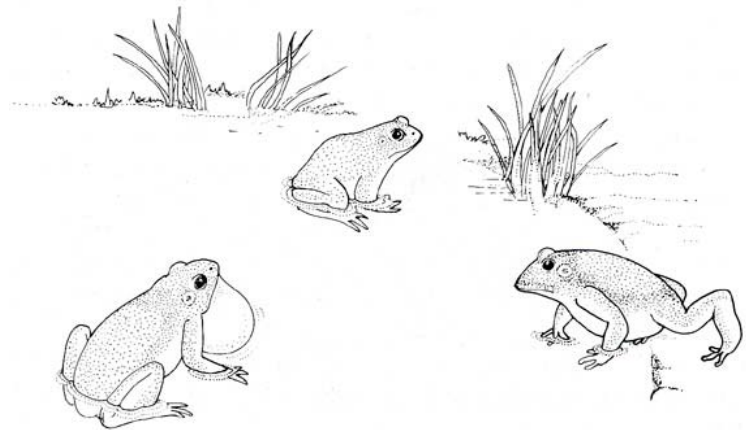
### Plasticité des systèmes reproductifs

Selon les conditions de l'environnement, le système reproductif peut changer. Il y a même une plasticité sans raison apparente. C'est le cas de l'accenteur mouchet qui est monogame, mais on signale de rares cas de polygynie (1 mâle à 2 nids), de polyandrie (1 femelle avec 2 mâles), et même un cas unique de promiscuité (2 femelles et 2 mâles dans le même nid) (IBE93 p. 237). Il est probable que l'on trouvera de nombreux exemples de cette plasticité.

### 3. Les stratégies alternatives

Les différences de comportements à l'intérieur d'une espèce sont connues depuis longtemps. Les mâles canards qui violent les femelles au lieu de les courtiser étaient considérés comme anormaux (par exemple en cas de surpopulation). Les mâles grenouilles silencieux au milieu de la mare, entourés d'animaux coassant étaient considérés comme malades ou se reposant...

Figure 13. Mâle de grenouille taureau silencieux (IBE 1981, Fig. 8.1, p. 155)



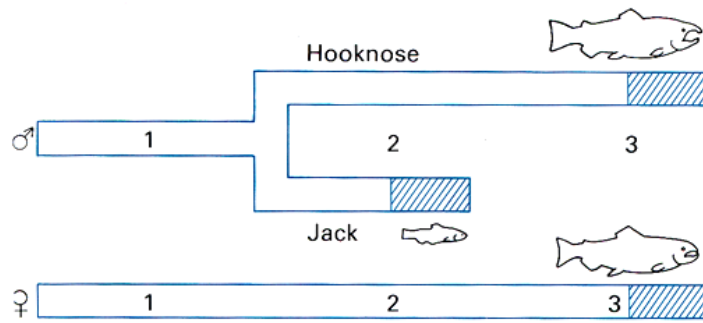
En fait il y a 3 raisons de prendre en compte ces individus :

- le bénéfice individuel de ces mâles « parasites » dans l'attraction des femelles (les grenouilles peuvent capter l'attention des femelles avant qu'elles n'arrivent près du mâle chanteur), ou « violeurs » pour l'accouplement (s'il y a un conflit important mâle / femelle ce sera avantageux)
- La théorie des jeux permet de comprendre que des stratégies différentes peuvent coexister de manière stable dans une population. Il s'agit des ESS ou Stratégies Stables Évolutives.
- enfin de nombreux travaux de terrain ont confirmé ces données.

#### a) Évolution de diverses stratégies

Le saumon coho (*Onchorynchus kisutch*) vit sur la côte Pacifique du Canada et fraie en eau douce en hiver. Après le frai, tous les adultes meurent. Les alevins restent une année en eau douce puis partent en mer. Les femelles reviennent à 3 ans. Les mâles peuvent se reproduire au bout d'un an (jack, petits, cryptiques et sournois) ou de trois ans (hooknose, plus gros, agressifs).

Figure 14. Les différents cycles du saumon coho (IBE93, Fig. 10.3, p. 249)



Les deux stratégies coexistent en équilibre dans la population. Les jacks ont plus de chance en se tenant à proximité des femelles, mais cela dépend de la densité des hooknose.

Figure 15. Distance des mâles envers femelles frayantes chez les deux types de saumons cohos (IBE93, Fig. 10.4 ; p. 250)

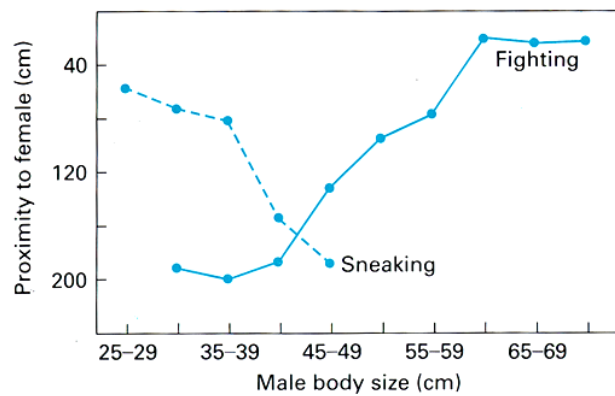
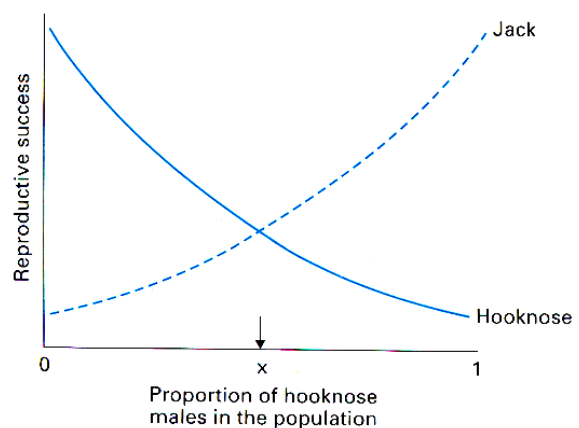


Figure 16. Succès reproductif des deux types de saumons cohos mâles en fonction de leurs proportions dans la population (IBE93, Fig. 10.5, p. 251)



Le succès reproductif de ces mâles a pu être estimé et modélisé. La pression sélective sera stable quand le succès reproductif des deux formes est équivalente.

On sait aussi que le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) remonte les rivières pour se

reproduire. La femelle ne libère ses œufs que si la température de l'eau est inférieure à 11,5 – 12 °C ou alors attend 8 à 10 jours pour pondre, ce qui entraîne une surmortalité des alevins de mauvaise qualité. Or, depuis quelques années, avec le réchauffement climatique, dans une rivière comme la Nivelle (Pyrénées-Occidentales), le poisson est menacé. Les chercheurs espèrent qu'ils vont s'adapter, le réchauffement pourrait favoriser le développement précoce de petits saumons sédentaires [13].

Lézard *Uta stansburiana* de Californie (lézard nain de 5 grammes) avec 3 types de stratégies mâles:

- gorge orange très agressifs (couleur orange et agressivité liés à un haut niveau de testostérone), grands territoires où vivent plusieurs femelles ;
- gorge bleue foncée moins agressifs avec territoires + petits ;
- gorge à rayures jaunes (ressemblent à des femelles réceptives) pas de territoires et se comportent comme des femelles et « volent » des copulations. Il s'agit d'une stratégie sournoise. La différence entre ces morphes est héritable. Il apparaît une alternance des stratégies selon les années: en 91/92 il y a plus d'oranges qui sont ensuite remplacés par des jaunes sournois, puis par des bleus (cycle de 5 ans) [14].

Figure 17. Les différents types de lézards de Californie : bleu (Bl), orange (Or) et jaune (Y). [14]

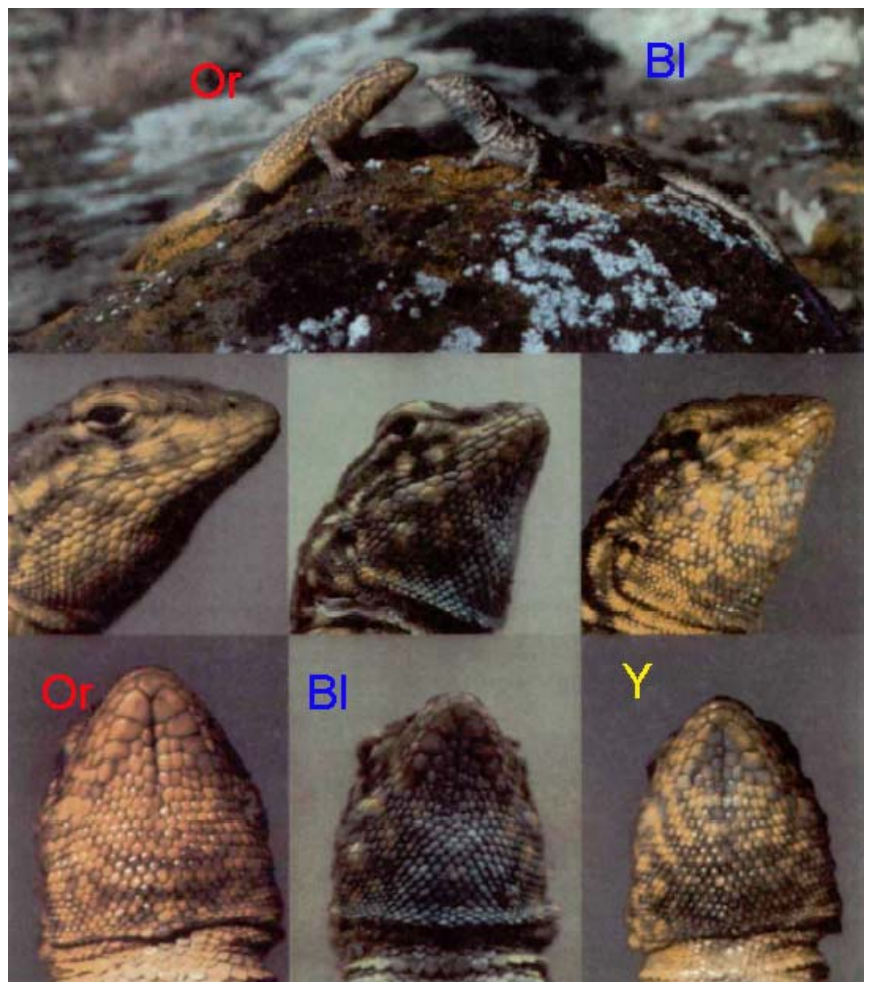
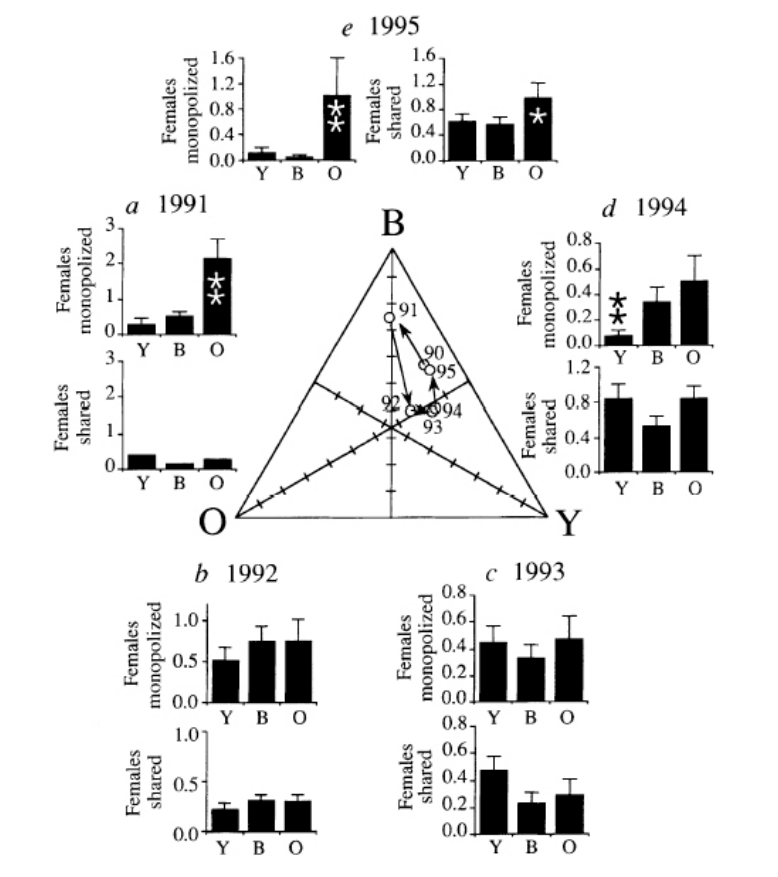


Figure 18.  
Proportion des différents types de lézards Bleus (B), Orange (O) et Jaunes (Y) de 1990 à 1995. Deux histogrammes : nombre de femelles monopolisées par un mâle dominant et nombre de femelles « partagées » par plusieurs mâles. [14]



Cette stratégie est comparable au jeu d'enfants  pierre (orange) /ciseau (bleu) /papier (jaune). La pierre bat le ciseau, le ciseau bat le papier, enfin le papier bat la pierre [15]. Il n'y a pas d'ESS stable dans ce cas.

On peut comparer ce phénomène aux aspects en dent de scie des courbes de poids des mammifères : les mâles les plus gros gagnent et ont plus de descendants jusqu'au jour où ils sont handicapés et remplacés par des mutants plus petits. Il s'agit de stratégies instables qui forment des cycles.

#### Dangers de la reproduction chez les escargots

Les escargots sont hermaphrodites, chez les espèces terrestres l'accouplement est réciproque, mais chez espèces aquatiques comme les *Physa* il y en a un qui joue le mâle et l'autre la femelle; c'est en général le plus petit qui joue le rôle du mâle. Si un gros essaie de faire le mâle, le petit essaie de mordre les parties génitales de l'autre et agite sa coquille. Ce comportement attire les poissons prédateurs, donc c'est un jeu dangereux. Une phéromone émise par l'escargot mordu calme les agités. Il y a ici asymétrie des rôles : le plus gros produira plus d'œufs, le plus petit donc intérêt à s'accoupler avec un gros "femelle", il peut se permettre de menacer un gros violeur d'être mangé, même au risque d'être dévoré aussi (DeWitt, Courrier Intern suppl n°300, 1-21/8/96).

## b) Les mâles satellites :

- les mâles silencieux de la grenouille taureau sont plus petits et n'ont aucune chance de défendre un territoire, pourtant ils arrivent à se reproduire ! En fait, ils arrivent à intercepter des femelles quand elles s'approchent des mâles chanteurs même si leur taux de succès est faible (par exemple un de ces mâles a obtenu un taux de réussite de 2/73 soit moins de 3%) c'est leur seule chance. On les appellera des mâles satellites. Chez la rainette il n'y a pas de différence de taille entre les sexes et les mâles silencieux ont pratiquement le même succès reproductif que les mâles chanteurs. On trouve ces mâles satellites dans beaucoup d'espèces territoriales comme l'éléphant de mer. La stratégie silencieuse peut se maintenir car l'appel a un coût : le coassement des grenouilles est d'un coût énergétique important et attire les tortues prédatrices ou les chauve-souris.

- Ce coût est illustré par l'exemple du grillon (Field cricket *Gryllus integer*) qui a comme prédateur des mouches parasites Tachinides *Ormia ochracea* (Cade 1979). Les mâles chanteurs sont parasités à 80% et les mâles satellites seulement à 14%.

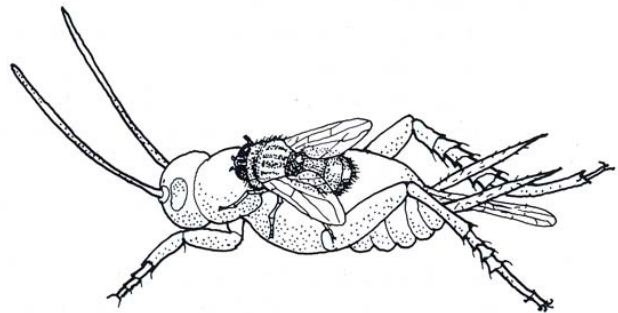


Figure 19. Grillon parasité par une mouche tachinaire attirée par le chant (IBE93 ; Fig. 10.9, p. 258)

- Le chevalier combattant (ruff : *Philomachus pugnax*) a aussi des mâles satellites. Les mâles résidents ont un tout petit territoire (lek) de 30 cm de diamètre, ils sont reconnaissables à leur collerette noire. Les mâles satellites sont à collerette claire et ne sont pas agressifs, ils s'associent à un résident. Parfois le résident le chasse mais il peut aussi le tolérer, alors pendant que le résident est occupé à se battre, le satellite va s'accoupler. La couleur de la collerette est déterminée génétiquement.

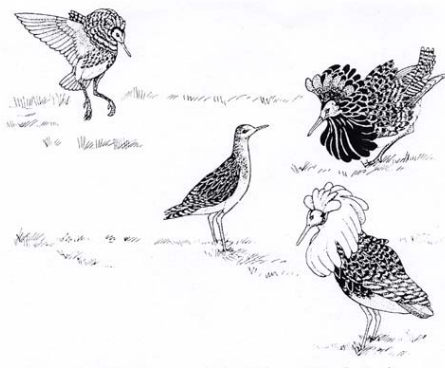


Figure 20. Parades des chevaliers combattants sur leur lek (IBE81, Fig. 8.3, p. 159)

On a vu que les mâles des mouches scorpion (Mécoptères - *Hylobittacus*) s'accouplent après avoir offert à la femelle un insecte tout juste capturé (cadeau nuptial). Certains mâles adoptent la posture femelle pour attirer un mâle et lui subtiliser son cadeau. C'est une tromperie caractérisée, mais elle n'apparaît que dans le contexte sexuel et est très stéréotypée. Il n'y a pas besoin de faire appel à une volonté de tromper (Thornhill 1979).

### c) Les mâles violeurs

Les panorpes (mouche-scorpion) ont un comportement d'offrande très semblable à celui des *Hylobittacus* décrit plus haut, le mâle offre un insecte mort qu'il vient de capturer ou une sécrétion salivaire spéciale attractive pour la femelle (de la taille d'une tête d'épingle). Celle-ci se nourrit pendant l'accouplement qui peut durer plusieurs heures et la nourriture sera transformée en œufs. Cependant parfois un mâle viole la femelle en l'agrippant avec son organe abdominal, sans lui offrir de cadeau (Thornhill 1980). C'est un exemple de conflit sexuel. La femelle est perdante car elle doit chercher sa nourriture toute seule, le mâle est gagnant car il évite les risques de la capture d'une proie. En effet les panorpes se nourrissent beaucoup d'araignées et sont souvent piégées dans la toile de leur proie (65% des panorpes adultes meurent ainsi).

Pourquoi tous les mâles ne deviennent-ils pas violeurs ? Il faudrait faire l'analyse précise des coûts et bénéfices de chaque stratégie, ce qui n'est pas connu. Il semble que les mâles violeurs ont un succès reproductif faible. On peut faire l'hypothèse que ces mâles deviennent violeurs seulement s'ils sont incapables de capturer une proie (s'il n'y a pas de cadeau, la ponte de la femelle sera plus faible), ou de fabriquer suffisamment de salive pour attirer la femelle et auraient ainsi cette seule solution. Si c'est le cas cela expliquerait que cette stratégie reste minoritaire. Chez les orangs-outans les violeurs sont souvent les jeunes mâles qui s'accouplent avec des femelles qui ne sont pas en œstrus, en réalité il s'agit dans ce cas d'une étape dans la maturation de leur comportement sexuel.

## 4. Les oiseaux parasites

1% des oiseaux sont des parasites interspécifiques, ils appartiennent essentiellement à la famille des Cuculidae (53 espèces parasites sur 136 espèces).

Il existe deux types de stratégies chez les parasites : les rejeteurs comme le coucou commun ou les *Chrysococcyx* où le jeune coucou nouveau-né éjecte les œufs de l'hôte ou tue les poussins, et les non rejeteurs où les deux types de poussins cohabitent comme le vacher (*Molothrus*), les moineaux *Vidua* ou le coucou geai.

La femelle du coucou gris d'Europe (*cuckoo*, *Cuculus canorus*), à son arrivée de migration au printemps, se poste à couvert et observe les oiseaux qui l'entoure. Puis, profitant de l'absence de la femelle du nid visé, elle gobe un œuf de sa victime et pond le sien en remplacement (cela prend 10 secondes à peine). Le jeune coucou éclot le premier et rejette ensuite les œufs ou les poussins de ses parents adoptifs. Il est nourri pendant 5 semaines par ses parents adoptifs. Le coucou gris est un parasite généraliste,



on a recensé 11 espèces hôtes principales (100 au total) avec des couleurs d'œufs très variables : le pipit farlouse (*Anthus pratensis*) aux œufs brunâtres et vivant dans les landes, la rousserolle effarvate (*Acrocephalus scirpaceus*) des marais (l'un des hôtes favoris), l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*) ou encore la bergeronnette de Yarell (*Motacilla alba yarrellii*) des terrains découverts. Le jeune coucou imite le cri de sollicitation des poussins, et quand il devient plus gros il crie comme plusieurs poussins pour duper encore mieux ses parents adoptifs. Le taux de parasitisme est faible, de l'ordre de 5% en Angleterre pour la rousserolle, avec des variations locales importantes de 0 à 60%.

Figure 21. Comportements du coucou (photos J. Soler)



Des comportements anti-coucous sont apparus : l'hôte essaie d'identifier l'œuf étranger, et va le rejeter par-dessus bord ou abandonne carrément le nid. Ce comportement a un coût élevé, le parent peut abîmer ses propres œufs et se tromper en les rejetant. Ainsi le rejet n'apparaîtra qu'à partir d'un certain niveau de parasitisme. Le coucou, en réponse, a développé une stratégie de mimétisme des œufs, ce qui rend difficile le rejet. C'est ainsi que le pipit farlouse, la bergeronnette et la rousserolle sont « rejeteurs » des œufs mal imités alors que l'accenteur mouchet ne l'est pas. Le comportement de rejet apparaît plus fréquemment si un coucou est vu à proximité du nid : des présentations artificielles de coucou près d'un nid de rousserolle entraînent 40% d'abandons du nid avant la ponte (la présentation d'un geai, prédateur n'a pas d'effets), et après la ponte on observe une augmentation de la garde du nid. La femelle coucou ne parasite en principe qu'une seule espèce qu'elle imite, celle où elle est née. Il y aurait donc autant de « races » que d'hôtes. M. Soler de Grenade et A. Møller de Copenhague (maintenant à Paris) ont observé que là où les oiseaux n'ont jamais été en contact avec les coucous ils ne savent pas rejeter les œufs étrangers.

L'incapacité à rejeter les œufs étrangers peut mettre en péril des populations de passereaux comme c'est le cas en Amérique du Nord où le parasite vacher à tête brune (= vacher géant) (*Molothrus ater*), se multiplie très rapidement à la suite de perturbations des écosystèmes sous l'effet de l'homme et sévit sur les populations de passereaux.

On connaît maintenant les mécanismes qui permettent au passereau de rejeter les coucous : lors de la première couvée les parents apprennent à reconnaître les caractéristiques de leurs œufs. Si lors des couvées suivantes un œuf étranger apparaît, il sera rejeté. Mais si la première la couvée est parasitée, les parents vont accepter aussi le parasite, ce qui permet de comprendre que le taux de rejet n'est jamais de 100% dans une population (Lotem et al. 1995).

Comment se fait la découverte de l'hôte ? Plusieurs hypothèses ont été émises : 1) une préférence innée ; 2) une empreinte sur l'hôte; 1) et 2) n'ont pas de support expérimental. Il n'y a pas de "races" génétiques pour chaque espèce d'hôte ; 3) une philopatrie natale (retour sur le lieu de naissance, vérifiée pour 77% des coucous) ; 4) une empreinte de l'habitat : les poussins apprennent les caractéristiques de leur habitat et les rechercheront à l'âge adulte (semble vérifiée récemment).

#### Autre stratégie coucou : ne pas tuer les jeunes de l'hôte.

Le comportement d'éviction des œufs de l'hôte n'est présent que chez la moitié des espèces de coucous parasites. La cohabitation entre les deux types de poussins se trouve chez le vacher (cowbird *Molothrus*), la veuve royale (*Vidua regia* d'Afrique du Sud) et le coucou geai. Le coucou geai (ou oxylophe geai : *Clamator glandarius* : *great spotted cuckoo*, qui jacasse encore plus fort que les pies d'où son nom, il est méditerranéen, il en quelques centaines dans le sud de la France) parasite de la pie (*Pica pica*, *black-billed magpie*) ne tue pas les jeunes de l'hôte.

Figure 22. Coucou geai et pie (photos J. Soler)



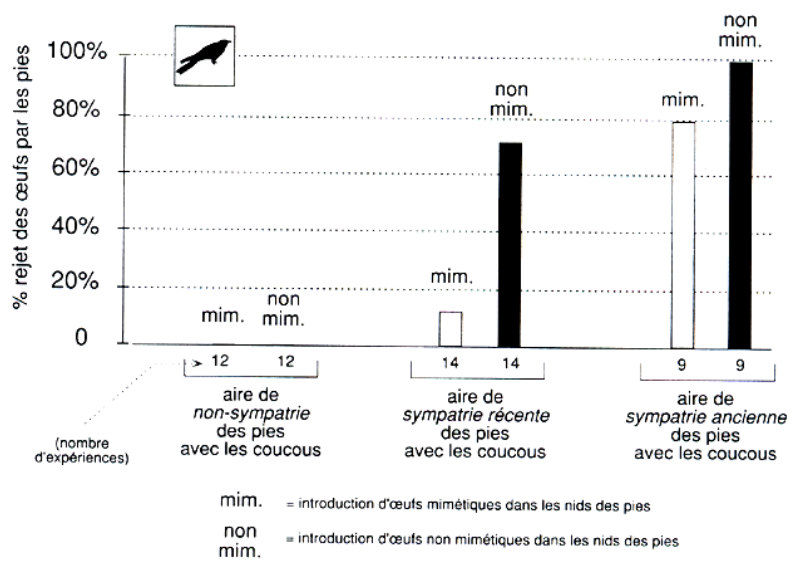
On trouve 3 types de régions où les relations coucou / pie sont :

- régions de non sympatrie avec le parasite où il n'y a pas de rejet ;
- régions de sympatrie ancienne où le taux de rejet est très élevé et atteint souvent 100%, 80% pour les œufs mimétiques ;
- régions de sympatrie récente où le taux de rejet est intermédiaire (70% pour les œufs non mimétiques), mais très faible pour les œufs mimétiques (10%).

Cela montre l'évolution des comportements anti-coucou en réaction à la présence du

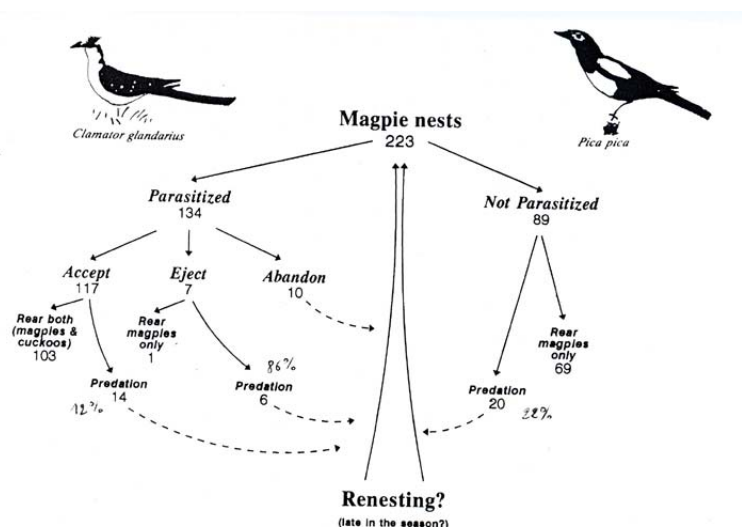
parasite. Les pies ont appris à rejeter les œufs de coucou, même les œufs mimétiques.

Figure 23. Différences dans le rejet des œufs de coucou geais par les pies selon que la sympatrie est inexistante, récente ou ancienne (Combes 1995, Fig. 7.6)



En fait les comportements anti-coucou peuvent être plus complexes, c'est ainsi que l'on a découvert une « stratégie mafia » chez le coucou geai. Les coucous adultes visitent régulièrement les nids de l'hôte et détruisent les œufs de celui-ci, si dans les nids parasités, l'hôte a rejeté l'œuf coucou. Dans la plaine de Guadix en Andalousie 60% des nids ont été parasités en 1991-92, parmi les parasités 5% ont rejeté l'œuf coucou et 7,5% ont abandonné le nid. Dans 6 cas sur 7 rejets (soit 86%) les coucous ont détruit les œufs dans les nids de l'hôte, alors que le taux de prédation par les coucous est en général de 10 à 20%. On peut donc parler de véritables représailles, d'où le terme de « stratégie mafia » comme l'avait supposé Zahavi en 1979. Il y a contre-sélection sur le comportement d'éjecteur. Cette stratégie mafieuse a un coût, la surveillance du nid parasité.

Figure 24. Parasitisme par les coucous geais et stratégie mafia chez la pie (dessin de Gadagkar 1996)



Le coucou de Panama *Scaphidura* a une biologie identique à celle du coucou geai, il ne tue pas les jeunes de son hôte, le cacique (proche du merle). On a découvert l'origine de cette tolérance. En fait le jeune poussin parasite est capable de dévorer des insectes diptères parasites œstrides (*Philornis*) qui s'attaquent aux poussins de l'hôte en le dévorant de l'intérieur. Dans les zones où l'insecte parasite est présent le coucou est toléré car bénéfique ; par contre dans les zones où l'insecte est absent le coucou est rejeté. On a encore un exemple d'adaptation du comportement de l'hôte en fonction des conditions écologiques.

Le phénomène ici est complexe : le cacique bénéficie aussi de la protection par des nids de guêpes ou d'abeilles qui mangent les mouches parasites. Mais il arrive que le poids de ces nids d'insectes fait casser la branche où l'oiseau a fait son nid. Il faut aussi que la reproduction soit synchronisée avec la nidification des insectes.

#### Autre exemple : les poissons

De nombreux cichlidés gardent dans leur bouche les œufs fécondés puis les jeunes qui sont à l'abri, ils peuvent s'y réfugier en cas de danger. Diverses espèces de cichlidés glissent leurs œufs ou leurs jeunes parmi la progéniture d'autres parents (d'une autre espèce) et se débarrassent ainsi des contraintes de la surveillance. Le poisson chat *Synodontis multipunctus* fait encore mieux, ses jeunes éclosent avant ceux de l'hôte et mangent les œufs de celui-ci (Sato 1986)

### **Conclusion générale sur le chapitre 3.**

Les traits majeurs d'histoire de vie sont l'âge et la taille à la maturité, l'investissement reproductif, la durée de vie reproductive et le vieillissement. Il y a des trade-off importants entre les caractères cités plus haut et ainsi souvent on retrouve des combinaisons comme :

- développement lent, maturité sexuelle tardive, longévité importante, et fécondité faible.
- ou bien au contraire développement rapide, longévité courte et grande fécondité [2].

Un nouveau trade-off est étudié actuellement, l'individu doit répartir ses ressources entre des besoins qui entrent en compétition : croissance, reproduction, et défense immunitaire. Pour l'instant, une seule étude montre la relation avec la fitness de l'individu : les hirondelles de cheminée qui ont une meilleure réponse immunitaire, survivent mieux lors de la saison de reproduction suivante (Saino et al 97 PNAS). Par contre plusieurs études montrent le trade-off immunité / reproduction chez les oiseaux et la drosophile, immunité / foraging chez le bourdon. Le système immunitaire est un mécanisme de défense qui permet de réduire le coût du parasitisme.

Dernière remarque : de plus en plus de données montrent que la polyandrie est une stratégie active la part des femelles, qui augmente leur succès reproductif.

### **Bibliographie**

- Krebs John R. et Davies Nicholas B. (1993) - *An Introduction to Behavioural Ecology*, 3<sup>ème</sup> édition, Blackwell Scientific Publications (éditions 1 et 2 en 1981

- et1987). [1 ex BU SCI 591.5KRE - éd. 1993] [IBE93 ou 81 pour les figures].
- Combes C. (1995) - *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Masson. [BU SCI 574.5COM].
  - Aron Serge et Passera Luc (2000) – *Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale*, DeBoeck Université.
  - Rosenzweig, Leiman & Breedlove (1998). *Psychobiologie*. Traduction et adaptation par Nicole Bonaventure et Bruno Will. DeBoeck Université. Chap 12.
  - *Le comportement animal* (1994). Nathan.

### Citations

1. Therin, F., *Pour engendrer un mâle, les lézards se font dorer au soleil*, in *Le Monde*. 2001. p. 15.
2. Stearns, S.C., *Life history evolution: successes, limitations, and prospects*. Naturwissenschaften, 2000. **87**: p. 476-486.
3. Rowell, C.H.F., *The variable coloration of the Acridoid grasshoppers*. Advances in Insect Physiology, 1971. **8**: p. 145-198.
4. CNRS, C.d.p., *L'étonnante stratégie de vol des frégates superbes*. 2003.
5. Lenzini, J., *Le mérrou se réinstalle sur le littoral méditerranéen*, in *Le Monde*. 2003. p. 21.
6. Chastel, O. and X. Bonnet, *La procréation par années sabbatiques*, in *La Recherche*. 1996. p. 34-35.
7. Klaassen, M., et al., *Arctic waders are not capital breeders*. Nature, 2001. **413**: p. 794.
8. Whitfield, J., *Clownfish know their place*. Nature Science Update, 2002.
9. Nodé-Langlois, F., *Les guppies mâles évoluent plus vite que les femelles*, in *Le Figaro*. 1997. p. 11.
10. Vincent, C., *Le babouin, social dans son intérêt*, in *Le Monde*. 2003. p. 29.
11. Hrdy, S.B., *La fornication, stratégie des bonnes mères*, in *Courrier International*. 2003. p. 64.
12. Hrdy, S.B., *Les instincts maternels*. 2002: Payot.
13. Foucart, S., *Le réchauffement de la planète perturbe les amours des saumons de l'Atlantique*, in *Le Monde*. 2004. p. 18.
14. Sinervo, B. and C.M. Lively, *The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategy*. Nature, 1996. **380**: p. 240-243.
15. Levisalles, N., *Pierre, ciseau, papier, côté sexe*, in *Libération*. 1996.