

SEMINAIRE

L'assurance de paternité et la surveillance du conjoint¹

par

Fabienne LEMAIRE²

RESUME

La surveillance du conjoint est un comportement observable chez les mâles de nombreuses espèces. Elle se présente sous différentes formes, par exemple, selon qu'on l'étudie chez les insectes ou chez les oiseaux. Elle disparaît parfois sous des contraintes environnementales. Mais quel qu'en soit le type d'expression, ce comportement tend vers un seul but : empêcher la fécondation de la femelle par un autre mâle, c'est-à-dire assurer la paternité du mâle exerçant cette surveillance.

D'après MØLLER et BIRKHEAD (1991) il semblerait que les oiseaux aient deux moyens de garantir leur paternité : (1) la principale méthode serait la surveillance du conjoint ; le mâle suit la femelle dans ses déplacements, essayant de ne pas la perdre de vue et (2) une méthode alternative serait une fréquence élevée d'accouplements de la part du mâle légitime. Deux types de données expérimentales soutiennent la conclusion que des accouplements fréquents peuvent éviter en partie les conséquences d'accouplements avec des mâles extérieurs : d'une part, la probabilité de fertilisation dans une situation de compétition de sperme est proportionnelle à la contribution de chaque mâle à la réserve de sperme chez une femelle particulière (MARTIN *et al.*, 1974 ; MARTIN et DZIUK, 1977, cités par MØLLER et BIRKHEAD, 1991) et, d'autre part, comme il semble généralement y avoir un avantage de fécondation pour le dernier mâle à s'accoupler avec une femelle, les mâles augmenteront leur probabilité d'être le dernier mâle à s'accoupler en augmentant leur fréquence d'accouplement au sein du couple. Dans leur étude comparative chez les oiseaux, MØLLER et BIRKHEAD observent que les fréquences d'accouplement sont négativement liées à la surveillance du conjoint, ce qui suggère que ces deux types de garde de paternité sont des méthodes alternatives, et non pas complémentaires. Néanmoins, il est fort possible que cette relation ait été affectée par de nombreux facteurs non contrôlés par les auteurs...

MØLLER et BIRKHEAD ont identifié diverses variables favorisant ou non la surveillance du conjoint chez les oiseaux. Le type de système social dans lequel vivent les animaux peut influencer sur le choix de la stratégie qu'ils adoptent : par exemple, dans les systèmes polyandres où une femelle a plusieurs

¹ Mars 1998.

² Licence en Psychologie.

Adresse : 1, rue Emile Fairon, B-4860 Pepinster.

mâles, la stratégie d'accouplements fréquents sera plus utilisée que dans les systèmes polygynes où un mâle a plusieurs femelles : dans ce deuxième cas, le mâle ne participe pas aux soins parentaux et l'incertitude de paternité n'est donc pas coûteuse en termes de temps ou d'énergie. Une autre variable est la réceptivité de la femelle : la surveillance du conjoint ne serait pas utilisée lorsque les femelles deviennent réceptives de façon imprévisible ou lorsqu'elles sont continuellement réceptives. La surveillance du conjoint peut également être absente quand des situations écologiques particulières empêchent les mâles de surveiller leur compagne : compétition intraspécifique intense pour le nid chez des oiseaux vivant en colonie ou nécessité de chasser loin du nid chez les oiseaux de proie.

D'autres auteurs (KORPIMÄKI *et al.*, 1996) ont mis en évidence une relation entre la surveillance du conjoint, la fréquence d'accouplement et l'abondance relative de nourriture chez le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) en Finlande. Ils ont observé que la fréquence d'accouplement au sein du couple est plus élevée lors d'une année d'abondance accrue que lors des années de diminution et de pénurie. Quand il y a pénurie de nourriture, ces faucons surveillent également moins leur compagne. Selon DICKINSON et LEONARD (1996), il faut encore mentionner deux autres variables influençant la surveillance du conjoint : la densité de population (plus elle augmente et plus il y aura de surveillance), et l'épaisseur de végétation autour du nid (plus elle est dense et plus le mâle se rapproche de la femelle).

D'après KORPIMÄKI *et al.* (1996), et contrairement à ce qu'ont observé MØLLER et BIRKHEAD, les crécerelles mâles recourent avec succès à la fois à l'accouplement fréquent et à la surveillance du conjoint comme garanties de paternité complémentaires et non pas alternatives. De même, MØLLER et BIRKHEAD (1992, cités par KORPIMÄKI *et al.*, 1996) prédisaient chez les espèces ne pouvant exercer de surveillance sur les femelles un taux élevé d'accouplements de celles-ci avec des mâles extérieurs (*extra pair copulation* EPC), ainsi qu'une augmentation du taux d'EPC lorsque la densité de population augmente ; or, chez les crécerelles, on observe (1) un faible taux d'EPC, (2) un taux d'EPC et de tentatives d'EPC pas plus élevés en période de forte densité et (3), une faible fréquence de progéniture adultérine (2 %). Par contre, en accord avec la théorie de l'assurance de paternité, on observe une augmentation des fréquences d'accouplement lorsque la densité de population augmente.

D'autres espèces utilisent les deux types de stratégies (surveillance du conjoint et hautes fréquences d'accouplement). SHELDON (1994a) relève ces deux comportements simultanément chez des pinsons des arbres (*Fringilla coelebs*) mais à des pics de fréquence décalés. Il semblerait que la méthode employée par le mâle dépend des informations dont il dispose quant à l'imminence de la ponte de la femelle. D'après SHELDON, il s'agit là de mécanismes d'adaptation à la compétition du sperme.

MØLLER (1991, cité par KROKENE *et al.*, 1996) a suggéré que le chant des mâles pourrait également représenter un comportement d'assurance de paternité chez les passereaux, assertion contredite par KROKENE *et al.* (1996).

L'hypothèse que le chant fonctionne comme une forme de garde de la paternité prédit que (1) le mâle chantera plus lorsque la fertilité de la femelle augmente et (2) le taux d'intrusions par d'autres mâles dans le territoire sera inversement lié aux taux de chants émis. KROKENE *et al.* ont montré que chez la gorgebleue (*Luscinia s. svecica*) en Norvège, la méthode d'assurance de paternité principale est la surveillance du conjoint et non pas le chant ; celui-ci décline en effet tout au long de la saison de reproduction, sans atteindre de pic pendant la période fertile de la femelle, tandis que le mâle suit de près la femelle pendant toute sa période fertile. Les chants tendent à être plus fréquents dans la période précédant la fertilité, ce qui confirme le point de vue habituel, c'est-à-dire le fait que les mâles chantent afin de trouver une compagne. De même, SHELDON (1994b) a observé que chez le pinson des arbres, la fréquence des chants du mâle diminue quand la femelle est fertile et recommence à augmenter seulement lorsque la femelle a commencé à pondre et que le taux d'intrusions de mâles venant d'autres territoires est négativement corrélé avec le taux de chant du mâle concerné. Ceci semble signifier que le chant n'est pas une forme de garde de paternité.

La présence d'un comportement de surveillance du conjoint n'est pas toujours évidente à établir. CHEK et ROBERTSON (1994) ont démontré un tel comportement chez l'hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), en utilisant des critères de détection moins stricts que ceux habituellement utilisés (définition plus large de la période fertile, prise en compte de la poursuite de la femelle par le mâle uniquement lorsqu'elle s'envole hors de vue). Chez certaines espèces, le mâle se trouve face à un dilemme : surveiller son nid ou sa compagne... SCHLEIDER *et al.* (1993) ont analysé ce conflit chez des mésanges rémiz (*Remiz pendulinus*). Pour éviter les vols de matériaux, ces oiseaux sont obligés de surveiller leur nid. Néanmoins, les auteurs ont relevé la présence d'un comportement de surveillance du conjoint plus important lors du pic de la phase fertile de la femelle. A ce moment du dilemme « surveillance du nid vs surveillance du conjoint », la balance semble pencher en faveur de l'assurance de paternité.

Le rôle des femelles dans la détermination de la paternité n'est pas toujours bien compris. WEATHERHEAD et McRAE (1990) ont analysé les soins parentaux chez des merles migrateurs américains (*Turdus migratorius*). Une fois que les femelles commencent un deuxième nid, elles procurent moins de soins au premier nid, contrairement aux mâles, qui continuent à donner tous leurs soins à ce nid. Cette occupation les empêchent de surveiller leur compagne lorsqu'elle commence un deuxième nid. Néanmoins, leur paternité est aussi forte dans le deuxième nid que dans le premier, ce qui suggère que les femelles s'abstiennent de rechercher des accouplements en dehors de leur couple lorsque le mâle a fait ses preuves avec le succès du premier nid.

S'agissant des soins parentaux, un autre point important à considérer est la prédation selon laquelle les mâles ajusteraient leurs soins en fonction du degré de certitude qu'ils ont de leur paternité. WRIGHT et COTTON (1993) ont étudié les effets d'une séparation entre mâles et femelles deux semaines avant

la ponte des oeufs chez des étourneaux (*Sturnus vulgaris*). Ils n'ont pas mis en évidence de différence dans la surveillance après la manipulation entre les groupes expérimentaux et les groupes contrôles, mais les mâles n'ayant pu exercer de surveillance avant la ponte visitaient moins le nid après l'éclosion et passaient moins de temps à rechercher de la nourriture. D'après ces auteurs, la certitude de paternité influencerait donc fortement les soins parentaux prodigués ultérieurement.

De nombreuses autres espèces d'autres groupes zoologiques ont également fait l'objet d'études sur le comportement de surveillance du conjoint... RADWAN et SIVA-JOTHY (1995) ont étudié ce phénomène chez un acarien vivant notamment dans les oignons et les bulbes de *Rhizoglyphus robini*. Ils ont montré que ce parasite, dont l'accouplement ne dure parfois que vingt minutes, peut par contre rester accroché à la femelle pendant six heures, interdisant de la sorte une prise de possession de la femelle par un autre mâle. La durée de ce type de comportement a tendance à augmenter lorsqu'il y a plus de mâles que de femelles dans la population. ALLEN *et al.* (1993) ont observé la même stratégie chez des guêpes (*Aphytis melinus*) dont les mâles accroissent également ainsi leurs chances de paternité. En effet, en empêchant un autre mâle de prendre leur place, ils diminuent la probabilité que la femelle s'accouple à nouveau et réduisent également la proportion de progéniture due à un deuxième mâle. Chez un autre insecte, *Gerris lacustris*, si l'on décroche le mâle de la femelle (c'est-à-dire si l'on diminue le temps de surveillance), le succès de reproduction des mâles diminue ; cependant si l'on augmente la durée de la surveillance (en collant les insectes !), le succès de reproduction du mâle tend à être plus élevé, mais ne l'est pas significativement (JABLONSKI et KACZANOWSKI, 1994).

On a également pu observer le comportement d'assurance de paternité chez des petits crustacés, les gammarus (*Gammarus pulex*), qui utilisent une stratégie de surveillance précopulatoire : chez cette espèce, une surveillance suivant l'accouplement ne se justifie guère, étant donné la rapidité de la fécondation.

STOREY *et al.* (1995) ont étudié deux situations dont l'une mettait en jeu uniquement une compétition quant au sperme (deux mâles successivement) et l'autre faisait intervenir un comportement de surveillance du conjoint (deux mâles simultanément). Ils ont utilisé deux lots de campagnols (*Microtus pennsylvanicus*), l'une agressive, vivant dans une population à forte densité et l'autre, moins agressive, vivant dans une population à faible densité. Les résultats suggèrent que la surveillance du conjoint (ici, exercée par les mâles du lot « agressif ») peut réduire la compétition de sperme provenant d'autres mâles dans des populations à forte densité. Les avantages d'une telle surveillance du conjoint ont également été mis en évidence chez des écureuils (*Spermophilus brunneus*) par SHERMAN (1989) qui affirme qu'il s'agit là d'un comportement évolutionnairement stable car (1) localiser des femelles réceptives prend du temps aux mâles, (2) obtenir un accès sexuel aux femelles surveillées est difficile pour tous (sauf pour les plus grands mâles), (3) des femelles non

surveillées s'accoupleront avec de nombreux mâles, diluant ainsi la paternité du premier mâle, et (4) le dernier mâle, ou celui qui reste le plus longtemps, engendre la majorité de la portée.

En conclusion, la surveillance du conjoint utilisée comme assurance de paternité est un comportement présent sous diverses formes chez de nombreuses espèces très différentes les unes des autres. La présence d'une telle stratégie dépend de nombreuses variables (par exemple, la densité de population, le système d'accouplement, etc.) dont toutes n'ont pas encore été clairement identifiées.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN G.R., D.J. KAZMER et R.F. LUCK (1994). — Post-copulatory male behaviour, sperm precedence and multiple mating in a solitary parasitoid wasp. *Animal Behavior*, **48** : 635-644.
- BIRKHEAD T.R. et S. PRINGLE (1986). — Multiple mating and paternity in *Gammarus pulex*. *Animal Behavior*, **34** : 611-613.
- CHEK A.A. et J.R. RALEIGH (1994). — Weak mate guarding in tree swallows : ecological constraint or female control ? *Ethology*, **98** : 1-13.
- DICKINSON J.L. et M.L. LEONARD (1996). — Mate attendance and copulatory behaviour in western bluebirds evidence of mate guarding. *Animal Behavior*, **52** : 981-992.
- JABLONSKI P. et S. KACZANOWSKI (1994). — Influence of mate guarding duration on male reproductive success : an experiment with irradiated water strider (*Gerris lacustris*) males. *Ethology*, **98** : 312-320.
- KORPIMÄKI E., K. LAHTI, C.A. MAY, D.T. PARKIN, G.B. POWELL, P. TOLONEN et J.H. WETTON (1996). — Copulatory behaviour and paternity determined by DNA fingerprinting in kestrels : effects of cyclic food abundance. *Animal Behavior*, **51** : 945-955.
- KROKENE C., K. ANTHONISEN, J.T. LIJELD et T. AMUNDSEN (1996). — Paternity and paternity assurance behaviour in the bluethroat, *Luscinia s. svecica*. *Animal Behavior*, **52** : 405-417.
- MÖLLER A.P. et T.R. BIRKHEAD (1991). — Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds : a comparative study. *Behaviour*, **118** (3-4) : 170-186.
- RADWAN J. et M.T. SIVA-JOTHY (1996). — The function of post-insemination in the bulb mite, *Rhizoglyphus robini*. *Animal Behavior*, **52** : 651-657.
- SCHLEICHER B., F. VALERA et H. HOI (1993). — The conflict between nest guarding and mate guarding in penduline tits (*Remiz pendulinus*). *Ethology*, **95** : 157-165.
- SHELDON B.C. (1994). — Timing and use of paternity guards by male chaffinches. *Behaviour*, **129** (1-2) : 79-97.
- SHELDON B.C. (1994). — Song rate and fertility in the chaffinch. *Animal Behavior*, **47** : 986-987.
- SHERMAN P.W. (1989). — Mate guarding as paternity insurance in Idaho ground squirrels. *Nature*, **338** : 418-420.
- STOREY A.E., R.J. FRENCH et R. PAYNE (1995). — Sperm competition and mate guarding in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Ethology*, **101** : 265-279.
- WEATHERHEAD P.J. et S.B. MCRAE (1990). — Brood care in American robins : implications for mixed reproductive strategies by females. *Animal Behavior*, **39** : 1179-1188.
- WRIGHT J. et P.A. COTTON (1994). — Experimentally induced sex differences in parental care : an effect of certainty of paternity ? *Animal Behavior*, **47** : 1311-1322.