

ARTICLE ORIGINAL

**Etude morphophysiological et comportementale de
la sexualité chez la caille japonaise :**

Développement des mâles

par

J.-Ch. GUYOMARC'H & C. GUYOMARC'H

SUMMARY : Morphophysiological and behavioural development during sexual maturation in males japanese quail.

The aim of this study was to correlate development of morphophysiological features and vocal and gestual behaviour, during sexual maturation in males japanese quail.

Several groups of birds were allocated either short photoperiod (influence of age) or a long one (influence of sexual maturation). Behavioural variations were revealed by a series of tests with a protocol which took the bird's natural social context into account : isolation, possibility to see an unfamiliar female, and direct confrontation with her. These results were correlated to morphophysiological development data (weight of body and of testis; length of cloaca; histology of the testis; plasma testosterone) obtained by successively killing groups of birds. Five developmental stages were characterized and behavioural elements indicating specific internal states were defined.

Thus, high frequency of vocal behaviour with twitters, cooing whistles and nesting-calls characterizes the juvenile stage. On the other hand sexual displays emerge during sexual maturation while vocalizations become gradually rarer and more specialized : bisyllabic contact call, crows, courtship growling trill and titbit are produced.

We observed a behavioural precociousness, males starting to copulate when their testis only contained spermatids. The functional value of this discrepancy in pair formation is discussed.

Besides the average duration of sexual maturation, we have stressed the interindividual variations of development, data of great importance for understanding the dynamics of natural reproductive groups.

Key-words : Sexuality. Morphophysiology. Behaviour. Covariations. Ontogenesis. Male. Quail.

Laboratoire d'Ethologie, UA 373 CNRS, Campus de Rennes Beaulieu,
F 35042 - RENNES CEDEX, FRANCE -.
Reçu le 18.VI.86.

RESUME :

Le but de notre travail est d'obtenir le décours parallèle de l'évolution du développement morphophysologique et de celui des expressions comportementales, vocales et gestuelles, au cours de la maturation sexuelle chez la caille japonaise mâle.

Cette étude a été réalisée sur plusieurs groupes d'oiseaux élevés soit en photopériode courte (influence de l'âge) soit en jours longs (influence de la maturation sexuelle). Les modifications comportementales ont été observées au cours de tests successifs dont le protocole tient compte des contextes sociaux naturels vécus par l'oiseau : isolement; vue d'une femelle étrangère; confrontation directe avec elle. Ces données ont pu être associées au développement morphophysologique (poids corporel et de l'appareil génital; taille du cloaque; histologie du testicule; testostéronémie) par sacrifices successifs des groupes d'oiseaux. Nous avons pu déterminer cinq stades de développement et dégager des éléments de comportement, indicateurs d'état interne.

Ainsi, une fréquence élevée de vocalisations avec des gazouillis, des roucoulements, des cris de blotissement, caractérise le stade juvénile. Par contre, la maturation sexuelle s'accompagne de l'émergence des parades sexuelles alors que les signaux vocaux se raréfient et se spécialisent : cri de contact bisyllabique, chant, grondement, cri d'offrande alimentaire.

Nous avons mis en évidence une précocité comportementale, les mâles réalisant des copulations alors que leurs testicules ne contenaient que des spermatozoïdes et nous avons discuté de la valeur fonctionnelle de ce décalage lors de la formation des couples.

Enfin, en dehors de l'évolution moyenne nous avons mis en valeur les variations interindividuelles de développement, donnée indispensable pour la compréhension de la dynamique des groupes reproducteurs naturels.

Mots-clés : Sexualité. Morphophysologie. Comportement. Covariations. Ontogénèse. Caille. Mâle.

INTRODUCTION

La caille japonaise d'élevage *Coturnix coturnix japonica* (Temminck et Schlegel) est, comme on le sait, issue d'une espèce naturellement migratrice, il y a près d'un demi-siècle. On a mis pourtant très tôt en évidence sa capacité à atteindre rapidement la maturité sexuelle puisqu'elle peut se reproduire dès l'âge de six semaines (TANAKA et al., 1965; WOODARD et al., 1965). Cette aptitude, sa petite taille et sa facilité d'élevage en ont fait un oiseau d'expérience idéal pour observer les variations du développement gonadique en fonction de la photopériode (MATHER et WILSON, 1964), les effets de la consanguinité sur la reproduction (BOESIGER, 1969; LUCOTTE, 1973), l'évolution des phénomènes endocrines liés aux rythmes des saisons ainsi que les différences d'expression des comportements sexuels et agonistiques (FOLLETT et FARNER, 1966; BOISSIN et ASSENMACHER, 1968; BALTHAZART et HENDRICK, 1977).

Dans de nombreux travaux, les critères de développement sont morphologiques : par exemple, l'état de la glande cloacale (SACHS, 1967, 1969) qui nécessite la prise en main de l'oiseau. Quand il s'agit de critères comportementaux, ils se réduisent le plus souvent à la capacité du mâle à s'accoupler et/ou émettre des chants dits "territoriaux" (OTTINGER et BRINCKLEY, 1978; WADA, 1981). De plus, il n'existe que très peu d'exemples où des critères de sexualité femelle ont été bien définis. On connaît pourtant bien la structure et l'ontogénèse des comportements de la caille japonaise et notamment de ses comportements de communication (FARRIS, 1965; GUYOMARC'H, 1974). Or le développement de nouveaux axes de recherche appelle une connaissance fine de l'évolution dans le temps des événements liés à la sexualisation chez cet oiseau. C'est le cas de l'analyse de plus en plus précise des variations hormonales (FOLLETT et MAUNG, 1978); l'obtention de corrélations claires entre le métabolisme de la testostérone dans le cerveau et certains composants du comportement reproducteur (BALTHAZART et al., 1979; DELVILLE et al., 1984); la mise en évidence de l'importance des facteurs sociaux dans la maturation sexuelle (GUYOMARC'H, 1985).

Le but de ce travail est donc de réaliser un diagramme temporel d'apparition des changements comportementaux et morphophysologiques, qualitatifs et quantitatifs, caractérisant l'accession au stade adulte chez la caille japonaise mâle. La même recherche a été faite aussi chez la femelle et sera publiée prochainement. Dans cette évolution, nous préciserons les aspects liés à l'appariement et à la sexualité ainsi que ceux dus au vieillissement de l'oiseau.

Une telle étude devrait permettre de dégager des critères comportementaux d'état interne : de juvénilité, de repos sexuel, de maturité génitale. L'emploi de ces caractéristiques comportementales n'imposera que l'observation et l'enregistrement à distance d'individus dont on veut connaître l'état interne : l'impact de l'expérimentateur est ici réduit au minimum et les animaux peuvent être maintenus en semi-liberté.

Chez la caille japonaise, la prise de distance entre mâles ainsi que l'appariement mâle/femelle sont remarquables dès les premiers jours longs (FRIGOLA, 1982). Il nous a donc semblé indispensable de connaître cette évolution comportementale et morphophysologique en fonction de deux contextes sociaux naturels différents : lorsque le mâle est isolé et quand il est confronté avec une femelle étrangère.

Enfin, à côté de l'évolution moyenne de l'oiseau au cours de la maturation sexuelle, nous nous sommes attachés à relever les variations interindividuelles. Replacées dans le contexte d'un groupe naturel hétérosexué en phase de reproduction tel qu'il est connu chez la caille des blés (GUYOMARC'H et al., 1984), sous-espèce très proche de la caille japonaise, ces différences de développement seront une donnée indispensable pour la compréhension de la dynamique des populations de ce petit gallinacé.

MATERIEL ET METHODES

Les oiseaux étudiés proviennent d'un couvoir industriel où ils sont maintenus depuis l'éclosion en lumière diffuse constante. 60 mâles âgés de trois semaines sont gardés au laboratoire en photopériode courte (6L/18D) afin de les maintenir en repos sexuel. Ils sont répartis en plusieurs lots (**figure 1**) et élevés en batterie dans des chambres "sourdes" pendant la durée de l'expérience. Chaque mâle est isolé dans un compartiment de batterie. L'aliment en granulés (aliment composé complet vitaminisé supplémenté pour dindonneaux) et l'eau sont donnés *ad libitum*.

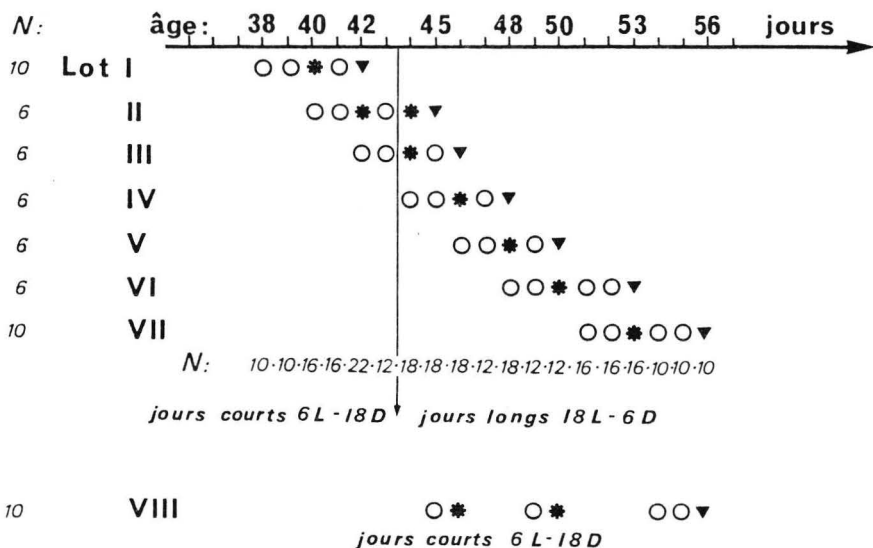


Figure 1. Pour les mâles : Positionnement des différents tests en fonction de l'âge des oiseaux et de leur expérience photopériodique.

○ : test d'isolement long

* : test de confrontation visuelle

▼ : test de confrontation directe

Soit, au jour du sacrifice :

Lot I	: 42 j.	d'âge = 21 j. + 21 j.	6L / 18D.
Lot II	: 45 j.	" = 21 j. + 22 j.	6L / 18D + 2 j. 18L / 6D.
Lot III	: 46 j.	" = "	" + 3 "
Lot IV	: 48 j.	" = "	" + 5 "
Lot V	: 50 j.	" = "	" + 7 "
Lot VI	: 53 j.	" = "	" + 10 "
Lot VII	: 56 j.	" = "	" + 13 "
Lot VIII	: 56 j.	" = "	+ 35 j. 6L / 18D.

Après 22 jours de photopériode courte, soit à l'âge de 43 jours, la phase lumineuse du nyctémère est allongée, pour tous les lots sauf un, par déplacement du crépuscule du soir. La photopériode devient alors 18L/6D donc stimulante de l'axe hypothalamohypophysaire (FOLLETT, 1976). Le dernier lot conserve sa photopériode initiale. Pour toutes les photopériodes, les transitions (jour-nuit et nuit-jour) sont aménagées en crépuscules artificiels de sept minutes grâce à un gradateur de lumière.

Dans les huit lots, chaque individu va subir une série de tests identiques mais à des moments différents par rapport à l'entrée en jours longs (fig. 1). Ils s'effectuent dans une cage "sourde" de test formée par deux compartiments (40 cm X 40; 40 cm X 17) séparés par une double glace transparente et un cache mobile. Sur le sol sableux sont disposés des éléments pouvant être utilisés dans l'expression de comportement interactif : épi de millet, graines variées (offrande); feuilles mortes et brins de chiendent ainsi qu'une touffe d'herbe verte et un paillon de raphia suspendu juste au dessus du sol (nidification).

Au cours des tests, chaque individu est filmé sur magnétoscope SONY et ses vocalisations sont enregistrées grâce à un microphone dynamique SENNHEISER MD 41 fixé au plafond de la cage et relié à un magnétophone UHER 4000. L'étude fine du cri de contact a été réalisée avec un analyseur KAY 6061.

Le nombre de mâles chanteurs et leur identité ont été déterminés dans les batteries au cours des crépuscules du matin et du soir, périodes les plus favorables pour l'émission de cette vocalisation. Pour les autres comportements, les différents tests sont les suivants :

Test d'isolement long : le mâle est observé, isolé, pendant cinq minutes.



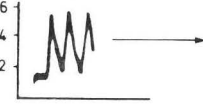
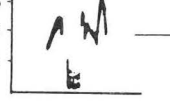
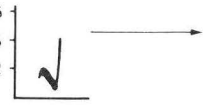
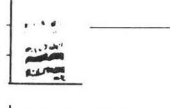
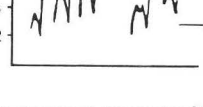

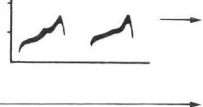
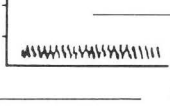
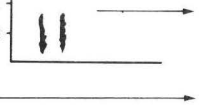
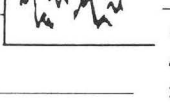
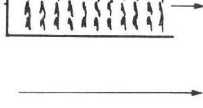


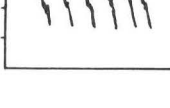
Test de confrontation visuelle : le mâle est isolé pendant une minute puis confronté la minute suivante avec une femelle étrangère, présentée dans le deuxième compartiment de la cage de test, le cache mobile étant enlevé.

Test de confrontation directe : le mâle est isolé pendant une minute, confronté visuellement au cours de la minute suivante, puis les deux oiseaux sont mis en présence réelle par retrait des vitres de séparation. L'observation est alors poursuivie jusqu'à l'expression de comportements agonistiques ou sexuels francs entre les deux partenaires.

Les femelles utilisées dans ces tests sont des cailles adultes provenant du laboratoire. Elevées en photopériode courte, elles ne sont pas sexuellement développées. L'une d'elles, très agressive, était systématiquement présentée aux différents mâles à la fin du dernier test afin de tester leur capacité à répondre à une attaque de femelle. Les mêmes femelles ont servi tout au long de l'expérience, la nouveauté du congénère n'étant pas un facteur stimulant du comportement sexuel chez le mâle de caille japonaise (SCHEIN et CARTER, 1972).

Les tests d'interaction ont été réalisés le matin, de 9 h à 13 h. Les comportements gestuels et vocaux sont qualifiés d'après nos connaissances antérieures (GUYOMARC'H, 1974) et quantifiés sur des feuilles de relevés. Nous avons classé ces différents comportements suivant les grandes tendances qui les sous-tendent (tableau A). Nous étudierons successivement les variations de l'expression des comportements des mâles liées à l'âge des sujets (I : Lot VIII) et celles concomitantes du développement sexuel provoqué par l'allongement de la photophase (II : Lots I à VII).

Tableau A. Les différents comportements vocaux chez le mâle de caille japonaise.

		Présence saisonnière	
		♀	♂
Appel		hiver	permanent
Tension		permanent	permanent
Trille B de contact		surtout hiver	permanent
Cri de contact		permanent sauf été	hiver
Gazouillis		hiver	hiver, sauf ♀ maternelle après éclosion
Roucoulement		hiver	idem
Blottissement		hiver	hiver
Offrande		été	hiver
Fuite		permanent	permanent
Vigilance		permanent	permanent
Souffle		hiver été : ♂ dominé	permanent
bc rythmique		hiver	hiver
Attaque		été	été
Chant		été	jamais
Grondement		été	jamais
Cri rythmique		été	jamais

COMMUNICATION VOCALE

	Origine ontogénétique	Déterminisme Fonction
A : <u>Exploration et recherche de contact :</u>		
Appel	néonatale	distanciation; interattraction
Tension	prénatale	vigilance
Trille B de contact	néonatale	tension modérée, interattraction
Cri de contact	prénatale	prise de contact; dominance
Gazouillis	prénatale	équilibre psycho.; exploration
Roucoulement	postnatale	déficit signaux du groupe
Blottissement	néonatale	cohésion interindividuelle
Offrande	adulte	isolement, alimentation
B : <u>Tendances agonistiques agressives et/ou défensives</u>		
Fuite	néonatale	déséquilibre intense
Vigilance	postnatale	observ. tendue
Souffle	adulte	évite sans bouger
bc rythmique	adulte	agressivité
Attaque	adulte	agressivité intense
C : <u>Vocalisations liées à la sexualité</u>		
Chant	adulte	cour, appel sexuel
Gronnement	postnatale	cour, sollicitation mâle
Cri rythmique	adulte	copulation

 prénatale = avant éclosion; néonatale = après ouverture de la coquille;
 postnatale = premiers jours; adulte = après mue vocale ou maturité sexuelle.

COMPORTEMENTS GESTUELS

A : Postures à contenu informatif : Communication gestuelle

- Parades sexuelles : posture latérale dressée
ronde
hochement de tête
coucher
- Rituels d'affinité sociale ou d'apaisement :
posture étirée dressée (confort ritualisé)
offrande alimentaire
invitation au nid
- Signaux agonistiques :
posture frontale basse
soulèvement des plumes

B : Comportements sociaux directs :

éviter et fuite; détourne la tête et/ou le corps
 approche; tourne la tête et/ou le corps vers
 attaque
 copulation : agrippement, monte, contact cloacal

C : Comportement sans valeur sociale reconnue (par l'observateur mais qui pourrait en avoir une pour le receveur) :

observation en posture haute; basse
 exploration et alimentation : fouille, gratte, picore
 toilette et repos
 ébrouement; mouvement de confort non ritualisé
 bain de poussière

Dans chaque cas nous distinguerons les performances au cours des tests d'isolement ou de confrontation visuelle (a) et celles au cours des rencontres directes (b).

A la fin du test de confrontation directe, l'animal est pesé, sacrifié. Le sang, centrifugé à 2500 G permet l'obtention du plasma qui sera congelé. Le dosage radioimmunologique de la testostérone a été réalisé au Laboratoire des stéroïdes de Rennes.

La taille du cloaque sur l'animal vivant, puis mort, est notée. La présence et l'état de la mousse cloacale dans la glande sont observés. Les testicules droit et gauche sont pesés puis fixés au Bouin et au Halmi pour des coupes histologiques ultérieures.

RESULTATS

A. Etude comportementale.

I. Variations en fonction de l'âge :

a) Test d'isolement et de confrontation visuelle :

Les résultats sont exprimés en pourcentage d'émetteurs en fonction de la présence/absence d'un comportement (**figure 2**) (voir page suivante).

Nous observons pour les comportements vocaux :

- pas de changement dans l'expression des **cris d'appel**, du **trille de contact**, du **cri de tension**;
- une légère diminution du **cri de contact**;
- une diminution importante du **gazouillis**, du **roucoulement**, du **cri de blottissement**;
- l'apparition du **grondement** et parfois, en réponse à la confrontation visuelle avec une femelle, la **syllabe "c"** du cri de contact.

Dans le répertoire de la caille, le cri de contact est préférentiellement émis lorsque l'oiseau est confronté à un environnement abiotique ou social nouveau. L'ontogenèse de ce cri se traduit par des modifications de la structure de ses unités sonores : le chevron introductif se divise en deux sous-unités par renforcement de la partie ascendante et atténuation du début de la partie descendante. Nous pouvons remarquer que le pourcentage des mâles émettant un cri en deux sous-unités augmente avec l'âge de l'oiseau, que celui-ci soit photostimulé ou non (**figure 3**).

Quant aux comportements gestuels nous pouvons noter (**figure 4**) :

- pas de changement dans l'expression des postures hautes d'**observation**; des **bains de poussière**, des comportements de **toilette/repos**;
- une légère diminution de l'**exploration** active surtout lorsqu'une femelle est visuellement présente;
- à la vue d'une femelle, les **évitements** des mâles augmentent avec l'âge; aucune sollicitation sexuelle ne sera observée.

b) Test de confrontation directe :

Lorsqu'une femelle est présente, la prise de distance est plus marquée chez les mâles âgés : à 56 jours (Lot VIII), 60 % des sujets évitent ou fuient la femelle même si elle n'est pas agressive contre 25 % à l'âge de 42 jours (Lot I).

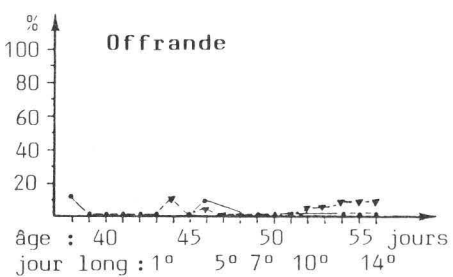
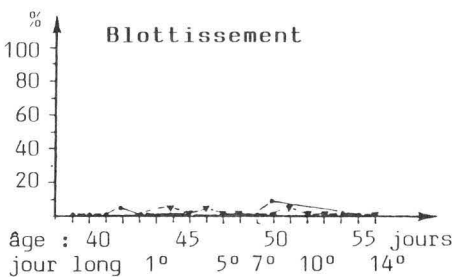
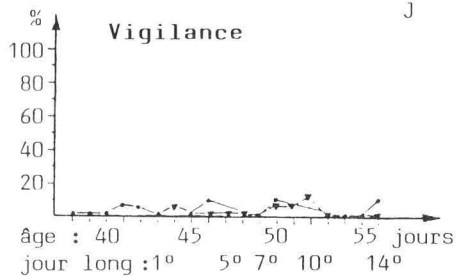
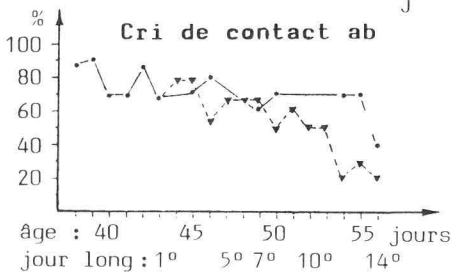
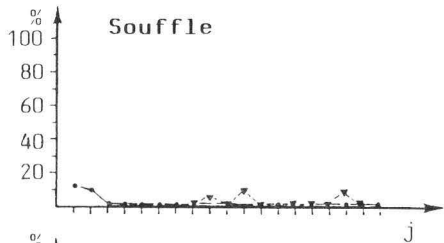
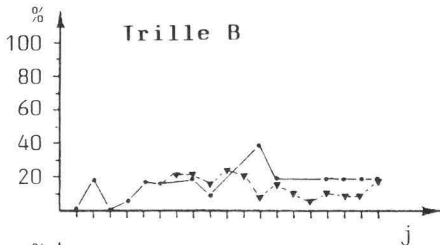
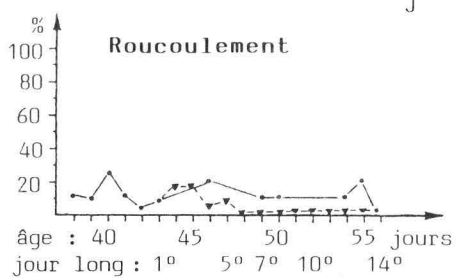
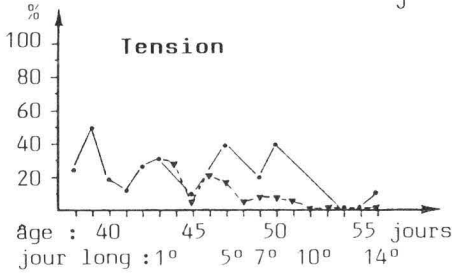
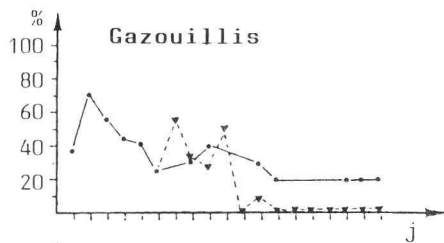
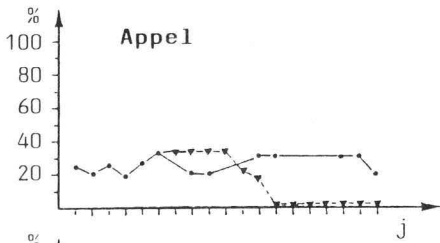


Figure 2. Expression, en pourcentage d'émetteurs, des différents cris par les mâles isolés.

Première minute des tests.

● : individus en jours courts, ▼ : individus en jours longs.

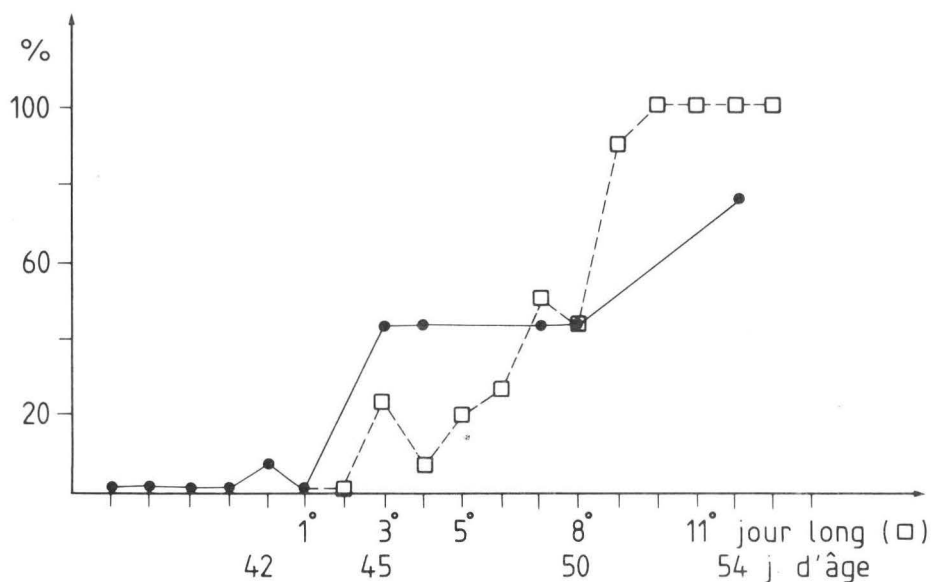


Figure 3. Pourcentage d'oiseaux émettant un cri de contact avec cassure bipartite du chevron introductif a/b

● : individus en jours courts; □ : en jours longs.

Planche I. Différentes postures de parade sexuelle chez le mâle de caille japonaise.

- a) Hochement de tête; émission du cri d'invitation au nid;
- b) Posture latérale dressée (side-display); émission du cri de contact bisyllabique;
- c) Posture latérale dressée avec connotation agressive ou dominante : plumage ébouriffé; émission du grondement rythmique;
- d) Ronde; émission du grondement de cour;
- e) Posture étirée dressée;
- f) "Coucher" social;
- g) Offrande alimentaire; émission du cri rythmique d'offrande.



J.C.G.

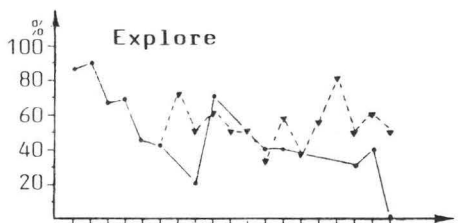
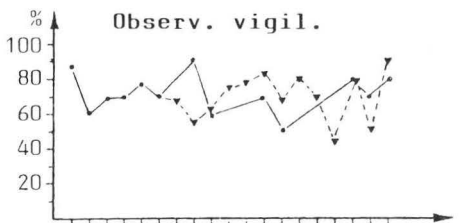


Figure 4 A. Expression en pourcentage d'émetteurs, des différents comportements gestuels par des mâles isolés.

Première minute des tests.

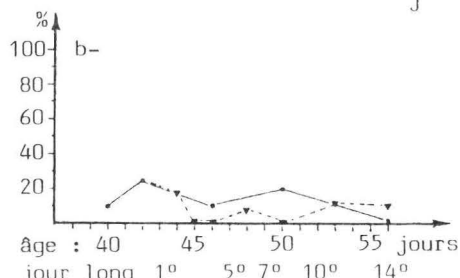
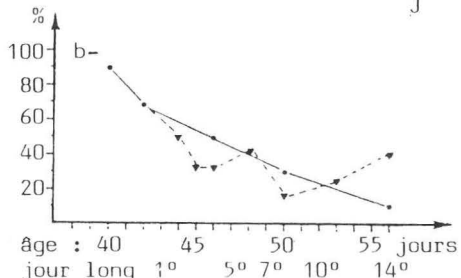
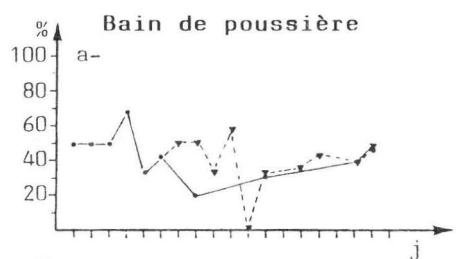
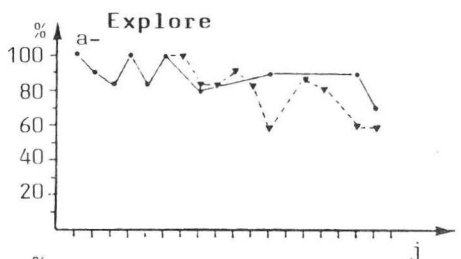
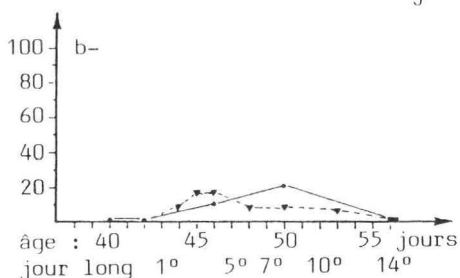
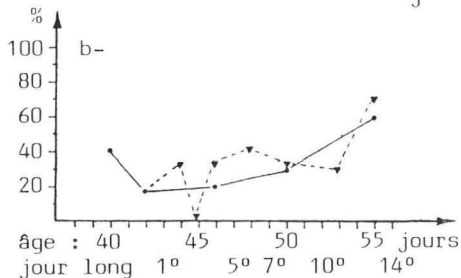
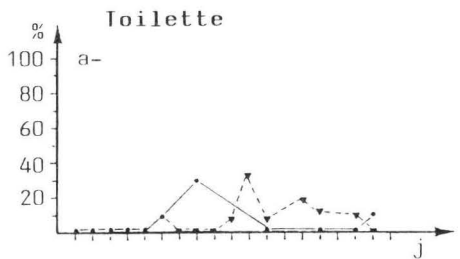
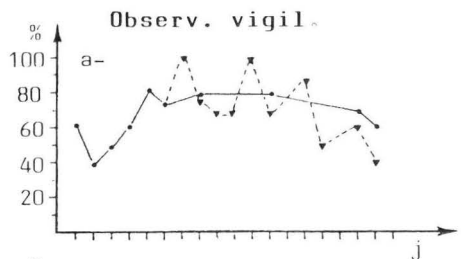


Figure 4 B. Expression, en pourcentage d'émetteurs, des différents comportements gestuels par des mâles :
a) isolés; 2° - 5° minute;
b) confrontés visuellement avec une femelle.

II. Variations en fonction de l'allongement de la photophase (fig. 2 et 4).

L'arrivée des jours longs s'accompagne d'une baisse de la disponibilité à émettre de nombreux signaux vocaux tels que :

- les **cris de tension** et les cris d'appel qui se maintenaient chez les mâles en jours courts; les **cris d'appel** disparaissent chez les individus ayant vécu sept jours longs;
- les **trilles de contact** dont l'émission n'est plus réalisée que lorsque le mâle aperçoit une femelle;
- le **gazouillis**, le **roucoulement** et le **cri de blottissement** vont disparaître chez les mâles photostimulés entre le 6ème et le 8ème jour long.

Ainsi, lorsqu'un mâle adulte en jours courts émet en moyenne 60 cris en cinq minutes à 40 jours et 30 à 40 cris à l'âge de 55 jours, l'oiseau photostimulé et donc en développement sexuel ne vocalisera qu'une dizaine de fois dans le même laps de temps. A cette chute quantitative correspond une baisse dans la diversité des signaux vocaux émis : le mâle en jours courts pourra présenter 3 ou 4 cris différents en cinq minutes; celui en jours longs, un seul type de cri.

Les vocalisations qui se maintiennent ou qui apparaissent chez les individus en développement sexuel sont d'autant plus remarquables. Ce sont : la **syllabe "c" du cri de contact**, le **chant**, le **cri d'offrande**, le **grondement** et le **trille de vigilance**.

- Si le **cri de contact** est de moins en moins utilisé par les mâles en jours longs, il se maintient néanmoins et une rencontre sociale déclenche invariablement son émission. La syllabe "c" s'associant au chevron introductif forme le cri bisyllabique caractéristique des mâles adultes en phase de reproduction (GUYOMARCH, 1969). Dès le 8ème jour long, 50 % des mâles présentent un cri complet bisyllabique; au 10ème jour, 87 %. On sait aussi que les variations saisonnières affectent la hauteur moyenne du cri de contact des mâles : celle-ci augmente avec l'allongement de la durée de la photopériode. Ainsi nous observons que chez les oiseaux photostimulés, la hauteur moyenne du cri de contact atteint une valeur de 5,8 kHz au 11ème jour long alors qu'elle se maintient au-dessous de 5 kHz chez les oiseaux en jours courts (**figure 5**). La voix de certains individus s'abaisse parfois quand les deux sous-unités du cri de contact sont associées. La structure s'oriente alors vers la séquence rythmique agressive hivernale des mâles repoussant une femelle, vocalisation bien identifiable par sa raucité et son absence de liaison avec les postures rituelles dressées (cf. infra).
- Avec le développement sexuel, le **chant** apparaît. Nous observons une augmentation progressive du nombre de mâles chanteurs, les premiers étant audibles dès le 4ème jour long. Après 13 jours de photopériode stimulante, 90 % des mâles chantent, en jours courts, aucun.
- Pour le **cri d'offrande**, le pourcentage d'émetteurs reste faible mais supérieur à celui des oiseaux en jours courts. Son expression est stimulée par la vue d'une femelle.
- Lorsque la durée de l'observation porte jusqu'à cinq minutes (test d'isolement long), d'autres différences peuvent être observées entre les mâles en repos sexuel et ceux en plein développement. Ces derniers émettent plus de trilles de **vigilance** (6ème jour long) et de **grondements** (9ème jour long) non associés à une gestualité particulière lorsqu'ils sont isolés. La vue d'une femelle stimule aussi l'expression des cris de vigilance des mâles photostimulés.

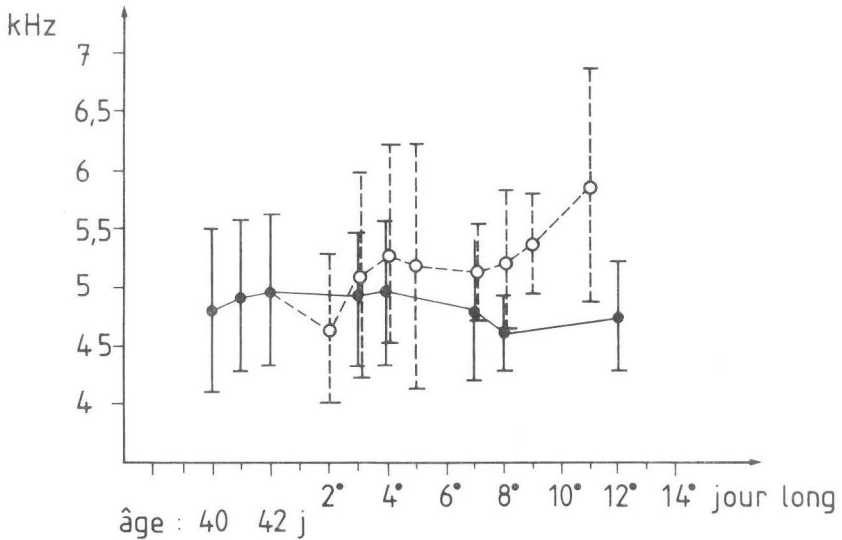


Figure 5. Evolution de la hauteur moyenne du cri de contact des mâles pour des lots d'effectif supérieur ou égal à 8 individus.

● : mâles en jours courts; ○ : en jours longs.

Les variations de l'expression des différents comportements gestuels, lorsque l'oiseau est isolé, sont sensiblement identiques à celles observées chez les mâles gardés en photopériode courte, excepté une capacité à explorer qui se maintient pour 50 % des mâles au-delà du 8ème jour. Par contre, lorsqu'une femelle est visible, les **postures hautes d'observation** vont se développer (à partir du 6ème jour long) de même que les comportements **d'approche** alors que les **évitements** vont diminuer ainsi que les comportements agressifs.

La différence la plus marquante est l'apparition très rapide des comportements de **sollicitation sexuelle** : dès le 3ème jour long pour les "dressés"; au 4ème pour les **rondes** et les **hochements de tête**. Au 11ème jour, 50 % des mâles paraderont à la vue d'une femelle.

b) Test de confrontation directe :

Nous observons l'apparition des différentes **séquences de parade** (PL. 1) dans l'ordre chronologique suivant :

- | | |
|---|--------------|
| - posture latérale dressée (side-display) | 8e jour long |
| - posture latérale dressée avec cri ab"c" | 4e |
| - posture étirée dressée | 4e |
| - "fuite" avec sauts voletés | 4e |
| - hochement de tête | 6e |
| - ronde | 8e |
| - mouvements de confort ritualisés | 8e |
| - "coucher" du mâle | 14e |

L'expression des rondes et des hochements de tête est ici plus tardive que lors d'une confrontation simplement visuelle avec une femelle où ils apparaissent dès le 4e jour long. Les mâles effectuent leur première tentative de monte le 8ème jour long. Au 11ème, 67 % réussissent une copulation avec transfert de mousse dans le cloaque de la femelle. Les **cris rythmiques de copulation** peuvent être alors émis.

Au niveau du comportement vocal, quatre types de cris, mis à part le chant, progressent ou se maintiennent dans le répertoire des mâles en confrontation directe avec une femelle :

- le cri de contact bisyllabique;
- le cri d'offrande alimentaire;
- le grondement de cour;
- le trille de vigilance.

B. Critères morphophysologiques.

1) Poids corporel (figure 6) :

La moyenne des poids corporels augmente graduellement, rendant compte de la croissance générale des individus. A l'âge de 56 jours, il n'y a pas de différence significative entre les valeurs des animaux en jours courts (189 +/- 13 g, N = 10) et celles des oiseaux en jours longs (192 +/- 19 g, N = 10).

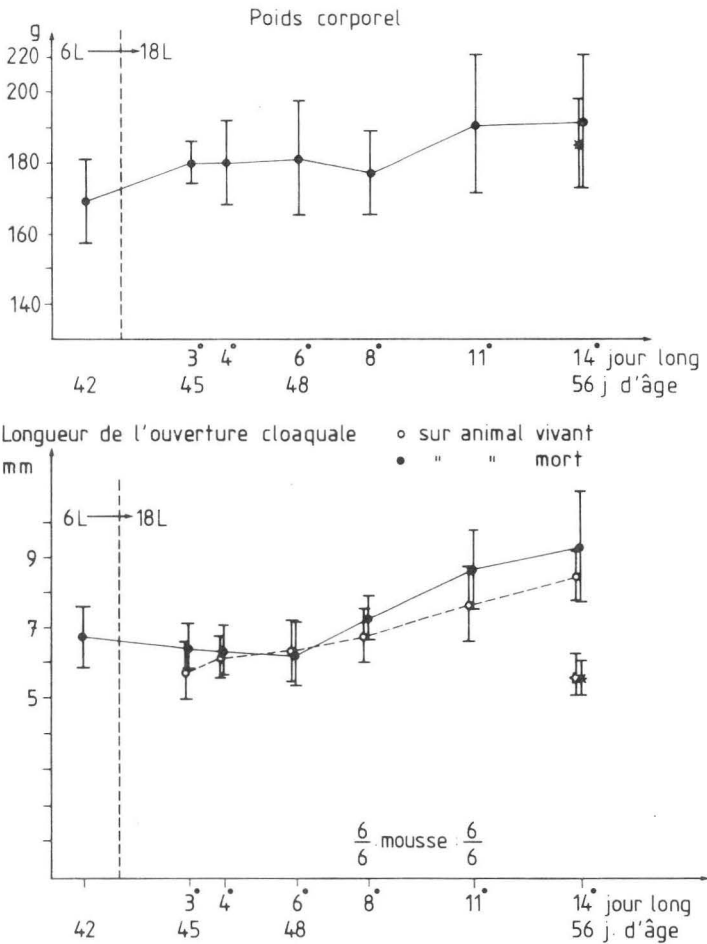


Figure 6. Résultats des mesures morphologiques - moyenne et écart-type.

* : mâles en jours courts; • : en jours longs.

2) Taille et développement du cloaque :

Nous observons une augmentation de la longueur de l'ouverture cloacale à partir du 8ème jour long. Après 10 jours longs, tous les mâles présentaient de la mousse dans leur glande cloacale.

3) Développement de l'appareil génital :

Mesures pondérales : la **figure 7** rend compte des résultats. Nous retrouvons la croissance logarithmique déjà observée par d'autres chercheurs (MATHER et WILSON, 1964). En dehors de la croissance moyenne, il est intéressant de remarquer que dans quatre lots sur six un individu présente un poids testiculaire nettement supérieur à celui de ses congénères et qui semble lui conférer une avance de développement de deux à trois jours.

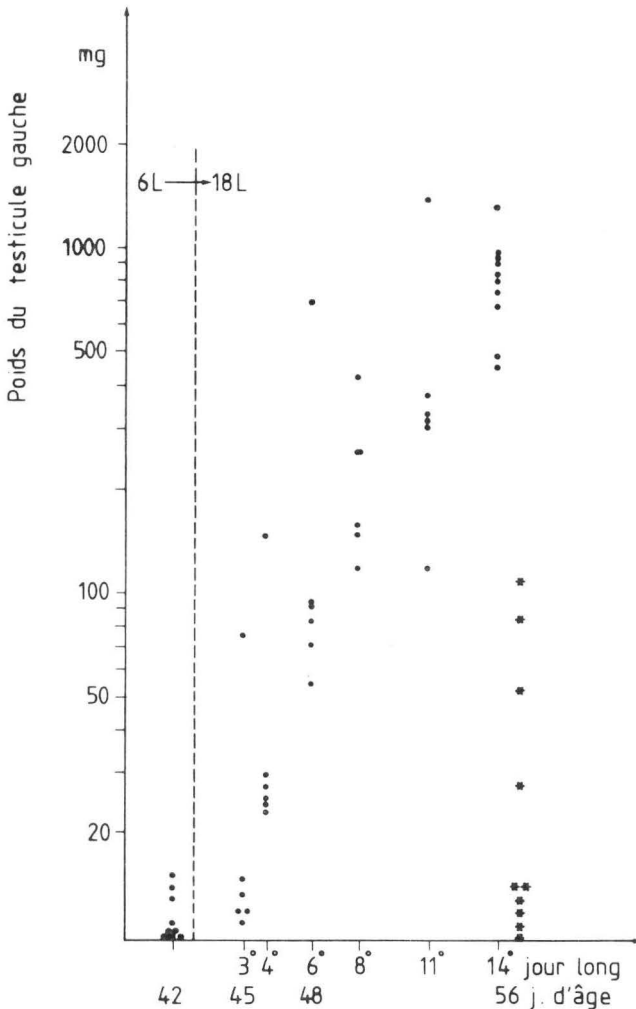


Figure 7. Résultats des mesures pondérales du testicule.

* : mâles en jours courts; ● : en jours longs.

Etude histologique : Des coupes colorées au Bouin aqueux, d'autres au Feulgen, nous ont permis d'observer les différents stades de la gamétogenèse qui suit, dans son ensemble, l'évolution pondérale du testicule (**tableau B**). Les premiers spermatocytes sont visibles après cinq jours de photostimulation pour un poids de testicule de 50-70 mg, soit un poids relatif de 40 mg pour 100 g de poids corporel. Les premières spermatides apparaissent pour des poids testiculaires de 300 mg ou plus chez des mâles ayant vécu 13 jours longs. Nous pouvons observer que des mâles ayant effectué des copulations réussies ne présentaient pas de spermatozoïdes dans leurs testicules. Il semble donc que la maturité comportementale précède celle des organes.

Tableau B. Evolution synchrone du développement pondéral et histologique du testicule et de la testostéronémie plasmatique.

Poids du testicule gauche	\bar{m} et σ testostérone plasmatique ng/ml	Diamètre μm tube séminifère	Stade développement histologique
P < 15 mg	0,24 \pm 0,09	39 \rightarrow 45 μ	1) une couche de gonies, début de multiplication
15 < P < 105	0,51 \pm 0,19	50 \rightarrow 82 μ	2) multiplication des spermatogonies, quelques spermatocytes
116 < P < 716	1,58 \pm 1,12	100 \rightarrow 164 μ	3) nombreux spermatocytes, quelques spermatides
782 < P < 1289	3,42 \pm 0,95	172 \rightarrow 180 μ	4) nombreux spermatocytes et spermatides

La croissance du spermiducte est détectable dès le 4ème jour long. Elle se poursuit graduellement et donne un poids moyen de 56 mg après 13 jours longs alors que les spermiductes des oiseaux en jours courts ne dépassent pas 15 mg.

La testostéronémie circulante s'élève avec le développement de l'appareil génital (**tableau C**). Pour des poids testiculaires supérieurs à 30 mg, donc lors de l'évolution gonadique, nous obtenons une bonne corrélation entre les taux individuels d'hormone et le poids testiculaire.

Tableau C.

Valeur du coefficient de corrélation entre le taux de testostérone plasmatique et le poids du testicule gauche pour les individus des différents lots. La moyenne de la taille du cloaque permettra une estimation sur les individus vivants.

Lot	Age j	Jour de photostimulation	N	Taille du cloaque individu vivant mm	Poids testiculaire G mg	Testostérone ng/ml	Coefficient de corrélation
I	42	0	9		10,6 \pm 2,8	0,23 \pm 0,09	-0,68
II	45	2	6	5,8 \pm 0,8	23 \pm 25	0,32 \pm 0,17	0,84
			5	5,6 \pm 0,7	12,6 \pm 1,5	0,27 \pm 0,10	
III	46	3	6	6,2 \pm 0,6	46 \pm 50	0,50 \pm 0,34	0,90
			5	6,0 \pm 0,6	25,6 \pm 2,4	0,37 \pm 0,15	
IV	48	5	6	6,4 \pm 0,9	173 \pm 250	1,09 \pm 1,15	0,99
			5	6,0 \pm 0,6	77,4 \pm 16,0	0,63 \pm 0,18	
V	50	7	6	6,8 \pm 0,8	220 \pm 107	1,06 \pm 0,77	0,71
			5	6,5 \pm 0,5	183,2 \pm 62,9	0,81 \pm 0,40	
VI	53	10	6	7,7 \pm 1,1	408 \pm 318	1,51 \pm 0,42	0,82
			5	7,6 \pm 1,2	283 \pm 96,3	1,37 \pm 0,30	
VII	56	13	10	8,5 \pm 0,7	787 \pm 243	2,96 \pm 1,56	0,66
			9	8,5 \pm 0,7	731 \pm 177	2,74 \pm 1,48	
VIII	56	0	10	5,7 \pm 0,6	34 \pm 34	0,32 \pm 0,15	-0,20

C. Comparaison synchrone entre l'évolution comportementale et le développement morphophysiologique.

Afin d'obtenir l'évolution parallèle du développement génital et des expressions comportementales dans le cadre de rencontres hétérosexuées lors de la formation des couples au cours de la période de reproduction, nous avons rangé les individus par ordre croissant de poids testiculaire (puisque nous avons vu que cette mesure pondérale correspond à des stades différents de la spermatogenèse) et y avons associé les réponses comportementales des mâles au cours de confrontation directe avec une femelle étrangère. Nous avons pu déterminer cinq stades de développement (**tableau D**).

De ces résultats nous pouvons dégager :

Des critères comportementaux de juvénilité : comme l'expression fréquente de vocalisations telles que le cri de blottissement, le roucoulement, le gazouillis.

Des critères de non développement sexuel chez l'adulte : comme l'évitement et/ou la fuite devant une femelle agressive.

Des critères de sexualité : comme la copulation et le cri rythmique qui lui est associé; les parades; les mouvements rituels de confort ainsi que les vocalisations telles que le cri de contact bisyllabique aigu, le grondement, le cri d'offrande alimentaire et le chant.

Si les valeurs de testostéronémie plasmatique et celles des poids testiculaires sont positivement corrélées dans nos observations, nous ne trouvons pas de bonne liaison entre les taux de cette hormone circulante et l'expression de comportements gestuels précis. Nous pouvons néanmoins observer que les mâles ayant effectué des rondes présentaient tous une testostéronémie supérieure à 1 ng/ml ; mais que ceux ayant réussi une copulation montraient des taux allant de 0,5 à 4,9 ng/ml. Plus curieusement encore, les tentatives de domination d'une femelle agressive par les mâles les plus jeunes ne sont pas le fait de ceux ayant une testostéronémie la plus élevée.

De même, si l'apparition du chant territorial peut être associée au développement général de l'appareil génital et à une testostéronémie élevée, on ne peut établir de correspondances entre ces paramètres au niveau individuel : les rangs des poids testiculaires et ceux de la testostéronémie au jour du sacrifice ne sont pas corrélés avec le rang d'émission des premiers chants.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Cette étude longitudinale de l'évolution comportementale et du développement morphophysiologique chez la caille japonaise mâle nous a permis de mettre en évidence les faits suivants :

1) **Avec le vieillissement de l'oiseau** nous observons une baisse de la disponibilité à émettre des vocalisations ou des éléments gestuels représentatifs des processus d'approche non sexuelle : gazouillis, cris de blottissement, roucoulement. Complémentairement, les réorientations négatives et les évitements augmentent ou se maintiennent.

Tableau D. Evolution synchrone des caractéristiques morphophysiologiques et du comportement chez les mâles de caille japonaise au cours de la maturation sexuelle.

CARACTERISTIQUES MORPHOPHYSIOLOGIQUES					COMPORTEMENT DES MALES EN % D'EMETTEURS										♂ isolé	
					devant ♀ agressive		devant ♀ non réceptive									
Poids du testicule mg	N	Taille cloaq. anim. vivant mm	Jours longs vécus jours	Testostérone plasmatique ng/ml	Evite ou fuit	Co-pule	Pa-rade	Con-fort rituel	Copul.	ab ^C	Vigil.	Grond.	Offr.	Cri de cop.	Critères vocaux de maturation sexuelle	
8 < P < 15	21	5,5 ± 0,5	0,5 ± 0,8	0,25 ± 0,13	100	0	9	0	0	5	5	0	0	0		4e j. long : premiers chants; 6e : disparition du roucoulement; du cri de blot-tissement; 8e : disparition du gazouillis, du cri d'appel.
23 < P < 105	15	6,1 ± 0,6	3 ± 1,9	0,46 ± 0,19	92	0	21	0	0	0	7	0	7	0		
116 < P < 251	7	6,8 ± 0,8	6,4 ± 2,3	0,87 ± 0,33	71	14	28	0	14	14	14	0	0	0		
301 < P < 716	10	8,0 ± 1,0	10,4 ± 2,7	1,81 ± 1,38	44	40	70	30	57	50	10	10	10	10		
782 < P < 1289	7	8,4 ± 0,6	12,5 ± 1,1	3,3 ± 0,09	14	67	86	57	86	100	14	57	43	28		

Le développement ontogénétique obtenu ici dans des conditions de photopériode courte ne reflète pas forcément les mêmes disponibilités que celles qui sont exprimées par les oiseaux âgés. Nous avons pu observer lors d'un suivi annuel des interactions au sein de couples familiaux que ces trois vocalisations (gazouillis, cris de blottissement, roucoulement) réapparaissent au contraire volontiers l'hiver alors que les mécanismes de production vocale présentent une régression partielle (GUYOMARC'H, 1974).

2) Le passage en photopériode longue s'accompagne de l'apparition des éléments du comportement sexuel et la disparition des caractères juvéniles ou immatures. Cette évolution peut être visualisée dès les huit premiers jours longs (disparition du roucoulement, du cri de blottissement, du gazouillis, du cri d'appel chez le mâle isolé; apparition des parades, du chant, du cri de contact bisyllabique en présence d'une femelle). Rappelons que cette échelle de temps correspond à des conditions de photopériode 18L/6D très stimulantes et seront éventuellement à corriger en fonction d'autres régimes lumineux. Il a été démontré qu'au-delà d'un jour de 12 heures la vitesse de développement testiculaire dépendait du nombre d'heures de lumière reçues dans le nycthémère par la caille (TANAKA et al., 1965). L'importance de l'âge des sujets peut aussi modifier la rapidité de l'évolution génitale (FOLLETT et FARNER, 1966).

Nous avons pu dégager cinq stades de développement où le poids testiculaire, correspondant à une étape de spermatogenèse connue, peut être associé à un type de comportement global particulier en présence d'une femelle étrangère. Un sixième stade doit être ajouté à cette échelle de développement pour avoir l'évolution complète, correspondant à des mâles capables de produire des spermatozoïdes. En effet, si nous avons observé des copulations réussies dès le 11^{ème} jour long, les oiseaux qui les réalisaient n'étaient pas physiologiquement aptes à se reproduire puisque leurs testicules ne contenaient encore que des spermatides. Nous pouvons nous interroger sur les conséquences fonctionnelles de la précocité de la maturation sexuelle comportementale par rapport au plein développement des organes chez les cailles mâles : soit elle favoriserait la formation du couple, l'appariement pouvant alors s'effectuer avec le choix d'un partenaire sur la base de l'expression de ses comportements sexuels (par exemple, tempo du chant en référence au groupe de reproduction, cri de contact comme caractéristique individuelle); soit elle permettrait de réaliser la distanciation intermâles par le biais des signaux à connotation agressive et sexuelle; soit elle stimulerait les femelles par les parades du mâle et ainsi pourrait coadapter la production de spermatozoïdes au plein développement sexuel des femelles.

Les éléments du comportement sexuel chez la caille mâle sont très précoces, très contractés et facilement identifiables, à l'opposé de ce que l'on observe chez les femelles (GUYOMARC'H, à paraître). Les plus marquants sont ici - comme chez de nombreux oiseaux - l'apparition des chants "territoriaux" ainsi que l'expression des diverses parades. Les chercheurs travaillant sur la sélection sexuelle associent ce caractère à la différence du risque couru par chacun des sexes s'investissant dans la reproduction (PAYNE, 1983).

La structure bisyllabique du cri de contact aigu est un critère de développement sexuel très pertinent et très précis dont le contrôle hormonal et la caractérisation individuelle ont déjà été soulignés (GUYOMARC'H, 1969). Considérablement moins perceptible que le chant pour l'observateur mais bien sûr aussi pour des receveurs potentiels dans l'environnement naturel, c'est un cri manifestement adapté à transmettre sélectivement des informations à un destinataire privilégié très proche (moins d'un mètre).

A côté de l'évolution générale des sujets, nous avons pu observer une grande diversité interindividuelle de la réponse des mâles aux conditions du milieu. En photopériode courte, par exemple, une partie des individus présentaient des poids testiculaires supérieurs à ceux d'oiseaux en repos. FOLLETT et MAUNG (1978) ont aussi remarqué le développement très lent mais possible d'un effectif non négligeable (20 %) de cailles élevées en photopériode courte (6L/18D). Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour appréhender le déterminisme de cette variabilité. Pour OISHI et KONISHI (1978), une température élevée peut induire le développement sexuel. Dans nos chambres expérimentales, la température n'était régulée que dans le sas d'entrée mais le brassage d'air très réduit permettait le maintien de 20 °C +/- 1°C dans les locaux de maintenance sans modifications cycliques. Une variabilité naturelle dans le seuil critique de longueur du jour stimulant de l'axe hypothalamohypophysaire peut être envisagée. Enfin, le rôle possible de stimulations sociales n'est pas à négliger : la confrontation avec une femelle au cours de tests successifs, aussi courts soient-ils, ont pu avoir une influence sur l'état interne des mâles maintenus en jours courts.

La diversité interindividuelle se retrouve aussi dans l'expression comportementale des animaux en jours longs ainsi que dans leur vitesse de développement. Nous pouvons voir là les conséquences de la variabilité interindividuelle naturelle d'un échantillon de population, et ceci sera à prendre en compte dans les études de dynamique de groupes reproducteurs; nous pouvons penser aussi que les mâles élevés en batterie ont pu interagir les uns sur les autres comme cela a été démontré chez des femelles élevées en paires (GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1984). Enfin, la diversité interindividuelle qui permet la caractérisation de chaque mâle parmi ses congénères pourrait être pour les femelles, en fonction de leur expérience antérieure (BATESON, 1980), une base de discrimination lors du choix du partenaire.

BIBLIOGRAPHIE

BALTHAZART, J. & J. HENDRICK, 1977.

Contrôle hormonal du comportement et de la croissance testiculaire chez la caille *Coturnix coturnix japonica*.
C.R. Soc. belg. Biol., 171 : 656-663.

BALTHAZART, J., R. MASSA & P. NEGRI-CESI, 1979.

Photoperiodic control of testosterone metabolism, plasma gonadotrophins, cloacal gland growth and reproductive behavior in the japanese quail.
Gen. comp. Endocrinol., 39 : 222-235.

BATESON, P., 1980.

Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in japanese quail.
Z. Tierpsychol., 53 : 231-244.

- BOESIGER, R., 1969.
Effets de la consanguinité sur la caille japonaise.
Bull. biol. Fr. Belg., 103 : 285-304.
- BOISSIN, J. & I. ASSENMACHER, 1968.
Rythmes circadien et surrénalien de la corticostérone chez la caille.
C.R. Acad. Sci. Paris, 267 : 2193-2196.
- DELVILLE, Y., J.-C. HENDRICK, J. SULON & J. BALTHAZART, 1984.
Testosterone metabolism and testosterone-dependent characteristics in
japanese quail.
Physiol. Behav., 33 : 817-823.
- FARRIS, H.E., 1965.
Behavioral development, social organization and conditioning of courting
behavior in the japanese quail *Coturnix coturnix japonica*.
Dissert. Abst., 25 (12): 7389-7390.
- FOLLETT, B.K., 1976.
Plasma follicle-stimulating hormone during photoperiodically induced
sexual maturation in male japanese quail.
J. Endocrinol., 69 : 117-126.
- FOLLETT, B.K. & D.S. FARNER, 1966.
The effects of the daily photoperiod on gonadal growth, neurohypophysial
hormone content and neurosecretion in the hypothalamo-hypophysial
system of the japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*).
Gen. comp. Endocrinol., 7 : 111-124.
- FOLLETT, B.K. & S.L. MAUNG, 1978.
Rate of testicular maturation in relation to gonadotrophin and testoste-
rone levels, in quail exposed to various artificial photoperiods and to
natural daylengths.
J. Endocrinol., 78 : 267-280.
- FRIGOLA, P., 1982.
Etude quantitative au laboratoire de comportements liés à la territoria-
lité chez la caille : distance interindividuelle et forme d'expression du
chant en début de la reproduction.
D.E.A. Ecologie (Ethologie) Rennes.
- GUYOMARC'H, C., 1985.
Recherches sur l'influence des facteurs sociaux dans la maturation
sexuelle de la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica*.
Thèse d'Etat, Rennes.
- GUYOMARC'H, C. & J.-C. GUYOMARC'H, 1984.
The influence of social factors on the onset of egg production in
japanese quail *Coturnix coturnix japonica*.
Biol. Behav., 9 : 333-342.
- GUYOMARC'H, J.-C., 1969.
Influence de l'environnement et de l'état interne sur le cri de reconnais-
sance de la caille japonaise.
Bull. biol. Fr. Belg., 103 (3-4), 387-398.
- GUYOMARC'H, J.-C., 1974.
Les vocalisations des gallinacés : structure des sons et des répertoires.
Ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique.
Thèse d'Etat, Rennes.

- GUYOMARCH, J.-C., Y.-A. HEMON, C. GUYOMARCH & R. MICHEL, 1984.
Le mode de dispersion des mâles de caille des blés *Coturnix c. coturnix* en phase de reproduction.
C.R. Acad. Sci. Paris, 299, série III, 19 : 805-808.
- LUCOTTE, G., 1973.
Mortalité embryonnaire comparée des homozygotes et des hétérozygotes chez la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica*.
C.R. Soc. biol., 167 : 192-195.
- MATHER, F.B. & W.O. WILSON, 1964.
Post natal testicular development in japanese quail *Coturnix coturnix japonica*.
Poult. Sci., 43 (4) : 860-864.
- OISHI, T. & T. KONISHI, 1978.
Effects of photoperiod and temperature on testicular and thyroid activity of the japanese quail.
Gen. comp. Endocrinol., 36 : 250-254.
- OTTINGER, M.A. & M.J. BRINKLEY, 1978.
Testosterone and sex related behavior and morphology : relationship during maturation and in the adult japanese quail.
Horm. Behav., 11 : 175-182.
- PAYNE, R.B., 1983.
Bird songs, sexual selection and female mating strategies. In : Social behavior of female vertebrate. Ed. by S.S. WASSER. New York, London, Paris, San Diego : Academic Press.
- SACHS, B.D., 1967.
Photoperiodic control of the cloacal gland of the japanese quail.
Science, 157 (3785) : 201-203.
- SACHS, B.D., 1969.
Photoperiod control of reproductive behavior and physiology of the male japanese quail.
Horm. Behav., 1 : 7-24.
- SCHEIN, N.W. & C.S. CARTER, 1972.
Sexual behaviour and novel stimuli in male japanese quail.
Anim. Behav., 20 : 383-385.
- TANAKA, K., F.B. MATHER, W.O. WILSON & L.Z. Mc FARLAND, 1965.
Effect of photoperiods on early growth of gonads and on potency of gonadotropins of the anterior pituitary in *Coturnix*.
Poult. Sci., 44 : 662-665.
- WADA, M., 1981.
Effects of photostimulation, castration and testosterone replacement on daily patterns of calling and locomotor activity in japanese quail.
Horm. Behav., 15 : 270-281.
- WOODARD, A.E., J.A. MOORE & W.O. WILSON, 1969.
Effect of wavelenght of light on growth and reproduction in japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*).
Poult. Sci., 48 : 118-123.