

Analyse des tactiques démographiques chez les oiseaux et les mammifères

An analysis of demographic tactics in birds and mammals

J.-M. Gaillard, D. Pontier, D. Allainé, J. D. Lebreton, J. Trouvilliez and J. Clobert

Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J. and Clobert, J. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. – *Oikos* 56: 59–76.

Résumé

En utilisant des données de terrain sur la fécondité, l'âge à la première reproduction et l'espérance de vie des adultes, nous reconsidérons le gradient dit -K en analysant les relations entre ces trois paramètres démographiques chez 80 espèces de mammifères et 114 espèces d'oiseaux. Une fois l'effet allométrique du poids corporel adulte éliminé, les trois variables restent corrélées. L'existence de tactiques démographiques indépendantes du poids adulte est démontrée par des analyses multivariées de ces variables. Ces analyses confirment l'importance des contraintes écologiques et phylogénétiques. La structure principale est un gradient temporel classant les espèces en fonction de leur renouvellement, tant chez les oiseaux que chez les mammifères. Un second gradient classant les espèces en fonction de leur niveau d'itéroparité apparaît de manière significative à la fois chez les oiseaux et chez les mammifères. Chez les mammifères, ce schéma est lié aux schémas d'investissement parental.

INTRODUCTION

Le concept de **tactique démographique** décrit une coadaptation complexe des paramètres démographiques (Stearns 1976, 1977). Différents types de tactiques démographiques ont été décrits et sont généralement classés selon le gradient dit -K d'après Pianka (1970). Bien que ce concept ait donné lieu à de nombreux travaux théoriques (voir par exemple Gadgil et Bossert 1970, Roughgarden 1971, King et Anderson 1971, Parry 1981, Boyce 1984), une étude des tactiques démographiques basées sur des **paramètres fonctionnels**, estimés sur le terrain, n'a pas encore été réalisée.

L'objectif de cet article est de répondre à trois questions :

1. Les **tactiques démographiques** persistent-elles lorsque l'effet du poids corporel de l'adulte est pris en compte ?
2. Si c'est le cas, les covariations sont-elles similaires au gradient -K ?
3. Existe-t-il d'autres covariations entre les paramètres démographiques ?

En ce qui concerne la **première question**, la prise en compte de l'effet du poids corporel utilise des **relations allométriques** entre les paramètres démographiques et le poids corporel des adultes. De telles relations sont bien étayées pour de nombreuses caractéristiques biologiques telles que le temps de gestation (incubation), l'âge à la première reproduction, la fécondité, le taux métabolique (Brody 1945, Sacher et Staffeldt 1974, Blueweiss et al. 1978,

McNab 1980, Western et Ssemakula 1982, Clutton-Brock et Harvey 1983, Peters 1983, Calder 1984, Allainé et al. 1987).

En ce qui concerne la **deuxième question**, plusieurs auteurs ont montré que des covariations entre certains **traits d'histoire de vie** existent toujours après prise en compte du poids corporel adulte (par exemple Stearns 1983 et Harvey et Zammuto 1985 pour les mammifères ; Harvey et Clutton-Brock 1985 pour les primates ; Saether 1987 pour les passereaux, Saether 1988 pour les oiseaux Européens), mais aucun n'a pris en compte simultanément les paramètres démographiques de base : âge à la première reproduction, fécondité et espérance de vie des adultes.

La **troisième question** a été formulée explicitement par Wit-tenberger (1981) sans y répondre. Après avoir étudié ces questions à l'aide d'analyses multivariées de données sur les oiseaux et les mammifères, nous discutons des effets de la phylogénie et de l'écologie dans l'élaboration des tactiques démographiques.

DONNEES ET METHODE

Données

La littérature publiée a été examinée pour les oiseaux et les mammifères et les paramètres démographiques ont été rassemblés au niveau de l'espèce. Les paramètres démographiques ayant été estimés sur une base annuelle, cet ensemble de données n'inclut que les espèces dont les jeunes ne se reproduisent pas au cours de leur première moitié d'année. En effet, la grande variabilité intra-annuelle de ces paramètres pour les espèces dont la reproduction a lieu au cours de la première année empêche de définir les paramètres sur une base annuelle (voir par exemple Eberhardt 1985). La rareté des données au niveau de la population a empêché le calcul de la variance intra-espèce.

Les **quatre paramètres** retenus sont le poids corporel des femelles adultes et trois paramètres démographiques :

Âge à la première reproduction : les données sur l'âge moyen à la première reproduction étant trop rares pour être utilisées, nous avons écarté l'âge auquel environ moins de 5% des femelles sont reproductrices. De plus, il est moins variable entre les populations d'une même espèce que l'âge moyen à la première reproduction (Coulson et al. 1982).

Fécondité : nous mesurons la fécondité comme le nombre de jeunes produits par femelle et par an. C'est le produit du nombre de portées (resp. de couvées) par an par le nombre de jeunes par portée (resp. par couvée). Ce paramètre de reproduction est plus corrélé au poids corporel qu'à la taille de la portée (resp. de la ponte) ou au nombre de jeunes par portée (resp. par nid), et est plus significatif pour la dynamique des populations (Allainé et al. 1987).

Espérance de vie des adultes : les données relatives aux femelles ont été utilisées lorsqu'il existait des différences significatives entre les mâles et les femelles. Ce paramètre est mesuré par $(0,5 + 1/(1-s))$ (Seber 1973 : 394), où s est le taux de survie annuel maximum des adultes. L'espérance de vie à partir de la naissance a été écartée car les taux de survie des juvéniles étaient trop variables dans le temps pour être utilisés (par exemple Skogland

1985). De plus, chez les oiseaux, les estimations disponibles intègrent souvent l'effet de l'émigration juvénile (Nur et Clobert 1988) ; et chez les mammifères, peu d'estimations sont disponibles (par exemple, on suppose qu'elle est proche de 0,5 pour certains ongulés Africains (Spinage 1972)). La longévité maximale a été écartée parce que ce paramètre est trop sensible à la taille de l'échantillon qui diffère manifestement entre les espèces (par exemple Zammuto 1986). De plus, elle est souvent mesurée dans des conditions de captivité ou de semi-captivité (c'était le cas pour les données utilisées par Lindstedt et Calder 1976 et Stearns 1983). Lorsque les données de base appropriées étaient disponibles, nous avons recalculé l'espérance de vie des adultes en utilisant les méthodes de Brownie et al. (1985) pour les reprises (animaux morts) et celles de Clobert et al. (1987) pour les recaptures ou les reprises de vue (animaux vivants). Lorsque les données disponibles ne permettaient pas d'utiliser ces méthodes, le taux de survie a été calculé à partir de la table de survie à l'aide de la formule de Seber. Pour les espèces pour lesquelles des biais étaient suspectés, les données ont été écartées avant l'analyse.

Il restait des informations utilisables pour 80 espèces de mammifères (sur 128, 10 ordres : [Annexe 1](#)) et 114 espèces d'oiseaux (sur 233, 14 ordres : [Annexe 2](#)) (Lebreton et al. 1987).

Méthodes

L'âge à la première reproduction (AFR), l'espérance de vie adulte (ALE) et l'inverse de la fécondité (INVF) sont mesurés en unités de temps (Calder 1984, Allainé et al. 1987). En tant que telles, ces trois variables sont positivement liées et leurs corrélations sont plus élevées entre les logarithmes ([Tab. 1](#)).

Tab. 1. Corrélations entre (1) les trois paramètres démographiques : âge à la première reproduction (A.F.R.), espérance de vie adulte (ALE), fécondité (F) [triangle inférieur], (2) les trois paramètres démographiques lorsque l'effet biomécanique du poids corporel de l'adulte est supprimé [triangle supérieur]

	ALE	A.F.R.	F
<i>Birds</i>			
	1	0.78	-0.81
	0.85	1	-0.74
	-0.87	-0.83	1
<i>Mammals</i>			
	1	0.70	-0.55
	0.79	1	-0.56
	-0.77	-0.80	1

Corrélation entre les paramètres démographiques après correction pour le poids corporel de l'adulte
 Pour éliminer l'effet du poids corporel, il faut d'abord examiner les relations entre les trois paramètres démographiques et cette variable. La relation entre un paramètre biologique Y et le poids corporel W (voir les revues de Peters 1983, Calder 1984) suit l'équation allométrique simple :

$$Y = aW^b$$

où a est le coefficient allométrique et b l'exposant allométrique.

Au sein d'un groupe homogène, les trois paramètres démographiques varient de manière allométrique avec le poids corporel avec le même exposant allométrique (Western 1979). Étant donné qu'un bon accord ([Tab. 2](#)) a été trouvé entre les valeurs des pentes de régression et la valeur attendue de 0,25 attribuée par Lindstedt et Calder (1981) et Lindstedt et al. (1986) à toutes les variables temporelles, nous avons utilisé cette valeur théorique. Elle

présente l'avantage, par rapport aux valeurs estimées, de ne pas être sensible à l'hétérogénéité taxonomique, qui limite l'interprétabilité (voir par exemple Harvey et Mace 1982, Stearns 1983, Martin et Harvey 1985 ; pour plus de détails, voir Allainé et al. 1987). Par conséquent, cette valeur théorique peut être considérée comme exprimant **l'effet bio-mécanique** du poids corporel, c'est-à-dire le « principe d'échelle » (Martin et Harvey 1985) ; nous pouvons ainsi supprimer la partie de la variation d'un paramètre biologique entièrement liée au poids corporel.

Pour démontrer l'existence d'une corrélation entre les paramètres démographiques au-delà de l'effet du poids corporel, nous avons d'abord effectué une analyse en composantes principales des trois paramètres démographiques une fois que l'effet du poids corporel de l'adulte a été supprimé (c'est-à-dire de $\log(\text{INVF}) - 0,25 \log(W)$, $\log(\text{AFR}) - 0,25 \log(W)$, $\log(\text{ALE}) - 0,25 \log(W)$). Des analyses similaires ont déjà été réalisées par Stearns (1983) pour les traits d'histoire de vie des mammifères et par Swihart (1984) pour les traits de reproduction des lagomorphes.

Comme cela a été montré dans un article précédent (Gaillard et al. 1986) et confirmé plus loin dans le présent document, la première composante principale peut être considérée comme un gradient « lent-rapide ».

Tab. 2. Relations entre le logarithme naturel du paramètre démographique et le logarithme naturel du poids corporel adulte : coefficients de corrélation (r) et exposants allométriques (b)

	Birds		Mammals	
Fecundity:	$r = -0.56$	$b = -0.25 \pm 0.07$	$r = -0.66$	$b = 0.22 \pm 0.06$
Age at first reproduction	$r = 0.63$	$b = 0.22 \pm 0.05$	$r = 0.73$	$b = 0.15 \pm 0.04$
Adult life expectancy	$r = 0.58$	$b = 0.23 \pm 0.06$	$r = 0.69$	$b = 0.16 \pm 0.04$

Corrélation entre les paramètres démographiques après correction pour l'échelle de temps
 Notre troisième question devient alors : existe-t-il des différences significatives entre les espèces dans leurs combinaisons de paramètres démographiques, en dehors de ce gradient que nous appellerons de façon plus neutre gradient général ? Nous recherchons des variations non aléatoires selon lesquelles les trois variables (AFR, ALE, INVF) ne sont pas proportionnelles, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas entièrement expliquées par une différence générale d'échelle temporelle. La question peut être abordée par le biais d'une analogie avec la taille et la forme telles qu'elles sont utilisées en morphométrie.

La taille est ici une taille démographique qui, bien que fortement liée à la taille physique, exprimée par le poids corporel, n'est pas entièrement expliquée par elle. Cette taille permet d'estimer une échelle temporelle pour chaque espèce en tant que moyenne des trois variables temporelles disponibles.

Une première possibilité consiste à utiliser la première composante de l'ACP standardisée comme variable de taille et à considérer les autres axes comme des variables de forme. L'existence de variables de forme significatives peut être testée en vérifiant l'égalité des valeurs propres $d_2 \dots d_p$ dans l'ACP, c'est-à-dire en utilisant le test d'équicorrélation de Lawley (dans Morrison 1967). Toutefois, ce test est très général et n'utilise pas d'informations sur les groupes taxonomiques pour rechercher des variations de forme. Il n'est donc pas surprenant

que ce test ne soit significatif ni pour les oiseaux ni pour les mammifères, que ce soit avec ou sans correction pour le poids corporel. Ainsi, pour répondre à notre troisième question, la deuxième composante principale est statistiquement inadaptée en raison de l'équicorrélation des trois variables démographiques analysées (Morrison 1967).

En raison des insuffisances de l'ACP, nous avons préféré nous tourner vers les développements récents des statistiques de la taille et de la forme en suivant Sprent (1972) et Darroch et Mosimann (1985).

Les variables canoniques de taille (Darroch et Mosimann 1985) sont définies comme suit : $g_{a_1 a_2 a_3} = (\text{INVF})^{a_1} (\text{AFR})^{a_2} (\text{ALE})^{a_3}$ avec $a_1 + a_2 + a_3 = 1$.

Parmi les nombreuses façons possibles de satisfaire $a_1 + a_2 + a_3 = 1$, la moyenne géométrique $g = (\text{INVF} \times \text{AFR} \times \text{ALE})^{1/3}$

qui est la racine cubique d'un volume, est un moyen raisonnable d'équilibrer les variations aléatoires de chacune des variables.

La taille logarithmique s'exprime donc comme suit : $\log g = 1/3 (\log(\text{INVF}) + \log(\text{AFR}) + \log(\text{ALE}))$.

La forme logarithmique s'exprime à son tour comme suit :

$\log z = (\log(\text{INVF}) - \log g, \log(\text{AFR}) - \log g, \log(\text{ALE}) - \log g)$.

Le résultat clé de Darroch et Mosimann (1985) est que les combinaisons linéaires des composantes de $\log z$ sont invariantes pour $g_{a_1 a_2 a_3}$ particulière choisie, c'est-à-dire pour la pondération des trois mesures dans la variable volume à condition que $a_1 + a_2 + a_3 = 1$.

Dans leur première approche des variations de forme, Darroch et Mosimann (1985 : 243) proposent d'utiliser l'analyse discriminante sur le $\log z$. Cette approche permet d'utiliser les tests standards de MANOVA pour deux variables, le $\log z$ étant redondant du fait de la correction de la taille logarithmique. Elle permet de tester des différences inter-ordres de paramètres démographiques distincts du gradient général et donc de répondre à notre troisième question.

De plus, on peut noter que le $\log z$ ne dépend pas du poids corporel : puisque le poids corporel affecte les variables originales INVF, AFR, et ALE avec un même exposant allométrique (0,25, Lindstedt et Calder 1981, Lindstedt et al. 1986), $\log(\text{INVF}) - 0,25 \log(W)$, $\log(\text{AFR}) - 0,25 \log(W)$, $\log(\text{ALE}) - 0,25 \log(W)$ ont $\log(g(x)) - 0,25 \log(W)$ comme log-taille et conduisent au même vecteur de forme logarithmique $\log z$. Ainsi, l'utilisation de variables corrigées ou non pour le poids corporel conduit à la même analyse.

Sur la base des données disponibles, le niveau de l'ordre semble être un regroupement raisonnable pour obtenir une homogénéité suffisante au sein du groupe afin de rechercher des différences telles que celles montrées par Elgar et Harvey (1987) pour le métabolisme

basal. Il peut être difficile d'envisager des niveaux taxonomiques plus élevés en raison de leur caractère arbitraire (en particulier chez les oiseaux, voir par exemple Feduccia 1980) et cela tendrait à diminuer la puissance des tests en augmentant l'hétérogénéité à l'intérieur des groupes. Travailler à des niveaux taxonomiques inférieurs augmenterait l'instabilité des résultats en divisant les données en de nombreux petits groupes. Pour cette analyse, les ordres ne comportant qu'une seule espèce ont été supprimés.

RESULTATS

Le gradient lent-rapide, après correction pour le poids corporel

Chez les mammifères, la première composante principale explique 74% de la variance totale. Un extrême est caractérisé par une fécondité élevée, une espérance de vie adulte faible et un âge précoce à la première reproduction, tandis que l'autre extrême présente les caractéristiques inverses (fécondité faible, espérance de vie adulte élevée et âge tardif à la première reproduction). Les cétacés et les chauves-souris, respectivement, illustrent ces deux tactiques extrêmes (Fig. 1a). Les ordres terrestres se chevauchent presque complètement sur cet axe.

Chez les oiseaux, la première composante principale explique 85% de la variance totale et a exactement la même signification que chez les mammifères : cet axe oppose les espèces ayant une fécondité élevée, une espérance de vie adulte faible et un âge précoce à la première reproduction aux espèces présentant les traits opposés. Les Ansériformes et les Procellariiformes sont de bons exemples de ces tactiques extrêmes (Fig. 1b). Contrairement aux mammifères, les ordres d'oiseaux sont bien classés le long de cet axe, qui mérite davantage le terme de **gradient**.

Chez les oiseaux et les mammifères, le **gradient démographique** général mesuré par la première composante principale peut être considéré comme une échelle de temps. Il oppose les espèces à renouvellement relativement rapide (cétacés chez les mammifères, ansériformes chez les oiseaux) aux espèces à renouvellement relativement faible (chauves-souris chez les mammifères, procellariiformes chez les oiseaux). Comme ce schéma apparaît après correction allométrique pour l'effet du poids corporel, on peut réellement parler de **tactiques démographiques** pour ces deux classes de vertébrés. De plus, ces tactiques sont classées sur l'échelle de temps (gradient « rapide-lent ») avec les mêmes covariations que le gradient non corrigé du poids corporel (également un gradient « rapide-lent »). Cela signifie que les différences de poids corporel n'expliquent pas complètement les différences d'échelle temporelle.

Corrélation entre les paramètres démographiques après correction pour l'échelle de temps

Chez les mammifères, la première composante de l'analyse discriminante en forme de logarithme indique des différences significatives entre les ordres (valeur propre = 0,672, $P < 0,01$, test de Heck, voir par exemple Morrison 1967). Cet axe oppose les espèces à fécondité relativement faible et à âge bas à la première reproduction (primates, chauves-souris et artiodactyles) aux espèces à fécondité relativement élevée et à âge élevé à la première reproduction (lagomorphes et rongeurs ; Fig. 2a). À l'exception des carnivores, les ordres sont bien classés le long de ce gradient.

Chez les oiseaux, la première composante de l'analyse de la forme logarithmique est également significative (valeur propre = 0,43 ; $P < 0,01$, test de Heck) avec, de la même manière, un âge relativement bas à la première reproduction et une faible fécondité à une extrémité (Columbiformes et Sphenisciformes) et des caractéristiques opposées à l'autre extrémité (Anseriformes) (Fig. 2b).

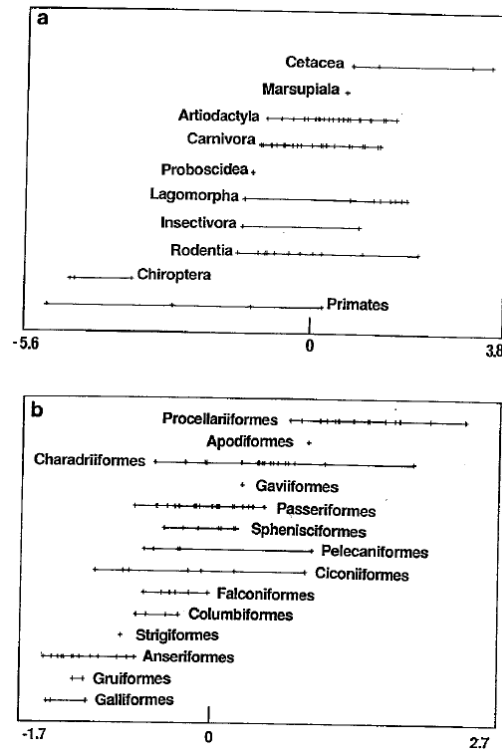


Fig. 1. Classement des ordres de mammifères (a) et d'oiseaux (b) selon le gradient « rapide-lent » décrit par la première composante principale des analyses ACP. Le classement des ordres de mammifères (a) et d'oiseaux (b) selon le gradient « rapide-lent » décrit par la première composante principale des analyses ACP. Les analyses ACP ont été réalisées sur les trois variables démographiques corrigées du poids corporel (âge à la première reproduction, fécondité, espérance de vie adulte) sur respectivement 80 et 114 espèces. Pour chaque ordre, nous avons représenté la position de l'espèce sur le gradient par une croix

Ainsi, chez les oiseaux et les mammifères, une combinaison significative de paramètres démographiques existe en plus de l'échelle temporelle : elle oppose les ordres dans lesquels les espèces se reproduisent tôt et lentement aux ordres dans lesquels la reproduction est retardée, mais se produit ensuite à un taux élevé, dans les deux cas relativement à leur propre échelle temporelle. Cependant, les ordres de mammifères sont mieux discriminés que les ordres d'oiseaux sur la première composante de cette analyse.

DISCUSSION

De toute évidence, le poids corporel joue un rôle majeur dans la détermination des valeurs des paramètres biologiques, et être grand ou petit n'est pas sans conséquences démographiques : on peut parler de **tactique de premier ordre** (Western 1979), ou de **composante allométrique** (Lebreton 1981) des patrons démographiques, qui exprime les **contraintes biomécaniques** du poids corporel. Cependant, si le poids corporel est le principal déterminant des variations des **traits d'histoire de vie**, il n'est pas le seul

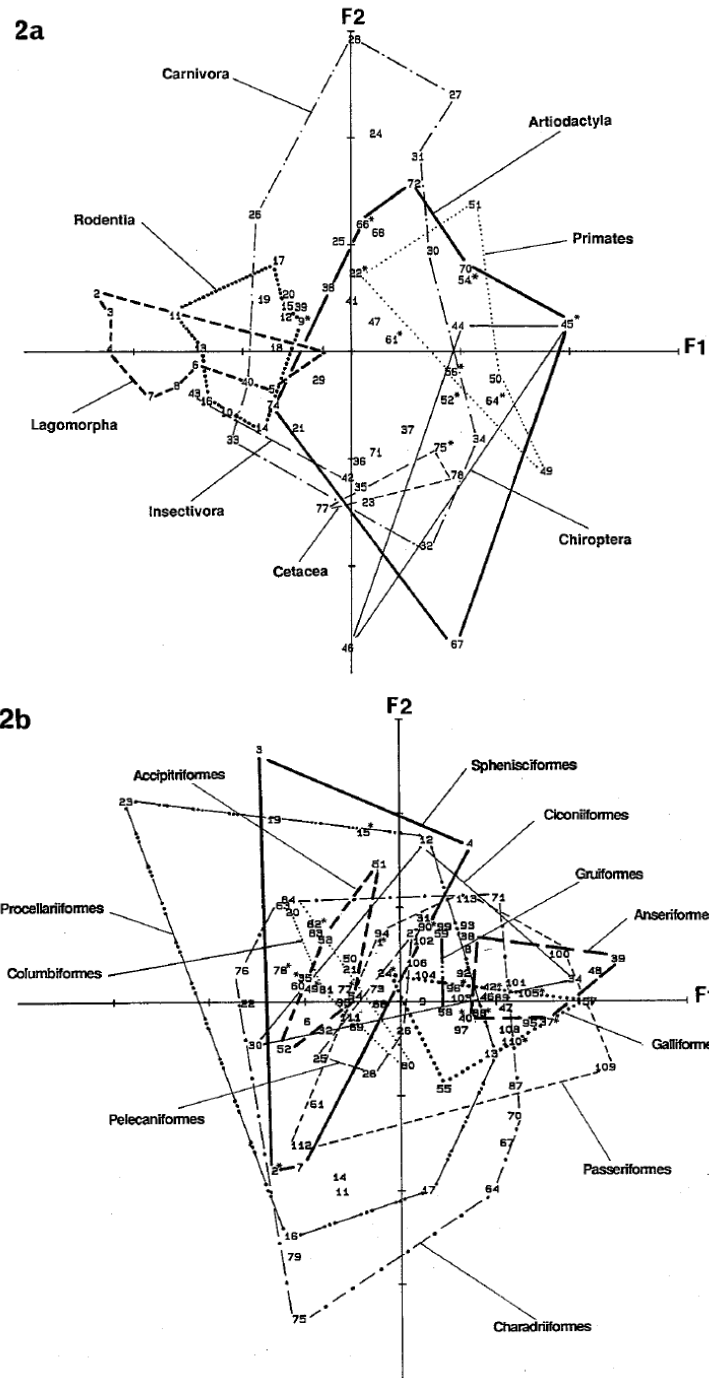


Fig. 2. Premier plan de l'analyse de la forme logarithmique réalisée sur les 3 paramètres démographiques corrigés du poids corporel adulte pour 78 espèces de mammifères (a) et 111 espèces d'oiseaux (b). Les nombres suivis d'un astérisque indiquent des superpositions. Chaque ordre est entouré d'un polygone convexe. La première composante est interprétée comme un gradient d'itéroparité. Les listes des espèces de mammifères et d'oiseaux sont données en annexe. Liste des superpositions chez les mammifères : 22* : 22, 53 ; 45* : 45, 58 ; 52* : 52, 60 ; 54* : 54, 55, 57, 62, 63 ; 56* : 56, 59 ; 61* : 61, 73 ; 64* : 48, 64, 65 ; 66* : 66, 69 ; 75* : 75, 76. Liste des superpositions chez les oiseaux : 1* : 1, 74, 94 ; 2* : 2, 18 ; 15* : 15, 65 ; 24* : 24, 56 ; 35* : 35, 60 ; 37* : 37, 95 ; 40* : 40, 45, 66 ; 42* : 42, 44 ; 49* : 5, 49 ; 77* : 77, 81 ; 78* : 62, 78 ; 82* : 82, 83 ; 88* : 41, 88 ; 90* : 90, 99 ; 96* : 72, 96 ; 105* : 91, 105 ; 110* : 107, 110

En effet, nos résultats montrent une covariation des paramètres démographiques après correction de l'effet du poids corporel qui pourrait valider l'utilisation du terme tactique. Les espèces se classent toujours selon un gradient allant du turn-over le plus lent au plus rapide.

Ce **gradient** a été appelé **tactique de second ordre** (Western 1979). Un tel gradient temporel a déjà été trouvé comme première composante non allométrique dans une étude sur les traits d'histoire de vie des primates (Clutton-Brock et Harvey 1985) et par Stearns (1983) sur les mammifères.

Les relations positives entre l'âge de la première reproduction et l'espérance de vie après correction du poids corporel constatées par Harvey et Zammuto (1985) peuvent être considérées comme faisant partie de cette échelle temporelle. Ainsi, les différences d'échelle temporelle apparentes dans de nombreux traits démographiques et d'histoire de vie ne sont pas entièrement expliquées par le poids corporel.

Chez les oiseaux, la position de l'espèce sur ce gradient ultérieur semble étroitement liée à sa position taxonomique (Pontier et al. sous presse), tandis que chez les mammifères, les contraintes écologiques semblent plus importantes et la phylogénie n'apparaît que dans une troisième dimension. Pour expliquer un tel schéma, l'hypothèse suivante pourrait être proposée.

Chez les oiseaux, la capacité de voler a constitué une forte contrainte évolutive. En conséquence, la gamme des tailles corporelles a été restreinte (Calder 1984. Ceci est associé à une diversification écologique plus limitée (Peters 1983, Clutton-Brock et Harvey 1983) que pour les mammifères. Par exemple, il n'y a pas d'espèces aviaires fossiles comme les Bathyergidae, ni de vie reproductive aquatique comme les cétacés. Ainsi, chez les mammifères, les changements d'échelle temporelle pourraient être réalisés principalement par des variations de poids corporel, pour un type d'habitat donné. De tels changements n'impliquent pas nécessairement des modifications du plan d'organisation. Ainsi, les ordres terrestres ne sont pas discriminés sur le gradient d'échelle temporelle après correction pour le poids corporel. En revanche, chez les oiseaux, les changements d'échelle temporelle ne seraient atteints que par une modification profonde, car le poids corporel est limité par la sélection directionnelle de la capacité à voler.

Des modifications du plan d'organisation seraient donc nécessaires. Cela peut expliquer pourquoi les ordres d'oiseaux sont bien différenciés sur l'échelle de temps. Il serait particulièrement intéressant d'inclure des données provenant de taxons dont le mode de vie et l'origine évolutive sont inhabituels, comme les colibris et les ratites parmi les oiseaux, et les hyracoïdes (Hock 1982) et les renards volants parmi les mammifères. D'autres données sont donc nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

Nos résultats font apparaître de manière significative une **troisième dimension**, toujours de manière similaire pour les mammifères et les oiseaux : pour une échelle de temps donnée, les espèces se séparent sur un autre gradient qui exprime **la précocité et l'intensité relatives de la reproduction**. Ce gradient correspond à un gradient classique de tactiques de reproduction allant de l'itéroparité à la semelparité (Murphy 1968, Schaffer 1974, Stearns 1976, 1977, Kirkendall et Stenseth 1985). Chez les mammifères, nous avons observé une radiation des tactiques démographiques (au sens d'Eisenberg 1981 et Benton 1988) à ce niveau (les ordres sont bien différenciés). Chez les oiseaux, l'interprétation est moins claire : on soupçonne une opposition entre espèces nidicoles et espèces nidifuges. Elle semble également, chez les

oiseaux, liée au caractère de « couches déterminées » ou « couches indéterminées » (Poulsen 1953) qui n'est pas clairement lié à la phylogénie.

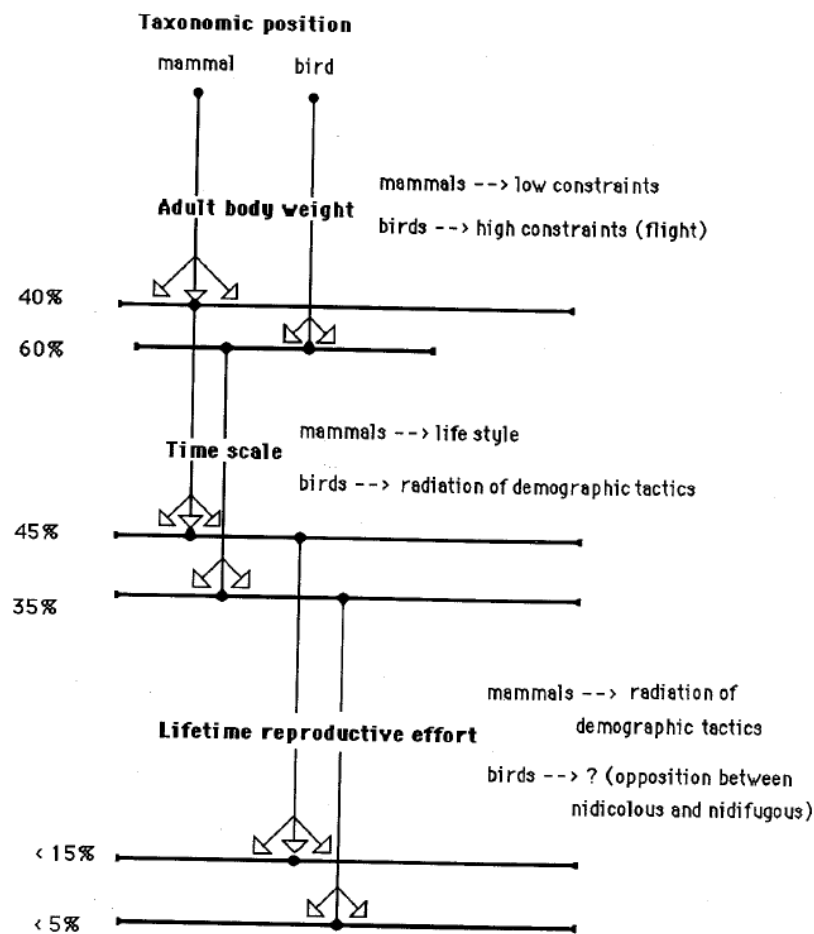


Fig. 3. Échelle de variation des tactiques démographiques chez les mammifères et les oiseaux. En fonction de l'importance de l'hétérogénéité démographique entre espèces, nous avons résumé l'importance relative des trois tactiques démographiques pour les ordres de mammifères et d'oiseaux selon le schéma suivant :

- Le poids corporel de l'adulte semble déterminant dans la variation des traits d'histoire de vie des espèces. Ainsi, pour une position taxonomique donnée, les espèces se classent le long d'un gradient de poids corporel adulte. **L'effet biomécanique** du poids corporel adulte explique 40% de la variation démographique chez les mammifères et 60% chez les oiseaux. Une telle différence entre les mammifères et les oiseaux est attribuée aux contraintes de vol des oiseaux.

- Une fois l'effet biomécanique du poids corporel pris en compte, les espèces continuent à se classer sur une échelle de temps (gradient « lent-rapide »). Ces variations du turn-over expliquent 45% de la variation démographique résiduelle chez les mammifères et 35% chez les oiseaux. Le classement sur ce gradient apparaît comme plus étroitement associé à la taxonomie chez les oiseaux, aux contraintes écologiques chez les mammifères.

- Enfin, pour une position donnée sur l'échelle de temps, les espèces se classent sur un gradient d'effort de reproduction au cours de la vie allant de la semi-parité à l'itéroparité. Cette dernière tactique explique moins de 15% de la variation démographique chez les mammifères et seulement moins de 5% chez les oiseaux (mais elle est néanmoins significative au niveau de l'ordre). Chez les mammifères, nous avons observé à ce niveau une radiation des tactiques démographiques alors que chez les oiseaux, l'interprétation est moins claire : nous soupçonnons une opposition entre les espèces nidicoles et nidifuges.

Ces tactiques de troisième ordre opposent les espèces plus proches de l'itéroparité (avec une reproduction relativement précoce et peu de jeunes par an) aux espèces plus proches de

la semelparité (avec une reproduction relativement tardive et beaucoup de jeunes par an). Dans ce sens, il s'agit d'une variation dans l'allocation de l'effort de reproduction au cours de la vie opposant les espèces ayant une période juvénile relativement longue et une fécondité élevée aux espèces ayant une période juvénile relativement courte et une fécondité faible, parce que la première reproduction tombe à la fin de la période juvénile. Il s'agit d'une nouvelle preuve de l'importance de la précocité dans le schéma démographique des mammifères, comme l'ont souligné Sterba (1984), Martin et Mac Larnon (1985) et Stearns (1983). Par exemple, le deuxième axe de l'analyse de Stern, qui oppose les mammifères précoces et les mammifères altruistes, est en fait inclus dans notre gradient d'itéroparité. Le stade juvénile étant la période la plus critique de la vie des mammifères (Skogland 1985, Charnov 1986, Clutton-Brock et al. 1987, Albon et al. 1987), nous supposons que deux grandes **alternatives démographiques** sont apparues au cours de l'histoire évolutive des mammifères :

1) disperser l'effort reproductif de toute une vie. Les animaux qui adoptent cette tactique ont peu de jeunes précoces, qui traversent le plus rapidement possible la période juvénile. Cela implique une longue période de gestation, un poids important à la naissance et un taux de croissance élevé, donc un investissement parental important par individu. Cette tactique est illustrée par les artiodactyles, les primates et les chauves-souris.

2) Concentrer l'effort de reproduction tout au long de la vie. Les animaux qui adoptent cette tactique ont de nombreux jeunes altruistes et les protègent pour réduire l'imprévisibilité de l'environnement, car l'investissement parental par jeune est limité par leur nombre. Cette tactique est illustrée par les lagomorphes et les rongeurs (à l'exception des hystricomorphes, Case 1978, Weir et Rowland 1973, aucun individu dans notre jeu de données). Le cas des artiodactyles est également particulièrement clair : le sanglier (*Sus scrofa*, espèce n° 74, Fig. 2a), pour lequel des données ont été recueillies dans des populations chassées, est celui qui se rapproche le plus de la semelparité. Dans ces populations, la reproduction est légèrement plus précoce et l'espérance de vie adulte est beaucoup plus faible que dans les populations non chassées pour un même poids corporel (Gaillard et al. 1987).

Cette hypothèse est soutenue par des données empiriques : plusieurs études (Case 1978, Zeveloff et Boyce 1980, mais voir Swihart 1984) ont montré que **l'investissement parental** est plus important chez les artiodactyles, les primates et les chauves-souris que chez les lagomorphes et les rongeurs. Tous les lagomorphes et les rongeurs de notre échantillon protègent plus ou moins leurs petits. Les structures utilisées varient d'une simple excavation ou dépression à un nid élaboré, alors que les artiodactyles ne présentent jamais ce comportement (Eisenberg 1981, Anderson et Jones 1984).

Chez les oiseaux, les corrélations écologiques avec un gradient d'itéroparité ne sont pas aussi claires que chez les mammifères : Les Galliformes et les Ansériformes (du même côté que les rongeurs et les lagomorphes) sont tous nidifuges, tandis que les Falconiformes et les Columbiformes (du même côté que les artiodactyles, les chauves-souris et les primates) sont tous nidicoles. Le grand chevauchement entre les ordres (en particulier pour les Procellariiformes, les Passeriformes et les Sphenisciformes) ne nous a pas permis d'aller plus loin dans l'interprétation. La forte saisonnalité du mode de reproduction des oiseaux peut expliquer ces difficultés.

En effet, la saisonnalité implique que la première reproduction possible n'aura pas lieu avant l'âge d'un an, même pour les plus petits oiseaux. Une telle contrainte peut expliquer pourquoi les petits oiseaux semblent tous avoir une reproduction retardée. Dans ces conditions, l'inclusion d'oiseaux tropicaux serait nécessaire pour préciser de telles tactiques.

Pour les mammifères et les oiseaux, on observe le même gradient de succession des tactiques démographiques (Figure 3), ce qui suggère l'existence d'un modèle général pour les homéothermes. Ce schéma pourrait même être plus général, car des résultats similaires ont été obtenus pour les reptiles (Stearns 1984, Dunham et Miles 1985).