Dépendance à la densité et stratégies de cycle biologique des ongulés

DENSITY DEPENDENCE AND LIFE-HISTORY STRATEGIES OF UNGULATES

DALE R. MCCULLOUGH

Ecosystem Sciences Division, Department of Environmental Science, Policy, and Management, and Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, CA 94720-3110

Journal of Mammalogy, 80(4):1130–1146, 1999

Résumé

En raison de leur grande taille et de leur longue durée de vie, les ongulés vivent généralement dans des populations **proches** de la capacité de charge environnementale (CC), ce qui a fortement influencé l'évolution de leurs caractéristiques biologiques. Je passe en revue les modèles décrivant la relation entre les populations d'ongulés et la CC. La forme de la relation fonctionnelle entre la dépendance à la densité (DD) et la taille de la population (N) détermine la réponse de N par rapport à la CC et la tendance de N à atteindre l'équilibre à la CC. La **stochasticité** environnementale et, dans une moindre mesure, démographique, détermine la relation réelle entre N et la CC dans la nature. Il est difficile de distinguer les signaux DD du bruit dans les environnements à forte stochasticité ou avec des populations à la CC ou proches de celle-ci. Les stratégies de cycle biologique des ongulés ont évolué dans le contexte de la DD et de la CC. La sélection sexuelle a entraîné une asymétrie du succès reproductif entre les sexes et, **par conséquent**, l'évolution d'un **dimorphisme** de la taille corporelle, les mâles étant plus grands que les femelles. Comme les mâles ont un corps plus grand, des coûts absolus en nutriments et en énergie plus élevés et des taux de mortalité plus élevés que les femelles, leurs stratégies d'aptitude reproductive ont tendance à faire pencher le rapport des sexes de la population vers les femelles. Les femelles sont moins coûteuses à produire et à entretenir, de sorte qu'un déséquilibre accru dans le rapport entre les sexes de la population devrait, en théorie, entraîner une augmentation de N (CC plus élevé par rapport à une base de ressources donnée). La sélection sexuelle devrait conduire à un dimorphisme sexuel et à un rapport entre les sexes de plus en plus déséquilibrés, jusqu'à une certaine limite fixée par la capacité physique des mâles à séquestrer les femelles ou par les limites physiologiques pour féconder les femelles. Cet ensemble de caractéristiques du cycle biologique des ongulés a conduit à un partage des ressources entre les sexes et à une **ségrégation** sexuelle en dehors de la période du rut chez la plupart des espèces. La **compétition** entre femelles complique également la valeur relative du sexe de la progéniture pour chaque femelle, qui varie en fonction de l'âge, de la taille et de la position sociale de la femelle.

Mots clés : modèles de population, dépendance à la densité, cycles biologiques, ongulés, rapports entre les sexes, sélection sexuelle, ségrégation sexuelle, partage des ressources

INTRODUCTION

Les ongulés sont des mammifères de grande taille, à longue durée de vie, avec un faible taux de reproduction et des soins parentaux importants de la part des femelles. Par définition, ils sont sélectionnés selon le principe *K*, et leurs populations se situent la plupart du temps à ou près de la capacité de charge (CC), c'est-à-dire le nombre maximal que les ressources de

l'environnement peuvent supporter. La démographie et le comportement des ongulés ont évolué face à une forte densité de population et, **par conséquent**, la capacité de compétition est importante pour la réussite individuelle (Clutton-Brock et al., 1982 ; McCullough, 1979). La capacité concurrentielle joue un rôle fondamental dans le cycle de vie des ongulés, non seulement en termes de démographie, mais aussi de comportement social et d'organisation (Geist, 1974 ; Hirth, 1977 ; Jarman, 1974).

Mon objectif est d'établir le lien entre les cycles de vie façonnés par la dépendance à la densité (DD) et la CC, et l'évolution du comportement et de la démographie chez les ongulés, en particulier les **interactions compétitives** contribuant au succès de l'accouplement et de la reproduction, ainsi qu'à la sélection sexuelle. De nombreux auteurs ont proposé des hypothèses pour expliquer l'évolution des différences sexuelles chez les ongulés, et celles-ci ont été récemment passées en revue (Bleich et al., 1997 ; Main et Coblentz, 1990 ; Main et al., 1996 ; Miquelle et al., 1992). L'examen détaillé de ces hypothèses dépasse le cadre du présent article ; mon intention ici est d'aborder ces questions à un niveau plus général. Étant donné que les arguments développés dépendent de la DD et de la CC, j'essaie de montrer pourquoi je pense que celles-ci sont omniprésentes dans la vie des ongulés, malgré la difficulté de démontrer leur influence dans certains cas.

Plus précisément, je vais : **1**) passer en revue les modèles **conceptuels** des interactions entre les populations d'ongulés et la végétation ; **2**) souligner pourquoi la DD a été si difficile à démontrer dans la pratique, mais est fondamentale pour comprendre les réponses des populations d'ongulés et leurs stratégies de cycle biologique ; **3**) passer en revue le fonctionnement du comportement social dans les limites de la DD ; **4**) décrire le rôle que la sélection sexuelle a joué dans l'évolution des différents cycles de vie des sexes et montrer pourquoi les stratégies reproductives des femelles et des mâles diffèrent considérablement chez les ongulés ; et **5**) souligner que l'une des conséquences de la sélection sexuelle est une augmentation de l'abondance des femelles (dans les limites d'une ressource spécifique) et donc de la capacité reproductive des mâles qui réussissent.

MODÈLES DE POPULATION D'ONGULÉS

De nombreux chercheurs ont modélisé les populations d'ongulés de diverses manières afin de répondre à toute une série d'objectifs. Je me concentrerai sur les modèles conceptuels déterministes qui mettent l'accent sur les processus et les hypothèses de base. **L'équation logistique** (Pearl, 1927 ; Verhulst, 1838) est apparue en écologie comme le modèle dominant de la croissance démographique, et elle est restée l'expression formelle la plus largement acceptée de la croissance démographique dépendante de la densité jusqu'au milieu des années 1970. Elle est encore largement utilisée de manière heuristique et, en tant que point de départ d'un argument conceptuel, elle a ses mérites. Elle présente toutefois de nombreuses **limites** et, dans ce qui suit, elle n'est qu'un des nombreux modèles nécessaires pour englober les réponses des populations d'ongulés à la densité.

Une des **premières** exceptions à la croissance démographique basée sur le modèle logistique a été la reconnaissance d'une **irruption** (ou dépassement) différée, dans laquelle la taille de la population (N) dépassait la capacité de charge (CC, comparable à K dans l'équation logistique) et diminuait par la suite (Leopold, 1943). Le comportement **irruptif** est courant

chez les populations d'ongulés, mais il s'agit d'un phénomène complexe et encore mal documenté (McCullough, 1997).

Une **deuxième** faille dans le réalisme du modèle logistique était son hypothèse d'un déclin linéaire de la fonction DD avec l'augmentation de N. Les données empiriques présentées par Allen (1972) et Fowler (1981*a*) ont montré que certaines populations de grands mammifères présentaient des fonctions convexes dépendantes de la densité, et la théorie de cette relation non linéaire a été explorée par Fowler (1981*b*), McCullough (1990, 1992) et Stubbs (1977). L'écart par rapport à l'hypothèse linéaire s'explique par le fait que de nombreuses populations de grands mammifères croissent à des taux relativement constants lorsque leur taille est faible et que la plupart des réponses DD se produisent lorsque N se rapproche de K.

Une **troisième** lacune du modèle logistique pour les ongulés est l'absence de mécanisme de rétroaction entre les herbivores et la végétation dont ils se nourrissent. Le modèle logistique traite la CC (la végétation dans ce cas) comme une constante, alors qu'en réalité, les populations d'ongulés ont un impact sur la biomasse, la productivité, la qualité nutritionnelle et la **composition** des espèces végétales dont ils se nourrissent. Caughley (1976) et Nor-Meir (1975) ont été les premiers à modéliser conceptuellement cette relation sous la forme de deux systèmes dynamiques interagissant dans la relation CC entre les ongulés et la végétation. Ces modèles envisageaient le déclin de la végétation comme une fonction de l'augmentation de la population d'ongulés.

Nous avons tendance à considérer les processus démographiques comme spécifiques à chaque espèce, seuls les paramètres étant influencés par les conditions environnementales locales. **Cependant**, McCullough (1990, 1992) a souligné qu'avec les ongulés, il n'est pas sûr de supposer qu'une forme donnée de la fonction DD est caractéristique d'une espèce, car les conditions environnementales dans des situations spécifiques peuvent remodeler la fonction DD.

La forme de la fonction DD est influencée par l'échelle du paysage sur lequel la population est présente (et la capacité de dispersion associée de la population), l'hétérogénéité de l'environnement, la qualité et la distribution des ressources alimentaires, et peut-être d'autres variables qui ne sont pas encore reconnues. L'interaction de ces variables donne lieu à un continuum de fonctions DD possibles, allant de linéaires à hautement non linéaires. **De même**, les fonctions ne varient pas nécessairement de manière continue ; il peut y avoir des transitions abruptes (McCullough, 1990 ; Stubbs, 1977). **Par conséquent**, il est risqué de généraliser le comportement des populations par espèce, population ou région en l'absence de documentation.

Formes représentatives des fonctions DD

Les données empiriques provenant d'ongulés de la taille des cerfs des zones tempérées et plus grands montrent un continuum de formes de fonctions DD allant de presque linéaires à presque constantes, avec un déclin précipité à K (McCullough, 1992). De nombreux auteurs ont signalé des changements dans un ou plusieurs paramètres démographiques avec des changements dans la densité, la **stochasticité** environnementale ou la qualité de l'habitat ; les études de cas les plus complètes ont été examinées par Fowler (1981*a*).

McCullough (1990) a exploré les variables qui pourraient expliquer pourquoi les populations d'ongulés réagissent de différentes manières aux limitations de densité. L'une de ces variables est le **taux intrinsèque d'augmentation** de la population, qui est relativement faible chez les espèces qui n'ont qu'un seul petit par portée et beaucoup plus élevé chez les espèces qui ont plusieurs petits par portée. **En outre**, ces dernières (par exemple, le cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus*) présentent souvent un âge de maturité sexuelle variable, de sorte que, dans de bonnes conditions environnementales, les faons peuvent se reproduire et contribuer à accroître le taux d'accroissement (McCullough, 1979).

Une **deuxième** variable est la taille de la zone occupée par la population. Les populations vivant sur des îles, dans des enclos ou dans des zones confinées peuvent présenter des schémas de croissance démographique très différents (par exemple, un comportement **irruptif**) de ceux des populations vivant dans des environnements ouverts où la dispersion libère la pression démographique locale. Une **troisième** variable est **l'hétérogénéité** de l'environnement. Une hétérogénéité élevée permet aux ongulés d'être sélectifs dans leur alimentation et augmente la variance dans la qualité de la nourriture consommée entre les individus et les classes d'animaux de la population en fonction de leur taille, de leur âge et de leur statut social. Une **quatrième** variable est la **qualité** générale de l'habitat.

Les zones où les précipitations sont élevées, les températures modérées et d'autres conditions favorables à la croissance des plantes auront une productivité végétale et une récolte sur pied élevées. Dans les zones où les conditions de croissance des plantes sont limitées (par exemple, le désert, l'Arctique, etc.), la qualité globale du fourrage disponible pour les ongulés a tendance à être faible, sauf dans les années les plus favorables.

À partir de ces travaux, tout en restant sceptique, certaines tendances générales méritent d'être prises en considération (Fig. 1). Ces tendances sont examinées en **l'absence** de prédateurs et d'épizooties afin d'isoler les influences de la nutrition et de l'environnement. Les espèces d'ongulés occupant des zones à forte productivité et au climat relativement stable ont tendance à se conformer au modèle A de la Figure 1. Le cas classique en Amérique du Nord est celui du cerf de Virginie de l'est et du sud des États-Unis, qui présente une grande plasticité phénotypique en fonction des conditions environnementales et de la densité de population et qui a tendance à adopter un comportement **irruptif** (McCullough, 1997). La population de la George Reserve dans le Michigan, par exemple, a montré une réponse dépendante de la densité qui ne s'écartait que marginalement (légère convexité) de la linéarité (McCullough, 1979), et Downing et Gunn (1985) ont proposé un modèle similaire pour la plupart des populations de cerfs à queue blanche de l'est et du sud.

Le modèle B de la Figure 1 est typique des ongulés tels que le cerf mulet (*O. hemionus*) et le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) vivant dans des environnements modérément productifs de l'ouest de l'Amérique du Nord. Le modèle C de la Figure 1 est représentatif des environnements à faible productivité pour des espèces telles que le mouflon du désert (*Ovis canadensis nelsoni*-Wehausen et al., 1987) et le cerf mulet du désert (*O. h. crooki*-Short, 1979). Ces populations peuvent ne pas atteindre très souvent la CC en raison de leur faible taux d'accroissement intrinsèque et de la forte stochasticité environnementale qui réduit fréquemment la taille de la population. **En outre**, des baisses prononcées à court terme de la CC dues à une forte variabilité de la stochasticité environnementale peuvent périodiquement **affaiblir** les

populations de taille intermédiaire. Le modèle C peut également s'appliquer à des espèces dont l'aire de répartition est vaste et qui disposent d'une nourriture relativement homogène et de qualité modérément faible, telles que le caribou (*Rangifer tarandus*) ou le bison (*Bison bison*), qui ont des modes de déplacement plus **nomades** (McCullough, 1985).

Certaines données indiquent que la population de bisons du parc national de Yellowstone présente un schéma similaire au modèle C de la Figure 1 (Cheville et al., 1998).

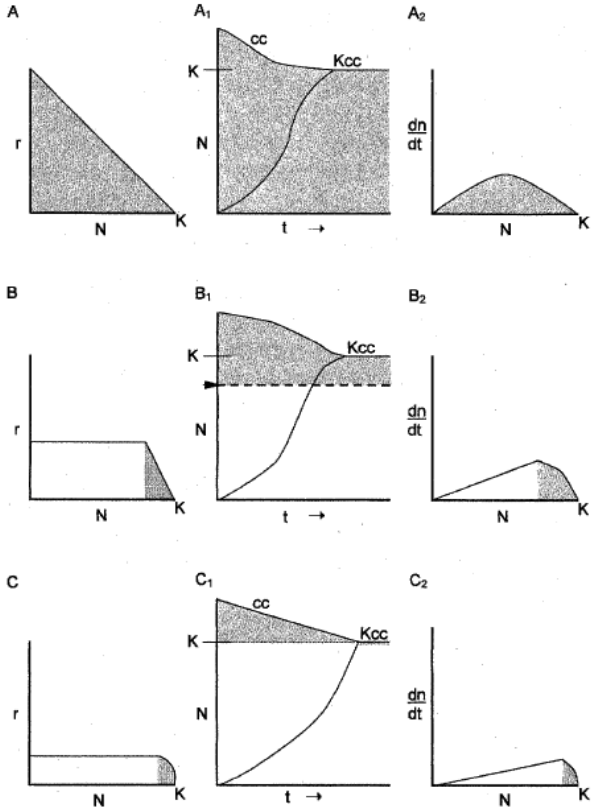

FIG. 1. Diagrammes représentatifs de trois exemples (lignes A, B et C) couvrant la gamme typique des réponses dépendantes de la densité de population (DD) des ongulés. La première colonne montre la forme de la variation du taux sur N, la deuxième colonne l'interaction prévue entre la croissance démographique au fil du temps et la capacité de charge environnementale (CC), et la troisième colonne l'augmentation de la population par habitant sur N

Intégration de la stochasticité dans les modèles

Les modèles de la Figure 1 sont **déterministes** et, à ce titre, **irréalistes**. Même les environnements les plus stables présentent des variations en termes de climat, de dynamique végétale, de tempêtes, d'incendies, de maladies, de prédateurs, de concurrents, etc. Pour les populations d'ongulés, chaque série chronologique est unique.

Des études à long terme sont nécessaires pour distinguer l'influence de la DD des variations environnementales et des **erreurs de mesure** (McCullough, 1990). Dans la pratique, cela peut s'avérer presque impossible dans des environnements très variables, ce qui soulève des questions sur la prévalence de la DD dans la nature. La DD étant fondamentale pour comprendre l'évolution du comportement des ongulés, il est important de montrer que même les populations vivant dans les environnements les plus variables subissent des épisodes périodiques de DD.

Les conséquences pratiques des différentes formes des fonctions DD sur l'expression des réponses DD des populations sont illustrées dans la Figure 2. Dans les trois panneaux de la Figure 2, la même série chronologique de CC et de taille de population est utilisée pour isoler les effets de la forme de la fonction DD. En réalité, on s'attendrait à ce que la variance de la CC et de la taille de la population augmente de la Figure 2A à la Figure 2C. **Néanmoins**, la barre indiquant les segments de la série chronologique où la DD s'exprime illustre pourquoi il peut être si difficile de démontrer empiriquement l'influence de la DD dans la nature. **Cependant**, même des populations telles que les mouflons des chaînes de montagnes désertiques présenteront une DD lorsque des circonstances favorables permettront à la population de se développer.

Une compréhension complète du comportement de leur population nécessite la prise en compte de ces circonstances. Compte tenu des conséquences de la mortalité et de la reproduction sur la condition physique lors de populations élevées ou de CC faible, la capacité concurrentielle est favorisée par la sélection, même si ces événements ne se produisent que périodiquement.

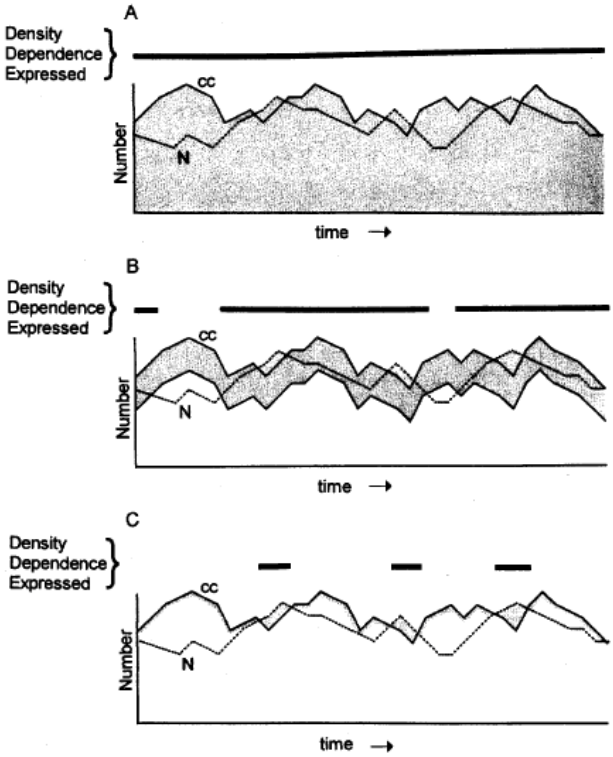

FIG. 2. Représentation hypothétique de la capacité de charge environnementale stochastique (CC) et de N variant de manière stochastique (à noter que ces valeurs sont identiques pour chaque panneau) montrant comment les modèles de la figure 1 A-C s'exprimeraient au fil du temps

Importance de la variation individuelle

Ces modèles ont traité N comme si tous les individus étaient équivalents, alors qu'ils varient bien sûr en fonction du sexe, de l'âge, de la taille, de l'expérience et du statut social. Les mêmes caractéristiques du cycle de vie qui font que les populations d'ongulés existent la plupart du temps à des densités élevées conduisent à une forte concurrence entre les espèces, ce qui favorise à son tour la différenciation entre les individus. L'âge de la maturité sexuelle peut être retardé. Les individus qui sont adultes sur le plan physiologique peuvent être immatures sur le plan comportemental ; d'autres peuvent ne pas se reproduire certaines

années et il peut y avoir une vie post-reproductive. La capacité reproductive varie selon les individus, non seulement au sein d'une même classe d'âge en raison de différences physiologiques, sociales et expérientielles, mais aussi entre les classes à mesure que les individus vieillissent.

Les petits mammifères se conforment plus ou moins à un modèle de sélection 1, car maximiser le nombre de descendants produits est presque toujours leur meilleure stratégie. **En revanche**, les ongulés sont confrontés à des choix complexes, car souvent, ne pas se reproduire peut-être la meilleure stratégie. Les stratégies doivent être comprises non pas dans le sens d'un raisonnement conscient, mais dans le sens où elles ont été façonnées par la sélection pour se comporter de manière appropriée dans le calcul complexe qui consiste à survivre pour vivre longtemps tout en prenant des risques antagonistes et reproductifs dans une juste mesure. Les interactions comportementales entre les ongulés sont riches en nuances et en subtilités, conséquence de leur vie façonnée par une compétition persistante pour des ressources limitées. **En outre**, en raison des soins parentaux importants, il peut également y avoir des effets intergénérationnels importants chez les ongulés ; le succès reproductif des descendants peut être influencé par leur chance d'avoir de bons gènes et de bonnes mères (Clutton-Brock et al., 1982).

Différences selon l'âge

L'âge est divisé en unités de temps (années ou classes d'âge) sur toute la durée de vie. Les ongulés ont relativement peu d'opportunités de reproduction au cours de leur vie, et ils doivent les gérer avec soin afin de maximiser leur succès reproductif. Les individus suivis tout au long de leur vie **varient** considérablement en termes de succès reproductif, et leurs stratégies varient en fonction de leur propre statut changeant et de celui de leurs concurrents (Clutton-Brock et al., 1982).

Les choix sont basés sur les avantages ou les inconvénients de retarder l'âge de la maturité sexuelle, de renoncer à de nouveaux efforts pour investir davantage dans la progéniture existante, d'attendre le déclin des concurrents tout en minimisant la prise de risques, et de tenter d'améliorer sa propre taille corporelle ou sa position sociale, etc.

Différences selon le sexe

La division d'une population d'ongulés selon le sexe est fondamentale, car le sexe est déterminé à la conception et reste inchangé tout au long de la vie de l'individu. Seules les femelles allaitent, et leurs aliments végétatifs dispersés et de mauvaise qualité signifient que les jeunes ne peuvent pas être nourris par leurs parents. **Par conséquent**, les mâles sont polygames dans la plupart des espèces d'ongulés et n'apportent rien aux femelles à part leur sperme, et rien à leur progéniture à part leurs gènes. Les femelles fournissent tous les soins parentaux, ce qui, combiné à la nécessité de fuir les prédateurs en courant, a conduit à une progéniture précoce.

Ces caractéristiques du cycle de vie favorisent la sélection sexuelle (Darwin, 1859, 1871), et ainsi, la différenciation physiologique, morphologique et comportementale est prononcée entre les sexes chez les ongulés. L'explication de l'évolution de la parure de la tête par des cornes et des bois chez les ongulés a été l'une des questions qui ont incité Darwin à proposer la théorie de la sélection sexuelle. La sélection sexuelle est aujourd'hui acceptée presque

universellement par les scientifiques (Andersson, 1994). La sélection sexuelle s'applique également à l'évolution du dimorphisme sexuel en termes de taille, les mâles étant plus grands et plus robustes que les femelles, autre trait prévalent chez les ongulés.

Changements dans le rapport entre les sexes et substitution des femelles

Le rapport entre les sexes dans les populations d'ongulés à reproduction polygame est invariablement **déséquilibré** en faveur des femelles. Ce déséquilibre est amplifié par la chasse humaine différentielle des bois ou des cornes des mâles chez de nombreuses espèces, mais même en l'absence de chasse, les femelles prédominent dans la catégorie des adultes dans la plupart des populations naturelles. La plupart des spécialistes des ongulés supposent qu'il s'agit d'un résultat involontaire de la compétition sexuelle entre les mâles. Ils sont sélectionnés pour leur croissance rapide et poussés à adopter des comportements risqués par des niveaux élevés de testostérone (par exemple, déplacements plus importants dans des zones moins connues, réduction de la vigilance lors de la poursuite des femelles, combats entre rivaux, etc. **De plus**, les mâles plus grands épuisent leurs réserves de graisse pendant la période du rut en automne et entrent souvent en hiver en mauvaise condition physique.

Ce point de vue ne tient toutefois compte que du succès relatif des mâles individuels dans le résultat de la compétition entre mâles. Elle néglige une hypothèse non reconnue selon laquelle le nombre de femelles reste constant. Dans une population aux ressources **limitées**, **en revanche**, une réduction du nombre de mâles créerait une capacité d'expansion du nombre de femelles. **Ainsi**, un changement dans le rapport entre les sexes dû à la mortalité des mâles s'accompagnerait d'une augmentation du nombre **absolu** de femelles dans la population et, **par conséquent**, d'une augmentation de la valeur reproductive des mâles compétitifs, malgré un CC constant. La compétition entre mâles pour les partenaires implique non seulement un succès relatif entre les mâles en compétition, mais aussi un succès absolu en raison du nombre plus important de femelles dans la population. Comme pour d'autres aspects de la sélection sexuelle, le changement dans le rapport entre les sexes chez les adultes des ongulés polygames, vu sous cet angle, n'est probablement pas une simple conséquence du comportement des mâles conduisant à la mortalité, mais fait l'objet d'une sélection sexuelle active car il augmente la valeur sélective. Les stratégies d'accouplement qui conduisent les mâles dominants à obtenir une plus grande proportion de copulations augmentent également le nombre de copulations. J'appelle ce phénomène « substitution féminine ».

Ce phénomène peut être illustré en considérant une population hypothétique d'ongulés polygames dans laquelle le CC est maintenu constant tandis que le rapport entre les sexes est progressivement déséquilibré en faveur des femelles (Fig. 3). On constate que plus le déséquilibre entre les sexes est important, plus la substitution féminine est importante et, **par conséquent**, plus le nombre de femelles qui seront inséminées par les mâles qui ont réussi est élevé. En prenant plus de risques, les mâles qui survivent engendrent une proportion encore plus élevée de descendants, tandis que les mâles qui échouent voient leur taux de survie diminuer et laissent encore moins de descendants (Clutton-Brock, 1994). La diminution du nombre de mâles augmente encore la **variance** du succès reproductif des mâles, qui est l'essence même de la sélection sexuelle. **Ainsi**, si tous les mâles se reproduisaient de manière égale, avec un rapport entre les sexes de 1:1, le taux de paternité serait de 1,0, tandis qu'avec un rapport de 1:9, il serait de 9,0 (Fig. 3). Si seulement la moitié

des mâles réussissaient à se reproduire, le taux de paternité avec un rapport entre les sexes équilibré serait de 2,0, et avec un rapport de 1:9, il serait de 20,0.

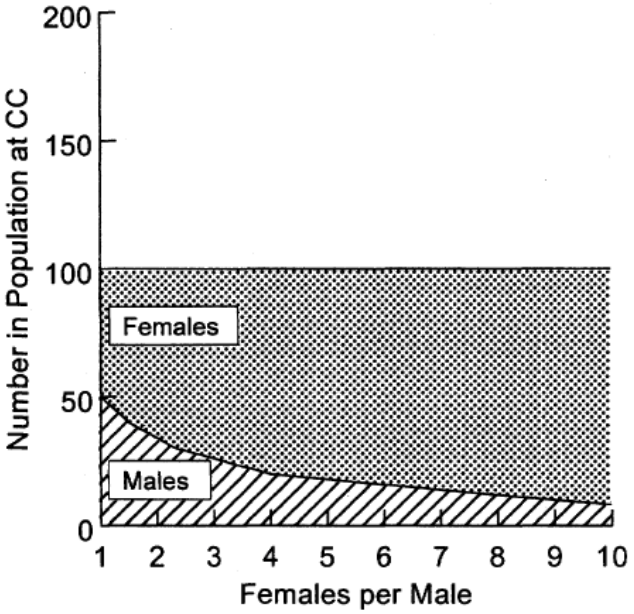

FIG. 3. Si N est maintenu constant à la capacité de charge (CC) (100 individus dans ce cas) et que les mâles ont un taux de mortalité plus élevé que les femelles, le nombre absolu de femelles augmentera à mesure que le nombre de femelles par mâle augmentera. Le nombre de femelles par mâle est arbitrairement délimité dans cette illustration à une fourchette comprise entre 1 (ratio 1:1) et 10 (ratio 10:1)

Comme le succès reproductif est lié à un comportement **risqué**, les mâles ne peuvent pas simplement refuser de rivaliser. Bien que les coûts et la prise de risque puissent être ajustés en fonction des circonstances, les reporter entraîne une perte d'opportunités immédiates, et à un certain stade, il faut se lancer dans la compétition pour finir par réussir. **Ainsi**, les jeunes mâles peuvent refuser les défis des mâles plus âgés en raison de leur probabilité de leur survivre, mais leur statut par rapport à leur cohorte d'âge et à des concurrents tout aussi forts les oblige à rivaliser avec ces individus ou à perdre progressivement leurs chances d'accéder aux femelles (McCullough, 1979). **En d'autres termes**, le jeune mâle doit s'entraîner continuellement pour acquérir des compétences et de l'expérience afin d'avoir un espoir de s'imposer à un âge plus avancé et avec une taille plus importante.

Rapport entre les sexes et coût différentiel

Le changement du rapport entre les sexes dû à la substitution des femelles dans la Figure 3 est purement numérique et suppose que les mâles et les femelles sont équivalents en termes de dynamique de la biomasse. Ce n'est manifestement pas le cas, car les ongulés mâles ont une taille corporelle plus grande que les femelles et leurs coûts métaboliques absolus sont également plus élevés (même si leur taux par unité de masse peut être inférieur - Blaxter, 1967). Un mâle coûte plus cher à produire et à entretenir qu'une femelle. **Par conséquent**, la mortalité d'un mâle serait compensée non pas par une femelle (en supposant que les ressources restent constantes), mais par une fraction plus importante basée sur la différence de taille et de coût métabolique entre les sexes. Je qualifie d'écart de coût l'influence du coût moindre des femelles dans la substitution des femelles.

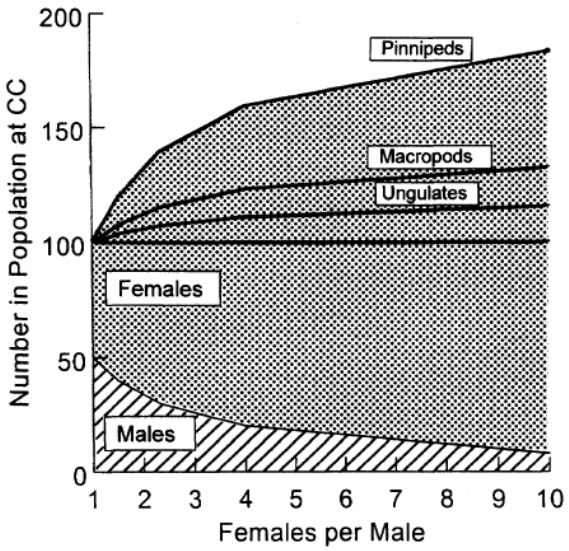

FIG. 4. Si l'on pondère la variation du nombre de femelles illustrée à la figure 3 par la masse corporelle relative (coût différentiel) des mâles par rapport aux femelles pour les ongulés (1,37), les macropodes (1,77) et les pinnipèdes (2,89) rapportée par Weckerly (1998), l'augmentation du nombre de femelles avec les changements dans le rapport des sexes est plus prononcée

La substitution numérique **différentielle** des mâles par les femelles en fonction du coût différentiel est illustrée à la Figure 4. Les projections sont basées sur des ressources constantes et une masse corporelle différentielle (dans cet exemple, les coûts métaboliques sont ignorés, les estimations doivent donc être prudentes), comme indiqué par Weckerly (1998) pour les ongulés (1,37), les kangourous (1,77) et les pinnipèdes (2,89). Le gain numérique chez les femelles dû au coût différentiel (Figure 4), par opposition à une simple substitution des femelles (Figure 3), peut être substantiel, et il serait encore plus important si, en plus de la masse, les différents coûts métaboliques étaient également pris en compte. **En effet**, avec la substitution des femelles et le coût différentiel, le CC numérique de la population est fonctionnellement augmenté même si la base de ressources reste constante. Le gain relatif dépend de la différence de masse corporelle, qui est la plus importante chez les mammifères les plus dimorphiques, les pinnipèdes. **Néanmoins**, même pour les ongulés, le gain en termes de succès reproductif des mâles performants grâce au coût différentiel est clairement suffisant pour une sélection sexuelle positive supérieure à celle supposée dans le cas d'une substitution féminine 1:1.

Importance relative de la substitution féminine par rapport au coût différentiel. D'après la discussion ci-dessus, on peut voir que deux variables contribuent au succès reproductif relatif des ongulés mâles polygames : la simple substitution 1:1 (Fig. 3) et la substitution échelonnée en fonction de la biomasse (Fig. 4). Cela soulève la question suivante : ces deux variables ont-elles la même importance dans la sélection sexuelle ? La Fig. 5 montre la contribution relative de la substitution féminine 1:1 par rapport à la contribution du coût différentiel (exprimé par les ratios de différence de taille corporelle).

La valeur d'équilibre serait de 2,0, alors que les différences réelles rapportées par Weckerly (1998) variaient de 1,37 pour les ongulés à 2,89 pour les pinnipèdes. Bien qu'il existe des variations dans le dimorphisme sexuel entre les espèces au sein des familles, les comparaisons entre familles sont suffisantes pour illustrer ce point. La Figure 5 montre que le gain numérique chez les femelles est inférieur au coût différentiel par rapport à la substitution

féminine 1:1 pour les ongulés, presque égal pour les macropodes et supérieur chez les pinnipèdes. Il est impossible de déterminer quelle combinaison des deux variables a donné lieu au dimorphisme observé chez les ongulés et les kangourous, mais la valeur élevée pour les pinnipèdes ne peut s'expliquer uniquement par la substitution féminine 1:1. D'autres schémas pourraient être mis en évidence par un examen plus approfondi des catégories taxonomiques plus fines ou par l'inclusion de paramètres métaboliques.

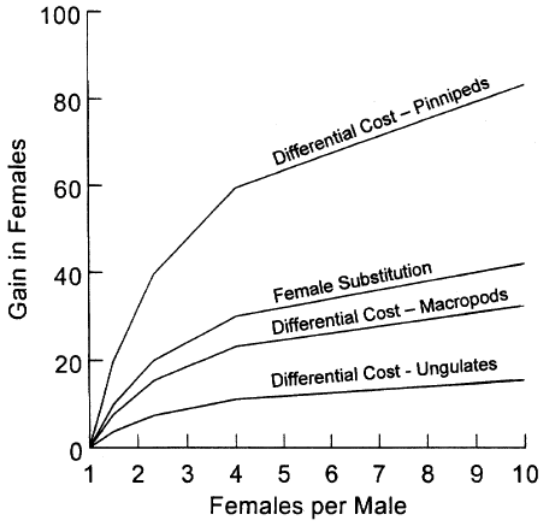

FIG. 5. Comparaison de l'augmentation relative du nombre de femelles due au changement du rapport entre les sexes (substitution des femelles) par rapport au coût différentiel (masse corporelle uniquement, sans tenir compte des coûts métaboliques) entre les sexes chez les ongulés, les macropodes et les pinnipèdes, montrant l'importance relative de ces variables

Contraintes à la sélection sexuelle galopante

En l'absence d'autres contraintes, la sélection sexuelle conduirait à une sélection galopante (Fisher, 1930). Comme la sélection sexuelle n'est pas intrinsèquement limitée, seules les circonstances sociales ou environnementales (contrebalançant la sélection naturelle) peuvent fixer des limites à son évolution. Il est intéressant de savoir quelle contrainte a limité le dimorphisme chez les ongulés.

Les deux contraintes les plus importantes semblent être la capacité physiologique des mâles à inséminer les femelles et la capacité des mâles à avoir accès aux femelles ou à les séquestrer. Pour les **mâles**, il ne devrait y avoir aucune force sélective limitant le nombre de copulations tentées, indépendamment de la probabilité de réussite de l'insémination. Les mâles devraient copuler égoïstement avec les femelles même si leur sperme était épuisé, tant qu'il y avait une chance d'insémination. **En outre**, les mâles devraient être soumis à une forte pression sélective pour développer une capacité à inséminer les femelles au-delà du nombre de copulations qu'ils sont susceptibles d'obtenir. La production de sperme est relativement peu coûteuse, et l'acte copulatoire lui-même n'est pas très fatigant par rapport au coût de la compétition avec les mâles rivaux. Les femelles, **en revanche**, devraient être fortement sélectionnées pour éviter les mâles épuisés.

La capacité des mâles à accéder aux femelles et à les séquestrer semble être une contrainte majeure pour la sélection sexuelle chez les grands mammifères. Les modèles d'organisation sociale chez les ongulés (Geist, 1974 ; Jarman, 1974) dépendent fortement des caractéristiques environnementales de la zone occupée, et la taille et la dispersion des groupes

dépendent de la couverture de dissimulation (Hirth, 1977). Si les femelles sont dispersées, occupent des zones fortement couvertes ou accidentées et utilisent la crypsis et la discrétion pour éviter la prédation, ces traits et d'autres traits similaires de leur cycle de vie limitent considérablement la capacité des mâles à accéder aux femelles ou à les protéger. Les ongulés les moins dimorphiques sont les petits cerfs et antilopes forestiers qui occupent des zones densément couvertes et sont très dispersés (Barrette, 1987). Si les femelles se regroupent volontairement, restent sédentaires et occupent des terrains plats, il est beaucoup plus facile pour les mâles d'accéder aux femelles et de les séquestrer en les rassemblant, en défendant un territoire ou par des moyens similaires. Par exemple, le comportement des femelles qui se rassemblent dans des colonies de reproduction sur des îles (Le-Boeuf, 1974) contribue à la grande sélection sexuelle dont font preuve les pinnipèdes.

La **durée** de la saison de reproduction contribue également au succès reproductif des mâles. Même si les femelles sont dispersées dans une végétation dense ou sur un terrain accidenté, les mâles peuvent identifier et surveiller séquentiellement un plus grand nombre de femelles en chaleur pendant une période de reproduction prolongée que pendant une période brève. **Par conséquent**, la variabilité du succès reproductif des mâles sera plus grande et la sélection sexuelle plus forte chez les espèces à reproduction asaisonnière ou prolongée.

Partage des ressources et ségrégation sexuelle

Jusqu'à présent, à des fins d'illustration, j'ai supposé que l'utilisation des ressources par les deux sexes était égale, afin de pouvoir examiner les compromis entre les sexes sur un axe de ressources commun. Je vais maintenant assouplir cette hypothèse pour montrer comment l'utilisation différentielle des ressources entre les sexes élargit la CC de la population, et je soulignerai cela comme une autre manifestation du lien entre la DD et la sélection sexuelle. D'emblée, il faut reconnaître que, tout comme la sélection sexuelle évoquée précédemment a modifié le mâle sans changer fondamentalement la femelle, le partage des ressources résulte principalement de changements dans le comportement alimentaire du mâle. La ségrégation sexuelle est plus complexe, comme nous le verrons plus loin.

Comme le mâle ne contribue pratiquement pas à l'effort de reproduction, à part le sperme, la femelle n'a pas grand-chose à gagner de la sélection sexuelle, si ce n'est de bons gènes. Sa capacité de reproduction par rapport à ses concurrentes est peu modifiée si elle s'accouple avec l'un des mâles les plus aptes. **De même**, en raison des limites de la CC, les mâles ne peuvent pas empiéter sur les besoins en ressources des femelles sans nuire à leur propre succès reproductif. Nous devons donc nous intéresser principalement aux changements dans le comportement des mâles pour comprendre le partage des ressources. Cela suppose, bien sûr, que la condition ancestrale était la monomorphie sexuelle. Bien que la spéciation des ongulés actuels ait presque certainement eu lieu à partir d'ancêtres qui étaient déjà sexuellement dimorphiques, cela devait être vrai dans un sens ultime. Ici, la séquence est principalement utilisée comme une construction logique plutôt que comme une description de la phylogénie.

Supposons, à titre d'illustration, que la zone occupée par une population soit circonscrite et que la population se trouve en CC (Fig. 6). Si les mâles peuvent étendre leur niche alimentaire au-delà de la capacité des femelles à utiliser ces aliments (c'est-à-dire le partage des ressources), sans changement dans le rapport entre les sexes, ils peuvent augmenter le CC

total de la population et le nombre de femelles pouvant être soutenues, et donc le succès reproductif des mâles performants. Tout comme pour la substitution des femelles et la dynamique de la biomasse, la sélection sexuelle favorisera la différenciation de la niche alimentaire (partage des ressources) entre les sexes. **De plus**, la mise à l'échelle corporelle permettra aux mâles, plus grands et relativement plus efficaces, d'être aussi performants que les femelles avec un régime alimentaire de moindre qualité, favorisant ainsi davantage l'évolution d'un dimorphisme sexuel accru et d'un partage accru des ressources. **Ainsi**, les différences qui apparaissent d'abord en raison de la sélection sexuelle due à la valeur comportementale peuvent être amplifiées secondairement par la sélection naturelle due à la valeur écologique.

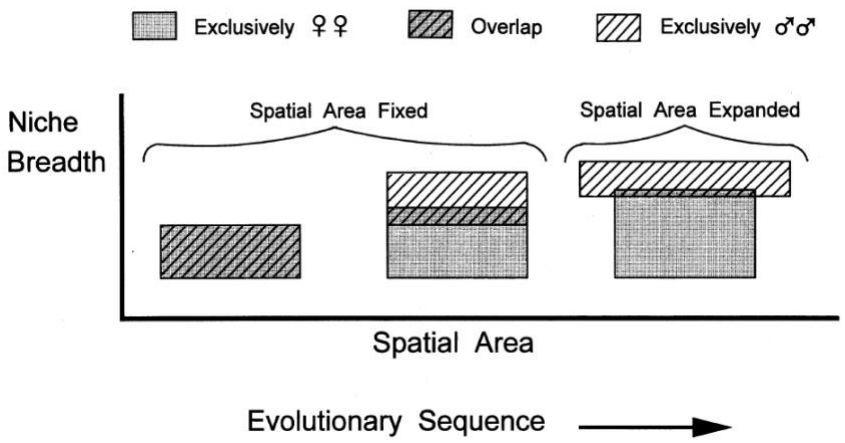

FIG. 6. Modèle schématique de l'évolution du partage des ressources et de la ségrégation sexuelle. La surface géométrique des mâles est la même dans chaque cas ; la surface géométrique des femelles est agrandie avec la diminution du chevauchement sur une base 1:1 (c'est-à-dire que les différences de masse entre les sexes n'ont pas été prises en compte)

Ce même phénomène conduirait à une ségrégation sexuelle si, grâce à la différenciation du régime alimentaire, les mâles pouvaient dépasser les limites circonscrites de la population et s'étendre à de nouvelles zones, ce qui augmenterait encore la CC. Dans les deux cas, l'expansion résulterait du comportement des mâles leur permettant d'utiliser des ressources supplémentaires par rapport à celles dont disposent les femelles. Si la distribution des ressources était hétérogène, alors en occupant les zones marginales ou insuffisantes pour subvenir aux besoins des femelles mais adéquates pour les mâles, le comportement des mâles entraînerait une ségrégation sexuelle. Le **partage** des ressources et la ségrégation sexuelle font partie du même processus pour les mâles, mais vu sous cet angle, le partage des ressources doit précéder la ségrégation sexuelle pour que les mâles puissent occuper des zones de moindre qualité que celles occupées par les femelles.

Il est difficile d'expliquer le partage des ressources et la ségrégation sexuelle uniquement par la concurrence pour les ressources. Pourquoi les mâles, qui sont plus grands et dominants sur le plan comportemental, abandonneraient-ils des ressources de qualité supérieure pour des ressources de qualité inférieure ? Pourquoi les mâles ne s'efforceraient-ils pas d'obtenir les meilleures ressources, indépendamment des femelles ? Ce n'est qu'en reconnaissant les avantages sélectifs pour les mâles de l'augmentation du nombre de femelles grâce à la substitution des femelles et au coût différentiel (et donc leur succès reproductif) que ce comportement apparemment altruiste peut être considéré comme cohérent avec la sélection sexuelle et prévisible par celle-ci.

Stratégies féminines et ségrégation sexuelle
Dans la section précédente, j'ai soutenu que l'évolution du partage des ressources résulte principalement de la sélection des mâles, et cette différence dans les besoins alimentaires contribue également grandement à la ségrégation sexuelle. Existe-t-il des stratégies féminines qui contribuent à la ségrégation sexuelle indépendamment des mâles ? Plusieurs auteurs ont noté que la prédation peut modifier le schéma de ségrégation sexuelle en agissant sur les femelles par l'intermédiaire de leur progéniture.

En raison de la nécessité de protéger leur progéniture vulnérable contre la prédation, les femelles peuvent être contraintes d'occuper uniquement certains habitats où elles sont le moins vulnérables aux prédateurs (Bleich et al., 1997 ; Wehausen, 1996). S'il s'agissait des habitats les plus pauvres, cela inverserait le résultat donné dans la section précédente, car ce serait le comportement des femelles plutôt que celui des mâles qui entraînerait la ségrégation. Si l'habitat le moins vulnérable était le meilleur habitat, la prédation renforcerait le comportement des mâles en tant que source de ségrégation sexuelle. **Cependant**, si les femelles étaient contraintes de s'installer dans un habitat de moindre qualité, la ségrégation serait sélectionnée indépendamment de celle qui s'applique aux mâles. **De même**, les besoins lactationnels des femelles pourraient entraîner une ségrégation sexuelle indépendante ou interagir avec la prédation d'une manière indépendante de la sélection des mâles (Bowyer et al., 1998, 1999).

La prévention de la prédation et les besoins liés à l'allaitement sont manifestement des **forces** importantes qui façonnent le comportement des femelles ongulées, et ils peuvent interagir avec la qualité et la disponibilité des ressources pour contrer, renforcer ou avoir un effet neutre sur la ségrégation sexuelle, selon les circonstances. Si la prédation contraignait les femelles à occuper un habitat de qualité inférieure, les mâles n'auraient rien à gagner à éviter les meilleures zones de ressources pour se substituer aux femelles ; ils devraient donc occuper les meilleures zones et entrer en concurrence avec d'autres mâles pour les meilleures ressources disponibles. Des ressources de meilleure qualité pourraient peut-être contribuer à accroître la variabilité du succès reproductif relatif des mâles, mais si cet avantage était très important, on ne s'attendrait pas à voir apparaître une évolution de la répartition des ressources, car il s'agit de forces de contre-sélection.

L'effet ultime de la ségrégation sexuelle due à la sélection des femelles est **obscur**. **En général**, la faible variabilité de la taille corporelle chez les femelles et du succès reproductif par rapport aux mâles suggère que le comportement des femelles a été relativement peu influencé par la sélection sexuelle. Alors que la sélection sexuelle des mâles contribue de manière importante au comportement qui entraîne la ségrégation sexuelle chez les ongulés, le comportement des femelles qui entraîne la ségrégation sexuelle peut contribuer peu ou pas du tout à la sélection sexuelle.

MODÈLE DE SÉQUENCE ÉVOLUTIVE

Il est clair que divers aspects de la sélection en fonction des différences entre les sexes chez les ongulés remontent en fin de compte à la sélection sexuelle. **Néanmoins**, l'ordre logique de leur apparition au cours de la phylogénie est prévisible, et il pourrait donc être instructif

d'interpréter l'étude comparative des systèmes sociaux chez les taxons supérieurs de mammifères et d'évaluer le statut de la sélection sexuelle chez les taxons inférieurs. Un diagramme schématique de la voie hiérarchique de la sélection sexuelle chez les ongulés, telle que décrite dans les sections précédentes, est présenté à la Figure 7. Les différentes espèces d'ongulés s'assortiront de gauche à droite le long de cette progression (Figure 7) en fonction des contraintes rencontrées. Les espèces qui vivent dans des environnements fermés et topographiquement diversifiés, où les femelles sont dispersées et cryptiques, seront arrêtées près du côté gauche du diagramme (Barrette, 1987), mais celles qui vivent dans des environnements ouverts et plats, où les femelles se rassemblent, progresseront vers le côté droit (LeBoeuf, 1974 ; McCullough, 1969).

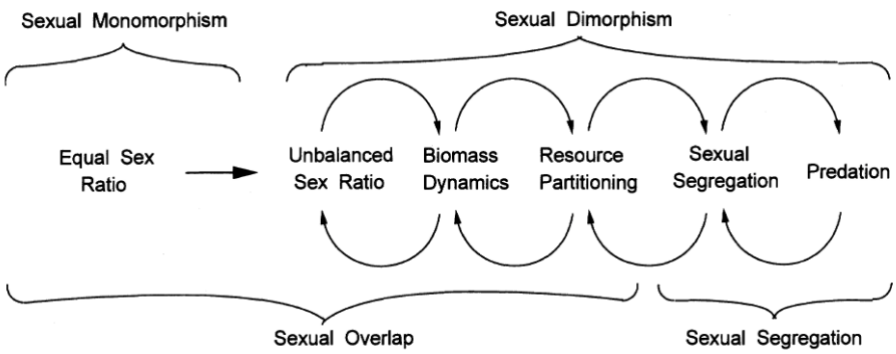

FIG. 7. Modèle schématique de l'évolution des différences sexuelles chez les ongulés à travers la sélection sexuelle, montrant la séquence hypothétique des étapes ; les flèches circulaires indiquent les boucles de rétroaction de la sélection simultanée

Sélection sexuelle et stratégies reproductives des femelles

Comme indiqué ci-dessus, la sélection sexuelle chez la plupart des ongulés polygames est principalement déterminée par la **sélection** des mâles. J'ai discuté du modèle de combat de la sélection sexuelle plutôt que du modèle de choix des femelles (Reynolds et Harvey, 1994). Le choix des femelles est relativement rare chez les espèces d'ongulés, à l'exception de celles qui ont un comportement de lek (par exemple, le cob d'Ouganda, *Kobus kob*-Buechner, 1961 ; le daim, *Dama dama*-Schaal, 1986). Chez la plupart des espèces d'ongulés, les femelles peuvent compter sur une intense compétition sexuelle entre mâles pour garantir la qualité des mâles et s'assurer que leur progéniture bénéficie des meilleurs gènes.

La plupart des femelles ongulées sont philopatriques et vivent dans des matrilignées sociales (Clutton-Brock et al., 1982 ; Hawkins et Klimstra, 1970 ; Mathews et Porter, 1993 ; Ozaga et Ver-me, 1984 ; Ozaga et al., 1982) dans lesquelles les avantages liés à la parenté peuvent être extrêmement importants pour le succès reproductif, bien qu'ils soient difficiles à documenter car nous disposons rarement de données sur la parenté. Chez la plupart des espèces d'ongulés, les femelles n'obtiennent que peu ou rien des mâles au-delà de l'insémination. Il existe quelques exceptions dans lesquelles les mâles restent avec les femelles tout au long de l'année et peuvent protéger les femelles et leur progéniture contre les prédateurs. Les chevaux sauvages (*Equus caballus*), par exemple, vivent en groupes toute l'année, et les femelles font preuve d'une grande fidélité envers un mâle (Fiest et McCullough, 1976). On observe un comportement similaire chez les zèbres des plaines (*Equus burchelli*-Klingel, 1974) et les vigognes (*Vicugna vicugna*-Franklin, 1974), mais ces cas sont **exceptionnels**. Chez la plupart des espèces, les femelles ne font preuve d'aucune fidélité envers les mâles individuels et

semblent souvent adopter un comportement qui rend la **séquestration** par les mâles pendant l'accouplement difficile et coûteuse (McCullough, 1969).

Si le seul avantage que les femelles tirent des mâles est l'insémination, elles peuvent tirer profit d'un comportement non coopératif qui encourage continuellement les défis entre les mâles. Cela garantirait le remplacement des mâles qui ne sont pas aptes (soit en termes de survie à long terme, soit en termes de condition physiologique actuelle) par des mâles qui le sont. Les mâles intrinsèquement inaptes auraient rarement accès aux femelles en raison des tests persistants dans la compétition entre mâles. Un risque probablement plus important pour les femelles est qu'un mâle dominant puisse être épuisé par les rigueurs de la compétition et ne puisse plus produire de sperme de haute qualité et en quantité suffisante (Trivers, 1972). Comme indiqué ci-dessus, le mâle aurait intérêt à dissimuler cet état si possible, et il serait dans l'intérêt des femelles réceptives d'inciter les mâles à se défier afin de révéler ce comportement trompeur.

LeBoeuf et al. (1972) ont rapporté un comportement chez les femelles éléphants de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*) qu'ils ont qualifié « d'incitation ». Les femelles qui approchent de la réceptivité commencent à appeler et à montrer un comportement agité qui attire l'attention et alerte les mâles rivaux des territoires adjacents de leur état de réceptivité. Si les mâles rivaux doivent défier le mâle résident pour accéder à la femelle réceptive, ils sont incités à le faire par ce comportement. **Ainsi**, les femelles incitent les mâles à entrer en conflit au moment où il est le plus important pour elles de vérifier que le mâle résident reste vigoureux et capable de fournir un sperme de qualité.

Un comportement comparable se produit chez le wapiti des marais (*C. e. nannodes*) lorsque les femelles réceptives s'enfuient parfois du groupe du harem vers un groupe de célibataires adjacent, puis reviennent vers le groupe du harem avec les mâles célibataires à leur poursuite (McCullough, 1969). La plupart des affrontements très intenses entre mâles sont provoqués par la présence d'une femelle réceptive.

Pour les **mâles**, la meilleure stratégie consiste à éviter les combats sérieux (et les risques de défaite ou de blessure qui y sont associés) jusqu'à ce qu'il y ait un gain immédiat à la clé. **Par conséquent**, seul le mâle territorial résident ou le maître du harem subit un coût lié à l'incitation des femelles ; les mâles rivaux tirent profit de ce comportement.

Un autre domaine dans lequel la stratégie reproductive des femelles peut s'exprimer chez les ongulés polygames est la **détermination du sexe** de la progéniture. Plusieurs modèles ont été proposés pour expliquer l'avantage pour certaines femelles de produire un sexe plutôt qu'un autre. L'hypothèse de Trivers et Willard (1973) postule que les femelles en bonne santé et en mesure d'influencer le succès de leur progéniture devraient avoir un nombre disproportionné de descendants mâles en raison du succès reproductif élevé des mâles dominants, mais que les femelles en mauvaise santé devraient avoir un nombre disproportionné de descendants femelles en raison de leur variabilité reproductive plus faible. McCullough (1979) et Verme (1965, 1983) ont obtenu le résultat inverse chez le cerf de Virginie. McCullough (1979) a émis l'hypothèse que lorsque la qualité des ressources fluctue, les descendants femelles ont plus de valeur lorsqu'une croissance rapide de la population est

possible, et cette condition est le plus souvent remplie après une perturbation environnementale chez les espèces adaptées à la succession.

Bien que certaines preuves aient été réunies à l'appui de chacune de ces hypothèses, aucune n'est solidement établie par une base empirique. Verme et Ozaga (1981) ont montré que le moment de l'accouplement par rapport à l'ovulation influençait le sexe de la progéniture et qu'il existait donc un mécanisme physiologique par lequel les femelles pouvaient influencer le sexe de leur progéniture ; on ignore actuellement si ce mécanisme spécifique est utilisé.

Les preuves étayant la capacité fonctionnelle des femelles à influencer le sexe de leur progéniture sont faibles en raison de la complexité du statut des femelles en termes d'âge, de condition physique, de position sociale, d'effets résiduels des efforts reproductifs antérieurs, d'espérance de vie, etc., et de la variance environnementale liée à une saison ou une année favorable ou défavorable, à l'évolution de l'habitat, etc. **Néanmoins**, la valeur du sexe de la progéniture pourrait varier en fonction du statut des femelles, et il s'agit là d'une variable contrôlée par les femelles. Les mâles, qui ne contribuent que modestement à la reproduction par leur sperme, s'intéressent beaucoup à la paternité, mais pas au sexe de leur progéniture, qui a pour eux une importance infinitésimale en comparaison. Cette responsabilité peut être déléguée à la femelle, dont l'investissement dans la progéniture est énorme en comparaison et pour qui toute valeur ajoutée liée au sexe de la progéniture est une préoccupation importante.

Au-delà du besoin général de survivre et de maintenir leur condition physique, le nombre et le sexe des petits sont probablement d'une importance majeure pour la reproduction des femelles chez les ongulés qui ne pratiquent pas la parade nuptiale. Chez certaines espèces d'ongulés qui ont plusieurs petits par portée, la taille de la portée est la variable la plus importante. **Cependant**, la plupart des espèces d'ongulés n'ont qu'un seul petit par portée, et comme le choix de se reproduire est toujours unique, le sexe de ce petit revêt une importance capitale. **En effet**, les femelles ongulées ont si peu de descendants au cours de leur vie que le sexe de la progéniture est toujours une variable potentiellement importante dans la capacité reproductive des femelles.

L'influence de cette complexité peut être illustrée par certains résultats obtenus sur les cerfs à queue blanche dans la réserve George, dans le Michigan. McCullough (1979) a montré une **augmentation** de la proportion de descendants de sexe féminin à mesure que la taille de la population dans la réserve clôturée était systématiquement **réduite**. Ce changement dans le rapport entre les sexes a montré que les femelles influençaient d'une manière ou d'une autre le rapport entre les sexes de la progéniture en **réponse** à la densité et à la disponibilité des ressources (telles que reflétées par la taille de la population) par des changements correspondants dans le poids corporel et les taux de reproduction. Mais ce changement moyen ne dit rien sur le fait de savoir si toutes les femelles ont produit une proportion accrue de femelles avec une densité plus faible ou, dans le cas contraire, quelles femelles de la population ont produit quel sexe.

Chez le cerf de Virginie, les jeunes femelles occupent généralement le territoire de la matriarche pendant les deux premières années de leur vie (Hawkins et Klimstra, 1970), mais elles quittent souvent le territoire maternel à l'âge de 2 ou 3 ans (Ozaga et Verme, 1984 ;

Ozaga et al., 1982), bien qu'elles aient tendance à s'installer à proximité (Mathews et Porter, 1993). Au moment de la dispersion, les femelles commencent à former leurs propres lignées matrilinéaires, et on peut supposer que les descendants femelles ont plus de valeur que les descendants mâles pour établir un nouveau groupe matrilinéaire. Le sexe des descendants des femelles recueillies dans la réserve George, dans le Michigan, a montré une différence significative ($\chi^2 = 6{,}91$, $P = 0{,}009$) dans le rapport des sexes des fœtus des femelles âgées de 3 ans (par rapport aux femelles plus jeunes et plus âgées), qui était fortement biaisé en faveur des femelles (Fig. 8).

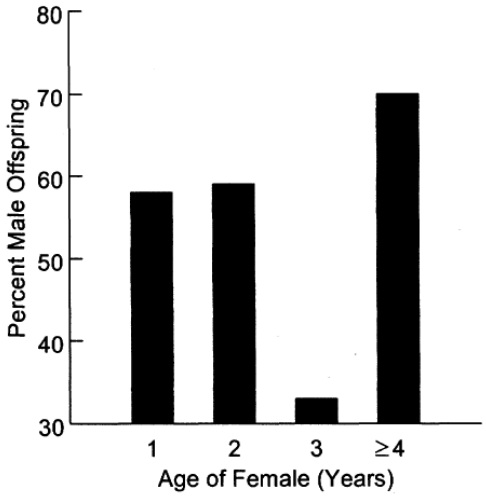

FIG. 8. Pourcentage de descendants mâles parmi les fœtus de biches à queue blanche d'âges divers dans la réserve George, dans le Michigan. Le pourcentage de fœtus mâles chez les biches âgées de 3 ans était significativement plus faible ($\chi^2 = 6{,}91$, $P = 0{,}009$) que chez les biches d'autres âges. L'échantillon de fœtus de femelles de 0 an était trop petit (3 mâles, 2 femelles) pour être représenté séparément, mais il a été inclus dans la catégorie « autres que 3 ans » pour les tests statistiques

Les femelles cerfs de Virginie les plus âgées de l'échantillon de la réserve George (McCullough, 1979), vraisemblablement les femelles les plus dominantes de la population, avaient un nombre **disproportionné** de descendants mâles, comme le prédisait l'hypothèse de Trivers et Willard (1973). Mais pourquoi les faons et les yearlings ont-ils également produit un nombre disproportionné de descendants mâles ? À moins qu'il ne s'agisse d'un pari risqué de la part des femelles qui ne sont pas en mesure d'améliorer le succès de leur progéniture. Si, par hasard, un jeune mâle réussissait exceptionnellement bien ou trouvait un bon habitat pendant sa dispersion, il pourrait obtenir un succès reproductif élevé indépendamment du statut de sa mère.

Il y avait une énorme variation dans la masse des mâles d'un an dans la population (45,7-86,5 kg, $n = 91$), et peut-être que les plus petits étaient les descendants de jeunes femelles ayant moins de réserves à consacrer à l'allaitement.

De nombreuses questions se posent au sujet des résultats obtenus, notamment celle de savoir s'ils ne sont pas le fruit d'un échantillon relativement petit. Ils n'en restent pas moins intrigants et soulignent le contexte complexe dans lequel les femelles ongulées pourraient ajuster le sexe de leur progéniture afin d'accroître leur aptitude individuelle (et inclusive).

DISCUSSION

La dépendance à la densité est un processus important dans la vie des ongulés et constitue le contexte dans lequel l'évolution des différences entre les sexes doit être considérée. La sélection sexuelle par la compétition entre partenaires et la sélection naturelle par la survie face à la compétition pour des ressources limitées sont généralement considérées comme des processus distincts. Bien que la sélection sexuelle soit un sous-ensemble de la sélection naturelle (Andersson, 1994), elle est généralement considérée comme fonctionnellement différente. Il est toutefois évident pour les ongulés que la sélection sexuelle par la compétition entre mâles et la sélection naturelle par la dépendance à la densité et la concurrence sont liées à la substitution des femelles, au coût différentiel, au partage des ressources et à la ségrégation sexuelle, avec lesquels ils interagissent à travers de multiples **boucles de rétroaction** dans un ensemble complexe d'aptitudes. Bien que les modèles soient présentés un par un pour des raisons heuristiques et que le séquençage évolutif soit nécessaire pour certains aspects évolutifs, il faut garder à l'esprit que les pressions de sélection influencent tous les aspects de la sélection sexuelle à l'unisson et que les résultats finaux varient en fonction des interactions avec d'autres variables importantes telles que la distribution spatiale des ressources, la pression de prédation, la distribution de l'eau, les besoins en matière de lactation et de nouveau-nés, etc. L'écologie, le comportement et l'évolution ne font qu'un. Les approches distinctes du comportement, de l'écologie, de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle ne sont que des perspectives historiques résultant de notre incapacité à comprendre l'ensemble intégré.

Les deux sexes sont fortement influencés par des processus dépendants de la densité, mais ils varient de manière fondamentale. La compétition entre mâles déterminera les partenaires les plus aptes, et la femelle n'aura qu'à s'assurer que le mâle dominant actuel n'est pas physiologiquement épuisé. Le sexe de la progéniture est un facteur déterminant important pour les femelles des grands mammifères qui, pour des raisons biologiques, ont relativement peu de descendants au cours de leur vie. Le sexe le plus précieux varie selon les femelles en fonction de la qualité de l'environnement et de leur statut social et compétitif. Les relations de compétition entre femelles existent dans des régimes de sélection plus ou moins stables, par rapport aux mâles, et l'augmentation de la CC **n'est pas** le résultat des stratégies reproductives des femelles.

Les **mâles**, **en revanche**, sont soumis à une forte sélection sexuelle, ce qui, comme l'ont souligné de nombreux auteurs, conduit à un dimorphisme dans la taille du corps et le comportement lié à la compétition pour les partenaires. Les mâles ont des taux de survie **plus faibles** et une variance plus élevée dans leur succès reproductif que les femelles. Les modèles d'évolution de ce comportement et les explications sur la manière dont le comportement d'espèces spécifiques influence l'aptitude reproductive mettent l'accent sur le succès individuel des mâles par rapport aux autres mâles.

Le rôle potentiel de la compétition entre mâles sur l'abondance des femelles par le biais de la substitution des femelles et de la dynamique de la biomasse, sans augmentation globale des ressources de l'environnement, a été largement négligé. J'ai exploré le rôle potentiel de la sélection sexuelle masculine dans l'augmentation de l'abondance des femelles dans la population, avec des ressources constantes, par le biais de la substitution des femelles et de

l'augmentation de la CC par le biais du coût différentiel. **En outre**, la sélection sexuelle peut également conduire à l'augmentation du nombre de femelles par la différenciation des niches par les mâles. L'impact de la sélection sexuelle se traduit donc non seulement par une plus grande aptitude reproductive de certains mâles par rapport à d'autres (composante comportementale), mais aussi par une augmentation de l'abondance des femelles disponibles pour l'accouplement (composante démographique). Des modèles simples montrent que l'abondance des femelles peut être influencée par la compétition sexuelle entre les mâles et que cette augmentation de la disponibilité reproductive contribue de manière significative au succès reproductif des mâles. Cela jette un nouvel éclairage sur les avantages sélectifs de la sélection sexuelle pour les mâles et modifie le contexte dans lequel les hypothèses expliquant la ségrégation sexuelle doivent être considérées.

L'augmentation de l'abondance des femelles due à la sélection sexuelle éclaire également l'évolution du partage des ressources et l'expansion des mâles dans des habitats différents de ceux occupés par les femelles, une question clé dans la ségrégation sexuelle et l'expansion de la niche de l'espèce. Des modèles simples suggèrent que la ségrégation sexuelle trouve son origine dans le partage des ressources au sein d'une niche commune aux deux sexes, et que cette différenciation masculine est à l'origine de l'expansion spatiale de la niche en raison de la capacité des mâles à utiliser des **ressources** que les femelles sont incapables d'utiliser.

Ainsi, l'expansion de la niche, que ce soit par le partage des ressources dans un espace donné ou par l'expansion spatiale pour utiliser différentes ressources, profite aux mâles en augmentant l'abondance des femelles et donc le succès reproductif des mâles qui réussissent. Il s'agit d'un aspect important de la sélection sexuelle qui doit être pris en compte dans toute étude sur l'évolution du comportement des ongulés ou d'autres taxons caractérisés par des cycles de vie dans lesquels la DD joue un rôle important.

Literature Cited

Allen, K. R. 1972. Further notes on the assessment of Antarctic fin whale stocks. International Whaling Commission Report, 22:43–53.

Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Barrette, C. 1987. The comparative behavior and ecology of chevrotains, musk deer, and morphologically conservative deer. Pp. 200–213, *in* Biology and management of cervids (C. M. Wemmer, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Blaxter, K. L. 1967. The energy metabolism of ruminants. Hutchinson, London, United Kingdom.

Bleich, V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: re-

sources or predation? Wildlife Monographs, 134:1–50.

BOWYER, R. T., J. G. KIE, AND V. VAN VALLENBERGHE. 1998. Habitat selection by neonate black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? Journal of Mammalogy, 79:415–425.

BOWYER, R. T., V. VAN VALLENBERGHE, J. G. KIE, AND J. A. K. MAIER. 1999. Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. Journal of Mammalogy, 80: 1070–1083.

BUECHNER, H. K. 1961. Territorial behavior in the Uganda kob. Science, 139:698–699.

CAUGHLEY, G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. Pp. 183–246, *in* Applied biology (T. H. Coaker, ed.). Academic Press, London, United Kingdom.

CHEVILLE, N. F., D. R. MCCULLOUGH, AND L. R. PAULSON. 1998. Brucellosis in the Greater Yellowstone Area. National Academy Press, Washington, D.C.

CLUTTON-BROCK, T. H. 1994. The costs of sex. Pp. 347–362, *in* The differences between the sexes (R. V. Short and E. Balaban, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS, AND S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

DARWIN, C. 1859. The origin of species by natural selection. Murray, London, United Kingdom.

———. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. Murray, London, United Kingdom.

DOWNING, R. L., AND D. C. GUYNN, JR. 1985. A generalized sustained yield table for white-tailed deer. Pp. 95–103, *in* Game harvest management (S. L. Beasom and S. F. Roberson, eds.). Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.

FIEST, J. D., AND D. R. MCCULLOUGH. 1976. Behavior and communication patterns in feral horses. Zeitschrift für Tierpsychologie, 41:337–374.

FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. The Clarendon Press, Oxford, United Kingdom.

FOWLER, C. W. 1981*a*. Comparative population dynamics in large mammals. Pp. 437–455, *in* Dynamics of large mammal populations (C. W. Fowler and T. D. Smith, eds.). John Wiley & Sons, New York.

———. 1981*b*. Density dependence as related to life-history strategy. Ecology, 62:602–610.

FRANKLIN, W. L. 1974. The social behavior of the vicuna. Pp. 477–487, *in* The behaviour of ungulates and its relation to management (V. Geist and F. Walther, eds.). International Union for the Conservation of Nature Publications New Series, 24:1–940.

GEIST, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology of ungulates. American Zoologist, 14: 205–220.

HAWKINS, R. E., AND W. D. KLIMSTRA. 1970. A preliminary study of the social organization of white-tailed deer. The Journal of Wildlife Management, 34:407–419.

HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Wildlife Monographs, 53: 1–55.

JARMAN, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. Behaviour, 58:215–268.

KLINGEL, H. 1974. A comparison of the social behaviour of the Equidae. Pp. 124–132, *in* The behaviour of ungulates and its relation to management (V. Geist and F. Walther, eds.). International Union for the Conservation of Nature Publications New Series, 24:1–940.

LEBOEUF, B. J. 1974. Male-male competition and reproduction success in elephant seals. American Zoologist, 14:163–176.

LEBOEUF, B. J., R. J. WHITING, AND R. F. GANTT. 1972. Perinatal behavior of northern elephant seal females and their young. Behaviour, 43:121–156.

LEOPOLD, A. 1943. Deer irruptions. Wisconsin Conservation Bulletin, 8(8):3–11.

MAIN, M. B., AND B. E. COBLENTZ. 1990. Sexual segregation among ungulates: a critique. Wildlife Society Bulletin, 18:204–210.

MAIN, M. B., F. W. WECKERLY, AND V. C. BLEICH. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. Journal of Mammalogy, 77:449–461.

MATHEWS, N. E., AND W. F. PORTER. 1993. Effect of social structure on genetic structure of free-ranging white-tailed deer in the Adirondack Mountains. Journal of Mammalogy, 74:33–34.

MCCULLOUGH, D. R. 1969. The tule elk: its history, behavior, and ecology. University of California Publications in Zoology, 69:1–108.

———. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a *K*-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor.

———. 1985. Long range movements of large mammals. Pp. 444–465, *in* Migration: mechanisms and adaptive significance (M. A. Rankin, ed.). Contributions in Marine Science, Supplement, 27:1–868.

———. 1990. Detecting density dependence: filtering the baby from the bathwater. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference, 55:534–543.

———. 1992. Concepts of large herbivore population dynamics. Pp. 967–984, *in* Wildlife 2001: populations (D. R. McCullough and R. H. Barrett, eds.). Elsevier Applied Science, London, United Kingdom.

———. 1997. Irruptive behavior in ungulates. Pp. 69–98, *in* The science of overabundance: deer ecology and population management (W. J. McShea, H. B. Underwood, and J. H. Rappole, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

MIQUELLE, D. G., J. M. PEEK, AND V. VAN BALLENBERGHE. 1992. Sexual segregation in Alaska moose. Wildlife Monographs, 122:1–57.

NOR-MEIR, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator graphs. The Journal of Ecology, 63:459–481.

OZOGA, J. J., AND L. J. VERME. 1984. Effect of family-bond deprivation on reproductive performance in female white-tailed deer. The Journal of Wildlife Management, 48:1326–1334.

OZOGA, J. J., L. J. VERME, AND C. S. BIENZ. 1982. Parturition behavior and territoriality in white-tailed deer: impact on neonatal mortality. The Journal of Wildlife Management, 46:1–11.

PEARL, R. 1927. The growth of populations. Quarterly Review of Biology, 2:532–548.

REYNOLDS, J. D., AND P. H. HARVEY. 1994. Sexual selection and the evolution of sex differences. Pp. 53–70, *in* The differences between the sexes (R. V. Short and E. Balaban, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

SCHAAL, A. 1986. Evidence of lek mating behaviour in the European fallow deer (Dama d. dama). Compte rendu des seances de l'Academie des sciences Paris 303, Serie III:729–732.

SHORT, H. L. 1979. Deer in Arizona and New Mexico: their ecology and a theory explaining recent population decreases. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station General Technical Report, RM-70:1–25.

STUBBS, M. 1977. Density dependence in the life cycles of animals and its importance in *K*- and *r*- strategies. The Journal of Animal Ecology, 46:677–688.

TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136–179, *in* Sexual selection and the descent of man 1871–1971 (B. Campbell, ed.). Aldine-Atherton, Chicago, Illinois.

TRIVERS, R. L., AND D. E. WILLARD. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science, 179:90–92.

VERHULST, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Correspondence Mathematique et Physique, 10:113–121.

VERME, L. J. 1965. Reproductive studies on penned white-tailed deer. The Journal of Wildlife Management, 29:74–79.

———. 1983. Sex ratio variation in *Odocoileus*: a critical view. The Journal of Wildlife Management, 47: 573–582.

VERME, L. J., AND J. J. OZAGA. 1981. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. The Journal of Wildlife Management, 45:710–715.

WECKERLY, F. W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. Journal of Mammalogy, 79:33–52.

WEHAUSEN, J. D. 1996. Effects of mountain lion predation on bighorn in the Sierra Nevada and Granite Mountains of California. Wildlife Society Bulletin, 24:471–479.

WEHAUSEN, J. D., V. C. BLEICH, B. BLONG, AND T. L. RUSSI. 1987. Recruitment dynamics in a southern California mountain sheep population. The Journal of Wildlife Management, 51:86–98.