IX. Les modes de reproduction et régulation de la reproduction

1. Les couts de la reproduction

Au cours de la vie d’un organisme la reproduction est considérée comme une période très couteuse en énergie. Les couts de la reproduction sont ainsi considérés comme une contrainte majeur qui détermine la réalisation de compromis adaptatifs aboutissant à la d’adoption de stratégie de reproduction

Deux sortes de couts de reproduction ont été décrit **couts directs** intervenants avec libération des gamètes et **les couts d’absorption** intervenants après libération des gamètes.

* Les couts directs peuvent provenir d’augmentation des risques associes a la formation de couples et a l’accouplement (compétition sexuelle) effort de prospection alimentaire pour une meilleur production de gamètes et préparation des nids .
* Les Soins parentaux constituent aussi des couts de reproductions et qui augmente la valeur sélective de la progéniture on différencie les soins parentaux prénataux (préparation des nids et terriers ) et postnataux consistent aux soins des parents avec approvisionnement de jeunes après la naissance

1.1 . Allocation à la reproduction

L’allocation à la reproduction, ou effort reproducteur, est une mesure de la proportion d’énergie allouée à la reproduction pour une période fixée.

L'énergie totale que possède un organisme est distribuée en différentes catégories de dépenses d'énergie :

* les fonctions de survie,
* de croissance,
* de maintenance,
* de défense
* et la fonction de reproduction.

Un individu dans son environnement est limité par la disponibilité des ressources, et donc par l’énergie allouable à ces différentes fonctions, d'où sa stratégie de reproduction afin de maximiser la fitness (ou valeur sélective).

Il existe donc un compromis évolutif (trade-off) d’allocation des ressources entre les différents traits d'histoire de vie. L’expression d’un trait étant coûteuse, toute énergie allouée à un trait n’est plus disponible pour l’expression d’un autre.

2. Stratégie d’histoire de vie

C'est une réponse adaptative à la sélection par l’environnement.

Il existe une très grande variété de stratégies reproductives observées dans la nature. Celles-ci reposent sur une diversité de stratégies d’allocation à la reproduction. Or, la diversité des stratégies observées reflètent la diversité des pressions de sélection.

La théorie des stratégies reproductive, qui tente d’expliquer cette diversité, a été mise en forme à partir des années 1960 par une série de travaux, comme ceux de R. H. MacArthur et E. O. Wilson.

Cette théorie repose sur le postulat suivant :

En jouant sur les différentes possibilités de succès reproducteurs, la sélection naturelle aurait « façonné » les stratégies reproductives (et donc d’allocation à la reproduction), de telle façon à ce que chacune correspondent à un optimum local maximisant la valeur sélective d’un individu (ou d’un génotype) dans un environnement particulier.

Cette théorie suit le modèle historique d’optimisation qui consiste à maximiser les bénéfices apportés en termes de valeur sélective par un trait d’histoire de vie donné, par rapport aux coûts que celui-ci engendre. Il s’agit donc d’analyser l’optimisation des stratégies d’allocation qui maximisent la valeur reproductive d’un individu

* Valeur reproductive

La valeur reproductive (en) (VR)2 est l’espérance à chaque âge, de production actuelle et future de descendants. Elle prend en compte la contribution d’un individu à la génération suivante, relativement à la contribution des autres individus. C’est la somme de la reproduction courante (= accomplie) et de la valeur reproductive résiduelle (=future) VRR.

VR = reproduction actuelle + Valeur Reproductive Résiduelle (VRR) = ce qui a déjà été accompli + ce qu’il reste à accomplir (en termes de reproduction)

Williams décrit la Valeur Reproductive Résiduelle (VRR) comme l’espérance de reproduction future, c’est-à-dire la somme des reproductions (fécondités) à chaque âge futur, conditionnellement à la survie jusqu’à cet âge, et relativement à l’accroissement de la population.

L'histoire de vie favorisée par la sélection naturelle sera celle pour laquelle la VR est la plus élevée. Un individu jeune a une VRR très grande, car la majeure partie de sa fitness reste à accomplir. Sa contribution future pour l’accroissement de la population reste donc à faire. Plus l’individu vieillit, plus sa VRR diminue, et sa reproduction accomplie augmente. Cela signifie qu’il a déjà accompli une grande partie de sa fitness, et qu’il lui en reste peu à accomplir. Ainsi, au cours de la vie de l’individu, la reproduction actuelle augmente et la VRR diminue. Il existe donc un trade-off entre l’allocation à la reproduction courante et l’allocation à la reproduction future.

La VR va donc changer en fonction de l’âge des individus, avec la reproduction accomplie et la VRR. Les VR aux différents âges sont intimement liées. En effet, maximiser sa VR à un âge contraint les valeurs aux âges futurs. Elle est faible pour les jeunes individus qui ont une faible probabilité de survivre jusqu’à l’âge de la maturité sexuelle. Pour ceux qui survivent, elle augmente de façon constante à mesure que l’âge de la première reproduction approche, et qu’il est de plus en plus certain que les individus vont atteindre l’âge de se reproduire. La VR diminue chez les individus sénescents, et leur survie devient plus faible.

* Effort reproducteur

L'investissement reproducteur, s’il est trop important dans une saison de reproduction donnée, augmente la proportion de gènes transmit à la descendance à cet âge, mais réduit les probabilités de reproduction future, par exemple en entraînant un affaiblissement prononcé de l’animal pouvant aller jusqu’à la mort.

* Les conditions qui conduisent vers un fort effort reproducteur :
* Forte mortalité extrinsèques des adultes
* Survie constante des descendants
* Environnement variable mais prédictible, avec hausse de l’effort reproducteur dans les années favorables à la survie des jeunes.
* Les conditions qui conduisent vers un faible effort reproducteur :
* Environnement imprédictible pour la survie des jeunes
* Environnement variable mais prédictible, avec baisse de l’effort reproducteur dans les années défavorables à la survie des jeunes.

Les espèces sémelpares devraient avoir un effort reproducteur plus fort que les espèces itéropares.Une **espèce** est dite sémelpare si ses individus ne se reproduisent qu'une fois au cours de leur vie, et itéropare s'ils se reproduisent plusieurs fois

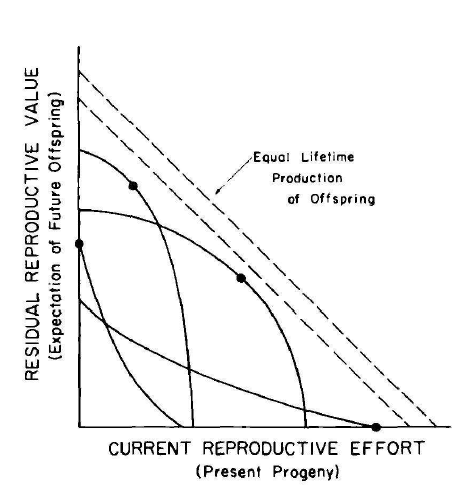
1. Optimisation de l'effort reproducteur

3.1.Modèle d'optimisation

Considérant F, la fécondité, comme fonction de l'effort reproducteur, on s'attend à voir F augmenter si l'effort reproducteur, θ, augmente. La fonction F(θ), est de forme convexe si la survie de jeunes (sJ) décroit avec le nombre de jeunes produits (favorise les soins aux jeunes). Elle est de forme concave si cette survie augmente avec la fécondité (favorise la thermorégulation, la sursaturation pour les prédateurs…)

La survie des adultes (sA) est aussi fonction de l'effort reproducteur, sA(θ). Cette fonction est décroissante, la survie des adultes décroit quand l'effort reproducteur augmente.

Ces deux fonctions peuvent être superposées (schéma). On voit donc clairement que :



La survie de jeunes (sJ) décroit avec le nombre de jeunes produits

La survie augmente avec la fécondité (favorise la thermorégulation, la sursaturation pour les prédateurs

Progéniture actuelle Progéniture future

* soit la survie est favorisée, l'effort reproducteur θ est alors petit
* soit la survie est diminuée l'effort reproducteur θ est grand.

En sachant déterminer l'effort reproducteur optimum, on peut déterminer l'effet de changement sur les taux de survie aux différents stades de vie. Les changements de taux de survie adultes et jeunes changent les optimums mais dans des sens différents. Si sJ est faible et sA fort, alors il n'y aura pas beaucoup de jeunes, car ils ont une forte probabilité de mourir, mais de l’énergie pourra être gardée pour les futures reproductions, car le taux de survie de l'adulte est fort ; au contraire, si sJ est fort et sA faible, alors il est préférable pour l'adulte de faire beaucoup de jeunes, car il a peu de chance de pouvoir en refaire et ces jeunes ont une forte chance de survivre. C'est alors le ratio sJ/sA qui est important et qui prédit l'effort reproducteur optimum, le maximum de ce ratio étant le θ optimum.

Un rapport sJ/sA élevé correspond à de l'itéroparité (plusieurs reproductions par individu) alors qu'un sJ/sA faible suggère de la sémelparité (une seule reproduction).

Une théorie stipule que l’habitat (l’environnement biotique et abiotique) dans lequel évoluent les organismes sélectionne, le long de la gamme des combinaisons physiologiquement possibles, la stratégie reproductive optimale.

On peut alors se demander quel facteur environnemental détermine :

* la quantité à investir dans un acte de reproduction donné (1)
* la quantité à allouer à un chaque descendant (2)
* quand (à quel âge) se reproduire (3)

L’interaction entre les réponses adaptatives (1) et (2) va déterminer la taille de portée ou de ponte, ou plus généralement le nombre de descendants produits par épisode de reproduction.

1. Optimisation des Stratégies d'acquisition des ressources

En 1976, Eric Pianka met en relation la théorie de stratégies reproductives avec la théorie des stratégies d’acquisition optimale des ressources. Cette dernière stipule que la sélection naturelle optimise l’énergie assimilée par unité de temps.

L’analyse du budget en temps et en énergie d’un individu permet d’évaluer l’influence de l’acquisition des ressources sur l’allocation à la reproduction et vice-versa.

Les organismes sont limités en termes de temps disponible pour les activités d’approvisionnement et de reproduction. Le budget total de temps va être déterminé en fonction du rythme d’activité et de la capacité à « économiser » du temps en réalisant plusieurs activités simultanées. Par exemple, les lézards mâles, en s’élevant sur un perchoir, surveillent la venue de prédateurs et de proies potentiels, tout en surveillant leurs partenaires femelles, empêchant ainsi la venue de mâles compétiteurs.

Le temps passé à acquérir des ressources apporte un gain de matière et d’énergie, mais peut également avoir un coût énergétique. Ce coût dépend de la disponibilité et de l’accessibilité des ressources. Une période de temps allouée est donc profitable en termes d’approvisionnement si les gains en matière et en énergie excèdent les pertes inévitables dues aux coûts énergétiques de l’approvisionnement. Une augmentation du temps voué à l’approvisionnement augmente avec l’assimilation de matière et d’énergie de l’individu, et donc entraine un gain de fitness en termes de matière et d’énergie que l’organisme va pouvoir maximisation des quantités de matière et d’énergie par unité de temps, et donc du temps consacré à l’approvisionnement.

Cependant, cela implique une réduction du temps « disponible » pour toutes les activités de reproduction. Ces gains d’énergie correspondent donc à une perte de temps disponible pour la reproduction. Si on considère les critères de reproduction, les mécanismes évolutifs devraient favoriser une plus grande allocation de temps et d’énergie à la reproduction.

Il y a donc un trade-off entre l’acquisition des ressources par unité de temps et l’effort reproducteur. La budgétisation optimale de temps et d’énergie entre les activités d’approvisionnement et de reproduction dépend donc de la façon dont va varier le bénéfice énergétique apporté par l’approvisionnement, par rapport au coût énergétique résultant de la reproduction.

Ceci dépend des conditions de l’environnement. Ainsi, pour des conditions favorables à l’approvisionnement (grande disponibilité des ressources, faible abondance de prédateurs...), l'optimum devrait tendre vers un approvisionnement accru au détriment des autres activités. Inversement, des conditions défavorables, dues à une forte abondance de prédateurs ou à des conditions physico-chimiques défavorables, devraient sélectionner un temps d’approvisionnement plus faible, et donc une allocation plus importante à la reproduction. Les mécanismes évolutifs vont donc sélectionner une interaction optimale entre des stratégies d’allocation à la reproduction et des stratégies d’acquisition des ressources de façon à maximiser la valeur sélective de l'individu.

1. Variation de l'Effort reproducteur optimal en fonction de l'habitat

La théorie démographique des stratégies reproductive, postulée pour la première fois par Williams en 1966 stipule que l’allocation en temps et en énergie à la reproduction se fait aux dépens de la survie et la croissance, et donc de l’espérance d’une reproduction future, en raison d’un investissement somatique réduit. La théorie est donc basée sur l’idée qu’il existe un trade-off croquer entre l’effort reproducteur actuel et l'espérance de reproduction future. Cette hypothèse se résume en trois postulats :

**(1)**Une augmentation de l’effort reproducteur induit inévitablement une augmentation de la reproduction courante (donc du succès reproducteur à un âge donné) et une réduction de l’investissement somatique. Petite taille

**(2)**Si la reproduction se fait aux dépens de l’investissement somatique, le coût « somatique » maintenance réduit la probabilité de survie jusqu’à la période de reproduction suivante et /ou réduit l’énergie disponible pour une reproduction future (coûts sur la fécondité).

**(3)**Si la reproduction entraine un coût sur la survie et la fécondité, l’effort reproducteur varie inversement avec la valeur reproductive résiduelle.

De ce fait, la sélection naturelle optimiserait les stratégies reproductives à chaque âge, pour maximiser la valeur reproductive des individus, en jouant sur l’effort reproducteur courant au regard de l’espérance de reproduction future. L’optimisation se fait en maximisant le bénéfice accordé par l’allocation à un acte reproducteur présent et réussi, et en minimisant le coût engendré sur la reproduction future. Ceci dépend de la probabilité de survivre et de se reproduire à chaque âge dans un environnement donné. Cette probabilité repose notamment sur la disponibilité des ressources dans le milieu, de la variabilité et prévisibilité de l’environnement, ainsi que de la présence potentielle de prédateurs ou de parasites.

Il existe une corrélation positive entre l’âge d’un individu et sa taille corporelle : il est toujours payant de continuer à allouer de l’énergie dans sa croissance plutôt qu’à sa reproduction, si la fertilité potentielle augmente avec la taille. Une taille corporelle importante apporte une meilleure compétitivité, une plus faible vulnérabilité, et une quantité plus importante de réserves énergétique allouable à la reproduction et donc un succès reproducteur plus important.

* 1. La classification de Levins (1968) classe les habitats selon deux types :
* Habitat à fort Coûts de Reproduction

Habitat plutôt stable

* Habitat dans lequel la fitness est très sensible à la taille des individus. C’est donc un habitat où il y a une forte compétition entre les individus. Dans ce cas seuls les meilleurs compétiteurs survivent et se reproduisent.
* une augmentation de la reproduction actuelle, induirait une croissance réduite, donc une aptitude compétitive future réduite, une survie réduite et donc une Valeur Reproductive Résiduelle réduite.

NB : **VR = reproduction actuelle + Valeur Reproductive Résiduelle (VRR) = ce qui a déjà été accompli + ce qu’il reste à accomplir (en termes de reproduction)**

* Inversement, une reproduction réduite, permet une croissance accrue, et donc un évitement des causes de mortalité (ex : prédation…). En effet les individus de petites tailles ont une faible compétitivité, et sont sujet à une plus forte mortalité due à la prédation.
* Habitat à faible Coûts de Reproduction

Habitat plutôt instable

* Habitat dans lequel la fitness est insensible à la taille des individus, la mortalité étant inévitable et indiscriminée. Toute diminution de la reproduction induit un accroissement de la taille est susceptible d'être inutile à l'avenir.
* Absence de concurrence
* Mortalité préférentielle des plus grands individus (prédation sélective). Donc diminuer la reproduction en faveur de la croissance, peut accroitre le risque de prédation et donc diminuer la survie future (en effet une plus grosse proie peut-être plus attrayant pour un prédateur car elle apporte plus d’énergie).
* Dans les habitats à fort coût de reproduction, les pressions de sélection constituées par les conditions du milieu vont faire tendre l’optimum vers un investissement reproducteur plus faible que l’investissement somatique, et vont donc maximiser la valeur reproductive au détriment de l’effort reproducteur. Tandis que dans les habitats à faible coût de reproduction, l’optimum tend vers un investissement reproducteur plus important que l’investissement somatique. Il y aura alors maximisation de l’effort reproducteur par rapport à la valeur reproductive résiduelle.

5.2.Sémelparité et Itéroparité.

L’interaction des histoires de vie avec l’environnement dans lequel évoluent les individus, ainsi que l’existence d’un trade-off entre l’effort reproducteur courant et l’allocation à la reproduction future, sont à l’origine de l’existence des stratégies de reproduction itéropare et sémelpare.

Pianka.1976. Représentation en option set de la forme des trade-offs entre effort reproducteur courant et l’espérance de reproduction future à un instant (ou âge) donné. Les lignes en pointillés sont des lignes de fitness contours, le long desquels la valeur de la fitness, en termes de production de descendants au cours de la vie, est constante dans un environnement donné. Les points représentent les optimums qui maximisent l’espérance totale du nombre de descendants à la naissance. Ce sont les points de tangence entre la ligne de fitness contours et la courbe de trade-off

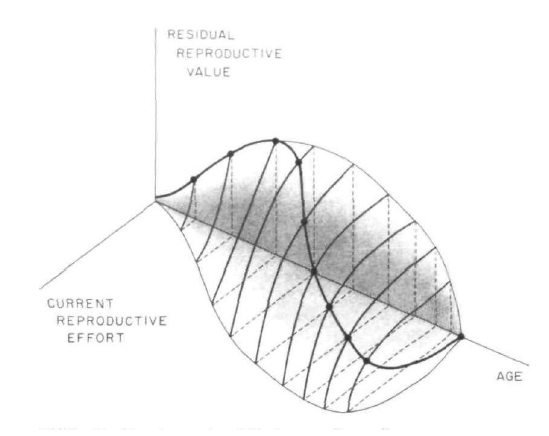
En termes d’allocation d’énergie à la reproduction, la sémelparité est associé à un investissement reproducteur maximal pour un seul et unique acte de reproduction. Ceci se fait au détriment de l’investissement somatique, et donc de la survie. C’est une stratégie d’allocation de « tout-ou-rien ». La stratégie sémelpare maximise la fécondité courante. Il en résulte une espérance de reproduction future de zéro.

L’itéroparité est associé quant à elle à une allocation répétée au cours de la vie d’un individu, et donc à plusieurs efforts reproducteurs âge-spécifiques. Ne pas se reproduire à un âge donné maximise la valeur reproductive résiduelle, et donc le succès reproducteur futur. Cela mène à une fécondité courante de zéro.

L’itéroparité et la sémelparité sont donc étroitement liées à des stratégies d’allocation différentes. Ces deux stratégies vont être sélectionnées individuellement en réponses aux conditions de l’habitat dans lequel vivent les organismes tout en cherchant à maximiser les bénéfices en termes de valeur reproductive par rapport aux coûts.

Le trade-off entre la reproduction courante et l’espérance d’une reproduction future à un âge donné, peut être représenté graphiquement en représentant la valeur reproductive résiduelle en fonction de l’effort reproducteur courant à un instant (ou un âge) donné3. Les formes hypothétiques du trade-off représentent les différentes possibilités avec lesquelles varient les bénéfices en termes de reproduction future par rapport aux coûts sur la reproduction courante (et vice versa). En tout point de cette relation, la seule façon d’augmenter la valeur reproductive résiduelle est de diminuer l’effort reproducteur courant, et vice versa.

Les points sur les courbes représentent les optimums pour un âge donné, c’est-à-dire les stratégies reproductives sélectionnées par l’environnement pour lesquelles la valeur reproductive est maximale. Les courbes concaves correspondent à une évolution vers une stratégie d’allocation « tout-ou-rien » sémelpare : l’effort reproducteur sélectionné est soit nul, soit maximal. Les courbes convexes correspondent à l’évolution vers une stratégie itéropare : l’effort reproducteur sélectionné est à un niveau intermédiaire à l’âge considéré.

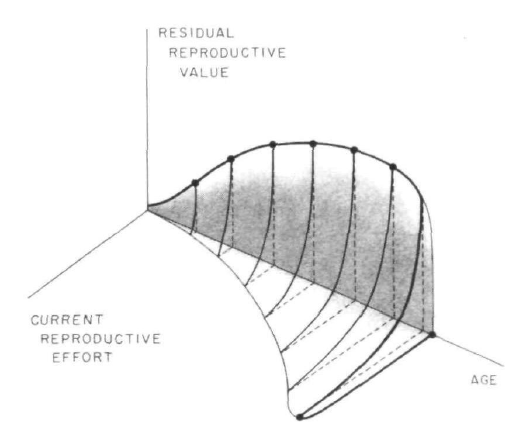


La valeur reproductive croit en début de vie, puis diminue à mesure que l’individu vieillit

Pianka. 1976. Durant la vie d’un organisme itéropare, le trade-off peut varier comme illustrer ici. La valeur reproductive croit en début de vie, puis diminue à mesure que l’individu vieillit. Figure dessinée par Ellen Soderquist.

On peut alors réitérer l’optimisation de la valeur reproductive à chaque âge au cours de la vie d’un individu et modéliser la stratégie d’allocation sélectionnée dans un environnement donné. La courbe noire reliant tous les points d’optimums représente la stratégie optimale qui maximise l’espérance de reproduction totale durant la vie d’un individu.

Pianka. 1976. Durant la vie d’un organisme itéropare, le trade-off peut varier comme illustrer ici. La valeur reproductive croit en début de vie, puis diminue à mesure que l’individu vieillit. Figure dessinée par Ellen Soderquist.



La fécondité courante est maximale en fin de vie, alors que la valeur reproductive résiduelle est nulle

Pianka. 1976. Durant la vie d’un organisme sémelpare, le trade-off peut varier comme illustrer ici. La surface à trois dimension est concave pour chaque âge. La fécondité courante est maximale en fin de vie, alors que la valeur reproductive résiduelle est nulle. Figure dessinée par Ellen Soderquist.

Pianka. 1976. Durant la vie d’un organisme sémelpare, le trade-off peut varier comme illustrer ici. La surface à trois dimensions est concave pour chaque âge. La fécondité courante est maximale en fin de vie, alors que la valeur reproductive résiduelle est nulle. ç Figure dessinée par Ellen Soderquist.

La forme de la surface à trois dimensions reflète les conditions environnementales immédiates et la stratégie courante de l’organisme. En effet, les contraintes physiologiques et environnementales influencent la forme du trade-off. Ainsi, divers facteurs comme la disponibilité des ressources, l’abondance des prédateurs, ainsi que les conditions abiotiques, interagissent à chaque instant avec les contraintes physiologiques de l’individu pour déterminer la forme de la surface. Des conditions favorables pour une reproduction immédiate augmentent le coût sur l’investissement somatique, et donc augmente l’effort reproducteur. Il en est de même pour des conditions défavorables pour la survie. Inversement, les mauvaises conditions pour une reproduction immédiate ou/et des conditions favorable à la survie vont engendrer un effort reproducteur plus faible.

Exemple : Dans un habitat de faible densité, la fitness des végétaux coloniaux dépendrait de la fécondité, alors que dans un habitat de forte densité, une forte fécondité peut compromettre la capacité compétitive du végétal à survivre. Pour des raisons similaires, les végétaux qui se reproduisent une fois par an (annuelle ou monocarpique pérenne) devraient avoir une allocation à la reproduction plus élevée que les végétaux qui se reproduisent plusieurs fois (itéropare pérenne) car ils maximisent leur reproduction actuelle en sacrifiant la reproduction future (à l'exception de certaines espèces).

1. Plasticité
   1. Plasticité phénotypique.

L’histoire de vie n’est pas une propriété fixe qu’un organisme présente quelles que soient les conditions environnementales. Elle est le résultat de forces évolutives à long-terme, mais aussi une réponse plus immédiate de l’organisme à son environnement. La possibilité d’un génotype à s’exprimer différemment selon l’environnement est appelée plasticité phénotypique.

Un organisme, grâce à la plasticité, peut allouer différemment son énergie (dans la gamme des possibles de l'espèce) selon son environnement afin de maximiser sa fitness.

EX/ Prenons pour exemple les faucons crécerelles. Il a été montré que les faucons étaient capables de moduler leur taille et date de ponte en fonction de la qualité de leur territoire. Les différences observées pour différents niveaux de qualité d'un territoire ne sont pas génétiques, mais sont due à de la plasticité phénotypique.

La combinaison optimale est celle qui maximise la VR totale (valeur de la ponte actuelle + VRR des parents). La valeur de la ponte actuelle augmente avec la taille de la ponte, et la valeur de chaque œuf varie avec la date de ponte. La VRR diminue donc avec l’effort parental (nombre d’heures par jour à chasser pour augmenter la ponte), et l’effort parental diminue avec l’augmentation de la qualité du territoire (nombre de proies attrapées par heure de chasse).

La VRR est donc plus faible avec :

* Une plus grande ponte
* à des moments particuliers,
* les moins productifs de l'année
* dans les territoires de faibles qualités

Chaque individu s’approche donc de son optimum en termes de taille et date de ponte selon l’environnement, le territoire, dans lequel il se trouve. On parle de plasticité car il n’y a pas une date de ponte unique, mais une gamme de possibilité selon l’habitat. La plasticité permet donc de répondre différemment à la variabilité de l’habitat.

1. Stratégies r et K (Modèle évolutif r/K)

La variabilité environnementale joue beaucoup sur les taux de survie :

Un environnement instable (grande variabilité) entraîne un taux de survie faible, les pressions de sélection vont alors favoriser les individus qui se reproduisent tôt et donc une reproduction précoce, et ainsi les cycles de vie courts : ces organismes sont sélectionnés par Sélection r.

Un environnement stable (faible variabilité) va avoir comme conséquence des taux de survie plutôt élevé et stables. la compétition dans cet environnement étant très forte, les organismes les plus compétitifs seront sélectionnés. Il y aura donc une pression sur l'allocation à la survie (croissance et maintien des structures de l'organisme) et donc une reproduction plus tardive. Les organismes à cycle de vie long seront ainsi sélectionnés par Sélection K.

De telles évolutions sont visibles lorsqu'il y a une forte pression de sélection. C'est notamment le cas avec les pressions anthropiques, comme les pêcheries : sous la forte pression de sélection dû à la pêche, les poissons tendent à avoir un taux de croissance réduit, mais aussi à se reproduire de plus en plus tôt (étant donné que les taux de survie diminuent)9.

7.1.Évolution du soin parental

L’investissement parental comprend la préparation des nids et terriers, l’approvisionnement en nourriture et la protection des œufs ainsi que des jeunes après leur naissance10.

Les modèles de soin parentaux sont très variables dans la nature. Le soin parental aurait évolué plusieurs fois de façon répétitive ; par exemple chez les poissons à nageoires rayonnées, les analyses phylogéniques suggèrent que l’émergence indépendante du soin parental s’est produit 33 fois11.

La diversité des stratégies de soins parentaux chez différentes espèces est surprenante, allant d’un soin minimal (exemple de la garde accidentelle d’œufs ayant éclos dans leur territoire12) au cas extrême qui résulte en la mort du parent (exemple chez les araignées13). Encore plus frappante, cependant, est la diversité dans le fait que le soin au jeune est dispensé ou non. En effet, il y a une variation remarquable dans la présence ou l’absence du soin parental au sein et entre les hauts groupes taxonomique.

De façon générale, le soin parental serait un trait dérivé acquis lorsque le bénéfice du soin dépasse son coût pour une meilleure fitness. Ainsi, le soin est certainement favorisé et donc sélectionné, lorsque :

Le bénéfice relatif du soin est grand. Wilson a suggéré que cela se produit dans des environnements avec une ressource en énergie limitée (et/ou une forte prédation).

Le coût du soin est relativement bas (exemple : le soin constitue un critère de sélection sexuelle).

Plusieurs études et observations sur les soins parentaux ont été menées, mais il n’y a cependant aucun modèle général expliquant l’évolution de ce comportement.

7.1.1.Taille et nombre de descendants

Chez les animaux avec un soin parental, on s’attend à un trade-off entre le nombre de jeune et la survie des jeunes pris en charge. Ainsi, lorsque la survie des juvéniles baisse, l’optimum de taille de ponte baisse également.

Basé sur ce trade-off, une taille de ponte intermédiaire est souvent la plus productive en termes de succès reproducteur. Aussi, plus le trade-off est important, plus l’optimum de taille de ponte est grand7. Price17 résume 53 expériences d’additions d'œufs. Il a trouvé que dans 28 des 53, la survie de nidation était plus faible dans une couvée expérimentalement agrandit et dans aucun cas n'était meilleure.

* Mécanismes
* Sélection naturelle (composante génétique)
* Selon David Lack, la sélection naturelle devrait favoriser les génotypes ayant le plus grand succès reproductif.
* Pour émettre cet argument sur l'évolution, il est supposé que l'expression phénotypique des différentes tailles de ponte au sein d'une espèce a une composante génétique telle que les différences de tailles de ponte sont héritables.
* Deuxièmement, le trade-off entre la taille de ponte et la survie des juvéniles est le reflet des différences entre les génotypes et non simplement dû à une variabilité phénotypique ou environnementale.

Généralement, les oiseaux qui pondent plus d'œufs que la moyenne une année, tendent également à pondre plus les années suivantes. De plus, une sélection artificielle chez les poulets a conduit à une augmentation significative dans le taux de pontes. Ainsi il semblerait y avoir un composant héritable pour la taille de ponte chez beaucoup d'oiseaux.

* Environnement, pression des prédateurs
* Climat

Plusieurs familles d'oiseaux montrent une énorme variation dans la taille de ponte. Au sein d'espèce très apparentées, les espèces de plus basse latitude ont généralement une ponte plus petite. Dans certaines espèces avec une large couverture géographique, comme le Rouge-gorge familier, cette tendance est visible intraspécifiquement.

Dans les communautés tropicales, qui ont une grande variété de nid et de prédateurs mangeant les œufs, des études démographiques montre généralement un plus grand taux de prédation des nids. Ceci va favoriser l'évolution vers de plus petites pontes.

Couvée de Merlebleu de l'Est dans un nichoir.

* Habitat, forme du nid

Les oiseaux faisant leurs nids dans des trous (comme le Pic vert, le Merlebleu, les passereaux et certain perroquets) ont une plus grande ponte que les oiseaux au nid ouvert. Encore une fois, cette observation est cohérente puisque les jeunes de ces nids à trou souffrent généralement moins de la prédation que les oiseaux avec des nids plus exposés. Cela va donc favoriser une taille de ponte plus grande. Aussi, avec cet ajout de protection, les oiseaux à nid de trou prolongent la durée de la nidation.

* Iles continent

Les espèces vivant dans une île ont souvent une ponte inférieure aux espèces apparentées (ou à la même espèce) se trouvant sur le continent. Cette observation est valable principalement pour les comparaisons iles-continent en zone tempérée. Les iles manquent généralement de nombreux prédateurs - en conséquence, vu le modèle de succès reproductif durant une année, on aurait attendu le contraire, c'est-à-dire plus de ponte associée à une faible mortalité des juvéniles attendue sur les iles.

* Différences d’investissement entre mâles et femelles

Dans certaines espèces seules les femelles fournissent un soin parental (surtout chez les mammifères), tandis que dans d’autres ce sont surtout les mâles (chez beaucoup de poissons), et parfois les deux sexes investissent équitablement (la plupart des oiseaux)23. Répartition du soin parental chez différents groupes :

Invertébrés : Rare, mais lorsque cela se produit ce sont souvent les femelles seules.

Amphibiens : Femelles seules et Mâles seuls tout aussi communs. Faible fréquence d’un soin biparental.

Reptiles : Soit les femelles seules soit les deux parents.

Oiseaux : Dans 90 % des espèces, il y a un soin biparental (dont 9 % avec une aide au soin d’apparentés), mais les femelles investissent souvent plus dans le soin. Dans les espèces restantes il y a un soin de la part des femelles seules, les mâles prodiguant seuls les soins étant plus rare.

Mammifères : Soin des femelles dans toutes les espèces. Dans 95 % des espèces, les femelles fournissent seules le soin. Dans 5 % des cas les mâles aident aux soins. Dans aucun cas les mâles sont seuls à investir dans le soin.

Pourquoi les femelles investissent généralement plus que les mâles ? Ceci peut être retracé au dimorphisme gamétique où les petits gamètes (spermatozoïdes) sont en compétition pour les ressources de la femelle (ovocyte). David Queller a montré qu’il y a deux raisons principales pour lesquels les femelles investissent plus.

* La première est qu’il y a une chance non négligeable que la femelle ait été fécondée par un autre mâle. Le mâle n’a donc pas intérêt à perte du temps et de l’énergie, et donc réduire sa fitness, dans une portée qui pourrait contenir la progéniture d’autres mâles.
* La deuxième raison est que, même dans une espèce où un seul mâle peut féconder la femelle pour chaque portée, étant donné qu’il y a compétition entre les mâles, ceci va entrainer une certaine variance dans le succès reproducteur des mâles (les plus compétiteurs se reproduiront plusieurs fois alors que certains échoueront) ; les mâles ayant réussi à se reproduire plusieurs fois ne vont donc pas apporter de soin parental. Cette situation crée un feedback positif où les mâles seront de moins en moins enclins à fournir un soin parental32.

7.1.2.Anisogamie

L'**anisogamie** est une forme de fécondation dans laquelle les gamètes mâle et femelle sont tous les deux mobiles mais de taille et de morphologies différentes.

L'évolution de l'anisogamie semble avoir été le fait d'une sélection disruptive. Ce type de sélection favorise les extrêmes d'un trait et élimine peu à peu la valeur moyenne. Par définition, les individus femelles sont ceux qui produisent les gros gamètes et donc les mâles produisent des petits gamètes.

Les gros gamètes ont donc pu être sélectionnés car leur taille augmente leur chance de survie, alors qu'un parent produisant beaucoup de petits gamètes augmente ses chances de voir au moins l'un d'eux rencontrer l'autre type de gamète et le féconder. Une autre explication serait que les petits gamètes ne transmettent pas de contenu cytoplasmique. Cela évite ainsi tout conflits entre les organites des 2 types de gamètes pouvant produire une descendance non viable.

Dans la majorité des cas, la femelle, en produisant un plus gros gamète riche en réserve, a un investissement par descendant plus important que le mâle ; elle est le sexe limitant. Chez les espèces apportant des soins importants aux jeunes, le sexe limitant sera cependant celui qui s'occupe le plus de sa descendance, cette action très coûteuse en énergie demandant un investissement plus important.

Cette différence d'investissement permet au sexe limitant un choix de son partenaire, et conduit, chez le sexe non limitant, à l'évolution de caractères sexuels secondaires.

7.1.3.Stratégies de reproduction

Évolution des stratégies de reproduction.

Robert Trivers fut le premier à mettre en évidence les liens entre les différences d’investissement dans la production des gamètes chez mâles et femelles et autres formes d’investissement parental, et la compétition sexuelle. Le sexe avec le moins d’investissement parental a un plus gros potentiel de taux de reproduction. Ainsi, en général, un mâle peut potentiellement fertiliser les ovocytes à un taux beaucoup plus rapide que la femelle peut les produire. Ce qui veut dire que lorsque la femelle peut augmenter son succès reproductif en augmentant la quantité de ressources qu’elle investit dans ses œufs et sa progéniture, le mâle, lui, peut augmenter son succès en allant s’accoupler avec de nombreuses autres femelles.

Là où les femelles investissent plus dans leur descendance que les mâles, les comportements de parade et d’accouplement sont de loin une stratégie de compétition pour la reproduction puisque les femelles choisiront les mâles offrant les meilleurs ressources et gènes pour leur progéniture. Ces comportements et la compétition entre mâles ont un coût. Il va donc encore y avoir une différence d’allocation à la reproduction entre mâle et femelle, cette fois-ci dans l’acquisition d’armes et d’ornements destinés à plaire à l’autre sexe.