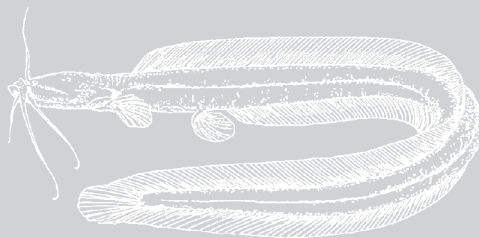


# **L**es stratégies démographiques .....



**L**e profil biologique et démographique d'une population se définit par un ensemble de traits biologiques tels que l'âge ou la taille à la première reproduction, le taux de fécondité, la durée de vie, le taux de mortalité de chaque classe d'âge, etc. Ce profil démographique traduit une certaine adaptation de la population à son environnement. La théorie des stratégies adaptatives repose en effet sur l'hypothèse que l'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques d'une population sont co-adaptés et modelés par la sélection naturelle.

Comme les milieux changent continuellement, cet état d'adaptation n'est que provisoire, et la pérennité d'une espèce dépend de son aptitude à adapter sa stratégie démographique à de nouvelles conditions de l'environnement, de manière à maintenir des populations suffisamment importantes.

Au cours des quarante dernières années, de nombreuses études ont tenté d'expliquer l'origine de la variabilité de ces caractères chez les êtres vivants. Les diverses modalités de reproduction et leurs degrés de succès dans différents types d'environnements ont ainsi formé une base pour les recherches théoriques et empiriques sous l'étiquette de « *life history* » (les histoires de vie).

Les recherches sur les histoires de vie tentent d'expliquer les contraintes (le « *trade-off* » des anglo-saxons) entre les paramètres reproductifs et démographiques (STEARNS, 1983 A ; REZNICK, 1985 ; PEASE et BULL, 1988) en relation avec différentes conditions environnementales (WHITTAKER et GOODMAN, 1979 ; WINNEMILLER et ROSE, 1992).

## Allocation des ressources : contraintes et compromis

L'une des idées essentielles du concept de stratégie démographique est que les différents traits biologiques sont interdépendants. Un point fondamental est de savoir comment et jusqu'où un organisme va investir dans chacune des options biodémographiques pour optimiser l'utilisation des ressources et leur répartition entre ses divers besoins fondamentaux. En d'autres termes, sachant que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire, quel sera le partage idéal des ressources

en temps et en énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction, afin que l'espèce optimise le succès de sa reproduction, par exemple ?

Les théories actuelles considèrent que l'évolution des traits biologiques est dans une large mesure affaire de compromis. Un accroissement du temps (ou de l'énergie) consacré à une activité ne peut se faire qu'aux dépens d'autres activités. Ainsi, pour une disponibilité identique de ressources, un accroissement de l'investissement dans la production de gamètes se fera au détriment de la croissance et de la formation de réserves, ce qui induit certainement une probabilité de survie plus faible. Inversement, en minimisant l'énergie nécessaire à la recherche et à la capture des proies, le poisson aura plus d'énergie à consacrer à la croissance et au métabolisme (HART, 1986). Cette notion de compromis est particulièrement importante dans les théories actuelles concernant l'évolution des paramètres biologiques. Dans un contexte écologique donné, un organisme aura la possibilité d'effectuer divers compromis. La théorie fait l'hypothèse qu'il choisira la solution optimale, c'est-à-dire celle qui lui confèrera la meilleure adaptation possible aux conditions du milieu dans lequel il évolue.

Le principal objectif poursuivi dans l'étude des stratégies biodémographiques est donc de comprendre la valeur adaptative de paramètres biologiques comme la fécondité, l'âge à la première reproduction, les taux de survie et de mortalité, en relation avec les conditions de l'environnement dans lequel vivent ces populations. En d'autres termes, la pression sélective de l'environnement va modeler la structure démographique d'une population, ainsi que les caractéristiques morphologiques et physiologiques des individus, et le pari est d'identifier les facteurs et les mécanismes responsables de la sélection de telle ou telle combinaison de traits biologiques ou démographiques (BARBAULT, 1981).

Cela pose clairement le problème des processus de sélection et des réponses biologiques dans le contexte des relations dynamiques entre populations et environnement. On suppose en effet que les systèmes biologiques contiennent des mécanismes suffisamment flexibles pour répondre aux fluctuations de l'environnement. SLOBODKIN et RAPOPORT (1974) ont illustré de manière imagée le problème d'un organisme confronté à un environnement en cours d'évolution : on peut considérer qu'il joue un jeu contre la nature, et son succès se mesure à la durée de la période durant laquelle il reste en jeu. En d'autres termes, un individu perd le jeu quand il ne peut se reproduire et une population perd le jeu quand elle s'éteint.

Mais dans quelle mesure les caractéristiques biologiques, comme la fécondité, ou le taux de mortalité à différents âges sont-ils susceptibles d'être modifiés par les changements dans l'environnement de l'individu ? La nature de la réponse adaptative dépend bien entendu de l'échelle de temps considérée par rapport au temps de génération. Cependant, il y a des limites à l'intérieur desquelles les adaptations sont possibles car il existe des contraintes que l'organisme ne peut entièrement transcender. Ces exigences peuvent résulter de l'histoire phylogénétique de l'espèce qui limite les options possibles. Elles sont également d'ordre génétique, sachant que toute évolution nécessite un

certain degré de variabilité lié au génome. Elles peuvent être aussi d'ordre physiologique, mécanique ou écologique, de nature comportementale, pour faire face à un changement à court terme, ou de nature physiologique ou biochimique si le changement persiste. De manière générale, les poissons répondent à des changements de l'environnement de deux manières :

- ▶ par une plasticité phénotypique de nature comportementale et (ou) physiologique qui permet de compenser les changements de l'environnement ;
- ▶ à l'échelle de la population, il peut y avoir sélection de génotypes plus compétitifs face aux nouvelles conditions de l'environnement.

Au cours des générations successives, leur descendance va former une proportion plus importante de la population dont le pool génétique sera ainsi modifié par sélection naturelle.

## Une priorité : assurer sa descendance

La réponse des individus, dans la manière dont ils modifieront le partage de leur temps et de leurs investissements énergétiques face aux changements de l'environnement, va conditionner, en particulier au travers des effets sur la survie et la reproduction, leur succès reproducteur. Cette recherche de compromis entre différentes exigences biologiques aurait pour objectif d'optimiser la valeur sélective (*fitness*), c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux futures générations. Les individus ayant la plus grande valeur sélective sont ceux qui produisent le plus grand nombre de descendants par rapport aux autres individus de la population, moins bien adaptés. Ces individus qui fournissent la plus grande proportion de descendants ont également la plus grande influence sur les caractéristiques héréditaires de cette population (BEGON *et al.*, 1986). La survie, la fécondité ainsi que la durée de la vie reproductive sont les principales composantes de la « *fitness* » (WINEMILLER et ROSE, 1992).

## Les grands types de stratégies démographiques : théorie et empirisme

### Les études théoriques et leurs prédictions

La majorité des études théoriques repose sur le postulat de base que la sélection naturelle tend à optimiser l'effort de reproduction de chaque âge de manière à ce que la *fitness* (terme que l'on peut traduire par « valeur sélective ou succès reproducteur et pérennité de la descendance ») des individus et de l'ensemble de la population soit optimisée. Pour cela, la sélection naturelle agirait en ajustant certains paramètres (fécondité, âge et taille de première maturation...) en fonction des conditions écologiques, constituant ainsi une « stratégie vitale ».

Les études théoriques s'appuient sur des traitements mathématiques et analysent les moyens de maximiser la *fitness*. Ces modèles mathématiques utilisent,

pour la plupart, «  $r$  », encore appelé « paramètre Malthusien » comme estimateur de la *fitness*, et reposent sur la supposition implicite d'une distribution d'âge stable.

Ce fut COLE (1954), qui prôna l'avantage de l'utilisation des traitements mathématiques dans l'étude de l'évolution des stratégies de vie. Il affirma ainsi l'intérêt d'une procédure démographique usuelle qui consiste à faire varier un paramètre en considérant que les autres sont fixes pour évaluer les conséquences d'une variation de ce paramètre.

Un grand postulat de base partagé par l'ensemble des théoriciens concerne le coût de la reproduction (parmi les plus récents, REZNICK, 1985 ; WINKLER et WALLIN, 1987 ; STEARNS, 1992 ; BLONDEL, 1995).

En effet, chaque organisme dispose d'une quantité d'une ressource limitée qu'il doit répartir entre la reproduction, la croissance et la maintenance. Cette théorie est très importante pour les espèces ayant une croissance indéterminée.

La question est de comprendre quel peut être, selon les organismes, l'investissement optimal dans la reproduction en fonction des conditions environnementales. On peut distinguer deux grands types d'approche dans les travaux concernant la théorie des histoires de vie (STEARNS, 1977) :

► *Les modèles déterministes* (COLE, 1954 ; MC ARTHUR et WILSON, 1967 ; SOUTHWOOD *et al.*, 1974), qui prédisent que des organismes exposés à de fortes mortalités indépendantes de la densité, à de grosses fluctuations dans la densité de population, ou à des épisodes répétés de colonisation évolueront vers une maturation plus précoce, de plus grosses portées, un effort de reproduction plus élevé et une vie plus courte que des organismes exposés à une mortalité densité-dépendante ou à une densité de population constante ;

► *Les modèles stochastiques* (MURPHY, 1968 ; SCHAFFER, 1974 b) qui prédisent l'évolution de la même combinaison de traits, mais pour des raisons différentes : quand la variabilité environnementale entraîne une mortalité juvénile fortement variable, la combinaison de traits suivante devrait émerger : maturation plus tardive, effort de reproduction plus faible et plus grande longévité.

### **Fitness et variation de l'effort de reproduction avec l'âge**

Un effort de reproduction élevé, à chaque âge, conduit en théorie à une meilleure performance reproductive (GADGIL et BOSSERT, 1970). Mais cet effort conduit également à une diminution de la survie et de la croissance, et ainsi à une diminution conséquente de la contribution à la reproduction aux âges suivants.

De nombreux auteurs (revue par GIESEL, 1976) considèrent toutefois que, hormis pour les animaux à croissance non limitée comme les poissons, l'effort de reproduction augmente jusqu'à un pic puis diminue avec l'âge au-delà de ce pic.

### **Fitness et investissement parental dans la descendance**

Lorsqu'on s'interroge sur la dépense énergétique que les parents investissent pour leur descendance, trois relations semblent intuitivement évidentes :

► quand l'énergie allouée par descendant augmente, le nombre de descendants diminue ;

- ▮ quand l'énergie allouée par descendant augmente, la taille des descendants à la naissance augmente ;
- ▮ quand l'énergie allouée par descendant augmente, la *fitness* individuelle des descendants s'accroît.

### **Fitness et itéroparité/sémelparité**

L'itéroparité consiste à se reproduire plusieurs fois au cours de sa vie. Inversement, la sémelparité consiste en une reproduction unique au cours de sa vie.

L'existence d'organismes pouvant présenter des modalités de reproduction si différentes a excité la curiosité des scientifiques travaillant sur l'évolution des cycles vitaux, dont COLE (1954), qui a tenté de déterminer pourquoi l'itéroparité, qui semble si avantageuse, n'est pas plus largement répandue chez les êtres vivants. Dans un environnement relativement stable, l'itéroparité serait la manière la moins efficace d'augmenter le taux de croissance intrinsèque de la population (donc la *fitness*), mais dans un environnement variable et incertain, quand les probabilités de succès reproducteur sont faibles, l'itéroparité favorise la *fitness*. L'itéroparité est également plus avantageuse pour les espèces qui atteignent leur première maturation sexuelle tardivement et qui produisent de petites portées.

Des structures de mortalité par classe d'âge ont par la suite été incorporées à la théorie. Une mortalité juvénile variable ou élevée générerait une pression évolutive pour une reproduction multiple (itéroparité) alors qu'une mortalité adulte variable ou élevée impliquerait peu de reproductions voire une seule reproduction (semelparité) (MURPHY, 1968).

### **Fitness et âge de première maturation sexuelle**

L'accession à la maturité sexuelle représente une phase critique dans la vie d'un individu. Avant, la ressource et le temps sont uniquement alloués à la survie et à la croissance. Après, ils font l'objet d'une répartition potentiellement conflictuelle entre la reproduction, la croissance et la survie (WOOTTON, 1979).

L'âge de première reproduction est un des traits d'histoire de vie les plus importants dans le sens où il constitue l'un des principaux ajustements évolutifs imposés par la sélection naturelle (COLE, 1954 ; ROFF, 1984). Un abaissement de l'âge de première maturation peut significativement accroître la *fitness* en maximisant le nombre de descendants produits à des âges précoces. En fait, l'âge de première reproduction est le paramètre qui a l'impact le plus important sur la *fitness* (NOAKES et BALON, 1982). Si l'environnement rend la survie juvénile variable, le rendement de la reproduction diminue et la première maturation est retardée. À l'inverse, si la survie adulte est rendue variable, l'effort de reproduction augmente et la première reproduction est plus précoce (SCHAFFER, 1974 b).

### **Fitness et disponibilité de la ressource**

Pour une population limitée par la ressource, une augmentation de cette dernière doit logiquement conduire à une augmentation de l'effort de reproduction à tous les âges pour des organismes itéropares et à une diminution de l'âge de reproduction pour des organismes sémelpares (GADGIL et BOSSERT, 1970).

BOYCE (1979) présente un modèle qui analyse les effets des variations saison-

nières de disponibilité de la ressource sur l'évolution des histoires de vie. Dans un environnement constant, la sélection naturelle favorise la population dont les individus ont un fort taux de croissance ( $r$ ) si la ressource est abondante, et un faible besoin alimentaire si la ressource est limitée. Dans un environnement saisonnier (donc variable), la population qui possède la meilleure *fitness* est celle qui optimise le rapport entre les gains (croissance) pendant la période favorable et les pertes (décroissance) pendant les conditions défavorables. Le modèle montre que, quel que soit le cycle vital, le taux de croissance de la population ( $r$ ) et la capacité de charge ( $K$ ) décroissent quand la variabilité environnementale augmente. Ainsi, lorsque la saisonnalité tend à diminuer les chances de succès reproducteur, la sélection naturelle favorise les individus qui présentent un effort de reproduction faible et qui allouent une partie plus importante de leur ressource vers d'autres fonctions (croissance par exemple) qui augmentent, en contrepartie, les chances de survie pour une reproduction future (SCHAFFER, 1974 a et b ; BOYCE, 1979).

### **Fitness et fécondité**

En ce qui concerne les stratégies de reproduction, la plupart des modèles mathématiques utilisent  $r$  comme indice de la *fitness*. Ils reposent ainsi sur l'hypothèse d'une distribution d'âge stable, ce qui n'est presque jamais le cas dans la nature. En considérant les effets de l'interaction entre les distributions d'âge et de fécondité sur la *fitness*, GIESEL (1976) suggère que les populations dont les distributions d'âge et de fécondité coïncident le plus auront le plus grand taux d'accroissement et le plus grand succès reproducteur à long terme. Ainsi, les populations ayant une majorité de vieux individus devraient se reproduire de façon tardive et présenter une fécondité tardive. Inversement celles ayant une distribution d'âge « jeune » devraient avoir une distribution de fécondité précoce.

## **La plasticité phénotypique dans la théorie des histoires de vie**

Bien que très peu de théories en tiennent compte, une majorité d'auteurs s'accorde à penser que la capacité à répondre rapidement (plasticité phénotypique) à la variabilité de l'environnement est un des éléments déterminants des *life histories* et qu'elle contribue à augmenter la *fitness*. Elle permet aux organismes de maximiser la reproduction, que les conditions soient favorables ou non et ainsi de persister face à l'hétérogénéité environnementale.

L'ensemble des phénotypes potentiels qu'un même génotype peut présenter s'il est exposé à des conditions environnementales données constitue sa norme de réaction (STEARNS et KOELLA, 1986 ; BLONDEL, 1995). Bien que les généticiens et les écologistes reconnaissent l'importance jouée par les normes de réactions dans leurs théories, il n'existe que très peu de prédictions sur la forme et la position des normes de réaction. STEARNS et KOELLA (1986) proposent un modèle dans lequel les normes de réaction pour l'âge et la taille de première maturation ont été calculées en faisant varier le taux de croissance et en calculant un âge optimal de première maturation pour chaque taux de croissance (estimateur de la *fitness*). Ce modèle distingue les composantes génétiques et phénotypiques des variations d'âge et de taille à maturité :

► la forme et la position de la courbe dans l'espace taille/âge reflète la réponse évolutive (génétique) à la sélection ;

► la localisation du point (représentant la maturation) sur la courbe reflète la réponse phénotypique d'un individu à une variation de croissance.

### Discussion à propos de la sélection « r-K »

Les termes « r » et « K » se réfèrent aux paramètres de la courbe logistique de croissance d'une population, où « r » est la pente (taux de croissance de la population) et « K » l'asymptote supérieure (capacité de charge de l'environnement pour la population).

Les espèces ayant une durée de vie brève et un fort taux de reproduction auraient évolué dans des conditions « densité-indépendantes » qui favoriseraient un fort taux de croissance (r), la sélection « r ». Inversement, les espèces ayant une grande durée de vie et un faible taux de reproduction auraient évolué dans des conditions « densité-dépendantes » qui favoriseraient la capacité à supporter de fortes densités d'individus, la sélection « K ».

► Les caractères associés à la sélection « r » sont : maturation précoce, fort taux de croissance individuel, forte fécondité relative, descendants de petite taille, grand effort de reproduction et durée de vie courte. Ils sont censés évoluer chez des organismes occupant des environnements fluctuants avec une ressource abondante.

► Les caractères associés à la sélection « K » sont : maturation tardive, taux de croissance individuel, fécondité relative et effort de reproduction faibles, descendants de grande taille, grande espérance de vie. Ils sont censés évoluer chez des organismes occupant des environnements dominés par la compétition trophique et spatiale (fig. 54).

Parce qu'elle était simple, pratique et en accord avec une explication populaire de régulation des populations, la théorie des « stratégies démographiques » a rencontré un grand succès initial. Selon SOUTHWOOD *et al.* (1974), l'habitat est

le cadre dans lequel les pressions évolutives façonnent la stratégie écologique d'une espèce. Les « stratégies r », opportunistes de petite taille, ont une capacité d'adaptation énorme et un niveau d'extinction très faible. Ils présentent ainsi un fort potentiel de sélection. Les « stratégies K » au contraire tendent à être extrêmement adaptés à leur habitat, acquièrent de grandes tailles et perdent ainsi leur plasticité pour la sélection. Si leur habitat change en raison de variations environnementales à grande échelle temporelle, leur population est vouée à l'extinction.

**FIGURE 54**  
Réponse des espèces aux conditions globales de milieu : exemple des poissons africains.

ZONE	Équatoriale	Tropicale
<b>VARIATIONS SAISONNIÈRES</b>	Faibles	Bien marquées
<b>RÉGIME HYDROLOGIQUE</b>	Faibles fluctuations	Fluctuations importantes
<b>PONTE</b>	<i>Plusieurs dans l'année</i>	<i>Une fois par année</i>
<b>FÉCONDITÉ</b>	<i>Faible ou moyenne</i>	<i>Élevée</i>
<b>ALIMENTATION</b>	<i>Souvent spécialisée</i>	<i>Rarement spécialisée</i>
<b>SÉLECTION/STRATÉGIE</b>	<i>Principalement de type « K »</i>	<i>Principalement de type « r »</i>



Cependant, divers auteurs considèrent le continuum r-K de PIANKA (1970), sur lequel est basée une grande partie des théories sur les *life histories*, comme une vision trop étriquée ne pouvant rendre compte de la diversité des histoires de vie (revues par STEARNS, 1992 et BLONDEL, 1995). Dans la majorité des cas, la capacité de charge du milieu (K) et le mode de régulation de la population concernée (limitée par la ressource ou la prédation ?) sont inconnus, ce qui rend les paramètres observés compatibles avec plusieurs hypothèses (WILBUR *et al.*, 1974 ; STEARNS, 1992).

Même quand elle est utilisée comme une simple méthode de classement des histoires de vies, la dichotomie r-K ne parvient pas à expliquer plus de 50 % des cas étudiés (WILBUR *et al.*, 1974 ; STEARNS, 1977 ; STEARNS, 1992). Il est apparu que la focalisation sur les effets de « densité-dépendance » des sélections r et K, a masqué d'autres contraintes biologiques importantes des cycles de vie, comme la variabilité environnementale, les relations prédateur-proie, les facteurs de mortalité par classe d'âge (WILBUR *et al.*, 1974 ; MICHOD, 1979), de même que les aspects de fécondité par classe d'âge (STEARNS, 1983 b). Cependant, bien qu'il soit souvent inadapté à l'étude des *life histories*, le concept de la sélection r-K a permis d'attirer l'attention des chercheurs sur certains aspects des histoires de vie et de formuler leurs considérations en termes d'évolution (NOAKES et BALON, 1982).

Devant l'incapacité reconnue du continuum r-K à faire face à la diversité rencontrée dans l'évolution des histoires de vie, des auteurs ont proposé des axes supplémentaires au modèle de PIANKA (1970), parmi lesquels SOUTHWOOD (1977), WHITTAKER et GOODMAN (1979) et WINNEMILLER (1992).

Plutôt que d'utiliser les stratégies « r » et « K », BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques. Dans le modèle de développement indirect, les œufs généralement petits et produits en grand nombre, donnent naissance à des jeunes larves incomplètement développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Dans le modèle de développement direct (« precocial »), les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille avec un grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé.

On a donc affaire ici à deux grands types de stratégies : le développement indirect consiste à produire un grand nombre d'œufs qui seront soumis à une forte mortalité, mais qui libéreront les parents pour d'autres activités dès la ponte, alors que le développement direct consiste à investir dans la survie d'un faible nombre d'individus ce qui demande aux parents un investissement énergétique prolongé.

### Les modèles empiriques

La multiplicité des forces sélectives qui agissent sur les histoires de vie et la diversité des réponses mises en œuvres par les organismes font qu'aucun modèle de stratégie démographique ne peut rendre compte de la diversité des *life histories* (SOUTHWOOD, 1988 ; STEARNS, 1992 ; BLONDEL, 1995).

Face à cette difficulté, les scientifiques se sont alors tournés vers des modèles empiriques à une ou plusieurs dimensions. Si l'on s'en tient aux seuls modèles de stratégies de reproduction, celui proposé par WINEMILLER et ROSE (1992) per-

## Les poissons des eaux continentales africaines

Périodique	Opportuniste	Équilibrée
Optimise la fécondité aux dépens de la survie des jeunes	Optimise le taux de croissance de la population par réduction du temps de génération	Optimise la survie des œufs et des jeunes par la pratique de soins parentaux
Maturation tardive à une taille moyenne ou grande Œufs petits et nombreux Ponte unique saisonnière	Maturation précoce à une taille petite Œufs petits ou moyens Pontes nombreuses	Maturation retardée à une taille petite ou moyenne Grands œufs peu nombreux Plusieurs pontes
Reproduction synchronisée avec les périodes les plus favorables à la survie des jeunes	Poissons vivant dans des milieux peu prévisibles ou espèces pionnières capables de repeupler rapidement après perturbation	Poissons vivant dans des milieux assez stables, soins parentaux très développés
Alestidae ( <i>Alestes</i> ) Mormyridae ( <i>Mormyrus</i> ) Siluriformes Cyprinidae	Cyprinodontiformes Petits Alestidae Petits Cichlidae	Cichlidae Mormyridae Anabantidae
Femelles souvent plus grandes que les mâles, sans différences importantes de coloration	Mâles plus colorés que les femelles	Mâles en général plus grands et plus colorés que les femelles

**TABLEAU XVII**

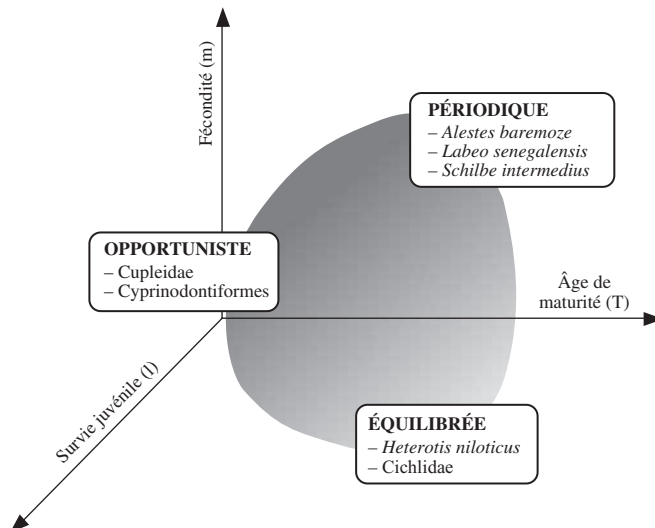
Caractéristiques biologiques des espèces appartenant aux trois grands types de stratégies démographiques (voir fig. 55).

met d'identifier trois stratégies de reproduction le long d'un continuum tridimensionnel (tabl. XVII). Ces stratégies s'inscrivent dans un continuum triangulaire (fig. 55) dont les extrémités sont caractérisées par l'optimisation d'une composante démographique aux dépens des deux autres.

Les stratégies de type équilibré correspondent dans une large mesure aux stratégies « K » de MacArthur et Wilson. Ces espèces optimisent la survie juvénile par un investissement plus grand au niveau des œufs (vitellus) et la pratique de soins parentaux. Ces stratégies sont souvent développées par des populations sédentaires vivant dans des milieux stables, comme beaucoup de Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est. C'est également le cas pour les Ariidae et les Osteoglossidae.

**FIGURE 55**

Les grands types de stratégies démographiques chez les poissons (modifié d'après WINEMILLER et ROSE, 1992).



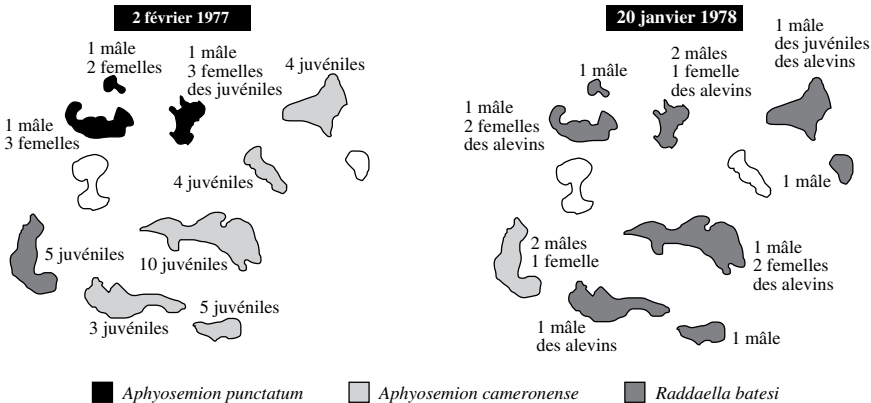
Les stratégies de type périodique sont mises en œuvre dans des milieux où la variabilité saisonnière et spatiale est relativement prévisible, et dans lesquels la sélection favorise les individus qui se reproduisent lorsque les conditions de l'environnement sont les plus favorables à la survie des jeunes. Les œufs sont nombreux et de petite taille, et la maturation est différée de telle sorte que la production d'œufs soit la plus abondante possible. La grande taille des adultes leur permet en outre de survivre durant les périodes peu favorables à la reproduction, et de stocker l'énergie nécessaire à la production gonadique. Ce type

**LES Aplocheilidae DU BASSIN DE L'IVINDO (GABON)**

Huit espèces appartenant à cinq genres paraissent utiliser la même niche. Toutes sont sympatriques et diurnes, occupent le même habitat et se nourrissent principalement de petits insectes tombés des arbres environnants. Beaucoup de ces espèces pondent des œufs qui peuvent résister à l'assèchement<sup>1</sup>, ce qui leur permet de coloniser des milieux temporaires. Ces espèces, peu fécondes, ont la particularité d'émettre des phéromones spécifiques qui ont la faculté d'inhiber la reproduction des autres espèces. Ainsi, la première espèce qui colonise un nouveau milieu s'y développe et empêche en même temps l'installation des autres. La coexistence, *a priori* impossible, ne pourra en fait se réaliser que lors de bouleversements balayant le système, remettant à plat la distribution des différentes espèces. Cela se produit par exemple lors d'inondations ou à l'occasion du passage d'une troupe d'éléphants (BROSSET, 1982).

La première espèce qui atteindra une nouvelle collection d'eau occupera l'espace et empêchera d'autres espèces de s'y développer également (fig. 56). Les perturbations sont suffisamment fréquentes pour permettre que chaque espèce, à un moment ou à un autre, ait la faculté de trouver un espace en premier, faute de quoi il y aurait extinction. Cet exemple montre que la dimension temporelle est primordiale, puisque c'est la fréquence importante des perturbations qui garantit la pérennité des espèces et le maintien de la diversité du système.

<sup>1</sup> Cette diapause, plus ou moins longue (une durée de cinq années a été rapportée (MUNRO *et al.*, 1990), peut être occasionnelle et sans conséquence pour la survie des œufs. Mais, pour certaines espèces, la dessiccation des œufs est obligatoire pour permettre le développement ultérieur. Cette particularité de résistance à l'assèchement, bien connue des aquariophiles, permet à ceux-ci d'effectuer des échanges de matériel à sec par courrier.



**FIGURE 56**  
Aplocheilidae du Gabon : partage de l'espace par exclusion mutuelle des différentes espèces dans des espaces restreints (empreintes laissées par les éléphants). Redessiné d'après BROSSET, 1982.

de stratégie est souvent associé à des migrations de reproduction sur de plus ou moins longues distances, pour pondre par exemple dans les zones inondées saisonnièrement. L'Alestidae *Alestes baremoze* a développé ce type de stratégie qui correspond pour partie à la stratégie de type « r ».

Enfin, les stratégies de type opportuniste sont élaborées par des espèces qui favorisent la réduction du temps de génération de manière à pouvoir coloniser plus rapidement les milieux et à maximiser le taux de croissance de la population. La maturation précoce, une petite taille, des pontes de petite taille mais nombreuses qui peuvent en fin de compte correspondre à une fécondité élevée, caractérisent ce type de stratégie. Il s'agit également pour partie des espèces dites de type « r » ou correspondant au mode de développement indirect ci-dessus. Quelques espèces, notamment parmi les Cypriniformes, les petits Alestidae, certains Cyprinidae, présentent des adaptations particulières comme la diapause ou dormance qui permet à un stade de développement particulier de survivre à des conditions hautement défavorables au cours de leur vie (voir encadré « Les Aplocheilidae du bassin de l'Ivindo »).

L'identification de ces trois grands types de stratégies ne signifie pas pour autant que toutes les espèces puissent être classées dans l'une ou l'autre. Beaucoup de poissons ont développé de nombreuses stratégies intermédiaires entre ces extrêmes. Cependant il y a des compromis entre certains traits biologiques qui ne sont pas viables et qui sont éliminés par la sélection naturelle. Ainsi, la combinaison d'une maturation tardive, une faible fécondité, et un faible investissement parental a peu de chance de se réaliser car de telles populations seraient rapidement éliminées en raison de leur faible compétitivité. De même, les contraintes physiques et physiologiques sont telles qu'il n'est pas possible d'envisager que des compromis entre les caractéristiques biologiques aboutissent au « super-poisson » qui se reproduirait de manière précoce, avec une grande fécondité et une longue durée de vie (fig. 57).

**FIGURE 57**

Stratégies  
démographiques  
de quelques espèces  
de poissons  
africains.

