

ARTICLE ORIGINAL

Les effets de la sélection sur l'expression des tendances sexuelles et migratoires chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*, L.)¹

par

Jean-Charles GUYOMARC'H² et Mohamed BELHAMRA³

SUMMARY : Effect of selection on sexual and migratory tendencies in the European quail (*Coturnix c. coturnix*)

A captive population of European quail, descending from migratory wild sample, was submitted to bidirectional selective processes. In one hand, males and females which showed the earliest tendency to develop sexually, together with a low level of fat accumulation, were selected to produce the « precocious sexual and low fat » line (PS-LF). On the other hand, birds which showed the latest sexual development together with the highest fat accumulation tendency were selected as founders of the « long distant migratory » line (LS-HF). We got 54 offspring from the « PS-LF » line (24 males, 30 females) and 53 from the « LS-HF » line (31 males, 22 females). When they were 5 weeks-old, they were exposed to the natural photoperiod of Rennes (48°N). The cloacal vent and the width of the fat band which lies under thoracic skin were measured bimonthly from January to June in order to appreciate their sexual development and the evolution of their migratory tendency.

The mean values of each criteria differ significantly between the two lines at different stages of their first reproductive season ; but we observe a high level of interindividual phenotypic variability in all samples of F1 males and females. We got both « PS-LF » and « LS-HF » birds from the two kinds of parents. Offspring were then classified either as precocious or late sexual birds according to the length of their cloacal vent at each stage of the season. They were also classified either as short- or long-distant migratory birds according to an arbitrary threshold of fat accumulation (11 mm). The data collected over the whole reproductive season show that the frequency of the « sexual » phenotype was higher in the « PS-LF » line : 70-74 %, against 32-23 % in the opposite line. In addition, we found in January less than 8 % of fat birds (males and females F1) in the « PS-LF » line, against more than 62 % in the « LS-HF » one. The tarsus length was significantly greater in the « PS-LF » offspring (27.7 vs 27.1 mm for males ; 28.1 vs 27.5 mm for females). But this difference could be the consequence of environmental factors rather than an indirect effect of selection.

¹ Manuscrit reçu le 7 juillet 1998 ; accepté le 9 octobre 1998.

² UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie, Université de Rennes-1, Campus de Beaulieu, avenue du général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France.

³ Centre Cynégétique de Zéralda, 42320 Tipaza, Algérie.

Results indicate that high migratory tendency and sexual precocity are negatively correlated. They demonstrate that both are under endogeneous (genetic) control and highly sensitive to selection. They support the idea that microevolutionary processes might actually contribute — through the extension of new favorable reproductive areas in maghrebian countries together with the drought of sahelian countries — to change the physiological and behavioural status of the palearctic metapopulation of the common quail towards a higher frequency of short-distant migratory phenotype.

Key-words : common quail, *Coturnix c. coturnix*, sexual development, fattening, bidirectional selection.

RESUME

Dans une population de cailles des blés élevées en captivité (*Coturnix c. coturnix*), issue d'un échantillon d'oiseaux migrateurs, on a croisé entre eux d'un côté les sujets sexuellement les plus précoces et ayant accumulé le moins de graisse (lignée « Reproducteurs Précoces - Migrateurs Courts », RP-MC), et, de l'autre, les oiseaux sexuellement les plus tardifs et ayant accumulé le plus de graisse au printemps (lignée « Reproducteurs Tardifs - Migrateurs Longs », RT-ML). On a obtenu en F1 54 jeunes issus de parents « Reproducteurs Précoces » (24 mâles, 30 femelles) et 53 jeunes issus de parents « Reproducteurs Tardifs » (31 mâles, 22 femelles). Leur phénotype est déterminé en se basant sur le développement du cloaque et de la glande proctodéale, ainsi que sur les dates d'entrée en ponte en première année. Les deux lignées produisent des phénotypes « Précoces » et des phénotypes « Tardifs », mais leur fréquence respective est différente. La fréquence en F1 des phénotypes « Précoces », mâles et femelles associés, atteint plus de 70-74 % dans la lignée « RP-MC », contre moins de 32 % dans la lignée « RT-ML ». Complémentairement, en se basant sur le niveau d'accumulation des lipides au mois de janvier, on a observé que la fréquence des profils « Gras » n'atteint pas 8 % dans la lignée « RP-MC » contre plus de 62 % dans la lignée « RT-ML ». Les potentialités à se développer sexuellement tôt (ou tard) en saison, ainsi que la tendance inverse à accumuler (ou non) les lipides de réserve pour migrer, se sont révélées très sensibles à la sélection.

Associée au *turn-over* extrêmement rapide des populations, et aux changements qui sont intervenus dans les habitats, cette sensibilité à la sélection pourrait expliquer que des processus microévolutifs ont affecté la métapopulation paléarctique occidentale de cailles depuis un demi-siècle. La fraction d'oiseaux aux tendances migratoires moyennes à faibles, autrefois marginale, a probablement augmenté considérablement dans les pays occupant les latitudes moyennes de l'aire de répartition : Maroc, Espagne et Portugal. La fraction d'oiseaux aux tendances migratoires fortes aurait au contraire décliné en raison des conditions d'hivernage très mauvaises qu'elle subit dans les régions sahéliennes depuis les années 70.

On observe en F1 un écart sensible de la taille des tarses en faveur des oiseaux issus de la lignée « RP-MC » ($x = 27,7$ mm vs 27,1 mm chez les mâles, et $x = 28,1$ mm vs 27,5 mm chez les femelles). Etant donné que les caractères biométriques présentent une très faible variabilité intra-lignée, les différences constatées semblent en l'état actuel imputables à des fluctuations aléatoires ou environnementales plutôt qu'à la sélection.

Mots-clés : caille des blés, *Coturnix c. coturnix* L., développement sexuel, accumulation lipidique, sélection divergente.

Introduction

La caille des blés, *Coturnix c. coturnix*, a été considérée en Europe jusqu'au milieu du siècle comme une espèce migratrice au long cours (DEMENTIEV et GLADKOV, 1967 ; CURRY-LINDAHL, 1980). Dans cette conception, la fraction occidentale des populations se reproduisait essentiellement dans les pays d'Europe de l'ouest : de la péninsule Ibérique et l'Italie jusqu'aux pays baltes et la plaine russe ; puis migrait en septembre vers l'Afrique, essentiellement vers la savane sahélienne, au sud du Sahara (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.*, 1973 ; GEROUDET, 1978).

Plusieurs auteurs ont fait observer dans le même temps qu'une minorité d'oiseaux ne se conformait pas à ce schéma. Quelques cailles restaient hiverner en Europe (MOREAU, 1956), et surtout au Maghreb (CRAMP et SIMMONS, 1980). D'autres se reproduisaient partiellement au Maghreb au printemps, avant de gagner l'Europe (CHIGI *et al.*, 1935 ; HEIM de BALSAC et MAYAUD, 1962 ; JOHNSGARD, 1988).

Des observations récentes au laboratoire (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1990 a ; GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1995), ainsi que l'analyse du statut physiologique des populations sur le terrain (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1990 b ; GUYOMARC'H, 1992), ont montré que la caille des blés devait être rangée aujourd'hui parmi les « migrants partiels », au sens de TERRIL et ABLE (1988). En effet, certaines cailles présentent une précocité sexuelle qui les amènent à se reproduire avant de migrer. On observe de fait une grande variabilité phénotypique de la précocité sexuelle entre les cailles issues de parents migrants (FONTOURA *et al.*, 1998).

Cette conception nouvelle du statut migratoire de la caille des blés, stratégie « r » par excellence, permet de considérer différemment la cinétique démographique de l'espèce. Les grandes fluctuations d'effectif ont généré depuis toujours la conviction que les populations déclinaient en Europe (LETACQ, 1892 ; MOREAU, 1951 ; MENDELSSOHN *et al.*, 1969). La prédation humaine (chasse, capture) et l'agriculture moderne (disparition des prairies naturelles, traitements phytosanitaires) en étaient les causes essentielles supposées. Cependant, les enquêtes récentes mettent en évidence que la baisse des effectifs ne concernerait que la fraction migratrice au long cours des populations ; et qu'elle se situerait dans l'histoire bien après les bouleversements agronomiques de l'après-guerre (GUYOMARC'H, 1992).

Quand on considère l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce, on voit que beaucoup des habitats utilisés à un moment donné du cycle annuel ont énormément changé au cours des dernières décennies (SAINT JALME et GUYOMARC'H, 1990a). Il est vrai que les milieux prairiaux et céréaliers européens, dans lesquels la caille se reproduisait avec succès jusque dans les années

cinquante, ont perdu leurs qualités trophiques (COMBREAU et GUYOMARC'H, 1992). Simultanément la savane sahélienne, qui constitue l'habitat d'hivernage des populations migratrices au long cours, subit une sécheresse très grave depuis le début des années soixante-dix (MOREL et MOREL, 1974 ; GUYOMARC'H, 1992).

Pendant la même période, ce dernier demi-siècle, les habitats favorables à l'hivernage et à la reproduction des cailles ont très sensiblement progressé en surface dans les pays de latitude moyenne : l'Espagne, le Portugal (FONTOURA et GONCALVES, 1996), et surtout le Maroc (GUYOMARC'H, 1992). Dans ce pays, des centaines de milliers d'hectares de cultures irriguées, en majorité des céréales et des luzernes, se sont développées depuis 1950. On observe dans les stations aménagées les plus anciennes, comme le Tadla, des densités très élevées d'oiseaux. On a constaté par ailleurs que la taille de ceux-ci est sensiblement supérieure aux normes spécifiques (GUYOMARC'H et MAGHNOUJ, juin 1995, obs. non publiées).

Toutes ces modifications à grande échelle des habitats pourraient avoir induit en quelques décennies un changement global du statut des populations de cailles dans le paléarctique occidental. Il faut rappeler que l'essentiel des potentialités reproductrices de l'espèce s'exprime dans les 16 à 18 premiers mois d'existence (GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1995). Dans cette période, la contribution des phénotypes sexuels précoces à la génération suivante — 1^{ère} ponte à l'âge de 2 mois et demi à 3 mois — peut être 2 à 3 fois supérieure à celle des phénotypes migrateurs longs. Par conséquent on peut attendre des processus microévolutifs rapides à condition que les tendances migratoires et reproductrices de l'espèce soient contrôlées par des mécanismes génétiques endogènes, semblables à ceux qui ont été illustrés chez les passereaux migrants (BERTHOLD, 1990, 1993).

C'est pourquoi nous avons entrepris en laboratoire une expérience de sélection divergente en se basant sur les hypothèses suivantes :

1. La tendance à accumuler des lipides pour migrer et la tendance à se reproduire précocement sont le fruit de processus physiologiques contrôlés génétiquement chez la caille des blés. Si on sélectionne les individus sexuellement précoces d'un côté, et les individus sexuellement tardifs de l'autre, les descendants des deux lignées devraient différer rapidement dans l'expression de leur précocité sexuelle et de leur impulsion migratoire.
2. Dans un deuxième temps, on peut mesurer les effets indirects de la sélection sur d'autres caractères comme l'augmentation ou la diminution de la taille des oiseaux.

Matériel et Méthodes

1. Sélection des lignées

L'expérimentation a été conduite sur des cailles des blés élevées au laboratoire, dont les parents fondateurs ont été prélevés dans le sud-ouest de la France, et en Espagne, au cours des étés 1984, 1985, puis 1992. Il s'agit donc des descendants de phénotypes migrateurs, élevés et reproduits en captivité en suivant des règles maximisant autant que possible l'hétérogénéité génétique. Nous avons toujours évité, par exemple, de privilégier la descendance des femelles précoces et prolifiques.

En janvier 1994, un échantillon de 20 mâles et de 25 femelles âgés de 5 à 8 mois, issus du plus grand nombre de grands-parents possibles (huit grand-mères différentes), a été placé en terrarium (1 m x 2 m) en groupes homosexués de 10 à 12 cailles. Tous ces oiseaux ont vécu l'évolution naturelle de la photopériode à Rennes (48° de latitude Nord) pendant leur premier automne. La photophase est ainsi abaissée à moins de huit heures trente au solstice d'hiver (**fig. 1**). Ces conditions limitent au maximum les tendances endogènes à anticiper sur le cycle reproducteur à venir ; la probabilité qu'un oiseau commence à se développer avant le mois de janvier est pratiquement nulle (GUYOMARC'H *et al.*, 1990).

A partir du 10 janvier, et jusqu'à la 3^{ème} décade de mai, l'état physiologique des cailles de la population parentale a été apprécié à l'aide des mesures et examens bimensuels suivants : la longueur de la fente cloacale, qui passe de 3 mm en hiver à 7 mm quand l'oiseau est complètement développé (SAINT JALME, 1990) ; l'examen externe de la glande proctodéale des mâles ; le contrôle précis de la ponte des premiers oeufs par les femelles. Les cailles de la génération parentale, non plus que leurs enfants, n'ont fait l'objet de mesures actographiques individuelles. La tendance migratoire a donc été évaluée en mesurant la largeur de la bande lipidique pectorale sous cutanée, qui varie de 6-8 mm pour un oiseau en bonne santé pendant le repos sexuel, à 14-15 mm ou plus en phase migratoire ou prémigratoire (SAINT JALME, 1990). La période de caractérisation des phénotypes parentaux dure donc 6 mois, ce qui nous amène à éliminer beaucoup d'oeufs et nous prive de la possibilité de disposer de jeunes nés de parents précoces en mars ou avril, comme cela se passe dans la nature.

A partir du mois de juin, les oiseaux ayant manifesté les premiers une tendance marquée et persistante à se développer sexuellement (fente cloacale supérieure à 4,5 mm en début de saison, puis supérieure à 5 mm) ont fait l'objet d'une première sélection. Parmi celle-ci, ce sont les sujets qui avaient manifesté dans la même période les tendances les plus faibles et les plus transitoires à accumuler des graisses (6 mâles et 7 femelles, soit 29 % de l'effectif parental),

qui ont été retenus pour former les couples fondateurs de la lignée « Reproducteurs Précoces - Migrateurs Courts » (RP-MC). En juin au plus tard, les oiseaux ayant manifesté jusque là les tendances inverses (9 mâles et 10 femelles, soit 42 % de l'effectif parental total) ont été sélectionnés pour former les couples fondateurs de la lignée « Reproducteurs Tardifs - Migrateurs Longs » (RT-ML). Il ne s'agit donc pas d'une sélection par troncature nette. Les couples sont formés en même temps (début juin), et l'âge des oiseaux obtenus en F1 est comparable pour les deux lignées.


<p>étés 1982 - 1985 - 1992</p> <p>novembre 1993</p>	<p>Cailles sauvages issues du sud-ouest de la France et d'Espagne</p> <p style="text-align: center;">  20 mâles 25 femelles </p> <p>en quatre groupes unisexués en terrarium 2 m x 1 m photopériode hivernale naturelle 48° lat. Nord</p>		
<p>janvier à mai 1994</p>	<p>mesures bimensuelles du cloaque et des lipides puis sélection des oiseaux fondateurs</p>		
<p>début juin 1994 formation des couples :</p> <p>été 1994 production des jeunes</p>	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 50%; border-right: 1px solid black; padding: 5px;"> « précoces - peu gras » [6 mâles + 7 femelles] « RP-MC » </td> <td style="width: 50%; padding: 5px;"> « tardifs - gras » [9 mâles + 10 femelles] « RT-ML » </td> </tr> </table> <p>photopériode estivale rennaise, puis maintenus en jours longs 14.30-9.30 LD jusqu'au 31 septembre</p>	« précoces - peu gras » [6 mâles + 7 femelles] « RP-MC »	« tardifs - gras » [9 mâles + 10 femelles] « RT-ML »
« précoces - peu gras » [6 mâles + 7 femelles] « RP-MC »	« tardifs - gras » [9 mâles + 10 femelles] « RT-ML »		
<p>janvier à juin 1995</p>	<p>mesures bimensuelles des critères physiologiques des enfants F1 éclos au plus tard le 3 octobre 1994 photopériode naturelle 48° LN hiver et printemps</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 50%; border-right: 1px solid black; padding: 5px;"> [24 mâles + 30 femelles] « RP-MC » </td> <td style="width: 50%; padding: 5px;"> [31 mâles + 22 femelles] « RT-ML » </td> </tr> </table>	[24 mâles + 30 femelles] « RP-MC »	[31 mâles + 22 femelles] « RT-ML »
[24 mâles + 30 femelles] « RP-MC »	[31 mâles + 22 femelles] « RT-ML »		
<p>février - mars 1995</p>	<p>mesures biométriques après l'âge de 4 mois minimum</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 50%; border-right: 1px solid black; padding: 5px;"> [25 mâles + 33 femelles] </td> <td style="width: 50%; padding: 5px;"> [34 mâles + 24 femelles] </td> </tr> </table>	[25 mâles + 33 femelles]	[34 mâles + 24 femelles]
[25 mâles + 33 femelles]	[34 mâles + 24 femelles]		

Fig. 1. Origine des parents, protocole général et chronologie des opérations de sélection et de mesure des critères sur les parents et la génération F1.

2. Analyse des réponses à la sélection

Les 107 jeunes cailles (55 mâles et 52 femelles) écloses avant le 3 octobre et qui ont survécu jusqu'au mois de juin de l'année suivante (juin 1995, cf. **fig. I**), ont été utilisées pour comparer les aptitudes physiologiques : 24 mâles et 30 femelles de la lignée « RP'-MC », et 31 mâles et 22 femelles de la lignée « RT-ML ». Les conditions photopériodiques imposées à la génération fille consistent à les élever en jours longs (14-10 LD), jusqu'à l'âge de cinq ou six semaines, soit une semaine avant la fin de la croissance somatique. Ils sont alors transférés en terrarium (groupes homosexués), en photopériode naturelle rennaise, au plus tôt au début du mois d'août et au plus tard à la fin du mois d'octobre. Ils feront l'objet entre le mois de janvier et le mois de juin 1995 des mêmes mesures bimensuelles et des mêmes observations que celles réalisées sur les parents : mesures de la fente cloacale et de la bande lipidique, date des premiers oeufs, etc.

Les différences entre les deux lignées pour l'évolution saisonnière moyenne des critères ont été appréciées en utilisant le test U de MANN-WHITNEY. Mais cette forme de comparaison ne prend pas en compte la grande variabilité phénotypique que l'on observe dans la descendance des deux lignées. C'est pourquoi nous avons qualifié de « Précoce » et « Tardif », ainsi que « Gras » et « Non-gras », le profil saisonnier des 107 jeunes obtenus en F1. Nous avons séparé ceux-ci dans chaque sexe et chaque lignée en deux sous-groupes en fonction d'un seuil arbitraire du critère pertinent. En accord avec le développement moyen de l'ensemble de la population fille, nous avons choisi pour le développement sexuel un seuil de 4 mm de longueur pour la fente cloacale en début de cycle (janvier) ; 4,5 mm en février, puis 5 mm en mars et avril (**tableau I**). Pour l'accumulation des graisses, nous avons choisi une largeur de la bande lipidique égale ou supérieure à 11 mm. Les différences de fréquence de chacun des phénotypes « Précoces » et « Tardifs », ainsi que chacun des phénotypes « Gras » ou « Non-gras », entre les enfants des deux lignées, ont été testées à différents moments clés du cycle à l'aide du « FISHER exact probability test ».

Les mesures biométriques (aile pliée et tarse) ont été réalisées au début du printemps, début avril, plus de quatre mois après l'éclosion des derniers enfants nés en 1994. Les effectifs sont plus élevés que dans l'analyse physiologique, car ils prennent en compte 9 cailleaux complémentaires éclos après le 3 octobre. Les comparaisons s'appuient sur le test t de STUDENT.

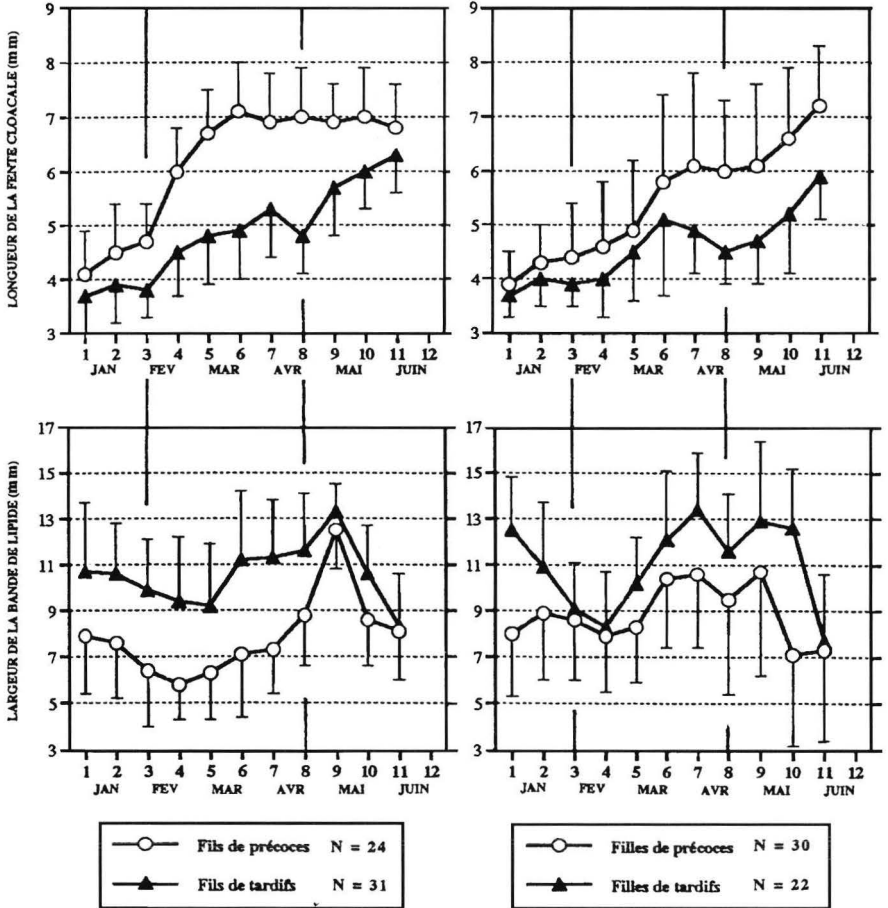


Fig. 2. Evolution saisonnière des valeurs moyennes en mm (avec l'écart-type) de la longueur de la fente cloacale (*en haut*), et de la largeur de la bande lipidique pectorale (*en bas*), des enfants F1 de caille des blés *Coturnix coturnix*. Les mâles sont à gauche ; les femelles à droite. En abscisse, de 1 à 12, la séquence des mesures bimensuelles effectuées entre le 10 et le 12, puis entre le 24 et 28 de chaque mois.

Résultats

1. Evolution saisonnière des critères

• Aptitudes sexuelles

La sexualité se développe en trois phases qui sont surtout sensibles chez les oiseaux issus de parents tardifs (**fig. 2**). Ces phases s'articulent autour de deux dates charnières marquant un infléchissement des valeurs : mi-février puis fin avril.

Les différences entre les deux lignées ne sont pas significatives pendant l'hivernage (première phase discrète de janvier). Le développement plus avancé des enfants « RP-MC » s'affirme ensuite pendant la 2^{ème} phase, prévernale, centrée sur le mois de mars. A ce moment, la majorité des fils de « Précoces » atteint la maturité sexuelle : fente cloacale de 7 mm, alors que les fils « RT-ML » présentent une valeur moyenne significativement inférieure : 5 mm ($P = 0,004$). Les femelles issues de « Précoces » se développent moins rapidement que leur frères. Dans leur cas, la différence entre les deux lignées ne devient forte et significative qu'à partir du 10 avril (5,7 mm contre 4,5 mm, $P = 0,03$).

Il faut souligner que les coefficients de variation (CV), sont toujours élevés : 15 à 22 % chez les mâles « Tardifs », suivant les dates de mesures ; 13 à 20 % chez les mâles « Précoces ». Les coefficients atteignent respectivement 13 à 24 % pour les filles « RT-ML », et 15 à 28 % pour les filles « RP-MC ». Ceci reflète la variabilité phénotypique interne aux populations filles des deux lignées, sur laquelle nous reviendrons.

• Accumulation des lipides

Elle se produit globalement au cours de deux périodes : une première en janvier (**fig. 2**), et une seconde en avril et début mai. Pour trois sous-groupes sur quatre, notamment les fils et les filles de « Tardifs », la première accumulation paraît bien anticiper sur le début de l'allongement de la photophase.

La différence entre les lignées est considérable chez les mâles dès le 10 janvier ($P < 0,01$). La différence se perpétue jusqu'au 28 avril ($P < 0,01$) : la lignée « RT-ML » reste grasse, tandis que la bande de graisse pour la lignée « RP-MC » ne dépasse jamais 8 mm, ce qui est incompatible avec une activité migratoire. On observe alors une accumulation forte, brève et tardive en mai chez les mâles issus de « Précoces », malgré un plein développement de leur sexualité. Cette réponse correspond au profil caractéristique d'un mâle sexuellement développé mais célibataire.

Le niveau d'engraissement des femelles issues de « Précoces » suit l'évolution des femelles issues de « Tardives », avec des valeurs toujours significativement inférieures, à l'exception du mois de février ($P < 0,001$ le 10 janvier ; $P < 0,03$ le 10 mars ; $P < 0,02$ le 10 avril et jusqu'au 28 mai). La différence disparaît en juin avec l'entrée en ponte des femelles issues de la lignée « RT-ML ».

Les coefficients de variation intra-échantillon de la largeur de la bande lipidique sont encore plus élevés que ceux de la fente cloacale : 21 à 29 % pour les mâles issus de « Tardifs », 25 à 38 % pour les mâles issus de « Précoces ». Elles atteignent respectivement 18 à 28 %, et 29 à 42 % pour les femelles.

2. Fréquences des phénotypes en F1

• Phénotypes sexuels « Précoces » et « Tardifs »

La fréquence du phénotype « Précoce » (mesure de la fente cloacale au-dessus du seuil) est relativement élevée chez les fils et les filles issus de la lignée « RP-MC » : 40 sur 54 en janvier, 38 sur 54 en mars (soit respectivement 74 et 70 % de l'échantillon). Ces phénotypes sont moins fréquents chez les enfants issus de parents tardifs : seulement 17 sur 53 (32 %) en janvier ; puis 12 sur 53 (23 %) en février. On voit sur la **figure 2** et le **tableau I** que la différence est toujours significative pour les deux sexes, et particulièrement sensible en avril.

Tableau I. Nombre de cailles des blés, *Coturnix coturnix* de la génération F1 après sélection, ayant atteint, ou dépassé, le seuil de la longueur de la fente cloacale à une date donnée (4 mm au 26 janvier ; 4,5 mm au 28 février ; 5 mm au mois de mars et en avril). La comparaison porte sur la différence de répartition entre les enfants des deux lignées. La fréquence du phénotype « Précoce » est toujours supérieure chez les fils et les filles issus de « Précoces ».

Catégories d'individus de la génération F1	n	nombre d'individus atteignant ou dépassant la valeur seuil			
		26 janvier > à 4 mm	28 février > à 4,5 mm	26 mars > à 5 mm	28 avril > à 5 mm
Les mâles					
- lignée « précoce »	24	16	24	22	24
- lignée « tardive »	31	9	8	12	12
<i>seuil de probabilité</i>		<i>p < 0,01</i>	<i>p < 0,05</i>	<i>p < 0,02</i>	<i>p < 0,001</i>
Les femelles					
- lignée « précoce »	30	24	14	17	19
- lignée « tardive »	22	8	4	5	1
<i>seuil de probabilité</i>		<i>p < 0,01</i>	<i>p < 0,05</i>	<i>p < 0,02</i>	<i>p < 0,001</i>

• **Phénotypes « Gras » et « Non gras »**

Nous avons conservé quatre mesures particulières, représentatives des deux périodes naturelles d'accumulation pré-migratoire, pour illustrer la distribution des oiseaux en fonction du seuil d'accumulation choisi : les deux quinzaines de janvier, d'une part ; la deuxième quinzaine de mars et le début du mois d'avril, d'autre part (**tableau II**). La fréquence des phénotypes « Gras » est élevée chez les fils et les filles issus de parents « Tardifs et Gras » : 33 sur 53 (62,3 %) le 10 janvier, par exemple, mâles et femelles confondus. Cette fréquence est très inférieure chez les enfants nés de parents « Précoces et Non Gras » : 4 sur 54 (moins de 8 %). La différence est significative chez les mâles et les femelles (*Fisher exact p test*, $P < 0,001$).

Tableau II. Nombre d'individus des diverses catégories de cailles, *Coturnix coturnix*, de la génération F1 après sélection, ayant atteint, ou dépassé, 11 mm de largeur pour la bande lipidique aux dates indiquées. La comparaison statistique (*Fisher exact p test*) porte sur les différences de répartition entre les deux lignées. Elles sont les plus marquées dans les mois de janvier et avril.

Catégories d'individus de la génération F1	n	nombre d'individus atteignant ou dépassant la valeur seuil			
		10 janvier > à 11 mm	25 janvier > à 11 mm	26 mars > à 11 mm	10 avril > à 11 mm
Les mâles					
- lignée « précoce »	24	2	2	3	1
- lignée « tardive »	31	17	8	8	19
<i>seuil de probabilité</i>		$p < 0,001$	$p < 0,01$	NS	$p < 0,001$
Les femelles					
- lignée « précoce »	30	2	5	10	13
- lignée « tardive »	22	16	9	13	17
<i>seuil de probabilité</i>		$p < 0,001$	$p < 0,05$	NS	$p < 0,02$

En mars, période de développement sexuel plus ou moins fort, il n'y a plus de différence entre les deux lignées. Elle va s'affirmer à nouveau début avril, lors de la plus importante période d'accumulation du cycle annuel, particulièrement chez les mâles : 61 % d'oiseaux gras le 10 avril chez les fils issus de « Tardifs » contre 4 % chez les fils issus de « Précoces ». Chez les femelles, la distinction est moins remarquable car trois des neuf pondeuses « Précoces », issues de « Précoces », ont conservé beaucoup de graisse pendant leurs premières semaines de ponte. Les différences disparaissent en mai (les mâles) ou en juin (les femelles), quand la grande majorité des oiseaux des deux lignées entre en reproduction active.

3. Différences biométriques en F1

Les tarses des enfants F1 issus d'oiseaux sexuellement « précoces » sont sensiblement plus grands que ceux des oiseaux issus de parents sexuellement « tardifs » (**tableau III**). La différence est significative chez les mâles ($n_1 = 25$, $n_2 = 34$; test t de Student, $P = 0,023$) et chez les femelles ($n_1 = 33$, $n_2 = 24$; $P = 0,023$). Les longueurs de l'aile pliée ne sont pas différentes chez les mâles : respectivement 109,9 et 109,7 mm dans l'une et l'autre des lignées. Elles paraissent plus grandes chez les filles issues de « Précoces » comparativement aux filles issues de parents « Tardifs » : 111,2 mm contre 110,4 mm ; mais la différence n'est pas significative.

Tableau III. Longueurs moyennes (en mm, avec l'erreur standard) et valeurs extrêmes du tarse pour les diverses catégories de caille des blés, *Coturnix coturnix*, de la génération F1.

Catégories d'individus F1	n	Tarse (mm)			n	Aile pliée (mm)		
		x(es)	min.	max.		x	min.	max.
Les mâles								
- issus de Précoces	25	27,6 (0,2)	26	29,3	25	109,8 (0,4)	106	114
- issus de Tardifs	34	27,1 (0,2)	24,8	28,5	31	109,6 (0,3)	106	113,2
Les femelles								
- issues de Précoces	33	28,1 (0,2)	26,3	29,8	31	111,2 (0,5)	105,2	116,8
- issues de Tardifs	24	27,5 (0,2)	25,7	28,9	23	110,4 (0,5)	106,5	114,2

Conclusions et discussion

On a retrouvé dans cette expérience une évolution saisonnière de la physiologie conforme aux descriptions antérieures (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1990a). Cette évolution est commune à tous les échantillons étudiés, avec deux phases « migratoires » (janvier, puis avril) alternant avec des phases reproductrices (mars, puis mai-juin).

Le niveau moyen du développement sexuel des enfants (mâles et femelles) de la lignée « Reproducteurs Précoces - Migrateurs Courts » est systématiquement supérieur à celui des enfants de la lignée opposée pendant les cinq premiers mois de l'année. Le fait que cette différence ne soit pas encore établie la première quinzaine de janvier peut être attribué aux conditions particulières d'éclaircissement que nous avons adopté ici, avec une photophase très courte en décembre.

Complémentairement, le niveau moyen d'accumulation des lipides des enfants de la lignée « Reproducteurs Précoces - Migrateurs Courts » est systématiquement inférieur à celui des enfants « Reproducteurs Tardifs - Migrateurs Longs ». La différence entre les deux lignées est d'autant plus marquée que l'on se situe dans une période naturelle spécifique d'accumulation et de migration. Elle disparaît ou s'atténue dans les phases normales de reproduction (mars, puis mai-juin).

Des phénotypes précoces et des phénotypes tardifs apparaissent parmi les enfants des deux lignées. En témoigne la variabilité très élevée des mesures autour des moyennes, notamment pour les lipides (CV entre 20 à 40 % d'une mesure à l'autre). Par conséquent, compte tenu de la variabilité phénotypique observée dans les populations de cailles (FONTOURA *et al.*, 1998), les effets de la sélection sont mieux appréciés en étudiant les différences entre la fréquence des deux phénotypes précités dans la descendance. On observe ainsi, en se basant sur le développement du cloaque et de la glande proctodéale, que la fréquence des profils « Reproducteurs Précoces », mâles et femelles F1 associés, atteint 74 % dans la lignée « Reproducteurs Précoces - Migrateurs Courts », contre moins de 32 % dans la lignée « Reproducteurs Tardifs - Migrateurs Longs ». Les proportions respectives de Précoces et de Tardifs sont donc littéralement inversées. Complémentairement, en se référant à un niveau fort d'accumulation des lipides (11 mm) dans les deux phases principales de migration (10 janvier, 10 avril), on observe 8 et 26 % d'enfants « Gras » dans la lignée « RP-MC », contre respectivement 62 et 68 % dans la lignée opposée. La première hypothèse est donc vérifiée ; les critères physiologiques choisis sont très sensibles à la sélection chez la caille des blés, malgré la taille modeste de la population parentale et la faible contrainte de sélection appliquée.

Les réponses des cailles à la sélection sont conformes à celles qui ont été découvertes antérieurement chez d'autres espèces d'oiseaux migrateurs partiels, comme le rouge-gorge (*Erithacus rubecola*). La fraction non migratrice représente 22 % des populations naturelles de l'espèce en Allemagne (47° L.N.). Mais ce pourcentage atteint 47 % quand les sujets non-migrateurs sont croisés entre eux (BIEBACH, 1983). Nos résultats vont dans le même sens que ceux de BERTHOLD (1978) chez la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et DHONDT (1983) sur le traquet pâle (*Saxicola torquata*) ; c'est-à-dire une grande variabilité intraspécifique des profils de comportement, placée sous le contrôle d'un déterminisme génétique (BERTHOLD et QUERNER, 1982 ; BERTHOLD, 1990).

Pour inférer avec plus de force sur l'expression naturelle des processus mis en évidence dans notre expérience, il faudrait la renouveler avec une photophase hivernale « africaine » plus conforme à celle qui prévaut sur les territoires d'hivernage : soit 10 à 11 heures minimum de lumière au solstice d'hiver. Les résultats antérieurs montrent que la reproduction précoce s'exprimerait avec plus d'ampleur (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1990b). Cela favoriserait naturellement la réalisation de deux couvées successives au moins chez les femelles précoces, dont une en mars, contre une seulement au mieux chez les

femelles tardives. Dans les conditions naturelles actuelles (années 90), l'extension des zones de cultures irriguées en Afrique du Nord, mais aussi en Arabie (COMBREAU, comm. pers.) favorise effectivement, soit la survie (hivernage), soit le succès reproducteur des phénotypes sexuels précoces et peu migrateurs.

Ainsi, la diminution des populations migratrices au long cours de cailles des blés depuis 20 à 30 années dans les pays d'Europe de l'Ouest (décennie 70), pourrait être le reflet d'un processus microévolutif affectant en réalité l'ensemble de la métapopulation paléarctique occidentale. Suivant l'exemple de la fauvette à tête noire, dont les populations hivernantes croissent depuis 1950 en Grande-Bretagne (BERTHOLD et TERRIL, 1988), les populations de cailles des blés tendraient à devenir majoritairement hivernantes et sexuellement précoces (donc peu migratrices) dans les pays de latitude moyenne : entre 28° et 38° de latitude Nord, du sud du Maroc au sud du Portugal (FONTOURA *et al.*, 1998). Dans ces pays, notamment dans les zones irriguées du Maroc, les populations reproductrices atteignaient en juin 1995 des densités localement très élevées : plus de 200 cailles aux 100 ha (GUYOMARC'H et MAGHNOUJ, observ. non publiées).

La sélection pratiquée ici n'a pas eu de conséquences indirectes vraiment importantes sur la morphologie, même si la longueur des tarses est supérieure chez les oiseaux issus de précoces. Il faut rappeler que nous n'avons pas exercé un effort de sélection sur la taille des cailles étudiées. Il faut rappeler aussi que la longueur du tarse et la longueur de l'aile pliée des cailles présentent des coefficients de variation intrapopulationnels particulièrement faibles (entre 2,5 et 4 %) aussi bien dans la nature (SAINT JALME, 1990) que dans la population captive parentale. Le fait que la taille moyenne de toute la génération fille issue de parents « Précoces » soit malgré tout légèrement supérieure à la taille moyenne de toute la génération fille issue de parents « Tardifs » va dans le sens de nombreuses observations de terrain réalisées notamment au Maroc (GUYOMARC'H et MAGHNOUJ, non publiées). Celles-ci indiquent que les cailles situées dans les périmètres irrigués les plus favorables à la reproduction précoce et à la sédentation — parce qu'ils sont aménagés loin des flux migratoires côtiers depuis plusieurs dizaines d'années — sont plus grandes et plus lourdes que les cailles de passage. En l'état actuel, on peut admettre que les différences observées dans ces deux approches (nature et laboratoire) soient dues à des effets environnementaux, par exemple l'accès plus favorable aux ressources alimentaires pendant la croissance et l'adolescence des enfants de « Précoces ».

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés avec le soutien financier de l'Office National de la Chasse (Paris, convention de recherche 94/83 : Dynamique et gestion des populations atlantiques de cailles des blés). Mr BELHAMRA était bénéficiaire d'une bourse FAO, via l'Agence Nationale pour la Conservation de la Nature d'Algérie. Nous remercions vivement Mr M. BIRKAN pour les nombreuses améliorations apportées au manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOLD P. (1978). — Endogenous control as a possible basis for varying migratory habits in different bird populations. *Experientia*, **34** : 14-51.
- BERTHOLD P. (1990). — Genetics of migration. 269-280 in : Gwinner E. (Ed.) : *Bird Migration, The Physiology and Ecophysiology*. Springer Verlag, Berlin.
- BERTHOLD P. (1993). — *Bird Migration : a general survey*. Oxford University Press, Oxford, 225 p.
- BERTHOLD P. et U. QUERNER (1982). — Partial migration in birds : experimental proof of polymorphism as a controlling system. *Experientia*, **38** : 805.
- BERTHOLD P. et S.B. TERRIL (1988). — Migratory behaviour and population growth of blackcaps wintering in Britain and Ireland : some hypothesis. *Ringing Migration*, **9** : 153-159.
- BIEBACH H. (1983). — Genetic determination of partial migration in European Robin (*Erithacus rubecula*). *Auk*, **100** : 601-606.
- CHIGI F., A. AGOSTINI et M. RONTONDI (1935). — Studi sulla migrazione della quaglia (*Coturnix c. coturnix*). Compiuti della Stazione Ornithologica di Castelfusano. *Rass. Faun.*, **1** : 33-94.
- COMBREAU O. et J.C. GUYOMARC'H (1992). — Energy intake, breeding success and growth in captive European quail *Coturnix coturnix* in relation to diet. In : Birkan M., Potts G.R., Aebischer N.J. et Dowell S.D. (Eds.) : *Perdix VI, First International Symposium on Partridges, Quails and Francolins. Gibier Faune Sauvage*, **9** : 677-692.
- CRAMP S. et K.E. SIMMONS (1980). — *Coturnix coturnix* Quail. 496-503 in : Cramp S. (Ed.) : *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa, Vol. 2*. Oxford Univ. Press.
- CURRY-LINDAHL K. (1980). — *Les oiseaux migrants à travers mer et terre*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- DEMENTIEV G.P. et N.A. GLADKOV (1967). — Genus *Coturnix*. 145-162 in : *Birds of the Soviet Union, Vol 4*. Science publ. LTD, London.
- DHONDT A. (1983). — Variations in the number of overwintering stonechats possibly caused by natural selection. *Ringing Migration*, **4** : 155-158.
- FONTOURA A.P. et D. GONCALVES (1996). — Sedentarieness of European quail (*Coturnix c. coturnix*) in Portugal. 7-12 in : Betov N. (Ed.) : *Proceedings 22th I.U.G.B Congress, Sofia, 1995*.
- FONTOURA A.P., D. GONCALVES, J.C. GUYOMARC'H et M. SAINT-JALME (1998). — Sexual precocity of European quail (*Coturnix c. coturnix*) wintering in Portugal. *Gibier Faune Sauvage*, **15** (in press).

- GEROUDET P. (1978). — *Grands Echassiers, Gallinacés, Râles d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U., K. BAUER et E. BEZZEL (1973). — *Coturnix coturnix* (Linné 1758) - Wachtel. 283-286 in : *Handbuch der Vogel Mitteleuropas, Vol. 5*. Frankfurt am Main.
- GUYOMARC'H C. et J.C. GUYOMARC'H (1995). — Moulting cycles in European *Quail* (*Coturnix c. coturnix*) under constant photoperiodic conditions. *Biological Rhythm Research*, **26** : 292-305.
- GUYOMARC'H C., J.C. GUYOMARC'H, et M. SAINT-JALME (1990). — Potentialités reproductrices chez les jeunes cailles des blés *Coturnix c. coturnix*. *Cah. Ethol. Appl.*, **10** : 125-142.
- GUYOMARC'H J.C. (1992). — Structure, fonctionnement et microévolution des populations de cailles des blés (*Coturnix coturnix*) dans le paléarctique occidental. *Gibier Faune Sauvage*, **9** : 387-401.
- HEIM DE BALSAC H. et N. MAYAUD (1962). — Caille des blés. 97-99 in : Lechevallier P. (Ed.) : *Les Oiseaux du Nord-ouest de l'Afrique*. Paris.
- JOHNSGARD P.A. (1988). — Genus *Coturnix* Bonnat 1791. 192-205 in : *Quails, Partridges and Francolins of the world*. Oxford Univ. Press.
- LETACQ A.L. (1892). — Observations zoologiques faites aux environs d'Alençon et de Mortagne. *Revue normande*, **1** : 22-26.
- MENDELSSOHN H., U. MARDER et Y. YOM-TOM (1969). — On the decline of migrant quail (*Coturnix c. coturnix*) populations in Israël and Sinai. *Isr. J. Zool.*, **18** : 317-323.
- MOREAU R.E. (1951). — The British status of the quail and some problems of its biology. *British Birds*, **44** : 257-276.
- MOREAU R.E. (1956). — Quail in the British Isles, 1950-53. *British Birds*, **49** : 161-166.
- MOREL G. et M.Y. MOREL (1974). — Recherches écologiques sur une savane du Ferlo septentrional. *La Terre et la Vie*, **1** : 95-123.
- SAINT JALME M. (1990). — La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*) ; études expérimentales des cycles saisonniers et de la variabilité interindividuelle. Thèse de l'Université de Rennes I, 289 p.
- SAINT JALME M. et J.C. GUYOMARC'H (1990a). — Recent changes in population dynamics of European Quail in the western part of its breeding range. 130-135 in : Myrberget S., (Ed.) : *19th IUGB Congress*, Trondheim 1989.
- SAINT JALME M. et J.C. GUYOMARC'H (1990b). — Winter photoperiod and social factors influence the breeding and Migration of the European Quail. 69-80 in : Morgan E. (Ed.) : *Chronobiology and Chronomedicine : Basic research and applications*. Peter Lang, Frankfurt am Main.
- TERRILL S.E. et K.P. ABLE (1988). — Bird migration terminology. *Auk*, **105** : 205-206.