

SYNTHÈSE

Structures sociales chez les Pinnipèdes¹

par

Abigail CAUDRON²

ABSTRACT : Social structures among pinnipeds

As for 95 % of known mammals, polygyny is the most common form of social system in pinnipeds breeding aggregations. The form (female defence, resource defence or lek) and the degree (slight, moderate or extreme) of polygyny vary a lot among phocids and otariids. The determinants of pinnipeds mating systems were described by BARTHOLOMEW (1970) and resumed by BONESS (1991). We comment here some factors which are particular to pinnipeds compared to other mammals, and some factors for which research on pinnipeds brought new insights into mammal polygyny as a whole. Studies carried out over the last ten years show for example that social system features are deeply influenced by the breeding site topography in the grey seal, by meteorological conditions (air temperature) in fur seals, by predation in the northern hemisphere ice-breeding seals, by the energetics of phocids *versus* otariids and by the pattern of females distribution on the breeding sites of most species. Intraspecific variability or plasticity in social systems and alternative breeding strategies used by some individuals may be far more frequent and play a more important role than previously suspected.

Keywords : marine mammals, pinnipeds, breeding social system, behavioural plasticity

RÉSUMÉ

Comme pour 95 % des mammifères connus, la structure sociale la plus fréquente dans les colonies de reproduction de pinnipèdes est la polygynie. La forme (défense de femelles, défense de ressources ou lek) et le degré (faible, modéré ou extrême) de polygynie varient beaucoup parmi les phocidés et les otariidés. Les paramètres déterminant le système social des pinnipèdes ont été décrits par BARTHOLOMEW (1970) puis repris par BONESS (1991). Nous commentons ici quelques facteurs propres aux pinnipèdes par rapport aux autres mammifères et quelques facteurs dont l'étude chez les pinnipèdes apporte des éléments modifiant l'appréhension actuelle de la polygynie en général. Des recherches effectuées au cours de ces dix dernières années suggèrent que les caractéristiques du système social des pinnipèdes sont notamment déterminées par la topographie du site de

¹ Reçu le 29 septembre 1999 ; accepté le 15 octobre 1999. Ce thème a fait l'objet d'un exposé le 16 décembre 1999 au séminaire d'Ethosociologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.C. Ruwet).

² Docteur en Biologie animale, chercheur au service d'Ethologie, Institut de Zoologie, Université de Liège, 22 Quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique, e-mail : A.Caudron@ulg.ac.be

reproduction chez le phoque gris, par les conditions météorologiques (température de l'air) chez les otaries à fourrure, par la prédation chez les espèces se reproduisant sur la glace dans l'hémisphère Nord, par l'énergétique des phocidés *versus* celle des otariidés et par la nature de la répartition des femelles sur le site de reproduction chez la plupart des espèces. La variabilité intraspécifique ou plasticité sociale ainsi que les stratégies de reproduction alternatives pourraient être beaucoup plus fréquentes et jouer un rôle plus important qu'on ne le pensait jusqu'à présent.

Mots clés : mammifères marins, pinnipèdes, rassemblement de reproduction, plasticité comportementale, polygynie

Introduction

Le comportement des pinnipèdes (phoques, morses et otaries) est profondément modelé par leur habitat double : d'une part, l'océan dont ils dépendent pour trouver toute leur nourriture et, d'autre part, le rivage dont ils dépendent pour se reproduire. Les pinnipèdes forment plusieurs types de rassemblement hors de l'eau (sur le rivage ou sur la glace) : des colonies annuelles de reproduction, des colonies annuelles de mue et des groupes de repos. Cette synthèse concerne les colonies annuelles de reproduction, la forme la plus étudiée de groupes sociaux de pinnipèdes. La structure de ces rassemblements dépend des stratégies de reproduction adoptées par les individus de la population étudiée (DAVIES, 1991). La polygynie est le système de reproduction le plus commun chez les mammifères, concernant 95 % des espèces connues. Le système polygyne peut varier par sa forme et par son degré. Les trois formes de polygynie généralement reconnues sont la défense de ressource, la défense de femelles et le système de lek. Dans la défense de ressource, les mâles monopolisent indirectement les femelles en contrôlant leur accès à des ressources critiques. Lorsque la ressource défendue est une aire géographique aux limites fixes durant toute la période de reproduction, on appelle cette aire territoire. Dans la défense de femelles, les mâles défendent directement des groupes de femelles. Quand ce groupe est stable tout au long de la période de reproduction, on l'appelle harem. Dans le système de lek, les mâles se regroupent et effectuent des parades au niveau d'une zone appelée arène. Cette aire ne contient pas de ressource essentielle pour les femelles autres que les partenaires reproducteurs et les femelles y viennent uniquement pour s'accoupler avec le mâle choisi. Le degré de polygynie, souvent classé en faible, modéré ou extrême, se mesure plus précisément à l'aide de divers indices du succès reproducteur comme, par exemple, le nombre moyen de femelles couvertes par un mâle ou le rapport des sexes opérationnel, c'est-à-dire le rapport du nombre d'individus reproducteurs mâles au nombre d'individus reproducteurs femelles du groupe (GRAFEN, 1988 ; CLUTTON-BROCK, 1989 ; DAVIES, 1991).

En s'inspirant des travaux de BARTHOLOMEW (1970) et de ceux d'EMLEN et ORING (1977), BONESS (1991) a résumé les facteurs considérés comme les principaux déterminants du système de reproduction adopté par les pinnipèdes.

Cet auteur les classe en facteurs phylogénétiques, facteurs écologiques et facteurs sociaux. Les facteurs phylogénétiques sont des caractéristiques intrinsèques des pinnipèdes issues de leur évolution récente ou plus ancienne, telles que leurs adaptations morphologiques et physiologiques au milieu aquatique, le bref oestrus des femelles peu après la mise bas, le retard d'implantation de l'oeuf fécondé dans l'utérus des femelles ou encore la lactation mammifère impliquant des soins parentaux essentiellement maternels en ce qui concerne l'alimentation des jeunes. Les facteurs écologiques sont des pressions externes du milieu issues, par exemple, de la séparation dans le temps et dans l'espace des fonctions de reproduction et d'alimentation (reproduction basée hors de l'eau avec alimentation réduite *versus* alimentation active en mer essentiellement en dehors de la saison de reproduction) ou encore des pressions liées à la nature du site de reproduction. Parmi les facteurs sociaux, on trouve notamment la pression de sélection intersexuelle qui peut accroître le regroupement spatial des individus du groupe. Chez les pinnipèdes, tous ces facteurs concourent à créer un potentiel élevé pour la polygynie (BARTHOLOMEW, 1970 ; JOUVENTIN et CORNET, 1980 ; BONESS, 1991 ; LE BOEUF, 1991). Dans ce travail, je commente quelques-uns de ces facteurs, soit parce qu'ils sont particuliers aux pinnipèdes et nous apportent une information complémentaire par rapport aux études sur d'autres mammifères, soit parce que des études de l'influence de ces facteurs chez des espèces de pinnipèdes ont apporté de nouveaux éléments qui tendent à modifier la notion même de polygynie.

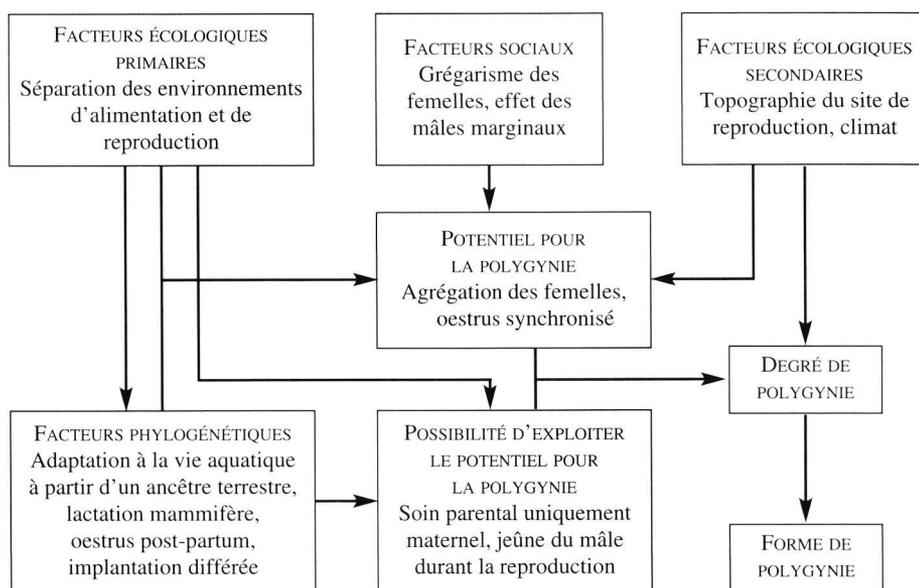


Figure 1. Principaux facteurs écologiques et phylogénétiques permettant d'expliquer la variabilité des systèmes de reproduction des pinnipèdes (d'après BONESS, 1991).

Main ecological and phylogenetic factors involved in the variability of pinnipeds breeding systems (after BONESS, 1991).

A. La topographie du site de reproduction

Les caractéristiques du site de reproduction telles que la surface disponible, la nature du substrat, l'exposition au vent, au rayonnement solaire et aux vagues, l'accès à la mer ainsi que le degré de stabilité et d'uniformité de ces caractéristiques influencent considérablement le comportement de reproduction des pinnipèdes (JOUVENTIN et CORNET, 1980 ; ANDERSON et HARWOOD, 1985 ; KOVACS, 1987 ; SMITHSETH et LORENTSEN, 1995). En 1985, ANDERSON et HARWOOD suggéraient que les variations du budget d'activité de phoques gris *Halichoerus grypus* de différentes colonies de reproduction étaient associées et peut-être causées par les différences topographiques entre ces habitats. Dans certains sites, les phoques gris femelles tendent à rester à terre avec leur petit durant toute la période de lactation (environ trois semaines) tandis qu'ailleurs, les mères visitent régulièrement un ou plusieurs points d'eau en laissant leur petit derrière elles, et passent jusqu'à trois fois plus de temps à se déplacer que les femelles « sédentaires ». Ces déplacements accrus ont des conséquences telles qu'une augmentation des rencontres agressives et sexuelles des femelles transitant entre leur petit et l'eau. La distance entre le site de mise bas et les points d'eau ainsi que l'accessibilité à ces points d'eau semblent déterminer si oui ou non une femelle se déplace régulièrement. Le rapport des sexes dans la colonie de reproduction pourrait aussi dépendre de la topographie : plus l'accès à la plage est limité (par exemple, par un passage entre des rochers), plus le nombre relatif de femelles par mâle est élevé. L'effort nécessaire à un mâle pour défendre une position au sein du groupe de femelles et pour en exclure les mâles rivaux semble plus élevé quand le site est d'accès très facile et les mâles passent alors plus de temps en rencontres agonistiques (interactions d'agression et de soumission). Les conséquences énergétiques et sociales de ces variations peuvent être importantes sur le succès reproducteur du phoque gris qui jeûne durant la saison de reproduction (de l'ordre de trois semaines pour les femelles et de quelques jours à six semaines pour les mâles) et ne dispose donc que d'une quantité d'énergie limitée, stockée sous forme de graisse sous-cutanée, pour assumer les coûteuses phases de la reproduction (mise bas, allaitement, accouplements).

B. Climat du site de reproduction

De nombreux pinnipèdes subissent des températures élevées durant leur saison de reproduction hors de l'eau. L'augmentation de la température de l'air peut nécessiter l'accès à l'eau ou à l'ombre car la couche de graisse sous-cutanée caractérisant les pinnipèdes limite fortement la dissipation de la chaleur dans ce milieu (GENTRY, 1973 ; CAMPAGNA et LE BOEUF, 1988 ; FRANCIS et BONESS, 1991 ; CAREY, 1992). Dès 1973, GENTRY discutait quelques effets intéressants des problèmes de thermorégulation sur le comportement reproducteur des otaries américaines. Dans la partie supérieure de la gamme de températures rencontrées par l'espèce, les individus reproducteurs se déplacent vers l'eau pour se rafraîchir, ces déplacements ayant des conséquences diverses. Les

mâles défendant des aires éloignées du bord de l'eau et ne comportant pas d'ombre sont obligés d'abandonner temporairement leur position dans la colonie pour se rendre à l'eau en traversant les zones défendues par d'autres mâles ; des mouvements en masse des femelles vers la mer s'observent également. Cette augmentation générale des déplacements des reproducteurs dans la colonie est associée à une augmentation de la fréquence des investigations sexuelles des femelles par les mâles, à une augmentation significative des rencontres agressives entre mâles et à une diminution de moitié de la fréquence des accouplements des mâles abandonnant leur aire d'influence.

La température pourrait aussi être importante pour les phocidés durant la saison de reproduction : le rôle des cuvettes de marées ou des mares d'eau douce où beaucoup de phoques gris femelles en période de lactation se rendent régulièrement n'est pas encore bien compris mais la thermorégulation pourrait intervenir (individus cherchant à se rafraîchir).

C. Prédation

En dehors de l'homme, les pinnipèdes craignent peu de prédateurs terrestres. Les chacals chassent les jeunes otaries à fourrure d'Afrique du Sud *Arctocephalus pusillus p.* (DAVID, 1987) mais la prédation joue surtout un rôle chez les phocidés de l'Arctique. La très forte pression de prédation par les ours polaires pourrait expliquer des réponses évolutives dans le comportement reproducteur telles que l'utilisation de « terriers » par les phoques marbrés *Phoca hispida* pour mettre leur petit au monde (KELLY et QUAKENBUSH, 1990 ; LYDERSEN et HAMMILL, 1993) ou encore la période de lactation extrêmement courte du phoque à capuchon *Cystophora cristata* (BOWEN *et al.*, 1985 ; OFTEDAL *et al.*, 1993) ; un sevrage rapide permettrait d'accélérer le développement du petit, réduisant sa vulnérabilité face aux prédateurs.

D. L'énergétique

Les stratégies maternelles d'élevage du petit chez les phocidés et chez les otariidés sont généralement décrites comme les deux extrêmes d'un continuum. Chez les phocidés typiques, les mères jeûnent durant toute la période de lactation du petit, n'utilisant que leurs réserves énergétiques stockées sous la forme de graisse sous-cutanée pour assurer la croissance du petit. La période de lactation de ces espèces dure généralement moins de deux mois, le cas extrême étant la période de lactation de quatre jours du phoque à capuchon. Ce type de soin maternel, intense mais bref, a permis aux phocidés de séparer nettement leurs fonctions d'alimentation et de reproduction ; ces espèces peuvent se permettre de se nourrir assez loin au large et de rechercher des proies dispersées ou peu prévisibles car, durant les périodes d'alimentation, les femelles ne sont pas retenues à terre par l'élevage d'un petit. Néanmoins, pendant la lactation, l'absence d'alimentation de la mère limite la quantité d'énergie qu'elle peut

transférer vers son petit via le lait. Le sevrage des phocidés est généralement abrupt (la mère quitte le petit et le site de reproduction du jour au lendemain, terminant définitivement ses soins maternels), ce qui limite les possibilités d'apprentissage du petit de la part de sa mère.

A l'autre extrême, chez les otariidés, les mères ont une couche de graisse sous-cutanée moins développée qui ne leur permet de stocker que l'énergie nécessaire à la première semaine d'allaitement du petit. Or chez ces espèces, la période de lactation peut durer jusqu'à deux ans. Ces mères sont donc obligées d'alterner des séjours en mer pour se nourrir et des séjours à la colonie pour allaiter leur petit. Cette stratégie rend les otariidés dépendants de ressources alimentaires abondantes et prévisibles car les mères ne peuvent se permettre d'être trop longtemps absentes de la colonie, au risque de voir leur petit perdre du poids entre les sessions d'allaitement. Par contre, ce type de soin maternel permet un investissement énergétique supérieur de la mère vers son petit qui sera sevré avec une masse corporelle relative supérieure à celle des petits phocidés. Ici, le sevrage est progressif, laissant une plus grande place aux possibilités d'apprentissage du petit avant qu'il ne se retrouve seul, ce qui augmente ses chances de survie.

Il a été suggéré que ces deux stratégies d'élevage du petit très différentes pourraient être associées à la manière dont otariidés et phocidés se sont adaptés au mode de vie aquatique. La thermorégulation des otariidés repose sur leur fourrure de qualité qui piège une couche d'air très isolante à faible profondeur mais dont l'épaisseur diminue fortement avec la pression croissante aux profondeurs plus élevées. Chez les phocidés, c'est l'épaisse couche de graisse sous-cutanée qui joue le rôle d'isolant thermique et les propriétés de cette couche sont peu affectées par la profondeur. A un certain moment de leur évolution, il est possible que les phocidés aient commencé à exploiter une source de nourriture qui se trouvait plus profondément que celle exploitée par les otariidés. La couche de graisse sous-cutanée se développant pour les besoins d'une meilleure isolation en profondeur aurait permis, comme effet secondaire, l'évolution d'une stratégie d'élevage du petit basée uniquement sur cette source d'énergie accumulée, permettant un plus grand degré de séparation entre alimentation et reproduction (JOUVENTIN et CORNET, 1980 ; BONNER, 1984 ; ANDERSON et FEDAK, 1987 ; COSTA, 1991).

A partir de ce schéma de base, des études récentes montrent que chez les plus petits des phocidés, la quantité de graisse sous-cutanée des femelles ne permet pas d'assurer toute la période de lactation sans apport de nourriture. Les mères doivent intercaler des séjours en mer pour se nourrir durant la période de lactation (FEDAK et ANDERSON, 1987 ; *Phoca vitulina* : THOMPSON *et al.*, 1994 ; BONESS *et al.*, 1994 ; *Phoca hispida* : HAMMILL *et al.*, 1991). La découverte de ce type de stratégie intermédiaire confirme le rapport entre la quantité d'énergie stockée sous forme de graisse corporelle et le degré de séparation entre alimentation et reproduction chez les pinnipèdes femelles.

E. Répartition des femelles

La répartition spatiale des pinnipèdes femelles sur un site de reproduction s'explique en grande partie par l'effet combiné des facteurs abordés plus haut. Parmi les avantages du grégarisme chez les mammifères qui pourraient s'appliquer aux pinnipèdes, on peut mentionner un plus grand choix du partenaire, des possibilités d'apprentissage à partir de membres du groupe plus expérimentés et des formes de soins alloparentaux comme chez le lion de mer australien *Neophoca cinerea* ; cette espèce forme des sortes de garderies, une mère surveillant un groupe de petits de même âge parmi lequel évolue le sien (MARLOW, 1975).

Sur la banquise, habitat très vaste et uniforme, les pinnipèdes ne forment généralement pas de larges groupes sociaux. Les espèces se reproduisant sur la banquise, comme le phoque crabier *Lobodon carcinophagus*, passent généralement leur saison de reproduction très dispersées le long de la limite banquise / mer (SINIFF *et al.*, 1979). Dans cet habitat, les mères n'ont pas besoin de se regrouper car elles peuvent trouver leur nourriture sous la glace et, dans l'hémisphère sud, ne craignent aucune prédation terrestre. Des exceptions s'observent quand certaines ressources sont localisées comme, par exemple, les trous de respiration dans la banquise, les zones d'accès à l'eau (voir cas du phoque de Weddell *Leptonychotes weddelli* plus loin) ou une ressource alimentaire distribuée en « patch ». C'est le cas du morse *Odobenus rosmarus* dont les groupes de reproduction se déplacent sur la glace en fonction de la distribution de taches localisées de mollusques récoltés par les morsés dans le sable du fond (MILLER et BONESS, 1983). Les otariidés et les phocidés qui se reproduisent sur la terre ferme se rassemblent généralement en groupes denses sur les rivages continentaux ou sur des îles mais souvent, les femelles ne s'éparpillent pas autant qu'elles le pourraient sur la surface disponible. Ce grégarisme accru semble associé à des facteurs sociaux. Par exemple, l'activité des mâles sur les sites de reproduction peut accroître la densité des femelles, les mâles cherchant à rassembler les femelles pour les contrôler et les défendre de leurs rivaux. La sélection sexuelle peut favoriser ce regroupement car une femelle se trouvant à la périphérie de la colonie est plus susceptible de s'accoupler avec un mâle périphérique subordonné incapable de s'imposer au sein du groupe. De plus, les blessures et la mort de mères et de petits causées par le harcèlement des mâles périphériques peut encore augmenter la densité des femelles par sélection naturelle (BONESS, 1991).

Un degré de fidélité au site plus élevé que prévu a été mesuré à une échelle très fine chez le phoque gris par POMEROY *et al.* (1994). Entre 1985 et 1989, des femelles marquées qui sont revenues à la colonie de reproduction étudiée ont été fidèles à leur emplacement de mise bas précédent, au sein même du site de reproduction. Ce degré de fidélité des femelles reproductrices d'une saison de reproduction à l'autre est susceptible de générer des groupes dont la localisation dans l'espace et dans le temps sont très prévisibles pour les mâles. Tout en permettant le contrôle des accès au site par des reproducteurs

dominants, la topographie offre également des repères au sol permettant probablement aux phoques de retrouver un endroit bien précis du site d'une année à l'autre. Les phoques gris mâles de ce site montraient aussi un haut degré de fidélité spatiale d'une saison de reproduction à l'autre. La possibilité d'une reconnaissance individuelle à long terme de partenaires (mâle-femelle) et d'adversaires (mâle-mâle) serait donc envisageable ; la production de petits issus du même couple parental mais nés à une ou plusieurs années d'intervalle est effectivement observée (AMOS *et al.*, 1995). Cette notion de stabilité de couples parentaux sur plusieurs années dans le cadre de systèmes de reproduction polygynes est particulièrement intéressante et justifie des études ultérieures. Parmi les avantages potentiels de cette importante fidélité annuelle au sein du site de reproduction, on peut citer la diminution de l'agression entre mâles voisins qui s'habituent peu à peu les uns aux autres, une meilleure connaissance du terrain local et une familiarité entre partenaires potentiels, les femelles tendant à être moins agressives à l'approche de mâles auxquels elles sont habituées.

Sous l'influence de tous ces facteurs, quels sont les systèmes de reproduction les plus souvent observés chez les pinnipèdes ?

Il semble que toutes les espèces de pinnipèdes étudiées sont polygynes. Les trois formes de polygynie — défense de femelles, défense de ressource et système de lek — s'observent à la fois chez les phocidés et chez les otariidés. De nombreuses otaries utilisent une stratégie de type lek, intermédiaire entre un système de lek vrai et une défense de ressource. Dans ce cadre, le choix du partenaire par les femelles pinnipèdes réceptives pourrait être plus important que ce que l'on pensait précédemment. Chez le morse, par exemple, les mères se rassemblent sur des icebergs tandis que les mâles effectuent dans l'eau des parades comportementales élaborées, combinant différents types de vocalisations, pour attirer les femelles réceptives auprès d'eux (FAY *et al.*, 1984 ; STIRLING *et al.*, 1987). Le phoque barbu *Erignathus barbatus* semble présenter un exemple peu commun d'attraction des femelles par les mâles grâce à des vocalisations à très longue portée (sorte de chant), à l'instar de ce qui est observé chez de nombreux oiseaux (CLEATOR *et al.*, 1989).

Le lion de mer de Steller *Eumetopias jubatus* et l'otarie à fourrure du Nord *Callorhinus ursinus* utilisent des systèmes polygynes de défense de ressource, tout comme le phoque de Weddell dont les mâles dominants sont en compétition pour l'accès aux aires entourant les failles dans la glace ; en effet, les femelles se regroupent pour mettre bas autour de ces failles constituant les accès vers l'eau (SINIFF *et al.*, 1977 ; CORNET et JOUVENTIN, 1981).

En ce qui concerne le degré de polygynie, il apparaît plus variable au sein des phocidés que chez les otariidés : les phoques se reproduisant sur terre

comme le phoque gris ou les éléphants de mer *Mirounga sp.* peuvent présenter un degré de polygynie extrême, avec très peu de mâles dans le groupe de reproduction par rapport au nombre de femelles ; mais on trouve aussi des colonies de reproduction du phoque gris où le rapport des sexes approche l'unité. Chez les otariidés, le degré de polygynie est toujours élevé.

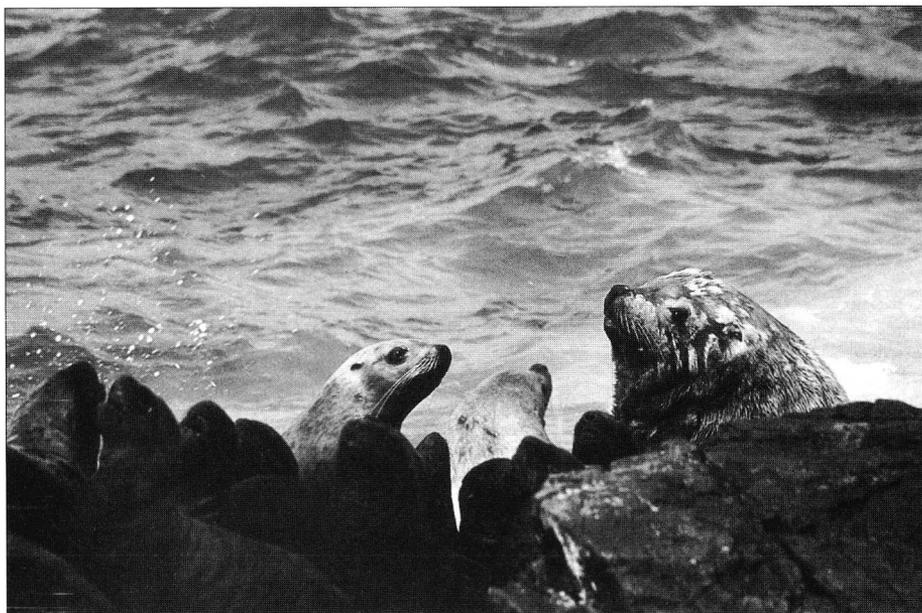


Photo 1. Dimorphisme sexuel chez le lion de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*) : profil mâle, profil femelle et juvéniles à l'avant plan. (Photo Damian Lidgard.)

Sexual dimorphism in the Steller sea lion (Eumetopias jubatus) : male or female profile, with juveniles in the front.

Chez le phoque gris, l'activité des mâles à terre pendant la saison de reproduction est essentiellement limitée, au sein des groupes de femelles, à des aires dont les limites ne sont pas strictement fixées et dont les mâles voisins ne sont pas systématiquement exclus (on observe un certain degré de recouvrement entre aires d'influence de mâles voisins) (BONESS et JAMES, 1979) ; on peut considérer ce système comme intermédiaire entre la défense de femelles et de ressource (territorialité). Chez les phoques pagophiliques (se reproduisant sur la glace) comme les phoques crabier et à capuchon, le mâle paraît garder une mère et son petit jusqu'à ce qu'elle soit réceptive puis il quitte cette femelle après l'accouplement, probablement pour assurer la garde d'une autre mère ; un mâle pourrait ainsi s'accoupler avec deux à cinq femelles et ce système, précédemment décrit comme monogamie facultative, peut être considéré comme une polygynie de faible degré (BONESS *et al.*, 1988 ; KOVACS, 1990).

F. Variabilité ou plasticité intraspécifique

La plasticité du comportement permet aux animaux de s'adapter à une série de variations environnementales. Plusieurs espèces de pinnipèdes se reproduisant dans différents types d'habitats présentent un certain degré de variabilité dans la forme ou dans le degré de polygynie. On suspecte une certaine plasticité du comportement reproducteur chez le phoque commun *Phoca vitulina* en conditions écologiques variables : des couples ou des trios s'observent sur la glace alors que sur la terre ferme, les femelles forment des groupes (ALLEN, 1985 ; THOMPSON *et al.*, 1994). Comme mentionné précédemment, le phoque gris présente également une certaine flexibilité dans son budget d'activité et dans le rapport des sexes du groupe de reproducteurs, correspondant à différents degrés de polygynie. Cette plasticité dans les systèmes de reproduction a probablement permis aux phoques communs et gris de coloniser la très large gamme d'habitats dans lesquels on les trouve aujourd'hui. La comparaison de différents sites présentant un accès à l'eau variable a montré que le rapport des sexes et le niveau d'agressivité dans les groupes de reproduction du phoque de Weddell varie en fonction des failles dans la glace, failles qui varient elles-mêmes d'une année à l'autre et d'un site à l'autre (CORNET et JOUVENTIN, 1981). Le lion de mer sud-américain *Otaria flavescens* (précédemment *byronia*) utilise soit un système de défense de femelle, soit de défense de ressource suivant la température et la topographie du site de reproduction (CAMPAGNA et LE BOEUF, 1988). Dans certaines populations du lion de mer californien *Zalophus californianus*, les femelles réceptives se rendent en petits groupes dans des zones d'eau peu profonde et « attirent l'attention » des mâles proches. Les mâles s'accouplent avec les femelles en chaleur dans ces groupes puis les femelles rejoignent leur petit dans la colonie. Sur d'autres sites de reproduction de cette même espèce, ce genre de regroupement de femelles réceptives dans l'eau ne s'observe pas (HEATH, 1989).

G. Stratégies de reproduction alternatives

Alors qu'une stratégie de reproduction principale explique souvent le succès reproducteur de la majorité des mâles et femelles d'une espèce, certains individus au succès considéré comme moindre utilisent des stratégies alternatives. Ces stratégies alternatives sont observées chez les otariidés et les phocidés : des mâles défendent des positions mal définies à la périphérie du groupe de reproduction principal et attendent que les femelles quittent le groupe vers la mer pour les prendre en chasse afin d'essayer de s'accoupler avec elles (BONESS, 1991). Chez le phoque gris, des mâles subordonnés, plus mobiles que les mâles installés au sein des groupes de femelles, semblent pouvoir réussir plusieurs accouplements au cours d'une saison de reproduction. Mais il est possible que les femelles avec lesquelles ils s'accouplent aient déjà été fécondées lors d'un accouplement antérieur avec des mâles dominants au sein du groupe. Des études génétiques permettent d'envisager de tester ce genre d'hypothèse en mesurant le succès reproducteur réel des mâles adoptant différentes stratégies.

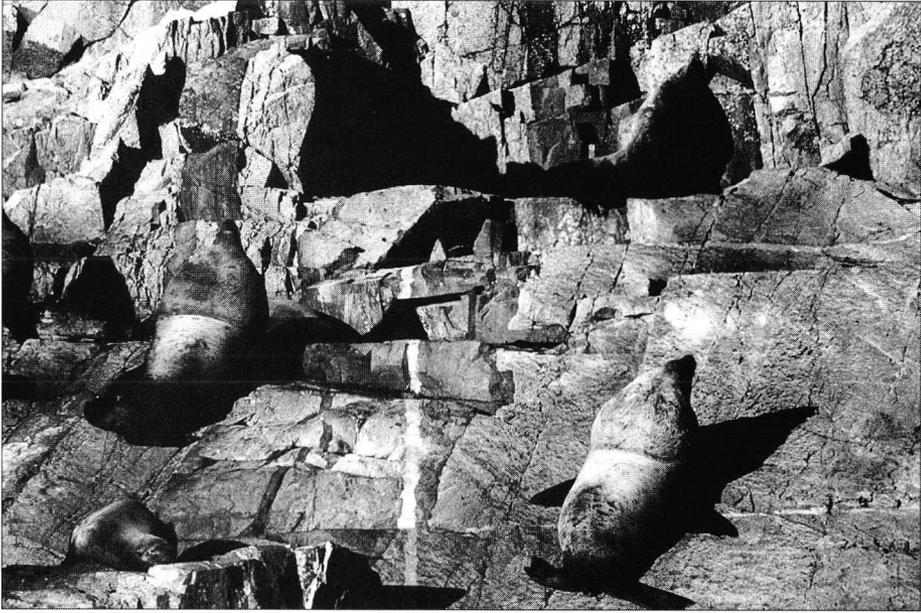


Photo 2. Défense territoriale par les mâles reproducteurs de lion de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*), Alaska. Les limites des aires d'influence sont marquées à la peinture par les biologistes. (Photo Damian Lidgard.)

Territorial defence by breeding male Steller sea lions (Eumetopias jubatus), Alaska. The limits of the defended areas are paint marked by the biologists.

AMOS *et al.* (1993) ont mis en parallèle des observations comportementales avec une analyse par empreinte génétique chez les phoques gris mâles d'une colonie de reproduction écossaise. Dans 90 % des cas où le père d'un petit était identifié dans la colonie, ce même mâle était observé à proximité de la mère du petit quand elle était en oestrus lors de la saison de reproduction suivante. Néanmoins, le succès reproducteur réel de ces mâles n'était pas proportionnel à leur statut de dominance défini par les observations comportementales ; la génétique montre que les mâles très dominants et accomplissant la majorité des accouplements dans ce groupe n'engendrent pas la majorité des petits. Un modèle simple dans lequel chaque femelle est fécondée par le mâle dominant le plus proche est donc ici erroné, ce qui nous amène à reconsidérer l'importance des stratégies de reproduction alternatives.

Conclusion

Les bases de la plupart de ces recherches remontent aux années 70 mais des résultats s'étalant sur de nombreuses saisons de reproduction, couplés à de nouvelles techniques telles que la génétique et la télémétrie satellitaire, ont récemment permis de découvrir que les pinnipèdes, traditionnellement décrits comme territoriaux, organisés en harem ou monogames, présentent en fait des

systèmes de reproduction plus subtils et variables, ne correspondant pas souvent aux définitions strictes. Il semble clair qu'un des volets les plus intéressants de ces recherches consiste en l'étude des espèces se reproduisant dans une large gamme d'environnements différents, comme le phoque gris, et permettant d'illustrer le potentiel adaptatif du comportement de reproduction des pinnipèdes.

REMERCIEMENTS

Ce texte est basé sur une communication donnée lors du Second Congrès Européen de Mammalogie, Southampton, UK, 1995. Je remercie le Dr R. LIBOIS pour m'avoir donné l'occasion de participer à cette réunion et pour ses commentaires sur une version précédente de ce texte.

RÉFÉRENCES

- ALLEN S.G. (1985). — Mating behavior in the harbor seal. *Mar. Mamm. Sci.*, **1** : 84-87.
- AMOS W., S.D. TWISS, P.P. POMEROY et S.S. ANDERSON (1993). — Male mating success and paternity in the grey seal, *Halichoerus grypus* : a study using DNA fingerprinting. *Proc. R. Soc. Lond.*, **252** : 199-207.
- AMOS W., S.D. TWISS, P.P. POMEROY et S.S. ANDERSON (1995). — Evidence for Mate Fidelity in the Gray seal. *Science*, **268** : 1897-1899.
- ANDERSON S.S. et M.A. FEDAK (1985). — Grey seal males : energetic and behavioural links between size and sexual success. *Anim. Behav.*, **33** : 829-838.
- ANDERSON S.S. et M.A. FEDAK (1987). — The energetics of sexual success of grey seals and comparison with the costs of reproduction in other pinnipeds. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **57** : 313-341.
- ANDERSON S.S. et J. HARWOOD (1985). — Time budgets and topography : how energy reserves and terrain determine the breeding behaviour of grey seals. *Anim. Behav.*, **33** : 1343-1348.
- BAKER J. (1984). — Mortality and morbidity in Grey seal pups (*Halichoerus grypus*). Studies on its causes, effects of environment, the nature and sources of infectious agents and the immunological status of pups. *J. Zool., Lond.*, **203** : 23-48.
- BARTHOLOMEW G.A. (1970). — A model for the evolution of Pinniped polygyny. *Evolution*, **24** (3) : 546-559.
- BONESS D.J. (1991). — Determinants of mating systems in the Otariidae (Pinnipedia). 1-44 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman and Hall, London.
- BONESS D.J. et H. JAMES (1979). — Reproductive behaviour of the grey seal (*Halichoerus grypus*) on Sable Islet, Nova Scotia. *J. Zool., Lond.*, **188** : 477-500.
- BONESS D.J., W.D. BOWEN et O.T. OFTEDAL (1988). — Evidence of polygyny from spatial patterns of hooded seals (*Cystophora cristata*). *Can. J. Zool.*, **63** : 703-706.
- BONESS D.J., W.D. BOWEN et O.T. OFTEDAL (1994). — Evidence of a maternal foraging cycle resembling that of otariid seals in a small phocid, the harbor seal. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **34** (2) : 95-104.

- BONNER W.N. (1984). — Lactation strategies in pinnipeds : problems for a marine mammalian group. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **51** : 253-272.
- BOWEN W.D. (1991). — Behavioural ecology of pinniped neonates. 61-127 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman and Hall, London.
- BOWEN W.D., O.T. OFTEDAL et D.J. BONESS (1985). — Birth to weaning in 4 days : remarkable growth in the hooded seal, *Cystophora cristata*. *Can. J. Zool.*, **63** : 2841-2846.
- CAMPAGNA C. et B.J. LE BOEUF (1988). — Thermoregulatory behaviour of southern sea lions and its effects on mating strategies. *Behaviour*, **107** : 73-90.
- CLEATOR H.J., I. STIRLING et T.G. SMITH (1989). — Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erignathus barbatus*). *Can. J. Zool.*, **67** : 1900-1910.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1989). — Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B236** : 339-372.
- CORNET A. et P. JOUVENTIN (1981). — Le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellei* L.) à Pointe Géologie et sa plasticité sociale. *Mammalia*, **44** (4) : 231-250.
- COSTA D.P. (1991). — Reproductive and foraging energetics of pinnipeds : Implications for life history patterns. 300-344 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman and Hall, London.
- DAVID J.H.M. (1987). — South African fur seal *Arctocephalus pusillus pusillus*. 65-72 in : *Status, Biology and Ecology of fur seals*. Eds. Croxall J.P. and R.L. Gentry, NOAA Tech. Rep. NMFS 51.
- DAVIES N.B. (1991). — Mating systems. 263-294 in : J.R. Krebs and N.B. Davies (Eds.), 3rd Edition : *Behavioural ecology : An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- EMLÉN S.T. et L.W. ORING (1977). — Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** (4300) : 213-223.
- FAY F.H., G.C. RAY et A.A. KIBAL'CHICH (1984). — Time and location of mating and associated behaviour of the Pacific Walrus, *Odobenus rosmarus divergens* ILLIGER. 89-99 in : *Soviet-American Cooperative research on Marine Mammals : Vol. 1 Pinnipeds*. NOAA Tech. Rep. NMFS 12.
- FEDAK M.A. et S.S. ANDERSON (1987). — The energetics of lactation : accurate measurements from a large wild mammal, the grey seal (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **198** : 473-479.
- FRANCIS J.M. et D.J. BONESS (1991). — The effect of thermoregulatory behaviour on the mating system of the Juan Fernández fur seal, *Arctocephalus philippii*. *Behaviour*, **119** (1-2), 104-126.
- GENTRY R.L. (1973). — Thermoregulatory behaviour of eared seals. *Behaviour*, **46** : 73-93.
- GENTRY R.L. (1975). — Comparative social behaviour of eared seals. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, **169** : 189-194.
- GRAFEN A. (1988). — On the use of data on lifetime reproductive success. 454-472 in : T.H. Clutton-Brock (Ed.) : *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- HAMMILL M.O., C. LYDERSEN, M. RYG et T.G. SMITH (1991). — Lactation in the ringed seal (*Phoca hispida*). *J. Fish. Aquat. Sci.*, **48** : 2471-2476.
- HEATH C.B. (1989). — *The behavioral ecology of the California sea lion*. PhD thesis, University of California, Santa Cruz.

- JOUVENTIN P. et A. CORNET (1980). — The sociobiology of pinnipeds. *Adv. Stud. Behav.*, **11** : 121-141.
- KELLY B.P. et L.T. QUAKENBUSH (1990). — Spatiotemporal use of lairs by ringed seal (*Phoca hispida*). *Can. J. Zool.*, **68** : 2503-2512.
- KOVACS K.M. (1987). — Maternal behaviour and early behavioural ontogeny of grey seal (*Halichoerus grypus*) on the Isle of May, UK. *J. Zool., Lond.*, **213** : 697-715.
- KOVACS K.M. (1990). — Mating strategies in the hooded seal (*Cystophora cristata*). *Can. J. Zool.*, **68** : 2499-2502.
- LE BOEUF B.J. (1991). — Pinniped mating system on let, ice and in the water. Emphasis on the Phocidae. 45-65 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman and Hall, London.
- LYDERSEN C. et M.O. HAMMILL (1993). — Diving in ringed seal (*Phoca hispida*) pups during the nursing period. *Can. J. Zool.*, **71** (5) : 991-996.
- MARLOW B. (1975). — The comparative behaviour of the Australasian sea lions *Neophoca cinerea* and *Phocarcetos hookeri* (Pinnipedia : Otariidae). *Mammalia*, **39** (2) : 159-230.
- MILLER E.H. et D.J. BONESS (1983). — Summer behaviour of Atlantic walruses *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.) at Coats Islet, N.W.T. (Canada). *Z. Säugetierkunde*, **48** : 298-313.
- OFTEDAL O., W.D. BOWEN et D.J. BONESS (1993). — Energy transfer by lactating hooded seals and nutrient deposition in their pups during the four days from birth to weaning. *Physiol. Zool.*, **66** (3) : 412-436.
- POMEROY P.P., S.S. ANDERSON, S.D. TWISS et B.J. MCCONNELL (1994). — Dispersion and site fidelity of breeding female grey seals on North Rona, Scotlet. *J. Zool., Lond.*, **233** : 429-447.
- RALLS K. (1977). — Sexual dimorphism in mammals : avian models and unanswered questions. *Amer. Nat.*, **111** : 917-938.
- SINIFF D.B., D.P. DEMASTER et R.J. HOFMAN (1977). — An analysis of the dynamics of a weddell seal population. *Ecol. Monographs*, **47** : 319-335.
- SINIFF D.B., I. STIRLING, J.L. BENGSTON et R.A. REICHLER (1979). — Social and reproductive behaviour of crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) during the Austral spring. *Can. J. Zool.*, **57** : 2243-2255.
- SMISETH P.T. et S.-H. LORENTSEN (1995). — Behaviour of female and pup grey seals *Halichoerus grypus* during the breeding period at Froan, Norway. *J. Zool., Lond.*, **236** : 11-16.
- STIRLING I. (1983). — The evolution of mating systems in pinnipeds. 489-527 in : J.F. Eisenberg and D.G. Kleiman (Eds.) : *Recent advances in the study of Mammalian behaviour*. Am. Soc. Mamm. Spec. Publ. 7.
- STIRLING I., W. CALVERT et C. SPENCER (1987). — Evidence of stereotyped underwater vocalizations of male Atlantic Walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*). *Can. J. Zool.*, **65** : 2311-2321.
- THOMPSON P.M., D. MILLER, R. COOPER et P.S. HAMMOND (1994). — Changes in the distribution and activity of female harbour seals during the breeding season : implications for their lactation strategy and mating patterns. *J. Anim. Ecol.*, **63** : 24-30.
- TWISS S.D., P.P. POMEROY et S.S. ANDERSON (1993). — Dispersion and site fidelity of breeding male grey seals on North Rona, Scotlet. *J. Zool., Lond.*, **233** : 683-693.