



HAL
open science

Un point sur la zone de contact entre les deux contrefaisants *Hippolais icterina* et *Hippolais polyglotta*.

Bruno Faivre, Jean Secondi

► To cite this version:

Bruno Faivre, Jean Secondi. Un point sur la zone de contact entre les deux contrefaisants *Hippolais icterina* et *Hippolais polyglotta*.. *Alauda*, 2008, 76. hal-00491453

HAL Id: hal-00491453

<https://hal.science/hal-00491453>

Submitted on 24 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Un point sur la zone de contact entre les deux contrefaisants *Hippolais icterina* et *H. polyglotta*

Bruno FAIVRE* & Jean SECONDI**

Résumé

Le cas du Grand contrefaisant (*Hippolais icterina*) et du Petit contrefaisant (*Hippolais polyglotta*) en sympatrie représente un contexte de zone d'hybridation « mobile » particulièrement intéressant d'un point de vue écologique et évolutif. Les travaux de Camille Ferry ont apporté une somme de connaissances importante sur le contexte écologique et comportemental de la vie en sympatrie pour ces deux espèces et initié plusieurs recherches dédiées en particulier aux conséquences morphologiques et vocales de la coexistence sympatrique des deux contrefaisants. Ces recherches montrent notamment des modifications morphologiques chez *H. icterina* dans le sens d'une plus grande ressemblance avec *H. polyglotta*, ainsi qu'une convergence des chants des deux espèces en sympatrie. De plus, des analyses moléculaires ont montré l'existence d'une hybridation peu fréquente mais bien avérée et d'introgression entre les deux espèces dans des secteurs proches de la zone de sympatrie et à l'intérieur de cette zone.

Mots-clés : espèces jumelles, hybridation, chant, morphologie, *Hippolais*.

* Université de Bourgogne - UMR CNRS BioGéoSciences - Boulevard Gabriel - 21000 DIJON

** Université d'Angers Belle-Beille - Laboratoire Paysages et Biodiversité - 2 Boulevard Lavoisier - 49045 ANGERS

Introduction

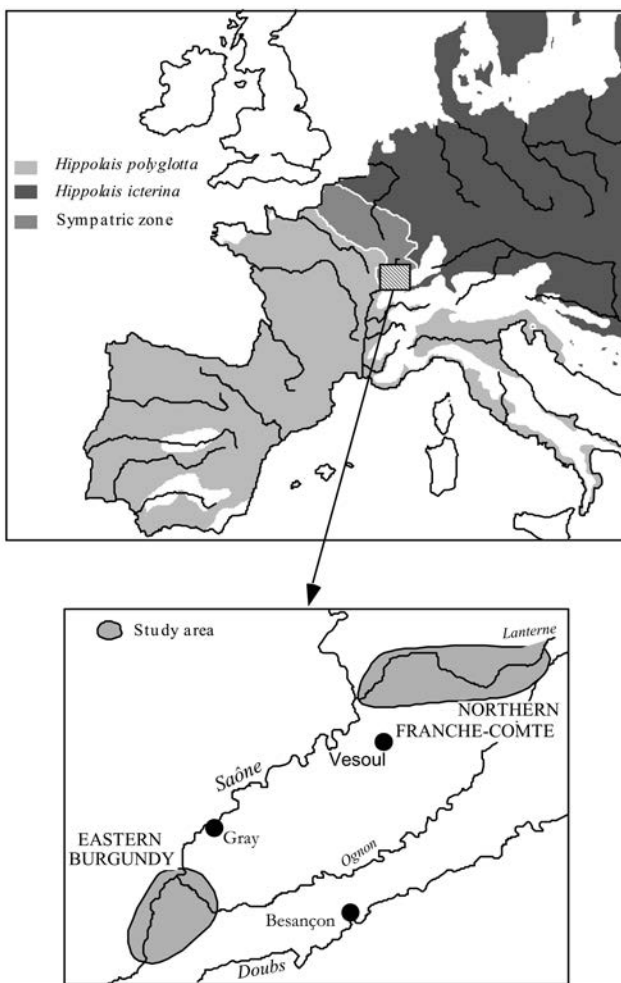
Les zones de contact entre espèces affines (proches taxonomiquement et morphologiquement) représentent des situations privilégiées pour aborder des questions d'ordres écologique et évolutif. En effet, elles conduisent à s'interroger sur les mécanismes qui contribuent à maintenir un certain niveau de différenciation écologique malgré une morphologie et des aptitudes comportementales voisines, et aussi sur les phénomènes, comme l'hybridation, qui participent à « brouiller » les identités spécifiques dans un schéma de coexistence.

La compétition interspécifique fait partie des mécanismes fréquemment et historiquement invoqués pour expliquer l'apparition ou le maintien d'un certain niveau de divergence écologique entre espèces semblables (voir par exemple MAC ARTHUR 1972). D'une manière générale, la compétition interspécifique pour les ressources est perçue comme une force sélective qui conduit à une divergence écologique accrue des espèces proches lorsqu'elles sont en sympatrie, écart qui se manifeste aussi souvent par une plus grande divergence morphologique dans ce contexte (SCHLÜTER *et al.*, 1985). Cependant, certains auteurs ont considéré que la compétition pouvait au contraire conduire à une ressemblance accrue dans les zones de contact, de manière à favoriser un phénomène particulier, à savoir la territorialité interspécifique qui revient à un partage de l'espace plutôt qu'à un partage d'autres ressources entre individus d'espèces différentes (CODY, 1973).

Bien sûr, d'autres phénomènes peuvent avoir des incidences écologiques et évolutives cruciales en zone de contact, et en particulier l'hybridation dont l'étude apporte certains éléments de compréhension, y compris dans des domaines très visibles actuellement comme la biologie de la conservation (BARTON & HEWITT, 1985 ; HARRISON, 1993 ; RHYMER & SIMBERLOFF, 1996 ; ALLENDORF *et al.*, 2001). Outre le fait que les hybrides possèdent des caractères intermédiaires, l'introgression (c'est-à-dire le transfert de matériel génétique d'une espèce à l'autre dans les cas où des hybrides féconds s'apparient avec les espèces « parentales ») participe également aux changements phénotypiques morphologiques ou comportementaux entre les populations selon qu'elles sont situées dans la zone de contact ou qu'elles en sont éloignées. Dans les cas extrêmes, l'hybridation peut conduire à la « dilution » totale d'une espèce dans une autre et à sa disparition par introgression (RHYMER & SIMBERLOFF, 1996). L'étude de l'hybridation en zone de contact chez les oiseaux est illustrée par de nombreux exemples (ROHWER, 1972 ; RISING, 1983, 1996 ; GILL 1997 ; ROHWER *et al.*, 2001).

Les deux contrefaisants représentent un cas typique de ce genre de situation. Il s'agit en effet de deux espèces dites « jumelles », ce qui signifie qu'elles sont phylogénétiquement très proches, et morphologiquement presque indistinctes hormis sur quelques critères morphologiques très précis qui demandent d'avoir les oiseaux en main (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1991). Le Petit Contrefaisant *Hippolais polyglotta* niche dans le Sud et l'Ouest de l'Europe jusqu'en Afrique du Nord, alors que le Grand Contrefaisant *H. icterina* se reproduit dans le Nord et l'Est de l'Europe. Les deux espèces se rencontrent sur une mince bande de sympatrie passant dans le Nord et l'Est de la France dans la seconde moitié du 20^e siècle, et qui a glissé régulièrement vers le Nord et l'Est durant cette période au moins (figure 1). Cette situation correspond vraisemblablement à un contact secondaire, à la faveur du réchauffement interglaciaire actuel, entre deux populations issues d'une seule et même espèce initiale et ayant évolué en allopatrie après une séparation due aux événements glaciaires (SOLOMONSEN *in* FERRY, 1962).

Après, sans doute, une période d'intense confusion entre les deux espèces, les choses se sont clarifiées sur leur répartition en France avec les travaux de JOUARD (1935). C'est Camille FERRY qui le premier a localisé précisément le contact entre ces deux espèces et les lieux de sympatrie en Bourgogne (FERRY, 1962, 1966). Il a très vite perçu l'intérêt d'une telle configuration et a effectué toute une série de travaux remarquables qui ont précisé l'écologie, et certains aspects comportementaux, des deux espèces en sympatrie (FERRY, 1974, 1975, 1977, 1980a ; FERRY & DESCHAINTE, 1974). Il a notamment décelé un phénomène important en sympatrie : la convergence écologique. Ceci se résume par le fait que les habitats des deux espèces sont plus similaires lorsqu'elles nichent en sympatrie que lorsqu'elles se reproduisent en allopatrie (FERRY, 1975). Il a également noté un aspect qui est peut être associé au point précédent, à savoir la territorialité interspécifique qui agit de telle sorte que les mâles des deux espèces s'excluent spatialement lorsqu'ils sont confrontés, comme s'ils appartenaient à une seule et même espèce (FERRY, 1977, 1980). Dans la mesure où chez les oiseaux le chant est une composante majeure du marquage territorial, Camille FERRY s'est penché sur cet aspect en réalisant des expériences qui ont clairement montré que les mâles d'une espèce réagissaient au chant des mâles de l'autre espèce (FERRY & DESCHAINTE, 1974). Ceci est une preuve qu'ils sont capables de se « comprendre » (FERRY 1980a), sans doute en partageant des signaux communs, ou encore en ayant développé la capacité de s'identifier mutuellement. La réaction mutuelle au chant de l'autre espèce par l'augmentation de l'intensité des vocalisations chez ces deux espèces à été montrée plus récemment (SECONDI *et al.*, 1999). Si les mâles des deux espèces interagissent, cela laisse entrevoir la possibilité que mâles et femelles des deux espèces interagissent également pour aboutir à l'hybridation. C'est ce que Camille FERRY a également remarqué avec une première mention de l'hybridation entre un mâle *H. poly-*



Extrait de Faivre et al 1999, Journal of Avian Biology

glotta et une femelle *H. icterina* en Bourgogne (FERRY, 1980b). Il a observé 3 autres couples mixtes par la suite, pouvant donner des jeunes à l'envol, et 5 nouveaux cas ont été également rapportés, toujours en Bourgogne (FAIVRE *et al.*, 1999).

La situation des deux contrefaisants est complexe par les liens qui semblent associer ces deux espèces, et aussi parce que la zone de sympatrie se décale vers le Nord-Est sans que l'on puisse réellement en expliquer le déterminisme ultime (même si le changement climatique récent peut fournir une explication « facile »). Les deux espèces semblent choisir des habitats plus similaires lorsqu'elles vivent en sympatrie ; les territoires sont alors disjoints. Elles peuvent également communiquer au niveau interspécifique et même s'hybrider. Cela pose un certain nombre de questions sur le caractère adaptatif ou non des phénomènes observés en sympatrie. Participent-ils à améliorer les conditions de coexistence des deux espèces ? Sont-ils uniquement une des conséquences de l'hybridation ou encore une conséquence plus ou moins « fortuite » du simple fait que les espèces ont peu divergé ?

Les travaux de Camille FERRY ont bien souligné l'intérêt de cette situation et sa complexité, et ont désigné de nombreuses perspectives. Certaines d'entre-elles ont été explorées (FAIVRE, 1993) jusqu'à ce que le contexte de sympatrie bourguignonne disparaisse suite au retrait de *H. icterina* (dernière observation en 1996). D'autres investigations ont cependant été poursuivies à une échelle plus large et l'objectif présent est de résumer certaines connaissances acquises plus récemment sur ces deux espèces en sympatrie, et sur l'importance possible de l'hybridation. En effet, les zones hybrides « mobiles » ont suscité un intérêt récent dans la mesure où elles permettent d'explorer certaines hypothèses sur la dynamique de l'hybridation (GILL, 1997 ; ROHWER *et al.*, 2001 ; DASMAHAPATRA *et al.*, 2002). Le cas des contrefaisants présente donc ce genre d'intérêt. En effet, il devient concevable, notamment avec des approches moléculaires croisées avec les connaissances historiques, de chercher les traces de présence d'une espèce là où elle a maintenant disparu, et également de chercher les premiers signes d'hybridation là où une espèce étend son aire. Grâce aux travaux de Camille FERRY, nous disposons d'un certain nombre de repères historiques. Le suivi de populations qu'il a initié au début des années 1960 avec la capture d'un certain nombre d'individus nous a procuré des mesures morphologiques prises sur les deux espèces en sympatrie durant une période de plus de 30 années. Cela a permis d'approcher certaines conséquences morphologiques de la coexistence entre les deux espèces. Ensuite, le chant étant un élément crucial de communication interspécifique, nous avons étudié certaines de ces caractéristiques pour les deux contrefaisants dans différents contextes géographiques, avec ou sans coexistence. Enfin, quels que soient les résultats des approches morphologiques et vocales, ils ne permettent pas de savoir si les phénomènes observés sont d'origine purement environnementale (l'environnement incluant la présence ou l'absence de coexistence) ou s'ils possèdent un déterminisme génétique offrant une réalité à l'hybridation et à l'introgession. Pour tenter de répondre à cela, nous avons également prospecté les possibilités d'hybridation et d'introgession dans les deux populations à l'aide d'analyses moléculaires.

Changement morphologique en sympatrie : diminution de la longueur d'aile chez *H. icterina*

Nous avons abordé cet aspect à travers les deux principaux caractères diagnostiques utilisés lorsque l'on possède les oiseaux en main : la longueur de l'aile d'une part et la formule alaire d'autre part. Chez *H. icterina* la longueur de l'aile pliée excède toujours 70 mm, la pointe de la deuxième rémige primaire dépasse celle de la 5^e rémige primaire, et la pointe de la première rémige primaire ne dépasse pas celle des grandes couvertes sus-alaires. En revanche, chez *H. polyglotta*, la longueur de l'aile pliée n'excède pas 70 mm, la pointe de la deuxième rémige primaire est dépassée, celle de la 5^e rémige primaire et la pointe de la première rémige primaire ne dépasse pas celle des grandes couvertes sus-alaires (GLÜTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1991 ; CRAMP, 1992).

Nous disposons de telles données morphologiques depuis 1965 jusqu'en 1996 (date de la dernière capture) dans la partie nord du val de Saône bourguignon, là où la sympatrie était avérée au moins depuis le milieu du 20^e siècle (FERRY, 1962) et probablement plus ancienne (JOUARD, 1935). Par ailleurs, nous avons également réalisé des captures et mesures morphologiques des deux espèces, en 1996, dans un secteur de sympatrie plus récent, la vallée de la Lanterne en Haute-Saône (Franche-Comté), où *H. polyglotta* s'est vraisemblablement implantée dans les années 1980 lors de son mouvement d'expansion

vers le nord-est (PIOTTE, 1984) (figure 1). Nous avons découpé la durée de suivi bourguignon en deux périodes disjointes d'une dizaine d'années, la première de 1965 à 1976 et la seconde de 1985 à 1996. Entre ces deux périodes, la population de Grand Contrefaisant avait nettement fléchi et il n'était pratiquement plus possible de trouver cette espèce seule (c'est-à-dire en allotopie) dans la partie bourguignonne de la zone de contact (FAIVRE *et al.*, 1999). Elle était donc devenue rare et systématiquement en promiscuité avec le Petit Contrefaisant. Ceci est bien illustré par la diminution du nombre de sites de reproduction de cette espèce entre les deux périodes (62 sites en 1965/76 et 20 en 1985/96), ainsi que par la proportion de sites où elle nichait sans l'autre espèce dans son voisinage immédiat (40/62 en 1965/76 et 3/20 en 1985/96). Notons que la proportion de sites où *H. icterina* nichait seule en Bourgogne durant les années 1965/76 était du même ordre que pour la Franche-Comté en 1996 (7 sites sur 11 étudiés).

Les deux principaux constats issus de ce travail (FAIVRE *et al.*, 1999) ont été que la longueur de l'aile pliée a visiblement diminué dans la zone de sympatrie bourguignonne entre les périodes 1965/76 et 1985/96 (figure 2). Les longueurs observées en Bourgogne durant la première période se sont avérées du même ordre que celles mesurées plus récemment en Franche-Comté (figure 2). De plus, la proportion d'individus classés *H. icterina* relativement à leur longueur d'aile, et présentant une formule alaire inversée sur tout ou partie des critères considérés a nettement augmenté entre les deux périodes en zone de sympatrie bourguignonne. En effet, alors qu'aucun des 14 grands contrefaisants capturés en 1965/76 ne présentait de formule « anormale », 13 individus parmi les 57 mesurés durant la période 1985/96 ont été considérés comme « non conformes » (FAIVRE *et al.*, 1999). Notons que le nombre de cas de « non conformité » dans la période récente en Franche-Comté s'est avéré très faible (1 cas sur 21).

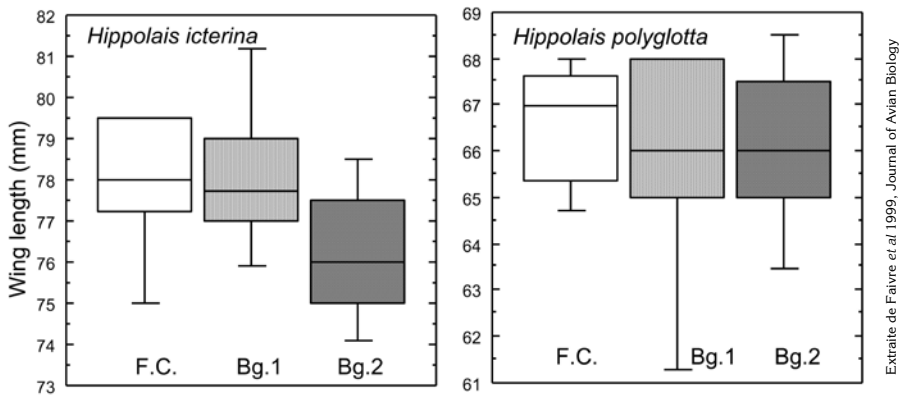


Figure 2. Boîte à moustache représentant la longueur d'aile de *Hippolais icterina* et *H. polyglotta* dans le nord de la Franche-Comté en 1996 (F.C.), l'est de la Bourgogne entre 1965 et 1976 (Bg. 1), et l'est de la Bourgogne entre 1985 and 1996 (Bg. 2).

Globalement, ces résultats suggèrent le rôle de l'hybridation, et donc d'une introgression, dans le phénomène de modifications morphologiques observées chez le Grand Contrefaisant durant sa phase de retrait géographique. De tels changements ont d'ailleurs été constatés dans des situations similaires, comme par exemple entre deux espèces de Colibri (GRAVES & NEWFIELD, 1996). De surcroît, le fait qu'une seule des deux espèces soit concernée par de telles modifications conduit à évoquer une introgression unidirectionnelle de *H. polyglotta* vers *H. icterina* (RHYMER & SIMBERLOFF, 1996) ce qui est possible si les croisements d'individus hybrides avec *H. icterina* sont beaucoup plus fréquents ou beaucoup plus productifs qu'avec *H. polyglotta*. Pour aller plus loin dans l'interprétation de cela, il faut garder en mémoire le contexte de déclin démographique de *H. icterina*. En pratique, les individus de cette espèce se sont trouvés dans des situations d'énorme déséquilibre numérique en faveur de l'autre espèce, avec par conséquent une très faible disponibilité de partenaires de reproduction conspécifiques et *a priori* une plus forte disponibilité de partenaires hétérospécifiques. Ainsi, dans une configuration où des individus *H. icterina* (en particulier des femelles) avaient des difficultés à trouver un partenaire de leur espèce, ils ont pu choisir par défaut un partenaire de l'autre espèce et produire ainsi des hybrides dans les populations sympatriques (BARTON & HEWITT, 1985). De tels cas

ont été mentionnés chez plusieurs paires d'espèces affines d'oiseaux (GILL & MURRAY, 1972 ; RANDLER, 2002). Cette interprétation reste fragile car, par exemple, les couples mixtes détectés (9 au total) concernaient autant de fois un mâle *polyglotta* et une femelle *icterina* que l'inverse, et on peut donc se demander pourquoi des femelles *polyglotta* (les femelles sont souvent le sexe qui choisit son partenaire de reproduction chez les oiseaux) ont choisi de s'apparier avec un mâle de l'autre espèce alors qu'elles disposaient sans doute de nombreux partenaires de leur propre espèce ?

Une autre explication, difficile à vérifier, peut être que la zone de sympatrie qui est en limite d'aire occidentale pour *H. icterina* fonctionne comme une zone « puits » dans laquelle s'implantent des individus de moindre qualité et dotés par exemple d'une morphologie plus étriquée (KIRKPATRICK & BARTON, 1997).

En tous cas, l'existence de signaux vocaux favorisant la communication interspécifique décrite par FERRY & DESCHAINTE (1974) a sans doute favorisé les accouplements mixtes. Ceci rend l'étude du chant, signal intra- et intersexuels, particulièrement intéressante dans ce contexte.

Convergence des chants en sympatrie

Dans un contexte d'hybridation possible ou encore de sélection de mécanismes propres à infléchir les interactions compétitives entre les deux espèces, l'étude du chant présentait évidemment une importance de premier plan. Nous avons donc étudié ce comportement en décrivant les chants enregistrés sur des individus des deux espèces appartenant à plusieurs populations allopatriques et sympatriques (SECONDI *et al.*, 2003). Plus précisément, nous avons décrit le chant d'un échantillon de mâles *H. icterina* enregistrés dans 3 populations allopatriques en Belgique, en Allemagne, et en Finlande, et dans 2 populations sympatriques en Bourgogne et en Franche-Comté. Par ailleurs, nous avons décrit les chants de *H. polyglotta* dans 4 populations allopatriques en Espagne et dans le centre et le sud de la France, ainsi dans « notre » population sympatrique bourguignonne. Globalement, les sites se distribuaient sur un axe géographique orienté SO-NE allant de l'Espagne à la Finlande et recoupant donc les zones de reproduction allopatriques des deux espèces ainsi que la zone de sympatrie.

Le chant des contrefaisants est complexe du fait de la diversité des éléments (ou motifs) qu'ils y incluent, et de leur aptitude imitatrice. Nous l'avons décrit à partir de spectrogrammes issus d'enregistrements numérisés en considérant trois types de descripteurs : (i) des descripteurs temporels prenant en compte la durée des éléments du chant et la durée des silences entre éléments, (ii) des descripteurs fréquentiels prenant en compte les fréquences maximales, minimales, et les écarts de fréquences (maximale – minimale) et (iii) des descripteurs de syntaxe illustrant par exemple le nombre de répétitions d'un élément donné du chant, ou encore le nombre de répétitions d'une série d'éléments (SECONDI *et al.*, 2003). Au total, 12 descripteurs ont été mesurés.

Le premier résultat issu de cette étude portant sur 30 *H. polyglotta* et 24 *H. icterina* allopatriques, est que les deux espèces se différenciaient très bien lorsque l'on considérait les populations allopatriques. En effet, 9 des 12 descripteurs séparaient clairement les deux espèces, en particulier les descripteurs temporels et syntaxiques. Ainsi, en utilisant une procédure statistique pour attribuer un individu à l'une ou l'autre des deux espèces d'après les caractéristiques de son chant, nous n'avons obtenu qu'un seul individu mal classé (un *H. icterina*) sur l'ensemble de l'échantillon, ce qui est négligeable (SECONDI *et al.*, 2003). De manière globale, on peut dire que le Grand Contrefaisant chante plus lentement et produit plus de répétitions que le Petit.

En comparant les chants sympatriques (21 pour *H. polyglotta* et 29 pour *H. icterina*) et allopatriques des deux espèces, nous avons constaté des différences sur 3 descripteurs temporels et syntaxiques. Ainsi, les chants sympatriques des deux espèces peuvent être discernés de leurs chants allopatriques, et les changements observés vont dans le sens d'une convergence des chants en sympatrie. En résumé, les chants des deux espèces diffèrent bien moins en sympatrie qu'en allopatrie. Chez *H. icterina*, un descripteur temporel du chant convergeait nettement vers l'autre espèce en sympatrie, et pour *H. polyglotta* la convergence était surtout marquée pour la syntaxe. Concrètement, *H. icterina* tendait à produire un chant plus rapide alors qu'*H. polyglotta* incluait plus de répétition dans son signal en sympatrie. Ceci s'est confirmé de manière plus globale en analysant des descripteurs synthétiques, produits par des analyses discriminantes à partir des 12 descripteurs

de base, qui ont bien montré la convergence interspécifique en sympatrie (figure 3). De plus, alors que le classement des chants allopatriques dans l'une ou l'autre espèce les séparait totalement (à un individu près), la chose était plus floue en ce qui concerne les chants sympatriques où la proportion d'individus classés dans l'autre espèce est apparue plus élevée. Ceci est illustré par la figure 4 basée sur des descripteurs synthétiques et qui montre une séparation nette des deux espèces en allopatrie et un chevauchement notable en sympatrie.

Comme pour la morphologie, ces résultats suggèrent le rôle de l'hybridation dans le phénomène de convergence observé, d'autant plus que les variations géographiques du chant évoquent un cline vocal, comme cela a pu être observé pour des traits génétiquement déterminés en zone hybrides (SANDERSON *et al.*, 1992 ; MOUSSEAU & HOWARD, 1998). Cependant, on peut aussi invoquer le rôle de la compétition comme mécanisme à la base de la convergence qui prendrait alors un caractère adaptatif en maintenant un fort niveau de réaction interspécifique entre mâles des deux espèces (FERRY & DESCHAINTE, 1974 ; SECONDI *et al.*, 1999), élément essentiel de la territorialité interspécifique qui abouti à un partage de l'espace (MOYNIHAN, 1968 ; CODY, 1973).

Quoi qu'il en soit, certains aspects demeurent singuliers et suggèrent l'action d'autres mécanismes dans cette convergence. En particulier, ce ne sont pas les mêmes caractéristiques du chant qui semblent affectées en sympatrie pour les deux espèces (voir plus haut), ce qui ne soutient guère l'idée d'hybridation et d'introgession. Deux autres hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la plus grande ressemblance des chants observée en sympatrie. Tout d'abord, la convergence d'habitat en sympatrie, telle qu'elle a été décrite par FERRY (1975). En effet, les caractéristiques de l'habitat peuvent influencer le chant, et la vie dans des habitats plus semblables en sympatrie qu'en allopatrie peut être à l'origine de la plus forte ressemblance vocale observée (BADAYEV & LEAK, 1997). Ensuite, la coexistence suppose que les jeunes d'une espèce se développent en présence de mâles chanteurs de l'autre espèce dans leur voisinage immédiat. Dans la mesure où, chez les oscines, le chant est largement appris au début de l'existence à partir de tuteurs « adultes », les jeunes d'une espèce peuvent très bien emprunter des éléments de chants appartenant à des tuteurs hétérosppécifiques (EMLEN *et al.*, 1975 ; HELB *et al.*, 1985 ; GRANT & GRANT, 1997). Ainsi, une ressemblance accrue de ce trait peut être attendue en sympatrie.

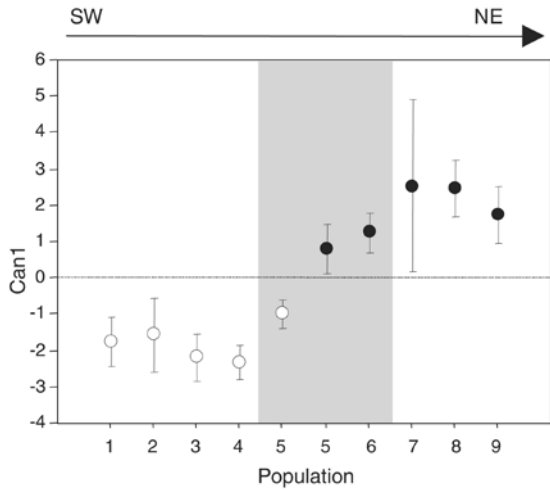


Figure 3. Variation spatiale du chant de *Hippolais polyglotta* (cercles blancs) et de *H. icterina* (cercles noirs). Les valeurs représentées sont les moyennes par population (\pm intervalle de confiance à 95 %) du premier axe canonique calculé à partir de 12 variables. La zone grisée représente les sites à l'intérieur de la zone de contact. Les sites sont ordonnés selon un axe sud-ouest - nord-est mais la distance entre les sites sur cet axe n'est pas représentée.

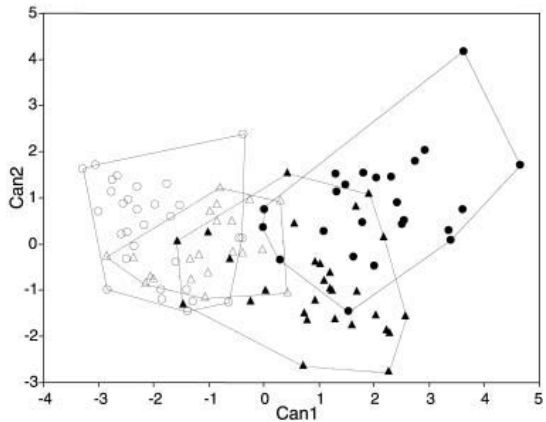


Figure 4. Graphe bivarié représentant la distribution des populations sympatriques et allopatriques de *Hippolais icterina* et *H. polyglotta* d'après les scores des deux premiers axes canoniques d'une analyse discriminante réalisée sur 12 variables du chant. Les deux espèces sont considérées comme deux groupes dans l'analyse mais 4 groupes sont représentés sur le graphique : *H. icterina* en allopatrie (cercles noirs) et en sympatrie (triangles noirs), et *H. polyglotta* en allopatrie (cercles blancs) et en sympatrie (triangles blancs).

Approche moléculaire : l'hybridation semble bien réelle mais peu fréquente

Les résultats morphologiques et vocaux étant particulièrement intrigant et suggérant l'hybridation, nous avons tenté d'apporter des éléments plus décisifs à partir d'une étude basée sur l'utilisation de marqueurs moléculaires (SECONDI *et al.*, 2006). Ainsi, si l'hybridation existe couramment et induit de l'introggression, ceci peut être décelé par une telle approche au niveau génétique. De plus, dans le contexte d'une zone hybride qui se décale géographiquement, l'utilisation de marqueurs moléculaires est un outil particulièrement pertinent pour explorer les phénomènes d'introggression asymétriques (GILL, 1997 ; ROHWER *et al.*, 2001).

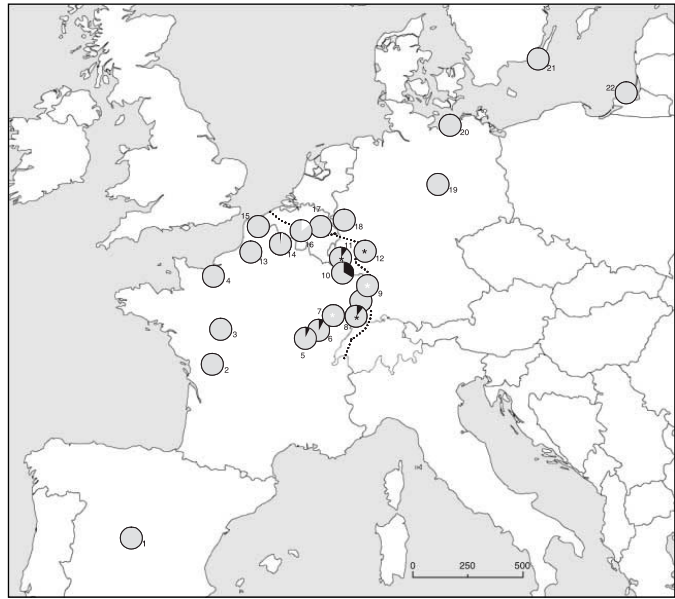
Au total, 419 individus (dont 41 *H. icterina* et 75 *H. polyglotta* sympatriques) ont été capturés au début des années 2000, dans 23 sites géographiques distribués sur un gradient SO-NE allant de l'Espagne à la Finlande et la Lituanie. Ce gradient recoupait donc les aires d'allopatrie de chaque espèce et la zone de sympatrie. Certains sites se trouvaient proches de la zone de sympatrie, et pour certains d'entre eux pouvaient même être d'anciens secteurs de sympatrie comme le nord du val de Saône bourguignon ou certains sites de la Sarre désormais délaissés par le Grand Contrefaisant. Chaque individu a été assigné à l'une ou l'autre des deux espèces selon les critères morphologiques usuels (voir plus haut, GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1991) et a fait l'objet d'un prélèvement sanguin destiné aux analyses moléculaires. Plusieurs marqueurs moléculaires ont été utilisés et en particulier des marqueurs mitochondriaux transmis de mères en filles (concernant les 419 individus), et des marqueurs AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, voir VOS *et al.*, 1995 ; BENSCH & AKESSON, 2005) pour un sous-échantillon de 368 individus incluant tous les oiseaux sympatriques et de sites allopatriques proches de la zone de sympatrie. Ceci a permis de déterminer pour chaque individu la présence dans son génome d'un ou de plusieurs allèles « étrangers » appartenant à l'autre espèce (signe d'introggression) et donc la probabilité d'appartenir à l'une ou l'autre des populations parentales ou d'être un hybride. Ces deux approches se recoupent plus ou moins dans la mesure où un individu peut être porteur d'un allèle étranger sans pour autant être assigné en tant qu'hybride phénotypiquement. Il reste néanmoins preuve d'une introggression.

Les analyses effectuées sur marqueurs mitochondriaux n'ont témoigné d'aucune preuve d'introggression. Par contre, les analyses AFLP ont montré l'existence en faible nombre (16 au total) d'individus hybrides dans les secteurs proches de la zone de sympatrie et en zone de sympatrie (SECONDI *et al.*, 2006). Mis à part un individu F1, l'essentiel des individus classés hybrides était considéré comme issu de rétro-croisements d'hybrides F1 avec des individus *H. polyglotta*. Ils présentaient tous un phénotype *H. polyglotta* et se trouvaient pour la plupart dans des secteurs où *H. polyglotta* était devenu récemment allopatrique après le retrait de *H. icterina*. Une faible part des individus classés hybrides était issus de rétro-croisements d'hybrides F1 avec des individus *H. icterina*. Ces derniers présentaient un phénotype *H. icterina* et se trouvaient en zone sympatrie. De plus, 3 individus morphologiquement identifiés comme *H. icterina* et 17 individus morphologiquement identifiés comme *H. polyglotta* étaient porteurs d'allèles « étrangers » appartenant à l'autre espèce. Les individus de phénotype *polyglotta* se trouvaient pour l'essentiel soit dans des zones d'allopatrie proches de la zone de sympatrie et correspondant à des secteurs récemment allopatriques suite au retrait de *H. icterina*, soit à l'est de la zone de sympatrie. Les rares individus de type *icterina* étaient localisés à l'ouest de la zone de sympatrie. Donc, en résumé, nous avons constaté une introggression plus fréquente dans le sens *icterina-polyglotta* et concernant essentiellement les populations allopatriques anciennement en sympatrie et les populations sympatriques orientales, proches du front d'extension de *H. polyglotta* (figures 5 et 6).

De manière schématique, ces résultats suggèrent que l'hybridation entre les deux contrefaisants est un phénomène assez rare se réalisant dans des proportions assez conformes à ce qui est généralement observé dans les zones d'hybridation où les phénotypes et génotypes parentaux restent largement majoritaires (JIGGINS & MALLETT, 2000 ; BENSCH *et al.*, 2002). L'absence presque totale d'hybride F1 en est l'illustration la plus immédiate. Néanmoins, cela peut correspondre à une sous-estimation de ce phénomène si les hybrides sont fortement contre-sélectionnés en survivant mal aux périodes migratoires et hivernales (HELBIG, 1996 ; IRWIN & IRWIN, 2005), ou encore s'ils vont se reproduire bien loin des secteurs où ils ont éclos.

Cependant, malgré la relative rareté de l'hybridation, l'introgresion semble bien avérée et il est intéressant de constater qu'elle concerne principalement l'espèce en expansion, à savoir *H. polyglotta*, surtout dans des secteurs anciennement en sympatrie et désormais allopatriques. Ceci peut s'expliquer par le glissement de la zone de sympatrie vers le nord-est. En effet, les hybrides produits en zone de sympatrie (essentiellement durant les premiers et les derniers stades de sympatrie lorsque les partenaires conspécifiques sont rares) ont plus de chance de s'accoupler en retour avec l'espèce en expansion qui représente rapidement le plus fort contingent d'oiseaux nicheurs au fil de l'expansion géographique. Cela laisse ainsi des traces du génome de l'espèce disparue dans les nouvelles populations allopatriques de l'espèce en expansion (SECONDI *et al.*, 2006). D'autres explications plus ou moins spéculatives, comme l'introgresion unidirectionnelle, peuvent être proposées, mais elles ne reçoivent pas plus de crédit que celles évoquées ici (voir SECONDI *et al.*, 2006).

Enfin, la différence de réponse des marqueurs mitochondriaux (pas d'introgresion) et AFLP (introgresion) est une piste intéressante. Les caractéristiques génétiques de l'ADN mitochondrial font qu'il est plus difficile de détecter des hybrides particulièrement lorsque ceux-ci sont rares (LI *et al.*, 2001 ; DASMAHAPATRA *et al.*, 2002). Toutefois, ce résultat peut aussi refléter le fait que le sexe hétérogamétique, c'est-à-dire les femelles chez les oiseaux (ZW), souffrent d'une fertilité ou d'une survie réduite par rapport aux mâles. Ce phénomène fréquemment rencontré dans les zones d'hybridation constituerait une application de la loi de Haldane. Les femelles hybrides sont contre-sélectionnées et ne transmettent donc pas leur ADN mitochondrial. Seul, l'ADN nucléaire peut alors être transféré via les mâles d'une espèce à l'autre (ORR, 1997 ; HELBIG *et al.*, 2001)



Extrait de SECONDI *et al.* (2006), Molecular Ecology

Figure 5. Distribution géographique des hybrides dans la zone d'hybridation des deux *Hippolais*. Les camemberts montrent le pourcentage de génotypes hybrides dans chaque population. Les astérisques indiquent la présence d'individus portant un gène étranger mais non assigné avec suffisamment de certitude par la méthode d'assignation utilisée. En blanc : individus avec un phénotype *icterina*. En noir : individus avec un phénotype *polyglotta*.

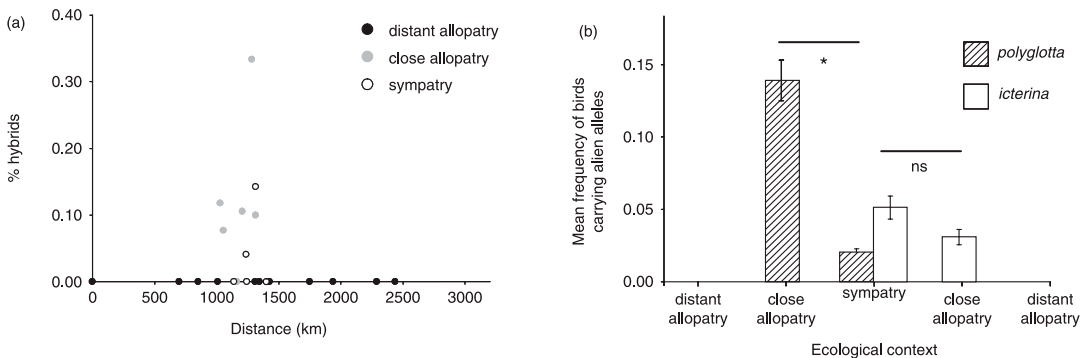


Figure 6. (a) Variation géographique de la proportion d'hybrides en fonction de la distance à la population échantillonnée la plus au sud-ouest (région de Madrid). Le statut des populations vis-à-vis du contexte écologique est indiqué sur le graphique. (b) Fréquence moyenne et erreur-type des individus portant au moins un allèle étranger en fonction du contexte écologique chez chacune des deux espèces d'*Hippolais*. Par construction, la fréquence des allèles étrangers est nulle dans les populations allopatriques distantes car elles sont considérées comme des populations pures de référence.

Extrait de SECONDI *et al.* (2006), Molecular Ecology

Conclusion

Les travaux sur les Contrefaisants initiés dans les années 1960 par Camille FERRY ont apporté des résultats passionnants et stimulants, qui ont donné lieu à de multiples prolongements incluant ceux exposés ici. S'ils fournissent une image mieux définie du passé récent et de la situation actuelle des deux Contrefaisants en sympatrie et à une plus vaste échelle géographique, ils pointent également plusieurs zones d'ombre et augurent d'autres perspectives. En particulier, on ne sait toujours pas clairement si l'hybridation est une cause ou une conséquence du glissement géographique de la zone de sympatrie qui accompagne l'expansion du Petit et le déclin du Grand Contrefaisant. Sans doute est-elle les deux à la fois ! De même, on ne dispose toujours pas d'une vision très claire de sa contribution au changement morphologique récemment observé chez *H. icterina* et la convergence vocale constatée en sympatrie. D'autres travaux couplant à la fois les analyses moléculaires, morphométriques et vocales pourraient améliorer notre compréhension à ce sujet. De plus, des études plus approfondies sur les couples mixtes et les hybrides (F1 notamment) pourraient permettre d'explorer les problèmes de compatibilité et de viabilité à différents niveaux pour déceler si, effectivement, les hybrides sont fortement contre-sélectionnés et pourquoi aucun signe d'hybridation n'est détecté avec les marqueurs mitochondriaux. Enfin, d'autres questions passionnantes d'ordre écologiques peuvent être abordées avec un tel modèle d'étude. Par exemple, les deux espèces hivernent dans des régions différentes d'Afrique. Ceci suggère que chacune d'entre-elle contracte ses propres parasites qu'elle est susceptible de transmettre à l'autre (encore peu différenciée) en retour de migration sur les terres européennes. Une telle transmission existe-t-elle ? Quelle en est sa fréquence ? Ces questions ont par exemple été abordées par REULLIER *et al.* (2006) en ce qui concerne certains parasites sanguins. Mais beaucoup de choses restent à explorer sur un tel thème, en particulier les conséquences démographiques et écologiques de telles interactions.

Retenons que Camille FERRY a bien perçu l'intérêt du modèle biologique que représentent les deux contrefaisants. Il a lui-même apporté de nombreuses connaissances précises et scientifiquement étayées sur ce cas exemplaire, et stimulé une recherche féconde qui a tenté de mieux cerner une réalité complexe.

Références

- ALLENBORG F.W., LEARY R.F., SPRUELL P. & WENBURG J.K. 2001. The problems with hybrids : setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol.* 16: 613-622.
- BADYAEV A.V. & LEAK E.S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk* 114: 40-46.
- BARTON N.H. & HEWITT G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 113-148.
- BENSCH S., HELBIG A.J., SALOMON L. & SEIBOLD I. 2002. Amplified Fragment Length Polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. *Molecular Ecology* 11: 473-481.
- BENSCH S. & ÅKESSON M. 2005. 10 years of AFLP in ecology and evolution – why so few animals ? *Molecular Ecology* 14: 2899-2914.
- CODY M.L. 1973. Character convergence. *Annu. Rev. Syst. Ecol.* 4: 189-211.
- CRAMP S. 1992. *Handbook of birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol 6.* Oxford University Press, Oxford.
- DASMAHAPATRA K.K., BLUM M.J., AIELLO A., HACKWELL S., DAVIES N., BERMINGHAM E.P. & MALLETT T. 2002. Inferences from a rapidly moving hybrid zone. *Evolution* 56: 741-753.
- EMLÉN S.T., RISING J.D. & THOMPSON W.L. 1975. A behavioural and morphological study of sympatry in the indigo and lazuli buntings of the great plains. *Wilson Bull.* 87: 145-302.
- FAIVRE B. 1993. La prédation joue-t-elle un rôle dans la régression de l'Hypolaïs icterine *Hippolais icterina* ? *Rev Ecol (Terre Vie)* 48: 399-420.
- FAIVRE B., SECONDI J., FERRY C., CHASTRAGNAT L. & CÉZILLY F. 1999. Morphological variation and the recent evolution of wing length in the Icterine warbler : a case of unidirectional introgression ? *J. Av. Biol.* 30: 152-158.
- FERRY C. 1962. La zone de contact des deux Contrefaisants en Côte-d'Or. *Jean le Blanc* 1: 47-51.
- FERRY C. 1966. Le statut du Grand Contrefaisant *Hippolais icterina* en Côte-d'Or. *Jean le Blanc* 5: 58-76.
- FERRY C. 1974. Fécondité et réussite de nidification chez le Grand Contrefaisant *Hippolais icterina* en allopatrie et en sympatrie avec le Petit *H. polyglotta*. *Jean le Blanc* 13: 1-9.
- FERRY C. 1975. Des Fauvettes bilingues. *Recherche* 56: 486-487.
- FERRY C. 1977. The mapping method applied to species problems : interspecific territoriality of *Hippolais icterina* and *Hippolais polyglotta*. *Pol. Ecol. Stud.* 3: 145-146.
- FERRY C. 1980a. *Le chant des Oiseaux, problèmes de compréhension entre les espèces.* In *Encyclopedia Universalis*: 323-326.
- FERRY C. 1980b. Un couple mixte d'Hypolaïs icterina et polyglotta a élevé deux jeunes en Côte-d'Or. *Jean le Blanc* 19: 2-22.
- FERRY C. & DESCHAINTRE A. 1974. Le chant, signal interspécifique chez *Hippolais icterina* et *H. polyglotta*. *Alauda* 17: 289-312.
- GILL F.B. 1997. Local cytonuclear extinction of the golden-winged warbler. *Evolution* 51: 519-525.
- GILL F.B. & MURRAY B.G. 1972. Discrimination behavior and hybridization of the blue-winged and golden-winged warblers. *Evolution* 26: 282-293.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM I.N. & BAUER K.M. 1991. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 12/1, Passeriformes.* - AULA Verlag, Wiesbaden.
- GRANT P.R. & GRANT B.R. 1997. Hybridization, sexual imprinting and mate choice. *American Naturalist* 149: 1-28.
- GRAVES G.R. & NEWFIELD N.L. 1996. Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves : Trochilidae). 1. Characterization of *Calypte anna* x *Stellula callopygia* and the possible effects of egg volume on hybridization potential. *Proc. Biol. Soc. of Washington* 109: 755-763.

- HARRISON R.G. 1993. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Oxford.
- HELB H.W., DOWSETT-LEMAIRE F., BERGMANN H.H. & CONRADS K. 1985. Mixed singing in European birds - a review. *Z. Tierpsychol.* 69: 27-41.
- HELBIG A.J. 1996. Genetic bases, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in paleartic warblers (*Aves* : *sylviidae*). *J. Exp. Biol.* 199: 49-55.
- HELBIG A.J., SALOMON M., BENSCH S. & SEIBOLD I. 2001. Male-biased gene flow across an avian hybrid zone : evidence from mitochondrial and microsatellite DNA. *J. Evol. Biol.* 14: 227-287.
- IRWIN D.E. & IRWIN J.H. 2005. Siberian migratory divides. The role of seasonal migration in speciation. In *Birds of two worlds* (eds Greenberg R. & Marra P.P.), pp 27-40. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- JIGGINS C.D. & MALLETT J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 15: 250-255.
- JOUARD H. 1935. Sur la distribution en France des deux espèces d'Hypolais et sur quelques uns des caractères propres à les faire distinguer sûrement. *Alauda* 7: 85-99.
- KIRKPATRICK M. & BARTON N.H. 1997. Evolution of species'ranges. *American Naturalist* 150: 1-23.
- LU G., BASLEY D.J. & BERNATCHEZ L. 2001. Contrasting patterns of mitochondrial DNA and microsatellites introgressive hybridization between lineages of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) ; relevance for speciation. *Molecular Ecology* 10: 965-985.
- MAC ARTHUR R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- MOYNIHAN M. 1968. Social mimicry ; character convergence versus character displacement. *Evolution* 22: 315-331.
- MOUSSEAU T.A. & HOWARD D.J. 1998. Genetic variation in cricket calling song across a hybrid zone between two sibling species. *Evolution* 52: 1104-1110.
- ORR H.A. 1997. Haldane's rule. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 195-218.
- PIOTTE P. 1984. *Atlas Ornithologique de Franche-Comté*. Groupe Naturaliste de Franche-Comté, Besançon.
- RANDLER C. 2002. Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Anim. Behav.* 63: 103-119.
- REULLIER J., PERZ-TRIS J., BENSCH S. & SECOND J. 2006. Diversity, distribution and exchange of blood parasites meeting at an avian moving contact zone. *Molecular Ecology* 15: 753-763.
- RHYMER J.M. & SIMBERLOFF D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83-109.
- RISING J.D. 1983. The great plain hybrid zones. *Current Ornithol.* 1: 131-157.
- RISING J.D. 1996. The stability of the oriole hybrid zone in western Kansas. - *Condor* 98: 658-663.
- ROHWER S.A. 1972. A multivariate assessment of interbreeding between the meadowlarks, *Sturnella*. *Syst. Zool.* 21: 313-338.
- ROHWER S., BERMINGHAM E. & WOOD C. 2001. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution* 55: 405-422.
- SCHLÜTER D, PRICE T.D. & GRANT P.R. 1985. Ecological character displacement in Darwin finches. *Science* 227: 1056-1059.
- SANDERSON N., SZYMURA J.M. & BARTON N.H. 1992. Variation in mating calls across the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Evolution* 46: 595-607.
- SECOND J., FAIVRE B. & KREUTZER M. 1999. Maintenance of male reaction to the congeneric song in the *Hippolais* warbler hybrid zone. *Behav. Proc.* 46: 151-158.
- SECOND J., BRETAGNOLLE V., COMPAGNON C. & FAIVRE B. 2003. Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines. *Biol. J. Lin. Soc.* 80: 507-517.
- SECOND J., FAIVRE B. & BENSCH S. 2006. Spreading introgression in the wake of a moving contact zone. *Molecular Ecology* 15: 2463-2475.
- VOS P.R., HOGERS R., BLEEKER M., REIJANS M., VANDELEE T., HORNES M., FRIJTERS A., POT J., PELEMAN J., KUIPER M. & ZABEAU M. 1995. AFLP - A new technique for DNA-fingerprinting. *Nucleic Acid Research* 23: 4407-4414.