

CHAP. 2 - SÉLECTION SEXUELLE ET CONFLITS SEXUELS

Habituellement on voit dans la reproduction, avec ses rituels de parade et l'accouplement quelque chose d'harmonieux. Les deux partenaires semblent coopérer pour propager leurs gènes, même si l'exemple de la mante religieuse montre que ce n'est pas toujours le cas. On a cru longtemps que le rôle de la parade nuptiale était de synchroniser l'éveil sexuel, de permettre l'identification d'un partenaire de l'autre sexe, d'établir les liens de la paire. En réalité on considère maintenant que les deux sexes forment une alliance délicate, où chacun essaie de maximiser son propre succès reproducteur pour propager ses gènes. Ils coopèrent car chacun transmet 50% de ses gènes aux descendants communs (mis à part le cas des mâles haplodiploïdes d'hyménoptères dont on parlera plus tard). Cependant, le choix du partenaire, la mise à disposition de réserves aux zygotes, les soins aux œufs et aux jeunes peuvent être sources de conflits. Selon les théories de l'écologie comportementale, tout se passe comme si un sexe essayait d'exploiter l'autre plutôt que de coopérer.

I. LE COÛT DE LA REPRODUCTION

1. Théorie de Fisher (1930) sur le sex-ratio

Mâles et femelles : l'anisogamie

La première chose à considérer est la différence entre le mâle et la femelle pour la fabrication des gamètes.

Figure 1. Taille des gamètes mâles et femelles
(dans Rosenzweig, Fig. 12.12, p. 427)



La reproduction sexuée implique deux gamètes produits lors de la méiose. La reproduction isogame, où les deux gamètes sont de même taille, existe chez de nombreux protistes comme les paramécies, il n'y a ni mâle ni femelle. La reproduction anisogame, avec deux gamètes de taille différente, existe chez la plupart des organismes pluricellulaires et correspond finalement au parasitisme d'un gros œuf par un minuscule spermatozoïde.

L'asymétrie fondamentale entre les deux gamètes a des conséquences très importantes pour la reproduction sexuée puisque les femelles investissent beaucoup dans chaque zygote, les conséquences seront de deux types :

- les femelles auront intérêt à choisir les meilleurs mâles : voir paragraphe « le choix des femelles » ;
- toutes les femelles seront bonnes pour être fécondées (le mâle ne choisit qu'exceptionnellement, voir « le choix des mâles »), par contre les mâles vont se trouver en situation de compétition pour les femelles : voir « compétition entre mâles ».

Si un mâle peut fertiliser les œufs de nombreuses femelles, pourquoi produire autant de mâles que de femelles ? Quelques mâles devraient suffire à la perpétuation de l'espèce. Dans une population comportant 1 mâle pour 20 femelles, le succès reproducteur serait plus grand par rapport à une autre population où le sex-ratio serait de 1:1 puisque il y aurait plus d'œufs à fertiliser. Cette population devrait donc être avantagée, mais ce n'est pas le cas puisque dans la nature le sex-ratio est proche de 1:1 même quand le rôle des mâles est simplement de fertiliser les femelles.

Ronald A. Fischer {voir Mc Farland page 118 la vie et l'œuvre de Fischer, 1890 - 1962} a expliqué en 1930 (« *The genetical theory of natural selection* ») ce sex-ratio 1 : 1 en termes de sélection individuelle. Dans une population de sex-ratio 20 : 1 (20 femelles pour 1 mâle), si un couple produit uniquement des fils, ceux-ci auront 20 fois plus de descendants et ce trait se répandra rapidement. Un sex-ratio biaisé en faveur des femelles ne serait donc pas stable. Il en est de même pour un biais mâle. Seul le sex-ratio 1 : 1 est stable.

On peut faire le même raisonnement en termes d'investissement (voir plus loin). Si les fils ou les filles sont deux fois plus coûteux à produire (par exemple parce qu'ils sont plus lourds et demandent plus de nourriture), la stratégie évolutivement stable (ESS) sera d'investir également dans les deux sexes en termes d'énergie dépensée et pas de produire le même nombre.

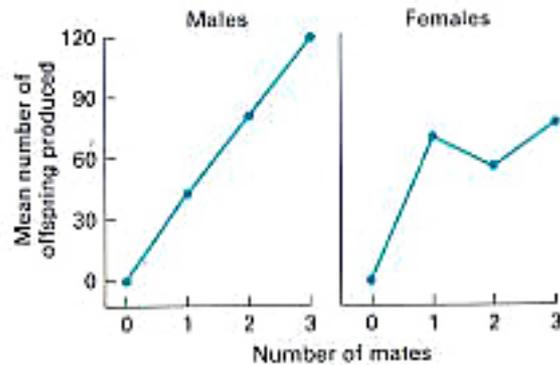
Chez les espèces anisogames, le coût de la production des gamètes est donc différent selon le sexe. Les femelles produisent peu d'œufs alors que les mâles produisent de grandes quantités de gamètes (5 ml de sperme chez l'homme pourrait théoriquement féconder plus de 100 millions d'œufs, les éleveurs n'ont qu'un petit nombre de reproducteurs en insémination artificielle...). La stratégie du mâle pour augmenter son succès reproducteur sera de fertiliser de nombreuses femelles alors que celles-ci ne peuvent qu'accroître leur rythme de production d'œufs. Les femelles sont donc une ressource convoitée pour laquelle il y aura concurrence.

Dès 1948 Bateman a confirmé cette théorie en étudiant les facteurs limitants de la reproduction chez la drosophile, en comptant le nombre de descendants de chaque parent. Il a montré :

- 1) que le succès reproducteur des mâles dépend du nombre de femelles qu'ils fertilisent, alors que pour la femelle une seule fertilisation est en général suffisante pour maximiser son succès reproducteur. Il est donc rentable pour les mâles mais pas pour les femelles de s'accoupler plusieurs fois.
- 2) que le taux reproducteur des mâles est très variable, avec une grande variance. Ceci est lié à la compétition entre mâles, certains réussissent mieux que d'autres à se reproduire.

Figure 3 Nombre de descendants de drosophiles en fonction du nombre d'accouplements

D'après Fig. 8.1 page 177 (IBE93) :



1. La théorie de l'investissement parental (Trivers) :

Trivers (1972) a élaboré la théorie de l'investissement parental.

Il analyse l'investissement reproductif ou « *reproductive effort* » estimé par le temps et l'énergie utilisés par un animal pour se reproduire. Il distingue deux aspects :

- l'investissement sexuel ou « *mating effort* » (l'énergie consacrée à rechercher et conquérir un partenaire où à se battre pour éloigner des rivaux)
- et l'investissement parental ou « *parental effort* » (coût de l'élevage des jeunes).

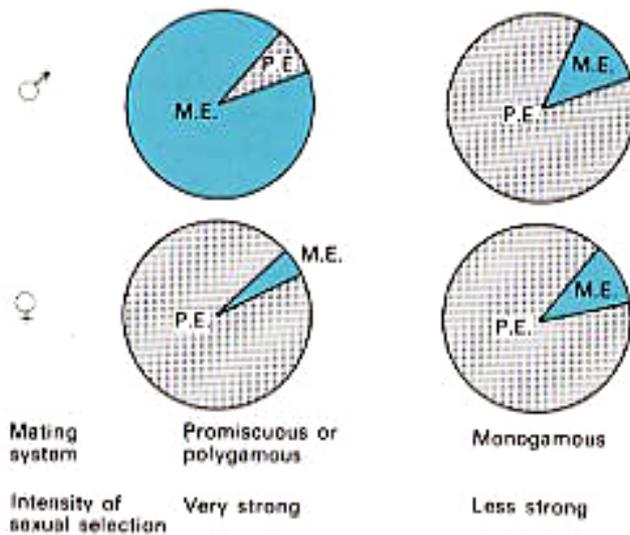
L'investissement parental inclut tout ce qui concerne les soins aux jeunes. Il correspond au bénéfice de chaque acte réalisé par un adulte au bénéfice de sa descendance qui va accroître les chances de survie de ces descendants, par rapport au coût pour la capacité à assurer une descendance ultérieure (y compris la baisse des chances de survie du parent et les risques encourus).

Relations avec les structures socio-sexuelles (monogamie / polygamie)

Pour Trivers « quand un sexe investit considérablement plus que l'autre dans la reproduction, les individus du second sexe vont entrer en compétition pour s'accoupler avec les premiers ». L'œuf est plus coûteux à produire qu'un spermatozoïde, alors le nombre de gamètes femelles produits sera plus faible, les femelles vont optimiser leur investissement et investir dans les jeunes (« *parental effort* »). Parfois, l'investissement est extrême : la pieuvre incube ses œufs (entre 100 et 400 000) dissimulés dans les rochers, elle les ventile et les nettoie pendant les deux mois d'incubation, elle succombe à cette garde ininterrompue à la naissance des jeunes. Les mâles au contraire ont intérêt à répandre leurs gènes (polygamie donc) et vont plutôt dépenser de l'énergie pour l'accouplement (« *mating effort* »). Dans ce cas, la compétition sexuelle entre mâles est très forte et aboutit à une véritable sélection sexuelle*.

Sélection sexuelle : Forme de sélection naturelle qui s'observe lorsqu'il existe des différences entre les individus en ce qui concerne leurs capacités à rivaliser pour se reproduire (compétition sexuelle ou sélection intra-sexuelle) ou leur attractivité pour les membres du sexe opposé (choix du partenaire sexuel ou sélection inter-sexuelle) (d'après Aron & Passera).

Figure 3. Investissement reproducteur en fonction du système socio-sexuel (IBE93, Fig. 6.1 page 178)



On dispose de quelques données dans des systèmes polygynes : le mâle d'éléphant de mer a 100 descendants, la femelle en moyenne 8. Moulay Ismail le sanguinaire (Empereur du Maroc) a eu officiellement 888 enfants, le record d'enfants chez la femme est de 69 (sur 27 grossesses) pour environ 300 ovules qui arrivent à maturité (Livre Guinness des records).

Tableau : d'après IBE93 page 179

Espèce	Nombre de descendants		Système socio-sexuel
	Mâle	Femelle	
Éléphant de mer	100	8	Polygamie (polygynie)
Cerf	24	14	
Homme	888	69	
Mouette tridactyle	26	28	Monogamie

Ceci change en fonction du système socio-sexuel, pour les couples monogames l'investissement parental et sexuel sont équivalents pour les deux sexes et la sélection sexuelle plus faible en apparence (cf. fig. 1). C'est le cas des oiseaux où toutes les tâches, excepté la ponte, peuvent être assurées par les deux sexes. Il est difficile pour un parent seul d'élever la nichée ; si l'un des parents disparaît, le plus souvent les petits meurent. Dans ce cas, la monogamie est favorisée (90% des oiseaux). Il en est de même chez les tamarins et ouistitis où le mâle participe à l'élevage des jeunes, surtout si la femelle a des jumeaux, ce qui est fréquent, et dans ce cas le mâle est indispensable. Le problème est pour le mâle d'être certain de sa paternité pour ne pas investir dans des jeunes qui ne sont pas les siens. On verra plus tard ce problème, on a quelques observations qui montrent que

l'investissement du mâle peut varier en fonction de sa probabilité d'être père !

Quand les enfants coûtent différemment selon le sexe (par exemple les mâles sont plus lourds à la naissance), la stratégie stable est d'investir également dans les deux sexes, mais pas de produire le même nombre. Cela a été démontré chez les guêpes américaines *Polistes metricus* et *P. variatus* (Metcalf 1980). Chez la première espèce les femelles sont plus petites tandis que chez la seconde les deux sexes sont de même taille. Comme prévu, le sex-ratio est biaisé en faveur des femelles chez *P. metricus* et ne l'est pas chez *P. variatus*. Dans tous les cas le ratio d'investissement reproductif est de 1:1.

En réalité, la prédiction que les parents doivent investir également dans les deux sexes n'est pas toujours vérifiée. Ces exceptions se comprennent bien avec la théorie de Fisher.

2. Sex-ratios biaisés (Skewed sex-ratios)

Sex-ratio et la compétition sexuelle locale « LMC local mate competition » (Hamilton 1967) [21]

Si les mâles sont en compétition localement pour les femelles, la théorie de Fisher prédit un investissement différent selon le sexe. En effet, si dans des conditions extrêmes, deux frères sont en compétition pour une seule femelle, l'un d'eux sera un investissement perdu pour la mère. C'est un exemple extrême, mais dans ce cas la mère devrait biaiser son investissement envers les filles. Le biais va dépendre du niveau de la compétition locale. Le degré extrême est quand il n'y a pas de dispersion et ainsi une endogamie forte. Dans ce cas, les mères vont produire juste assez de mâles pour fertiliser les filles.

Cela a été vérifié chez l'acarien *Acarophenox* qui est vivipare, le sex-ratio y est de 1M/20F. Les mâles s'accouplent avec leurs sœurs dans la poche incubatrice maternelle et meurent aussitôt [21]. Dans ce cas, un sex-ratio de 1M/20F est stable.

La prédiction du biais de sex-ratio a été retrouvée chez de nombreux hyménoptères où la femelle est capable de choisir le sexe de ses œufs par fertilisation sélective (détermination haplodiploïde du sexe) comme chez les guêpes pollinisatrices du figuier et des parasitoïdes. Cela a été testé chez la guêpe parasitoïde *Nasonia vitripennis* qui pond ses œufs dans les pupes de mouches comme *Sarcophaga bullata* et l'accouplement a lieu dans la puce avant la sortie. Si une seule femelle pond dans une puce de mouche, comme prévu, le sex-ratio sera biaisé envers les femelles à l'instar des *Acarophenox*, et effectivement on trouve seulement 8,7% de larves mâles dans une puce de mouche. Mais si une deuxième femelle vient pondre dans la puce, quel est son avantage ? Si elle pond un petit nombre d'œufs, elle aura intérêt à faire des mâles car ceux-ci vont se trouver en présence de nombreuses femelles. Si la fécondité de cette deuxième femelle est plus forte, la probabilité des fils de se trouver en compétition pour ces femelles va croître ; dans ce cas, la femelle devrait plutôt investir vers un sex-ratio biaisé envers les filles. C'est ce qui a été vérifié par Werren (1980) : si la ponte de la deuxième femelle est de 10% de celle de la première, elle produira uniquement des mâles ; si la ponte est très forte (le double) elle produira seulement 10% de mâles.

La LMC a été vérifiée aussi chez quelques rares espèces de fourmis où les mâles ne se dispersent pas et ainsi les frères sont en compétition pour les femelles dans le nid. Chez les fourmis tropicales *Cardiocondyla obscurior*, deux formes mâles coexistent : des mâles ailés dispersants non agressifs et des mâles aptères ergatoïdes à mandibules en faucilles qui se

battent (voir plus loin). Si on augmente expérimentalement la quantité de reines, il y a production de plus de mâles aptères, alors que le nombre de mâles ailés ne change pas [12].

Sex-ratio et compétition locale pour les ressources (« Local resource competition »)

Un biais dans le sex-ratio peut s'expliquer aussi par la compétition locale pour les ressources alimentaires. C'est le cas du galago *Galago crassicaudatus* d'Afrique du Sud (Prosimien). Comme chez de nombreux mammifères, les femelles se dispersent beaucoup moins que les mâles, et finissent donc par être en compétition entre elles et avec leur mère pour la nourriture (surtout des fruits). Dans ce cas beaucoup de filles ne survivraient pas et on observe effectivement en situation de disette (fréquente en forêt tropicale où les arbres fructifiant sont très dispersés) un sex-ratio biaisé en faveur des mâles, ce qui favorise la dispersion (Clark 1978).

Il est aussi possible que les mâles restent sur place pour aider les parents (« *Helpers* », voir plus loin). Dans ce cas l'investissement mâle sera plus rentable, cela a été vérifié chez certains oiseaux (Emlen et al 1986). Chez les oiseaux, à la différence des mammifères, les femelles sont porteuses des hétérochromosomes (femelles WZ et mâles ZZ). La femelle de la fauvette des Seychelles (Seychelles warbler, *Acrocephalus sechellensis*) est capable de biaiser sa production d'œufs selon la qualité de son territoire. Les femelles sur un bon territoire vont pondre 85% d'œufs à gamète W (donc produisant des femelles) alors que sur un territoire pauvre ce sera l'inverse. Chez cette espèce, ce sont les filles qui restent au nid comme helpers. En absence de compétition, la femelle aura donc intérêt à produire des filles (Komdeur 1997).

Sex-ratio et succès reproductif des descendants

En fonction de la théorie de l'investissement parental, Hamilton (1967) a émis l'hypothèse que les parents investiront plus dans le sexe des descendants qui auront le succès reproducteur le plus élevé, ce qui peut biaiser le sex-ratio de la descendance.

Chez le cerf, les femelles dominantes qui ont accès aux meilleurs emplacements pour la nourriture pendant la lactation élèveront des mâles puissants, donc futurs propriétaires de harems importants (voir plus loin). Dans ce cas on a découvert que ces femelles produisent plutôt des fils, tandis que les femelles dominées produiront plutôt des filles. Le mécanisme est inconnu. Chez les hyménoptères, le mécanisme de l'ajustement est facile à comprendre puisque la femelle peut « décider » de féconder ou non l'œuf, mais ce n'est pas le cas des mammifères. Toutes les sélections animales effectuées par l'homme depuis les temps les plus anciens n'ont jamais permis de modifier le sex-ratio de 1:1.

Il peut aussi apparaître une modification ultérieure du sex-ratio (sex-ratio secondaire). C'est ce que l'on a observé récemment chez les femelles chimpanzés (Boesch 1997). L'étude a été réalisée en forêt de Taï en Côte d'Ivoire sur une communauté d'une petite centaine d'individus, suivie depuis 1979 et pendant 15 ans. Comme prévu le sex-ratio à la naissance est de 1:1 (sur 61 nouveau-nés), mais l'investissement maternel mesuré par le temps qui sépare deux naissances (sur 33 nouveau-nés) est différent par la suite :

- si la femelle est dominante, elle attendra 60 mois avant une nouvelle gestation avec une femelle, par contre elle attendra près de 90 mois pour un mâle.
- si la mère est sub-dominante il n'y a plus de différence : 71 mois pour une femelle, 60 pour un mâle (différence NS entre les deux sexes).

Comment expliquer ces différences ? Chez le chimpanzé, les mâles sont philopatrics alors que les femelles migrent (88% des femelles ont migré en forêt de Taï, mais seulement 13% dans le parc national de Gombe en Tanzanie !). On a observé que la survie des jeunes mâles est accrue si la mère est dominante, ce qui accroît la probabilité d'avoir des petits enfants. Dans ce cas la mère a intérêt à investir dans des descendants mâles et les garder un maximum, dans le cas contraire cela n'a pas d'importance et on reste sur un sex-ratio équilibré.

Espèce humaine :

Si l'on fait écouter des cris de bébés inconnus à des femmes ayant un bébé en bas âge, on s'aperçoit que les mères préfèrent les cris de bébés dont la fréquence est basse, aux alentours de 600Hz. Or ces cris sont ceux de bébés en bonne santé, les cris à haute fréquence sont corrélés à toutes sortes de troubles affectant les chances de survie. L'aversion pour les cris déplaisants peut aller de l'évitement à la répulsion et parfois à l'agressivité. On peut imaginer qu'autrefois les femmes qui réagissaient en diminuant leur investissement maternel envers des bébés à problèmes aient finalement eu plus de descendants.

3. Investissement parental et inversion des rôles parentaux

Chaque sexe peut avoir intérêt à exploiter l'autre en réduisant son propre investissement parental, par ex en abandonnant le plus rapidement possible sa progéniture. On a ainsi de véritables conflits pour l'élevage des jeunes entre mâles et femelles, comme cela a été observé chez la mésange bleue. Dans certains cas, la femelle va même réussir à se libérer des tâches parentales !

Inversion des rôles parentaux

Si la fécondation est externe le mâle peut laisser la femelle avec les œufs, c'est ce qui se passe le plus souvent, mais parfois on a une véritable inversion des rôles parentaux avec des soins paternels exclusifs.

C'est le cas de nombreux poissons et des anoures où l'investissement parental consiste simplement à protéger les œufs et les jeunes des prédateurs, ce qui peut être fait aussi bien par le mâle.

Exemples :

- 48 taxons chez les poissons (syngnathes - femelles colorées chez l'hippocampe, certains cichlidés, épinoches, poissons combattants), 2 taxons chez les amphibiens anoures (crapaud accoucheur *Alytes obstetricans*). Dans tous les cas, il s'agit d'espèces à fécondation externe. Le mâle a une assurance de paternité car seuls les spermatozoïdes émis au moment de la ponte peuvent être féconds. Le mâle épinoche construit un nid avec des algues collées par une glycoprotéine (tangspigine) fabriquée par les reins et excrétée par le cloaque.
- certains oiseaux polyandres où la femelle est plus colorée et plus grosse que le mâle (voir polyandrie).
- Chez les insectes, les soins exclusivement paternels ne se rencontrent que dans 3 familles de punaises [26] :

- Bélostomes : exemple *Abedus heberti* d'Arizona où le mâle transporte les œufs qu'il a fécondés et qui ont été collés sur son dos par la femelle. Il maintient les œufs humides et aérés. Les femelles viennent vers les mâles.
- Réduves : le mâle de *Rhinocoris* garde les œufs et s'exhibe. Les mâles avec beaucoup d'œufs sont attractifs pour les femelles.
- Coréides où les mâles se disputent la garde des œufs.

II. SÉLECTION SEXUELLE

Si le coût potentiel du succès reproducteur du mâle est élevé comme on l'a vu, en raison du « *mating effort* », la pression de sélection sur l'aptitude à conquérir les femelles sera élevée. Cette forme de sélection a été appelée « sélection sexuelle » par Darwin qui en fait une forme particulière de la sélection naturelle.

Darwin dans « *L'origine des espèces* » (1859) a exposé la théorie de la sélection sexuelle, développée dans « *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* » (1871, 2ème éd. 1874) (Traduction : « *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle* »). Darwin était intrigué par le fait que des caractères sexuels secondaires qui sont parfois très dimorphiques ne sont nécessaires qu'en situation de compétition sexuelle et semblent même être un handicap pour la survie de l'animal. On connaît par exemple le babiroussa (*Babyrussa babyrussa*, babirusa, porc sauvage du Sulawesi –ex Célèbes- où chez le mâle les canines supérieures peuvent atteindre 40 cm et se recourbent en arrière, pouvant faire un cercle complet dangereux). Darwin trouve alors une solution ingénieuse à ce problème : ces caractères ne peuvent être sélectionnés et évoluer que s'ils confèrent à celui qui les porte un avantage reproductif, par exemple une préférence de la part des femelles qui compense leur survie réduite : "Si donc les cornes, comme les costumes chamarrés des chevaliers de jadis, ajoutent à la prestance des cerfs et des antilopes, il est possible qu'elles se soient modifiées dans ce but" (*La descendance de l'homme*, 1871). On constate en effet que la taille des bois augmente avec la taille des espèces chez les cervidés (record de 3,5 mètres avec le cerf géant d'Europe aujourd'hui disparu). S'ils représentent seulement un handicap ils sont peu susceptibles d'être favorisés par la sélection naturelle. Un autre exemple maintenant très étudié est celui des queues très longues des oiseaux mâles [7].

Darwin distinguait aussi les effets du choix des femelles et de la compétition entre mâles.

Pour Darwin, il y a donc deux types de sélection sexuelle :

- intra-sexuelle ou compétition entre mâles, qui va favoriser par exemple les mâles les plus vigoureux, les mieux armés, les plus combattifs pour le combat (compétition entre mâles);
- inter-sexuelle qui va favoriser les traits attractifs des mâles envers les femelles qui pourront avoir un choix possible (choix des femelles).

La sélection sexuelle porte sur des caractères sexuels secondaires, c'est-à-dire des organes, traits morphologiques ou comportementaux propres à un sexe. Elle n'est pas directement une lutte pour la vie (sélection naturelle), mais pour se reproduire. Elle n'est pas directement disqualifiante, car l'individu peut encore avoir ses chances ultérieures.

Darwin prenait en exemple les organes préhensiles de mâles de crabes ou de papillons de nuit. Il distinguait la pression sélective sur les organes préhensiles permettant de tenir la femelle pendant l'accouplement, pour éviter soit a) que la femelle ne choisisse de s'éloigner et s'accoupler avec un autre mâle (choix des femelles = compétition inter-sexuelle), ou b) d'être délogé par un autre mâle (compétition entre mâles ou intra-sexuelle). Il est

pratiquement impossible de séparer les deux effets.

Le plumage du paon ou des oiseaux de paradis aurait évolué par le choix des femelles, alors que les cornes des herbivores ont été sélectionnées pour les combats entre mâles (encore que la beauté de ces cornes comme celles de l'antilope koudou (*Tragelaphus strepsiceros*, *greater kudu*) aurait pu être facilitée par la sélection des femelles selon Darwin).

Figure 2. Mâle d'oiseau de paradis *Raggiana* (dans Rosenzweig, Fig. 12.15, p. 429)



En pratique les deux sont aussi difficiles à distinguer.

Par exemple le faisan a une longue queue très ornée, fruit d'une sélection par le choix des femelles. Ils ont aussi des ergots pour le combat. Cependant la queue est utilisée aussi pendant les combats chez le faisan doré (golden pheasant, *Chrysolopus pictus*) (Figure 3) et donc participe à la sélection entre mâles. À l'inverse la faisane à collier (ring-necked pheasant, *C. colchicus*) ne choisit pas le mâle en fonction du plumage mais de la taille de l'ergot. Elle est donc capable d'apprécier la « valeur » combattive du mâle (Schantz et al 1989).

Figure 3

Combats de mâles de faisan doré. (Pour la Science, n° spécial Konrad Lorenz, Novembre 2002 - Février 2003, p. 67).



Il ne fait aucun doute que le choix des femelles soit responsable pour une part de l'évolution de la longueur de la queue des mâles, et que les combats aient une part dans celle des ergots, mais la part relative est indiscernable.

La notion de sélection par compétition entre mâles est généralement acceptée depuis

Darwin car on dispose de nombreux exemples, par contre la sélection par le choix des femelles a été très discutée, ce n'était pas conforme aux idées de l'Angleterre victorienne. Wallace, contemporain de Darwin, qui a découvert avec lui la sélection naturelle, ne croyait pas aux choix des femelles. Il a fallu attendre un siècle pour que cette idée soit testée expérimentalement. Nous avons maintenant de très nombreux exemples de femelles qui ont un rôle actif dans le choix des mâles, y compris chez les primates. Il existe aussi des cas de mâles sélectifs, qui ne dispersent pas leur sperme sans choisir.

1. La compétition entre mâles

a) Combats ou tournois, ritualisation

Exemple du cerf élaphe (*Cervus elaphus*, red deer) [10]

Les mâles sont polygames pendant le rut du 15 septembre au 15 octobre (période du brame). Dès la fin août ils se rendent dans les forêts où se trouvent les biches et vers le 15 septembre ils ont acquis un harem qu'ils vont devoir défendre sur un territoire appelé place du brame. Ce territoire est marqué à la périphérie par des phéromones sur les troncs. Les biches ont un œstrus très court (24h) pendant lequel le mâle va pouvoir s'accoupler, elles ne sont pas synchrones et le cerf devra donc les surveiller, il harcèle sans cesse la biche avant de pouvoir s'accoupler. Les mâles les plus forts auront un harem plus peuplé et s'accoupleront plus. Mais cette stratégie a un coût élevé : 1 à 2% de décès, 20 à 30% des mâles seront mutilés définitivement (jambes cassées, œil aveugle). Il existe un évitement des dommages par l'estimation de la force de l'adversaire, si celui-ci est perçu comme plus fort l'animal va se retirer.

Le flairage des femelle

Le combat : Pour la Science

- Au premier stade, le possesseur du harem et son challenger brament face à face, d'abord lentement puis de plus en plus vite. Si le défenseur brame plus vite que l'intrus, celui-ci en général se retire. Le brame est un bon indice de l'aptitude au combat, car lié à une bonne condition physique.

Au pic du rut les propriétaires de harem vont bramer toute la nuit et même la journée sans se nourrir. Ils perdent du poids, certains mâles vont s'épuiser ne plus bramer assez fortement, leur harem sera alors récupéré par les voisins.

- Au deuxième stade, si le challenger brame plus vite ou égale son concurrent, les deux animaux vont s'engager dans une marche parallèle, ce qui leur permet probablement de se mesurer plus précisément. Beaucoup de conflits s'arrêtent à ce stade.

- Au troisième stade, si le rival maintient son défi le combat apparaît. L'un des cerfs abaisse la tête afin de se mettre en position de combat. Les deux animaux s'affrontent alors en croisant leurs bois et essayant de repousser l'autre. Celui qui recule finit par s'enfuir. Le poids et l'habileté sont les facteurs qui permettent de sortir vainqueur, mais les risques de blessure sont importants même pour le gagnant.

Il y a de nombreux animaux où existent des combats de ce type entre mâles dotés de cornes comme chez les herbivores :

- le mouflon des Montagnes Rocheuses ou bighorn (*Ovis canadensis*, bighorn) suit à peu

près le même schéma que le cerf, avec des combats plus violents d'un coût élevé. Chez les béliers de 6 à 8 ans, ils peuvent durer jusqu'à 25 heures, et 50% des mâles sont blessés ou tués au cours de deux saisons de rut (Geist 1974, Nathan p.90).

- les éléphants au contraire se servent rarement de leurs défenses et se contentent de faire la preuve de leur force, de leur ténacité et de leur endurance (Nathan p.94).
- les lucanes utilisent leurs cornes pour soulever l'adversaire (Nathan p.91).

D'autres espèces sans arme particulière ont aussi des combats ritualisés comme les chevaux (Nathan p. 95). Au total, la ritualisation des combats est économique.

Combats non ritualisés :

Certains combats ne sont pas du tout ritualisés, et aboutissent soit directement à la mort de l'adversaire, soit le perdant a de grandes chances de mourir de faim par exemple si les ressources sont rares. C'est le cas des ours blancs sur la banquise où les ressources alimentaires sont rares et imprévisibles. Chez les éléphants de mer les combats sont très violents avec beaucoup de blessures (Nathan p. 89).

Chez une guêpe du figuier du genre *Idarnes* , il existe deux types de mâles, certains sont aptères, ils sont très agressifs. Comme ils ont une grosse tête avec de larges mandibules ils sont capables de couper en deux un rival. Ils investissent toutes leurs ressources dans le combat et s'accouplent dans la figue où ils sont nés (fighters). D'autres sont ailés normalement et vont sortir rapidement de la figue pour se disperser, ils ne sont pas agressifs et s'accouplent avec les femelles qui sortent des figues (dispersers). On a ainsi trouvé dans une figue jusqu'à 15 femelles, 12 mâles aptères intacts et 42 mâles ailés morts ou mourants. La forme ailée doit avoir un avantage sélectif pour se maintenir (Hamilton 1979).

Chez les fourmis tropicales *Cardiocondyla obscurior* on a vu que l'on trouve aussi deux types de mâles : des mâles normaux ailés à vie courte et spermatogenèse limitée et des mâles ergatoïdes (ressemblant à des ouvrières) aptères à grosse tête et longues mandibules acérées, très agressifs, à longue vie et production de spermatozoïdes continue. Ces mâles qui n'essaient pas, se battent entre eux et tuent les autres mâles ergatoïdes pour s'accoupler avec les femelles vierges dans les nids. Les mâles ailés s'accouplent dans le nid avant d'essaimer et sont donc des compétiteurs potentiels pour les ergatoïdes. Pourtant les deux types de mâles se maintiennent, quel est l'avantage des mâles ailés ? Il semble que les ailés miment l'odeur des femelles vierges (hydrocarbures cuticulaires) et sont alors tolérés par les ergatoïdes qui essaient de s'accoupler avec eux ! [13, 36]. Chez d'autres espèces comme *C. elegans* de France, les mâles ailés ont disparus.

Figure 4. *Cardiocondyla obscurior* mâles aptères se battant.



Dans les deux cas, guêpe du figuier et *C. obscurior*, il existe donc une stratégie mâle alternative qui existe de manière stable et peut donc être considérée comme une ESS.

b) La garde des femelles (mate guarding)

Les combats les plus intenses entre mâles se produisent quand les femelles sont prêtes à être fertilisées. Alors les mâles peuvent surveiller les femelles et chasser les intrus pour éviter une nouvelle fécondation (ex du cerf qui ne quitte pas la biche). Ce comportement est très développé chez les oiseaux monogames. C'est ainsi que pour stimuler les pigeons voyageurs mâles pour rentrer au nid, avant le départ de la course, on introduit un autre mâle dans la cage conjugale. Le pigeon jaloux fera la plus vite possible pour rejoindre son colombier et reprendre son rang [20]. Les mâles peuvent mettre en œuvre des stratégies complexes et parfois très bizarres, surtout chez les invertébrés.

- La pie mâle garde assidûment le nid et sa femelle juste avant et au moment de la ponte.

- Chez les crustacés, la femelle après la mue pubertaire est fragile et vulnérable pour les prédateurs, elle est féconde pendant une période très courte et ne s'accouple qu'une seule fois. Le mâle peut répondre par la garde de la femelle pendant cette période. C'est ce que l'on observe chez les gammarus d'eau douce (*Gammarus*) où le mâle agrippe carrément la femelle ventralement entre ses appendices. Comme les femelles ne sont pas fertiles en même temps, il y a beaucoup de mâles disponibles pour peu de femelles, la compétition entre mâles est très forte. Les mâles gammarus anticipent même en agrippant la femelle quelques jours avant la mue imaginaire pour la féconder dès la fin de la mue. L'intensité du gardiennage est liée au nombre de mâles.

- Les mâles de libellules agrion tacheté (*Calopteryx maculata*) et d'autres espèces gardent la femelle en l'agrippant jusqu'à la fin de la ponte. Il coince le thorax de celle-ci par l'extrémité de son abdomen, en position de tandem. Dans certaines espèces, les mâles sont simplement territoriaux et défendent 1 mètre de rive, ce qui leur permet de surveiller la femelle jusqu'à la fin de la ponte.

Figure 5. Accouplement chez la libellule *Lestes dryas*.

A et B le mâle agrippe la femelle
C. Copulation. Le mâle rapproche son extrémité postérieure des 2ème et 3ème segments abdominaux de la femelle.
(Zoologie I- Invertébrés, Grassé et al, Masson, 1961, p. 677).

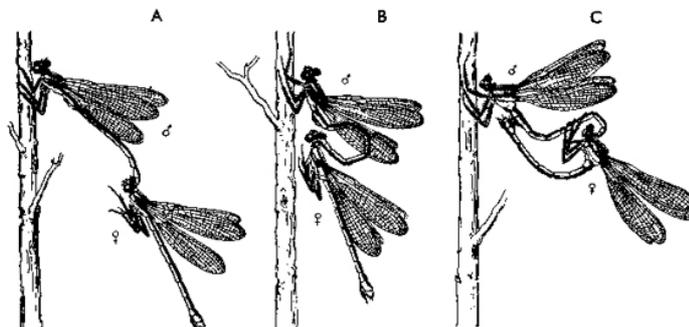


Figure 6 Copulation chez l'agrion.

(Science et Vie Junior hors série "La théorie de l'évolution", n° 27, janvier 1997)



Ces trois exemples montrent que les mâles mettent en œuvre des stratégies très variées pour augmenter leur assurance de paternité :

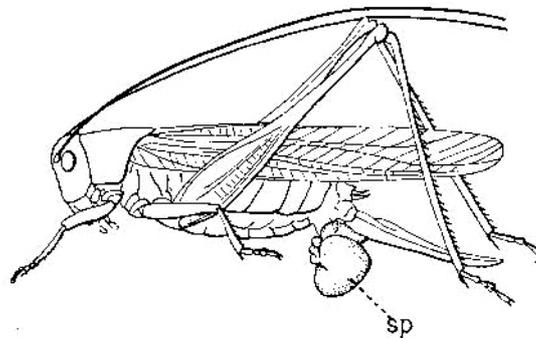
- Garde de la femelle avant la ponte. On a vu l'exemple du cerf, de la pie, et des gammars. Chez le crabe bleu (*Callinectes sapidus*), la femelle émet une phéromone urinaire pendant la période pré-pubertaire (qui dure 5 à 7 jours) où le mâle garde la femelle. Le mâle de pleurodèle (*Pleurodeles waltl*) s'accroche plusieurs jours à la femelle avant d'émettre son spermatophore (Grassé & Devillers p.650). Chez les rapaces où seul le mâle va chasser ou pêcher pendant que la femelle se prépare pour la ponte dans le nid, la garde est difficile car les copulations extra-couple sont alors faciles. Chez le busard cendré, les passages d'intrus et ou la présentation d'un leurre de mâle simulant la présence d'un intrus, provoquent une augmentation du temps de présence du mâle donc sa tendance à surveiller les femelles (voir sujet d'examen). Le calao est un exemple poussé : la femelle est enfermée dans un nid dont l'ouverture est maçonnée (parfois avec l'aide de la femelle qui rentre dans le nid pour se laisser enfermer) avec juste un petit trou pour laisser passer le bec et nourrir la femelle puis la couvée [31]
- Garde de la femelle après l'accouplement. Comme l'agrion, le gendarme (*Pyrrhocoris apterus*), le loup et le chien mâle restent accouplés longtemps avec la femelle (« collés »). Cela évite autre fécondation. L'accouplement chez la mouche domestique dure 1 heure alors que la totalité des spermatozoïdes est transférée en un quart d'heure. Si on sépare les deux insectes au bout d'un quart d'heure, on s'aperçoit que la femelle reste réceptive, alors qu'elle ne l'est plus au bout d'une heure. Ce fait est possible car le mâle transfère aussi une neurohormone qui met fin à la réceptivité de la femelle, au moins pendant 12 heures. Chez certains criquets *Zonocerus*, ce phénomène est encore plus important puisque les deux insectes restent accouplés plusieurs jours (Teyssède p. 132).
- Ceintures de chasteté. Chez de nombreuses espèces d'insectes comme le bombyx du mûrier, le mâle cimente l'ouverture du canal génital de la femelle après l'accouplement (*mating plug* ou bouchon copulatoire qui fonctionne comme une ceinture de chasteté) avec une substance qui se durcit au contact de l'air. Ce sont des espèces où l'accouplement dure longtemps, ce qui permet le durcissement de la substance, mais il y a aussi transfert de protéines nutritives. Chez le bombyx, la protection est particulièrement efficace puisqu'il y a deux conduits, l'un pour copuler (qui sera donc bouché pour empêcher une autre copulation), l'autre pour pondre. Des bouchons copulatoires existent aussi chez les bourdons. Chez les chauve-souris, il y a aussi

formation de bouchons vaginaux, ce qui permet la survie hivernale des spermatozoïdes et empêche une nouvelle copulation.

- Cadeaux nuptiaux. (nuptial gifts). On connaît les offrandes au cours de la parade nuptiale chez certains oiseaux. C'est ainsi que le mâle de la sterne pierregarin offre de petits poissons. Les offrandes nuptiales sont fréquentes chez les insectes [19]. Chez les sauterelles Tettigonidés et certains grillons, le mâle transfère d'abord son spermatophore, puis une sécrétion opalescente comme une boule de gui (spermatophylax qui peut représenter jusqu'à 25% du poids du mâle). Les femelles dévorent cette sécrétion nutritive pendant que le spermatophore injecte les gamètes. Il s'agit déjà d'une forme de compétition spermatique car il y a fécondations multiples et la part de la descendance est proportionnelle à la taille du « repas » offert (voir plus loin). Pour Trivers, les cadeaux nuptiaux seraient une forme indirecte d'investissement parental, sous forme de soins paternels, les substances nutritives étant incorporées dans les œufs. Cela évite aussi le cannibalisme car parfois les sauterelles femelles mangent les ailes des mâles.

Figure 7

Decticus albifrons, femelle portant le spermatophylax après l'accouplement (sp) (Zoologie I- Invertébrés, Grassé et al, Masson, 1961, p. 690).



Le grillon de Caroline *Allonemobius socius* (*striped ground cricket*) va encore plus loin puisqu'il possède un éperon tibial spécialisé qui est mâché par la femelle pendant l'accouplement. Celle-ci accède ainsi directement à l'hémolymphe du mâle qui peut perdre jusqu'à 10% de son poids ! La descendance de la femelle (nombre d'œufs) est directement corrélée à la durée du cadeau nuptial (Fedorka, 2002). Le grillon des sauges (*sagebrush cricket*, *Cyphoderris strepitans*) mâle offre ses ailes postérieures à la femelle qui là aussi consomme l'hémolymphe qui suinte des plaies. Il ne semble pas qu'il y ait passage d'une neurohormone comme chez la mouche [34].

- Le « sacrifice du mâle ». Le faux bourdon (mâle de l'abeille) laisse souvent une partie de son endophallus et en meurt. Pourtant cela ne semble pas très efficace puisque la future reine peut s'accoupler jusqu'à 30 fois (10 à 20 fois en moyenne) ! L'accouplement durant quelques secondes seulement, le mucus n'a pas le temps de durcir. La présence d'endophallus est plus gênante, mais on en retrouve souvent plusieurs dans la bourse copulatrice de la reine et le sperme se mélange, il n'y a pas de mâle avantage (voir encadré).

Chez la fourmi brésilienne, *Dinoponera quadriceps* la femelle alpha dominante sort pour se faire féconder. Après l'accouplement, elle coupe l'abdomen du mâle, puis se débarrasse des pièces génitales masculines qui sont restées coincées en 1/2h, il n'y a pas d'autre accouplement possible. Le « suicide » du mâle lui permet d'assurer sa

paternité.

- On connaît d'autres cas de « sacrifice » qui vont jusqu'au cannibalisme sexuel comme chez la mante religieuse : le mâle de l'araignée à dos rouge d'Australie (veuve noire *Latrodectus*) est minuscule et il est dévoré dans environ deux tiers des accouplements. Le sacrifice, d'un apport nutritif négligeable accroît la durée de l'accouplement et donc le nombre d'œufs fertilisés [19]. Les femelles d'autres veuves noires dévorent parfois le mâle, mais selon Gould ce cannibalisme n'est pas un suicide car le mâle se débat et tente de s'échapper comme chez la mante religieuse. Des stratégies pour contrer ce cannibalisme ont pu être sélectionnées, comme l'araignée-crabe mâle *Xysticus cristatus* qui ligote la femelle pour la féconder la avant de se sauver (Nathan p.23). On retrouve cette immobilisation chez des veuves noires (Figure 8). Il existe même une espèce chinoise de mante qui ne mange pas son partenaire si celui-ci l'amadoue par des signaux adéquats [28].

Figure 8

Le mâle de la veuve noire ligote la femelle pour ne pas être dévoré pendant l'accouplement.

Sciences et Vie Junior, hors série n° 27, janvier 1997, La théorie de l'évolution, p. 77



- Repousser les autres mâles : utilisation d'anti-aphrodisiaques : La femelle papillon *Heliconius erato* a une odeur particulière après l'accouplement, odeur laissée par le mâle, répulsive pour les autres mâles car il s'agit de la phéromone sexuelle mâle qui évite les accouplements homosexuels (acétate de *cis*-vaccényle qui est produite aussi par les drosophiles mâles). Le mâle en fait remplit une glande abdominale de la femelle pendant l'accouplement. Certains auteurs ont écrit que la femelle était transformée en « boule puante », mais en réalité elle est tout simplement considérée comme un mâle non attractif (Gilbert 1976).

c) La compétition spermatique (sperm competition, Parker 1970)

- On considère généralement que le dernier mâle fécondant peut être avantageux. Cela a été montré chez la mouche du fumier (*dungfly*, *Scatophaga stercoraria*) : quand deux mâles s'accouplent avec la même femelle, le second fertilise la plupart des œufs. Cela a été démontré en utilisant des mâles irradiés au cobalt 60, qui stérilise les mâles mais le sperme reste actif et fécondant, même si l'œuf n'est pas viable. Si le premier mâle est stérile, alors que le second est normal, 80% des œufs sont fécondés, ce chiffre tombe à 20% si c'est l'inverse. Cela signifie que le second mâle fertilise 80% des œufs (Parker 1978). Le taux de fertilisation des œufs par le second mâle dépendra de la durée de l'accouplement. Le premier mâle fertilisera 25% des œufs pour une copulation de 10 minutes, 80% pour une heure. Il y a transfert d'une neuro-hormone qui met fin à la réceptivité de la femelle, comme chez la mouche domestique.

Chez les insectes sociaux, quand il y a polyandrie, on a les deux situations possibles. Chez la fourmi *Leptothorax gredleri*, le sperme d'un seul mâle est utilisé, on parle de ségrégation du sperme (sperm clumping). Ceci n'est pas valable chez l'abeille où malgré des multiples fécondations, il n'y a pas de ségrégation de sperme, et un mélange équitable du sperme s'effectue, ce qui permet une variabilité génétique importante dans la ruche. Dans ce cas la sélection a favorisé le polymorphisme qui est avantageux.

Chez les oiseaux on a moins de données, par exemple chez le diamant mandarin, la dernière copulation hors couple avant la ponte des œufs fertilise 84% des œufs !

La compétition entre mâles pour prévenir la fertilisation par d'autres mâles directement au niveau du sperme est appelée compétition spermatique, la dernière éjaculation étant censée être plus fécondante que les précédentes. Diverses stratégies parfois extraordinaires sont mises en œuvre.

- Multiplier les accouplements. Ainsi les mâles de nombreuses espèces d'oiseaux multiplient les accouplements avant la ponte au retour d'une période d'absence, ou s'ils ont vu la femelle s'accoupler avec un autre mâle. Certains rapaces et oiseaux marins ne peuvent surveiller efficacement la femelle pendant qu'ils partent chasser. Ils vont déployer une stratégie qui consiste à multiplier les accouplements. Le balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*, osprey) copule ainsi plusieurs centaines de fois par jour pendant la période brève de réceptivité de la femelle pour augmenter ses chances de féconder tous les œufs, et éviter les fertilisations par des copulations extra-conjugales (Nathan p. 25). On retrouve ceci chez le milan royal (red kite - *Milvus milvus*), le busard cendré (Montagu's harrier - *Circus pygargus*). Les copulations chez le balbuzard se produisent sur une période de 20 à 45 jours, et même quelques jours après la ponte du 1er œuf. On observe 5% de copulations HC mais très peu PHC, donc le système est efficace. Deux effets sont recherchés ici : effet de dilution du sperme des rivaux, et être le dernier mâle fécondant.
- Récupérer ou neutraliser le sperme des mâles précédents : c'est ce que l'on trouve chez les odonates. Les mâles de l'agrion tacheté ou de l'*Orthemtrum cancellatum* ont des crochets sur le pénis pour récupérer le sperme des autres mâles avant d'injecter leur propre sperme. Chez *Crocethemis erythraea*, autre odonate, le pénis est gonflable avec un appendice en corne qui bloque le sperme du mâle précédent dans un coin de la spermathèque pour le neutraliser (IBE93 p. 185).
- Les mâles de *Moniliformes dubius*, ver parasite acanthocéphale de l'intestin des rats, fabriquent une ceinture de chasteté (bouchon vaginal). Ils sont même capables de violer d'autres mâles et de leur appliquer le ciment vaginal dans leur région génitale pour les empêcher de s'accoupler. [Les *Moniliformes* sont des vers parasites de vertébrés à l'état adulte, les larves sont hôtes de crustacés ou d'insectes. Chez *M. dubius*, l'hôte larvaire est un coléoptère du genre *Blaps*, l'adulte peut exceptionnellement être retrouvé chez l'homme].
- *Xylocoris maculipennis* est une punaise où le mâle perce la cuticule de la femelle pour lui injecter son sperme, qui nage dans l'hémolymphe à la rencontre des œufs. Un mâle peut en violer un autre, lui injecter son sperme qui ira jusque dans les testicules de l'hôte et sera injecté à la femelle (Carayon 1974).
- Pendant la parade nuptiale, les urodèles (salamandres - aquatiques durant cette période - et tritons) déposent de petits spermatophores sur le fond de la mare. La femelle nage

au-dessus des spermatophores, puis en prend un entre les lèvres de son cloaque, celles-ci se contractent et se relâchent ce qui permet la montée des spermatozoïdes dans les conduits génitaux de la femelle. Les mâles essaient de manœuvrer les femelles lors d'une parade sexuelle plus ou moins complexe selon les espèces pour les amener au dessus de leur spermatophore afin de permettre leur fertilisation (Nathan p.15). Les mâles de la salamandre maculée d'Amérique du Nord *Ambystoma maculatum* déposent leur spermatophore sur ceux des autres mâles, ce qui est important puisque c'est celui du haut qui fertilise les œufs pondus par la femelle (Arnold 1976). [La salamandre tachetée *Salamandra salamandra*, la salamandre noire *S. atra* européennes et l'*Ambystoma opacum* américaine sont terricoles et s'accouplent hors de l'eau].

La salamandre garde un stock de spermatozoïdes dans une poche spéciale pendant plus de deux ans [5].

- chez les mammifères il existerait 2 sortes de spermatozoïdes : les normaux féconds et les chasseurs / guerriers chargés de tuer les spermatozoïdes intrus, d'un autre mâle fécondant (1988). Dans l'espèce humaine, on a même écrit que si l'homme pense ne pas être le seul à s'accoupler il favorisera inconsciemment la production de spermatozoïdes guerriers. Cette théorie des spermatozoïdes « kamikazes » est très contestée, en 1999, d'autres recherches n'ont pas confirmé ce phénomène.

d) Infanticide

On a vu l'exemple des lions où la stratégie infanticide des mâles est gagnante. En réalité les lionnes mettent en œuvre des stratégies pour lutter contre l'infanticide des mâles : nurseries, rugissements en chorus. On connaît chez les souris l'effet Bruce, la présence d'un mâle étranger empêche l'implantation d'un œuf fertilisé ou entraîne un avortement. 90% des femelles gestantes résorbent leurs embryons avant l'implantation quand elles sont exposées à un nouveau mâle dans les 24 heures après la fécondation. L'urine des mâles dominants est plus efficace, ce qui suggère un gain pour la femelle qui aura un autre mâle plus dominant.

L'infanticide existe aussi chez certains singes comme l'entelle (*Presbytis entellus*, Hanuman langur – du nom d'un dieu singe). Ils vivent comme les lions en troupes bi-sexuelles, et il existe aussi des troupes de mâles célibataires. Les troupes bi-sexuelles peuvent comporter un ou plusieurs mâles et dans le cas d'un harem (un seul mâle), le dominant est périodiquement expulsé (en moyenne tous les 27 mois), le nouveau mâle tue alors la plupart des jeunes non sevrés. On a longtemps considéré que ce comportement était anecdotique ou pathologique, par exemple lié à la surpopulation. Sarah Hrdy a étudié ces singes de 1971 à 1975 en Inde, elle a affirmé que ce comportement était habituel et pas du tout pathologique. Elle a même affirmé que ce comportement était adaptatif et favorisé par la sélection naturelle, ce qui à l'époque était provocateur [22]. On sait aussi que ce comportement existe chez les lions, mais il est plus rare, les femelles ayant développé des stratégies anti-infanticide (voir cours UE4).

Autre exemple : les marmottes.

Les soins aux jeunes en hiver sont consommateurs de beaucoup d'énergie. Si la mère se dépense trop pour ses jeunes, elle ne se reproduira pas à la sortie d'hibernation. Le mâle infanticide se garantit que la femelle sera bien en état de se reproduire au printemps. L'infanticide est fréquent chez l'écureuil de Belding américain où l'hibernation est aussi très longue, il représente 8% des jeunes (Sherman 1981).

2. Les choix de la femelle

Dans la mesure où les femelles sont les principaux fournisseurs de ressources de l'œuf, on peut s'attendre à ce qu'elles choisissent leur géniteur avec soin. La production d'un œuf est un investissement important comparé à celui d'un spermatozoïde. Pour une grenouille, s'accoupler avec un mâle d'une autre espèce ou avec un mâle peu fertile coûte la production annuelle d'œufs alors que le mâle pourra trouver une autre femelle. En conséquence les femelles seront plus sélectives que les mâles dans le choix du géniteur. Ce fait est maintenant clairement démontré chez de nombreuses espèces animales. Les femelles choisissent souvent les mâles sur la base des ressources qu'ils offrent, par exemple un territoire riche en nourriture ou propice à la ponte, mais aussi en fonction des gènes du mâle (comment apprécier la « valeur génétique » du mâle ?). Les critères du choix seront les caractéristiques du plumage (couleur plus voyante, longueur de la queue, nombre d'ocelles et longueur de la traîne du paon), de la couleur de la crinière du lion, ou de traits comportementaux (parade – mâles du colvert qui parquent le plus ardemment -, chant, dominance). On peut prendre en exemple les mâles de coqs de bruyère qui parquent au milieu de petits territoires (leks) très proches les uns des autres; les femelles observent un grand nombre de mâles avant de faire leur choix. Après s'être accouplées, elles quittent cette zone pour aller faire leur nid. Dans ce cas le choix est facile puisque tous les mâles sont présents et peuvent être comparés. Si les mâles sont dispersés comme dans le cas de l'épinoche, les femelles doivent mémoriser les traits des mâles et à chaque rencontre prendre une décision difficile.

Les femelles peuvent retirer deux sortes de bénéfices de leur choix : des bénéfices directs comme la qualité des ressources ; mais aussi des bénéfices indirects (de meilleurs gènes chez le mâle).

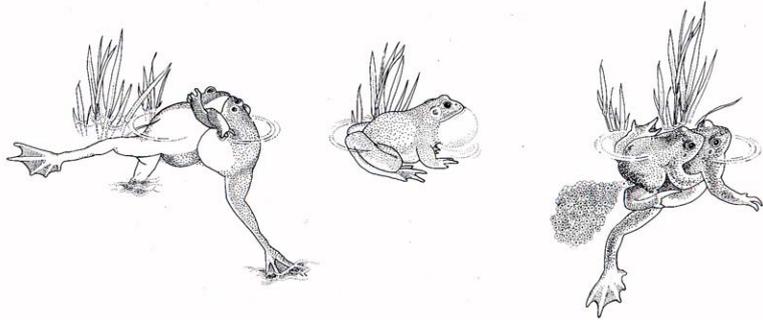
a) La qualité des ressources

Dans de nombreuses espèces les mâles défendent un territoire dont la qualité est déterminante pour la survie de la ponte et des jeunes. Un bon territoire peut se définir selon divers critères : bonnes conditions pour le développement des jeunes, nourriture abondante, peu de prédateurs.

Quelques exemples :

- Grenouille taureau nord-américaine *Rana catesbiana* : les mâles défendent un territoire dans des mares et des petits étangs où les femelles se rendent au printemps. La qualité des territoires est très variable car il y a prédation importante des œufs par les sangsues (*Macrobdelella decorata*). Deux critères interviennent pour limiter le niveau de prédation : la température de l'eau qui accélère le développement embryonnaire et raccourcit la durée de développement donc les risques de prédation ; et la densité de la végétation. Si celle-ci n'est pas trop dense les œufs peuvent s'agglomérer en boule où la prédation est plus difficile et l'eau plus sera chaude.

Figure 9. Sélection sexuelle chez la grenouille taureau (IBE 1993, Fig. 8.5, p. 187)



Les territoires les meilleurs sont âprement convoités et les mâles les plus forts les conquièrent. Les femelles préfèrent ces territoires, elles sont donc capables d'apprécier la qualité du territoire (Howard 1978)

- La quantité de nourriture est une ressource souvent limitant dans la production des œufs et les femelles peuvent choisir un mâle en fonction de son aptitude à trouver et fournir de la nourriture.

C'est ainsi que les guppys mâles (*Poecilia reticulata*) (Nathan p. 139) des fleuves de l'île de Trinité (Antilles) exhibent des points de couleur au moment de la parade. Les femelles choisissent les mâles les plus oranges, ce qui correspond à la capacité à trouver de la nourriture riche en carotène (le pigment est synthétisé à partir du carotène) qui est rare dans ces habitats. La coloration du mâle est donc un indicateur du régime alimentaire de celui-ci. Par ailleurs, ces mâles colorés sont plus téméraires en présence de cichlidés prédateurs. Ils sont ainsi mieux informés sur la présence et l'efficacité de ces prédateurs, et mieux aptes à leur survivre. Les femelles préfèrent les mâles colorés, mais encore plus les mâles audacieux si elles ont pu les observer en présence de prédateur (Godin et Dugatkin 1997).

Les femelles de salamandre à dos rouge d'Amérique du Nord, terricoles, testent les mâles en touchant leurs crottes avec le nez. La nourriture comprend des termites tendres et des fourmis plus coriaces. Le mâle qui se nourrit préférentiellement de termites sera préféré, car il est capable de trouver de la meilleure nourriture.

- Chez certains oiseaux et insectes, on voit apparaître des parades nuptiales avec offrande alimentaire qui peut représenter un apport non négligeable. On a déjà vu que divers insectes mâles (sauterelles tettigonides et papillons notamment) offrent à la femelle un spermatophore contenant des sécrétions protéiques qui sont utilisées pour la production des œufs. Chez certains tettigonides le spermatophore contient une partie consommable. On a montré chez un tettigonide d'Australie (katydid) que les femelles choisissent les plus gros spermatophores qu'elles mangent pendant que les spermatozoïdes passent dans leur corps et elles produiront des œufs plus gros.

Mouche scorpion (*Hylobittacus apicalis*, Mécoptères avec les panorpes) (ressemble à une tipule mais avec deux paires d'ailes, un appareil copulateur qui ressemble au dard du scorpion) [27].

La femelle ne s'accouple que si le mâle offre une mouche qu'elle mangera durant la

copulation. Si la mouche est grosse, le mâle s'accouplera plus longtemps et pourra fertiliser plus d'œufs. Le maximum de spermatozoïdes est transféré en 20 minutes. L'avantage de la femelle est d'obtenir plus de nourriture à transformer en œufs, si l'accouplement est court (5 min), alors elle cherchera un deuxième mâle. La femelle est très difficile et n'accepte de s'accoupler que si la proie est suffisamment grosse.

- Autres exemples :

D'autres insectes offrent une proie capturée, c'est le cas des Diptères empididés du genre *Empis* (*E. opaca* ou *E. barbatoïdes*). Chez l'araignée pisaure *Pisaurus mirabilis* le mâle présente une proie (Nathan p.23), chez la drosophile *Drosophila pseudoobscura* le mâle offre une gouttelette régurgitée qui augmente le nombre d'œufs pondus.

Les mâles de la sterne pierregarin (*Sterna fuscata*, *common stern*) et de la sterne arctique (*Sterna macrura*, *arctic stern*, nordique visiteuse d'été en France) offrent des petits poissons à la femelle au moment de la formation des couples. Il y a une corrélation entre la capacité à faire des offrandes alimentaires à la femelle et à nourrir les poussins plus tard. La femelle teste le mâle au cours de la parade nuptiale et rejette les partenaires peu efficaces (Nisbet 1977). On peut parler de « ruptures de fiançailles ». Les femelles bien nourries pondent d'ailleurs des œufs plus gros qui donnent des poussins plus robustes.

b) La qualité des soins paternels

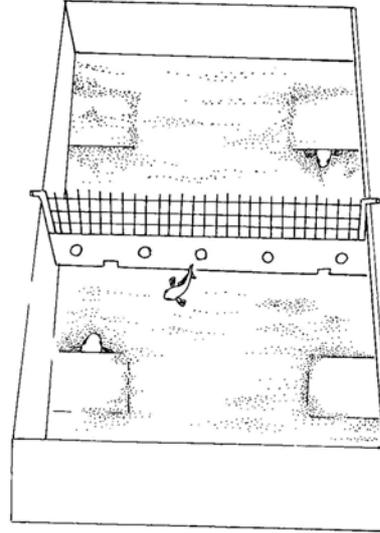
Depuis les années 90, les poissons paternels font l'objet de nombreux travaux (Marconato & Bisazza 1988, 1989). Le chabot (*Cottus gobius*) et le gobie de Martens (*Padogobius martensis*) sont de poissons d'eau douce territoriaux et polygynes. Le mâle doit découvrir un site propice à l'incubation des œufs, y bâtir son nid – en nettoyant le dessous d'une pierre – puis défendre son territoire. Les femelles qui arrivent sont accueillies par une danse nuptiale, elles déposent alors leurs œufs dans le nid et les abandonnent à la surveillance du père. Il arrive que la femelle ne trouve pas le mâle à son goût et parte chercher un autre mâle. Comment se fait le choix de la femelle ?

On pouvait supposer que la taille des mâles était un bon critère de choix : l'activité des mâles consistant essentiellement à défendre leur progéniture, leur taille doit être une qualité parentale importante. Cela a été vérifié avec succès sur un autre gobiidé parental, *Cottus bairdi* (Downhove & Brown 1980). Chez les deux autres espèces, on a vérifié aussi que la taille des mâles est un bon indicateur de son aptitude paternelle. Cependant, le critère de choix est différent selon l'espèce.

Dans un dispositif expérimental où les femelles peuvent se déplacer et non les mâles, une femelle chabot choisit toujours le plus grand, sauf si le plus grand excède sa taille de moitié. En plus, lorsque les deux mâles sont de taille voisine, la femelle préfère en général celui qui a déjà des œufs dans son nid. On comprend bien que la femelle choisisse en fonction de la taille qui est un indice de qualité de soins paternels. Mais alors pourquoi cette limite à 1,5 fois sa propre taille ? En fait, le mâle mordille la femelle au cours de la parade nuptiale, c'est donc pour éviter des blessures que la femelle ne choisit pas un mâle trop grand ! Par ailleurs, pourquoi choisir un mâle qui a déjà des œufs ? La réponse est plus simple : il est capable de les garder au moins un certain temps. Une deuxième réponse réside dans le cannibalisme des mâles : ceux-ci mangent à l'occasion quelques œufs dont ils ont la charge. C'est une question de choix : mieux vaut manger quelques œufs pour ne pas rester en forme pour repousser un prédateur et ne pas perdre toute la ponte. C'est pourquoi,

quand une femelle pond dans un nid déjà pourvu d'œufs, elle réduit la probabilité d'infanticide. C'est ce que l'on appelle l'effet de dilution (Rohwer). Enfin, troisième hypothèse, le mâle serait d'autant plus actif que sa progéniture est nombreuse, dans ce cas la femelle a intérêt à choisir un mâle déjà père de famille.

Figure 10. Dispositif expérimental utilisé pour étudier les critères de choix des chabots femelles. Les trous de la cloison centrale ne permettent pas aux mâles de passer. D'après Teyssère ; p. 83.



Ces trois hypothèses ne sont pas exclusives.

Un autre comportement remarquable est montré par les mâles de cette espèce : mis en présence d'un petit mâle pourvu d'œufs, un grand mâle va chasser le petit et s'occuper de ses œufs qui ne sont pas les siens. Ce comportement « altruiste » ne l'est pas en réalité puisqu'il augmente la probabilité pour ce mâle de séduire d'autres femelles et d'avoir des descendants comme on l'a vu plus haut : la femelle choisit de préférence un mâle ayant déjà une ponte.

Chez le gobie de Martens, la réponse est différente : en présence de deux mâles de taille différente, en laboratoire avec une cloison, la femelle choisit indifféremment l'un ou l'autre. En réalité, en présence de deux mâles, le mâle le plus grand est dominant, il chasse l'autre et attire la femelle vers son nid. Cela signifie que la femelle est passive dans le choix ? La réalité est plus subtile : les femelles en parade sexuelle libèrent une phéromone aphrodisiaque attractive pour les mâles (une prostaglandine). Ainsi les femelles attirent à elles les mâles qui se départagent, et finalement elles s'accouplent avec les plus forts.

c) La théorie des bons gènes (« good genes » theory)

On peut se demander si la femelle est capable d'apprécier le bagage génétique des mâles, de détecter les « meilleurs gènes ». Les bons gènes sont ceux qui accroissent la probabilité de survie des jeunes et ensuite leur aptitude dans la compétition reproductrice.

Peu d'expériences ont été réalisées dans ce domaine, le travail de Partridge (1980) sur la drosophile a été précurseur.

Partridge a réparti des femelles en 2 lots pouvant s'accoupler soit en choisissant un partenaire dans un groupe de mâles, soit avec un seul mâle tiré au sort. Les descendants du lot « choix » et du lot « non choix » (reconnaissables par des marqueurs génétiques) sont ensuite testés face à des compétiteurs alimentaires. Les larves du groupe « choix » se développent mieux que les autres. Donc les femelles qui ont eu la possibilité de choisir un mâle ont préféré un mâle qui avait de « bons gènes » permettant l'accroissement de la survie de la descendance. Il est probable que les femelles ont choisi les mâles de génotype différent, donc favorisé l'hétérozygotie. Ce phénomène reste inexpliqué chez la drosophile mais est bien connu maintenant chez les mammifères où les femelles peuvent choisir un partenaire en fonction de son odeur (voir sélection de parentèle). Ce choix des mâles ayant de bons gènes vient d'être montré aussi chez le paon : le paon mâle qui a le plus d'ocelles sera préféré, et effectivement ses descendants à 2 ans auront une meilleure survie, ce qui signifie probablement que ce mâle avait de bons gènes [29].

La première démonstration que la préférence peut être liée à une caractéristique génétique vient d'être présentée. Chez la mouche malaise *Cyrtodiopsis dalmanni* les yeux sont pédonculés et les femelles préfèrent les mâles aux longs pédoncules. Dans les populations naturelles, les femelles sont deux fois plus nombreuses que les mâles. Comment expliquer ce sex-ratio biaisé ? On a découvert que certaines femelles portent un chromosome X « tueur » (phénomène connu par ailleurs – voir LR février 98) qui détruit, par un mécanisme inconnu, les spermatozoïdes porteurs du Y, d'où la rareté des mâles. Une contre sélection est apparue sinon les X tueurs auraient envahi la population : il existe un chromosome Y résistant (super Y) qui supprime l'action du X tueur. On a observé que les lignées à long pédoncule produisent un sex-ratio plus équilibré, le chromosome Y résistant étant plus fréquent. Les femelles ont donc intérêt à choisir les mâles aux pédoncules longs pour avoir un maximum de fils et équilibrer le sex-ratio (Wilkinson, Nature 98, LR mars 98).

Conflits génétiques : chez certaines drosophiles la descendance est presque uniquement femelle, les mâles ne produisent que des spermatozoïdes X. En effet le X des mâles élimine les spermatozoïdes porteurs de Y. Le sex-ratio est donc modifié en faveur des mâles (90%). Le phénomène inverse existe également. On parle de chromosomes "tueurs" qui inactivent l'autre chromosome. Le chromosome X tueur existe chez de nombreux insectes (papillons, moustiques, drosophile) et les lemmings, le Y tueur est plus rare (*Aedes aegypti*). Le X tueur produit un poison qui tue les Y, il est lui-même immunisé; mais des gènes de résistance apparaissent pour maintenir les gènes tueurs rares.

Chez homme ce phénomène pourrait exister : quand un homme n'a que des filles, si un fils est tout seul au milieu de filles il est plus souvent stérile (LR févr. 98).

Choix de la femelle sur les appendices, plumages et colorations (= caractères sexuels secondaires)

On a vu que les mâles de nombreuses espèces sont handicapés par des couleurs voyantes, les plumes longues de la queue ou autres appendices coûteux à produire et à porter (ex spectaculaire des oiseaux de paradis ou des paons). Ce fait est très fréquent chez les oiseaux mais aussi chez les mammifères, reptiles, poissons (guppys, poissons combattants), amphibiens et insectes.

On se rappelle que la sélection naturelle n'a pu permettre évolution de ces caractères que si les mâles compensent leur survie réduite par une préférence sexuelle des femelles pour les plus beaux attributs (Darwin 1871). Les mâles de certaines espèces en rajoutent même puisqu'ils vont décorer leur nid avec des objets et des couleurs. Le plus grand spécialiste est l'oiseau satin (*Ptilonorhynchus, satin bowerbird*) qui construit un nid en berceau et le décore avec toute sorte d'objets colorés, y compris des baies diverses. Les mâles propriétaires de nids les plus décorés ont plus de succès auprès des femelles. Le mâle épineche peut aussi accumuler dans son nid des perles ou autres objets très colorés, qui

attirent les femelles [37] [24]. D'ailleurs des poissons comme le guppy, utilisent les UV (320-400 nm) pour apprécier la beauté de leurs mâles.[17]. Il en est de même pour de nombreux oiseaux comme la mésange bleue (blue tit, *Parus caeruleus*) ou le gorge-bleue (*Luscinia svecica*, *bluethroat*). Le mâle de gorge-bleue en absence d'UV met plus de temps à trouver une partenaire et a moins de copulations hors couple.

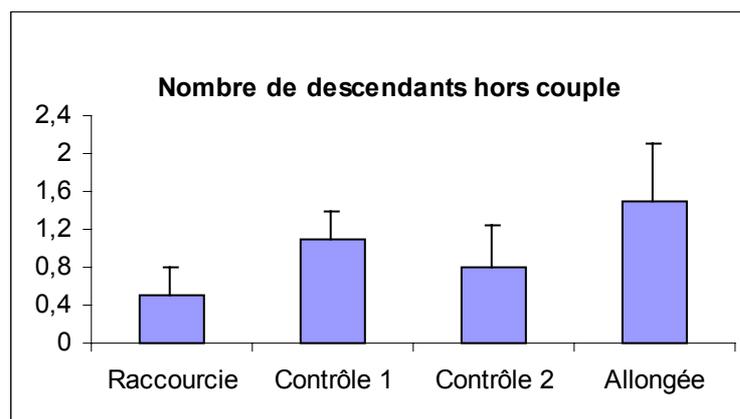
La première démonstration du rôle de ces attributs dans la sélection sexuelle fut celle de Andersson [6] sur un oiseau, la veuve à longue queue (Ignicolore à longue queue pour Flammarion !) (*Euplectes progne* – Ploceidae d'Afrique de l'est) (taille d'un moineau) : la femelle est brune avec une queue courte, les mâles sont noirs avec une épaule rouge sur les ailes et une queue de 50 cm). Andersson a coupé la queue de certains mâles et collé les morceaux de queue à d'autres mâles. Les femelles par la suite ont préféré ces mâles avec un super ornement par rapport aux témoins et à ceux qui avaient une queue raccourcie, ce qui leur a permis d'avoir plus de nids. La pression évolutive est donc celle du choix de la femelle.

Depuis on a d'autres exemples :

- chez l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica* – dont les effectifs ont chuté en France de 84% depuis 1989..), les femelles sélectionnent les mâles en fonction de la longueur des filets de la queue, caractère marqueur de bons gènes. Un mâle trouve en moyenne une femelle au bout de 8 jours après son arrivée sur le site de nidification. Avec une queue artificiellement raccourcie cela lui prend 12-13 jours, au contraire avec une queue allongée il lui suffira de 3 jours (Møller 1978). En fait la question est posée de savoir si l'allongement de la queue de l'hirondelle n'est pas un processus plutôt darwinien de sélection naturelle, une longue queue étant un avantage pour voler.

En plus, les mâles avec une queue allongée expérimentalement auront plus de descendants dans les autres nids (PHC : 1 chez les contrôles, 1,5 pour les « allongés » et 0,5 pour les « raccourcis », Sanio et al 97, Fig. 7-8).

Figure 11. Nombre de descendants hors couple pour les hirondelles mâles ayant subi un allongement ou un raccourcissement expérimental de la queue.



- chez les mâles de poissons *Xiphophorus* (avec épée), les femelles préfèrent les mâles avec une épée plus longue. Ce cas avait déjà été envisagé par Darwin en 1871. Lorsque les ressources alimentaires diminuent, les mâles investissent plus dans l'épée que dans la croissance pondérale (Basolo 98).

Fauvette des roseaux (*Acrocephalus scirpaes*, *warbler* – Europe)

Le mâle a un chant aussi sophistiqué que la queue d'un paon : chant très long avec des trilles, sifflements et autres signaux variés. L'oiseau chante dès son arrivée de migration jusqu'à l'appariement. C'est une espèce monogame, donc la sélection sexuelle est censée être moins forte, cependant la compétition pour attirer les femelles dès leur arrivée est très forte. Les couples les plus précoces ont plus de succès reproducteur, probablement parce que la nourriture est plus abondante en début de printemps. La capacité d'attraction des mâles serait donc un avantage reproducteur important. Catchpole a montré que les mâles ayant le chant le plus grand nombre de motifs sont les plus rapides dans la conquête des femelles.

On peut généraliser la notion de choix de la femelle, par exemple chez la drosophile *Drosophila melanogaster* où les femelles sont très discriminantes, si le mâle a le moindre handicap il ne sera pas choisi. Chez les punaises paternelles (voir plus haut), les femelles choisissent de préférence les mâles qui ont déjà la garde d'œufs comme pour le chabot (PLS mars 99). Un cas surprenant est celui de la hyène tachetée (*Crocuta crocuta, spotted hyena*) où les femelles sont plus grandes que les mâles et leaders de la troupe. Elles préfèrent s'accoupler avec des mâles non dominants [4].

La sélection sexuelle existe-t-elle chez l'homme ? On n'a évidemment que très peu de données. Signalons une étude d'éco-sais et de japonais en 1998 : la présentation de photos de visages masculins ou féminins retouchés pour arranger la masculinité ou la féminité (LM 3 sept. 98, Nature fin août 98). Tous les sujets testés (étudiantes des universités des auteurs) ont préféré les visages aux traits légèrement féminisés. Les hommes "virils" apparaissent plus dominants ou plus vieux, si "féminisés" ils semblent plus honnêtes, plus coopératifs, meilleurs pères. La théorie darwinienne du choix du meilleur mâle ne serait plus valable pour la femelle humaine ? En réalité, les résultats diffèrent selon la période du cycle de la femme. Pendant la période de l'ovulation, on observe une attraction inconsciente pour des visages plus masculins (indiquant plus de testostérone, c'est la recherche des meilleurs gènes), alors qu'en dehors de l'ovulation, on observe une attraction pour les visages plus protecteurs (meilleurs pères).

Tableau : les critères de choix des femelles selon Dugatkin [14, 15]

CARACTÈRES DES MÂLES	PRÉFÉRENCE DES FEMELLES	ESPÈCES
appel sonore	plus intense	grillon
	fréquence plus élevée	crapaud américain, drosophile
	plus long	rainette
	plus complexe (lié à la taille)	grenouille tungara
	répertoire plus large	Pinson, fauvette des roseaux
parade nuptiale	plus fréquente	gélinotte des sauges
	plus assidue	canard colvert
taille	plus grande	cichlidés
queue	plus longue	hirondelle, xipho (épée), veuve à longue queue paon (traîne)
	hauteur plus grande	triton à crête
	nombre supérieur d'ocelles	Paon [29]
crête	plus grande	poule rouge de jungle
Couleur bec	plus jaune ou orangé	merle noir, diamant mandarin [30]
Arceau, nid	plus coloré et avec le plus	oiseau à berceau [9]

	d'objets colorés	épineche à 3 épines [24]
nid tressé	Meilleure qualité ?	Tisserins
rayures de la poitrine	rayures plus larges	mésange charbonnière
couleurs du corps	plus vives	pinson
	zones oranges ou rouges plus étendues	guppy, épineche
	Rougisement face et organes génitaux	Macaque rhésus [3]
Couleur de la crinière (longueur)	Plus brune (plus longue = seulement compétition intra-sexuelle)	Lions
pédoncule des yeux	plus long	mouche à yeux pédonculés
Statut social	Moins dominant	Hyène [4]

d) Le maintien du polymorphisme

En dépit des choix de la femelle certaines formes vont persister, alors qu'on s'attendrait à ce qu'elles disparaissent. On en a une bonne illustration avec l'épineche à 3 épines (*Gasterosteus aculeatus*) où les femelles préfèrent les nids des mâles qui ont le ventre le plus rouge. Dans l'obscurité ou en lumière verte, les préférences des femelles disparaissent. Il existe un polymorphisme génétique avec une variété où le mâle n'a pas le ventre coloré au moment de la parade (Semler 1971), et ce polymorphisme se maintient dans quelques zones. Si on donne le choix aux femelles elles vont toujours choisir le mâle coloré et pourtant les mâles non colorés existent dans la nature ! On peut se demander si les mâles à ventre rouge sont plus démonstratifs pendant la parade. Ce n'est pas le cas puisque si l'on peint le ventre d'un mâle non-rouge en rouge il sera préféré après avoir paradé normalement.

Moodie a découvert en 1972 que le ventre rouge a un coût, il attire les prédateurs (truites). En fait, il existe une balance entre le coût (prédation) et les bénéfices (avantage sexuel) qui fait que dans les lacs où les truites sont nombreuses le polymorphisme se maintient. Il existe chez l'épineche à 10 épines où le mâle est sombre et la femelle claire, des mâles « pseudo-femelles » sournois, c'est un polymorphisme phénotypique.

En fait, les préférences des femelles ne sont pas toujours aussi marquées que le veut la théorie. On vient de découvrir par exemple que les femelles guppys ne choisissent pas toujours les mâles les plus orangés, mais des individus tachetés de noir ! Il y a donc de la place pour tous les mâles.

e) Théories sur les mécanismes de la sélection sexuelle par les femelles

Deux hypothèses ont été présentées pour expliquer la sélection sexuelle liée au choix des femelles :

1) Théorie de l'emballlement (« runaway ») de R.A. Fisher (*The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, inspirée de Darwin 1871) qui a été le premier à présenter une solution très simple au problème : les femelles attirées par les mâles les plus beaux auront plus de descendants et qui seront aussi plus beaux. Ainsi les gènes de la femelle seront bien représentés dans la génération suivante. Fisher a présenté un modèle mathématique avec une ligne d'équilibre où la survie réduite des mâles à cause de leur handicap est

compensée par l'accroissement de leur taux de reproduction lié à la préférence des femelles. Cela a pu être vérifié dans le cas de la longueur de la queue et la complexité du chant. L'évolution s'est arrêtée lorsque le trait est devenu si exagéré qu'il en était trop néfaste. C'est le cas du cerf géant mégacéros qui a disparu à cause de sa ramure immense, gène dans la forêt dense où les prédateurs (y compris humains ?) ont eu raison de lui. Les effets d'une pression de sélection inverse à la sélection sexuelle ont pu être mesurés sur le mouton bighorn au Canada : à la suite de la chasse aux plus beaux trophées, en 30 ans, la taille de la population, et donc des trophées a diminué [11]. Il en est de même sur la taille des défenses de l'éléphant d'Asie. Au Sri Lanka, moins de 10% des mâles possèdent des défenses. On pense que cette sélection aurait été la conséquence des chasses effectuées par les Britanniques au siècle dernier, pour collectionner les plus beaux trophées [32].

2) Théorie du handicap de Amotz Zahavi (1975, reprise dans un livre en 1997, voir aussi [39]) (Zahavi : chercheur israélien qui étudie les oiseaux depuis 1950)

Pour Zahavi, la théorie de Fisher n'est pas satisfaisante. La queue de l'oiseau, les bois des cerfs sont des attributs paradoxaux car ils sont handicapants, mais ils ont évolué précisément parce qu'ils sont un handicap. Les femelles préfèrent les mâles avec le handicap le plus lourd car ils doivent avoir de bons gènes pour survivre à leur handicap. La longueur de la queue témoigne d'une aptitude à la survie en dépit du handicap qu'elle représente. Le handicap est transmis avec les bons gènes et peut ainsi se maintenir. Cela a été vérifié chez le paon, où les mâles avec la traîne la plus longue et la plus fournie, qui sont préférés, échappent paradoxalement d'autant mieux à leurs prédateurs [29].

Une illustration vient d'être présentée récemment sur les lions du Serengeti par Craig Packer qui les étudie depuis 25 ans [2, 25, 35, 38]. Ils ont constaté à l'aide de leurres que les lions à crinière brune sont préférés par les lionnes et sont meilleurs dans la compétition intra-sexuelle. Ces mâles à fort taux de testostérone développent à la maturité sexuelle une crinière brune, ils sont plus agressifs et donc potentiellement meilleurs défenseurs des lionceaux qui ont une meilleure survie; leur espérance de vie reproductrice est donc plus longue. La longueur de la crinière intervient seulement dans la compétition intra-spécifique. Cependant, la crinière est un handicap quand il fait chaud, les mâles à crinière brune souffrent de la chaleur (mesurée avec des lunettes infra-rouge), se nourrissent moins et ont une spermatogenèse dégradée durant les mois les plus chauds. C'est le premier exemple d'un trait qui a un coût physiologique mesuré.

3) Hypothèse du parasitisme et théorie de l'immunocompétence de Hamilton et Zuk (1982)

La sélection naturelle favorise les comportements grâce auxquels l'animal évite la rencontre avec les parasites. Pourtant les parasites se maintiennent en acquérant de nouveaux moyens de rencontre avec l'hôte et ce dernier acquiert de nouveaux moyens d'éviter ou de lutter contre le parasite. On assiste donc à une « course aux armements » (*arms race*) de type co-évolutive entre les deux espèces (voir livre de Combes 1995). La course aux armements entre hôtes-parasites est comparable à course de la reine rouge qui entraîne Alice et son lapin dans une course pour rester sur place (Lewis Carroll, 1865). La théorie de la reine rouge (Leigh Van Valen, Chicago, 1973) prédit que les taxons "courent" pour se retrouver au même point que leur hôte. Il n'y a pas d'optimum stable.

Hypothèse de Hamilton et Zuk : (voir Combes)

Elle comporte deux volets selon que l'on regarde au niveau intraspécifique ou en comparant les espèces.

- 1) À l'intérieur d'une espèce, les individus les plus parasités seraient les moins brillants ou présentent des parades moins vigoureuses. En effet, dans l'espèce hôte, si le mâle est fortement parasité, il est malade et handicapé. S'il n'est pas ou peu parasité, c'est qu'il porte des gènes de résistance contre les principaux parasites. Les femelles ont donc intérêt à détecter le fait que le mâle soit sain. Par ailleurs, les ornements sexuels sont liés à testostérone mais le problème est que testostérone diminue la résistance immunitaire !

La testostérone a un effet immunosuppresseur. Cet effet a été vérifié chez l'étourneau : si on injecte un antigène à des mâles ou des femelles portant un implant de testostérone, on observe une baisse des réponses immunitaires corrélée au taux de testostérone dans le plasma (Duffy et al 2000).

Exemple : effets sur la coloration. Cet effet a été testé expérimentalement sur l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*. Le mâle développe une coloration rouge du ventre, il construit un nid où il attire jusqu'à 20 femelles. On a vu que la coloration est bon indicateur de l'état des mâles : les plus vigoureux sont plus rouge vif. Les femelles choisissent les mâles en fonction de la coloration. Les mâles infestés par des ciliés parasites deviennent moins brillants et les femelles décroissent significativement leur choix (Milinski et Baker 1990). On retrouve la même chose chez le guppy où les mâles parasités ont des tâches moins brillantes (Kennedy et al 1980).

Les caroténoïdes sont des pigments végétaux synthétisés uniquement par les végétaux. Ils ont des propriétés antioxydantes, immunostimulantes et détoxifiantes, ce qui stimule le système immunitaire et aide à lutter contre le vieillissement. Ingérés par les oiseaux, les caroténoïdes sont oxydés et cela donne les couleurs voyantes jaune ou orange du bec. Chez le merle mâle, la couleur orange du bec est un critère de sélection des femelles, or l'activation du système immunitaire à la suite d'une infection expérimentale réduit l'intensité de la coloration du bec. Une expérience comparable a été conduite sur le diamant mandarin en augmentant artificiellement le taux de caroténoïdes dans le sang. Le résultat fut spectaculaire : les défenses immunitaires de ces mâles ont augmenté, leur bec plus rouge... et leur succès auprès des femelles aussi [30]. La couleur du bec des flamants roses est aussi liée à l'ingestion de caroténoïdes, la couleur est acquise vers l'âge de 3 ans. Cela confère un avantage sélectif pour les animaux qui en sont porteurs, en effet s'ils arborent des couleurs vives, c'est qu'ils sont en bonne santé. Il peut donc s'établir une sélection sexuelle sur ce caractère, mais dans l'exemple des flamants, le rôle des caroténoïdes est discuté [8].

On retrouve un phénomène comparable chez le vautour pernoptère où le mâle présente une tête flamboyante attractive pour les femelles. C'est dans les bouses de vache qu'il trouve les caroténoïdes nécessaires pour développer ces couleurs. Pourtant, la coprophagie est dangereuse à cause des nombreux parasites potentiels que l'on trouve dans les fèces. Si le mâle surmonte ce risque, c'est une garantie de la qualité de son système immunitaire [1].

- - 2) Si les femelles utilisent les caractères sexuels secondaires pour évaluer la capacité des mâles à résister aux parasites, une corrélation doit exister entre la brillance du mâle

et l'importance du parasitisme chez les espèces où le mâle est brillant.

Cela a été vérifié chez 109 espèces de passereaux d'Amérique du Nord : plus les mâles sont colorés, plus le nombre d'espèces parasites est élevé, et plus ils ont des gènes de résistance à ces parasites qu'ils hébergent en permanence.

Cette hypothèse rejoint la théorie de handicap de Zahavi.

On dispose à présent de nombreux autres exemples pour le choix des mâles par les femelles en fonction de degré de parasitisme de ceux-ci :

- Effets sur la parade

- Chez le pigeon biset (*Columba livia*) on connaît 2 espèces de poux (mallophages, différents du pou des enfants qui est un anoploure) inoffensifs à première vue : ils consomment la partie basale des plumes sans démangeaisons pour l'oiseau (en effet ils possèdent des bactéries symbiotiques qui digèrent la kératine des plumes). Clayton (à Oxford, 1991) a montré que les poux provoquent une forte déperdition de chaleur due à la disparition d'une partie des barbules des plumes. Les oiseaux parasités se refroidissent plus vite, doivent manger plus et sont plus vulnérables en hiver. La contamination se fait principalement lors des contacts sexuels. L'intérêt des femelles est donc de ne pas s'accoupler avec un mâle pouilleux, ce qui a été confirmé par des tests de choix. Le mécanisme de reconnaissance est simple : les mâles pouilleux se refroidissent plus vite et font donc des parades plus courtes que les sains. Deux autres hypothèses ont été présentées mais elles ont été infirmées : que le plumage des pouilleux était moins brillant ou que ceux-ci se grattent plus (le poux ne vient jamais au contact de la peau).

- Autre exemple comme le tétrás centrocerque (gélinotte des sauges) d'Amérique du Nord où les mâles forment des leks au printemps dans les clairières de montagne. La parade des mâles est impressionnante : en quelques secondes il avale jusqu'à 4 litres d'air et gonfle une poche œsophagienne en se redressant, dévoilant les deux plaques oranges rouge vif de sa gorge. Il déploie en même temps les longues plumes de sa queue. Puis il comprime soudain son sac œsophagien ce qui produit un son caractéristique, sec et puissant. Les femelles ont la possibilité de les comparer avant d'arrêter leur choix. La variance du succès reproducteur des mâles est énorme, 10% des mâles les plus plastronneurs obtiennent 80% des reproductions [33]. Ce tétras abrite de nombreux parasites (27 espèces répertoriées), dont un protozoaire *Plasmodium pediocetii* qui provoque des crises de paludisme le matin au moment des parades en lek. Les mâles les plus parasités seront donc moins présents, ou moins actifs et seront moins choisis. Par ailleurs on sait qu'il existe des gènes de résistance au paludisme, il est vraisemblable que les mâles résistants au paludisme ont un patrimoine génétique meilleur (Boyce 1990, Combes p. 449). On constate aussi que les mâles avec des tiques sur les sacs vocaux sont rejetés par les femelles. Il est possible de le vérifier en peignant des tâches mimant une tique, ces animaux sont alors rejetés ;

- Souris

Les souris sont parasitées par un nématode (*Heligmosoides polygyrus*) qui a de nombreux effets comportementaux chez le mâle : baisse de dominance, baisse des capacités d'apprentissage spatial (un coccide a le même effet – Combes p. 241). Les souris femelles sont capables de distinguer l'odeur de mâles parasités par ce nématode

(test en labyrinthe en Y). L'odeur du mâle parasité provoque une réaction d'aversion et de stress chez les femelles. On a étudié les bases neurobiologiques de cet évitement (Kavaliers et Colwell 1995) :

- une exposition d'une minute à l'odeur de mâle parasité entraîne une réaction d'anxiété avec libération de sérotonine.
 - une exposition de 30 minutes une libération d'endorphines, analgésique. Ce fait est considéré comme adaptatif car en situation de danger il y a facilitation de la fuite ou de l'immobilisation défensive.
- Ici, il n'y a pas de corrélation entre le parasitisme et l'intensité de la coloration, ce qui montre que les femelles sont capables d'utiliser d'autres critères.

Le chant peut être utilisé aussi comme critère de santé chez les oiseaux. Cela a été montré chez l'hirondelle rustique :

- il existe une corrélation inverse entre le système immunitaire (leucocytes, gammaglobulines) et le chant. Le chant reflète l'état immunitaire des mâles et il est donc susceptible d'appréciation par les femelles au moment de la formation des couples (Saino et al 1997).
- on trouve de même une corrélation inverse entre le chant et le niveau d'infestation en ectoparasites comme l'acarien *Ornithonyss bursa* (Møller 1991).

Gammares : (gardiennage précopulatoire déjà vu) Les gammare parasités par des vers montent à la surface et sont mangés par les oiseaux (cycle à 3 hôtes). Les femelles parasitées pondent moins. Les mâles choisissent les femelles les plus près de la mue, donc pas encore parasitées.

D'une manière générale, des comportements de défense peuvent apparaître pour chaque sexe afin de prévenir la transmission de maladies transmissibles sexuellement. C'est ainsi que chez l'accenteur mouchet (petit passereau ressemblant au moineau domestique, Dunnock *Prunella modularis*) les deux sexes pratiquent une inspection détaillée du cloaque du partenaire avant toute copulation. Ceci est toutefois rare, chez les primates, on n'a pas identifié de comportement qui soit efficace dans cette lutte, on pouvait penser aux inspections génitales fréquentes, elles ne servent pas à détecter des infections mais plutôt l'état sexuel [23].

Conclusion : hypothèse de l'immunocompétence (voir [16]).

L'immunocompétence reflète les capacités du système immunitaire d'un individu à résister et contrôler les pathogènes et parasites. Dans la mesure où il y a interaction entre les hormones sexuelles, l'immunité et les infestations par les parasites, les femelles qui choisissent les mâles avec le caractère sexuel secondaire le plus développé (chant, couleur...) seront gagnantes sur tous les points :

- les mâles les plus vigoureux seront les meilleurs dans les soins parentaux ;
- ils sont en meilleure santé, avec un système immunitaire efficace, ils auront un faible taux d'infestation aux maladies ;
- leurs bons gènes de développement et de résistance aux pathogènes seront transmis aux jeunes.

3. Les choix du mâle

Le choix des mâles est rare comme on l'a signalé plus haut. On a pu le vérifier chez une espèce de lézard où la femelle produit une phéromone sexuelle à partir de la vitellogénine (qui sert à la production des œufs). Au printemps, la vitellogénine forme une phéromone qui traverse la peau, le mâle est ainsi informé sur la quantité d'œufs qui seront pondus par la femelle. Le mâle peut alors choisir la femelle meilleure reproductrice. Cela se produit dans les taxons où la taille de la femelle est indicatrice de sa fécondité (insectes, amphibiens, reptiles et poissons).

Les mâles, habituellement non sélectifs, peuvent aussi devenir sélectifs en fonction de conditions du milieu difficiles. C'est le cas chez les sauterelles tettigonides comme le bush cricket australien déjà vu et l'*Anabrus simplex* de l'ouest américain où l'on a découvert une inversion du rôle des parades. Le mâle offre un repas nuptial (spermatophylax) comme on l'a vu plus haut et quand la nourriture devient rare, les femelles sont en concurrence pour trouver un partenaire et peuvent se battre. Les mâles sont alors très sélectifs et rejettent les petites femelles qui pondent moins d'œufs (Gwynne 82, [19], voir Gwynne & Simmons Nature 90).

Chez les mammifères, on a quelques données pour la souris sauvage (*Mus domesticus*) : les mâles accouplés avec leur femelle préférée ont des descendants plus nombreux, plus viables, plus efficaces dans des tests de performance qu'avec une femelle non préférée [18].

Conclusions sur la sélection sexuelle :

La contribution relative du mâle et de la femelle a fait l'objet de controverses depuis l'absence de rôle de la femelle depuis le début du siècle (compétition entre mâles uniquement), jusqu'au rôle majeur de celle-ci dans les années 90 (choix des femelles).

Rappel. Les femelles peuvent retirer deux sortes de bénéfices de leur choix : des bénéfices directs (mâle plus fertile, la qualité du territoire, des cadeaux nuptiaux, des meilleurs soins paternels, un comportement anti-prédateur plus efficace, l'absence de maladies) ; mais aussi des bénéfices indirects (de meilleurs gènes chez le mâle qui vont permettre une plus grande variabilité chez les jeunes, une plus grande résistance aux maladies, et des fils plus attractifs).

En réalité on s'oriente de plus en plus vers un choix mutuel, avec un choix actif des mâles. Avec les données de la biologie moléculaire, on prend en compte la différence entre le succès reproducteur (nombre d'accouplements), le succès reproducteur apparent (nombre de descendants de la portée) et le succès reproducteur réel (nombre de descendants génétiques). C'est ce que l'on va voir dans le prochain chapitre.

Bibliographie :

- Krebs John R. et Davies Nicholas B. (1993) - *An Introduction to Behavioural Ecology*, 3^{ème} édition, Blackwell Scientific Publications (éditions 1 et 2 en 1981 et 1987). [1 ex BU SCI 591.5KRE - éd. 1993] [IBE93 pour les figures].
- Combes Claude (1995) - *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Masson. [BU SCI 574.5COM]
Voir « La sélection sexuelle » p. 443 et suiv.
- Teyssèdre Anne (1995) - *Les stratégies sexuelles des animaux*. Nathan. [BU SCI 591.62TEY].

- *Behavioural Ecology. An Evolutionary approach* (1991). J.R. Krebs et N.B. Davies éditeurs, Vol. 3. Voir chapitre 7: Sexual selection, de Paul H. Harvey et Jack W. Bradbury. [BE3 pour les figures].
- Lodé Thierry (2001). Les stratégies de reproduction des animaux : l'aventure évolutive de la sexualité. Dunod Masson Sciences.
- Rosenzweig, Leiman & Breedlove (1998). *Psychobiologie*. Traduction et adaptation par Nicole Bonaventure et Bruno Will. DeBoeck Université. Chap 12.

Films

- Évolution, n°4 – Le rôle du sexe (1991). Film de Joël Olicker, Kate Churchill, Noël Buckner, Gail Willumsen, Robert Whittlesey, Richard Hutton & John Heminway. Arte, 8 mars 2003 (1h).

Encadré : Vol nuptial de la reine d'abeille

En moyenne fécondation des jeunes reines par 20 mâles au cours de 1 à 3 vols nuptiaux. Copulation dans les rassemblements de mâles à 15-40 mètres de hauteur. Reine réceptive après ouverture de la chambre de l'aiguillon, les copulations se suivent à un rythme de toutes les 2 secondes. Chaque mâle injecte dans les oviductes 6 à 12 millions de spermatozoïdes, le mâle meurt tout de suite après, tombe sur le sol en laissant dans l'appareil génital de la reine une sécrétion et une partie de son appareil reproducteur (bouchon d'accouplement), qui sont expulsés par le mâle suivant. Après le dernier accouplement, la reine retourne dans la ruche où les ouvrières enlèvent les restes du dernier mâle. Elle expulse environ 95% du sperme accumulé dans ses oviductes, environ 5,5 millions de spermatozoïdes vont finalement migrer vers la spermathèque selon des mécanismes à la fois passifs et actifs en environ 40 heures. Ces spermatozoïdes restent viables pour toute la durée de la vie de la reine soit jusqu'à 5 ans.

Rôle du bouchon d'insémination ? Chez les autres Apinae il prévient les accouplements ultérieurs. Il pourrait aussi éviter l'expulsion du sperme par la reine. Chez les insectes, la règle est que le dernier mâle insémineur ait le plus de descendants (Gwynne) et des observations semblaient montrer une prévalence des derniers mâles dans la descendance (Moritz 1986, puis de nombreuses publications). En réalité l'analyse par microsatellites du dernier mâle fécondant avec les restes du bouchon, montre qu'il n'a pas plus ou moins de descendants que les autres mâles [Franck, 2002 #1263]. Il n'y a aucune preuve de stratification du sperme dans la spermathèque.

Citations

1. (2002). Face de fèces ! Sciences et Avenir, Juin, p. 42.
2. (2002). Les lionnes préfèrent les bruns. Sciences et Avenir, Octobre, p. 34
3. (2003). Le macaque rougit pour séduire. Sciences et Avenir, n° 679, Septembre, p. 32.
4. (2003). Les hyènes machos sur la touche. Sciences et Avenir, n°, Juillet, p. 31.
5. (2003). Les salamandres. Salamandre, 158, n°.
6. Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. Nature, 299: 818-820.
7. Andersson, M. (1994). Sexual selection: Princeton University Press.
8. Béchet, Arnaud (2004). Pourquoi les flamants roses sont-ils de cette couleur ? La Recherche, n° 372, Février, p. 85.
9. Borgia, Gerald (1986). La sélection sexuelle chez les oiseaux à berceau. Pour la Science, Août, 88-96.
10. Clutton-Brock, T. (1985). La lutte pour la reproduction chez les cerfs. Pour la Science, Avril, 40-47.
11. Coltman, D.W., P. O'Donoghue, J.T. Jorgenson, J.T. Hogg, C. Strobeck et M. Festa-Blanchet (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. Nature, 426: 655-658.
12. Cremer, S. et J. Heinze (2002). Adaptive production of fighter males: queens of the ant

- Cardiocondyla* adjust the sex ratio under local mate competition. Proceedings Royal Society London B, 269: 417-422.
13. Cremer, S., M.F. Sledge et J. Heinze (2002). Male ants disguised by the queen's bouquet. *Nature*, 419: 897.
 14. Dugatkin, L.A. et J.-G. Godin (2002). Le choix du partenaire. *Pour la Science*, Dossier Hors-série, Janvier/Avril, p. 50-55.
 15. Dugatkin, L.E. et J.-G. Godin (1998). Comment les femelles choisissent leur partenaire. *Pour la Science*, n° 248, juin, 100-107.
 16. Gee, Henry (1998). La sexualité, une manière de renforcer la résistance. *Le Monde*, 6 novembre, p. 23
 17. Gewin, Virginia (2002). Ultraviolet lights guppies'fire. *Nature Science Update*, 13 mai.
 18. Gotway, P.A., L.C. Drickamer et S. Schmid-Holmes (2003). Male mouse produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour*, 65: 95-103.
 19. Gwynne, Darryl (1997). Les offrandes nuptiales des insectes. *Pour la Science*, n° 240, octobre, 90-95.
 20. Habib, Ali (2003). Les pigeons voyageurs traversent toujours le ciel de France. *Le Monde*, 15 février, p. 13
 21. Hamilton, W.D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477-488.
 22. Hrdy, Sarah Blaffer (1977). *Langurs of Abu: female and male strategies of reproduction*: Harvard University Press.
 23. Nunn, C.L. (2003). Behavioural defences against sexually transmitted diseases in primates. *Animal Behaviour*, 66: 37-48.
 24. Östlund-Nilsson, S. et M. Holmlund (2003). The artistic three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53: 214-220.
 25. Pearson, Helen (2002). Lionesses prefer brunettes. *Nature Science Update*, 23 août.
 26. Tallamy, Douglas (1999). La protection des jeunes chez les insectes. *Pour la Science*, n° 257, mars, p. 90-95.
 27. Thornhill, Randy (1980). La sélection sexuelle chez une mouche-scorpion. *Pour la Science*, n° 34, août, 60-68.
 28. Vincent, Catherine (2003). La mante religieuse, Éros et Thanatos. *Le Monde*, 2 décembre, p. 26
 29. Vincent, Catherine (2003). La paon, irrémédiablement condamné à la roue. *Le Monde*, 6 mai, p. 24
 30. Vincent, Catherine (2003). Le merle, une santé aux couleurs de la séduction. *Le Monde*, 8 avril, p. 29
 31. Vincent, Catherine (2004). Le calao tient sa famille sous séquestre. *Le Monde*, 17 février, p. 26
 32. Vincent, Catherine (2004). L'éléphant d'Asie, un roi sans royaume. *Le Monde*, 3 février, p. 25
 33. Vincent, Catherine (2004). Les amours sélectifs de la gélinotte des armoises. *Le Monde*, 23 mars, p. 22
 34. Weedle, C.B. et S.K. Sakaluk (2003). Ingestion of haemolymph and mating propensity of female sagebrush cricket: no evidence of a male-derived antiaphrodisiac. *Animal Behaviour*, 65: 83-88.
 35. West, Peyton M. et Craig Packer (2002). Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science*, 297: 1339-1343.
 36. Whitfield, John (2002). Queen smell fools macho ants. *Nature Science Update*, 31 octobre, p.
 37. Whitfield, John (2003). Flash pads lure female fish. *Nature*, 24 février, p.
 38. Withgott, Jay (2002). Cool cats lose out in the mane event. *Science*, 297: 1255-1256.
 39. Zahavi, A. (2003). Indirect selection and individual selection in sociobiology: my personal views on theories of social behaviour. *Animal Behaviour*, 65: 859-863.