

## **STRATEGIES COMPORTEMENTALES DE REPRODUCTION CHEZ LES ANIMAUX**

MATHIEU DENOËL

### **Résumé**

La diversité biologique se réfère souvent de prime abord au nombre d'espèces mais elle englobe aussi l'étonnante variété des stratégies de reproduction mises en place. Mâles et femelles présentent chacun des adaptations qui leur sont propres sans pour autant être directement liées à la production de gamètes. Ce dimorphisme sexuel est entre autres le fruit de la sélection sexuelle, c'est-à-dire d'un choix par les partenaires et d'une compétition entre les membres du même sexe. L'utilisation de modèles parfois complexes permet de mettre en avant le caractère adaptatif des stratégies déployées et d'ainsi expliquer leur exhibition dans des situations variées. Chaque espèce est catégorisée par l'existence de caractéristiques propres, mais au sein de chaque espèce, mâles et femelles ne sont pas contraints de déployer une stratégie stéréotypée. En fonction de leur particularité phénotypique et de l'environnement ambiant, mâles et femelles peuvent opter pour des alternatives comportementales qui optimisent leur succès reproducteur. Cette plasticité peut amener à l'exhibition de parades particulières mais aussi à la formation de systèmes d'appariement monogames ou polygames. La sélection ne s'arrête pas à l'acte reproducteur car différentes stratégies peuvent encore favoriser un partenaire sexuel aux dépens d'un autre dans un conflit sexuel parfois marqué, mais qui peut néanmoins avoir des avantages bilatéraux. Une telle compétition dite spermatique - car portant au niveau des gamètes - peut ainsi résulter en la présence d'un mâle vis-à-vis d'un autre par l'exhibition de comportements de garde ou de manipulations comportementales physiques ou chimiques mais aussi par choix cryptique des spermatozoïdes par les femelles.

### **REPRODUCTIVE BEHAVIOURAL STRATEGIES IN ANIMALS**

#### **Abstract**

Biological diversity often refers to species counts but it also encompasses the amazing displayed reproductive strategies. Males and females exhibit adaptations which are not necessarily associated with the production of gametes. This sexual dimorphism is in part due to sexual selection, i.e. mate choice and competition within the sexes. The use of

sometimes complex models allows to highlight the adaptive signification of strategies and then to explain their exhibition in varied situations. Each species is characterised by the existence of specific traits, but within each species, males and females are not constrained to exhibit a stereotyped strategy. In function of their phenotypic peculiarities and the surrounding environment, both sexes can opt for behavioural alternatives that optimize their reproductive success. This plasticity can lead to the exhibition of particular displays but also to the formation of monogamous or polygamous breeding systems. Selection does not stop at the reproductive act as varied strategies can favour a sexual partner over another one in a sexual conflict which can be pronounced, but which can also have bilateral advantages. Such a sperm competition – as acting at the gamete level – can result in sperm male precedence by the exhibition of guarding behaviour, physical or chemical manipulations and also by cryptic sperm choice.

## Sélection sexuelle

### *Dimorphisme sexuel*

Des variations observées dans le monde vivant, celles entre les sexes sont loin d'être négligeables. Au sein de chaque espèce, mâles et femelles possèdent des caractères qui leur sont propres sans pour autant être liés à la production des gamètes. Ces caractères sexuels sont ainsi dits secondaires ou épigamiques. Ils peuvent être de nature morphologique mais aussi biochimique, physiologique ou comportementale (Andersson, 1994). Ainsi, chez les grenouilles, les mâles sont les seuls à émettre des vocalisations à l'aide d'un sac vocal qui peut être très développé (Wells & Schwartz, 2007). Ils sont aussi les seuls pourvus de callosités sur leurs doigts leur permettant d'agripper la femelle choisie lors de l'acte reproducteur (Brizzi, Delfino & Jantra, 2003). Il arrive que le dimorphisme sexuel soit tellement prononcé que les deux sexes passent pour des représentants d'espèces différentes. Ainsi Linné (1758) décrit deux espèces de canards qui en fin de compte n'étaient que le mâle et la femelle du Colvert (Danchin, Giraldeau & Cézilly, 2005). Quoique tout ornithologue puisse maintenant reconnaître aisément les deux sexes comme étant de la même espèce, il reste de nombreuses espèces méconnues pour lesquelles une simple description n'est pas encore suffisante. C'est alors que séquençages des gènes, suivis des organismes entre générations et observations comportementales prennent toute leur importance.

### *Théories évolutives*

Quoique timidement énoncé dans son ouvrage sur l'origine des espèces (1851), c'est sur la base de nombreuses observations sur le dimorphisme sexuel que Charles Darwin (1871) proposa concrètement une théorie annexe à la théorie de la sélection naturelle : la sélection sexuelle, dans son ouvrage « *The Descent of man, and selection to sex* ». En effet, la survie à elle seule ne pouvait, selon lui, expliquer le déploiement de caractères sexuels secondaires car ces derniers pouvaient être défavorables en terme de sélection naturelle. Un mâle fort attrayant pour une femelle l'est en effet aussi pour un prédateur. Darwin (1871) considérait que de tels traits étaient présents suite à un choix des femelles selon des

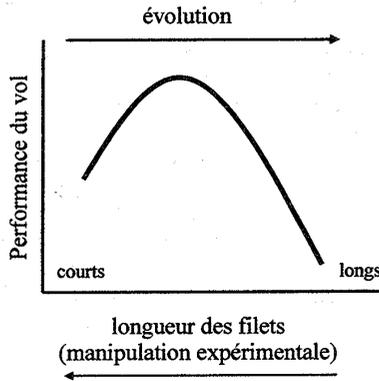
critères esthétiques mais ne pouvait l'expliquer concrètement car il n'était pas conscient des travaux de Mendel (1866) sur l'hérédité, lesquels furent pourtant publiés cinq ans plus tôt. En termes génétiques, cela signifie que les allèles codant pour des caractères sexuels secondaires pouvaient être sélectionnés par ce choix des femelles et ainsi envahir la population.

Depuis lors, différentes théories ont été présentées pour rendre compte de l'évolution possible des caractères par sélection sexuelle. Ainsi Fisher (1930), dont la théorie énoncée n'a été formalisée mathématiquement que bien plus tard par Lande (1981), propose un scénario d'évolution des caractères en fonction de la préférence des femelles par emballement. Dans ce cadre, un trait conférant initialement un avantage en terme de survie à un mâle serait choisi par les femelles. Les descendants de ce mâle auraient alors un double avantage : une meilleure survie et des chances d'être choisi par des femelles, ce qui se manifesterait aux générations suivantes par une progéniture plus abondante. D'autre part, au long des générations, la probabilité qu'un individu soit à la fois porteur d'allèles liés à une préférence du caractère et à l'exhibition du trait (exprimé chez les femelles et les mâles respectivement) va augmenter de telle sorte que le système ne pourrait plus que s'emballer. Les caractères des mâles vont dès lors s'amplifier tellement qu'ils vont devenir exagéré et néfaste en terme de survie. Seule la préférence des femelles va dès lors guider l'évolution de ce caractère.

Grâce à l'expérimentation, plus exactement l'ingénierie phénotypique, il fut possible d'appuyer cette théorie. L'exemple le plus parlant concerne l'Hirondelle de cheminée (Rowe, Evans & Buchanan, 2001). Chez cette espèce, le mâle possède des plumes caudales, dénommées filets, plus longues chez le mâle que chez la femelle. L'expérience a consisté à réduire la longueur de ces filets afin de déterminer d'une part la préférence des femelles (sélection sexuelle) et d'autre part la performance du vol (sélection naturelle). Il en ressort que plus les filets sont longs, plus ils plaisent aux femelles (Møller, 1990). Cependant, en terme de succès de vol, une relation en forme de cloche est observée : avec les filets légèrement raccourcis, l'animal vole mieux ; mais fortement raccourcis, il vole de nouveau moins bien (Fig. 1). Il est ainsi possible d'extrapoler ces résultats à un scénario évolutif où le caractère se serait développé par sélection naturelle permettant une meilleure manœuvrabilité, puis uniquement par choix des femelles, devenant dès lors néfaste en terme de sélection naturelle (Rowe *et al.*, 2001).

Des caractères comme les longs filets des hirondelles peuvent dès lors être considérés comme handicapants pour l'individu les exhibant. Cela peut englober des caractères ayant dépassé leur optimum au niveau de la sélection naturelle mais aussi des traits qui, indépendamment de leur degré de développement, n'augmentent pas la survie. C'est ainsi que Zahavi (1975) a proposé la théorie du handicap selon laquelle, en choisissant un mâle sur la base de ces caractères handicapants, une femelle privilégierait dès lors un mâle de « bonne qualité » car il a pu survivre malgré des caractères qui lui étaient pourtant néfastes au niveau de la sélection naturelle. Ce sont alors souvent les individus ayant une bonne condition corporelle qui peuvent se permettre l'exhibition de tels traits extravagants (Jennions, Møller & Petrie, 2001). Les théories de Fisher et Zahavi ne sont toutefois pas mutuellement exclusives en ce sens que le modèle de Fisher est également basé sur la sélection de bons gènes et qu'à partir d'un certain stade, le caractère sexuel secondaire devient handicapant et ne peut être porté que par des individus de bonne qualité. Une

variante à ce modèle est la théorie du partenaire sain : en détectant un mâle en bonne santé, une femelle se protégerait ainsi que sa descendance de maladies sexuellement transmissibles (Reynolds & Gross, 1990; Doucet & Montgomerie, 2003). Mais cette théorie est de nouveau complémentaire des précédentes car un mâle de « qualité » pourrait aussi être plus résistant aux maladies et ainsi être plus sain.



**Figure 1.** Sélection naturelle vs sexuelle : influence d'une manipulation expérimentale (réduction de la longueur des filets : plumes caudales) sur la performance du vol de l'Hirondelle de cheminée (modifié d'après Rowe *et al.* 2001).

Quelle que soit la théorie d'évolution des caractères proposée, un des points de départ reste la préférence des femelles. Celle-ci a pu atteindre un niveau suffisant pour permettre une co-évolution des caractères mâles – femelles par dérive génétique ou par exploitation du biais sensoriel (Basolo, 1990; Danchin *et al.*, 2005). La théorie du biais sensoriel découle d'observations comportementales au cours desquelles une attraction hétérosécificque était observée (Basolo, 1990; Ryan & Rand, 1993). Le fait d'être attiré sexuellement par un trait qui n'est pas adaptatif (pas de transmission à la descendance) laisse en effet suggérer que les êtres vivants, de par leurs capacités sensorielles propres, sont prédisposés à être attirés vers des éléments particuliers. Ainsi, si par sélection naturelle, un individu détecte rapidement des proies d'une certaine couleur, il sera prédisposé à détecter un partenaire exhibant la même coloration si une telle mutation venait à se produire chez ce dernier. Une telle situation se produit chez un petit poisson tropical, le Guppy, chez qui, plus les individus d'une population sont attirés par des proies orange, plus les femelles de cette population le sont par des mâles de cette couleur (Rodd *et al.*, 2002). La conséquence de cette préférence est une forme de conflit sexuel car un des partenaires est lurré par le biais sensoriel. L'évolution particulière de ce système a été dénommée la « course – poursuite » car, tout comme lors d'un processus d'emballlement, la préférence des femelles ou plutôt ici la résistance de la préférence des femelles, mène à une exagération du trait chez le mâle (Holland & Rice, 1998) par une sélection de plus en plus prononcée des mâles présentant les traits les plus marqués. Pourtant un tel système n'est pas entièrement défavorable aux femelles car leurs fils auront l'avantage des manipulateurs (Cordero & Eberhard, 2003).

### Rôle des sexes

Deux types de caractères sexuels secondaires sont reconnus. Ils sont dits intersexuels lorsque leur sélection résulte d'un choix du partenaire et intrasexuel lorsqu'il résulte d'une compétition entre les membres d'un même sexe (Danchin *et al.*, 2005). Mais il ne s'agit que de catégories qui ne sont pas mutuellement exclusives. Un partenaire peut en effet se baser sur des traits pourtant utilisés lors de combats. Ainsi, les femelles d'un passereau nord-américain, le Vacher à tête brune, sont intéressées par les mâles au chant puissant (West, King & Eastzer, 1981) et celles d'un passereau sud-américain, le Coq de roche, par les mâles initiant des combats (Trail, 1985). Une sélection du partenaire sur de tels traits évite les tricheries car un individu affichant un statut qui ne lui correspond pas pourrait risquer sa vie lors d'affrontements avec des compétiteurs du même sexe. Ainsi, un mâle du Vacher induit expérimentalement à chanter puissamment ne tiendra pas la mesure face aux attaques d'autres mâles.

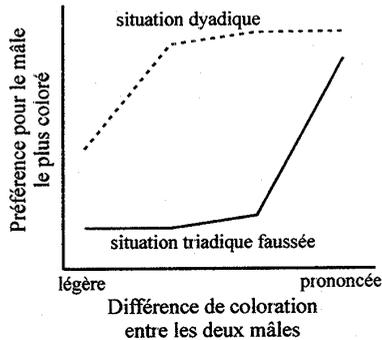
L'exhibition de caractères sexuels secondaires et de comportements de cour est le plus souvent manifestée par les mâles qui entrent en compétition et sont ensuite choisis par les femelles. Ce rôle des sexes est principalement déterminé par l'abondance des ressources sexuelles : les spermatozoïdes étant plus nombreux que les ovocytes. Cependant, ce rôle des sexes peut aussi être inversé chez certaines espèces dans des circonstances particulières. Le paramètre clé est le rapport des sexes opérationnels, c'est-à-dire le rapport entre le nombre de mâles sexuellement actifs et le nombre de femelles aptes à la reproduction. Lorsque les mâles deviennent une ressource limitante (garde parentale par exemple), le système peut dès lors s'inverser : les femelles combattent et les mâles choisissent (Ahnesjö, Kvarnemo & Merilaita, 2001; Kvarnemo & Ahnesjö, 2002).

### Bénéfices

Tout choix, tout combat a des répercussions en terme de coût. Le temps passé et l'énergie dépensée à exhiber des comportements liés à la reproduction ne seront plus disponibles pour d'autres tâches. L'évolution de la sélection sexuelle sous-entend dès lors l'existence de bénéfices, directs ou indirects, qui surpassent l'étendue des coûts. Ainsi, la reproduction avec un partenaire fécond est avantageuse car le même investissement pourra être couronné par un plus grand nombre de descendants. La fécondité étant corrélée avec la taille chez de nombreuses espèces, spécialement les ectothermes, la sélection de grandes ou grosses femelles sera dès lors adaptative (Capone, 1995). Les avantages peuvent encore être plus directs en ce sens que le don d'une offrande permet l'accès à la reproduction (Vahed, 1998; Alcock, 2005). Chez les Panorpes ou Mouches-scorpions, insectes de l'ordre des Mécoptères, la taille de l'insecte offert doit avoir une certaine grandeur pour que le mâle ait le temps de transmettre son sperme pendant que la femelle consomme son cadeau nuptial (Thornhill, 1976). Chez d'autres espèces, telles les araignées néphiles, le système va jusqu'à un point de non-retour, le mâle s'offrant en cadeau alimentaire (cannibalisme) à la femelle (Schneider & Elgar, 2001). Un tel don de soi est adaptatif en ce sens qu'il peut être la condition *sine qua non* de la reproduction mais l'éventualité de reproductions futures peut en limiter l'exhibition et en particulier favoriser des tactiques

anti-cannibalistiques (Maxwell, 1999). Ainsi, les mâles de Mantes religieuses tentent l'approche la plus sécurisante possible des femelles.

Les bénéfices peuvent aussi être indirects lorsque des caractères d'un individu sont corrélés avec une certaine notion de qualité génétique. La descendance obtenue pourra dès lors avoir un plus grand succès. A titre d'exemple, chez le Paon, les descendants survivent d'autant mieux que leurs pères ont un caractère sexuel secondaire, les ocelles, de grande taille (Petrie, 1994).



**Figure 2.** Mise en évidence expérimentale de l'utilisation d'information privée et publique : une femelle observant une interaction faussée où une femelle préfère un mâle peu coloré choisira un mâle moins coloré qu'en situation dyadique privée pour autant que la différence de coloration entre les mâles ne soit pas trop prononcée (modifié d'après Dugatkin, 1996).

### *Information publique vs privée*

Le choix occasionnant un coût, il peut avoir d'importantes conséquences en terme de succès et ceci d'autant plus que les indices sur lesquels se basent les individus ne sont pas nécessairement fiables. Il en est de même aussi des capacités propres à chacun à reconnaître un partenaire de qualité. Dans de telles circonstances, il pourrait être adaptatif de copier le comportement d'autres individus plutôt que d'utiliser ses propres critères de reconnaissance du partenaire (Danchin *et al.*, 2005). L'utilisation d'une telle information, dite publique, a pu être démontrée expérimentalement chez quelques espèces. Chez les poissons Guppys, en situation dyadique, c'est-à-dire en absence de conspécifiques autres que le partenaire sexuel, les femelles montrent une préférence pour les mâles les plus colorés et utilisent donc une information dite privée (Fig. 2 : trait interrompu) (Dugatkin, 1996; Houde, 1997). Cependant, lorsque d'autres mâles et femelles sont présents, si une femelle perçoit que le moins coloré d'entre deux mâles est choisi par une compétitrice, elle ne va plus utiliser son information privée et choisira alors le « mauvais » mâle, c'est-à-dire le moins coloré (Fig. 2 : trait plein) (Dugatkin, 1996). Elle fait dès lors preuve de copiage

sexuel en utilisant de l'information publique, mais seulement jusqu'à un certain point toutefois. En effet, lorsque les deux mâles en présence ont une intensité de coloration très différente, la femelle se base sur son propre choix et non sur celui de la compétitrice.

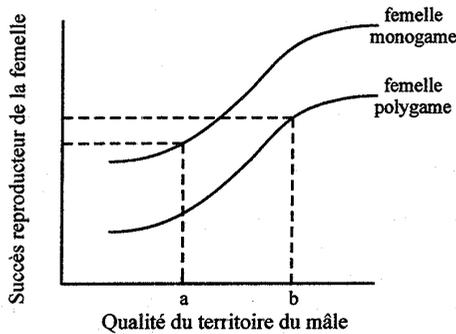
## Les systèmes d'appariements

La reproduction ne consiste pas qu'en la réunion d'un mâle et d'une femelle mais englobe aussi un contexte social. Les partenaires reproducteurs peuvent être rassemblés en différents systèmes d'appariements dont la terminologie complexe dépend, entre autres, du nombre de mâles et de femelles impliqués et de leur accès à la reproduction (Emlen & Oring, 1977; Andersson, 1994; Shuster & Wade, 2003). Toutes les situations sont dès lors possibles entre une cohésion entre un seul mâle et une seule femelle (monogamie) et des groupes plus larges (polygamie) dans lesquels un mâle est associé à plusieurs femelles (polygynie) ou plus rarement où une femelle a accès à plusieurs mâles (polyandrie). Chez les Jacanas, des oiseaux présentant un tel système polyandrique, c'est-à-dire où le rôle des sexes est inversé, les femelles ont des ergots plus développés leur permettant de combattre d'autres femelles et ainsi de maintenir des territoires de mâles en sous-location de leur propre territoire (Danchin *et al.*, 2005). Les situations réelles ne sont pourtant pas aussi strictes. Ainsi, plusieurs membres de chaque sexe peuvent être présents : la classification du système dépendant du sexe en excès. C'est notamment le cas chez les lions où des coalitions de mâles, souvent de même famille, prennent le pouvoir de harems en chassant les vieux mâles présents. Quoique deux ou trois mâles soient présents, le nombre de femelles est supérieur et le système donc plutôt polygyne (Bygott, Bertram & Hanby, 1979).

### *Les leks*

Un cas particulier de polygynie concerne les leks, c'est-à-dire des agrégations de petits territoires de parade au sein desquels tous les accouplements ont lieu et où les femelles n'obtiennent comme ressource que l'insémination par les mâles (Alcock, 2005). Ces derniers se disputent des aires limitées et y séduisent, sans contrainte, les femelles libres de se déplacer d'arène en arène. Dans un tel système, seuls quelques mâles auront un haut succès reproducteur et ce n'est pas toujours nécessairement les plus combattifs au centre du lek car ces derniers dépensent souvent beaucoup d'énergie dans les combats. Les leks représentant des zones spatialement définies, leur origine est à rechercher dans des conditions particulières lesquelles peuvent être expliquées par trois modèles non mutuellement exclusifs (Beehler & Foster, 1988). Les mâles peuvent se placer en des lieux de passage importants pour les femelles (modèle des « points chauds »), les mâles moins attractifs peuvent se positionner au côté de mâles aux caractères sexuels développés (modèle des « beaux mecs ») et enfin les mâles peuvent être contraints de se rassembler si les femelles ont une préférence pour les mâles en groupe (modèle de la « préférence des femelles »). A titre d'exemple, chez un oiseau, le Chevalier combattant, le succès des mâles augmente en fonction du nombre de mâles présents mais au-delà d'un certain seuil, les mâles dominants voient leur succès diminuer suite aux reproductions volées par les mâles satellites (Widemo & Owens, 1995). Il existe donc des tailles optimales de systèmes

de reproduction qui peuvent être maintenues par compromis entre avantages et inconvénients d'un milieu compétitif.



**Figure 3.** Modèle du seuil de la polygynie : en fonction de la qualité des territoires des mâles, le succès d'une femelle polygame peut être supérieur à celui d'une femelle monogame (modifié d'après Verner, 1964 ; Verner & Wilson, 1966 ; Orians, 1969 et Danchin *et al.*, 2005).

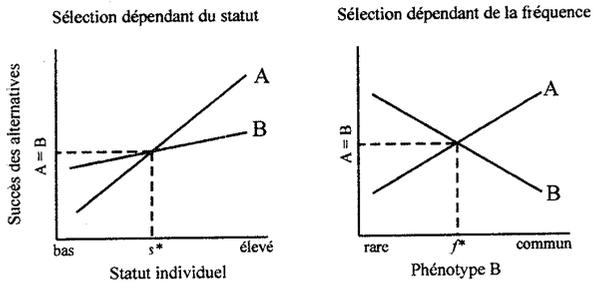
### *Monogamie*

De nombreuses espèces se sont vu porter une grande admiration de par leur monogamie. Il en est ainsi des hippocampes dont le mâle garde les petits dans une poche incubatrice (Vincent & Sadler, 1995). Cependant l'avènement des techniques génétiques, telles que le développement des microsatellites, a permis d'invalider cette monogamie chez beaucoup d'autres espèces (Griffith, Owens & Thuman, 2002). Les accouplements hors couple sont en fait fréquents et peuvent aussi être détectés par une analyse comportementale fine. Même les Petits Pingouins pourtant établis en couple auprès du nid sont loin d'être monogames : les femelles vont en effet fréquemment dans des leks cachés à proximité où elles obtiennent des inséminations extra-conjugales (Danchin *et al.*, 2005). Il s'agit ainsi d'un système de monogamie sociale mais non de monogamie génétique qui peut être avantageux dans certaines circonstances. En terme de bénéfices directs, il peut être expliqué par le modèle du seuil de la polygynie (Verner, 1964; Verner & Willson, 1966; Orians, 1969; Pribil, 2001) (Fig. 3). Ainsi, selon les ressources offertes par le mâle, il peut être plus intéressant pour une femelle de s'accoupler avec un mâle polygame qu'avec un mâle monogame. Certes, la quantité de soin apportée à chaque jeune sera peut-être diminuée, mais si la qualité du territoire du polygame est telle qu'il peut donner un meilleur succès à la descendance, alors ce choix est adaptatif. D'un autre côté, la reproduction avec un seul mâle constitue un risque en termes de fertilité ou de qualité (Gray, 1997; Johnsen *et al.*, 2000). La multiplication des partenaires permet alors d'assurer la fertilisation de tous les ovocytes et les accouplements hors couples avec un mâle de « bonne qualité » en ménage permettent d'obtenir une descendance plus vigoureuse si ce caractère est transmissible.

Pourtant, la monogamie génétique existe bien chez de nombreuses espèces. D'une part, elle peut être expliquée par une contrainte écologique sur les mâles. Ceux ne parvenant pas à monopoliser une ressource importante ne pourront pas se reproduire avec plus d'une femelle. C'est le cas d'insectes nécrophores qui, selon la taille de la carcasse découverte, pourront se reproduire avec une ou plusieurs femelles (Trumbo & Eggert, 1994). Ensuite, l'importance des soins parentaux peut nécessiter la présence des deux partenaires (Wickler & Seibt, 1981; Reid, Monaghan & Ruxton, 2002). Chez nombre d'oiseaux tels que les étourneaux, une haute température continue au nid est nécessaire pour l'éclosion. La désertion d'un des deux parents mène dès lors à un risque élevé pour le succès de la nichée. Enfin, un partenaire très attentif peut empêcher tout accouplement hors couple. Ainsi les nécrophores femelles empêchent leur mâle d'émettre des phéromones dont l'action est d'attirer d'autres femelles (Eggert & Sakaluk, 1995).

### Les comportements reproducteurs alternatifs

La variation sexuelle observée au sein de chaque sexe a été initialement considérée comme anormale. Ainsi, un mâle de grenouille ne coassant pas dans un chœur était vu comme un individu aberrant. Avec le développement de l'écologie comportementale se focalisant sur le succès de l'individu, il fut dès lors possible d'aborder ces variations comme des stratégies qui pouvaient être formalisées par des modèles basés sur le statut et la fréquence des individus dans une population (Danchin *et al.*, 2005). De telles stratégies sont souvent associées à des morphotypes particuliers. Ainsi, les mâles territoriaux de certains insectes, tels les onthophages, peuvent avoir des cornes plus développées que les mâles opportunistes (Emlen, 2000). Toutefois, l'existence de polymorphismes n'est pas toujours associée à de la variabilité au niveau des stratégies reproductrices lorsque, par exemple, cette diversité a été modelée par sélection naturelle (Denoël, 2002; Denoël, Whiteman & Joly, 2005).



**Figure 4.** Modèle de sélection des comportements alternatifs en fonction du statut individuel et de la fréquence des phénotypes (modifié d'après Gross, 1996 et Maynard Smith, 1982).

### *Sélection dépendant du statut*

Ce modèle de sélection (stratégie conditionnelle) montre que le succès des tactiques varie comme une fonction du statut individuel (Gross, 1996). Il est ici question de tactiques car un même individu peut les exhiber alternativement selon sa condition. Les trajectoires de chaque tactique se croisent en un point de basculement ( $s^*$ ) (Fig. 4). Ainsi, en-dessous de  $s^*$ , il sera plus avantageux d'exhiber une tactique B et au-dessus de  $s^*$  une tactique A. Chez les crapauds, les petits mâles adopteront une tactique opportuniste tandis que les plus grands seront territoriaux (Arak, 1988). Ce modèle peut s'étendre à l'environnement dans lequel se situent les organismes. Ainsi, en fonction de la réceptivité des partenaires, les mâles peuvent utiliser des parades à effets de leurre amenant à une stimulation de la femelle (Denoël, Poncin & Ruwet, 2001; Denoël, 2002). Il arrive souvent que des individus exhibent de tels comportements, apparemment sub-optimaux car faibles en succès. Pourtant, il peut s'agir de la meilleure option compte-tenu de leur condition (concept du meilleur d'un lot mauvais: Gross, 1996), d'une tactique à faible coût (concept de l'utilisation d'opportunités passantes) (concept d'utilisation d'opportunités passantes: Dunbar, 1982) et même parfois d'une tactique préférée par les femelles (Watters, 2005).

### *Sélection dépendant de la fréquence*

Ce modèle sous-entend que le succès des comportements va dépendre de la fréquence des comportements des autres membres de la population (Fig. 4) (Maynard Smith, 1982). Une valeur  $f^*$  correspond ainsi à un point d'équilibre, une proportion déterminée stable des phénotypes. Tout écart de cette valeur signifie un moindre succès qui sera dès lors contre-sélectionné, replaçant alors le système à sa position initiale. En d'autres termes, plus un comportement est rare, plus il a du succès. Mais s'il a du succès, ce comportement va se répandre dans la population et verra son rendement décroître. Un exemple fictif concerne le jeu « Faucon – Colombe » où le comportement « Faucon » correspond à une attaque de son adversaire et le comportement « Colombe » à une parade face à une Colombe et à une fuite devant un « Faucon ». Selon les coûts et bénéfices relatifs de ces stratégies, ce système peut correspondre à une stratégie évolutivement stable où les deux alternatives peuvent subsister à des fréquences particulières.

Le jeu du « pierre – papier – ciseau » populaire dans les cours d'école est joué par trois morphotypes de lézards californiens (Sinervo, 2001). Chaque forme de lézard est gagnante sur une des autres et perdante sur la dernière. Les mâles orange gagnent sur les bleus, les bleus sur les jaunes et les jaunes sur les orange. Ces morphotypes présentent des particularités comportementales : les orange sont agressifs vis-à-vis des orange et des bleus mais sont leurrés par les jaunes qui miment des femelles tandis que les bleus sont coopératifs mais ne se font pas leurrer par les jaunes. Le succès de chaque forme va dépendre de la fréquence des autres et d'année en année il pourra y avoir un changement des fréquences relatives jusqu'à un retour aux fréquences initiales. En simplifiant le système, s'il y a beaucoup d'orange, les jaunes vont avoir du succès et les bleus moins. Ensuite, étant donné une augmentation des jaunes, les orange vont perdre des opportunités de reproduction et donc les bleus vont y gagner aux générations suivantes suite à la diminution des orange.

## Compétition spermatique

Jusqu'il y a peu, le succès d'un individu était déterminé en dénombrant ses accouplements ou les descendants de sa partenaire. Cependant, les analyses génétiques de paternité ont montré que les géniteurs apparents ne l'étaient pas forcément et que le nombre de descendants n'était pas lié à la proportion d'accouplements avec les géniteurs. Il existe en effet une compétition post-copulatoire, dénommée spermatique sous son appellation générale (Birkhead, 2000). La compétition est ici cachée et opérationnelle au niveau gamétique. Dans une perspective adaptative, la sélection devrait amener les mâles à fertiliser le maximum d'ovocytes avec le partenaire choisi et les femelles à obtenir des fécondations avec les spermatozoïdes des mâles choisis. Cette notion de compétition cachée, résultat de l'existence de reproductions multiples, laisse sous-entendre un conflit sexuel qui a pu mener à l'évolution de stratégies et d'adaptations antagonistes pouvant être marquées (Arnqvist & Rowe, 2005). Ces caractéristiques vont conduire à une importante variabilité du succès des individus et en particulier à une présence du sperme de certains mâles en fonction de leur positionnement dans la succession des reproducteurs mais aussi en fonction du choix des femelles.

La quantité, la performance et le positionnement des spermatozoïdes sont tous des traits qui vont favoriser le mâle qui en émettra le plus grand nombre, à vitesse élevée et au bon moment (Parker, 1998). Lorsqu'il y a risque de compétition avec des mâles s'étant déjà reproduits avec la femelle courtisée, des comportements particuliers associés à des adaptations morphologiques permettent de biaiser la paternité des précédents reproducteurs (Birkhead, 2000). Il en est ainsi des libellules qui vident les cavités génitales de leur partenaire à l'aide de leur pénis avant leur propre reproduction (Alcock, 2005). Face au risque de compétition avec des mâles après sa propre reproduction, l'utilisation de stratégies protectrices devient dès lors adaptative : garde du partenaire (Komdeur, 2001), obturation des voies génitales (Polak, Wolf & Starmer, 2001), inhibition chimique (Neubaum & Wolfner, 1999), voire même blessure de la femelle (Crudgington & Siva-Jothy, 2000).

Mais, dans ce conflit sexuel, les mâles n'ont pas forcément le dernier mot car leur succès peut dépendre d'un choix caché, dit cryptique, de la femelle se produisant après la copulation (Eberhard, 1996). Les femelles de certaines espèces ont en effet la possibilité de sélectionner parmi les spermatozoïdes présents ceux qui fertiliseront leurs ovocytes. Un exemple flagrant est celui de Poules domestiques femelles qui éjectent le sperme émis par les mâles d'autant plus qu'elles se sont fait inséminer par des mâles non dominants (Pizzari & Birkhead, 2000). Ce comportement est particulièrement adaptatif car les femelles ne peuvent pas toujours refuser l'assaut des mâles et donc choisir de s'accoupler avec le mâle dominant.

### Remerciements

Je tiens à remercier Pascal Poncin pour la relecture de ce manuscrit ainsi que mes étudiants pour leurs remarques constructives lors de mes cours.

## Références

- AHNESJO, I., KVARNEMO, C. & MERILAITA, S. (2001). Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behavioral Ecology* **12**, 397-401.
- ALCOCK, J. (2005). *Animal Behavior*. 8th Edition. Sinauer, Sunderland, USA.
- ANDERSSON, M. (1994). *Sexual selection*, Princeton, New Jersey.
- ARAK, A. (1988). Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decision rules. *Animal Behaviour* **36**, 416-432.
- ARNQVIST, G. & ROWE, L. (2005). *Sexual conflict*. Princeton University Press, Princeton.
- BASOLO, A. L. (1990). Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* **250**, 808-810.
- BEEHLER, B. M. & FOSTER, M. S. (1988). Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American Naturalist* **131**, 203-219.
- BIRKHEAD, T. R. (2000). *Promiscuity. An evolutionary history of sperm competition*. Harvard University Press, Cambridge.
- BRIZZI, R., DELFINO, G. & JANTRA, S. (2003). An overview of breeding glands. In *Reproductive biology and phylogeny of Anura* (ed. B. G. M. Jamieson), pp. 253-317. Science Publishers, Enfield.
- BYGOTT, J. D., BERTRAM, B. C. R. & HANBY, J. P. (1979). Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature* **282**, 839-841.
- CAPONE, T. A. (1995). Mutual preference for large mates in green stink bugs, *Acrosternum hilare* (Hemiptera: Pentatomidae). *Animal Behaviour* **49**, 1335-1344.
- CORDERO, C. & EBERHARD, W. G. (2003). Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolutionary Biology* **16**, 1-6.
- CRUDGINGTON, H. S. & SIVA-JOTHY, M. T. (2000). Genital damage, kicking and early death: the battle of the sexes takes a sinister turn in the bean weevil. *Nature* **407**, 855-856.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A. & CÉSZILLY, F. (2005). *Ecologie comportementale*. Dunod, Paris.
- DARWIN, C. (1851). *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Réédition française: GF-Flammarion.
- DARWIN, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DENOËL, M. (2002). Paedomorphosis in the Alpine newt (*Triturus alpestris*): decoupling behavioural and morphological change. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**, 394-399.
- DENOËL, M., PONCIN, P. & RUWET, J. C. (2001). Alternative mating tactics in the Alpine newt *Triturus alpestris alpestris*. *Journal of Herpetology* **35**, 62-67.
- DENOËL, M., WHITEMAN, H. H. & JOLY, P. (2005). Evolutionary ecology of facultative paedomorphosis in newts and salamanders. *Biological Reviews* **80**, 663-671.
- DOUCET, S. M. & MONTGOMERIE, R. (2003). Multiple sexual ornaments in satin bowerbird: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* **14**, 503-509.

- DUGATKIN, L. A. (1996). Copying and mate choice. In *Social learning in animals: The roots of culture*, pp. 85-105. Academic Press.
- DUNBAR, R. I. M. (1982). Intraspecific variations in mating strategy. In *Perspectives in ethology*, vol. 5 (ed. P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer), pp. 385-431. Plenum Press, New York.
- EBERHARD, W. G. (1996). *Female control. Sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.
- EGGERT, A. K. & SAKALUK, S. K. (1995). Female-coerced monogamy in burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 147-154.
- EMLEN, D. J. (2000). Integrating development with evolution: A case study with beetle horns. *Bioscience* **50**, 403-418.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- GRAY, E. M. (1997). Do red-winged blackbirds benefit genetically from seeking copulations with extra-pair males? *Animal Behaviour* **53**, 605-623.
- GRIFFITHS, S. C., OWENS, I. P. F. & THUMAN, K. A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* **11**, 2195-2212.
- GROSS, M. R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 92-98.
- HOLLAND, B. & RICE, W. R. (1998). Perspective: Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* **52**, 1-7.
- HOUDE, A. E. (1997). *Sex, color, and mate choice in guppies*. Princeton University Press, Princeton.
- JENNIONS, M. D., MØLLER, A. P. & PETRIE, M. (2001). Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. *Quarterly Review of Biology* **76**, 3-36.
- JOHNSEN, A., ANDERSEN, V., SUNDING, C. & LIFJELD, J. T. (2000). Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature* **406**, 296-299.
- KOMDEUR, J. (2001). Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**, 2103-2111.
- KVARNEMO, C. & AHNESJÖ, I. (2002). Operational sex ratios and mating competition. In *Sex ratios: Concepts and research methods* (ed. I. C. W. Hardy), pp. 366-382. Cambridge University Press, Cambridge.
- LANDE, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **78**, 3721-3725.
- LINNÆUS (LINNÉ), C. (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*.
- MAXWELL, M. R. (1999). The risk of cannibalism and male mating behavior in the Mediterranean praying mantid, *Iris oratoria*. *Behaviour* **136**, 205-219.
- MAYNARD SMITH, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MENDEL, G. J. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn*, **10** [1865], 3-47.

- MØLLER, A. P. (1990). Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* **39**, 458-465.
- NEUBAUM, D. B. & WOLFNER, M. E. (1999). Mated *Drosophila melanogaster* require a seminal fluid protein, Acp36DE, to store sperm efficiently. *Genetics* **153**, 845-857.
- ORIANI, G. H. (1969). On the evolution of mating systems in bird and mammals. *The American Naturalist* **103**, 589-603.
- PARKER, G. A. (1998). Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base (ed. T. R. Birkhead & A. P. Møller), pp. 3-54. Academic Press, San Diego.
- PETRIE, M. (1994). Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborated trains. *Nature* **371**, 598-599.
- PIZZARI, T. & BIRKHEAD, T. R. (2000). Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature* **405**, 787-789.
- POLAK, M., WOLF, L. L. & STARMER, W. T. B., J.S.F. (2001). Function of the mating plug in *Drosophila hibisci* Bock. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 196-205.
- PRIBIL, S. S., & SEARCY W.A. (2001). Experimental confirmation of the polygyny threshold model for red-winged blackbirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**, 1643-1646.
- REID, J. M., MONAGHAN, P. & RUXTON, G. D. (2002). Males matter: The occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**, 255-261.
- REYNOLDS, J. D. & GROSS, M. R. (1990). Costs and benefits of female choice: Is there a lek paradox. *The American Naturalist* **136**, 230-243.
- RODD, F. H., HUGHES, K. A., GREYER, G. F. & BARIL, C. T. (2002). A possible non-sexual origin of mate preference: are male guppies mimicking fruit? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**, 475-481.
- ROWE, L. V., EVANS, M. R. & BUCHANAN, K. L. (2001). The function and evolution of the tail streamer in hirudines. *Behavioral Ecology* **12**, 157-163.
- RYAN, M. J. & RAND, A. S. (1993). Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **340**, 187-195.
- SCHNEIDER, J. M. & ELGAR, M. A. (2001). Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Aranoidea): female and male perspective. *Behavioral Ecology* **12**, 547-552.
- SHUSTER, S. M. & WADE, M. J. (2003). *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- SINERVO, B. (2001). Selection in local neighborhoods, the social environment, and ecology of alternative strategies. In *Model systems in behavioral ecology* (ed. L. A. Dugatkin), pp. 191-226. Princeton University Press, Princeton.
- THORNHILL, R. (1976). Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *The American Naturalist* **119**, 529-548.
- TRAIL, P. W. (1985). Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science* **227**, 778-780.
- TRUMBO, S. T. & EGGERT, A.-K. (1994). Beyond monogamy: territory quality influences sexual advertisement in male burying beetles. *Animal Behaviour* **48**, 1043-1047.
- VAHED, K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews* **73**, 43-78.
- VERNER, J. (1964). Evolution of polygamy in the long-billed marsh wren. *Evolution* **18**, 252-261.

- VERNER, J. & WILLSON, M. F. (1966). The influence of habitats on the mating systems of North American passerine birds. *Ecology* **47**, 143-147.
- VINCENT, A. J. & SADLER, L. (1995). Faithful pair bonds in wild seahorses, *Hippocampus whitei*. *Animal Behaviour* **50**, 1557-1569.
- WATTERS, J. V. (2005). Can the alternative male tactics 'fighter' and 'sneaker' be considered 'coercer' and 'cooperator' in coho salmon? *Animal Behaviour* **70**, 1055-1062.
- WELLS, K. D. & SCHWARTZ, J. J. (2007). The behavioral ecology of anuran communication. In *Hearing and sound communications in amphibians* (ed. P. M. Narins, A. S. Feng, R. R. Fay & A. N. Popper), pp. 44-86. Springer, New York.
- WEST, M. J., KING, A. P. & EASTZER, D. H. (1981). Validating the female bioassay of cowbird song: relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour* **29**, 490-501.
- WICKLER, W. & SEIBT, U. (1981). Monogamy in crustacea and man. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **57**, 215-234.
- WIDEMO, F. & OWENS, I. P. F. (1995). Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. *Nature* **373**, 148-151.
- ZAHAVI, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**, 205-214.

*Mathieu Denoël, Chercheur Qualifié F.R.S. - FNRS à l'Unité de Biologie du Comportement (Prof. P. Poncin), Institut de Zoologie de l'Université de Liège, 22 Quai van Beneden, 4020 Liège, Belgique. Email : Mathieu.Denoel@ulg.ac.be*