

La compétition spermatique chez les insectes : les stratégies d'assurance de la paternité et la préséance du sperme

Ludovic Arnaud

Unité de Zoologie générale et appliquée. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : arnaud.l@fsagx.ac.be

Reçu le 6 octobre 1998, accepté le 28 janvier 1999.

Chez les insectes, la compétition spermatique (compétition entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles pour la fécondation des ovules d'une femelle) est très intense. Différentes stratégies adaptatives ont été mises en place par les mâles afin de diminuer les risques de compétition spermatique. Ces stratégies d'assurance de la paternité, tels que les bouchons à sperme ou les phases de garde, n'influencent pas nécessairement la taille de la progéniture des femelles mais tentent d'augmenter le succès reproducteur de l'individu. Elles sont utilisées par un mâle pour augmenter la probabilité que ses spermatozoïdes réussissent la fécondation et ne soient pas supplantés par ceux d'un autre mâle. En outre, les femelles d'insectes ne sont pas des acteurs passifs de la reproduction. Ainsi, des stratégies qui leurs sont propres ont également évolué afin d'augmenter leur succès reproducteur et de pallier les coûts résultant des stratégies adaptatives des mâles. Les femelles ont un rôle actif dans le choix de leurs partenaires et dans la discrimination entre les éjaculats des mâles. Par leur polyandrie et l'existence de leur(s) organe(s) de stockage du sperme, elles peuvent réaliser des choix avant, pendant et après l'accouplement et donc exercer un contrôle de la paternité de leur progéniture. Afin de déterminer le succès reproducteur d'un mâle, il convient de connaître la proportion d'individus de la descendance d'une femelle dont il est géniteur. Ceci dépend de la préséance (priorité) du sperme de ce mâle par rapport au sperme des autres mâles accouplés avec la femelle. Plusieurs méthodes sont disponibles pour étudier la préséance du sperme, chacune d'entre elles ayant ses avantages et ses inconvénients. La préséance du sperme est généralement étudiée lorsque deux mâles s'accouplent successivement avec une femelle. Mais la majorité des femelles d'insectes est polyandre. Il convient dès lors de réaliser des études où plus de deux mâles s'accouplent avec la même femelle afin de déterminer si les conclusions établies au cours des études de préséance du sperme avec deux mâles reflètent la réalité. De plus, au sein d'une même espèce, d'importantes variations de succès reproducteur sont observées entre les mâles de populations différentes ainsi qu'entre les mâles d'une même population. Ces variations sont le résultat de l'interaction d'un ensemble d'éléments : nombre de spermatozoïdes, taille des spermatozoïdes, choix pré- et/ou post-copulatoire de la femelle, efficacité de la stratégie du mâle, morphologie de la spermathèque, etc.

Mots-clés. Insectes, compétition spermatique, succès reproducteur, assurance de la paternité, préséance du sperme.

Sperm competition in insects: paternity assurance and sperm precedence. The prediction that insects, as a result of polyandry, extreme sperm longevity within the female and high efficiency of sperm utilisation at fertilisation, are preadapted to sustain a very high level of sperm competition is demonstrated across numerous studies. In many insects, males have evolved strategies to decrease sperm competition risk. Paternity assurance mechanisms such as mating plugs or mate guarding do not necessarily influence the number of eggs laid by the female but are taken by male to reduce the probability of his sperm to be preceded by the sperm of another male. Each of these mechanisms influencing mating has an adaptive significance in promoting male reproductive success. However, female insects are polyandrous and they play an active role in mate choice and in discrimination between the ejaculates of different males. Also, they have co-evolved strategy to increase their own reproductive success and to counteract the costs resulting from paternity assurance mechanisms. They can control paternity before copulation (pre-copulation, pre-insemination), during copulation, and because fertilisation takes place within their bodies after insemination, and after fertilisation through selective abortion. A male's reproductive success can be determined as the product of his mating success (mate per lifetime) and his fertilisation success (average number of progeny sired per mate). Male fertilisation success is generally studied in terms of sperm precedence where the proportion of the female progeny fathered by a given male is examined. Sperm precedence can be studied using different methods, each having advantages and disadvantages. Although female insects behave polyandrously, most sperm competition studies investigate sperm precedence when only two males are mated with a female. To determine if the results obtained in double-mating

experiments fit well with reality, it is thus important to examine last-male mating success in experiments where females are mated with more than two males. Moreover, within a species, high fertilisation success variations are observed between males of different populations or even of the same population. These variations result from interaction between factors such as sperm number, sperm length, pre- and/or post-copulatory female choice, paternity assurance mechanism efficiency, female sperm storage organ morphology, etc.

Keywords. Insects, sperm competition, reproductive success, paternity assurance, sperm precedence.

1. INTRODUCTION

D'un point de vue évolutif, la phase la plus importante de la vie d'un organisme à reproduction sexuée est sans aucun doute l'accouplement. Un individu qui ne se reproduit pas ou qui s'accouple avec de mauvais partenaires (malingres, parasités, etc.) n'engendrera pas de descendance ou engendrera une descendance aux faibles potentialités biotiques. Les stratégies qui influencent la reproduction doivent dès lors avoir une importance adaptative en augmentant le succès reproducteur des individus (Barth, Lester, 1973). La sélection sexuelle joue un rôle primordial dans l'évolution de l'ensemble de ces stratégies adaptatives.

La compétition spermatique (compétition entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles pour la fécondation des ovules d'une femelle – Parker, 1970a) se retrouve dans l'ensemble du règne animal (Smith, 1984 ; Möller, Birkhead, 1989 ; Birkhead, Möller, 1998). Elle est à l'origine de l'évolution du comportement pour l'accouplement (Dewsbury, 1982) et de la morphologie des organes sexuels (Waage, 1986 ; Birkhead, Hunter, 1990). Elle a également entraîné l'évolution et la sélection de stratégies qui augmentent les chances d'un mâle d'engendrer une grande proportion de la progéniture d'une femelle (Birkhead, Hunter, 1990 ; Stockley, 1997). Chez les insectes, la compétition spermatique est très intense. En effet, les femelles possèdent un organe de stockage des spermatozoïdes, la spermathèque, où ils restent viables durant de longues périodes. De plus, elles sont polyandres et s'accouplent même lorsque leur réserve de sperme n'est pas épuisée (Parker, 1970a ; Ridley, 1988). La probabilité de rencontre du sperme de plusieurs mâles au sein de la spermathèque est donc élevée (Parker, 1970a). Enfin, grâce à leur spermathèque, les femelles d'insectes contrôlèrent le stockage ainsi que l'utilisation du sperme de leurs différents partenaires (Eberhard, 1991, 1996 ; Ward, 1993 ; Otronen, 1997 ; Bloch Qazi *et al.*, 1998).

La compétition spermatique survient lors du mélange des spermatozoïdes de plusieurs mâles dans l'organe de stockage du sperme d'une femelle, soit immédiatement après l'accouplement, soit lorsque les stratégies d'assurance de la paternité perdent leur efficacité. Selon l'espèce, lorsque plusieurs mâles s'accouplent avec une femelle, le premier ou le dernier

mâle est le géniteur de la majorité de la progéniture de la femelle. Cependant, dans certains cas, il n'existe pas de préséance (priorité) d'un type de spermatozoïdes sur un autre pour la fécondation des ovules (Ridley, 1989a ; Simmons, Siva-Jothy, 1998). En outre, d'importantes variations de succès reproducteurs sont observées au sein d'une même espèce (Lewis, Austad, 1990 ; Simmons, Parker, 1992 ; Eady, 1994a ; Radwan, 1996 ; Wilson *et al.*, 1997).

La compétition spermatique entraîne des conflits entre mâles et femelles (y aura-t-il accouplement ou non ?) ainsi qu'entre mâles (quel mâle va s'accoupler ?) (Parker, 1984). De plus, les femelles, en exerçant des choix afin de transmettre à leur descendance les gènes présentant le meilleur potentiel, intensifient la compétition entre les mâles. Par contre, les mâles tentent de réduire cette compétition et, par les stratégies qu'ils mettent en place, essaient d'avoir un succès reproducteur supérieur à celui de leurs rivaux. La sélection naturelle favorise les stratégies adaptatives des mâles (stratégies d'assurance de la paternité) assurant un taux maximum d'utilisation de leurs spermatozoïdes lors de la fécondation des ovules d'une femelle. D'une part, la sélection favorise les adaptations qui permettent aux mâles d'éliminer ou de supplanter le sperme rival déjà stocké par la femelle. D'autre part, les adaptations permettant d'empêcher que la femelle s'accouple avec un autre mâle, et donc de diminuer les risques de compétition spermatique, sont également favorisées (Simmons, Siva-Jothy, 1998). La sélection s'exercerait également au niveau des gènes qui permettent à certains spermatozoïdes d'être les plus compétitifs au sein d'un éjaculat ainsi que vis-à-vis de spermatozoïdes rivaux (Boorman, Parker, 1976). De plus, des stratégies propres aux femelles ont co-évolué, parallèlement aux stratégies des mâles, afin de pallier les stratégies des mâles et de maximiser le succès reproducteur des femelles.

Dans cet article, les différentes stratégies d'assurance de la paternité développées par les mâles afin de minimiser la compétition spermatique et de protéger ainsi leurs spermatozoïdes contre les spermatozoïdes de leurs rivaux sont présentées. Le rôle de la femelle dans la compétition spermatique et les divers types de choix copulatoires qu'elle réalise sont ensuite développés. Le succès reproducteur d'un mâle dépend du nombre de femelles avec lesquelles il s'accouple au cours de sa vie adulte, ainsi que du nombre moyen

d'individus dont il est géniteur dans la descendance de ces femelles (Lewis, Iannini, 1995). Ce second facteur dépend du nombre de spermatozoïdes du mâle considéré qui va féconder les ovules des femelles qu'il a inséminées, ce qui est sous l'influence du statut sexuel de la femelle (vierge ou non). Dans la seconde partie de l'article, les différentes méthodes d'étude de la présence du sperme d'un mâle sur celui des autres mâles qui ont inséminé une même femelle sont dès lors décrites.

2. LES STRATÉGIES D'ASSURANCE DE LA PATERNITÉ

Les stratégies d'assurance de la paternité sont des stratégies développées par les mâles pour maximiser leur progéniture potentielle du fait des accouplements antérieurs et ultérieurs de la femelle. Ces stratégies n'influencent pas toujours la taille de la progéniture de la femelle mais augmentent la probabilité pour un mâle que ses spermatozoïdes participent à la fécondation des ovules de la femelle (Lissemore, 1997).

Le succès reproducteur d'un mâle dépend du nombre d'ovules que ses spermatozoïdes vont féconder au cours de sa vie. Ce succès est donc fonction de la fréquence et de la réussite de ses accouplements ainsi que la polyandrie de ses partenaires. Dès lors, la sélection sexuelle ne s'arrête pas à des stratégies qui permettent aux mâles de s'accoupler avec plusieurs femelles. Des stratégies comportementales, physiologiques, biochimiques et/ou morphologiques permettent également aux mâles d'assurer leur paternité. Deux forces entrent en jeu lorsqu'un mâle copule avec une femelle. D'une part, la sélection peut agir en faveur du mâle capable de prévenir, de retarder ou de faire échouer les accouplements futurs. D'autre part, elle favorisera le mâle qui élimine ou déplace la plus grande quantité de sperme rival et/ou qui place ses spermatozoïdes au niveau de l'appareil génital de la femelle dans une position qui maximise leurs chances de fécondation. Les stratégies rencontrées chez les insectes peuvent être réparties en quatre groupes principaux : les adaptations pré-copulatoires, les adaptations portant sur la copulation, les adaptations post-copulatoires ainsi que les adaptations portant sur le stockage du sperme.

2.1. Adaptations pré-copulatoire

2.1.1. Protérandrie et garde des nymphes. La protérandrie (émergence des mâles avant les femelles) est fréquente chez les insectes. Il en résulte une compétition entre les mâles pour accéder aux femelles dès leur éclosion (Alcock, 1994 ; Deinert *et al.*, 1994 ; Simmons *et al.*, 1994). Les mâles d'*Heliconius erato* Linné (Lepidoptera, Noctuidae) s'assemblent sur les

pupes des deux sexes et s'accouplent avec les femelles dès qu'elles émergent. De plus, ils leur transmettent une substance anti-aphrodisiaque afin d'assurer leur paternité et de renforcer la monogamie des femelles (Gilbert, 1976).

2.2. Adaptations portant sur la copulation

2.2.1. Prolongation de la copulation. Afin de protéger leurs spermatozoïdes et d'empêcher des copulations ultérieures, les mâles de certaines espèces restent en contact avec l'appareil génital de la femelle même après le transfert des spermatozoïdes et font dès lors office de bouchon copulatoire (Parker, 1970a ; Sillén-Tullberg, 1981). Chez *Parastrachia japonensis* Scott (Hemiptera, Cydnidae), bien que le sperme soit transféré durant les 5 à 10 premières secondes de l'accouplement, le mâle reste en contact avec la femelle pendant près d'une heure lorsque la proportion de mâles est trop importante (Tsukamoto *et al.*, 1994). Par ailleurs, c'est sans doute chez *Necroscia sparaxes* Westwood (Phasmoptera, Phasmidae) que ce comportement est le plus extraordinaire. En effet, chez cette espèce, le contact génital peut durer jusqu'à 79 jours (Gangrade, 1963).

2.2.2. Protection contre le désarçonnement. Chez beaucoup d'insectes, la rencontre entre les sexes a lieu dans des conditions de densité de population élevée. Les combats entre mâles pour la possession des femelles et les désarçonnements sont dès lors communs. Différentes adaptations permettent aux mâles d'éviter de se faire écarter par leurs rivaux.

– *Éloignement des autres mâles.* À l'approche d'un rival, le mâle de *Scatophaga stercoraria* (Linné) (Diptera, Scatophagidae) élève ses pattes médianes et étend ses pattes antérieures. Par cette réaction, il repousse ses rivaux et protège la femelle (Parker, 1970a).

– *Migration vers des zones de moindre densité.* Peu après le commencement du contact génital, qui a lieu au niveau des bouses, le mâle de *Scatophaga stercoraria* s'envole avec la femelle vers la végétation avoisinante, où les mâles rivaux sont peu fréquents (Parker, 1970b).

– *Amélioration du système d'accrochage entre le mâle et la femelle.* Les adaptations les plus fréquentes sont l'amélioration de la fixation des organes génitaux, la modification des tarsi des pattes qui servent à se cramponner sur la femelle ainsi que l'adaptation des antennes à la préhension de la femelle (Hungerford, 1954).

2.2.3. Présent donné lors de l'accouplement. Chez plusieurs espèces d'insectes, lors de l'accouplement, les mâles offrent un cadeau nuptial à la femelle sous forme de sécrétions glandulaires, de proies ou de

parties de leur corps (Thornill, 1979 ; Sakaluk *et al.*, 1995 ; Gwynne, 1997 ; Vahed, 1998). Les mâles de certains Orthoptères déposent sur les organes génitaux de la femelle un spermatophore composé d'une ampoule séminale et d'un spermatophylax (vésicule gélatineuse dépourvue de spermatozoïdes). Une fois l'accouplement terminé, la femelle détache le spermatophylax et pendant qu'elle s'en délecte, le transfert du sperme s'effectue depuis le spermatophore vers la spermathèque. Dès qu'elle a fini son repas, elle se sépare du spermatophore, et l'insémination se termine (Gwynne, 1984 ; Gwynne *et al.*, 1984 ; Sakaluk, 1984, 1986). Plus longtemps le spermatophore reste en place, plus la femelle reçoit de gamètes du mâle, et plus nombreux sont les œufs fécondés ; or l'émission d'un grand nombre de spermatozoïdes est une garantie de succès reproducteur pour le mâle, car celui-ci est en compétition avec ses rivaux dont le sperme est déjà emmagasiné à l'intérieur de la femelle (Gwynne, 1997). La taille du spermatophylax conditionne donc la quantité de sperme transféré et la réussite de la fécondation (Sakaluk, 1984, 1986 ; Wedell, 1994 ; Vahed, Gilbert, 1996).

2.2.4. Copulations multiples. Des accouplements multiples permettent aux mâles d'augmenter les quantités de sperme transférées ainsi que leurs chances de féconder un maximum d'ovules de la femelle (Boiteau, 1988 ; Cordero *et al.*, 1995 ; Smith, 1979a). Afin d'assurer, d'une part, un remplissage optimum de la spermathèque et, d'autre part, d'être géniteur de la majorité de la descendance si la femelle s'accouple avec d'autres mâles, le mâle de *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) doit s'accoupler au moins trois fois de suite avec la même partenaire. Lorsque le remplissage de la spermathèque n'est pas complet et que la femelle s'accouple avec un second mâle, la proportion de la descendance dont le premier mâle est géniteur passe, en effet, de 68 % à 47 % (Boiteau, 1988).

Les mâles d'*Abedus herberti* Hidalgo (Hemiptera, Belostomatidae) investissent plus de temps et d'énergie dans leur progéniture que ceux de beaucoup d'autres espèces d'arthropodes. En effet, les femelles de cette espèce pondent sur le dos des mâles. Afin de s'occuper des œufs, le mâle doit régulièrement se placer à la surface de l'eau de manière à ce que les œufs soient en contact avec l'air. Le mâle s'expose donc aux prédateurs, diminue ses chances de rencontrer de nouvelles femelles et dépense de l'énergie pour transporter les œufs (Smith, 1979b). Cependant, le mâle n'accepte le dépôt des œufs que si la femelle s'est accouplée avec lui. De plus, après le dépôt d'un maximum de trois œufs, la femelle doit s'accoupler à nouveau si elle souhaite continuer à pondre sur ce mâle. De cette manière, les mâles

s'assurent 99,67 % de la paternité de la progéniture qu'ils transportent (Smith, 1979a). Le mâle réalise donc un compromis entre les dépenses énergétiques, les risques encourus et le fait d'être géniteur de la quasi-totalité de la progéniture dont il s'occupe.

2.2.5. Remplissage de la bourse copulatrice et/ou de la spermathèque. Chez certaines espèces, la quantité de liquide séminal dans la bourse copulatrice et/ou de sperme dans la spermathèque a un effet sur le comportement sexuel des femelles. En effet, chez ces espèces, la présence d'un spermatophore dans la bourse copulatrice et/ou de sperme dans la spermathèque stimule des mécanorécepteurs qui induisent la sécrétion d'hormones dans l'hémolymphe de la femelle qui entraînent une inhibition de sa réceptivité sexuelle, une diminution de la production de phéromones sexuelles et/ou le rejet de nouveaux partenaires (Drummond, 1984).

L'inhibition sexuelle des femelles d'*Acrolepia assectella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae) se réalise par distension de la bourse copulatrice et par remplissage de la spermathèque, ceci étant fonction de la taille du spermatophore transféré. Ce sont en effet les femelles qui ont les bourses copulatrices les moins distendues ou les spermathèques les moins pleines qui copulent à nouveau (Thibout, 1975). Chez *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera, Bruchidae), en transférant un maximum de spermatozoïdes, le mâle augmente le délai entre les accouplements des femelles. Cela est essentiellement dû à la quantité de liquide séminal présente dans la spermathèque et à la distension résultante (Eady, 1995). Un phénomène analogue se rencontre chez *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera, Tephritidae) (Nakagawa *et al.*, 1971).

De plus, selon Retnakaran (1974), le mâle en transférant un maximum de sperme tente de remplir la spermathèque de la femelle. Ce faisant, il ne laisse pas de place pour le sperme d'autres mâles et il protège ses spermatozoïdes. Mais cette protection n'est pas efficace si un second mâle s'accouple avant que la migration des spermatozoïdes depuis le spermatophore vers la spermathèque ne soit réalisée. Chez *Dahlbominus fuscipennis* (Zetterstedt) (Hymenoptera, Eulophidae), Wilkes (1966) a observé que 70 % de la spermathèque étaient remplis après le premier accouplement et 100 % après le deuxième. En accord avec l'hypothèse de Retnakaran (1974), le deuxième mâle féconde 30 % de la progéniture de la femelle.

2.3. Adaptations post-copulatoires

2.3.1. Garde de la femelle.

– *Avec contact physique.* Le mâle reste accroché à la femelle sans qu'il y ait de contact entre leurs appareils génitaux (Parker, 1970c). Afin de protéger ses sperma-

tozoïdes, le mâle de *Popilia japonica* Newmann (Coleoptera, Scarabaeidae) reste en contact avec la femelle pendant plus de deux heures après la copulation (Barrows, Gordh, 1978). Le mâle de *Gerris lateralis* Schumman (Hemiptera, Gerridae) peut rester de onze minutes à près de deux jours sur la femelle après l'accouplement (Arnqvist, 1988). Après l'accouplement, les mâles d'Odonates adoptent la position dite "en tandem". Le mâle d'*Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata, Agriidae) reste accroché à la femelle jusqu'à ce qu'elle soit entrée dans l'eau pour pondre. Par la suite, il reste au-dessus du site de ponte et éloigne tout individu qui s'en approche. Enfin, dès que la femelle sort de l'eau, le mâle adopte à nouveau cette position et ce, tant que la période de ponte n'est pas terminée (Johnson, 1961).

– *Sans contact physique.* Au cours de cette phase de la reproduction, le mâle reste aux côtés de la femelle et éloigne ses rivaux (Parker, 1970a). Le mâle de *Calopteryx maculata* (De Beauvois) (Odonata, Libellulidae) garde la femelle et éloigne les mâles qui s'approchent du site de ponte. Ce faisant, les femelles ne sont pas dérangées durant 12 à 15 minutes alors que les femelles non-gardées ne sont tranquilles que pendant une à deux minutes (Waage, 1979). Le mâle et la femelle tirent donc des bénéfices de ce comportement. En gardant la femelle après l'accouplement, le mâle d'*Aphytis melinus* De Bach (Hymenoptera, Aphelinidae) s'octroie 85 % de la progéniture lorsqu'un deuxième mâle s'accouple. Si par contre il ne la garde pas, cette valeur diminue de 15 %. De plus, le mâle développe une cour post-copulatoire qui diminue la réceptivité sexuelle de la femelle (Allen *et al.*, 1994).

La femelle de *Cotesia rubecula* Cameron (Hymenoptera, Braconidae) est encore réceptive pendant quelques instants après l'accouplement. Afin de protéger ses spermatozoïdes contre ceux d'un rival présent, le mâle ne tente pas de l'éloigner. Il adopte une position identique à celle que les femelles réceptives prennent pour attirer les mâles. Ce comportement leur permet de protéger le rival qui tente de s'accoupler avec l'imposteur. Pendant ce temps, la femelle s'éloigne et devient non réceptive (Field, Keller, 1993).

2.3.2. Bouchons à sperme. Les bouchons à sperme (bouchons copulatoires, sphragis ou spermaphragmes) sont des structures placées par le mâle à l'intérieur du système reproducteur de la femelle après le transfert de son sperme afin d'empêcher d'autres accouplements ou le transfert de sperme rival (Gillies, 1956 ; Labine, 1964 ; Engelmann, 1970 ; Dickinson, Rutowski, 1989). Toutefois, chez certaines espèces, un accouplement surnuméraire peut avoir lieu tant que le bouchon n'est pas solidifié (Labine, 1964). Chez *Blattella germanica* Linné (Dictyoptera, Blattellidae), la barrière d'insémination créée par le bouchon à sperme

n'est efficace qu'entre deux pontes (Cochran, 1979). Chez *Locusta migratorioides* Reische & Faimaire (Orthoptera, Acrididae), après l'accouplement, le spermatozoïde reste dans la bourse copulatrice de la femelle et empêche le transfert d'autres spermatozoïdes (Parker, Smith, 1975).

Notons que chez certaines fourmis, le mâle sacrifie ses organes copulatoires qui restent accrochés à la femelle et jouent le rôle de bouchon copulatoire (Hölldobler, 1976 ; Downes, 1978).

2.3.3. Inhibition de la réceptivité sexuelle des femelles, anti-aphrodisiaques et répulsifs. Au cours de l'accouplement, certains mâles transfèrent des substances anti-aphrodisiaques, des répulsifs et/ou des enzymes (estérases, etc.) qui dégradent les phéromones sexuelles des femelles, inhibent leur réceptivité sexuelle et/ou stimulent la ponte (Spielman *et al.*, 1966 ; Craig, 1967 ; Bryan, 1968 ; Happ, 1969 ; Venard, Jallon, 1980 ; Raina *et al.*, 1994 ; Cordero, 1995).

Chez de nombreuses espèces de moustiques (*Aedes* spp., *Anopheles* spp. et *Culex* spp. (Diptera, Culicidae)), les mâles transfèrent, via leur liquide séminal, une substance produite par leurs glandes sexuelles annexes (paragonias) qui inhibe la réceptivité sexuelle des femelles. Quelques heures après l'accouplement, la femelle devient non-réceptive pour l'accouplement (Spielman *et al.*, 1966 ; Craig, 1967 ; Bryan, 1968). Suite à une injection similaire, l'attractivité sexuelle de la femelle de *Choristoneura fumiferana* Clemens (Lepidoptera, Tortricidae) diminue, mais pas sa réceptivité sexuelle ; en effet, plus d'un spermatozoïde ont été retrouvés dans le tractus génital de certaines femelles (Outram, 1971). Chez *Drosophila* spp., des peptides synthétisés par les paragonias des mâles inhibent la réceptivité sexuelle des femelles tandis que d'autres stimulent la ponte (Baumann, 1974). Chez *Musca domestica* Linné (Diptera, Muscidae), le mâle injecte *via* son liquide séminal une substance qui rend la femelle non réceptive pour d'autres accouplements (Riemann *et al.*, 1967). Les mâles de *Tenebrio molitor* Linné (Coleoptera, Tenebrionidae) émettent deux types de phéromones sexuelles ; tandis que le premier type joue un rôle de stimulant qui attire les femelles, le deuxième, qui est transmis lors de l'accouplement, sert de substance anti-aphrodisiaque et éloigne les autres mâles. Chez cette espèce, les femelles utilisent le sperme nouvellement transféré avant de s'accoupler à nouveau (Happ, 1969). Chez *Lymantria dispar* Linné (Lepidoptera, Lymantriidae), à moins que le mâle n'ait pas transféré de sperme, l'inhibition de la réceptivité sexuelle des femelles est permanente (Raina *et al.*, 1994). Proshold (1995) a observé que, chez cette espèce, 70 % des femelles accouplées avec un mâle stérile, possédant la même quantité de spermatozoïdes que celles accouplées avec un mâle normal, copulaient

à nouveau, contre seulement 15 % de ces dernières. Il y aurait donc un stimulus présent dans le sperme des mâles fertiles (Proshold, 1995).

À l'opposé, la diminution de réceptivité sexuelle et d'émission phéromonale des femelles peut résulter, non pas du transfert d'une substance produite par le mâle mais d'une stimulation physique de la copulation (présence de mécanorécepteurs dans la bourse copulatrice) et du transfert du sperme. Chez *Nauphoeta cinerea* (Olivier) (Dictyoptera, Oxyhaloïdæ), l'accouplement induit un mécanisme nerveux (stimulation d'un ganglion abdominal et des *corpora allata*) qui rend la femelle non-réceptive au stimulus d'un mâle. La femelle n'est à nouveau réceptive qu'après la parturition (Roth, 1962).

2.3.4. Dommages physiques. En blessant le tractus génital de la femelle lors de l'accouplement, les mâles de *Metaplastes ornatus* Ramme (Orthoptera, Phanopteridae) diminuent la probabilité que la femelle s'accouple directement avec un rival et protègent leurs spermatozoïdes (von Helversen, von Helversen, 1991). Mais cette stratégie n'est pas parfaite, en effet, le mâle diminue également ses chances de fécondation, la femelle pondra moins puisque les œufs passent par le conduit endommagé (Simmons, Siva-Jothy, 1998).

2.4. Adaptations portant sur le stockage du sperme

2.4.1. Retrait du sperme rival. C'est chez les Odonates que cette stratégie d'assurance de la paternité est la mieux connue (Waage, 1979, 1984, 1986 ; Siva-Jothy, 1987 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1989 ; Miller, 1990 ; Cordero *et al.*, 1995 ; Hooper, Siva-Jothy, 1996). Elle résulte de l'évolution de la morphologie du pénis qui est parfaitement adaptée à l'anatomie interne des genitalias des femelles ainsi que de structures spécialisées (épines, soies, barbillons) situées au niveau de l'extrémité du pénis, qui permettent aux mâles d'enlever le sperme des mâles précédents avant de transférer leurs propres spermatozoïdes (Waage, 1979, 1984, 1986). Suivant les espèces d'Odonates, les mâles sont capables de retirer le sperme rival de la bourse copulatrice et de la spermathèque (Cordero, Miller, 1992) ou uniquement de la bourse copulatrice (Siva-Jothy, Tsubaki, 1989 ; Hooper, Siva-Jothy, 1996). Il est intéressant de noter que chez certaines libellules, le retrait se fait sans structures particulières (Waage, 1986 ; Cordero *et al.*, 1995) et que chez d'autres, un haut degré de préséance du sperme du dernier mâle est obtenu, non pas par retrait, mais par "repositionnement" du sperme rival (Waage, 1984 ; Siva-Jothy, 1988 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1994).

D'autres mécanismes de retraits de sperme ont par ailleurs été observés dans d'autres ordres d'insectes

(Ono *et al.*, 1989 ; Yokoi, 1990 ; De Villiers, Hanrahan, 1991 ; von Helversen, von Helversen, 1991 ; Gage, 1992). Par exemple, dans la première phase de l'accouplement, le mâle de *Metaplastes ornatus* (Orthoptera, Phanopteridae) place son pénis dans la chambre génitale de la femelle à la façon des ovules au moment de la fécondation. De ce fait, il induit un relarguage des spermatozoïdes rivaux qui se retrouvent sur son pénis et non pas sur les ovules. Lors de la seconde phase de l'accouplement, le mâle retire son pénis et la femelle ingère le sperme rival. Enfin, il transfère ses spermatozoïdes (von Helversen, von Helversen, 1991). Chez *Tenebrio molitor*, le retrait du sperme par le mâle n'aurait toutefois pas d'implication au point de vue de la compétition spermatique (Siva-Jothy *et al.*, 1996).

2.4.2. Déplacement du sperme rival. Certains mâles sont capables de déplacer, de chasser ou de "repositionner" le sperme de leurs rivaux (Lefevre, Jonsson, 1962 ; Parker, 1970a ; Ono *et al.*, 1989 ; Otronen, 1990 ; Scott, Richmond, 1990 ; Otronen, Siva-Jothy, 1991 ; Radwan, Witalinski, 1991 ; Scott, Williams, 1993 ; Gack, Peschke, 1994 ; Harshman, Prout, 1994 ; Eady, 1994b, 1995 ; Otronen, 1997). Les femelles de *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera, Drosophilidae) se réaccouplent plusieurs jours après un accouplement (Pyle, Gromko, 1978), lorsque leur réserve de sperme est épuisée. La prédominance du sperme du dernier mâle s'explique donc par l'épuisement du sperme stocké antérieurement (Lefevre, Jonsson, 1962 ; Gromko *et al.*, 1984). Cependant, Harshman et Prout (1994) ont observé qu'une importante proportion de femelles se réaccouplent quelques heures après l'accouplement alors que des spermatozoïdes sont toujours présents dans leur réceptacle séminal. La préséance du sperme du dernier mâle est alors due à un déplacement des spermatozoïdes du premier accouplement par le liquide séminal transféré par le second mâle avant de transférer ses propres spermatozoïdes. Le mâle de *Callosobruchus maculatus* transfère 85 % de spermatozoïdes en plus que ce que la femelle peut stocker (Eady, 1994b). Cet excès de spermatozoïdes lui sert à déplacer les spermatozoïdes rivaux, déjà stockés dans la spermathèque (Eady, 1994b, 1995). Chez *Aleochara curtula* (Goeze) (Coleoptera, Staphylinidae), le mâle s'accouple pendant 30 minutes à trois heures, et transfère son sperme *via* un spermatophore qui joue un rôle de barrière mécanique (bouchon copulatoire) pour les accouplements futurs. De plus, la croissance du spermatophore à l'intérieur du tractus génital de la femelle, pour atteindre la spermathèque, entraîne le déplacement du sperme rival précédemment stocké dans la spermathèque. Ce mécanisme donne dès lors la priorité au sperme nouvellement transféré (Gack,

Peschke, 1994). Après l'accouplement, le mâle de *Dryomyza anilis* Fallén (Diptera, Dryomyzidae) "tapote" l'abdomen de la femelle à l'aide de ses pinces copulatrices (Otronen, 1990). En effectuant ces tapotements, son avantage reproducteur passe de 18 % à 70 % de la progéniture de la femelle (Otronen, 1990 ; Otronen, Siva-Jothy, 1991). Avant de pondre, la femelle de cette espèce expulse une goutte de spermatozoïdes qui contient de 70 à 90 % du sperme du dernier mâle accouplé. Les tapotements exercés par le mâle entraînent la migration de ses spermatozoïdes depuis la bourse copulatrice vers la spermathèque (Otronen, 1997) et diminuent la proportion de ses spermatozoïdes contenus dans la goutte expulsée par la femelle (Otronen, Siva-Jothy, 1991). De plus, ses spermatozoïdes déplacent les spermatozoïdes déjà présents dans la spermathèque et ils se retrouvent avec les meilleures chances de participer à la fécondation (Otronen, 1997).

La position du pénis du mâle de *Truljalia hibinonis* Matsumura (Orthoptera, Gryllidae) dans l'organe génital de la femelle lui permet de chasser le sperme rival de la spermathèque. En effet, lors de l'éjaculation, le mâle remplit de sperme l'organe de stockage de la femelle, ce qui chasse le sperme rival vers l'arrière de son pénis. Le sperme déplacé est ingéré par le mâle une fois l'accouplement terminé (Ono *et al.*, 1989).

Avant l'insémination de leurs spermatozoïdes, certains mâles d'Odonates placent à l'aide de leur pénis le sperme des mâles rivaux dans une zone de la spermathèque défavorable pour la fécondation des ovules (Waage, 1984). Chez *Nanophya pygmaea* Rambur (Odonata, Libellulidae) (Siva-Jothy, Tsubaki, 1994) et *Crocothemis erythraea* (Brullé) (Odonata, Libellulidae) (Siva-Jothy, 1988), le mâle s'accouple très rapidement (quelques dizaines de secondes) alors que chez la plupart des autres Odonates, l'accouplement dure plusieurs minutes voire plusieurs heures. Durant un si bref moment, le mâle ne peut enlever le sperme rival, dès lors il le déplace puis insémine la femelle (Waage, 1984).

2.4.3. Dilution du sperme rival. En inséminant de grandes quantités de spermatozoïdes, certains mâles diluent le sperme des mâles précédents et augmentent leurs chances de fécondation (Simmons, 1987 ; Cordero *et al.*, 1995). Chez *Gryllus bimaculatus* De Geer (Orthoptera, Gryllidae), si un mâle s'accouple une seule fois après un mâle qui s'est accouplé deux fois, il ne gagnera aucun avantage reproducteur. Il doit en effet s'accoupler au moins trois fois avec la même partenaire pour supplanter le sperme du rival (Simmons, 1987). Un comportement similaire a été observé chez *Coenagrion scitulum* (Rambur) (Odonata, Coenagrionidae) chez qui le mâle s'accouple plusieurs

fois de suite avec la même femelle afin de transférer un maximum de spermatozoïdes et de diluer le sperme rival (Cordero *et al.*, 1995).

2.4.4. Induction de la perte des spermatozoïdes.

Chez *Aedes aegypti* Linné (Diptera, Culicidae), après un deuxième accouplement, la femelle perd les spermatozoïdes du dernier mâle. Cette élimination serait induite par une substance contenue dans le liquide séminal du premier mâle (Spielman *et al.*, 1966). Un effet semblable mais opposé (perte des spermatozoïdes du premier mâle) se rencontre chez certaines *Drosophila* spp. Meigen (Diptera, Drosophilidae) (Gromko *et al.*, 1984) ainsi que chez *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera, Noctuidae) (Etman, Hooper, 1979).

2.5. Femelles et compétition spermatique

Chez les insectes, le rôle de la femelle dans la compétition spermatique a longtemps été ignoré ; celle-ci était considérée comme un acteur passif de l'accouplement (Birkhead, Hunter, 1990). En effet, d'après Cox et LeBoeuf (1977), chez les arthropodes, les femelles exercent un faible contrôle sur le choix du mâle qui les insémine. Selon ces auteurs, il est prioritaire pour les femelles de s'accoupler rapidement plutôt que sélectivement. Cependant, puisqu'elles produisent des cellules reproductrices rares et précieuses, les ovules, elles doivent choisir soigneusement leurs partenaires afin de ne se livrer qu'à des accouplements efficaces (Gwynne, 1997). Parallèlement aux stratégies des mâles, des stratégies propres aux femelles ont dès lors co-évolué afin qu'elles maximisent, elles aussi, leur succès reproducteur (Thornill, 1979 ; Arnqvist, Rowe, 1995). En effet, les femelles réalisent des choix pré-copulatoires basés, par exemple, sur la taille du présent offert (Thornill, 1979) ou la taille du mâle (McLain, 1981) ; ainsi que des choix post-copulatoires entre les spermatozoïdes des différents mâles stockés dans leur spermathèque (Ward, 1993 ; Otronen, 1997). Les femelles influencent donc les chances de fécondation d'un mâle en choisissant tels spermatozoïdes plutôt que tels autres pour la fécondation de leurs ovules (Lloyd, 1979 ; Eberhard, 1996, 1998). De plus, par leur comportement polyandre, la diversité génétique des populations est également favorisée (Birkhead, Hunter, 1990 ; Zeh *et al.*, 1997). En outre, elles permettent à un (des) mâle(s) de propager prioritairement ses (leurs) gènes et elles perpétuent les gènes qui les ont poussés à faire ces choix (Gowati, 1994).

Chez *Gryllus bimaculatus*, les mâles diluent les spermatozoïdes de leurs rivaux. Les femelles, en s'accouplant plus avec certains mâles qu'avec d'autres, contrôlent le degré de compétition spermatique et dès lors la paternité de leur progéniture (Simmons, 1987).

Les muscles de la spermathèque d'*Anthonomus grandis* Boheman (Coleoptera, Curculionidae) participent au mouvement des spermatozoïdes. En effet, lorsqu'ils sont sectionnés, le succès reproducteur du second mâle passe de 66 à 22 % de la progéniture de la femelle (Villavaso, 1975). De plus, chez *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera, Tenebrionidae), Bloch Qazi *et al.* (1998) ont observé que les femelles anesthésiées ou mortes possèdent moins de spermatozoïdes dans leur spermathèque que les femelles actives. Cela suggère que les femelles de cette espèce jouent un rôle actif dans le mouvement des spermatozoïdes depuis la bourse copulatrice vers la spermathèque. Les femelles de *Dryomyza anilis*, en résistant aux tapotements réalisés par le mâle après l'accouplement, contrôlent le taux de fécondation du dernier du mâle (Otronen, 1997). Chez *Utetheisa ornatrix* Linné (Lepidoptera, Arctiidae), les femelles présentent les deux types de choix copulatoires : un choix pré-copulatoire qui est basé sur la quantité de phéromone émise par le mâle, et un choix post-copulatoire qui est quant à lui, fonction de la taille du spermatophore transféré à la femelle (LaMuyon, Eisner, 1993, 1994). Chez *Scatophaga stercoraria*, Ward (1993) a observé que les femelles trient les éjaculats des différents mâles au travers de leurs spermathèques (une simple et une double) et adaptent leur décision de stockage suivant les caractéristiques des mâles. En effet, lorsque le premier mâle est le plus volumineux, son sperme est stocké indifféremment dans les différentes spermathèques. Par contre, si le second mâle est plus volumineux que le premier, la femelle stocke le sperme de celui-ci majoritairement dans sa double spermathèque. De plus, la femelle exerce un contrôle en ouvrant ou en fermant sélectivement les canaux de ses spermathèques (Otronen *et al.*, 1997). Un comportement similaire a été observé chez *Dryomyza anilis* (Otronen, 1997). Cependant, d'après Simmons *et al.* (1996), les femelles de *Scatophaga stercoraria* n'exerceraient pas d'influence sur la paternité de leur progéniture.

2.6. Coûts des stratégies adaptatives des mâles

Si les stratégies d'assurance de la paternité augmentent le succès reproducteur des mâles, elles ne sont pas exemptes de certains coûts pour les individus. En plus des inconvénients énoncés lors de la présentation des différentes stratégies adaptatives, d'autres coûts encourus par les mâles et par les femelles résultent de ces stratégies.

Un mécanisme tel que les bouchons à sperme, par exemple, présente un désavantage pour la femelle, mais également pour le mâle. En effet, la femelle ne pourra être inséminée que par un seul mâle et aura dès lors une descendance monopaternelle (Parker, 1984) ;

à moins qu'un second accouplement n'ait lieu avant que le bouchon ne soit solidifié (Labine, 1964). Quant au mâle, il ne pourra plus s'accoupler avec cette femelle. Par contre, il le pourra avec d'autres femelles, à condition qu'elles soient vierges. Les conséquences de ce système ne sont donc pas identiquement partagées par les deux sexes. Un avantage que la femelle peut tirer d'un tel mécanisme est pour sa progéniture. En effet, les mâles issus de la progéniture posséderont cet avantage reproducteur (Parker, 1984). Notons par ailleurs que chez beaucoup d'espèces où le bouchon à sperme est utilisé comme mécanisme d'assurance de la paternité, les femelles rejettent le bouchon lors de la ponte (Cochran, 1979).

Chez certaines espèces, l'accouplement procure une source de nourriture à la femelle, *via* un présent, un excès de spermatozoïdes, le bouchon à sperme et/ou le spermatophore. Dès lors, les adaptations qui diminuent les chances d'une femelle de s'accoupler de nombreuses fois la pénalisent (Knowlton, Greenwell, 1984 ; Sivinski, 1984). Les stratégies qui préviennent les femelles contre un accouplement supplémentaire peuvent également entraîner une situation telle que la femelle ne possède pas suffisamment de spermatozoïdes pour féconder l'ensemble de ses ovules. De plus, la diversité génétique des spermatozoïdes stockés par la femelle est également réduite (Knowlton, Greenwell, 1984).

Les effets de stratégies telles que la prolongation de la copulation ou la garde passive ne sont pas non plus toujours positifs pour la femelle. Chez *Gerris regimis*, par exemple, les femelles gardées par les mâles ont, en cas de forte densité de mâles, une plus grande facilité pour rechercher de la nourriture. En effet, elles sont capables d'attraper 50 % de nourriture en plus lorsqu'elles sont montées par un mâle que lorsqu'elles sont isolées, sollicitées par les mâles. Par contre, si la densité de mâles est plus faible, la femelle n'a plus besoin d'être protégée. Le mâle entraîne alors une dépense inutile d'énergie pour la femelle et l'empêche de se rendre au site de ponte (Wilcox, 1984). La présence prolongée du mâle en contact avec la femelle augmente également le risque de prédation (Knowlton, Greenwell, 1984 ; Stockley, 1997), ce qui est désavantageux pour les deux individus. De plus, ce type de stratégie diminue les opportunités du mâle et de la femelle de rencontrer de nouveaux partenaires (Alcock, 1994).

D'une manière générale, les stratégies d'assurance de la paternité consistant à garder la femelle après l'accouplement exercent chez le mâle les effets négatifs suivants : perte de temps (réduction des opportunités de rencontrer de nouvelles partenaires) ; risque de blessures lors des combats pour éloigner les rivaux ; augmentation du risque de prédation en étant plus visible, moins attentif ou moins mobile. De plus, chez les espèces territoriales, les mâles doivent établir

un compromis entre la défense de leur territoire et la protection de leurs spermatozoïdes (Alcock, 1994).

Par ailleurs, une adaptation qui diminue la valeur adaptative des individus d'un des deux sexes amène la co-évolution d'une contre adaptation (Rice, 1996). Chez les femelles, la sélection sexuelle a entraîné l'évolution de stratégies pour pallier les effets négatifs des adaptations des mâles (résistance physique à l'accouplement, rejet du mâle, choix copulatoire, retrait du bouchon copulatoire, etc.) (Thornill, 1979 ; Arnqvist, Rowe, 1995 ; Stockley, 1997). À l'échelle d'une espèce, les stratégies observées consistent donc en un compromis entre les stratégies adaptatives des mâles et des femelles, qui ne maximise pas le succès reproducteur de chaque sexe mais qui optimise le succès reproducteur global de l'espèce. Le compromis adopté découle du rapport optimal entre les coûts et/ou les risques associés à ces stratégies encourus par les individus des deux sexes, et le (les) bénéfice(s) résultant(s) pour la valeur adaptative de l'espèce. Une stratégie persistera donc dans une population si le bénéfice qu'elle confère aux individus est, en moyenne, supérieur au bénéfice associé à d'autres stratégies alternatives (Alcock, 1994).

3. LA PRÉSÉANCE DU SPERME

La préséance (priorité) du sperme est définie comme l'utilisation non aléatoire du sperme d'un mâle lorsque les spermatozoïdes de deux ou de plusieurs mâles sont présents en même temps dans la spermathèque d'une femelle (Simmons, Siva-Jothy, 1998). L'étude de la préséance du sperme d'un mâle est indispensable dans la détermination du succès reproducteur des mâles d'une espèce ou d'un phénotype (ou génotype) de cette espèce lorsqu'ils sont en compétition avec d'autres mâles. Ce phénomène est généralement étudié en accouplant successivement deux mâles avec la même femelle. Le facteur étudié est la P2 : proportion d'individus de la descendance d'une femelle engendrée par le deuxième mâle accouplé (Boorman, Parker, 1976). Bien que chez les insectes, plus de 70 % des espèces étudiées jusqu'ici présentent un profil de préséance du sperme du dernier mâle accouplé ($P2 > 0,50$), moins de la moitié (45 %) des espèces étudiées présentent une P2 supérieure à 0,75 et seulement 17 % d'entre elles supérieure à 0,90 (Simmons, Siva-Jothy, 1998). Chez *Bactrocera cucurbitae* Coquillet (Diptera, Tephritidae), Yamagishi *et al.* (1992) ont observé une P2 de 0,50. Les mâles de cette espèce inséminent en effet les mêmes quantités de spermatozoïdes qui se mélangent complètement dans la spermathèque. Il serait intéressant d'étudier l'évolution de la préséance du sperme du dernier mâle lorsque plus de deux mâles s'accouplent avec une femelle de cette espèce. La spermathèque des femelles de *Pogonus rodolphi*

(Coleoptera, Carabidae) contient les spermatozoïdes de quatre à cinq mâles. Ceux-ci sont déchargés simultanément dans le vagin par le canal séminal. Il n'y a donc pas de spermatozoïdes qui soient utilisés prioritairement chez cette espèce (Kaufmann, 1993).

Les spermatozoïdes des différents mâles présents dans l'organe de stockage des femelles se mélangent après un certain temps. L'avantage reproducteur d'un mâle est alors fonction de la représentation numérique de ses spermatozoïdes dans la spermathèque par rapport à celle de ses rivaux. En tenant compte de la quantité relative de chaque type de spermatozoïdes, il est par ailleurs possible d'estimer le moment où il existe un mélange homogène des spermatozoïdes des différents mâles, la P2 "ajustée" vaut alors 0,50 (Siva-Jothy, Tsubaki, 1989, 1994).

3.1. Méthodes d'étude de la préséance du sperme

Différentes méthodes permettent d'étudier la préséance du sperme. Les deux méthodes les plus rencontrées sont celles faisant appel aux mâles stériles (Curtis, 1968 ; Retnakaran, 1971 ; Economopoulos *et al.*, 1976 ; Fincke, 1984 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1989) et celle utilisant un marqueur phénotypique (Schlager, 1960 ; Retnakaran, 1974 ; Boorman, Parker, 1976 ; Woodhead, 1985 ; El Agoze *et al.*, 1995 ; Eady, 1995). Ces méthodes permettent d'estimer la préséance du sperme d'un mâle pour la fécondation des ovules d'une femelle par rapport au sperme du (des) autre(s) mâle(s) accouplé(s) avec cette femelle. Les observations réalisées portent alors sur le nombre d'individus engendrés (d'œufs fécondés) par le mâle considéré dans la descendance (la ponte) de la femelle.

Trois techniques sont proposées afin d'obtenir des mâles stériles : stérilisation chimique (Ladd, 1966 ; Webb, Smith, 1968 ; Snow *et al.*, 1970 ; Klassen, Earle, 1970), stérilisation radioactive (Causse, 1970 ; Retnakaran, 1971 ; Riemann, Thorson, 1974 ; Yuval, Spielman, 1990 ; Carpenter, 1992 ; Siva-Jothy *et al.*, 1996) et stérilisation "hybride" (croisement d'espèces proches dont la F1 est stérile) (Bryan, 1968, 1972 ; Pair *et al.*, 1977). Concernant les marqueurs phénotypiques, ce sont les mutants de couleurs qui sont les plus employés (Schlager, 1960 ; Boorman, Parker, 1976 ; Woodhead, 1985 ; El Agoze *et al.*, 1995 ; Eady, 1995).

Une autre méthode d'étude de la préséance du sperme, couramment utilisée chez les Odonates, consiste à mesurer les quantités de spermatozoïdes présentes dans la spermathèque de femelles disséquées avant, pendant ou après un ou deux accouplements. La P2 est alors estimée à partir des quantités mesurées (Waage, 1979, 1986 ; Fincke, 1984 ; Siva-Jothy, 1987 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1994). Cette technique n'est toutefois pas toujours adéquate. En effet, chez *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata, Calopterygidae),

un retrait de seulement 10 à 15 % du sperme rival entraîne une P2 de 1,0 lors de la première ponte (Siva-Jothy, Tsubaki, 1989).

Des méthodes utilisant des marqueurs enzymatiques (Zouros, Krimbas, 1970 ; Bullini *et al.*, 1976 ; Huettel *et al.*, 1976 ; Allen *et al.*, 1994), des études de caryotypes (Hewitt *et al.*, 1989) ou faisant appel à la biologie moléculaire sont également utilisées pour étudier le succès reproducteur des mâles (Burke, 1989 ; Achmann *et al.*, 1992 ; Zeh, Zeh, 1994 ; Cooper *et al.*, 1996 ; Hooper, Siva-Jothy, 1996 ; Benken *et al.*, 1998). Les méthodes de la biologie moléculaire sont très intéressantes car elles permettent d'étudier la paternité dès le stade œuf. En effet, la justesse des résultats d'études de paternité réalisées sur les adultes est tributaire de la mortalité naturelle des individus au cours des différents stades de développement. Cependant, à part pour les études de variabilité génétique, les méthodes "classiques" sont adéquates pour mesurer la préséance du sperme (Gilchrist, Partridge, 1997). Par ailleurs, pour des études appliquées s'intéressant, par exemple, à la résistance aux insecticides, il est intéressant de connaître la paternité des individus aux divers stades de développement afin de connaître le taux de transfert des gènes de résistance. La fécondation des ovules n'implique, en effet, pas nécessairement le développement de la larve et de l'adulte.

3.2. Problèmes rencontrés lors des études de paternité

Un premier problème inhérent aux méthodes "classiques" (mâle stérile et marqueur phénotypique) est le biais résultant des différences de compétitivité entre les spermatozoïdes des mâles utilisés. En effet, le sperme de mâles stériles est moins compétitif que celui des mâles fertiles (capacité de pénétration moindre, durée de vie plus courte). Ce problème se rencontre également avec les marqueurs phénotypiques (différences de capacités reproductives entre les souches) (Gwynne, 1984 ; Eady, 1991). Chez *Callosobruchus maculatus*, les variations observées au sein d'une même souche résulteraient d'une incompatibilité génotypique entre certains mâles et certaines femelles (Wilson *et al.*, 1997). Un second problème rencontré avec les mâles stériles ("chimiques" et "radioactifs") est que d'une part, les spermatozoïdes de ces mâles ne sont pas stériles à 100 %, une proportion des ovules fécondés par ces spermatozoïdes va donc éclore. D'autre part, certains spermatozoïdes du mâle fertile sont stériles, des ovules fécondés par le mâle fertile seront donc non-viables. Pour pallier le premier problème, il convient de réaliser des croisements réciproques (mâle a puis mâle b et mâle b puis mâle a) ; la P2 est alors calculée en prenant la moyenne des P2 obtenues avec chaque croisement. Le second

problème peut être résolu en employant la méthode de Boorman et Parker (1976) qui tient compte du taux de fertilité de chaque type de mâle lorsqu'il est géniteur unique. Si ces facteurs de correction sont utilisés, la fiabilité des deux méthodes est identique (Eady, 1991).

Selon Michiels et Dhondt (1988), la méthode, utilisée chez les Odonates, basée sur la mesure de variations de volumes des spermatozoïdes présents dans la spermathèque, sous-estime le succès reproducteur du second mâle. Concernant les méthodes utilisant la biologie moléculaire ou les marqueurs enzymatiques, le nombre d'échantillons analysables peut être limité (coût élevé de la méthode, etc.). Des erreurs d'appréciation du succès reproducteur des mâles peuvent donc être induites lorsque l'ensemble de la progéniture ne peut être caractérisé au point de vue de sa paternité. De plus, lors d'études utilisant des marqueurs enzymatiques, des problèmes d'identification de la paternité des individus peuvent survenir. En effet, les caractéristiques enzymatiques des mâles utilisés peuvent se chevaucher (Foltz, Pashley, 1986). Afin de déterminer la paternité de la progéniture sans ambiguïté, une méthode statistique basée sur l'analyse du maximum de vraisemblance est proposée par Foltz et Pashley (1986).

Si l'ensemble des méthodes utilisées jusqu'ici apporte d'importantes informations qui nous aident à comprendre les mécanismes de compétition spermatique chez les insectes, peu d'indications sont disponibles sur le succès reproducteur des mâles en conditions naturelles. En effet, les femelles de la majorité des espèces d'insectes sont polyandres et s'accouplent même quand leur réserve de sperme n'est pas épuisée. Par ailleurs, peu d'études se sont intéressées à l'évolution de la préséance du sperme du dernier mâle lorsque plus de deux mâles s'accouplent avec la même femelle. Chez *Callosobruchus maculatus*, le dernier mâle accouplé conserve le même avantage reproducteur qu'il soit le deuxième ou le troisième à s'accoupler avec une femelle (Eady, Tubman, 1996). Cependant, chez le pseudoscorpion *Cordylochernes scorpioides* Beier (Pseudoscorpionide, Chernetidae), l'avantage reproducteur du dernier mâle s'estompe lorsque trois mâles s'accouplent avec la même femelle, et les trois mâles se partagent plus ou moins équitablement la progéniture de la femelle (Zeh, Zeh, 1994). Selon l'espèce considérée, le succès reproducteur du dernier mâle dépendra donc du passé sexuel de la femelle. Il convient dès lors de réaliser des études dans lesquelles plus de deux mâles s'accouplent avec la même femelle afin d'observer les variations de succès reproducteur des mâles suivant le nombre de partenaires des femelles. De plus, des études du polymorphisme de la descendance de femelles prélevées dans la nature seraient également intéressantes pour connaître le nombre de mâle participant à la fécondation d'une femelle en conditions naturelles.

3.3. Mécanismes de la préséance du sperme

Si le profil de préséance du sperme de nombreuses espèces d'insectes est connu ou supposé par comparaison avec des espèces proches ou par l'étude de la morphologie de la spermathèque, les mécanismes de compétition spermatique et/ou d'assurance de la paternité qui confèrent une P2 supérieure à 0,50 sont compris chez peu d'espèces d'insectes, à l'exception des Odonates. Des modèles mathématiques, basés sur la valeur de la P2 ainsi que sur les quantités de spermatozoïdes transférées par les deux mâles, sont proposés afin de comprendre les mécanismes de compétition spermatique. Selon ceux-ci, la spermathèque de la majorité des insectes est de nature chitineuse et de volume fixe, une unité de sperme entrant déplace donc une unité de sperme préalablement stockée. De plus, les spermatozoïdes des différents mâles se mélangent dans la spermathèque. Le mélange a lieu, soit simultanément avec le déplacement du sperme stocké précédemment (le dernier mâle déplace donc un mélange de spermatozoïdes constitué par les siens et par ceux des mâles précédents, la durée de l'accouplement influencera dès lors la proportion de spermatozoïdes du dernier mâle présente dans la spermathèque), soit après le transfert du sperme du dernier mâle (le dernier mâle ne déplace pas ses propres spermatozoïdes) (Parker *et al.*, 1990 ; Parker, Simmons, 1991).

En plus des stratégies d'assurance de la paternité, d'autres mécanismes qui confèrent un avantage reproducteur au dernier mâle se rencontrent :

– *L'effet de position* (stratification, dernier entré/premier utilisé) se retrouve chez les espèces dont les femelles ont une spermathèque tubulaire ou allongée. Le sperme du dernier mâle accouplé est placé en position idéale pour la fécondation des ovules. Les éjaculats étant placés les uns à la suite des autres dans l'appareil génital de la femelle, le dernier entré est donc utilisé en premier lieu pour la fécondation des ovules. La P2 diminue au cours du temps suite à l'épuisement des réserves du sperme du dernier mâle et à l'utilisation du sperme des mâles rivaux. Le mélange des spermatozoïdes participe également à la diminution de la P2 (Schlager, 1960 ; Walker, 1980 ; Ridley, 1989b ; Eady, 1994a).

Par ailleurs, un mécanisme inverse (dernier entré/dernier utilisé) est observé chez certaines espèces. En effet, chez *Eysarcoris lewisi* (Dystant) (Hemiptera, Pentatomidae), la P2 ne diminue pas mais augmente au cours des pontes successives. Il est probable que chez cette espèce, comme chez *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Hemiptera, Lygaeidae) (Bonhag, Wick, 1953), le pénis des mâles soit suffisamment grand pour déposer le sperme au fond de la spermathèque et non

pas en avant de celle-ci. Le sperme est donc utilisé plus tard, ce qui explique l'augmentation progressive de la P2 (Ueno, Ito, 1992).

– *La mort des spermatozoïdes* est également invoquée dans certains cas. Chez *Bactrocera cucurbitae*, Yamagishi *et al.*, (1992) ont observé que la préséance du sperme du dernier mâle résultait d'une mortalité des spermatozoïdes entre les différentes inséminations.

Bien que les études de P2 apportent des indications sur la manière dont sont utilisés les spermatozoïdes des mâles, l'analyse des variations de P2 observées au sein d'une espèce est indispensable afin de comprendre les mécanismes de compétition spermatique (Simmons, Siva-Jothy, 1998). Afin d'expliquer ces variations de P2, les recherches, tant théoriques qu'empiriques, se tournent de plus en plus vers l'étude des spermatozoïdes, et particulièrement de leur nombre ainsi que de leur taille (Parker, 1993 ; Gack, Peschke, 1994 ; Snook *et al.*, 1994 ; Otronen *et al.*, 1997). Chez *Scatophaga stercoraria*, Otronen *et al.* (1997) ont observé que la taille des spermatozoïdes est un des facteurs les plus influents sur l'accès à la spermathèque et le stockage des spermatozoïdes. Les spermatozoïdes les plus longs sont trouvés en plus grande quantité dans la spermathèque. Les études s'attachant à mettre en relation la taille des spermatozoïdes et/ou la morphologie des spermatophores et des génitalias avec la morphologie de la spermathèque (Gack, Peschke, 1994) apportent également de précieuses informations pour la compréhension des mécanismes de la compétition spermatique chez les insectes.

3.4. Facteurs de variation de la P2

En plus d'être influencée par le génotype du dernier mâle ou par le fait que celui-ci soit stérile ou non, la P2 est également fonction du délai entre les accouplements successifs (Retnakaran, 1974 ; Boorman, Parker, 1976 ; Ridley, 1989b ; Yamagishi *et al.*, 1992 ; Suzuki *et al.*, 1996), de la durée de contact entre les individus (Lissemore, 1997) ainsi que du délai écoulé entre le moment d'observation et le dernier accouplement (Schlager, 1960 ; Boorman, Parker, 1976 ; Simmons, 1987 ; Ridley, 1989a ; Yamagishi *et al.*, 1992). Ce dernier élément conditionne le nombre d'œufs pondus et donc la quantité de spermatozoïdes utilisée par la femelle. Toutefois, chez *Poecilimon veluchianus* Ramme (Orthoptera, Tettigoniidae), il n'existe pas de relation entre la P2 et le nombre de pontes effectuées après le deuxième accouplement (Achmann *et al.*, 1992). La morphologie de la spermathèque (Walker, 1980 ; Ward, 1993 ; Otronen, 1997) ainsi que la durée de l'accouplement qui conditionne, chez certaines espèces, la quantité de sperme transférée (Parker,

1970 ; Ridley, 1989b ; Seo *et al.*, 1990 ; Charnov, Parker, 1995), influencent également la P2. Chez certains Orthoptères et Mégaloptères, le mâle accroche son spermatophore aux organes génitaux de la femelle. La durée d'attachement du spermatophore, qui est sous le contrôle de la femelle, régule la quantité de sperme inséminée et influence la P2 (Sakaluk, 1986 ; Simmons, 1987 ; Hayashi, 1992, 1993). Des accouplements multiples permettent également aux mâles de certaines espèces d'augmenter les quantités de sperme transférées et de déplacer ou de diluer le sperme rival (Boiteau, 1988 ; Cordero *et al.*, 1995 ; Eady, 1995). De plus, les femelles, par les choix pré- et/ou post-copulatoires qu'elles peuvent exercer (Gwynne, 1981 ; Eberhard, 1996), entraînent également des variations de succès reproducteur des mâles.

De même, il convient de tenir compte de la variabilité intraspécifique de la P2. Les mâles et les femelles d'une même espèce n'ont pas tous les mêmes capacités reproductives (Lewis, Austad, 1990 ; Simmons, Parker, 1992 ; Eady, 1994a ; Radwan, 1996 ; Wilson *et al.*, 1997). De fortes variations de P2 sont dès lors observées au sein des espèces, soit entre des populations d'une même espèce, soit au sein d'une même population (Gromko *et al.*, 1984 ; Lewis, Austad, 1990 ; Cook *et al.*, 1997 ; Wilson *et al.*, 1997). En effet, la variance de la P2 intraspécifique est aussi élevée que la variance de la P2 interspécifique ; et la P2 et la variation de la P2 sont inversement proportionnelles (Simmons, Siva-Jothy, 1998).

Selon Ridley (1989b), la période au cours de laquelle il est nécessaire d'estimer la P2 correspond à la période durant laquelle la femelle ne se réaccouple pas en conditions naturelles. En général, la P2 est maximum juste après le dernier accouplement puis la P2 observée dans les pontes successives diminue quand le délai entre le dernier accouplement et le moment d'observation augmente (Schlager, 1960 ; McVey, Smittle, 1984 ; Siva-Jothy, Tsubaki, 1994 ; Haubruge *et al.*, 1997). Par ailleurs, chez *Orthetrum cancellatum* (Linné) (Odonata, Libellulidae) et *Mnais pruinosa pruinosa*, cette évolution est fonction de la durée du dernier accouplement. En effet, chez ces espèces, il existe une relation entre la durée du dernier accouplement et la quantité de sperme rival retiré : alors que les longs accouplements permettent un retrait de la quasi-totalité du sperme rival, des copulations plus courtes permettent le retrait d'une partie seulement (Siva-Jothy, Tsubaki, 1989).

4. CONCLUSIONS

Le succès reproducteur d'un mâle dépend du nombre d'ovules que ses spermatozoïdes vont féconder dans la descendance des femelles qu'il a inséminées. La

sélection sexuelle n'agit donc pas exclusivement au niveau de stratégies qui permettent aux mâles de s'accoupler avec de nombreuses femelles. La sélection sexuelle a en effet entraîné l'évolution et la sélection de stratégies qui, en minimisant la compétition spermatique, permettent aux mâles d'augmenter leur succès reproducteur, soit en supplantant les accouplements antérieurs, soit en retardant les accouplements futurs. Parallèlement aux stratégies des mâles, la sélection sexuelle a également conduit à l'évolution de stratégies qui, en favorisant la compétition spermatique, augmentent le succès reproducteur des femelles. En choisissant leurs partenaires pour s'accoupler et/ou en sélectionnant les spermatozoïdes de certains mâles pour la fécondation de leurs ovules, les femelles cherchent à augmenter leur succès reproducteur. Elles occupent donc une place clé dans la détermination du succès reproducteur des mâles. La dispersion des gènes des mâles ne se réalise pas au hasard et les chances de reproduction de l'ensemble des mâles d'une population ne sont pas identiques ; elles varient également, pour un même mâle, suivant la femelle avec laquelle il s'accouple.

Les stratégies développées par les mâles et par les femelles d'une même espèce sont donc le résultat de la co-évolution entre les stratégies des deux sexes. Les stratégies observées représentent le meilleur compromis entre les stratégies de chaque sexe qui ne maximise pas le succès reproducteur de chaque sexe, mais qui, en créant un équilibre entre les exigences, les contraintes et les intérêts, souvent divergents, des mâles et des femelles d'une même espèce, optimise le succès reproducteur de chaque sexe et donc la valeur adaptative de l'espèce.

Lors des études de paternité et de génétique des populations, il convient dès lors de tenir compte du rôle joué par les individus des deux sexes. De plus, si jusqu'ici ces études étaient limitées à certaines espèces du fait, par exemple, de l'absence de marqueurs (phénotypiques, enzymatiques, etc.) adéquats, la biologie moléculaire offre la possibilité d'étudier le succès reproducteur des individus de nombreuses espèces, depuis le stade œuf jusqu'au stade adulte. Des études de succès reproducteur des individus peuvent dès lors être développées dans le cadre de recherches sur l'éthologie des individus de telle ou telle espèce, mais également lors de recherches appliquées portant sur la gestion des ravageurs ou sur les problèmes de la résistance aux insecticides.

Remerciements

Je tiens à remercier Luc Bussière, Raymond Campan, Darryl Gwynne, Eric Haubruge, Jacques Mignon et Arnaud Queyrel pour les commentaires qu'ils ont apportés

sur le présent manuscrit ; ainsi que Christian Wonville et Jean-Claude Gilson pour leur aide dans la réalisation de ce manuscrit et Raymond Wahis pour la recherche de certains parrains. Ludovic Arnaud est boursier du F.R.I.A. (Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture).

Bibliographie

- Achmann R., Heller KG., Epplen JT. (1992). Last-male sperm precedence in the bushcricket *Poecilimon veluchianus* (Orthoptera, Tettigoniidae) demonstrated by DNA fingerprinting. *Mol. Ecol.* **1**, p. 47–54.
- Alcock J. (1994). Postinsemination association between male and female insects: the mate-guarding hypothesis. *Annu. Rev. Entomol.* **39**, p. 1–21.
- Allen GR., Kazmeri DJ., Luck RF. (1994). Post-copulatory male behavior, sperm precedence and multiple mating in a solitary parasitoid wasp. *Anim. Behav.* **48**, p. 635–644.
- Arnqvist G. (1988). Male guarding and sperm displacement in the water strider *Gerris lateralis* Schumm. (Heteroptera: Gerridae). *Freshwater Biol.* **19**, p. 269–274.
- Arnqvist G., Rowe L. (1995). Sexual conflict and arms race between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proc. R. Soc. London B* **261**, p. 123–127.
- Barrows EM., Gordh G. (1978). Sexual behavior in the Japanese beetle, *Popillia japonica*, and comparative notes on sexual behavior of other scarabs. *Behav. Biol.* **23**, p. 341–354.
- Barth RH., Lester LJ. (1973). Neuro-hormonal control of sexual behavior in insects. *Annu. Rev. Entomol.* **18**, p. 445–472.
- Baumann H. (1974). Biological effects of paragonial substances PS-1 and PS-2, in females of *Drosophila funebris*. *J. Insect Physiol.* **20**, p. 2347–2362.
- Benken T., Müller JK., Peschke K. (1998). Oligonucleotide DNA fingerprinting optimized to determine parentage in three beetle species. *Electrophoresis* **19**, p. 158–163.
- Birkhead TR., Hunter FM. (1990). Mechanisms of sperm competition. *Trends Ecol. Evol.* **5**, p. 48–52.
- Birkhead TR., Möller AP. (eds) (1998). *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press.
- Bloch Qazi MC., Aprille JR., Lewis SM. (1998). Female role in sperm storage in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Comp. Biochem. Physiol. A* **120**, p. 641–647.
- Boiteau G. (1988). Sperm utilization and post-copulatory female-guarding in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomol. Exp. Appl.* **47**, p. 183–187.
- Bonhag PF., Wick JR. (1953). The functional anatomy of the male and female reproductive system of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera : Lygaeidae). *J. Morphol.* **93**, p. 177–283.
- Boorman E., Parker GA. (1976). Sperm (ejaculate) competition in *Drosophila melanogaster*, and the reproductive value of females to males in relation to female age and mating status. *Ecol. Entomol.* **1**, p. 145–155.
- Bryan JH. (1968). Results of consecutive matings of female *Anopheles gambiae* species B with fertile and sterile males. *Nature* **218**, p. 489.
- Bryan JH. (1972). Further studies on consecutive matings in the *Anopheles gambiae* complex. *Nature* **239**, p. 519–520.
- Bullini L., Coluzzi M., Bullini PB. (1976). Biochemical variants in the study of multiple insemination in *Culex pipiens* L. (Diptera: Culicidae). *Bull. Ent. Res.* **65**, p. 683–685.
- Burke T. (1989). DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success. *Trends Ecol. Evol.* **5**, p. 139–144.
- Carpenter JE. (1992). Sperm precedence in *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae): response to a substerilizing dose of radiation. *J. Econ. Entomol.* **85**, p. 779–782.
- Causse R. (1970). Étude, au moyen d'insectes irradiés, des conséquences de deux accouplements successifs chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitits capitata* Wied. (Dipt., Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* **2**, p. 607–615.
- Charnov EL., Parker GA. (1995). Dimensionless invariants from foraging theory's marginal value theorem. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **92**, p. 1446–1450.
- Cochran DG. (1979). A genetic determination of insemination frequency and sperm precedence in the German cockroach. *Entomol. Exp. Appl.* **36**, p. 259–266.
- Cook PA., Harvey IF., Parker GA. (1997). Predicting variation in sperm precedence. *Phil. Trans. R. Soc. London B* **352**, p. 771–780.
- Cooper G., Miller PL., Holland P. (1996). Molecular genetic analysis of sperm competition in the damselfly *Ischnura elegans* (Vander Linden). *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, p. 1343–1349.
- Cordero C. (1995). Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits ? *J. Theor. Biol.* **174**, p. 453–461.
- Cordero A., Miller PL. (1992). Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **30**, p. 261–267.
- Cordero A., Santolamazza-Carbone S., Utzeri C. (1995). Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* **49**, p. 437–449.
- Cox CR., LeBoeuf BJ. (1977). Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *Am. Nat.* **111**, p. 317–335.
- Craig GB. (1967). Mosquitoes: female monogamy induced by male accessory gland substance. *Science* **156**, p. 1499–1501.

- Curtis CF. (1968). Radiation sterilization and the effect of multiple mating of female in *Glossina austeni*. *J. Insect Physiol.* **14**, p. 1365–1380.
- Deinert EI., Longino JT., Gilbert LE. (1994). Mate competition in butterflies. *Nature* **370**, p. 23–24.
- De Villiers PS., Hanrahan SA. (1991). Sperm competition in the Namib desert beetle, *Onymacris unguicularis*. *J. Insect Physiol.* **37**, p. 1–8.
- Dewsbury DA. (1982). Ejaculate cost and male choice. *Am. Nat.* **119**, p. 601–610.
- Dickinson JL., Rutowski RL. (1989). The function of the mating plug in the chalcidon checkerspot butterfly. *Anim. Behav.* **38**, p. 154–162.
- Downes JA. (1978). Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogonidae (Diptera). *Mem. Entomol. Soc. Canada* **104**, p. 1–62.
- Drummond BA. (1984). Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Smith, Academic Press, Tucson, Arizona, USA. p. 291–370.
- Eady PE. (1991). Sperm competition in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): a comparison of two methods used to estimate paternity. *Ecol. Entomol.* **16**, p. 45–53.
- Eady PE. (1994a). Intraspecific variation in sperm precedence in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecol. Entomol.* **19**, p. 11–16.
- Eady PE. (1994b). Sperm transfer and storage in relation to sperm competition in *Callosobruchus maculatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**, p. 123–129.
- Eady PE. (1995). Why do male *Callosobruchus maculatus* inseminate so many sperm? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **36**, p. 25–32.
- Eady PE., Tubman S. (1996). Last-male sperm precedence does not break down when females mate with three males. *Ecol. Entomol.* **21**, p. 303–304.
- Eberhard WG. (1991). Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biol. Rev.* **66**, p. 1–31.
- Eberhard WG. (1996). *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton, USA: Princeton University Press.
- Eberhard WG. (1998). Female roles in sperm competition. In Birkhead TR & AP Möller *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press, p. 91–116.
- Economopoulos AP., Giannakakis A., Voyadjolou AV. (1976). Reproductive behavior and physiology of *Dacus oleae*: egg hatch in females mated successively with normal and g-sterilized male. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **69**, p. 733–737.
- El Agoze M., Poirié M., Périquet G. (1995). Precedence of the first male sperm in successive matings in the Hymenoptera *Diadromus pulchellus*. *Entomol. Exp. Appl.* **75**, p. 251–255.
- Engelmann F. (1970). *The physiology of insect reproduction*. Oxford, UK: Pergamon Press.
- Etman AAM., Hooper GHS. (1979). Sperm precedence of the last mating in *Spodoptera litura*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **72**, p. 119–120.
- Field SA., Keller MA. (1993). Alternative mating tactics and female mimicry as post-copulatory mate-guarding behaviour in the parasitic wasp, *Cotesia rubecula*. *Anim. Behav.* **46**, p. 1183–1189.
- Fincke OM. (1984). Sperm competition in the damselfly *Enallagma hageni* Walsh (Odonata: Coenagrionidae): benefits of multiple mating to males and females. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **14**, p. 235–240.
- Foltz DW., Pashley DP. (1986). Estimating the degree of sperm precedence in laboratory mating experiments: a maximum likelihood method. *J. Heredity* **77**, p. 477–478.
- Gack C., Peschke K. (1994). Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* **114**, p. 227–237.
- Gage MJG. (1992). Removal of rival sperm during copulation in a beetle, *Tenebrio molitor*. *Anim. Behav.* **44**, p. 587–589.
- Gangrade GA. (1963). A contribution to the biology of *Necrosia sparaxes* Westwood (Phasmidae: Phasmida). *Entomologist*. **96**, p. 83–93.
- Gilbert LE. (1976). Postmating odor in *Heliconius butterflies*: a male-contributed antiaphrodisiac? *Science* **193**, p. 419–420.
- Gilchrist AS., Partridge L. (1997). Heritability of pre-adult viability differences can explain apparent heritability of sperm displacement ability in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. London B* **264**, p. 1271–1275.
- Gillies MT. (1956). A new character for the recognition of nulliparous *Anopheles gambiae*. *Bull. WHO Health Organ.* **15**, p. 451–459.
- Gowati PA. (1994). Architects of sperm competition. *Trends Ecol. Evol.* **9**, p. 160–162.
- Gromko MH., Gilbert DG., Richmond RC. (1984). Sperm transfer and use in the multiple mating system. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Smith, Academic Press, Tucson, Arizona, USA. p. 372–427.
- Gwynne DT. (1981). Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science* **213**, p. 779–780.
- Gwynne DT. (1984). Courtship feeding increase female reproductive success in bushcrickets. *Nature* **307**, p. 361–363.
- Gwynne DT. (1997). Les offrandes nuptiales des insectes. *Pour la Science* **240**, p. 90–95.
- Gwynne DT., Bowen BJ., Codd CG. (1984). The function of the katydid spermatophore and its role in fecundity and insemination (Orthoptera: Tettigoniidae). *Aust. J. Zool.* **32**, p. 15–22.
- Happ GM. (1969). Multiple sex pheromone of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. *Nature* **222**, p. 180–181.

- Harshman LG., Prout T. (1994). Sperm displacement without sperm transfer in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **48**, p. 758–766.
- Haubruege E., Arnaud L., Mignon J. (1997). The impact of sperm precedence in malathion resistance transmission in population of the red flour beetle *Tribolium castaneum* (Herbst.) (Col., Tenebrionidae). *J. Stored Prod. Res.* **33**, p. 143–146.
- Hayashi F. (1992). Male mating costs in two insect species (Protohermes, Megaloptera) that produce large spermatophore. *Anim. Behav.* **45**, p. 343–349.
- Hayashi F. (1993). Large spermatophore production and consumption in *Dobsonflies Prothotermes* (Megaloptera, Lorydalidae). *Jpn J. Entomol.* **6**, p. 59–66.
- Hewitt GM., Mason P., Nichols RA. (1989). Sperm precedence and homogamy across a hybrid zone in the alpine grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity* **62**, p. 343–353.
- Hölldobler B. (1976). The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: *Pogono-myrmex*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **1**, p. 405–423.
- Hooper RE., Siva-Jothy MT. (1996). Last male sperm precedence in a damselfly demonstrated by RAPD profiling. *Mol. Ecol.* **5**, p. 449–452.
- Huettel MD., Calkins CO., Hill AJ. (1976). Allozyme markers in the study of sperm precedence in the plum curculio, *Conotrachelus nenuphar*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **69**, p. 465–468.
- Hungerford HB. (1954). The genus *Rheumatobates Berroth* (Hemiptera-Gerridae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* **36**, p. 529–588.
- Johnson C. (1961). Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury) (Odonata : Agriidae). *Can. Entomol.* **43**, p. 260–266.
- Kaufmann T. (1993). Bionomics of *Pogonus rodolphi* Alluaud (Coleoptera: Carabidae) in Kenya, with special reference to its evolving mating system. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **86**, p. 60–67.
- Klassen W., Earle NW. (1970). Permanent sterility induced in boll weevils with bisulfan without reducing production of pheromone. *J. Econ. Entomol.* **63**, p. 1195–1198.
- Knowlton N., Greenwell SR. (1984). Male sperm competition avoidance mechanisms: the influence of female interests. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Tucson, Arizona, USA: Ed. Smith, Academic Press: p. 61–84.
- Labine PA. (1964). Population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. I. Barriers to multiple insemination. *Evolution* **18**, p. 335–336.
- Ladd TL. (1966). Egg viability and longevity of Japanese beetles treated with tepa, apholate, and metepa. *J. Econ. Entomol.* **59**, p. 422–425.
- LaMuyon CW., Eisner T. (1993). Postcopulatory sexual selection in an arctiid moth (*Utetheisa ornatix*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**, p. 4689–4692.
- LaMuyon CW., Eisner T. (1994). Spermatophore size as determinant of paternity in an arctiid moth (*Utetheisa ornatix*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**, p. 4689–4692.
- Lefevre G., Jonsson UB. (1962). Sperm transfer, storage, displacement and utilization in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **47**, p. 1719–1736.
- Lewis SM., Austad SN. (1990). Sources of intraspecific variation in sperm precedence in red flour beetles. *Am. Nat.* **135**, p. 351–359.
- Lewis SM., Iannini J. (1995). Fitness consequences of differences in male mating behaviour in relation to female reproductive status in flour beetles. *Anim. Behav.* **50**, p. 1157–1160.
- Lissemore FM. (1997). Frass clearing by male pine engraver beetles (*Ips pini*; Scolytidae): paternal care or paternity assurance ? *Behav. Ecol.* **8**, p. 318–325.
- Lloyd JE. (1979). Mating behavior and natural selection. *Fla Entomol.* **62**, p. 17–34.
- McLain DK. (1981). Interspecific interference competition and mate choice in the soldier beetle, *Chauliognathus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**, p. 65–66.
- McVey ME., Smittle BJ. (1984). Sperm precedence in the dragonfly *Erythemis simplicicollis*. *J. Insect Physiol.* **8**, p. 619–628.
- Michiels NK., Dhondt AA. (1988). Direct and indirect estimates of sperm precedence and displacement in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **23**, p. 257–263.
- Miller PL. (1990). Mechanisms of sperm removal and sperm transfer in *Orthetrum coenulescens* (Fabricius) (Odonata: Libellulidae). *Physiol. Entomol.* **15**, p. 199–209.
- Möller AP., Birkhead TR. (1989). Copulation behaviour in mammals: evidence that sperm competition is widespread. *Biol. J. Linn. Soc.* **38**, p. 119–131.
- Nakagawa S., Farias GJ., Suda D., Cunningham RT., Chambers DL. (1971). Reproduction of the mediterranean fruit fly: frequency of mating in the laboratory. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **64**, p. 949–952.
- Ono T., Siva-Jothy MT., Kato A. (1989). Removal and subsequent ingestion of rival's semen during copulation in a tree cricket. *Physiol. Entomol.* **14**, p. 195–202.
- Otronen M. (1990). Mating behavior and sperm competition in the fly, *Dryomyza anilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**, p. 349–356.
- Otronen M. (1997). Sperm numbers, their storage and usage in the fly *Dryomyza anilis*. *Proc. R. Soc. London B* **264**, p. 777–782.
- Otronen M., Siva-Jothy MT. (1991). The effect of postcopulatory male behaviour on ejaculate distribution within the female sperm storage organ of the fly, *Dryomyza anilis* (Diptera: Dryomyzidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**, p. 33–37.
- Otronen M., Reguera P., Ward PI. (1997). Sperm storage in the yellow dung fly *Scatophaga stercoraria*: identifying the sperm of competing males in separate female spermathecae. *Ethology* **103**, p. 844–854.

- Outram I. (1971) Aspects of mating in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Entomol.* **103**, p. 1121–1128.
- Pair SD., Laster ML., Martin DF. (1977). Hybrid sterility of the tobacco budworm: effects of alternate sterile and normal matings on fecundity and fertility. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **70**, p. 952–954.
- Parker GA. (1970a). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* **45**, p. 525–567.
- Parker GA. (1970b). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VII. The origin and the evolution of the passive phase. *Evolution* **24**, p. 774–788.
- Parker GA. (1970c). Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *J. Insect Physiol.* **16**, p. 1301–1328.
- Parker GA. (1984). Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Tucson, Arizona, USA: Ed. Smith, Academic Press. p. 2–60.
- Parker GA. (1993). Sperm competition games: sperm size and sperm number under adult control. *Proc. R. Soc. London B* **253**, p. 245–254.
- Parker GA., Simmons LW. (1991). A model of constant random sperm displacement during mating: evidence from *Scatophaga*. *Proc. R. Soc. London B* **246**, p. 107–115.
- Parker GA., Smith JL. (1975). Sperm competition and the evolution of the precopulatory passive phase behaviour in *Locusta migratoria migratorioides*. *J. Entomol. (A)* **49**, p. 155–171.
- Parker GA., Simmons LW., Kirk H. (1990). Analysing sperm competition data: simple models for predicting mechanisms. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**, p. 55–65.
- Proshold FI. (1995). Remating by gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae) mated with F1-sterile males as a function of sperm within the spermatheca. *J. Econ. Entomol.* **88**, p. 644–648.
- Pyle DW., Gromko MH. (1978). Repeated mating by female *Drosophila melanogaster*: the adaptative importance. *Experientia* **34**, p. 449–450.
- Radwan J. (1996). Intraspecific variation in sperm competition success in the bulb mite: a role for sperm sizes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, p. 855–859.
- Radwan J., Witalinski W. (1991). Sperm competition. *Nature* **352**, p. 671–672.
- Raina AK., Kingan TG., Giebultowicz JM. (1994). Mating-induced loss of sex pheromone and sexual receptivity in insects with emphasis on *Helicoverpa zea* and *Lymantria dispar*. *Arch. Ins. Biochem. Physiol.* **25**, p. 317–327.
- Retnakaran A. (1971). A method for determining sperm precedence in insects. *J. Econ. Entomol.* **64**, p. 578–580.
- Retnakaran A. (1974). The mechanism of sperm precedence in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Entomol.* **106**, p. 1189–1194.
- Rice WR. (1996). Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* **381**, p. 232–234.
- Ridley M. (1988). Mating frequency and fecundity in insects. *Biol. Rev. Cambridge Soc.* **3**, p. 510–547.
- Ridley M. (1989a). The timing and frequency of mating in insects. *Anim. Behav.* **37**, p. 535–545.
- Ridley M. (1989b). The incidence of sperm displacement in insects: four conjectures, one corroboration. *Biol. Rev. Linn. Soc.* **38**, p. 349–367.
- Riemann JG., Moen DJ., Thorson BJ. (1967). Female monogamy and its control in the house fly, *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.* **13**, p. 407–418.
- Riemann JG., Thorson BJ. (1974). Viability and use of sperm after irradiation of the large milkweed bug. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **67**, p. 871–876.
- Roth LM. (1962). Hypersexual activity induced in females of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Science* **138**, p. 1267–1269.
- Sakaluk SK. (1984). Male crickets feed females to ensure complete sperm transfer. *Science* **223**, p. 609–610.
- Sakaluk SK. (1986). Sperm competition and the evolution of nuptial feeding behavior in the cricket, *Gryllobates supplicans* (Walker). *Evolution* **40**, p. 584–593.
- Sakaluk SK., Bangert PJ., Eggert AK., Gack C., Swanson LV. (1995). The gin trap as a device facilitating coercive mating in a sagebrush crickets. *Proc. R. Soc. London B* **261**, p. 67–71.
- Schlager G. (1960). Sperm precedence in the fertilization of eggs in *Tribolium castaneum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **53**, p. 557–560.
- Scott D., Richmond RC. (1990). Sperm loss by remating *Drosophila melanogaster* females. *J. Insect Physiol.* **36**, p. 451–456.
- Scott D., Williams E. (1993). Sperm displacement after remating in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* **3**, p. 201–206.
- Seo ST., Vargas RI., Gilmore JE., Kurashima RS., Fujimoto MS (1990). Sperm transfer in normal and gamma-irradiated, laboratory-reared mediterranean fruit flies (Diptera: Tephretidae). *J. Econ. Entomol.* **83**, p. 1949–1953.
- Sillén-Tullberg B. (1981). Prolonged copulation: a male postcopulatory strategy in a promiscuous species, *Lygaeus equestris* (Heteroptera: Lygaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**, p. 283–259.
- Simmons LW. (1987). Sperm competition as a mechanism of female choice in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **21**, p. 197–202.
- Simmons LW., Parker GA. (1992). Individual variation in sperm competition success of yellow dungflies, *Scatophaga stercoraria*. *Evolution* **46**, p. 366–375.
- Simmons LW., Siva-Jothy MT. (1998). Sperm Competition in insects: mechanisms and the potential for selection. In Birkhead TR., Möller AP. *Sperm competition and*

- sexual selection*. Academic Press, London: p. 341–434.
- Simmons LW., Llorens T., Schinzig M., Hosken D., Craig M. (1994). Sperm competition selects for male mate choice and protandry in the bushcricket, *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Anim. Behav.* **47**, p. 117–122.
- Simmons LW., Stockley P., Jackson RL., Parker GA. (1996). Sperm competition or sperm selection: no evidence for female influence over paternity in yellow dung flies *Scatophaga stercoraria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**, p. 199–206.
- Siva-Jothy MT. (1987). Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthetrum cancellatum* (L.) (Libellulidae: Odonata). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**, p. 147–151.
- Siva-Jothy MT. (1988). Sperm “repositioning” in *Crocothemis eruthraea*, a libellulid dragonfly with brief copulation. *J. Insect Behav.* **1**, p. 235–245.
- Siva-Jothy MT., Tsubaki Y. (1989). Variation in copula duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **24**, p. 39–45.
- Siva-Jothy MT., Tsubaki Y. (1994). Sperm competition and sperm precedence in the dragon fly *Nanophya pygmaea*. *Physiol. Entomol.* **19**, p. 363–366.
- Siva-Jothy MT., Blake DE., Thompson J., Ryder JJ. (1996). Short- and long-term sperm precedence in the beetle *Tenebrio molitor*: a test of the adaptative “sperm removal” hypothesis. *Physiol. Entomol.* **21**, p. 313–316.
- Sivinski J. (1984). Sperm in competition. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Tucson, Arizona, USA: Ed. Smith Academic Press. p. 85–115.
- Smith RL. (1979a). Paternity assurance and altered roles in the mating behaviour of giant waterbug, *Abedus herberti* (Heteroptera: Belostomatidae). *Anim. Behav.* **27**, p. 716–725.
- Smith RL. (1979b). Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding system. *Science* **205**, p. 1029–1031.
- Smith RL. (Ed.) (1984). *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Orlando, USA: Academic Press.
- Snook RR., Markow TA., Karr TL. (1994). Functional nonequivalence of sperm in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**, p. 11222–11226.
- Snow JW., Young JR., Jones RL. (1970). Competitiveness of sperm in female fall armyworms mating with normal and chemosterilized males. *J. Econ. Entomol.* **63**, p. 1799–1802.
- Spielman A, Sr. Leahy MG., Skaff V. (1966). Seminal loss in repeatedly mated female *Aedes Aegypti*. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **12**, p. 404–412.
- Stockley P. (1997). Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends Ecol. Evol.* **12**, p. 154–159.
- Suzuki N., Okuda T., Shinbo H. (1996). Sperm precedence and sperm movement under different copulation intervals in the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect Physiol.* **42**, p. 199–204.
- Thibout E. (1975). Analyse des causes de l’inhibition de la réceptivité sexuelle et de l’influence d’une éventuelle seconde copulation sur la reproduction chez la teigne du poireau, *Acrolepia assectella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Entomol. Exp. Appl.* **18**, p. 105–116.
- Thornill R. (1979). Male and female sexual selection and the evolution of mating strategies in insects. In *Sexual selection and reproductive competition in insects*. New York, USA: Ed. Blum and Blum, Academic Press. p. 81–121.
- Tsukamoto L., Kuki K., Tojo S. (1994). Mating tactics and constraints in the gregarious insect *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **87**, p. 962–971.
- Ueno H., Ito Y. (1992). Sperm precedence in *Eysacoris lewisi* (Distant) (Heteroptera: Pentatomidae) in relation to duration between oviposition and the last copulation. *Appl. Entomol. Zool.* **27**, p. 421–426.
- Vahed K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biol. Rev.* **73**, p. 43–78.
- Vahed K., Gilbert FS. (1996). Differences across taxa in nuptial gift size correlate with differences in sperm numbers and ejaculate volume in bushcrickets (Orthoptera: Tettigoniidae). *Proc. R. Soc. London B* **263**, p. 1257–1265.
- Venard R., Jallon JM. (1980). Evidence for an aphrodisiac pheromone of female *Drosophila*. *Experientia* **36**, p. 211–213.
- Villavaso JE. (1975). Functions of the spermathecal muscle of the boll weevil, *Anthonomus grandis*. *J. Insect Physiol.* **21**, p. 1275–1278.
- Von Helversen D., Von Helversen O. (1991). Pre-mating sperm removal in the bushcricket *Metaplastes ornatus* Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigonoidea, Phaneropteridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**, p. 391–396.
- Waage JK. (1979). Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* **203**, p. 916–918.
- Waage JK. (1984). Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Tucson, Arizona, USA: Ed. Smith Academic Press. p. 251–290.
- Waage JK. (1986). Evidence for widespread sperm displacement ability among *Zygoptera* (Odonata) and the means for predicting its presence. *Biol. J. Linn. Soc.* **28**, p. 285–300.
- Walker WF. (1980). Sperm utilization strategies in insects. *Am. Nat.* **115**, p. 780–799.
- Ward PI. (1993). Females influence sperm storage and use in the yellow dung fly *Scatophaga stercoraria* (L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **32**, p. 313–319.
- Webb RE., Smith FF. (1968). Fertility of eggs of Mexican bean beetles from females mated alternately with normal

- and apholate-treated males. *J. Econ. Entomol.* **61**, p. 521–523.
- Wedell N. (1994). Dual function of the bushcricket spermatophore. *Proc. R. Soc. Lond. B* **258**, p. 181–185.
- Wilcox RS. (1984). Male copulatory guarding enhances female foraging in a water strider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **15**, p. 171–174.
- Wilkes A. (1966). Sperm utilization following multiple insemination in the wasp *Dahlbominus fuscipennis*. *Can. J. Genet. Cytol.* **8**, p. 451–461.
- Wilson N., Tubman SC., Eady PE., Robertson GW. (1997). Female genotype affects male success in sperm competition. *Proc. R. Soc. London B* **264**, p. 1491–1495.
- Woodhead AP. (1985). Sperm mixing in the cockroach *Diploptera punctata*. *Evolution* **39**, p. 159–164.
- Yamagishi M., Itô Y., Tsubaki Y. (1992). Sperm competition in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae): effects of sperm longevity on sperm precedence. *J. Insect Behav.* **5**, p. 599–608.
- Yokoi N. (1990). The sperm removal behavior of the yellow spotted longicorn beetle *Psacotheta hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* **25**, p. 383–388.
- Yuval B., Spielman A. (1990). Sperm precedence in the deer tick *Ixodes dammini*. *Physiol. Entomol.* **15**, p. 123–128.
- Zeh DW., Zeh JA., Bermingham E. (1997). Polyandrous, sperm storing female: carriers of male genotype through episodes of adverse selection. *Proc. R. Soc. London B* **264**, p. 119–125.
- Zeh JA., Zeh DW. (1994). Last-male sperm precedence breaks down when females mate with three males. *Proc. R. Soc. London B* **257**, p. 287–292.
- Zouros E., Krimbas CB. (1970). Frequency of female digamy in a natural population of the olive fruit fly *Dacus oleae* found by using enzyme polymorphism. *Entomol. Exp. Appl.* **13**, p. 1–9.

(175 réf.)