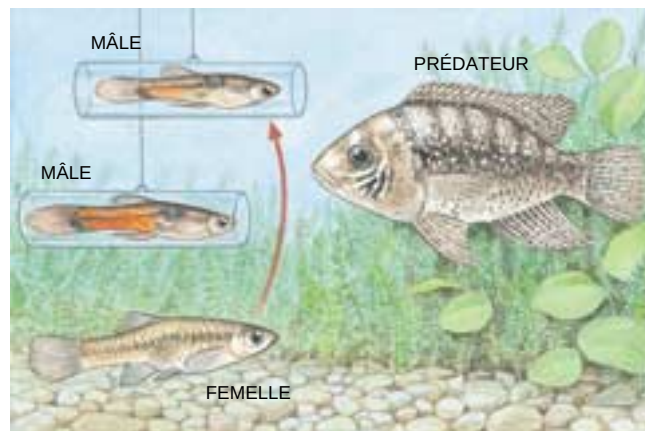
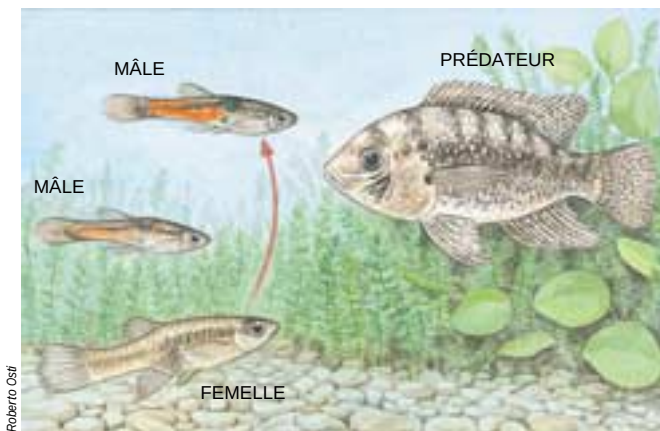




2. LES MÂLES GUPPYS inspectent les prédateurs, et les femelles guppys examinent les mâles. Lorsqu'un prédateur – tel le cichlide illustré ici – approche d'un banc de guppys, une paire de mâles nage souvent vers lui pour évaluer le danger. Ce comportement courageux semble attirer les femelles : elles choisissent comme part-

naire le mâle qui s'approche le plus du prédateur (à gauche). Bien que les mâles les plus courageux soient souvent les plus colorés, les femelles choisissent des mâles moins voyants quand ils sont plus courageux (à droite). Au laboratoire, des conteneurs spéciaux permettent la mesure de cet effet de sélection sexuelle.

Dans le cas des grouses comme dans celui des épinoches, les femelles sélectionnent généralement le mâle le plus voyant. Plus exactement, les femelles préfèrent les mâles dont les caractères stimulent le plus fortement leurs sens. Par exemple, lorsqu'elles ont le choix, les femelles de l'espèce de rainettes *Hyla cinerea* sont préférentiellement attirées par les mâles qui appellent le plus fort et le plus fréquemment ; les femelles de l'espèce de poisson *Poecilia reticulata* par les mâles les plus colorés ; et les femelles du canard colvert *Anas platyrhynchos* par les mâles qui leur font la cour le plus ardemment. En raison de cette sélection sexuelle, les caractères sexuels secondaires des mâles s'accroissent progressivement.

Pourquoi la sélection ?

Pourquoi les femelles de certaines espèces choisissent-elles activement leurs partenaires ? Quand le choix des femelles est-il apparu ? Comment a-t-il évolué ? Quels en sont les avantages et les coûts pour les femelles ?

Dans certains cas, les femelles s'accouplent plutôt avec les mâles bruyants ou vivement colorés, parce qu'ils sont faciles à localiser : la diminution du temps nécessaire à la localisation d'un mâle diminue la probabilité que la femelle soit tuée par un prédateur. Toutefois, pour nombre d'espèces, le choix du partenaire est probablement plus complexe. Pour de nombreux oiseaux et mammifères, la sélection naturelle semble favoriser le choix de mâles qui apportent aux femelles un bénéfice direct en aug-

mentant leur fécondité ou la survie de leurs jeunes. Ces bénéfices peuvent être la nourriture, un nid protégé ou, même, la perspective d'un moins grand nombre de parasites.

Au terme d'une longue étude, Anders Møller, de l'Université Paris VI, a observé que les femelles de l'hirondelle *Hirundo rustica* s'accouplent plutôt avec des mâles dont les plumes de la queue sont allongées. Or les mâles à longue queue ont moins de poux que les mâles à queue courte. Comme les poux sautent d'un oiseau à l'autre, les femelles qui s'accouplent avec des mâles à longue queue évitent les infections transmises par ces parasites et engendrent des jeunes en meilleure santé que les femelles qui s'accouplent avec les mâles à queue courte ; comme les mâles à longue queue ont en outre une résistance génétique aux parasites, les jeunes qui en descendent ont également les gènes de résistance. Ce type d'avantages a été peu étudié.

Lorsque les mâles ne confèrent aucun avantage direct, telles la nourriture ou la protection, les femelles devraient s'accoupler avec les mâles qui ont les meilleurs gènes. Comment les reconnaissent-elles ? Et pourquoi les mâles ne trichent-ils pas en arborant des caractères associés à de tels gènes sans posséder ces gènes favorables ? En 1975, Amotz Zahavi, de l'Université de Tel Aviv, a proposé que les femelles n'évaluent que les caractères qui sont des indicateurs fiables de la valeur sélective du mâle ; les indicateurs fiables, qui sont « coûteux » à produire et à maintenir, devraient être associés aux mâles les plus aptes.

En étudiant les comportements d'évitement des prédateurs chez des poissons (les guppys de la Trinité), nous avons récemment obtenu des résultats qui semblent confirmer cette idée. Lorsqu'un prédateur est à proximité d'un banc de guppys, les mâles s'approchent prudemment, souvent par deux, de la menace potentielle pour l'« inspecter ». Des comportements risqués de ce type ont été observés chez de nombreuses espèces : les éthologues ont supposé que les mâles courageux approchent les prédateurs pour signaler leur vigueur aux femelles, parce que, lorsqu'aucune femelle n'est présente, aucun mâle ne joue les héros.

Nous avons supposé que le courage démontré lors de l'inspection du prédateur attire les femelles parce que c'est un indicateur fiable de l'adaptation des mâles. Des poissons trop faibles, qui s'aventureraient près du prédateur, risqueraient trop d'être mangés. À l'aide de petits récipients, qui permettaient de placer des mâles à différentes distances d'un prédateur, nous avons découvert que les femelles préfèrent effectivement les mâles les plus intrépides. Ce courage semble corrélé à la couleur : les mâles qui nagent le plus près des prédateurs sont généralement les plus colorés. Dans la nature, les femelles ont progressivement acquis une préférence pour les mâles les plus tape-à-l'œil, parce que la couleur est un bon indicateur de la vigueur.

Une fois que les femelles ont exprimé une préférence pour un caractère, un processus d'escalade de la sélection peut se produire : en 1958, l'éthologue Ronald Fisher a proposé qu'un caractère mâle et la préférence

femelle pour ce trait coévoluent. Par exemple, les femelles qui préfèrent s'accoupler avec des mâles de grande taille produiraient plutôt des descendants également plus grands, qui s'accoupleraient ; ainsi des caractères mâles s'exacerbent-ils, tandis que la préférence des femelles pour les mâles portant ces caractères se renforcerait.

Nombre d'éthologistes ont étudié l'escalade de la coévolution de la couleur orange des guppys mâles et de la préférence des femelles pour ce caractère particulier des mâles. Récemment Gerald Wilkinson et Paul Reillo, de l'Université du Maryland, ont encore mieux mis en évidence ce phénomène chez la mouche aux yeux pédonculés *Cyrtodiopsis dalmanni*. Dans cette espèce, les femelles s'accouplent plutôt avec des mâles dont les yeux sont à l'extrémité de longs pédoncules. En élevant sélectivement les mouches pendant 13 générations, G. Wilkinson et P. Reillo ont produit une lignée de mouches dont les mâles ont de longs pédoncules et une autre lignée dont les mâles ont de courts pédoncules. Les femelles de chaque lignée préféraient le caractère mâle sélectionné dans leur lignée spécifique : les femelles de la lignée à longs pédoncules préféraient les mâles à longs pédoncules, et les femelles de la lignée à pédoncules courts préféraient les mâles ayant de courts pédoncules. Autrement dit, la préférence des femelles coévoluait avec le caractère sélectionné chez les mâles.

Comment apparaissent les préférences relatives au choix des partenaires ? Dans certains cas, un biais sensoriel pour un caractère pourrait préexister chez les femelles, non pas parce qu'il révèle un avantage particulier des mâles, mais parce qu'il attire l'attention des femelles. Par exemple, les femelles de l'espèce de poissons *Xiphophorus helleri* préfèrent les mâles dont les nageoires caudales portent de longues «épées». Bien que les mâles de l'espèce apparentée *Xiphophorus maculatus* ne possèdent aucune épée, Alexandra Basolo, de l'Université du Nebraska, a montré que, lorsqu'elle fixait des épées en plastique sur les nageoires des mâles, les femelles montraient un intérêt immédiat, fort et systématique pour les mâles porteurs de fausses épées : les femelles *Xiphophorus maculatus* avaient ainsi un goût inné pour les longues épées, bien que ces dernières ne révèlent rien

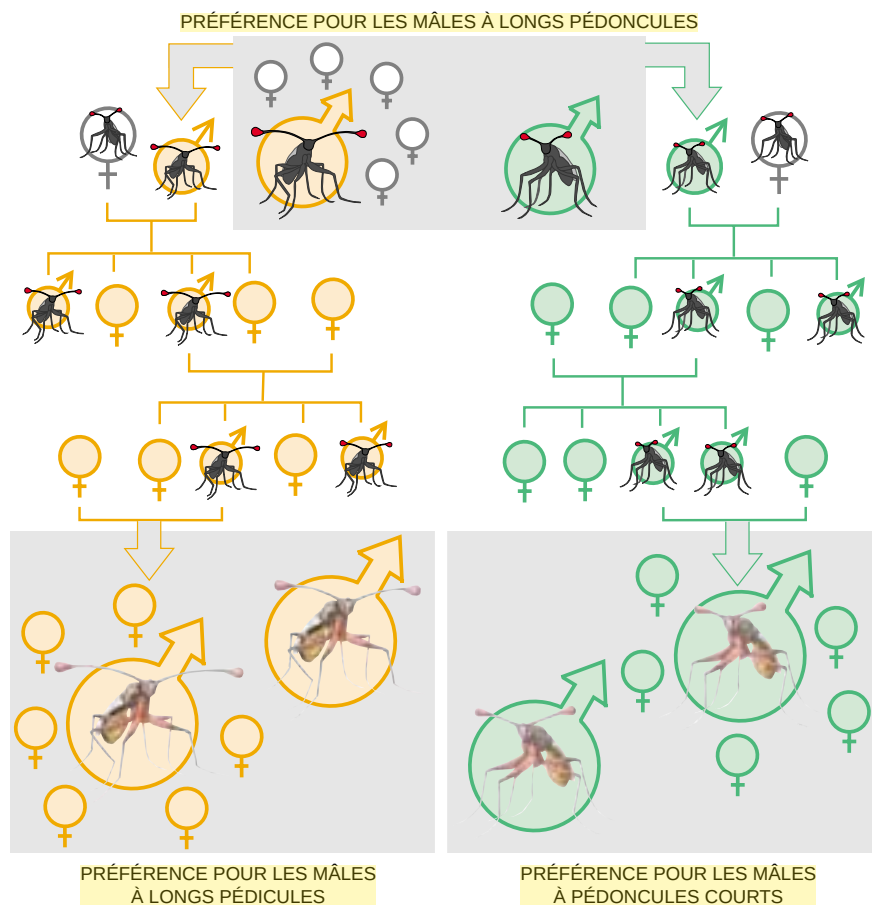
sur la constitution des mâles de leur espèce.

Ces formes d'évolution pourraient agir séparément ou en conjonction ; il est difficile de les dissocier expérimentalement. Les femelles guppys, par exemple, pourraient avoir un penchant pour les mâles orange, parce qu'une coloration vive est un indice de vigueur ou de bonne santé (les mâles dont les pigments sont le plus lumineux sont probablement bien alimentés).

Toutefois la préférence pourrait être apparue, parce que les femelles perçoivent mieux les couleurs d'une certaine longueur d'onde, puis s'être renforcée par un mécanisme d'escalade de l'évolution. Tous ces modèles supposent que la préférence des femelles est déterminée génétiquement. Des travaux récents indiquent cependant que des facteurs sociaux, comme l'imitation, déterminent également le choix des partenaires sexuels.

Les oiseaux et les poissons copieurs

Certains mâles ont toutes les femelles. Dans un lek de grouses, par exemple, le mâle principal capte jusqu'à 80 pour cent des possibilités d'accouplement. Est-il simplement irrésistible ? Ou les femelles tiennent-elles compte du choix des autres femelles lorsqu'elles sélectionnent leur partenaire ? Au début des années 1990, Jacob Höglund, Arne Lundberg, Rauno Alatalo et leurs collègues des universités d'Uppsala et de Jyväskylä ont commencé une étude détaillée de l'imitation dans le choix des partenaires chez la grouse noire *Tetrao tetrix*. À l'aide de leurres en peluche avec lesquels ils représentaient les femelles intéressées, les éthologistes ont montré que les femelles s'accouplaient préférentiellement avec les mâles qui avaient la préférence des autres femelles du même territoire.



3. UNE ESCALADE de sélection semble orienter les préférences sexuelles des mouches aux yeux pédonculés. Les femelles de cette espèce s'accouplent plutôt aux mâles qui présentent les plus longs pédoncules (*en haut, à gauche*). Cependant, lorsque les biologistes ont sélectionné deux lignées de mouches où les mâles ont des pédoncules respectivement longs (*à gauche*) et courts (*à droite*), ils ont observé que les préférences des femelles évoluaient avec la longueur des pédoncules des mâles. Les femelles de la lignée à longs pédoncules avaient une préférence pour les mâles dont les pédoncules étaient les plus longs (*en bas, à gauche*), tandis que les femelles de la lignée à pédoncules courts préféraient les mâles aux pédoncules les plus courts (*en bas, à droite*).

Dessins : Roberto Osti. Diagramme : Jennifer C. Christiansen

Pourquoi cette imitation? Apprend-elle aux femelles ce qu'il faut rechercher chez les mâles? Par une longue série d'expériences sur l'imitation dans le choix du partenaire chez les guppys, nous avons démontré que les jeunes

femelles copient plus souvent le choix de femelles plus âgées et plus expérimentées que les femelles âgées ne copient les jeunes. L'imitation semble avantageuse parce qu'elle fait gagner du temps : une femelle qui s'en remet

au jugement des autres choisit plus rapidement, de sorte qu'elle a plus de temps pour rechercher de la nourriture ou se cacher des prédateurs.

Pour les espèces dont les femelles s'imitent, dans quelle proportion le



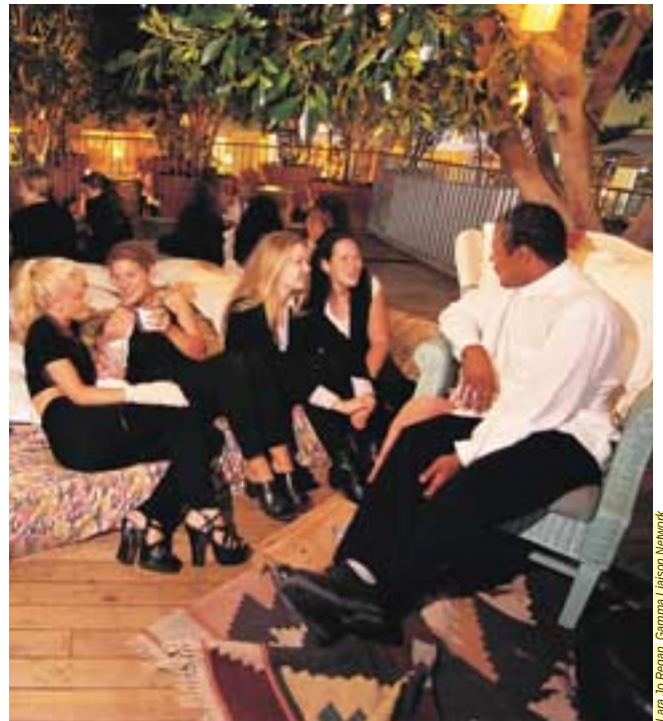
Erwin et Peggy Bauer, Bruce Coleman, Inc.



David C. Fritts, Animals Animals



M. Austerman, Animals Animals



Lara Jo Regan, Gamma Liaison Network

4. LA SÉLECTION SEXUELLE résulte de comportements variés. Pendant la saison des amours, les cerfs se disputent les femelles, de même que les mâles kangourous. Cependant, dans les espèces où le choix revient aux femelles, les mâles ont des caractères des-

tinés à attirer l'attention des femelles. Le paon se fait valoir par des couleurs spectaculaires et par un soin méticuleux. L'espèce humaine se distingue par sa culture, mais quelle est la part d'animalité en nous?

choix du partenaire repose-t-il sur l'instinct et dans quelle proportion repose-t-il sur l'imitation? Pour déterminer la contribution relative des facteurs génétiques et des facteurs sociaux qui interviennent dans le choix du partenaire chez les guppys de la Trinité, l'un d'entre nous (L. Dugatkin) a réalisé une expérience de «dosage» comportemental : une femelle guppy pouvait choisir entre deux mâles qui différaient par la quantité d'orange couvrant leur corps ; comme prévu, les femelles choisissaient essentiellement toujours le plus orange de chaque paire de mâles. Ensuite, nous avons organisé des possibilités de copies, au cours desquelles une femelle pouvait observer une autre femelle qui semblait choisir le moins orange des mâles proposés. Quel mâle choisirait-elle alors pour elle-même?

Quand la prédisposition génétique tend à faire choisir le plus orange des mâles, mais que les indices sociaux et la possibilité de copier poussent vers le mâle le plus terne, le choix dépend de l'amplitude de la différence de couleur entre les deux mâles : lorsque les deux mâles présentés différaient peu (12 pour cent) ou modérément (25 pour cent), la femelle choisissait finalement le moins orange. Dans ce cas, la femelle succombait à la pression sociale, sa tendance à copier prenant le pas sur sa préférence génétique pour les mâles orange. En revanche, quand la différence entre les mâles était importante (40 pour cent), la femelle ignorait le choix, apparemment mauvais, des autres femelles, et elle choisissait le mâle le plus orange, ses prédispositions génétiques masquant tout effet d'imitation.

De l'animal à l'homme

Chez les guppys, il semble exister un seuil de couleur au-dessous duquel les indices sociaux orientent le choix des femelles et au-dessus duquel les facteurs génétiques prédominent. Nous poursuivons nos expériences pour vérifier si le comportement d'imitation des guppys est héréditaire. Bien que l'imitation paraisse reposer sur les indices sociaux, peut-être les gènes contrôlent-ils la probabilité qu'une femelle s'engage dans un comportement imitatif.

Bien que les comportements humains soient plus complexes que ceux des guppys ou des grouses, certaines règles de choix des partenaires semblent demeurer : les hommes ne se

Ce que veulent les femelles

CARACTÈRE DU MÂLE	PRÉFÉRENCE DES FEMELLES	ESPÈCES
Appel	Plus intense Plus fréquent Plus long Plus complexe Plus large répertoire	Grillons Crapaud américain Rainette Grenouille tungara Pinson
Parade nuptiale	Plus fréquente	Grouse
Taille	Grande taille	Poisson cichlidé
Queue	Plus longue Hauteur de queue supérieure Nombre supérieur d'ocelles	Hirondelle Triton à crête Paon
Crête	Plus grande crête	Poule rouge de la jungle
Arceau	Arceau plus décoré	Oiseau à berceau
Rayure de la poitrine	Rayure plus large	Mésange charbonnière
Couleur corporelle	Couleur plus vive Zones orange plus étendues	Fringille Guppy

battent généralement pas jusqu'à la mort pour la main d'une femme, et les femmes choisissent les hommes d'après certaines de leurs caractéristiques, telles l'intelligence, la beauté ou le compte en banque.

Les femmes ont-elles des comportements d'imitation, dans le choix de leur partenaire? L'imitation étant un mécanisme important dans de nombreux types d'apprentissage humain, la question mérite d'être posée. L. Dugatkin collabore aujourd'hui avec les psychologues Michael Cunningham et Duane Lundy afin de l'étudier : les premiers travaux montrent que les femmes sont généralement plus intéressées par un homme quand on leur dit que

d'autres femmes le trouvent aussi séduisant.

Naturellement la théorie de l'évolution n'expliquera pas la totalité des comportements humains. Même chez les animaux, les avantages ou les coûts des comportements de sélection des partenaires sexuels semblent différer selon les espèces, selon les environnements et, même, selon les moments de la journée. Si des animaux aussi simples que les guppys sont capables de prendre en considération les opinions de leurs congénères lorsqu'ils choisissent un partenaire sexuel, imaginez la complexité des éléments susceptibles de guider les humains dans leur quête du partenaire parfait!

Lee Alan DUGATKIN et Jean-Guy GODIN sont respectivement professeurs de biologie à Louisville et à Mount Allison (Canada).

M. ANDERSSON, *Sexual Selection*, Princeton University Press, 1994.

L.A. DUGATKIN, *Interface between Culturally Based Preferences and Genetic Preferences : Female Mate Choice in Poecilia reticulata*, in *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 93, n° 7, pp. 2770-2773, 2 avril 1996.

J.-G. GODIN et L.A. DUGATKIN, *Female*

Mating Preference for Bold Males in the Guppy Poecilia reticulata, in *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 93, n° 19, pp. 10262-10267, 17 septembre 1996.

Anne E. HOUDE, *Sex, Color and Mate Choice in Guppies*, Princeton University Press, 1997.

M. RYAN, *Sexual Selection and Mate Choice*, in *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, sous la direction de J.R. Krebs et N.B. Davies, Blackwell Science, 1997.