

Chapuisat, M. (2005). Allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle. Ecologie comportementale. Editeurs: E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly. Paris, Dunod: 331-363.

Chapitre 11

Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle

*Michel Chapuisat,
Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse
Tél. +41 21 692 41 78, fax +41 21 692 41 65
E-mail Michel.Chapuisat@ie-zea.unil.ch*

11.1	Introduction	2
11.1.1	<i>Ils s'en vont deux par deux.....</i>	2
11.2	La théorie de Fisher: une allocation égale dans chaque sexe	3
11.2.1	<i>Sexe-ratio numérique</i>	3
11.2.2	<i>Une question d'investissement.....</i>	5
11.2.3	<i>Formalisation mathématique.....</i>	6
11.2.4	<i>Importance de l'argument de Fisher.....</i>	7
11.3	Une Théorie générale	9
11.3.1	<i>Les limites du modèle de Fisher.....</i>	9
11.3.2	<i>Le principe du "Retour sur investissement" égal.....</i>	10
11.3.3	<i>Allocation dans la population et dans la famille</i>	12
11.4	Variations entre les familles et ajustement conditionnel de l'allocation	13
11.5	Condition parentale et facteurs écologiques locaux.....	14
11.5.1	<i>Attractivité du père chez les oiseaux.....</i>	14
11.5.2	<i>Statut social de la mère chez les cerfs et les primates</i>	15
11.5.3	<i>Taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes.....</i>	16
11.5.4	<i>Présence d'aides chez les oiseaux à reproduction coopérative</i>	18
11.6	Contrôle social et asymétries de parenté.....	19
11.6.1	<i>Sélection de parentèle et variations dans les degrés de parenté</i>	19
11.6.2	<i>Variations d'allocation entre les espèces.....</i>	20
11.6.3	<i>Variations d'allocation entre les colonies: théorie des "sexe-ratios spécialisées" ...</i>	22
11.7	Compétition et coopération entre individus apparentés.....	25
11.8	Locus de contrôle et hérédité non mendélienne	27
11.9	Mécanismes proximaux Permettant de manipuler l'allocation.....	29
11.10	Contraintes et précision de l'adaptation.....	31
11.11	Résumé et conclusion	33
11.12	Lectures complémentaires	34
11.13	Questions de réflexion et problèmes.....	35
11.14	Références.....	35

11.1 INTRODUCTION

11.1.1 Ils s'en vont deux par deux

Lors du déluge, Noé fit monter dans l'arche sept couples de tous les animaux purs et un couple de tous les animaux impurs, deux par deux, un mâle et une femelle (Genèse 7). De même, la proportion de mâles et de femelles est souvent équilibrée dans la nature, tant au niveau de la population que de la portée, et ceci quel que soit le système de reproduction et le déterminisme du sexe. Pourquoi compte-t-on généralement une femelle pour un mâle? Quelles sont les exceptions à cette tendance générale, et que peuvent-elles nous apprendre sur les mécanismes de l'évolution? Le but de ce chapitre est de répondre à ces questions.

Selon une vision purement proximale (mécaniste) du problème, une sexe-ratio numérique équilibrée (c'est-à-dire une proportion de mâles et de femelles proche de 1:1) pourrait simplement résulter du mécanisme de détermination du sexe. En effet, si le développement en femelle ou en mâle dépend de la présence d'un chromosome sexuel, la ségrégation des chromosomes lors de la méiose conduit un individu sur deux à se développer en femelle. Par exemple, chez les mammifères, la moitié des spermatozoïdes contient un chromosome Y et peut engendrer des mâles, alors que l'autre moitié contient un X et peut donner des femelles. Toutefois, de nombreuses espèces montrent une sexe-ratio équilibrée alors que le déterminisme du sexe ne dépend pas de chromosomes sexuels. À l'inverse, la sexe-ratio est parfois fortement biaisée dans des espèces où le déterminisme du sexe dépend des chromosomes. Le tirage au sort des chromosomes n'est donc ni nécessaire ni suffisant pour expliquer la prévalence de sexe-ratios proches de 1:1. De manière générale, les mécanismes de détermination du sexe sont extraordinairement divers (Bull 1983), de sorte que le principe général amenant souvent à des sexe-ratios équilibrées est à rechercher du côté des causes ultimes (évolutives), et non des mécanismes proximaux.

Une autre approche du problème serait d'envisager la sexe-ratio comme un optimum. Par exemple, si le père et la mère doivent coopérer lors de l'élevage des petits, un nombre identique de femelles et de mâles est probablement optimal à la fois pour la population et les individus. Si, comme Noé, on n'embarque que deux animaux, mieux vaut effectivement prendre une femelle et un mâle. Toutefois, les populations naturelles comptent plus de deux individus, et dans la grande majorité des espèces le mâle et la femelle ne doivent pas obligatoirement coopérer pour élever les jeunes. À l'évidence, la monogamie et les soins biparentaux aux jeunes sont trop rares pour pouvoir à eux seuls expliquer la large distribution taxonomique et la fréquence élevée des sexe-ratios équilibrées.

Dans la plupart des cas, il apparaît clairement qu'une sexe-ratio de 1:1 n'est pas optimale pour la population. Par exemple, considérons le cas réaliste dans lequel un mâle est capable de féconder 20 femelles. Pourquoi les femelles ne sont-elles pas vingt fois plus fréquentes que les mâles? Pourquoi gaspiller des ressources dans la production de mâles redondants et appelés à entrer en compétition, plutôt que d'investir préférentiellement dans les femelles et maximiser ainsi le taux de croissance de la population? Dans les chapitres précédents, nous avons appris à nous méfier des arguments basés sur le bien de la population ou de l'espèce. La sélection naturelle ne peut en général pas optimiser une caractéristique de la population si cela va à l'encontre de la sélection entre les individus ou entre les gènes, car la sélection à ces niveaux inférieurs agit sur des échelles de temps beaucoup plus courtes. Les sexe-ratios constituent un exemple remarquable de ce principe fondamental de l'évolution. Nous verrons qu'une proportion de 20 femelles pour un mâle, qui serait peut-être optimale pour la croissance de la population, ne peut pas être stable car elle est immédiatement affectée par la sélection au niveau des individus. En fin de compte, la sexe-ratio stable ne correspond généralement pas à un optimum pour la population, ni même à un optimum pour un groupe d'individus ou de gènes. La sexe-ratio représente un état d'équilibre évolutif. C'est donc un compromis, une solution stable aux conflits d'intérêts entre les individus ou entre les gènes.

11.2 LA THEORIE DE FISHER: UNE ALLOCATION EGALE DANS CHAQUE SEXE

11.2.1 Sexe-ratio numérique

L'allocation selon les sexes (*sex allocation* en anglais) mesure la proportion de ressources investies dans la progéniture mâle et femelle, et exprime donc la façon dont les ressources sont divisées entre les fonctions mâle et femelle. L'argument fondamental qui montre comment la sélection naturelle façonne l'allocation selon les sexes est traditionnellement attribué au grand statisticien et généticien Anglais Ronald Aylmer Fisher (Figure 11.1). Dans un paragraphe concis et relativement obscur de son fameux livre "*The genetical theory of natural selection*", Fisher explique que la sexe-ratio numérique est automatiquement ajustée par la sélection naturelle pour atteindre un investissement parental égal dans chaque sexe (Fisher 1930). Cet argument initia l'étude moderne de l'allocation selon les sexes. Toutefois, Edwards a récemment montré que les éléments essentiels de cet argument avaient déjà été exprimés par Charles Darwin dans la première édition de son livre "*The descent of man*" (1872), puis formulés mathématiquement par Carl Düsing en 1884 (Edwards 1998, 2000). Il est donc vraisemblable que cette idée circulait librement et était bien connue des spécialistes du sujet, et c'est peut-être pour cela que Fisher la traite si succinctement dans son livre.

Figure 11.1 — R. A. Fisher, au moment du congrès international de génétique de 1932.

L'argument condensé de Fisher mérite d'être développé et explicité. Considérons tout d'abord un cas simplifié basé sur le nombre de mâles et de femelles produits (sexe-ratio numérique), en faisant les cinq présupposés suivants:

- A. La production d'un descendant mâle ou femelle demande le même investissement parental.
- B. L'aptitude moyenne d'un descendant mâle par rapport à celle d'un descendant femelle est identique pour toutes les familles. Il n'y a donc pas de variation entre les familles quant à la valeur relative d'un fils par rapport à une fille.
- C. La population est à la fois de grande taille et panmictique, ce qui veut dire que tous les accouplements ont lieu au hasard. Il n'y a donc pas de consanguinité ni de structuration génétique dans la population.
- D. Seuls les parents contrôlent la sexe-ratio de leur progéniture, et ils sont également apparentés à leurs fils et à leurs filles.
- E. La sexe-ratio parmi les descendants est déterminée par les gènes autosomaux des parents, et la variabilité génétique est suffisante pour assurer que les stratégies d'allocation les plus favorables existent dans la population.

Figure 11.2 — Sexe-ratio numérique dans une situation simplifiée (voir texte).

(a), Les mâles sont deux fois plus rares que les femelles. Les individus qui, comme le couple focal, produisent plus de mâles que de femelles transmettent davantage de copies

de leurs gènes à la troisième génération. En effet, les mâles de la deuxième génération transmettent, en moyenne, deux fois plus de copies des gènes parentaux que les femelles, car chaque individu de la troisième génération possède un père et une mère.

(b), Les mâles et les femelles sont en nombre égal. L'équilibre est atteint car les mâles et les femelles transmettent les gènes du couple focal avec la même efficacité. Les points noirs indiquent un locus présent dans les individus focaux de la génération 1 (par exemple un gène de contrôle de l'allocation sur les autosomes des parents), ainsi que quelques-unes des copies de ce locus dans les générations suivantes.

Cette situation simplifiée est illustrée dans la Figure 11.2. Nous examinerons plus tard diverses situations où certains des présupposés simplificateurs ci-dessus ne sont pas satisfaits (Tableau 11.1). Nous verrons que ces cas particuliers génèrent des complications intéressantes de la théorie, et permettent souvent de faire des prédictions que l'on peut tester. En négligeant pour le moment ces complications, l'argument fondamental de la théorie des sexe-ratios de Fisher peut être résumé ainsi:

1. Supposons que les mâles soient plus rares que les femelles (Figure 11.2.a).
2. Puisque chaque individu a un père et une mère, chaque sexe contribue exactement pour moitié à la composition génétique de la génération suivante. Les mâles, qui sont plus rares, ont en moyenne une contribution génétique individuelle plus importante que celle des femelles. En d'autres termes, un mâle nouveau-né aura en moyenne plus de descendants, et transmettra donc plus de copies de ses gènes, qu'une femelle nouveau-née, puisque les mâles sont plus rares.
3. De ce fait, des parents prédisposés génétiquement à produire des mâles ont davantage de petits-enfants.
4. Les gènes qui favorisent la production de mâles deviennent plus fréquents dans la population.
5. Les naissances mâles deviennent donc plus fréquentes, et la sexe-ratio s'approche de 1:1. L'avantage lié à la production préférentielle de mâles diminue au fur et à mesure que la sexe-ratio s'approche de la parité.
6. Un processus symétrique s'applique si les femelles deviennent plus rares que les mâles. Autrement dit, on peut inter-changer mâles et femelles dans l'argument ci-dessus. Si ce sont les femelles qui sont initialement plus rares, elles augmentent inexorablement dans la population, jusqu'à rétablir une sexe-ratio de 1:1.
7. A l'équilibre, la sexe-ratio s'établit donc à une femelle pour un mâle.

Dans de telles conditions, c'est la seule sexe-ratio stable. En effet, lorsque cet équilibre est atteint, les descendants mâles et femelles transmettent exactement la même proportion des gènes parentaux aux générations suivantes (Figure 11.2.b). Tant que la sexe-ratio reste de 1:1 dans la population, la sélection naturelle n'a donc aucun effet sur la propension individuelle à produire davantage de mâles ou de femelles. Par contre, dès que la sexe-ratio de la population dévie de 1:1, la sélection naturelle favorise les parents produisant le sexe le plus rare, ce qui rétablit l'équilibre. Autrement dit, la sélection sur les sexes dépend de leur fréquence, et cette fréquence-dépendance définit l'équilibre évolutif à une sexe-ratio de 1:1. Cet équilibre est très robuste, car les pressions de sélection sont fortes et automatiques dès que la proportion de mâles et de femelles s'éloigne de 1:1. L'encart 1 présente un exemple numérique simple qui illustre l'argument fondamental de Fisher : la sexe-ratio numérique stable s'établit à 1:1 lorsque la production d'un mâle ou d'une femelle demande le même investissement.

Encart 11.1 — Exemple numérique de la théorie de Fisher

Considérons une population où la proportion des sexes est d'un mâle pour 20 femelles. Les mâles ont, en moyenne, vingt fois plus de descendants que les femelles, car chaque enfant possède un père et une mère. Un mutant "tricheur" qui ne produirait que des mâles bénéficierait donc d'une aptitude 10.5 fois plus grande que celle des individus produisant la sexe-ratio de la population, soit un mâle pour 20 femelles

Pourquoi 10.5? Supposons qu'un individu puisse avoir N descendants. À cause de la sexe-ratio de 1:20 l'aptitude relative des descendants mâles est de 20, contre 1 pour celle des descendants femelles. En termes de petits-enfants, le mutant qui ne produit que des mâles a une aptitude de $N \times 20$. Par contre, les individus produisant 20 femelles pour un mâle ont une aptitude de $N \times 1 / 21 \times 20$ pour leurs descendants mâles, plus $N \times 20 / 21 \times 1$ pour leurs descendants femelles, soit de $N \times 40 / 21$ au total. L'aptitude relative du mutant par rapport à celle d'un individu moyen de la population est donc de $(N \times 20) / (N \times 40 / 21)$, soit de $21 / 2 = 10.5$.

À cause de cette aptitude bien supérieure à celle des autres membres de la population, les gènes du mutant producteur de mâles vont rapidement envahir la population, et la production de mâles va augmenter. À mesure que les mâles deviennent plus fréquents, l'avantage lié à la production de mâles diminue. Lorsque la sexe-ratio dans la population atteint 1:1, l'aptitude des descendants mâles est identique à celle des descendants femelles, et l'aptitude du mutant producteur de mâles est en moyenne égale à celle de tous les autres individus, quelles que soient leurs stratégies d'allocation. En effet, l'aptitude est de $N \times 1$ pour le mutant producteur de mâles, contre $f \times 1 + (N - f) \times 1 = N$ pour un individu produisant f femelles et $N - f$ mâles.

11.2.2 Une question d'investissement

Contrairement au cas simplifié présenté ci-dessus, Fisher se préoccupait peu du nombre de mâles et de femelles, et basait son raisonnement sur l'investissement dans chaque sexe. Dans cet esprit, on peut généraliser l'argument pour tenir compte des cas où l'investissement pour produire un mâle ou une femelle diffère (Figure 11.3). Au lieu de compter le nombre de mâles et femelles produits, il faut alors mesurer les ressources investies dans chaque sexe. Fisher (1930) a proposé que la sexe-ratio numérique soit ajustée de telle sorte qu'à l'échelle de la population, l'allocation dans chaque sexe soit égale.

Pour illustrer la logique de cette proposition, considérons que la production d'une femelle demande un plus grand investissement que celle d'un mâle, par exemple parce que les femelles ont besoin de plus de réserves énergétiques pour pouvoir se reproduire. Si les mâles et les femelles sont en nombre égal dans la population, les parents produisant préférentiellement des mâles sont favorisés par la sélection naturelle. En effet, l'aptitude d'un mâle est en moyenne égale à celle d'une femelle, puisque les mâles et les femelles sont en nombre égal et que chaque descendant de la troisième génération possède un père et une mère. Toutefois, comme la production d'un mâle demande moins de ressources que celle d'une femelle, les parents spécialisés dans la production de mâles pourront produire davantage de descendants. Ils auront donc une aptitude plus élevée. Si leur stratégie d'allocation des ressources a une base génétique (présupposé E ci-dessus), elle deviendra plus commune dans la population. Les mâles vont donc devenir plus nombreux, jusqu'à ce que le coût de production plus grand des femelles soit exactement compensé par leur aptitude supérieure due à leur rareté. L'équilibre stable est atteint lorsque, à l'échelle de la population, autant de ressources sont investies dans les mâles que dans les femelles, donc lorsque la sexe-ratio numérique biaisée vers les mâles contrebalance exactement le coût de production plus faible des mâles (Figure 11.3).

Figure 11.3 — Allocation selon les sexes en tenant compte non seulement du nombre de descendants, mais aussi de l'investissement.

Dans cet exemple, une femelle demande un investissement deux fois plus grand qu'un mâle, ce qui est symbolisé par les deux pièces de monnaie. L'équilibre est atteint pour un investissement total dans chaque sexe égal à l'échelle de la population (les deux colonnes ont le même nombre de pièces de monnaie). Les femelles sont alors deux fois plus rares, et transmettent deux fois plus de gènes à la troisième génération, ce qui contrebalance exactement leur coût de production deux fois plus grand.

11.2.3 Formalisation mathématique

La théorie proposée par Fisher pour expliquer un investissement parental égal dans les deux sexes est facile à formaliser mathématiquement. Nous pouvons fixer arbitrairement la quantité de ressources requise pour produire un mâle à un, et considérer que les ressources nécessaires pour produire une femelle représentent une proportion c de celles pour produire un mâle. Au niveau de la population, la fraction des ressources investies dans les femelles est F , contre $(1 - F)$ pour les mâles. Dans la population, la proportion numérique des femelles est donc de F/c , et celle des mâles de $(1 - F)$. Pour une espèce diploïde, la moitié des gènes autosomaux provient du père, et l'autre moitié de la mère. En moyenne, la contribution relative de chaque individu d'un sexe donné à la composition génétique de la génération suivante est donc inversement proportionnelle au nombre relatif des individus de ce sexe dans la population, soit c/F pour les femelles et $1/(1 - F)$ pour les mâles.

On peut maintenant calculer l'aptitude W_i d'un phénotype parental i qui allouerait une fraction f_i de ses ressources dans la production de filles et une fraction $(1 - f_i)$ dans la production de fils. D'une part, le phénotype i produit des filles dans une proportion numérique de f_i/c , et ces filles auront une contribution relative de c/F à la composition génétique de la génération suivante. D'autre part le phénotype i produit des fils dans une proportion $(1 - f_i)$, et ces fils auront une contribution relative de $1/(1 - F)$. L'aptitude relative du phénotype i avec une stratégie d'allocation des ressources f_i est donc

$$W_i = \frac{f_i}{F} + \frac{(1 - f_i)}{(1 - F)} \quad (1)$$

Cette équation a été développée par Shaw et Mohler (1953), et on la trouve généralement sous ce nom dans la littérature. Notons toutefois que la même expression avait été publiée par Düsing 69 ans plus tôt, avant de tomber dans l'oubli (Edwards 2000).

L'équation de Shaw et Mohler exprime l'aptitude d'un parent en fonction de sa stratégie d'allocation des ressources dans ses filles et ses fils et de l'allocation globale dans chaque sexe au niveau la population. Cette équation permet de déterminer la stratégie d'allocation qui est évolutivement stable (Figure 11.4). Nous avons vu au chapitre 3 qu'une stratégie est évolutivement stable lorsque, quand toute la population l'adopte, aucune stratégie alternative ne peut envahir la population (Maynard Smith 1982). Lorsque les parents adoptent la stratégie d'allocation correspondant à la moyenne dans la population, $f_i = F$ et $W_i = 2$ quelles que soient les valeurs de F et f_i . Lorsque l'allocation au niveau de la population est biaisée en faveur d'un sexe ($F \neq 0.5$), les parents qui adoptent une stratégie d'allocation opposée à la moyenne en produisant préférentiellement le sexe le plus rare dans la population ont une aptitude supérieure à 2 (Figure 11.4). Par exemple, si $F = 0.6$, un parent ne produisant que des fils ($f_i = 0$) aura une aptitude W_i de 2.5, contre 2 pour les parents adoptant l'allocation moyenne de la population. En fait, ces parents ne produisant que des mâles font mieux que tous les phénotypes produisant des femelles (Figure 11.4).

De manière générale, dès que l'allocation diffère de 1:1 dans la population, un mutant produisant préférentiellement le sexe le plus rare peut envahir la population, réduisant du même coup le biais dans la population. Cela ramène automatiquement l'allocation dans la population vers 1:1, qui est la seule solution stable. Lorsque la même quantité de ressources est investie dans les mâles et dans les femelles au niveau de la population, $F = (1 - F) = 0.5$, et $W_i = 2$ quelle que soit la stratégie d'allocation particulière des parents, c'est-à-dire indépendamment des f_i (équation 1 et Figure 11.4). Lorsque l'équilibre fishérien est atteint, et dans une population de taille constante, chaque parent transmet, en moyenne, deux copies de chacun de ses gènes aux générations suivantes, quelle que soit sa stratégie d'allocation dans les descendants mâles et femelles. À l'équilibre, toutes les stratégies d'allocation individuelles sont équivalentes, et les parents sont indifférents au sexe de leur progéniture, comme l'indique la ligne horizontale lorsque $F = 0.5$ (Figure 11.4).

Figure 11.4 — Aptitude d'un phénotype i avec une stratégie d'allocation f_i (fraction des ressources investies dans les femelles) en fonction de l'allocation dans les femelles au niveau de la population (F).

L'aptitude est exprimée par W_i , qui correspond à la proportion de gènes transmis par le phénotype (i) à la troisième génération. Une transformation simple de l'équation (1) permet d'obtenir W_i en fonction de f_i , pour différentes valeurs de F :

$$W_i = \frac{1}{1 - F} + f_i \frac{1 - 2F}{F(1 - F)}$$

Lorsque l'allocation au niveau de la population est biaisée vers un sexe ($F \neq 0.5$), les stratégies produisant préférentiellement le sexe le plus rare ont une aptitude supérieure à 2. Lorsque l'allocation au niveau de la population est équilibrée ($F = 0.5$), toutes les stratégies d'allocation individuelles f_i ont la même aptitude ($W_i = 2$). On voit bien sur cette figure que l'allocation équilibrée ($F = 0.5$) est un équilibre évolutif, et non un optimum individuel. En effet, une partie des individus possède une aptitude plus élevée en dehors de l'équilibre.

D'après Crozier et Pamilo 1996, page.32.

L'allocation stable de 1:1 définie par le modèle de Fisher est une caractéristique de la population. Elle peut être produite par n'importe quelle combinaison de stratégies individuelles. Par exemple, à l'équilibre tous les couples pourraient diviser leurs ressources équitablement entre fils et filles, ou une moitié des couples pourrait ne produire que des fils alors que l'autre moitié ne produirait que des filles.

11.2.4 Importance de l'argument de Fisher

Conséquences et prédictions du modèle de Fisher

Le modèle de Fisher génère des prédictions importantes qui ne sont pas forcément intuitives. Premièrement, le modèle prédit que l'allocation stable à la fin de la période d'investissement parental n'est pas affectée par la mortalité différentielle entre les sexes après **l'émancipation des jeunes**, c'est-à-dire lorsque l'investissement des parents est terminé. En effet, du point de vue des parents, le coût lié à une plus grande mortalité d'un des sexes après l'émancipation est exactement compensé par la plus grande aptitude des rares individus de ce sexe qui survivront jusqu'à la reproduction.

En règle générale, un argument similaire s'applique aux variations du système de reproduction (polygamie, polyandrie, promiscuité), ainsi qu'à tous les facteurs qui augmentent la variance dans le succès reproducteur d'un des sexes indépendamment de l'investissement parental. Par exemple, considérons une espèce où un mâle possède en moyenne un harem de cinq femelles. Si le coût de production d'un mâle et d'une femelle est égal, la sexe-ratio numérique stable à la naissance est de 1:1. En effet, la probabilité cinq fois plus faible qu'un mâle devienne un individu reproducteur est contrebalancée par l'aptitude cinq fois plus grande des mâles qui parviennent à obtenir un harem.

Une deuxième prédiction importante du modèle est qu'il doit y avoir un compromis entre le nombre de descendants et leur coût, de sorte que l'allocation dans les deux sexes soit égale à l'échelle de la population. Si le coût de production diffère entre les sexes, il n'y aura donc pas le même nombre de mâles et de femelles. Par exemple, si le coût de production d'un mâle est plus grand que celui d'une femelle, les femelles devraient être plus nombreuses que les mâles. Il faut noter que dans ce compromis entre nombre et investissement, seuls les coûts payés par les parents comptent. Par exemple, si une différence de taille à l'âge adulte est due à l'acquisition de ressources par les descendants après qu'ils se soient émancipés des parents, cela n'a aucune influence sur la sexe-ratio à la fin de la période d'investissement parental.

Validation de ces prédictions

Globalement, les données sur l'allocation de nombreuses espèces confirment la validité et la robustesse du raisonnement de Fisher. Dans la majorité des espèces animales, le coût pour produire un mâle est similaire au coût pour produire une femelle. Souvent, ce coût se limite à la ponte d'un œuf, et dans les espèces avec soins parentaux, la production d'un fils ou d'une fille nécessite en général la même quantité de ressources. En accord avec le raisonnement de Fisher, la sexe-ratio numérique à la naissance est proche de 1:1 dans la plupart des espèces d'insectes, de batraciens, de lézards, d'oiseaux et de mammifères (Trivers 1985). Cette tendance générale se retrouve dans des espèces avec des systèmes de reproduction très divers (monogamie, polygamie, polyandrie, promiscuité), ainsi que parmi les espèces où les sexes souffrent d'une mortalité différentielle après la période d'investissement parental, comme chez beaucoup de mammifères. Chez ces espèces, la sexe-ratio numérique à la naissance et l'allocation parentale dans chaque sexe restent équilibrées, alors que la sexe-ratio numérique à l'âge adulte et la sexe-ratio opérationnelle lors des accouplements peuvent dévier fortement de 1:1. Finalement, dans diverses espèces, comme chez certaines guêpes solitaires, on observe un compromis entre la proportion numérique d'un sexe et son coût de production (Trivers 1985). Lorsqu'un sexe est plus coûteux à produire que l'autre, la sexe-ratio numérique à la naissance est en général biaisée en faveur du sexe le moins cher à produire, de sorte que l'allocation totale dans chaque sexe soit équilibrée. Toutes ces données confirment la généralité et le bien-fondé du raisonnement de Fisher.

Importance historique

Il vaut également la peine de relever la portée historique de l'argument de Fisher. Fisher a proposé une approche de type économique pour expliquer un investissement égal dans chaque sexe à l'échelle de la population. Son argument, qui est à la fois simple et subtil, a joué un rôle capital dans le développement de la biologie de l'évolution, car il a des implications profondes (Edwards 1998). Premièrement, il démontre qu'une caractéristique importante de la population comme la sexe-ratio, qui était souvent présentée comme une cible de la sélection de groupe, peut être entièrement déterminée par la sélection naturelle agissant sur les individus. Deuxièmement, il montre qu'il faut parfois tenir compte de trois générations, et pas seulement de deux, dans les modèles évolutifs. Troisièmement, il représente l'exemple canonique d'une stratégie évolutivement stable (SES), c'est-à-dire d'un équilibre évolutif qui ne peut pas être envahi par d'autres stratégies (Maynard Smith 1982). Il est d'ailleurs utilisé comme tel dans le chapitre 3. Quatrièmement, il initia l'étude de l'investissement parental. Finalement, par son influence sur des auteurs tels que Robert L. Trivers, George C. Williams, William D. Hamilton ou Richard Dawkins, il joua

un grand rôle pour promouvoir l'idée moderne que la sélection naturelle au niveau des gènes est le mécanisme fondamental de l'évolution.

11.3 UNE THEORIE GENERALE

11.3.1 Les limites du modèle de Fisher

Le modèle fishérien de base fait le présupposé d'un **retour sur investissement** linéaire: si un parent double l'investissement dans la production d'un sexe, il double également le nombre de copies de ses gènes qui seront transmises par ce sexe (Frank 1990). Le concept de retour sur investissement est central dans tous les modèles d'optimisation en écologie comportementale, et le glossaire fournit une définition générale. Dans le contexte de l'allocation selon les sexes, le retour sur investissement correspond au nombre de copies des gènes des individus qui contrôlent l'allocation qui sont transmises à la troisième génération, en fonction de l'investissement dans les nouveaux mâles et femelles.

Le présupposé d'un retour sur investissement linéaire est probablement souvent adéquat quand les ressources sont divisées entre beaucoup de descendants qui s'accouplent au hasard, et quand le nombre de descendants peut être précisément ajusté aux ressources disponibles. Par exemple, si un individu qui double les ressources investies dans les mâles produit deux fois plus de fils qui s'accoupleront au hasard, il double son aptitude. Toutefois, l'aptitude des parents n'augmente pas toujours de façon linéaire en fonction de l'investissement dans chaque sexe, et dans certains cas la fonction liant l'aptitude à l'investissement est différente pour la progéniture mâle et femelle. Divers facteurs peuvent affecter le retour sur investissement associé à la production de mâles et de femelles (Tableau 11.1), et ces cas seront décrits en détail dans la suite de ce chapitre (sections 11.5 à 11.8).

À titre d'exemple, voici une situation où le retour sur investissement est non linéaire pour l'un des sexes. Considérons une espèce peu féconde, où les parents n'ont qu'un seul petit par cohorte. Le nombre de descendants ne peut donc pas être ajusté aux ressources de manière optimale. Un investissement supplémentaire dans un individu peut résulter en une augmentation d'aptitude différente pour un mâle ou une femelle. Par exemple, une jeune guêpe femelle peut avoir une aptitude qui augmente linéairement si elle reçoit des ressources supplémentaires, alors qu'un mâle plus gros voit ses performances stagner. À l'inverse, un supplément de ressources durant la croissance peut profiter davantage à un jeune cerf qu'à une jeune biche, à cause de la compétition entre les mâles (section 11.5.2). Dans ces situations particulières, le retour sur investissement n'est plus linéaire, et il diffère entre les sexes. Le modèle de Fisher ne s'applique plus, car les parents qui doublent l'investissement dans un sexe ne doublent pas le nombre de copies de leurs gènes qui seront transmises par ce sexe. Plus généralement, le modèle de Fisher ne prend pas en compte tous les facteurs et toutes les contraintes qui peuvent faire varier le rendement (en termes d'augmentation d'aptitude) associé à un investissement de ressources dans la progéniture mâle ou femelle.

TABLEAU 11.1 — FACTEURS QUI PEUVENT FAIRE VARIER LE RETOUR SUR INVESTISSEMENT ASSOCIE A LA PRODUCTION D'UN MALE OU D'UNE FEMELLE.

Ces facteurs peuvent provoquer un biais d'allocation à l'échelle de la population. De plus, si ces facteurs varient entre les familles, ils peuvent résulter en une spécialisation des familles dans la production d'un sexe ou l'autre (section 11.4 et Figure 11.6).

Facteur	Prédictions principales
Condition parentale et facteurs écologiques locaux	Spécialisation conditionnelle des familles dans la production du sexe avec le meilleur retour sur investissement (section 11.5)
Asymétries de parenté	À l'échelle de la population, biais vers le sexe le plus apparenté au parti qui contrôle l'allocation. Chez les hyménoptères sociaux, biais vers les femelles si les ouvrières contrôlent l'allocation. Si l'asymétrie de parenté varie entre les familles, biais vers les femelles dans les familles où l'asymétrie de parenté est grande, et vers les mâles dans les familles où l'asymétrie de parenté est petite (section 11.6)
Compétition entre mâles apparentés	Biais vers les femelles (section 11.7)
Compétition entre femelles apparentées	Biais vers les mâles (section 11.7)
Coopération entre mâles apparentés	Biais vers les mâles (section 11.7)
Coopération entre femelles apparentées	Biais vers les femelles (section 11.7)
Hérédité non mendélienne du locus de contrôle	Biais vers le sexe qui transmet le locus de contrôle (section 11.8)
Parasites et éléments génétiques égoïstes	Biais dépendant de la fréquence, de l'efficacité et du mode de transmission des parasites (section 11.8)

11.3.2 Le principe du "Retour sur investissement" égal

Fisher généralisé

On peut généraliser le raisonnement de Fisher pour tenir compte de tous les facteurs qui font varier la valeur relative des mâles et des femelles. La logique de base consiste à estimer la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre les gènes du parti qui contrôle l'allocation selon les sexes, pondérée par les ressources investies. L'argument général suivant s'applique à l'allocation entre les sexes au niveau de la population:

L'allocation selon les sexes dans la population est évolutivement stable lorsque l'aptitude inclusive des individus (ou des gènes) qui contrôlent l'allocation augmente exactement de la même façon quand une quantité marginale de la ressource limitante est investie dans la production de mâles ou de femelles (Figure 11.5).

C'est le **critère de valeur marginale égale**. L'équilibre est atteint lorsque l'augmentation d'aptitude inclusive résultant d'un investissement marginal dans un mâle ou une femelle est identique. Un investissement marginal est simplement un très petit investissement, et la valeur marginale correspond à l'augmentation d'aptitude résultant de ce très petit investissement supplémentaire. Le **critère de valeur marginale égale** a été formalisé mathématiquement par Charnov (1979) et exprimé sous diverses formes par de nombreux auteurs (par exemple Trivers 1985, Frank 1990, Bourke et Franks 1995, Frank 1998). Mathématiquement, le critère de valeur marginale égale est exprimé par une équation très similaire à l'équation de Shaw et Mohler, généralisée à toutes les fonctions de retour sur investissement, y compris les cas non linéaires (voir par exemple Frank 1998). L'augmentation d'aptitude pour un investissement marginal correspond simplement à la dérivée de la fonction liant le retour à l'investissement. L'allocation est stable quand les individus qui la contrôlent ont le même retour sur investissement lorsqu'ils produisent un mâle et lorsqu'ils produisent une femelle. À l'équilibre, l'aptitude gagnée en investissant plus de ressources dans un sexe est exactement compensée par l'aptitude perdue en n'investissant pas ces ressources dans l'autre sexe. La fréquence-dépendance, qui est le principe fondamental dans l'argument de Fisher, est maintenue. Par contre, l'équilibre stable ne correspond plus à une allocation de 1:1 si la fonction liant l'aptitude aux ressources investies a une forme différente pour les mâles et les femelles (Frank 1990). **C'est le retour sur investissement qui doit être égal, et non l'allocation globale dans la population.**

Figure 11.5 — Allocation selon les sexes et retour sur investissement.

L'évolution de l'allocation dépend du retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle. Il faut donc examiner la transmission des gènes du parti qui contrôle l'allocation, en fonction de l'investissement dans les mâles et les femelles. Pour le parti qui contrôle l'allocation (1), le retour sur investissement dépend de l'investissement dans les mâles et les femelles (2) et de la capacité de ces mâles et femelles à transmettre des copies de ses gènes à la troisième génération (3). Divers facteurs peuvent faire varier le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle (voir le Tableau 11.1). Les points noirs symbolisent des loci de certains individus de la génération 1 qui pourraient influencer l'allocation, ainsi que quelques-unes des copies de ces loci dans les générations suivantes.

Ce qu'apporte cette généralisation

Ce modèle général apporte deux éléments nouveaux par rapport au modèle de Fisher (Figure 11.5). Premièrement, il permet de tenir compte des cas où l'allocation selon les sexes n'est pas contrôlée par les gènes autosomaux des parents. Ceci revient à relâcher les présupposés D et E définis plus haut (section 12.2.1). Le modèle permet d'adopter le point de vue du parti qui contrôle l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle, quel que soit ce parti. Le contrôle peut donc être exercé par un ou plusieurs individus, par exemple la mère, le père, ou d'autres membres du groupe social (section 11.6). Les jeunes eux-mêmes pourraient également influencer la détermination de leur propre sexe ou la quantité de ressources qu'ils reçoivent. De plus, dans certains cas, les gènes qui contrôlent la sexe-ratio sont transmis différemment des autres gènes (section 11.8). Le modèle s'applique alors en examinant spécifiquement la transmission de ces gènes de contrôle.

Deuxièmement, le modèle permet de tenir compte de toutes les particularités qui affectent la valeur relative des mâles et des femelles, en termes de transmission des gènes du parti qui contrôle l'allocation. En examinant directement la transmission des gènes en fonction de l'investissement, le modèle permet donc de traiter les cas où les présupposés A, B et C définis plus haut ne sont pas satisfaits. En particulier, le modèle peut s'appliquer aux situations où l'aptitude d'un fils ne varie pas de la même façon que celle d'une fille en fonction de l'investissement parental, et où les fonctions reliant l'aptitude et l'investissement

total dans chaque sexe ne sont pas linéaires. Suivant les espèces et les populations, les facteurs qui affectent le retour sur investissement peuvent dépendre de la génétique, de la socialité, des conditions écologiques locales, des traits d'histoire de vie, du système de reproduction, et de toutes les interactions entre individus apparentés (Tableau 11.1).

L'importance du facteur limitant

Divers types de ressources sont investies dans la production des mâles et des femelles. Dans tous les modèles d'allocation selon les sexes, y compris celui de Fisher, l'investissement dans les différents sexes doit être mesuré par rapport à la ressource principale qui limite la production de nouveaux individus. On considère souvent que le facteur limitant est la quantité d'énergie à disposition pour produire les jeunes. Toutefois, suivant les cas, une ressource plus spécifique peut limiter la production de descendants. Il pourrait par exemple s'agir de certains éléments nutritifs (protéines, minéraux, oligo-éléments), du nombre d'œufs à disposition, du nombre de sites de reproduction, voire même du temps ou de l'espace dans le nid (Rosenheim et al. 1996).

11.3.3 Allocation dans la population et dans la famille

Le modèle général décrit ci-dessus permet de prédire quelle devrait être l'allocation dans chaque sexe à l'échelle de la population. Toutefois, le modèle est souvent difficile à appliquer. En pratique, il peut être ardu de déterminer qui contrôle l'allocation selon les sexes, quelles sont les ressources limitantes, quel est le coût de production de chaque sexe, et comment l'aptitude inclusive des individus ou des gènes qui contrôlent l'allocation augmente lors de la production d'un mâle ou d'une femelle. De plus, l'allocation globale dans la population peut être affectée par de nombreux facteurs corrélés, et il est donc souvent difficile d'évaluer l'impact réel de facteurs précis. Finalement, le problème est encore plus complexe si le retour sur investissement pour la production d'un mâle ou d'une femelle varie entre les familles, et si les ressources sont distribuées irrégulièrement (voir ci-dessous). Différents groupes d'individus peuvent alors adopter différentes stratégies en fonction de ces variations. Dans ce cas, il devient très difficile de prédire l'allocation globale dans chaque sexe à l'échelle de la population, qui dépend beaucoup de la distribution des variations entre les familles. En règle générale, la théorie prédit une allocation dans chaque sexe égale pour les espèces où les individus sont très féconds, et des biais d'amplitude variable pour les espèces où les individus sont peu féconds (Frank 1987, 1990).

En revanche, la théorie générale fait souvent des prédictions claires sur les variations d'allocation entre les familles ou les groupes (Figure 11.6). Si le retour sur investissement varie entre les familles, la théorie générale prédit que certaines familles devraient se spécialiser dans la production d'un sexe ou l'autre. **En fonction des conditions, les familles devraient simplement produire préférentiellement le sexe qui rapportera le plus grand retour sur investissement.** La logique de cette approche est développée plus en détail dans la Figure 11.6 et dans la section suivante (11.4). Les prédictions sur les variations d'allocation entre les familles sont plus robustes et plus faciles à tester que les prédictions sur l'allocation globale dans la population (Chapuisat et Keller 1999, West et Sheldon 2002). Cette approche représente actuellement la voie la plus fructueuse pour tester la théorie de l'allocation selon les sexes.

Figure 11.6 — Allocation conditionnelle en fonction des variations du retour sur investissement.

- (a) La théorie prédit des variations d'allocation entre les familles si le retour sur investissement associé à la production de chaque sexe varie entre les familles. Chaque famille devrait simplement se spécialiser dans la production du sexe avec le plus grand retour sur investissement, relativement à la moyenne de la population.
- (b) Le retour sur investissement dépend du coût de production et de l'aptitude des fils et

des filles, ainsi que des degrés de parenté. Si ces facteurs varient entre les familles, une spécialisation conditionnelle peut en résulter.

Dans le reste de ce chapitre, nous examinerons différentes applications particulières de la théorie générale. La théorie permet parfois de faire des prédictions sur l'allocation globale à l'échelle de la population. Plus souvent, la théorie permet de prédire des variations d'allocation entre les familles. De nombreuses données empiriques permettent de tester ces prédictions. Les tests sont parfois corrélationnels, et parfois expérimentaux. Ils permettent d'examiner si la logique, les présupposés et les hypothèses implicites de la théorie de l'allocation selon les sexes sont valides. Les données empiriques permettent aussi d'évaluer si certaines contraintes, comme le déterminisme du sexe ou le coût de la manipulation de la sexe-ratio, limitent la précision de l'adaptation par sélection naturelle.

11.4 VARIATIONS ENTRE LES FAMILLES ET AJUSTEMENT CONDITIONNEL DE L'ALLOCATION

Comme évoqué ci-dessus, le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle peut varier entre les couples, ou entre des familles qui coopèrent pour élever des descendants (Figure 11.6). Pour certaines familles, la production d'un mâle peut être relativement plus profitable que celle d'une femelle, alors que la situation inverse s'applique à d'autres familles de la même population. En termes économiques, pour certaines familles, la valeur marginale des mâles est plus forte que celle des femelles. Pour d'autres familles de la même population, c'est au contraire la valeur marginale des femelles qui est plus forte que celle des mâles (Figure 11.6). Dans ce cas, les premières familles devraient allouer leurs ressources dans les mâles, alors que les secondes devraient préférentiellement investir dans les femelles. La théorie prédit donc que les familles devraient adopter une stratégie d'allocation conditionnelle, et se spécialiser dans la production d'un sexe. En fonction de la situation, elles devraient investir préférentiellement dans le sexe qui augmentera le plus leur aptitude inclusive (Figure 11.6).

Trivers et Willard (1973) furent les premiers à proposer que les parents puissent allouer les ressources de manière conditionnelle, en fonction du niveau des ressources qu'ils peuvent investir dans leur progéniture. Si un investissement parental supplémentaire profite davantage à l'un des sexes, alors les parents avec des ressources abondantes devraient investir préférentiellement dans ce sexe. Par exemple, quand seuls les mâles les plus gros deviennent dominants et monopolisent une grande part de la reproduction, les mères en très bonne condition et capables de faire de très gros descendants devraient produire préférentiellement des fils. À l'origine, ce modèle a été développé pour les mammifères polygames qui ne font qu'un petit par portée, comme certains ongulés. Le modèle requiert que les fonctions liant l'aptitude des descendants à l'investissement parental diffèrent entre mâles et femelles. Il suppose également que les ressources totales varient entre les couples, et que le nombre de descendants soit limité.

De manière plus générale, de nombreux facteurs écologiques, génétiques et sociaux peuvent faire que le retour sur investissement associé à la production d'un mâle ou d'une femelle varie entre les familles (Tableau 11.1 et Figure 11.6). Par exemple, il peut y avoir des variations entre les familles dans la qualité de la mère ou du père, dans le type de ressources disponibles, dans les coûts et bénéfices liés aux interactions entre individus apparentés, ou dans les degrés de parenté vers chaque sexe. Dans toutes ces situations, les variations entre familles peuvent provoquer une spécialisation conditionnelle des familles dans la production du sexe qui leur est le plus profitable. Les prédictions d'allocation conditionnelles dépendent donc de particularités de l'écologie, de la génétique, du système de reproduction, ou des traits d'histoire de vie. Dans certains cas, les prédictions sont difficiles à établir, car elles dépendent de l'interaction entre la distribution des ressources, la taille de la portée, et l'effet qu'un investissement dans la reproduction présente aura sur la reproduction future. La précision de l'ajustement de l'allocation dans les familles peut aussi être limitée par diverses contraintes liées aux mécanismes de détermination du sexe

et au coût de la manipulation. Malgré ces difficultés, les prédictions d'allocation conditionnelle selon les familles sont souvent robustes, et les tests empiriques sont puissants.

11.5 CONDITION PARENTALE ET FACTEURS ECOLOGIQUES LOCAUX

Dans cette section, nous allons examiner quatre cas où le retour sur investissement pour la production d'un descendant mâle ou femelle varie en fonction de la condition parentale et de facteurs écologiques locaux. La théorie prédit une allocation conditionnelle qui varie entre les familles (Figure 11.6), en fonction de l'attractivité du père (11.5.1), de la qualité de la mère (11.5.2), de la quantité de ressources disponibles (11.5.3), ou du besoin d'aides chez des espèces où les descendants d'un seul sexe assistent leurs parents lors de l'élevage des jeunes (11.5.4). Pour chacun de ces quatre cas, nous ferons un bref rappel de la théorie, puis examinerons dans quelle mesure les données empiriques confirment les prédictions théoriques.

11.5.1 Attractivité du père chez les oiseaux

Chez les oiseaux, la théorie prédit que l'allocation dans les familles devrait varier en fonction de l'attractivité et de la qualité du père. En effet, si l'attractivité est héritable, une augmentation de l'attractivité du père profite davantage aux descendants mâles. De plus, le succès reproducteur des mâles est en général plus variable que celui des femelles, car la monogamie génétique stricte est rare (chapitres 9 et 10). Si les femelles choisissent leurs partenaires en fonction de critères de qualité, les mâles de meilleure qualité peuvent obtenir une part disproportionnée de la reproduction, alors que les mâles de moindre qualité n'ont qu'une faible probabilité d'obtenir des accouplements. De manière générale, l'aptitude d'un fils devrait donc fortement dépendre de la qualité et de l'attractivité de son père. Par contre, l'aptitude d'une fille dépend beaucoup moins de la qualité du père, car la variance dans le succès reproducteur des femelles est plus faible. Il s'ensuit que, si elle peut contrôler le sexe de sa descendance, une femelle qui s'est accouplée avec un mâle attractif et de bonne qualité devrait produire préférentiellement des fils, particulièrement si l'attractivité est héritable. Ces fils auront une aptitude beaucoup plus élevée que celle des fils produits par des pères peu attractifs ou de moins bonne qualité. Par contre, une femelle qui s'est accouplée avec un mâle de faible qualité devrait produire préférentiellement des filles, car leur aptitude ne sera que légèrement plus faible que celle des filles avec un père de haute qualité.

Ces prédictions ont été testées dans 11 études portant sur 8 espèces d'oiseaux (West et Sheldon 2002). Les critères utilisés pour mesurer l'attractivité des mâles variaient beaucoup selon les études, allant du taux de survie hivernal au niveau de testostérone, en passant par la brillance du plumage dans les UV, la variété du répertoire vocal, la longueur des rectrices externes, la largeur de la bande pectorale, la taille de la tache frontale, ou même la couleur des bagues! Un biais significatif vers la production de mâles lorsque le père est attractif a été détecté dans 8 des 11 études. Par exemple, chez le gobe-mouche à collier *Ficedula albicollis*, la proportion de mâles dans la couvée augmente avec la taille de la tache frontale du père (Figure 11.7, Ellegren et al. 1996). West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse pour évaluer les résultats des diverses études de manière globale. Ils ont ainsi montré que, dans l'ensemble, il y a une allocation conditionnelle dans la direction prédite par la théorie, avec une augmentation de la proportion de fils lorsque le père est attractif (voir la Figure 11.15). Il faut toutefois relever que, même si elle a un effet significatif, l'attractivité du père n'explique que 4 % de la variance dans la sexe-ratio (West et Sheldon 2002). De plus, les résultats varient parfois entre différentes populations de la même espèce (Svensson et Nilsson 1996, Sheldon et al. 1999, Leech et al. 2001).

Figure 11.7 — Allocation conditionnelle en fonction de l'attractivité du père chez le gobe-mouche à collier *Ficedula albicollis*.

La tache frontale blanche des mâles adultes est un caractère sexuel secondaire. Les mâles avec une grande tache frontale ont un succès reproducteur plus élevé, et une plus grande probabilité d'être polygames. Il y a une corrélation positive entre la taille de la tache frontale du père et la proportion de mâles dans sa couvée ($R^2 = 0.08$, $p < 0.01$, $N = 79$ couvées).

D'après Ellegren et al. 1996.

11.5.2 Statut social de la mère chez les cerfs et les primates

La condition maternelle peut aussi influencer l'allocation selon les sexes. Toutefois, les prédictions sont plus difficiles à établir, car elles dépendent de particularités des traits d'histoire de vie. Dans certains cas, une augmentation des ressources maternelles pourrait profiter davantage aux mâles qu'aux femelles, par exemple si la sélection sexuelle sur la taille des mâles est forte (Trivers et Willard 1973). Si le nombre de petits par génération est faible, les mères en bonne condition devraient alors se spécialiser dans la production de mâles, et celles en moins bonne condition dans la production de femelles. Cette prédiction a été testée chez de nombreuses espèces d'ongulés. Sur l'île de Rum, en Ecosse, une population de cerfs élaphe *Cervus elaphus* est suivie depuis 1971. Une première étude a montré un biais dans la direction attendue, en fonction du rang social de la mère (Clutton-Brock et al. 1984). Premièrement, les mâles nés de mères dominantes avaient un succès reproducteur beaucoup plus élevé que les mâles nés de mères occupant des positions subordonnées. Par contre, le succès reproducteur des femelles n'était pas corrélé avec le rang social de leur mère. Deuxièmement, en accord avec les prédictions de Trivers et Willard (1973), la proportion de mâles à la naissance était fortement corrélée avec le rang social de la mère, les mères dominantes faisant plus de mâles. Toutefois, le suivi ultérieur de cette population a montré que cet effet a ensuite disparu au cours du temps (Kruuk et al. 1999). La proportion de naissances mâles a chuté pour les femelles dominantes, tout en restant constante pour les femelles subordonnées. Cette diminution dans la production de mâles était corrélée à une augmentation de la densité des cerfs (Figure 11.8), ainsi qu'à un accroissement des pluies hivernales. Kruuk et ses collègues ont proposé que le stress alimentaire associé à la densité et au climat ait provoqué une mortalité plus élevée des fœtus mâles, et que l'effet de ces variables environnementales ait masqué l'allocation conditionnelle selon le statut social de la mère. Plus généralement, les résultats obtenus dans plus de 15 espèces d'ongulés sont très variables (Hewison et Gaillard 1999). Certaines études ont montré que les mères en bonne condition produisent davantage de mâles, d'autres n'ont pas détecté d'association, et d'autres ont même détecté une corrélation inverse. Les études chez les cerfs, les porcs et les chevreuils indiquent aussi que la relation entre sexe-ratio et condition maternelle varie au sein de la même espèce. Il semble donc que l'effet de la condition maternelle sur la sexe-ratio dépende de divers facteurs, et varie selon les conditions environnementales. Par exemple, un investissement accru dans la reproduction peut affecter le succès reproducteur futur de la mère de manière variable, en fonction des conditions environnementales et démographiques. La grande variabilité des résultats obtenus chez les ongulés peut aussi s'expliquer par le fait que peu d'espèces remplissent toutes les conditions du modèle de Trivers et Willard. Il s'agit en particulier des espèces polygynes et à fort dimorphisme sexuel, comme le cerf, le mouflon et le daim. Toutefois, même chez ces espèces, une allocation conditionnelle en accord avec les prédictions de Trivers et Willard n'est que rarement observée (Hewison et Gaillard 1999).

Figure 11.8 — Allocation conditionnelle en fonction du statut social de la mère chez le cerf élaphe *Cervus elaphus*.

Les ronds noirs et la ligne continue représentent la proportion moyenne de mâles nés de femelles dominantes (chaque rond correspond à une année). Les ronds blancs et la ligne pointillée indiquent la proportion moyenne de mâles nés de femelles subordonnées. On voit que les femelles dominantes ont produit préférentiellement des mâles quand la densité de cerfs était faible, mais que cet effet a disparu lorsque la densité des cerfs a augmenté. Notons que ces données corrélationnelles ne démontrent pas un lien de causalité.

D'après Kruuk et al. 1999.

En fonction des traits d'histoire de vie et du système de reproduction, un supplément de ressources peut profiter davantage aux femelles qu'aux mâles. La prédiction est alors inversée: les mères en bonne condition devraient produire davantage de femelles. Par exemple, si les femelles héritent du territoire ou du statut social de leur mère, alors que les mâles se dispersent, la condition maternelle influencera plus le succès reproducteur des femelles que celui des mâles. Les femelles avec un territoire de bonne qualité ou un rang social élevé devraient produire préférentiellement des filles. Ces conditions s'appliquent à de nombreuses espèces de primates. Chez certaines espèces de babouins et de macaques, la proportion de femelles augmente effectivement en fonction du rang social de leur mère (Clutton-Brock 1991).

Pour résumer, les études sur l'allocation selon les sexes en rapport avec la condition maternelle suggèrent que les patterns d'allocation sont très variables, et qu'il n'y a pas de prédiction générale. Dans certains cas, un biais dans l'allocation selon les prédictions de Trivers et Willard est détecté. Toutefois, l'expression de ce biais semble dépendre des conditions. De nombreux autres facteurs de l'environnement et de l'histoire de vie, qui ne sont pas contrôlés dans les études corrélationnelles de terrain, peuvent affecter l'allocation selon les sexes et masquer l'effet de la condition maternelle.

Il est aussi intéressant de noter que les biais d'allocation en fonction de la condition maternelle peuvent avoir des conséquences importantes pour la conservation d'espèces rares, car un nourrissage artificiel peut modifier la sexe-ratio et augmenter les risques d'extinction (Tella 2001). Nous verrons en détail dans le chapitre 16 le cas du kakapo, *Strigops habroptilus*, un perroquet aptère Néozélandais en voie d'extinction, et dont les chances de survie ont été récemment augmentées grâce à la prise en compte de l'allocation différentielle en fonction de la condition maternelle.

11.5.3 Taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes

Si l'un des sexes profite davantage d'un supplément de ressources, la théorie prédit une allocation conditionnelle en fonction du type de ressources disponibles. Les meilleurs tests de cette prédiction ont été réalisés chez des guêpes parasitoïdes. Ces guêpes pondent leurs œufs dans le corps d'autres arthropodes, et leurs jeunes se développent en se nourrissant du corps de l'hôte. Chez beaucoup d'espèces, la mère ne pond qu'un seul œuf par hôte. L'hôte est paralysé ou tué au moment de la ponte. Il représente l'ensemble des ressources disponibles pour le descendant. Si l'hôte est petit, la larve de guêpe n'aura que peu de ressources, et donnera un adulte de petite taille. Si l'hôte est grand, la guêpe se développera en un adulte de grande taille. Globalement, une augmentation de la taille de l'hôte profite davantage à une femelle qu'à un mâle. Par exemple, chez la guêpe *Heterospilis prosopoidis* de la famille des Braconidés, une augmentation standardisée de la taille de l'hôte multiplie par 20 la fécondité des nouvelles femelles produites, et ne multiplie que par trois le nombre d'accouplements obtenus par les nouveaux mâles en conditions expérimentales (Charnov et al. 1981).

Compte tenu de ce résultat, la théorie de l'allocation conditionnelle fait une prédiction claire: si les femelles de guêpes parasitoïdes attaquent des hôtes de taille variable, elles devraient préférentiellement pondre des œufs mâles dans les hôtes de petite taille, et des œufs femelles dans les hôtes de grande taille. Cette allocation conditionnelle pourrait être facilitée par le mécanisme de détermination du sexe des

hyménoptères. Les mâles sont haploïdes et se développent à partir d'œufs non-fécondés, alors que les femelles sont diploïdes et proviennent d'œufs fécondés. Ce mécanisme pourrait permettre à la femelle de choisir avec précision le sexe de son descendant, en contrôlant la fécondation de l'œuf (section 11.9).

Les données empiriques expérimentales ont remarquablement confirmé les prédictions de l'allocation conditionnelle en fonction de la taille de l'hôte. Par exemple, Charnov et al. (1981) ont fait varier la taille et la fréquence des larves de charançons offertes à des guêpes parasitoïdes de la famille des Pteromalidés, *Lariophagus distinguendus*. En accord avec la théorie, les guêpes pondent préférentiellement des mâles dans les hôtes de petite taille, et préférentiellement des femelles dans les hôtes de grande taille. Le biais est très marqué, avec plus de 80 % de mâles qui émergent des hôtes de moins de 0.8 mm, et plus de 80% de femelles qui émergent des hôtes de plus de 1.2 mm (Figure 11.9). De plus, Charnov et ses collègues ont montré que les guêpes étaient capables de modifier leur stratégie et d'adapter la sexe-ratio à court terme, en fonction de la distribution et de la fréquence des tailles des hôtes (Figure 11.9). Pour cela, ils ont présenté aux guêpes des hôtes de deux tailles différentes, en alternance. Dans une série de mesures, un hôte focal était ainsi présenté en alternance avec des hôtes 0.4 mm plus grands. Dans une deuxième série de mesures, un hôte focal de même taille était présenté en alternance avec des hôtes 0.4 mm plus petits. Les guêpes ont réagi en pondant davantage de mâles dans les hôtes focaux quand ils étaient présentés en alternance avec des hôtes plus grands, et davantage de femelles dans les hôtes focaux quand ils étaient présentés en alternance avec des hôtes plus petits (Figure 11.9). À nouveau, l'effet est bien marqué. Par exemple, quand seuls des hôtes de 1.4 mm sont présentés, les guêpes pondent 15% de mâles. Quand les mêmes hôtes de 1.4 mm sont présentés alternativement avec des hôtes de 1.8 mm, la proportion de mâles grimpe à 30 %. À l'inverse, la proportion de mâles tombe à 2% lorsque les mêmes hôtes de 1.4 mm sont présentés en alternance avec des hôtes de 1.0 mm (Figure 11.9). La précision de l'adaptation de la sexe-ratio en fonction de la variabilité de l'environnement est donc remarquable.

Figure 11.9 — Allocation conditionnelle selon la distribution des tailles d'hôtes chez la guêpe parasitoïde *Lariophagus distinguendus*.

La proportion de mâles produits est indiquée en fonction de la taille des larves de charançons hôtes, estimée par le diamètre du tunnel creusé dans le grain de blé. Dans cette expérience, un nouvel hôte est offert aux guêpes toutes les 2.5 heures. Chaque point de la courbe A (trait continu) résulte de la présentation séquentielle de 20 hôtes focaux de taille identique. La proportion de mâles diminue lorsque la taille de l'hôte augmente.

Les courbes B et C démontrent que l'allocation est ajustée en fonction de la taille des autres hôtes disponibles. Dans ces deux cas expérimentaux, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec d'autres hôtes. Pour la courbe B, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec des hôtes 0.4 mm plus gros. Pour la courbe C, les hôtes focaux sont présentés en alternance avec des hôtes 0.4 mm plus petits.

On voit que les guêpes pondent plus de mâles dans les hôtes focaux quand ils sont rencontrés en alternance avec des hôtes plus gros (courbe B), et plus de femelles quand les autres hôtes disponibles sont plus petits (courbe C). Les guêpes ajustent donc la sexe-ratio à la ponte de manière très précise en fonction d'une part de la taille de l'hôte focal, et d'autre part de la taille des autres hôtes disponibles dans l'environnement. Cet ajustement de la sexe-ratio en fonction de la taille relative de l'hôte est rapide.

D'après Charnov et al. 1981.

Plus généralement, de très nombreuses études ont examiné en détail la sexe-ratio des descendants en fonction de la taille de l'hôte chez les guêpes parasitoïdes solitaires. West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse portant sur 65 études de 56 espèces. Globalement, la sexe-ratio est biaisée de manière significative dans la direction attendue, avec une relation positive entre taille de l'hôte et proportion de femelles (Figure 11.15). Dans les espèces de guêpes qui tuent ou paralysent leurs hôtes, la taille de l'hôte

explique en moyenne 19% de la variance dans la sexe-ratio. Dans les espèces qui ne tuent pas l'hôte au moment de la ponte, la corrélation entre la taille de l'hôte et la sexe-ratio est aussi significative, mais elle est moins marquée (5% de la variance expliquée). Cet ajustement conditionnel moins marqué peut s'expliquer par le fait que, comme l'hôte continue à croître après la ponte, les ressources effectives dont disposera chaque descendant sont plus difficiles à prédire (section 11.10).

11.5.4 Présence d'aides chez les oiseaux à reproduction coopérative

Chez certaines espèces d'oiseaux, les jeunes d'un seul sexe restent avec leurs parents et les aident à élever les nichées suivantes. Pour les parents, le bénéfice procuré par ces aides peut varier en fonction du nombre d'aides présents et de la qualité du territoire. S'ils ont déjà de nombreux aides, ou si leur territoire n'a que peu de ressources, un "aide" supplémentaire qui reste sur leur territoire peut en fait s'avérer coûteux pour les parents, parce qu'il consomme des ressources ou perturbe l'élevage de la nichée. La théorie de l'allocation conditionnelle prédit que les parents qui manquent d'aides par rapport à la qualité de leur territoire devraient produire préférentiellement le sexe coopératif. En revanche, les parents disposant d'un nombre d'aides suffisant par rapport à la qualité de leur territoire devraient se spécialiser dans la production du sexe qui se disperse.

Ces prédictions ont été testées avec un succès remarquable chez la rousserolle des Seychelles *Bebrornis sechellensis* (Komdeur et al. 1997, Komdeur 1998). Ces rousserolles ne pondent qu'un œuf par année. En général, les descendants mâles se dispersent, alors que les descendants femelles restent souvent avec leurs parents et les aident à élever les nichées suivantes. Les parents occupent le même territoire pendant plusieurs années. Dans les territoires de haute qualité, la présence d'une ou deux aides augmente le succès reproducteur des parents. En revanche, la présence d'aides dans les territoires de basse qualité, ou la présence de plus de deux aides dans les territoires de haute qualité, diminue le succès reproducteur des parents. Jan Komdeur et ses collaborateurs ont montré que la femelle de la rousserolle des Seychelles est capable d'ajuster précisément le sexe de son œuf unique (Figure 11.10 —). Si aucune aide n'est présente, les couples dans des territoires de basse qualité produisent près de 80% de mâles, alors que les couples dans des territoires de haute qualité produisent presque exclusivement des femelles, c'est-à-dire le sexe philopatrique et coopératif. Par contre, lorsque deux aides sont présentes, ces couples dans des territoires de haute qualité modifient leur stratégie d'allocation et produisent 85% de mâles. De plus, des couples qui vivaient sur des territoires de basse qualité et produisaient des fils ont immédiatement produit des femelles après leur transfert expérimental dans des territoires de haute qualité. L'effet de la présence d'aide a aussi été testé expérimentalement. Les couples avec deux aides qui produisaient des fils ont produit significativement plus de filles après qu'une des deux aides a été enlevée expérimentalement. Cette réponse précise et rapide est particulièrement remarquable, car le taux de survie des embryons est trop haut pour qu'une mortalité différentielle selon les sexes puisse expliquer ces différences de sexe-ratios. Les femelles sont donc capables de contrôler le sexe de leur œuf à la ponte, et cela malgré les contraintes imposées par le déterminisme chromosomique du sexe chez les oiseaux. Notons aussi que les rousserolles des Seychelles représentent un cas particulier où la compétition et la coopération entre les descendants femelles varient selon les couples, en fonction de deux facteurs écologiques locaux, la qualité du territoire et le nombre d'aides présentes. Dans la section 11.7, nous verrons d'autres exemples où la compétition et la coopération entre les descendants mâles ou femelles influencent l'allocation selon les sexes.

Figure 11.10 — Allocation conditionnelle selon la qualité du territoire et le nombre d'aides présents chez la rousserolle des Seychelles (*Bebrornis sechellensis*).

Les aides sont surtout des femelles. La présence d'aide diminue l'aptitude des parents dans des territoires de faible qualité, alors que la présence de une ou deux aides

augmente l'aptitude des parents dans des territoires de bonne qualité. En l'absence d'aides, les couples sur des territoires de faible qualité ont produit surtout des mâles, et les couples sur des territoires de haute qualité surtout des femelles (ronds pleins). La même tendance est observée lorsqu'une seule aide est présente (carrés pleins). Par contre, lorsque le nombre d'aide est égal ou supérieur à deux, les couples ont produit des mâles quelle que soit la qualité de leur territoire (triangles pleins).
D'après Komdeur et al. (1997).

L'adaptation conditionnelle de la sexe-ratio en fonction de la présence d'aides a également été testée dans trois autres espèces d'oiseaux. Une méta-analyse suggère un ajustement significatif de la sexe-ratio en fonction du besoin d'aide, c'est-à-dire un biais vers le sexe coopératif lorsque les aides sont rares (Figure 11.15). Environ 16% de la variance dans la sexe-ratio est expliquée par la présence ou l'absence d'aides (West et Sheldon 2002).

11.6 CONTROLE SOCIAL ET ASYMETRIES DE PARENTE

11.6.1 Sélection de parentèle et variations dans les degrés de parenté

Le retour sur investissement dépend de la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre les gènes du parti qui contrôle l'allocation (Figure 11.5). Dans les exemples précédents, nous avons considéré que la mère contrôlait entièrement l'allocation des ressources dans sa progéniture. Dans cette section, nous allons voir que chez certaines espèces vivant en groupes sociaux, d'autres individus peuvent chercher à influencer l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle en fonction de leur propre intérêt génétique, et au détriment de celui de la mère.

Ce type de conflit a été particulièrement bien documenté chez certaines espèces de guêpes, d'abeilles et de fourmis (ordre des hyménoptères). Ces espèces sont **eusociales** (voir le chapitre 13). Elles forment des colonies où seuls certains individus se reproduisent (les reines et les mâles), alors que d'autres individus sont des femelles ouvrières qui ne se reproduisent pas. Les ouvrières aident les reines à produire de nouvelles reines et de nouveaux mâles. Comme les ouvrières sont en général apparentées au couvain qu'elles aident à produire, elles transmettent indirectement des copies de leurs propres gènes à la génération suivante. L'altruisme apparent des ouvrières est donc le résultat de la sélection de parentèle (chapitre 2). Mais derrière cette coopération spectaculaire se cachent aussi des conflits d'intérêts entre les membres de la colonie (Keller et Chapuisat 1999). Ces conflits sont divers. Ils proviennent tous du fait que les membres de la colonie ne sont pas homogènes génétiquement, et qu'ils ont donc souvent des intérêts génétiques qui divergent partiellement. En particulier, les divers membres de la colonie ne sont pas tous apparentés de la même manière aux nouveaux mâles et aux nouvelles femelles que la colonie produit. Ces variations dans les degrés de parenté peuvent générer des conflits, car la capacité des nouveaux mâles et femelles à transmettre des copies des gènes d'autres individus dépend des degrés de parenté (Figure 11.5). Chaque individu pourrait donc chercher à promouvoir la propagation de ses propres gènes en favorisant les mâles ou les femelles avec lesquels il est le plus apparenté, au détriment d'autres individus moins apparentés.

En particulier, chez les hyménoptères, les reines et les ouvrières peuvent entrer en conflit à propos de l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle. L'origine de ce conflit est liée au déterminisme du sexe des hyménoptères. Ce groupe est haplo-diploïde: les femelles se développent à partir d'œufs fécondés et possèdent un double lot de chromosomes, alors que les mâles se développent à partir d'ovules non fécondés, qui ne contiennent que les chromosomes maternels (Figure 11.11). S'il n'y a

qu'une reine accouplée avec un seul mâle, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs ($r = 0.75$) qu'à leurs frères ($r = 0.25$). À cause de cette asymétrie dans les degrés de parenté, les ouvrières devraient investir préférentiellement dans les femelles, qui possèdent plus de copies de leurs propres gènes. Si la reine s'est accouplée avec plusieurs mâles, s'il y a plusieurs reines apparentées, ou si les ouvrières produisent des mâles, l'asymétrie de parenté des ouvrières envers les femelles et les mâles diminue, et le biais d'allocation devrait également diminuer. En revanche, la reine reste également apparentée à ses filles et à ses fils ($r = 0.5$), et pour elle l'équilibre correspond donc toujours à une allocation égale dans chaque sexe. Ces variations dans les degrés de parenté génèrent donc un conflit d'intérêt potentiel entre la reine et les ouvrières, car les ouvrières préfèrent investir davantage dans les femelles que les reines.

Figure 11.11 — Haplo-diploïdie, asymétrie de parenté et allocation selon les sexes chez les hyménoptères.

Chez les hyménoptères, le déterminisme haplo-diploïde du sexe provoque des asymétries de parenté. Les femelles (représentées par des ronds dans la figure) se développent à partir d'œufs fécondés, et les mâles (représentés par des rectangles) à partir d'ovules non fécondés. Les lettres indiquent des loci (segments d'ADN particuliers, gènes) et les numéros représentent les allèles (variants génétiques) à ces loci. Les mâles haploïdes transmettent tous leurs gènes à leurs filles, sans recombinaison. Par contre, les mâles n'ont jamais de fils, ni de père: ils ne reçoivent qu'un seul lot de chromosomes, de leur mère. Les femelles sont donc trois fois plus apparentées à leurs sœurs ($r = 0.75$, car trois-quarts de leurs allèles sont identiques par descendance) qu'à leurs frères ($r = 0.25$, car seulement un quart des allèles de la femelle possède des copies identiques par descendance dans un frère). Par contre, la reine est également apparentée à ses filles et à ses fils ($r = 0.5$, car un fils ou une fille transmet exactement la moitié des allèles de sa mère). Les degrés de parenté expriment donc la valeur d'un individu en termes de transmission de copies des gènes d'un autre individu. Par exemple, si le parti qui contrôle l'allocation est trois fois moins apparenté aux mâles qu'aux femelles, les mâles possèdent trois fois moins de copies des gènes du parti qui contrôle l'allocation. Dans ce cas, le retour sur investissement est égal lorsque trois fois plus de ressources sont allouées aux femelles qu'aux mâles, à l'échelle de la population.

La sélection de parentèle prédit donc que l'allocation selon les sexes va varier en fonction des asymétries de parenté, si les ouvrières contrôlent l'allocation. La théorie fait des prédictions quantitatives sur les biais d'allocation à l'échelle de la population, ainsi que sur les variations entre colonies. En examinant l'allocation selon les sexes, on peut donc tester s'il y a vraiment un conflit ouvert entre reines et ouvrières, et qui contrôle l'allocation. Plus généralement, les variations d'allocation entre populations ou entre familles permettent d'analyser l'importance des conflits entre membres d'une même famille, d'examiner comment ces conflits sont résolus, et de tester à la fois la sélection de parentèle et la théorie générale de l'allocation selon les sexes. C'est donc une approche particulièrement intéressante, en lien direct avec les grands principes de l'évolution.

11.6.2 Variations d'allocation entre les espèces

Trivers et Hare (1976) furent les premiers à combiner la sélection de parentèle et la théorie de la sexe-ratio de Fisher pour faire des prédictions sur l'allocation globale dans les populations d'hyménoptères sociaux. Si les ouvrières contrôlent complètement l'allocation, un biais d'allocation de 3:1 en faveur des femelles est attendu quand toutes les colonies ne contiennent qu'une seule reine accouplée avec un seul mâle. En

effet, les ouvrières sont toujours trois fois plus apparentées aux femelles qu'aux mâles, et l'asymétrie de parenté est de 3:1 dans toutes les colonies (Figure 11.11). Par contre, le biais vers les femelles devrait diminuer quand l'asymétrie de parenté diminue. Par exemple, si chaque colonie de la population ne contient qu'une seule reine accouplée avec deux mâles, l'asymétrie de parenté est de 2:1 dans toutes les colonies (la parenté des ouvrières vers les femelles est de 0.5, contre 0.25 vers les mâles). Le biais attendu dans la population est alors de 2:1 en faveur de la fonction femelle. Par contre, si les reines, et non les ouvrières, contrôlent l'allocation, un investissement égal dans chaque sexe est attendu quelle que soit la structure sociale et génétique de la colonie (Figure 11.11). Il est important de noter que lorsque les reines fondent les colonies sans l'aide des ouvrières, seules les femelles fertiles, c'est-à-dire les nouvelles reines, sont à prendre en compte dans le calcul de l'allocation selon les sexes.

Une analyse comparative

Trivers et Hare (1976) ont donc comparé l'allocation selon les sexes dans des populations de fourmis avec différents types de structure sociale, et donc différents niveaux d'asymétrie de parenté. Cette analyse a été ensuite répétée et complétée par de nombreux auteurs. Le résultat principal est que l'allocation dans les populations est globalement biaisée vers les femelles (1.7:1) dans 40 espèces monogynes (avec une seule reine par colonie), alors qu'elle est légèrement biaisée vers les mâles (1:1.25) dans 25 espèces polygynes (avec plusieurs reines par colonie; Pamilo 1990, Bourke et Franks 1995). Le biais significatif vers les femelles dans les colonies à une seule reine suggère que les ouvrières manipulent l'allocation en faveur de leurs sœurs, et au détriment de leurs frères moins apparentés. En particulier, ce biais vers les femelles dans les espèces monogynes (où l'asymétrie de parenté est grande) contraste fortement avec l'allocation dans les espèces polygynes (où l'asymétrie de parenté est plus petite si les reines sont apparentées, ce qui est en général le cas chez les fourmis). L'allocation significativement plus faible que 3:1 dans les espèces principalement monogynes peut s'expliquer de plusieurs façons. D'une part, l'asymétrie de parenté pourrait être plus petite que 3:1 si certaines colonies de ces populations possèdent plusieurs reines apparentées, si certaines reines se sont accouplées avec plusieurs mâles, ou si les ouvrières produisent parfois des mâles. D'autre part, il est aussi possible que les ouvrières n'exercent qu'un contrôle partiel sur l'allocation, et que l'investissement à l'échelle de la population se situe entre l'équilibre des reines et celui des ouvrières.

Quelques faiblesses de cette analyse

Cette comparaison entre espèces suggère donc que les ouvrières manipulent l'allocation en leur faveur, en accord avec la théorie de la sélection de parentèle et la théorie de la sexe-ratio de Fisher. Toutefois, la conclusion de cette analyse est affaiblie par divers facteurs corrélés qui pourraient contribuer à la différence d'allocation entre les espèces monogynes et polygynes, indépendamment des variations d'asymétrie de parenté (Pamilo 1990, Crozier et Pamilo 1996, Chapuisat et Keller 1999).

Premièrement, les variations de structure sociale sont souvent associées à des changements dans le système de reproduction et le mode de dispersion, qui peuvent également affecter l'allocation selon les sexes. Par exemple, dans les espèces à plusieurs reines par nid, les reines restent souvent dans leur nid d'origine, ou fondent des nids à proximité. Cette dispersion limitée des reines peut provoquer une compétition pour les ressources entre les femelles apparentées, et promouvoir un biais vers les mâles (section 11.7). De plus, dans les espèces polygynes les nouvelles colonies sont souvent formées par bourgeonnement. Dans ce cas, les reines qui fondent de nouvelles colonies sont accompagnées par des ouvrières, et ces ouvrières représentent un investissement dans la fonction femelle. Dans ces espèces, l'allocation mesurée à partir des reines et des mâles ailés pourrait donc sous-estimer l'investissement total dans les femelles (Pamilo 1991). Alexander et Sherman (1977) ont aussi suggéré qu'une allocation biaisée vers les femelles dans les espèces monogynes pourrait provenir de la compétition entre mâles apparentés (section 11.7). Toutefois, les données génétiques récentes suggèrent que les reines et les mâles des espèces monogynes s'accouplent en général au hasard lors de vols nuptiaux, et il est donc peu probable que le biais d'allocation vers les femelles chez ces espèces puisse provenir de la compétition entre mâles apparentés.

Un second problème des comparaisons entre espèces provient de la difficulté à mesurer le coût de production des mâles et des femelles (Boomsma 1989). Traditionnellement, l'allocation est mesurée en termes d'énergie, estimée à partir de la masse des individus de chaque sexe. Cette approche est délicate, car chez les fourmis les reines sont souvent plus grandes que les mâles, et elles contiennent davantage de lipides et moins de sucres. Le métabolisme et le coût de production par unité de masse peuvent donc être plus bas chez les reines que chez les mâles, particulièrement quand le dimorphisme entre les reines et les mâles est élevé. Comme le dimorphisme entre les sexes est plus grand chez les espèces monogynes que chez les espèces polygynes, le biais vers les femelles dans les espèces monogynes pourrait avoir été systématiquement surestimé (Boomsma 1989). De plus, la ressource limitant la production des reines et des mâles n'est pas forcément l'énergie, ce qui peut rendre les comparaisons entre espèces problématiques.

Enfin, un problème courant dans les comparaisons interspécifiques est que chaque espèce ne représente pas toujours un point indépendant, à cause de liens phylogénétiques (voir le chapitre 3). Pour résumer, le biais vers les femelles dans les espèces de fourmis monogynes, et son absence dans les fourmis polygynes, suggère que les ouvrières manipulent l'allocation en fonction des asymétries de parenté, mais ce résultat est affaibli par plusieurs problèmes de mesure entre espèces et par divers facteurs corrélés qui peuvent également affecter l'allocation selon les sexes.

11.6.3 Variations d'allocation entre les colonies: théorie des "sexe-ratios spécialisées"

Une approche plus puissante pour examiner si les ouvrières manipulent l'allocation en fonction des asymétries de parenté consiste à examiner les variations conditionnelles d'allocation entre colonies à l'intérieur de la même population. Si les ouvrières contrôlent l'allocation, et si l'asymétrie de parenté varie entre les colonies de la même population, la théorie des "sexe-ratios spécialisées" ("split sex ratio theory" en anglais) prédit que certaines colonies devraient produire préférentiellement un sexe ou l'autre (Nonacs 1986, Boomsma et Grafen 1990, 1991). Plus précisément, les colonies où l'asymétrie de parenté est grande par rapport à la moyenne de la population devraient produire préférentiellement des reines. À l'inverse, les colonies où l'asymétrie de parenté est petite par rapport à la moyenne de la population devraient se spécialiser dans la production de mâles. Les prédictions quantitatives précises dépendent de la fréquence des colonies avec différents niveaux d'asymétrie de parenté (Figure 11.12). Généralement, les colonies dans une certaine classe d'asymétrie de parenté devraient ne produire qu'un seul sexe, alors que les colonies dans l'autre classe devraient produire les deux sexes dans une proportion telle que l'allocation à l'échelle de la population corresponde exactement à leur asymétrie de parenté (Figure 11.12).

Figure 11.12 — Théorie des "sexe-ratios spécialisées" chez les hyménoptères sociaux.

Cette théorie (Boomsma et Grafen 1990, 1991) examine les variations d'allocation selon les sexes entre les colonies d'une population, en fonction de leurs variations d'asymétrie de parenté. Le présupposé de base est que les ouvrières contrôlent entièrement l'allocation et qu'il y a panmixie à l'échelle de la population. Les ouvrières font varier l'allocation en fonction à la fois de leur degré de parenté vers les femelles et les mâles (asymétrie de parenté dans leur colonie, voir Figure 11.11) et de l'allocation globale à l'échelle de la population. Dans l'exemple présenté ici, toutes les colonies de la population ont une seule reine. Dans certaines colonies, la reine s'est accouplée avec un seul mâle, et l'asymétrie de parenté est de 3:1. Dans le reste des colonies, la reine s'est accouplée avec deux mâles qui contribuent chacun pour moitié à la progéniture femelle, et l'asymétrie de parenté est de 2:1. La figure indique la proportion de femelles qui devraient être produites par les colonies où la reine s'est accouplée une et deux fois (lignes épaisses 1 et 2, respectivement), en fonction de la proportion de colonies avec un

ou deux accouplements dans la population (axe horizontal). Les colonies où l'asymétrie de parenté est grande se spécialisent dans les femelles, et celles où l'asymétrie est petite se spécialisent dans les mâles. En fonction de la fréquence des colonies où l'asymétrie de parenté est petite (qui correspond à la proportion des accouplements multiples de l'axe horizontal), les colonies d'une classe d'asymétrie se spécialisent entièrement dans la production d'un seul sexe. Les colonies de l'autre classe équilibrent la sexe-ratio en produisant les deux sexes, de façon à ce que l'allocation dans la population corresponde à leur asymétrie de parenté. L'allocation moyenne dans la population est indiquée par la ligne fine: elle correspond soit à 0.75 (3 femelles pour un mâle) si les colonies avec des reines accouplées une fois équilibrent la sexe-ratio, soit à 0.67 (2 femelles pour un mâle) si les colonies avec des reines accouplées deux fois équilibrent la sexe-ratio.

Figure d'après Boomsma (1996).

Une théorie subtile

Un exemple permet d'illustrer la logique de cette théorie. Considérons une population monogyne où, dans la plupart des colonies, la reine ne s'est accouplée qu'avec un seul mâle. Dans ces colonies, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères (Figure 11.11). Pour les ouvrières de ces colonies, le retour sur investissement est égal lorsqu'à l'échelle de la population, trois fois plus de ressources sont allouées aux femelles qu'aux mâles, ce qui compense exactement la parenté trois fois plus faible des ouvrières vers leurs frères que vers leurs sœurs. Considérons maintenant que, dans quelques colonies de cette population, les reines se soient accouplées avec deux mâles qui contribuent chacun pour moitié à la paternité. Ces quelques colonies contiennent un mélange de sœurs ($r = 0.75$) et de demi-sœurs ($r = 0.25$), et, en moyenne, les ouvrières ne sont plus que deux fois plus apparentées aux femelles qu'aux mâles. Dans ce cas, pour les ouvrières de ces colonies, le retour sur investissement est plus grand en ne produisant que des mâles. En effet, comme l'allocation dans la population est proche de 3:1 à cause de la prédominance des colonies où la reine s'est accouplée avec un seul mâle, le succès reproducteur des mâles, relativement aux ressources investies, est presque trois fois plus élevé que celui des femelles. Les ouvrières des colonies où la reine s'est accouplée avec deux mâles transmettront donc plus de copies de leurs gènes en investissant toutes les ressources dans leurs frères, qui sont deux fois moins apparentés que leurs sœurs, mais ont un succès reproducteur relatif presque trois fois plus grand. À l'inverse, les ouvrières dans les colonies où la reine ne s'est accouplée qu'une fois, et où l'asymétrie de parenté est plus forte que la moyenne de la population, transmettront plus de copies de leurs gènes en investissant préférentiellement les ressources dans leurs sœurs, jusqu'à ce que l'allocation dans la population soit proche de 3:1 (Figure 11.12).

Essentiellement, la théorie des "sexe-ratios spécialisées" applique la théorie générale de l'allocation selon les sexes au cas particulier des populations d'hyménoptères sociaux dans lesquelles l'asymétrie de parenté varie entre les colonies. La théorie prédit que les ouvrières devraient favoriser le sexe qui transmet le mieux les copies de leurs propres gènes, relativement aux ressources investies (section 11.3.3). Ce retour sur investissement varie entre les colonies en fonction des variations dans la structure familiale, qui affectent les degrés de parenté des ouvrières vers les femelles et les mâles. La théorie prédit donc une spécialisation conditionnelle des colonies dans la production du sexe le plus profitable, si les ouvrières contrôlent l'allocation. Il s'agit d'un cas particulier d'allocation conditionnelle qui varie entre les familles (section 11.4).

Cette théorie des "sexe-ratios spécialisées" fait des prédictions quantitatives précises, qui peuvent être testées dans des populations où l'asymétrie de parenté varie entre les colonies. En examinant les variations d'allocation entre des colonies qui diffèrent par un seul facteur altérant leur asymétrie de parenté, on peut examiner si les ouvrières manipulent l'allocation en leur faveur. Plus généralement, on peut tester l'impact de la sélection de parentèle et le bien-fondé de la théorie de l'allocation selon les sexes dans de

nombreuses espèces ou populations indépendantes, en évitant la plupart des facteurs corrélés qui affectent les comparaisons entre espèces (section 11.6.2). De plus, l'asymétrie de parenté peut parfois être manipulée expérimentalement.

Tests empiriques de cette théorie

Une allocation qui varie entre les colonies en fonction des asymétries de parenté a été observée chez une vingtaine d'espèces d'hyménoptères sociaux (voir Queller et Strassmann 1998 pour une synthèse, ainsi que Hastings et al. 1998, Henshaw et al. 2000, Walin et Seppä 2001, et Hammond et al. 2002 pour les études les plus récentes). Dans tous ces cas, les colonies où l'asymétrie de parenté est grande ont produit plus de femelles que les colonies où l'asymétrie de parenté est petite, comme prédit par la théorie des "sexe-ratios spécialisées" (Boomsma et Grafen 1990, 1991). Ces résultats empiriques indiquent que les ouvrières manipulent conditionnellement l'allocation dans leur propre intérêt génétique.

Une telle spécialisation conditionnelle dans la production d'un sexe ou l'autre a été observée lorsque les différences d'asymétrie de parenté étaient produites par diverses sources: 1) en fonction du nombre d'accouplements de la reine chez des populations de fourmis monogynes (Sundström 1994, Sundström et al. 1996a, Figure 11.13), 2) en fonction du nombre de reines chez des fourmis et des guêpes (Herbers 1984, Queller et al. 1993, Chan et Bourke 1994, Deslippe et Savolainen 1995, Evans 1995, Hastings et al. 1998, Henshaw et al. 2000, Walin et Seppä 2001, Hammond et al. 2002), et 3) en fonction du remplacement de la reine par une fille chez des abeilles halictes (Boomsma 1991, Mueller 1991, Packer et Owen 1994). Chez l'abeille halicte *Augochlorella striata*, l'asymétrie a pu être manipulée expérimentalement, en enlevant la reine qui est alors remplacée par l'une de ses filles. Ce remplacement de reine fait que l'asymétrie de parenté passe de 3:1 à 1:1, car les ouvrières sont également apparentées à leurs neveux et nièces. Comme prédit par la théorie des "sexe-ratios spécialisées", les nids avec la reine d'origine ont produit significativement plus de femelles que les nids où la reine a été remplacée (Mueller 1991).

Figure 11.13 — Allocation conditionnelle en fonction des asymétries de parenté dans une population monogyne de la fourmi *Formica exsecta*.

Les colonies où la reine s'était accouplée avec un seul mâle (grande asymétrie de parenté) ont produit préférentiellement des femelles (barres blanches). En revanche, les colonies où la reine s'était accouplée avec plusieurs mâles (petite asymétrie de parenté) ont produit préférentiellement des mâles (barres noires). Ces résultats sont en accord avec la prédiction de la théorie des "sexe-ratios spécialisées". Ils indiquent que les ouvrières manipulent conditionnellement l'allocation pour favoriser la transmission de copies de leurs propres gènes.

D'après Sundström et al. (1996).

Cette spécialisation conditionnelle des colonies dans la production d'un sexe ou l'autre démontre clairement que la sélection de parentèle et les degrés de parenté ont un fort impact sur l'allocation selon les sexes chez les hyménoptères sociaux. Plus généralement, ces données confirment le bien-fondé de la théorie de l'évolution basée sur la sélection au niveau des gènes. En effet, en biaisant l'allocation de manière conditionnelle en fonction de la parenté, les ouvrières maximisent la transmission de copies de leurs propres gènes. Cette réponse dépend à la fois de l'asymétrie de parenté dans leur propre colonie et de l'allocation dans les autres colonies de la population, le tout dans un contexte intra-colonial conflictuel, ce qui constitue un problème complexe (Figure 11.12). Au cours de millions d'années d'évolution, les ouvrières ont donc été sélectionnées pour biaiser l'allocation de manière adaptative. La question cognitive de savoir comment les ouvrières acquièrent l'information nécessaire à leurs prises de décision reste ouverte. Les ouvrières estiment probablement l'asymétrie de parenté dans leur colonie à l'aide d'indices simples, tels que le nombre de reines ou le niveau de diversité génétique dans le nid.

Le contrôle de l'allocation par les ouvrières n'est toutefois pas universel, et dans certains cas les ouvrières ne manipulent pas l'allocation de leur colonie en fonction des asymétries de parenté. Chez les fourmis polygynes, les prédictions sont complexes, car plusieurs facteurs comme la compétition entre les reines et le besoin de produire des reines de remplacement covarient avec le nombre de reines et l'asymétrie de parenté. De plus, les variations dans le nombre de reines ne correspondent pas toujours à un changement d'asymétrie de parenté, en particulier lorsque les reines ne sont pas apparentées. Il n'est donc pas surprenant que, chez plusieurs espèces de fourmis polygynes, l'allocation par colonie ne semble que mal corrélée avec les variations d'asymétries de parenté (Pamilo et Seppä 1994, Aron et al. 1999, Brown et Keller 2000).

Il y a également des situations où les reines exercent un fort contrôle sur l'allocation. Un exemple récent provient d'une population monogyne de la fourmi de feu, *Solenopsis invicta* (Passera et al. 2001). Dans cette population, les colonies produisent préférentiellement un sexe ou l'autre, alors que l'asymétrie de parenté est de 3:1 dans toutes les colonies. L'échange expérimental de reines entre des colonies qui produisaient principalement des mâles et des colonies qui produisaient principalement des femelles a provoqué une inversion du biais d'allocation: les colonies auparavant spécialisées dans les mâles se sont mises à produire préférentiellement des femelles, et réciproquement. Les reines ont donc un fort effet sur l'allocation dans cette population, probablement grâce à leur influence sur la proportion d'œufs haploïdes (section 11.9). Chez la fourmi *Pheidole desertorum*, les variations d'allocation en l'absence de variation dans l'asymétrie de parenté suggèrent également que les reines contrôlent partiellement la sexe-ratio (Helms 1999). Ces cas ne sont pas surprenants, car l'allocation selon les sexes constitue une zone de conflits ouverts entre la reine et les ouvrières. Dans une telle course aux armements, un parti ou l'autre peut imposer son équilibre, en fonction de son pouvoir relatif et de ses possibilités de manipulation (section 11.9). De plus, ce genre de système est éminemment dynamique, et l'allocation peut donc fluctuer entre l'équilibre pour les ouvrières et celui pour les reines.

En conclusion, chez les hyménoptères sociaux, les ouvrières influencent souvent l'allocation en fonction de leur intérêt génétique, mais leur contrôle n'est ni universel, ni total.

11.7 COMPETITION ET COOPERATION ENTRE INDIVIDUS APPARENTES

Le retour sur investissement pour la production d'un mâle ou d'une femelle peut être affecté par les interactions entre descendants apparentés. Quatre situations peuvent se présenter, selon le sexe des descendants qui interagissent (mâles ou femelles) et le type d'interaction entre individus apparentés (compétition ou coopération, tableau 11.2). Dans ces situations, la théorie prédit une allocation biaisée vers le sexe qui, par l'absence de compétition ou par la coopération, amène la plus grande augmentation d'aptitude inclusive pour les parents.

TABLEAU 11.2 — LES QUATRE TYPES D'INTERACTIONS ENTRE INDIVIDUS APPARENTÉS DU MEME SEXE, ET LEUR EFFET SUR L'ALLOCATION.

Sexe	Type d'interactions entre individus apparentés	Effet sur l'allocation
Mâles	Compétition pour les accouplements ou les ressources	Biais vers les femelles
Mâles	Coopération augmentant les accouplements ou les ressources	Biais vers les mâles
Femelles	Compétition pour les ressources	Biais vers les mâles
Femelles	Coopération augmentant les ressources	Biais vers les femelles

Compétition entre mâles apparentés

Hamilton (1967) fut le premier à relever que l'allocation stable dans les mâles et les femelles peut dévier fortement de 1:1 si les accouplements n'ont pas lieu au hasard dans la population. Considérons le cas extrême où tous les accouplements ont lieu à l'intérieur de petits groupes constitués d'une seule famille (Figure 11.14). Dans ce cas, toutes les femelles s'accouplent avec leurs frères. Les mâles ne sont jamais en compétition avec d'autres mâles non apparentés pour obtenir des accouplements, et toute la compétition entre mâles a lieu entre des frères. Pour la mère, cette compétition entre ses fils diminue la valeur des mâles: en effet, les copies de ses gènes présents dans un fils entrent en compétition avec d'autres copies de ses gènes présents dans les autres fils (Figure 11.14, famille 1). Si un seul mâle est capable d'inséminer toutes les femelles, la mère maximise son retour sur investissement en ne produisant qu'un seul fils et en investissant tout le reste des ressources dans ses filles (Figure 11.14, famille 2). Cette compétition locale entre les mâles ("*local mate competition*", Hamilton 1967) peut donc provoquer un fort biais d'allocation en faveur des femelles.

Figure 11.14 — Compétition entre mâles apparentés et allocation selon les sexes.

Si les accouplements ont exclusivement lieu entre les descendants de la même famille, il y a une forte compétition entre les mâles apparentés. Cela diminue le retour sur investissement associé à la production de plusieurs mâles (cas de la famille 1). Les familles qui biaisent l'allocation en faveur des femelles minimisent cette compétition et maximisent la transmission de leurs gènes à la troisième génération. À l'extrême, un seul mâle est suffisant pour inséminer toutes les femelles (cas de la famille 2).

Un exemple extrême de compétition entre mâles apparentés est celui de *Acarophenax tribolii*. Ces acariens ont des mœurs assez particulières. Les jeunes se développent dans le corps maternel, qu'ils dévorent de l'intérieur. Les accouplements ont lieu entre frères et sœurs à l'intérieur de la mère. En général, un seul mâle est produit. Ce mâle s'accouple avec ses nombreuses sœurs, puis il meurt avant même d'être né, sans avoir quitté le corps maternel (Hamilton 1967).

D'autres exemples de compétition entre mâles apparentés ont été bien documentés chez diverses espèces d'acariens, de guêpes parasitoïdes, et en particulier de guêpes des figuiers. Ces guêpes pollinisent les fleurs des figuiers et pondent leurs œufs à l'intérieur du fruit. Le couvain se développe dans la figue, et les accouplements ont lieu à l'intérieur du fruit, avant que les femelles ne se dispersent. Quand la figue ne

contient que la progéniture d'une seule femelle, la compétition entre mâles apparentés est forte, et la sexeratio est fortement biaisée en faveur des femelles (de l'ordre de 9 femelles pour 1 mâle). Par contre, quand la figue contient les descendants de plusieurs guêpes, la compétition entre mâles apparentés diminue, et la proportion de mâles dans la progéniture augmente (Herre 1985, 1987).

Coopération entre mâles apparentés

À l'inverse, il arrive parfois que des mâles apparentés coopèrent pour obtenir des accouplements ("*local mate enhancement*"). Le retour sur investissement augmente alors si plusieurs mâles sont produits simultanément. Chez les lions, où les mâles d'une même cohorte forment des coalitions qui cherchent à conquérir un groupe de femelles, l'aptitude individuelle des mâles augmente fortement en fonction du nombre de mâles dans leur cohorte. En accord avec la prédiction théorique, la proportion de mâles est plus élevée dans les grandes cohortes que dans les petites (Packer et Pusey 1987).

Compétition entre femelles apparentées

Des processus symétriques s'appliquent aux femelles. Des femelles apparentées peuvent entrer en compétition pour les ressources ("*local resource competition*", Clark 1978), en particulier lorsque les femelles sont philopatrices. Cette compétition entre apparentés diminue la valeur des femelles, et tend à biaiser l'allocation vers les mâles. Chez les primates, la proportion de femelles à la naissance est moins forte dans les espèces où les femelles sont philopatrices que dans les espèces où elles ne le sont pas (Johnson 1988). Chez les fourmis polygynes, les reines restent souvent dans leur nid d'origine, et l'allocation est fréquemment biaisée vers les mâles (Bourke et Franks 1995). Chez les abeilles ou les fourmis légionnaires, les colonies fissionnent. Les nouvelles reines entrent alors en forte compétition avec leur mère ou leurs sœurs, car elles doivent partager la ressource précieuse que constituent les ouvrières. En revanche, les mâles se dispersent et s'accouplent au hasard. Chez ces espèces, les colonies produisent beaucoup plus de mâles que de reines.

Coopération entre femelles apparentée

Finalement, il peut aussi arriver que les femelles apparentées coopèrent afin d'obtenir plus de ressources ("*local resource enhancement*", Schwarz 1988). C'est apparemment le cas chez l'abeille *Exoneura bicolor*, où plusieurs femelles issues du même nid s'associent pour élever leurs descendants (Schwarz 1988). Chez certains oiseaux où les femelles aident leurs parents, comme les rousserolles des Seychelles, un biais d'allocation vers les femelles est également attendu dans certaines familles, selon les conditions (section 11.5.4).

Pour résumer, la compétition et la coopération entre individus apparentés peuvent provoquer de forts biais d'allocation, tant à l'échelle de la population qu'à celle de la famille. Il est intéressant de noter que les interactions compétitives et coopératives entre individus issus de la même localité jouent également un rôle fondamental dans l'évolution du comportement de dispersion de chaque sexe (Perrin et Mazalov 2000; voir le chapitre 8). L'évolution de la dispersion et de l'allocation selon les sexes sont donc interdépendantes, via l'effet des interactions compétitives et coopératives entre apparentés. En modulant la compétition et la coopération locale, la dispersion de chaque sexe peut influencer l'évolution de l'allocation selon les sexes. Réciproquement, l'allocation dans chaque sexe peut également influencer l'évolution du comportement de dispersion des mâles et des femelles.

11.8 LOCUS DE CONTROLE ET HEREDITE NON MENDELIENNE

L'allocation selon les sexes dépend du mode d'hérédité des éléments génétiques qui contrôlent la sexeratio et l'allocation. La plupart des modèles font le présupposé implicite que l'allocation est contrôlée par

des gènes autosomaux des parents, qui sont hérités de manière mendélienne et sont transmis de la même façon par les mâles et les femelles. Toutefois, si les gènes qui contrôlent l'allocation ne sont pas transmis avec la même probabilité par les mâles et les femelles, ces gènes sont fortement sélectionnés pour biaiser l'allocation en faveur du sexe qui les transmet le plus efficacement. Nous avons déjà examiné un tel cas dans la section 11.6. Chez les hyménoptères sociaux, les gènes présents dans les ouvrières sont davantage transmis par les femelles que par les mâles, à cause de l'hérédité non mendélienne des gènes qui est associée au déterminisme du sexe basé sur l'haplo-diploïdie (Figure 11.11). Si les gènes présents dans les ouvrières contrôlent l'allocation, ils provoquent un biais vers les femelles (section 11.6). Un biais plus extrême encore est attendu si les gènes qui contrôlent l'allocation ne sont transmis que par un seul parent. Les chromosomes sexuels, certains chromosomes surnuméraires et les facteurs cytoplasmiques (mitochondries, parasites intracellulaires) ne sont transmis que par un sexe. Ces éléments génétiques pourraient chercher à biaiser l'allocation, car de leur point de vue toutes les ressources devraient être investies dans le seul sexe assurant leur transmission. Dans certains cas, un grave conflit peut donc éclater entre les éléments génétiques qui possèdent des modes d'héritabilité différents.

Chromosomes sexuels

Considérons tout d'abord le cas des chromosomes sexuels. Par exemple, prenons une espèce où, comme chez les mammifères, le sexe mâle est déterminé par la combinaison des chromosomes hétérogamétiques XY, et le sexe femelle par la combinaison des chromosomes XX. Le chromosome Y n'est donc transmis que par les mâles. Si un gène situé sur le chromosome Y est capable d'influencer la sexe-ratio, par exemple en provoquant une distorsion de la méiose, il devrait fortement biaiser l'allocation en faveur des mâles (Hamilton 1967). En effet, pour ce gène, l'allocation est stable lorsqu'aucune ressource n'est investie dans les femelles, qui ne contiennent jamais de chromosome Y. Un mutant du chromosome Y qui aurait un contrôle total de la sexe-ratio devrait empêcher la transmission du chromosome X provenant du mâle, afin que seuls des fils soient produits. Si un tel mutant apparaît, il va se répandre dans la population, et la proportion de mâles va augmenter jusqu'à provoquer l'extinction de la population par manque de femelles. Un tel mutant a donc tendance à provoquer sa propre disparition, ainsi que celle des gènes avec lesquels il est associé. Ces autres gènes pourraient neutraliser le mutant en inactivant le locus qui biaise l'allocation, et il est possible que le faible nombre de gènes actifs sur le chromosome Y soit le résultat de ce conflit génétique (Hamilton 1967). Plus généralement, les cas de distorsion méiotique par les chromosomes sexuels sont difficiles à observer. En effet, soit la distorsion est inactivée par des gènes de suppression, soit le gène de distorsion augmente en fréquence et la population diminue jusqu'à l'extinction. Malgré cette difficulté d'observation, divers cas où des gènes liés aux chromosomes sexuels influencent la méiose et biaisent la sexe-ratio en leur faveur ont été décrits chez les diptères (mouches et moustiques), les lépidoptères (papillons) et les rongeurs (Werren et Beukeboom 1998, Jaenike 2001).

Chromosomes surnuméraires

Dans certains cas, un élément génétique parasite peut aussi influencer la sexe-ratio. Chez la guêpe parasitoïde *Nasonia vitripennis*, on trouve parfois un petit chromosome surnuméraire appelé *psr* (Nur et al. 1988). Comme tous les hyménoptères, ces guêpes sont haplo-diploïdes: si un œuf est fécondé, il se développe normalement en une femelle diploïde, alors qu'un ovule non fécondé se développe en un mâle haploïde. Curieusement, *psr* ne se trouve que chez les mâles, alors qu'en général les mâles ne transmettent aucun matériel génétique à leurs fils. En fait, *psr* manipule le processus de détermination du sexe pour favoriser sa propre transmission. Si un père possède *psr*, tous les autres chromosomes paternels ne se condensent pas correctement lors de la première division mitotique de l'embryon (Nur et al. 1988). Après la fécondation, tout le génome paternel est donc éliminé, à l'exception de *psr*. Il ne restera que les chromosomes maternels et le chromosome surnuméraire *psr*. Le descendant devenu haploïde se développera en un mâle, qui transmettra à son tour *psr* à d'autres mâles, en détruisant les chromosomes reçus de sa mère, et en empêchant la production de femelles. *Psr* est donc un élément génétique ultra-égoïste. Il saute de génération en génération en détruisant à chaque fois tout le génome qui l'accompagne.

Il favorise sa propre transmission au détriment de tous les autres gènes de l'individu dans lequel il se trouve. Incidemment, il transforme des femelles en mâles, et biaise la sexe-ratio en faveur des mâles jusqu'à provoquer l'extinction locale de la population.

Facteurs cytoplasmiques

Les facteurs cytoplasmiques sont un autre exemple d'éléments à hérédité non mendélienne qui peuvent avoir un fort effet sur l'allocation selon les sexes. Ces facteurs sont transmis uniquement par la mère, avec le cytoplasme de l'ovule. S'ils se trouvent dans un descendant mâle, ils ne passent pas à la génération suivante. Les facteurs cytoplasmiques sont donc fortement sélectionnés pour biaiser l'allocation en faveur des femelles. Les *Wolbachias*, des bactéries proche des Rickettsies, sont présentes chez de nombreux arthropodes (Werren 1997). Ces parasites intracellulaires sont transmis avec le cytoplasme de l'œuf. Les *Wolbachias* sont capables d'augmenter leur taux de transmission en favorisant la production de femelles infectées. Elles manipulent leur hôte de diverses manières. Selon les cas, elles peuvent provoquer la mort des mâles, féminiser des mâles génétiques, induire la production de femelles par parthénogenèse, ou provoquer des incompatibilités cytoplasmiques de sorte que les femelles non-infectées qui s'accouplent avec des mâles infectés ne produisent pas ou peu de descendants femelles (Werren 1997).

****ICI MICHEL:** je vais demander à Thierry Rigaud s'il n'a pas une figure pour expliciter ce cas particulier.

Pour résumer, les chromosomes sexuels, divers éléments génétiques égoïstes et certains parasites intracellulaires peuvent occasionnellement avoir un fort effet sur l'allocation selon les sexes, au moins de manière transitoire. L'impact de ces divers partis (ou éléments génétiques) sur l'allocation selon les sexes dépend de leur mode d'hérédité, de leurs moyens d'action, et de leur dynamique dans la population.

11.9 MECANISMES PROXIMAUX PERMETTANT DE MANIPULER L'ALLOCATION

L'allocation selon les sexes représente une aire de conflits potentiels permanents, entre les gènes et entre les individus. Chaque parti peut chercher à biaiser l'allocation en sa faveur, et les mécanismes de manipulation sont très divers. Toutefois, les divers partis ne sont pas totipotents, et certaines contraintes limitent leurs possibilités de manipulation. De plus, les autres partis peuvent empêcher que l'allocation ne soit biaisée en leur défaveur. L'issue du conflit dépend donc du pouvoir de chaque parti, ainsi que des coûts et des bénéfices associés à la manipulation. Les possibilités de manipulation dépendent beaucoup des détails du système considéré, et en particulier du déterminisme du sexe.

Déterminisme chromosomique

Si le sexe est déterminé de manière chromosomique, comme chez les oiseaux et les mammifères, la ségrégation des chromosomes sexuels lors de la méiose résulte normalement en une sexe-ratio de 1:1 au moment de la fécondation. Toutefois, la sexe-ratio peut être manipulée avant ou pendant la conception, en influençant la ségrégation des chromosomes sexuels lors de la méiose, ou en favorisant les gamètes avec une combinaison donnée de chromosomes sexuels lors de la fécondation (voir chapitre 9 section 9.5). Chez les oiseaux, les mécanismes permettant de manipuler la sexe-ratio lors de la fécondation demeurent très mal connus, mais la précision de la sexe-ratio conditionnelle à la ponte dans certains cas particuliers suggère l'existence d'un mécanisme de contrôle efficace (Komdeur et al. 1997, Badyaev et al. 2002). Il a été proposé que la ségrégation des chromosomes sexuels puisse être influencée par le taux d'hormones stéroïdes incorporées dans leurs œufs par les femelles, qui sont le sexe hétérogamétique chez les oiseaux (Petrie et al. 2001). Chez les mammifères, la sexe-ratio lors de la fécondation dépend partiellement de la fréquence des copulations, ainsi que du moment de l'insémination par rapport à celui de l'ovulation (Krackow 1995). Les mécanismes impliqués comprennent des différences de mobilité et de survie des

spermatozoïdes portant le chromosome X ou Y. Ces différences peuvent être influencées par les taux d'hormones, et en particulier par le pic d'hormone lutéinisante au moment de l'ovulation..

Déterminisme environnemental

Le sexe est déterminé par des facteurs environnementaux au début du développement chez de nombreux reptiles (voir au chapitre 4), chez quelques poissons, ainsi que chez certains invertébrés. Par exemple, chez beaucoup d'espèces de tortues et de crocodiles, le sexe des descendants dépend de la température du nid. Les parents peuvent alors influencer la sexe-ratio en choisissant le site du nid, ou en agissant sur les conditions d'incubation. Bien évidemment, la sexe-ratio chez ces espèces est fortement influencée par les variations environnementales, et une large part des variations d'allocation n'est pas expliquée par les modèles classiques d'allocation selon les sexes (Bull et Charnov 1988, Freedberg et Wade 2001).

Déterminisme haplo-diploïde

Chez les espèces haplo-diploïdes, qui comprennent tous les hyménoptères et de nombreux autres groupes d'invertébrés, les mâles se développent d'ordinaire à partir d'ovules non fécondés (haploïdes), et les femelles à partir d'œufs fécondés (diploïdes). Ce mode de déterminisme du sexe permet aux femelles de contrôler de manière très précise le sexe de leurs descendants, en maîtrisant la fécondation des œufs. En général, les reines des hyménoptères sociaux ne s'accouplent qu'une fois dans leur vie, et stockent le sperme dans un organe particulier appelé spermathèque. Lorsqu'elles veulent féconder un œuf, les reines libèrent quelques spermatozoïdes au moment de la ponte. Les reines des abeilles semblent avoir un contrôle presque total sur la fécondation de leurs œufs (Ratnieks et Keller 1998). Les femelles des guêpes parasitoïdes sont aussi capables de déterminer avec précision le sexe de leurs descendants en fonction de la taille de leurs hôtes (section 11.5.3).

Contrôle après la conception

Le contrôle de la sexe-ratio à la conception dépend donc beaucoup du mécanisme de détermination du sexe. Après la conception, la sexe-ratio et l'allocation peuvent encore être influencées de diverses manières. Premièrement, il peut y avoir des avortements ou des infanticides différentiels selon le sexe des descendants. Deuxièmement, les ressources peuvent être investies différemment dans les mâles et les femelles. Par exemple, l'un des sexes peut recevoir davantage de nourriture que l'autre.

Chez beaucoup d'espèces de mammifères, les avortements touchent plus fréquemment les descendants mâles, en particulier dans des conditions de stress (Clutton-Brock 1991). Chez le ragondin *Myocastor coypu*, les femelles semblent contrôler partiellement l'allocation en avortant des portées entières. Chez cette espèce, les avortements de portées entières sont particulièrement fréquents lorsque la mère possède des réserves supérieures à la moyenne, alors que sa portée est petite et composée principalement de femelles. Ces avortements sélectifs permettent de produire en remplacement une plus grande portée, ou une portée composée principalement de mâles, qui bénéficient davantage des ressources supplémentaires (Gosling 1986). Chez la plupart des vertébrés, à l'exception de certaines populations humaines, les infanticides parentaux sont rares et semblent largement indépendants du sexe du descendant. Une mortalité différentielle des jeunes mâles et femelles est observée chez beaucoup d'espèces dimorphiques, mais cette mortalité semble le plus souvent indépendante du comportement parental (Clutton-Brock 1991). Finalement, les ressources obtenues par les descendants mâles et femelles diffèrent souvent, sans forcément impliquer une discrimination active des parents (Clutton-Brock et Iason 1986, Clutton-Brock 1991).

Le cas des hyménoptères sociaux

Chez les hyménoptères sociaux, les mécanismes de manipulation de l'allocation sont variés et peuvent intervenir avant ou après la conception. Les reines contrôlent la sexe-ratio à la ponte, mais par la suite les

ouvrières qui s'occupent du couvain ont la possibilité de modifier l'allocation. La comparaison de la sexe-ratio entre les œufs et les pupes permet d'étudier si le conflit potentiel entre reines et ouvrières est exprimé (section 11.6). Cette comparaison permet aussi d'examiner quels sont les mécanismes de manipulation impliqués. Chez les fourmis, l'issue du conflit est variable, et les mécanismes de manipulation sont divers. Dans quelques cas, les reines parviennent à manipuler l'allocation finale en biaisant fortement la sexe-ratio à la ponte. Dans une population monogyne de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, les reines des colonies qui produisent surtout des mâles pondent une grande proportion d'œufs haploïdes, alors que les reines des colonies qui produisent surtout des femelles ne pondent presque pas d'œufs haploïdes (section 11.6.3, Passera et al. 2001). Ce résultat suggère que les reines d'une partie des colonies limitent le nombre d'œufs diploïdes afin de forcer les ouvrières à élever des mâles. Chez la fourmi *Pheidole desertorum*, les reines influencent également l'allocation en limitant le nombre d'œufs haploïdes dans certaines colonies, et l'addition expérimentale de couvain des deux sexes provoque une augmentation de la production de femelles (Helms et al. 2000). En revanche, les ouvrières de nombreuses autres espèces parviennent à manipuler l'allocation en leur faveur, en fonction de l'asymétrie de parenté (sections 11.6.2 et 11.6.3). Chez la fourmi *Formica exsecta*, la reine pond une proportion similaire d'œufs haploïdes dans toutes les colonies. Par la suite, les ouvrières éliminent les mâles dans les colonies à grande asymétrie de parenté, alors que les mâles sont conservés dans les colonies où l'asymétrie de parenté est petite (Sundström et al. 1996b, Chapuisat et al. 1997). En éliminant leurs frères, les ouvrières biaisent l'allocation en faveur de leurs sœurs, mais seulement dans les colonies où l'asymétrie de parenté est grande. Les ouvrières de *Leptothorax acervorum* manipulent également l'allocation de la colonie en fonction des asymétries de parenté, mais elles emploient un mécanisme différent. Au lieu d'éliminer les mâles, elles font varier la proportion de femelles qui se développent en reines et en ouvrières (Hammond et al. 2002). Enfin, les ouvrières des guêpes polistes *Polistes dominulus* emploient un moyen original pour limiter la quantité de ressources allouées aux mâles. Quand des ouvrières ramènent de la nourriture dans le nid, d'autres ouvrières enfoncent les jeunes mâles dans des cellules vides, la tête la première. Ces mâles restent coincés quelque temps sans pouvoir se nourrir, ce qui permet de distribuer préférentiellement la nourriture aux femelles et aux larves (Starks et Poe 1997).

Les études sur les mécanismes de manipulation démontrent donc l'existence d'un conflit ouvert entre les reines et les ouvrières chez les hyménoptères sociaux (Chapuisat et Keller 1999). L'issue de ce conflit dépend de l'information et des possibilités de manipulation de chacun. La manifestation du conflit dépend aussi des risques d'erreurs et des coûts associés aux manipulations et contre-manipulations (Keller et Chapuisat 1999). De manière plus générale, l'étude des mécanismes de manipulation permet de mieux comprendre la façon dont les conflits sont résolus, et le rôle que ces conflits jouent dans l'évolution de l'allocation.

11.10 CONTRAINTES ET PRECISION DE L'ADAPTATION

Les contraintes jouent un rôle important dans l'évolution, car elles limitent le champ des possibles. Souvent, les contraintes sont difficiles à identifier. Dans le cas de l'allocation selon les sexes, certaines contraintes sont bien définies. Il est donc intéressant de tenter d'évaluer dans quelle mesure ces contraintes limitent les possibilités de manipulation et restreignent la précision de l'adaptation.

On a longtemps considéré que le déterminisme chromosomique du sexe limitait très fortement les possibilités de biaiser l'allocation, car la ségrégation mendélienne des chromosomes lors de la méiose fixe la sexe-ratio à la conception à 1:1 (Bull et Charnov 1988). L'absence de variation génétique pour la sexe-ratio à la conception pourrait effectivement empêcher toute évolution de la sexe-ratio. Par exemple, l'industrie agricole a fait beaucoup d'efforts pour modifier la sexe-ratio chez le bétail et la volaille, pratiquement sans succès. En accord avec l'idée que le déterminisme chromosomique du sexe limite l'évolution de la sexe-ratio, les variations dans la sexe-ratio à la naissance sont généralement faibles chez les espèces à déterminisme chromosomique du sexe, alors qu'elles sont beaucoup plus fortes chez les

espèces où le sexe est déterminé par l'environnement ou l'haplo-diploïdie (Clutton-Brock et Iason 1986, Bull et Charnov 1988).

Toutefois, les études récentes sur les variations d'allocation conditionnelles montrent que la déterminisme chromosomique du sexe n'est pas une contrainte insurmontable, au moins dans certains cas (section 11.5.1 et 11.5.4). West et Sheldon (2002) ont réalisé une méta-analyse pour comparer l'amplitude des variations adaptatives de l'allocation chez les espèces à déterminisme chromosomique du sexe et les espèces à déterminisme haplo-diploïde du sexe (Figure 11.15). Ils ont comparé quatre groupes d'espèces, deux chez les oiseaux et deux chez les guêpes parasitoïdes. Chez les oiseaux, des variations conditionnelles sont attendues en fonction de l'attractivité du père (section 11.5.1) ou de la présence d'aide en fonction de la qualité du territoire (section 11.5.4). Les auteurs font le présupposé que l'effet de la qualité du mâle est plus difficile à prévoir que celui de la qualité du territoire et de la présence ou l'absence d'aides. Chez les guêpes parasitoïdes, des variations d'allocation sont attendues en fonction de la taille de l'hôte parasité (section 11.5.3). Chez les espèces de guêpes qui ne tuent ni ne paralysent l'hôte au moment de la ponte, l'hôte continue à croître, et la quantité finale de ressources est difficile à prévoir. Par contre, chez les espèces de guêpes qui tuent ou paralysent leur hôte, les ressources peuvent être évaluées de manière précise. La comparaison des biais d'allocation dans de nombreuses espèces appartenant à ces quatre groupes montre un ajustement de l'allocation dans la direction attendue (Figure 11.15). L'amplitude de l'ajustement adaptatif est similaire chez les oiseaux avec des aides et chez les guêpes qui tuent ou paralysent leurs hôtes. Il est plus marqué que chez les oiseaux qui varient l'allocation en fonction de la qualité du mâle et chez les guêpes qui ne tuent ni ne paralysent leurs hôtes. Ces résultats montrent qu'un déterminisme chromosomique du sexe n'est pas une contrainte absolue: dans certains cas, les espèces à déterminisme chromosomique du sexe montrent des biais d'allocation aussi marqués que ceux des espèces haplo-diploïdes. De plus, ces résultats suggèrent que la capacité des parents à prédire les variations de l'environnement joue aussi un grand rôle dans l'évolution adaptative des sexe-ratios conditionnelles (Figure 11.15).

Figure 11.15 — Précision de l'ajustement de la sexe-ratio dans des taxons avec différents mécanismes de détermination du sexe.

La figure indique la moyenne (ligne horizontale), l'intervalle de confiance à 95% (boîte) et l'intervalle total (ligne verticale) de l'amplitude de l'effet dans quatre situations: chez certaines espèces d'oiseaux (en fonction de la qualité du père), chez d'autres espèces d'oiseaux (en fonction de la présence d'aide), chez des guêpes parasitoïdes qui laissent leurs hôtes vivants (en fonction de la taille de l'hôte), et chez des guêpes parasitoïdes qui tuent ou paralysent leurs hôtes (en fonction de la taille de l'hôte). Une amplitude de l'effet positive indique un ajustement dans la direction prédite par la théorie, et une amplitude de l'effet négative un ajustement dans la direction opposée. L'amplitude de l'effet varie significativement entre les groupes. D'une manière contre-intuitive, la précision de l'adaptation semble plus dépendre de la prévisibilité de l'environnement que du déterminisme du sexe.

D'après West et Sheldon 2002.

L'évolution de la sexe-ratio et de l'allocation va donc dépendre de contraintes multiples, qui varient en fonction du système considéré (Bull et Charnov 1988). L'évolution de la sexe-ratio à la conception nécessite des variations génétiques pour ce trait, qui n'existent pas toujours quand le sexe est déterminé de manière chromosomique. Les possibilités d'ajustement parental adaptatif de l'allocation sont aussi limitées chez les espèces où le sexe est déterminé de manière largement indépendante du génotype et du comportement des parents. Par exemple, les fluctuations de l'environnement sont les principales causes des variations d'allocation chez les espèces à déterminisme environnemental du sexe. L'haplo-diploïdie génère des variations dans les degrés de parenté qui influencent fortement l'évolution de l'allocation dans

certains cas particuliers (section 11.6), et les biais dépendent des possibilités de manipulation des individus apparentés (section 11.9). Enfin, des éléments génétiques égoïstes peuvent aussi avoir un très fort effet sur l'allocation (section 11.8). Pour résumer, une bonne connaissance des mécanismes de détermination du sexe et du mode de transmission des éléments génétiques qui peuvent influencer l'allocation est absolument indispensable pour bien comprendre les variations d'allocation, et leur portée dans le cadre de la théorie générale de l'évolution.

Perspectives et défis futurs

Il faut aussi relever que, malgré les succès évidents de la théorie de l'allocation selon les sexes, une grande part des variations demeure inexpliquée. Dans de nombreux cas, des biais apparents à l'échelle de la population ne correspondent pas aux prédictions théoriques, et semblent varier de manière stochastique. Un problème fondamental pour estimer l'allocation à l'échelle de la population reste la difficulté à mesurer le coût réel associé à la production des mâles et des femelles. Il est aussi difficile de prendre en compte tous les facteurs potentiels, et d'estimer l'effet des fluctuations environnementales. Une part importante des variations entre les familles reste également inexpliquée, même dans les cas où un effet significatif de certains facteurs est détecté. Par exemple, les variations conditionnelles d'allocation liées à la qualité du mâle et à la présence d'aide chez les oiseaux n'expliquent que 4 et 16 % du total des variations entre les familles, respectivement (sections 11.5.1 et 11.5.4, West et Sheldon 2002). Dans d'autres cas, les variations entre les familles ne semblent correspondre à aucun des facteurs les plus simples susceptibles de provoquer une allocation conditionnelle (Clutton-Brock et Iason 1986). Par exemple, les variations de la sexe-ratio à la naissance chez les babouins olives *Papio cynocephalus* sont complexes et dépendent probablement de l'interaction de multiples facteurs (Packer et al. 2000). Le défi actuel consiste à comprendre comment les diverses contraintes et les facteurs multiples qui influencent les variations d'allocation interagissent. La considération simultanée de plusieurs facteurs, une meilleure intégration des variables environnementales, et une connaissance plus approfondie des contraintes et des mécanismes seront nécessaires pour expliquer une plus grande part des variations d'allocation. La théorie générale de l'allocation selon les sexes devra également tenir compte des résultats non-significatifs, et chercher à les expliquer.

11.11 RESUME ET CONCLUSION

L'étude de l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle est un domaine fructueux de l'écologie comportementale, qui combine une logique rigoureuse à des tests empiriques puissants. Ce chapitre montre tout d'abord comment la sélection naturelle façonne l'allocation des ressources dans la progéniture mâle et femelle. L'équilibre stable correspond souvent à un investissement similaire dans chaque sexe, et à un nombre égal de mâles et de femelles. Toutefois, il existe des exceptions, et la théorie prédit parfois une allocation biaisée en faveur d'un sexe au niveau de la population ou entre des familles de la même population. Ces biais proviennent des facteurs écologiques, génétiques, sociaux ou comportementaux qui font varier le "retour sur investissement" pour une unité de ressource investie dans un mâle ou une femelle. Il peut s'agir de variations dans la distribution des ressources, dans la qualité des parents, dans les interactions compétitives ou coopératives entre les individus apparentés, dans les degrés de parenté vers les mâles et les femelles, voire dans les individus ou les éléments génétiques qui contrôlent l'allocation. La théorie de l'allocation selon les sexes s'est ainsi développée en un riche édifice basé sur une logique rigoureuse. Parallèlement, des centaines d'études empiriques, tant expérimentales que corrélationnelles, en laboratoire ou dans la nature, ont permis de tester certains aspects de la théorie dans des contextes très variés et chez des organismes très divers, des plantes hermaphrodites à l'homme. Dans l'ensemble, les résultats empiriques ont remarquablement confirmé les prédictions de la théorie de l'allocation des ressources selon les sexes. La logique essentielle de la théorie a été largement validée, et l'effet de nombreux facteurs spécifiques a pu être précisé. Comme la théorie est bâtie sur les mécanismes

de base de l'évolution, l'étude des biais dans l'allocation a dans les faits permis de démontrer la validité de principes évolutifs fondamentaux. En particulier, certains des travaux sur l'allocation confirment de manière spectaculaire le bien-fondé de la théorie moderne de l'évolution darwinienne centrée sur les gènes. Toutefois, une large part des variations dans la sexe-ratio et l'allocation selon les sexes demeure inexpliquée. Le défi actuel consiste à comprendre comment les nombreux facteurs et les contraintes multiples qui influencent l'allocation interagissent. Une connaissance approfondie des mécanismes impliqués, et en particulier du déterminisme du sexe et des possibilités de manipulation de chaque faction, est fondamentale pour mieux comprendre l'évolution de l'allocation. La prise en compte des multiples contraintes écologiques, physiologiques ou génétiques, et la considération de plusieurs facteurs simultanément, devrait permettre d'expliquer une plus grande partie des variations d'allocation. Plus généralement, cette nouvelle approche permettra d'estimer la précision de l'adaptation et le rôle des contraintes dans l'évolution.

11.12 LECTURES COMPLEMENTAIRES

Pour un résumé:

Seger, J. (2000). Natural selection: sex ratio. Encyclopedia of Life Sciences, <http://www.els.net>. London, Nature Publishing Group.

Pour des traitements de la théorie générale:

Charnov E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press.

Bull J. J., et Charnov E. L. 1988 How fundamental are Fisherian sex ratios? Oxford Surveys in Evolutionary Biology 5: 96-135.

Bulmer, M. 1994. *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer, Sunderland MA.

Frank, S. A. 1998. *Foundations of social evolution*. Princeton University Press.

Pour une source qui combine la théorie et les données empiriques:

Trivers, R. L. 1985. *Social evolution*. Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park CA.

Pour un traitement théorique de l'allocation conditionnelle chez les vertébrés:

Frank, S. A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 13-55.

Pour une synthèse des données empiriques, surtout chez les vertébrés:

Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press.

Pour un traitement théorique et empirique de l'allocation chez les hyménoptères sociaux:

Crozier, R. H. et Pamilo, P. 1996. *Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection*. Oxford University Press.

Pour une synthèse de la théorie et des données chez les fourmis:

Bourke, A.F.G. et Franks, N.R. 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press.

11.13 QUESTIONS DE REFLEXION ET PROBLEMES

1. La sexe-ratio stable correspond-elle à un optimum pour les individus?
2. Chez les éléphants de mer, les mâles adultes pèsent jusqu'à quatre tonnes, alors que les femelles pèsent en moyenne 500 kg. Un mâle dominant peut contrôler un harem comprenant jusqu'à 100 femelles, mais seuls 2 à 3 % des mâles deviennent dominants. Au moment du sevrage, la différence de poids entre les descendants mâles et femelles est négligeable. Quel devrait être la sexe-ratio dans la progéniture, si elle est contrôlée par la mère ?
3. Vous êtes une jeune femelle de guêpe poliste qui vient de sortir de sa cellule. Vous pouvez aider votre mère, dans ce cas elle aura trois descendants de plus, dont vous pouvez choisir le sexe. Alternativement, vous pouvez quitter votre mère et aller vous reproduire indépendamment, dans ce cas vous aurez deux descendants dont vous pouvez également choisir le sexe. La sexe-ratio dans la population est de deux femelles pour un mâle. Que faites-vous si votre mère s'était accouplée avec un seul mâle? Que faites-vous si votre mère s'était accouplée avec deux mâles? Est-ce que votre mère sera d'accord avec vous? Comment votre mère pourrait-elle vous influencer? Est-ce que vous devez savoir calculer?
4. Lors de la première guerre mondiale, neuf millions d'hommes sont morts dans les tranchées. Comment la sexe-ratio à la naissance devrait-elle varier après la guerre? Que se passerait-il si la guerre était perpétuelle?
5. Discutez des liens et parallèles qui existent entre l'évolution de la dispersion et l'évolution de l'allocation selon les sexes. Par exemple, comment la dispersion d'un seul sexe va-t-elle affecter l'allocation selon les sexes?

11.14 REFERENCES

- Alexander, R. D. et Sherman, P. W. 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 196: 494-500.
- Aron, S., Campan, E., Boomsma, J. J. et Passera, L. 1999. Social structure and split sex ratios in the ant *Pheidole pallidula*. *Ethology Ecology et Evolution* 11: 209-227.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E., Beck, M. L., Dervan, A. A., Duckworth, R. A., McGraw, K. J., Nolan, P. M. et Whittingham, L. A. 2002. Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. *Science* 295: 316-318.
- Boomsma, J. J. 1989. Sex-investment ratios in ants: has female bias been systematically overestimated? *American Naturalist* 133: 517-532.
- Boomsma, J. J. 1991. Adaptive colony sex ratios in primitively eusocial bees. *Trends in Ecology et Evolution* 6: 92-95.
- Boomsma, J. J. et Grafen, A. 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* 44: 1026-1034.
- Boomsma, J. J. et Grafen, A. 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 383-407.
- Bourke, A. F. G. et Franks, N. R. 1995. *Social evolution in ants*. Monographs in behavior and ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Brown, W. D. et Keller, L. 2000. Colony sex ratios vary with queen number but not relatedness asymmetry in the ant *Formica exsecta*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267: 1751-1757.
- Bull, J. J. 1983. *Evolution of sex determining mechanisms*. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings.
- Bull, J. J. et Charnov, E. L. 1988. How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 5: 96-135.
- Chan, G. L. et Bourke, A. F. G. 1994. Split sex ratios in a multiple-queen ant population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 258: 261-266.
- Chapuisat, M. et Keller, L. 1999. Testing kin selection with sex allocation data in eusocial Hymenoptera. *Heredity* 82: 473-478.
- Chapuisat, M., Sundström, L. et Keller, L. 1997. Sex ratio regulation: the economics of fratricide in ants. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264: 1255-260.
- Charnov, E. L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *American Naturalist* 113: 460-480.
- Charnov, E. L., Los-den Hartogh, R. L., Jones, W. T. et Van den Assem, J. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Clark, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163-165.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Monographs in behavior and ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. et Guinness, F. E. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex-ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- Clutton-Brock, T. H. et Iason, G. R. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61: 339-374.
- Crozier, R. H. et Pamilo, P. 1996. *Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Deslippe, R. J. et Savolainen, R. 1995. Sex investment in a social insect: the proximate role of food. *Ecology* 76: 375-382.
- Edwards, A. W. F. 1998. Natural selection and the sex ratio: Fisher's sources. *American Naturalist* 151: 564-569.
- Edwards, A. W. F. 2000. Carl Dusing (1884) on The Regulation of the Sex-Ratio. *Theoretical Population Biology* 58: 255-257.
- Ellegren, H., Gustafsson, L. et Sheldon, B. C. 1996. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 93: 11723-11728.
- Evans, J. D. 1995. Relatedness threshold for the production of female sexuals in colonies of a polygynous ant, *Myrmica tahoensis*, as revealed by microsatellite DNA analysis. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 92: 6514-6517.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Frank, S. A. 1987. Individual and population sex allocation patterns. *Theoretical Population Biology* 31: 47-74.
- Frank, S. A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 13-55.
- Frank, S. A. 1998. *Foundations of social evolution*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton: Princeton University Press.
- Freedberg, S. et Wade, M. J. 2001. Cultural inheritance as a mechanism for population sex-ratio bias in reptiles. *Evolution* 55: 1049-1055.
- Gosling, L. M. 1986. Selective abortion of entire litters in the Coypu: adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. *American Naturalist* 127: 772-795.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.

- Hammond, R. L., Bruford, M. W. et Bourke, A. F. G. 2002. Ant workers selfishly bias sex ratios by manipulating female development. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 173-178.
- Hastings, M. D., Queller, D. C., Eischen, F. et Strassmann, J. E. 1998. Kin selection, relatedness, and worker control of reproduction in a large-colony epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology* 9: 573-581.
- Helms, K. R. 1999. Colony sex ratios, conflict between queens and workers, and apparent queen control in the ant *Pheidole desertorum*. *Evolution* 53: 1470-1478.
- Helms, K. R., Fewell, J. H. et Rissing, S. W. 2000. Sex ratio determination by queens and workers in the ant *Pheidole desertorum*. *Animal Behaviour* 59: 523-527.
- Henshaw, M. T., Strassmann, J. E. et Queller, D. C. 2000. The independent origin of a queen number bottleneck that promotes cooperation in the African swarm-founding wasp, *Polybioides tabidus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 478-483.
- Herbers, J. M. 1984. Queen-worker conflict and eusocial evolution in a polygynous ant species. *Evolution* 38: 631-643.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science* 228: 896-898.
- Herre, E. A. 1987. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratio. *Nature* 329: 627-629.
- Hewison, A. J. M. et Gaillard, J. M. 1999. Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology et Evolution* 14: 229-234.
- Jaenike, J. 2001. Sex chromosome meiotic drive. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 25-49.
- Johnson, C. N. 1988. Dispersal and the sex ratio at birth in primates. *Nature* 332: 726-728.
- Keller, L. et Chapuisat, M. 1999. Cooperation among selfish individuals in insect societies. *BioScience* 49: 899-909.
- Komdeur, J. 1998. Long-term fitness benefits of egg sex modification by the Seychelles warbler. *Ecology Letters* 1: 56-62.
- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J. et Mateman, C. 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* 385: 522-525.
- Krackow, S. 1995. Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological review of the Cambridge philosophical society* 70: 225-241.
- Kruuk, L. E. B., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Pemberton, J. M. et Guinness, F. E. 1999. Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399: 459-461.
- Leech, D. I., Hartley, I. R., Stewart, I. R. K., Griffith, S. C. et Burke, T. 2001. No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology* 12: 674-680.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mueller, U. G. 1991. Haplodipoidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science* 254: 442-444.
- Nonacs, P. 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quarterly Review of Biology* 61: 1-21.
- Nur, U., Werren, J. H., Eickbush, D. G., Burke, W. D. et Eickbush, T. H. 1988. A selfish B-chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome. *Science* 240: 512-514.
- Packer, C., Collins, D. A. et Eberly, L. E. 2000. Problems with primate sex ratios. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 355: 1627-1635.
- Packer, C. et Pusey, A. E. 1987. Intrasexual cooperation and the sex ratio in african lions. *American Naturalist* 130: 636-642.
- Packer, P. et Owen, R. E. 1994. Relatedness and sex ratio in a primitively eusocial halictine bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 1-10.

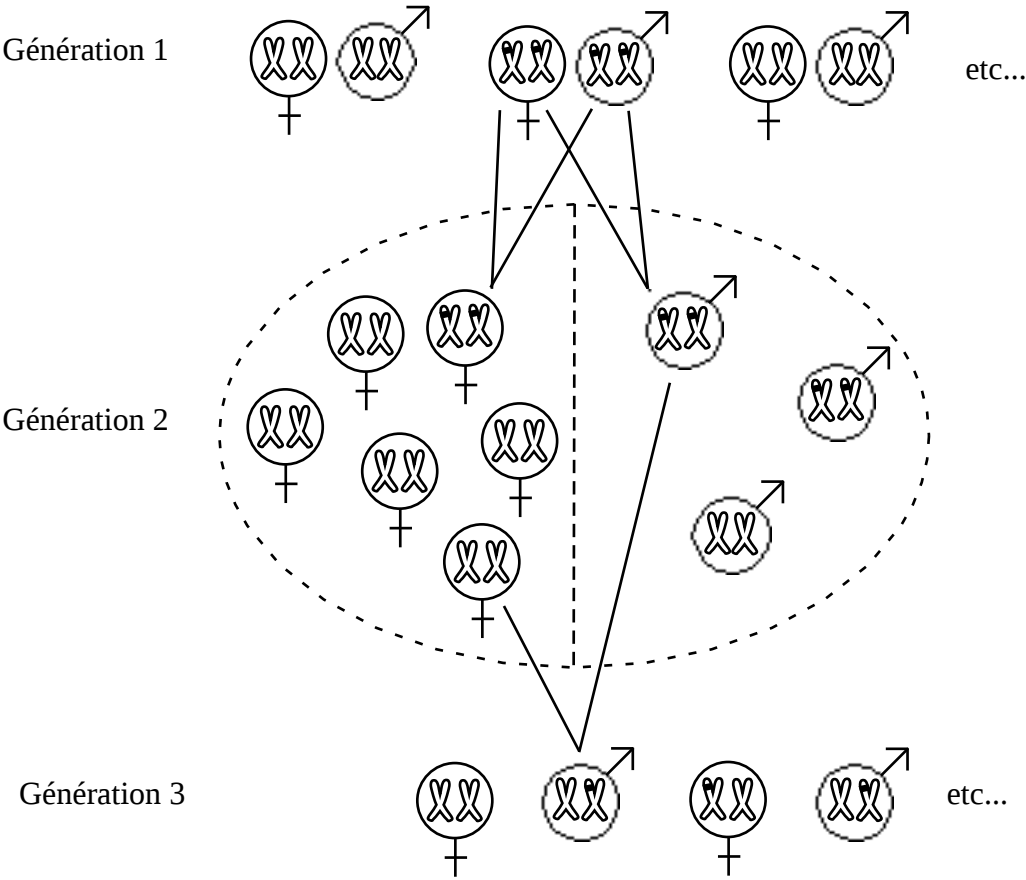
- Pamilo, P. 1990. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 31-36.
- Pamilo, P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. I. Sex allocation. *American Naturalist* 137: 83-107.
- Pamilo, P. et Seppä, P. 1994. Reproductive competition and conflicts in colonies of the ant *Formica sanguinea*. *Animal Behaviour* 48: 1201-1206.
- Passera, L., Aron, S., Vargo, E. L. et Keller, L. 2001. Queen control of sex ratio in fire ants. *Science* 293: 1308-1310.
- Perrin, N. & Mazalov, V. 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist* 155: 116-127.
- Petrie, M., Schwabl, H., Brande-Lavridsen, N. et Burke, T. 2001. Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature* 412: 498.
- Queller, D. C. et Strassmann, J. E. 1998. Kin selection and social insects. *Bioscience* 48: 165-175.
- Queller, D. C., Strassmann, J. E., Solis, C. R., Hughes, C. R. et DeLoach, D. M. 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature* 365: 639-641.
- Ratnieks, F. L. W. et Keller, L. 1998. Queen control of egg fertilization in the honey bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 57-61.
- Rosenheim, J. A., Nonacs, P. et Mangel, M. 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *American Naturalist* 148: 501-535.
- Schwarz, M. P. 1988. Local resource enhancement and sex ratios in a primitively social bee. *Nature* 331: 346-348.
- Shaw, R. F. et Mohler, J. D. 1953. The selective advantage of the sex ratio. *American Naturalist* 87: 337-342.
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Ornborg, J. et Sendecka, J. 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874-877.
- Starks, P. T. et Poe, E. S. 1997. "Male-stuffing" in wasp societies. *Nature* 389: 450.
- Sundström, L. 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature* 367: 266-268.
- Sundström, L., Chapuisat, M. et Keller, L. 1996a. Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* 274: 993-995.
- Sundström, L., Chapuisat, M. et Keller, L. 1996b. Sex ratio bias, worker-queen conflict and selective male brood destruction in ants. In *XX International Congress of Entomology*, pp. 392. Firenze, Italy.
- Svensson, E. et Nilsson, J. A. 1996. Mate quality affects offspring sex ratio in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263: 357-361.
- Tella, J. L. 2001. Sex-ratio theory in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 76-77.
- Trivers, R. L. 1985. *Social evolution*. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings Publishing Company.
- Trivers, R. L. et Hare, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- Trivers, R. L. et Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Walín, L. et Seppä, P. 2001. Resource allocation in the red ant *Myrmica ruginodis* - an interplay of genetics and ecology. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 694-707.
- Werren, J. H. 1997. Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology* 42: 587-609.
- Werren, J. H. et Beukeboom, L. W. 1998. Sex determination, sex ratios, and genetic conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 233-261.
- West, S. A. et Sheldon, B. C. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* 295: 1685-1688.



Figure 1. R. A. Fisher, vers 1932

(Photo reprise de Edwards, A. W. F. 2000. The Genetical Theory of Natural Selection. Genetics 154: 1419-1426.)

A) Situation hors équilibre



B) Situation à l'équilibre

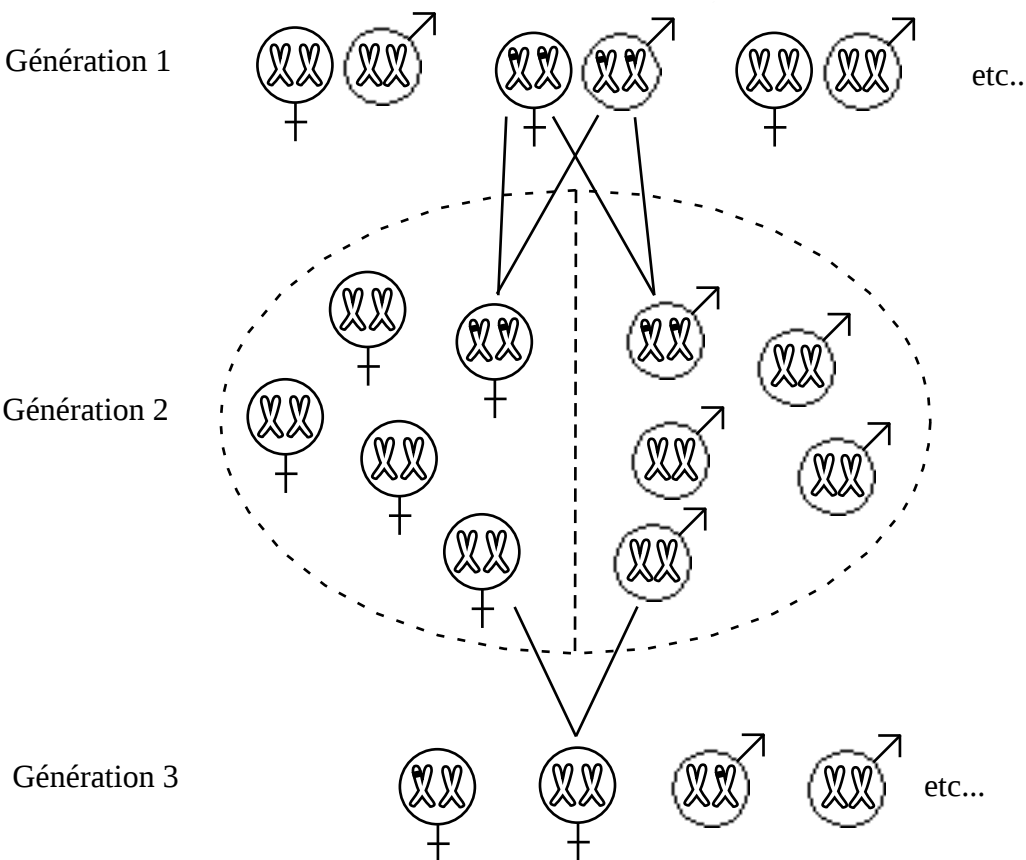


FIGURE 2

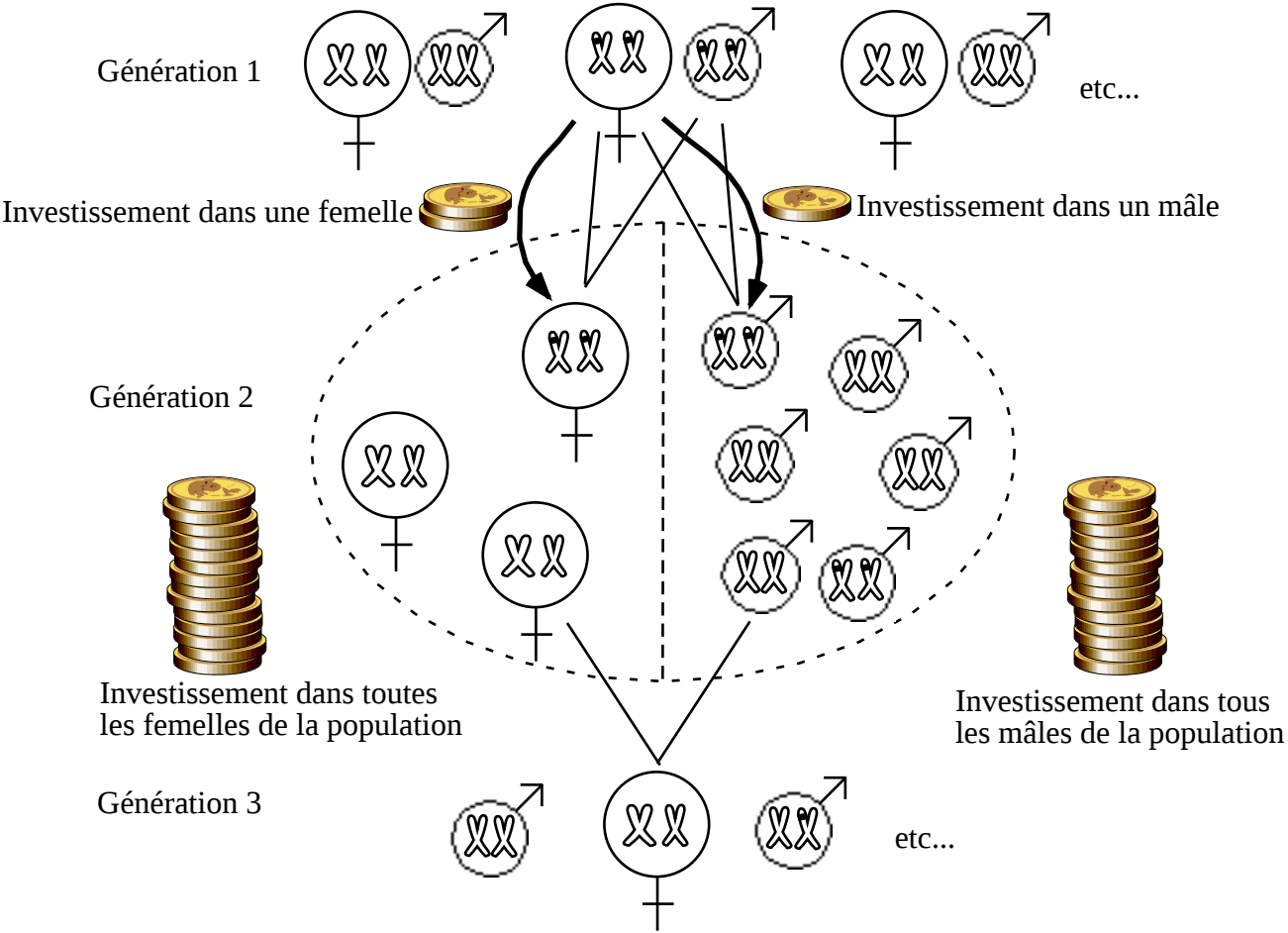


FIGURE 3

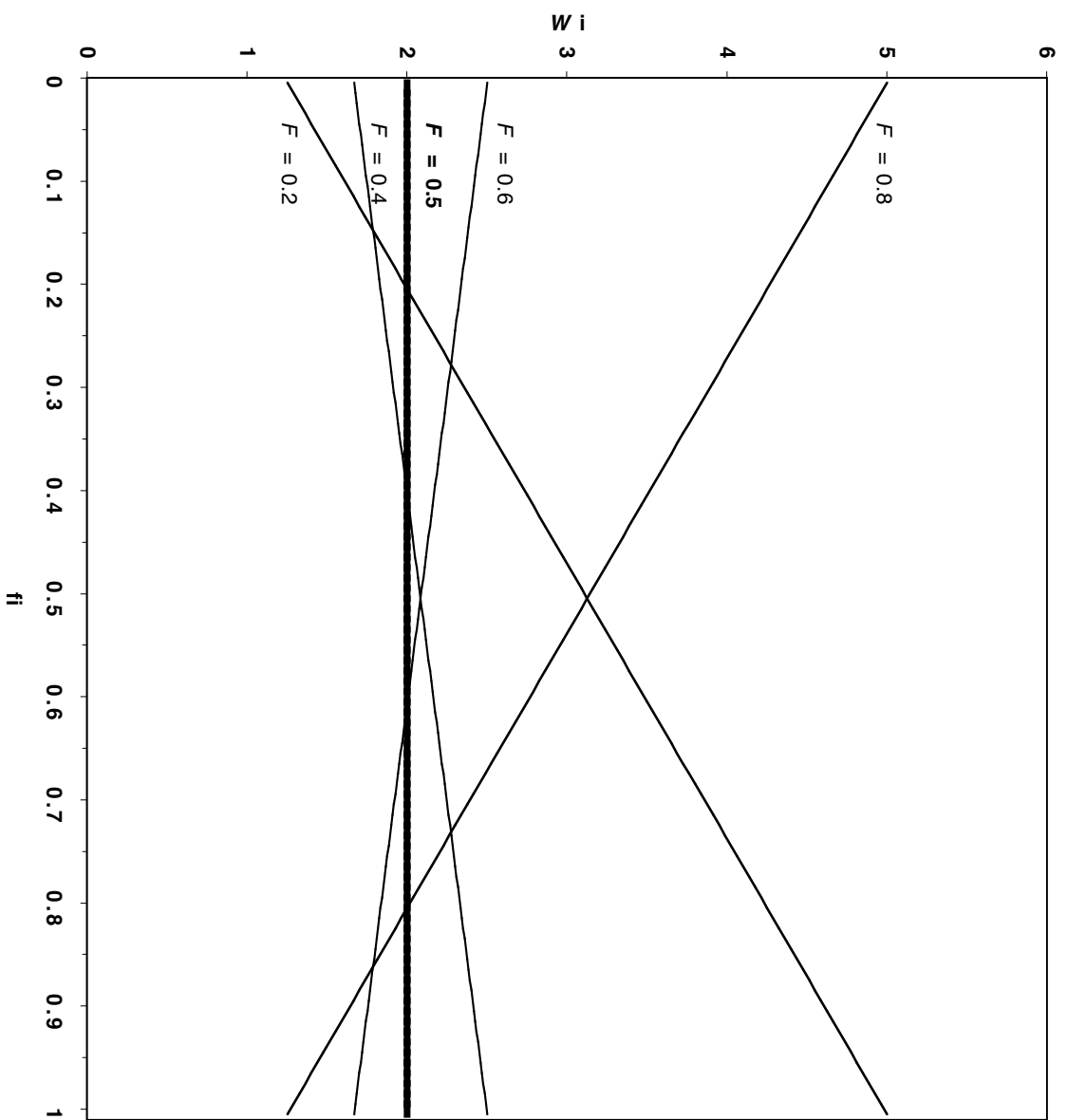


Figure 4

1) Quels individus et quels gènes contrôlent l'allocation?

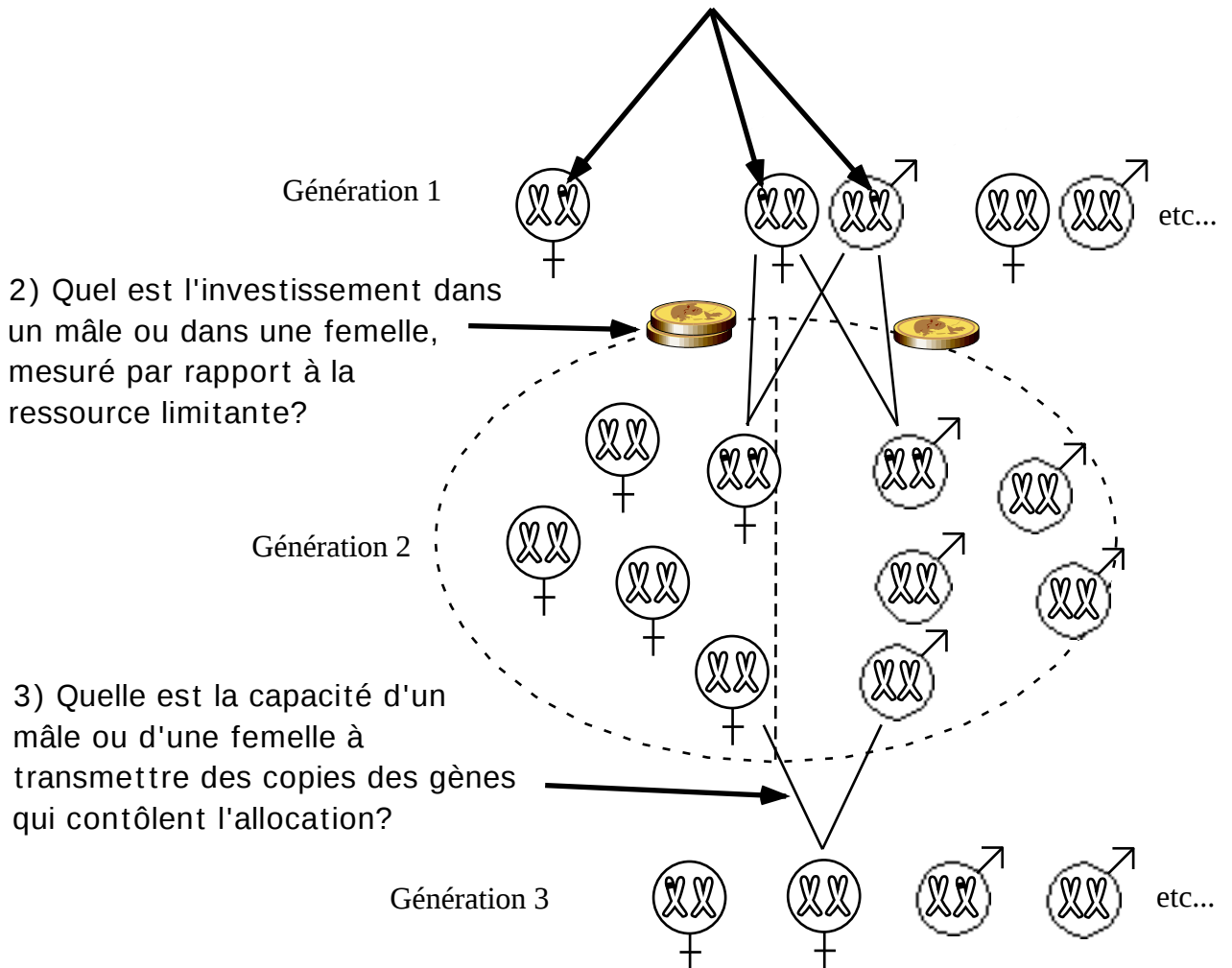
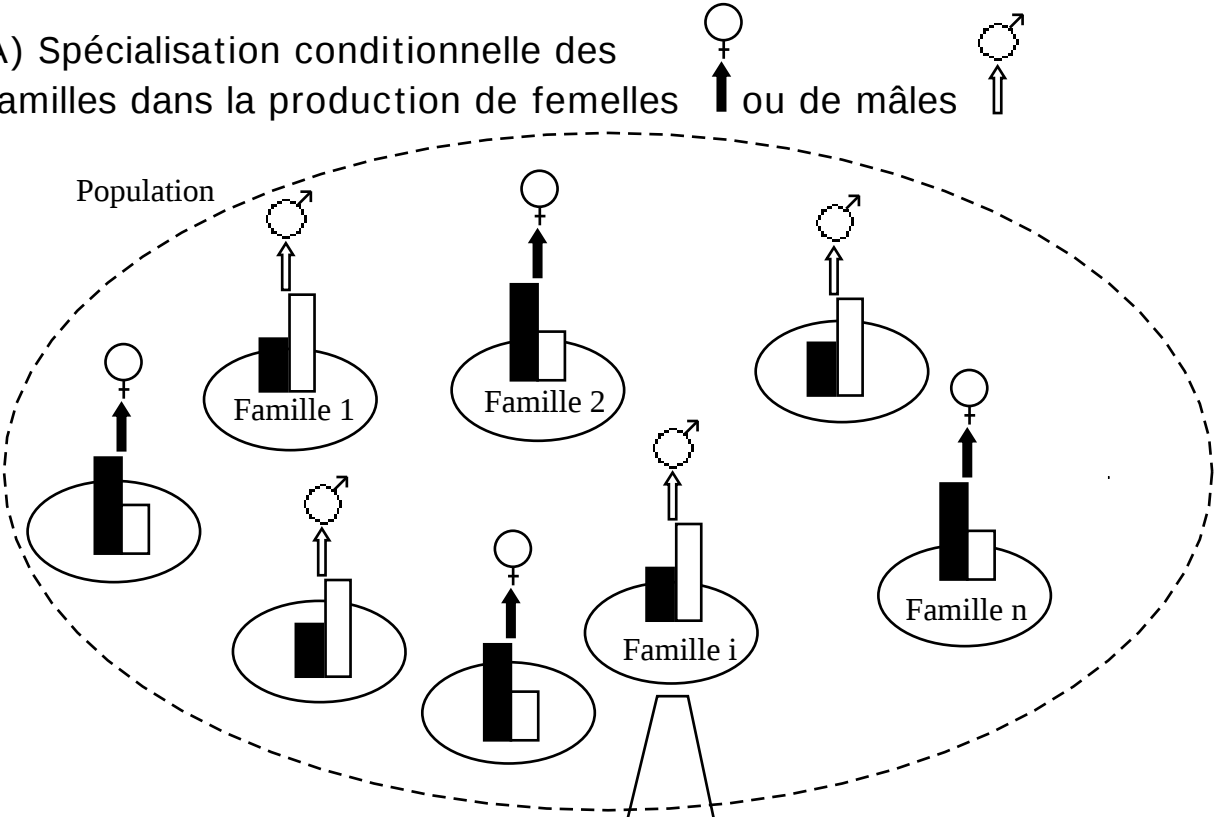


FIGURE 5

A) Spécialisation conditionnelle des familles dans la production de femelles ou de mâles



B) Retour sur investissement pour la famille i

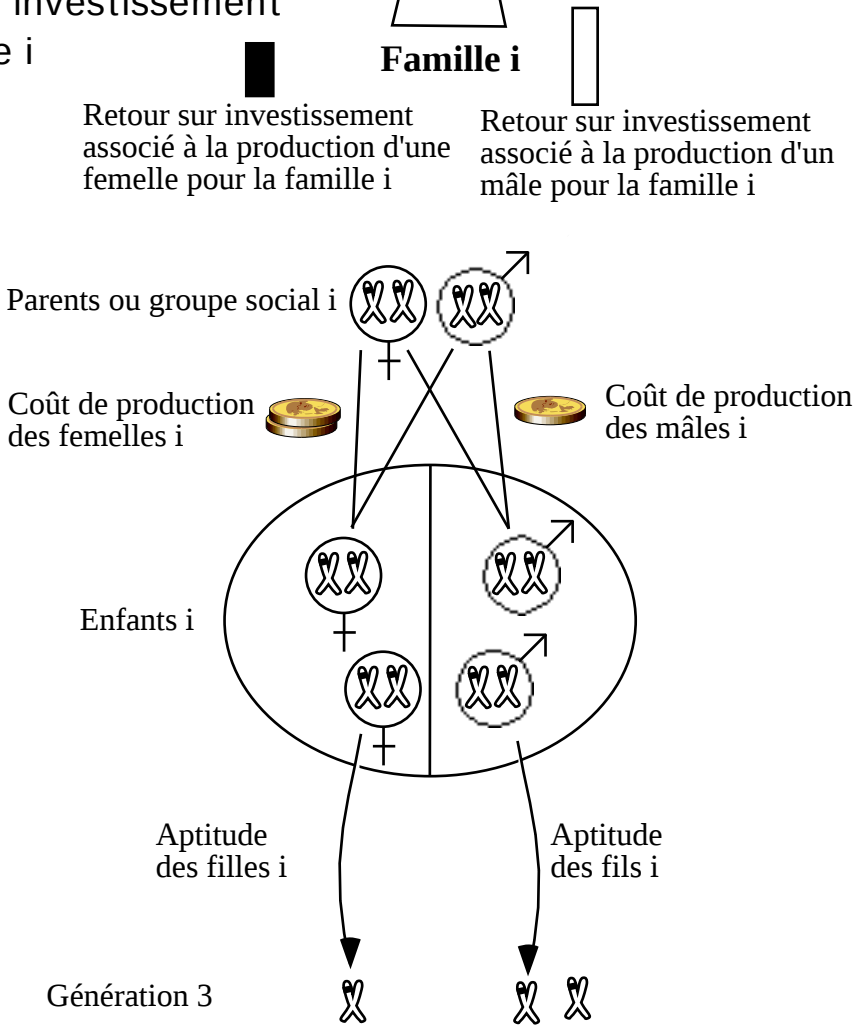


FIGURE 6

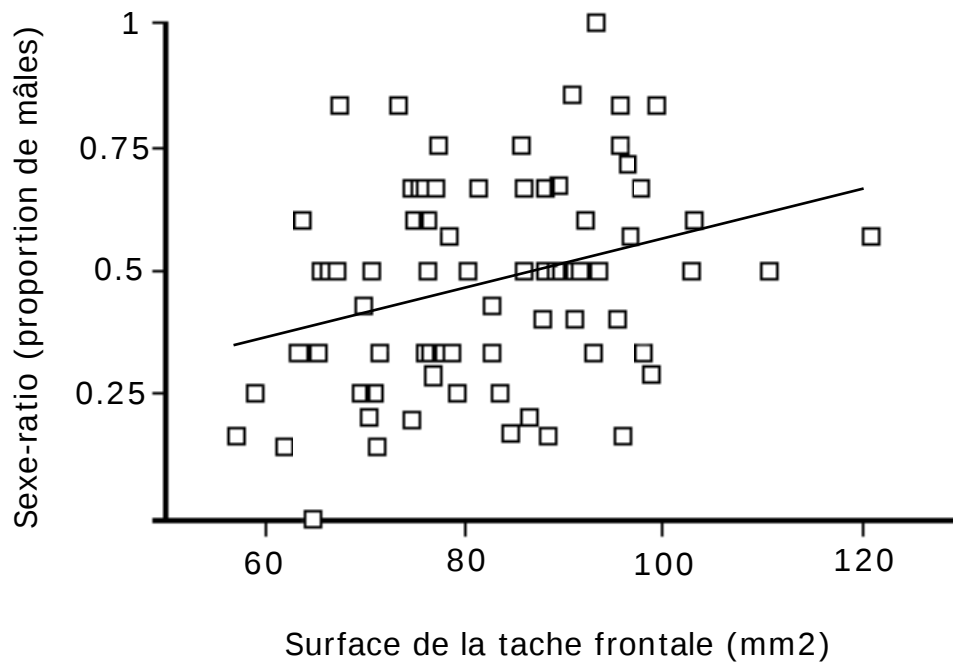


Figure 7. Source:Ellegren H, Gustafsson L, Sheldon BC (1996) Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 93:11723-11728

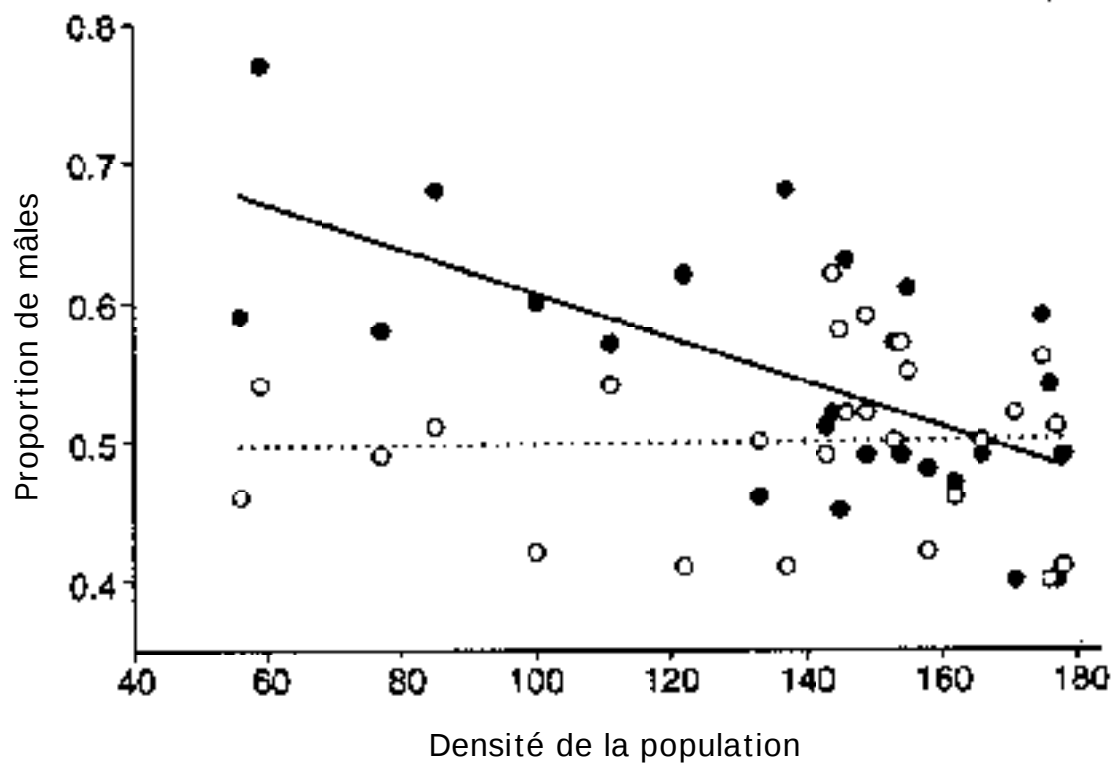


Figure 8. Source: Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Albon SD, Pemberton JM, Guinness FE (1999) Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399:459-461

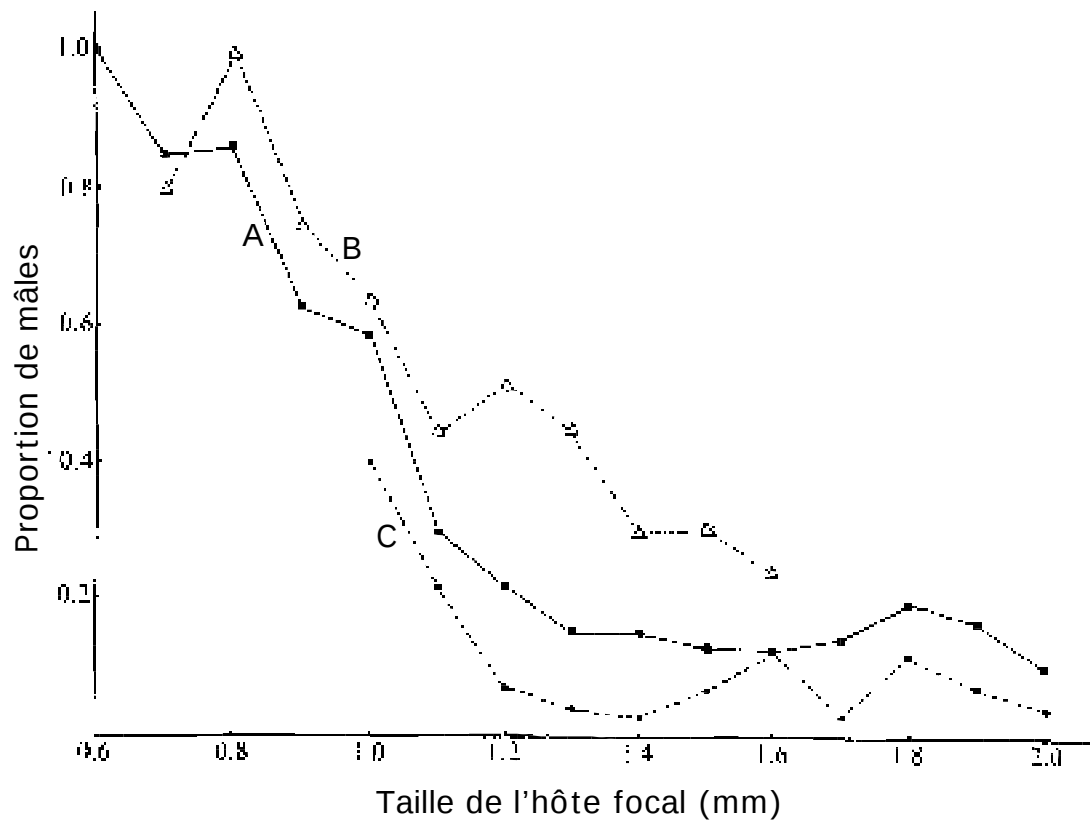


Figure 9. Source: Charnov EL, Los-den Hartogh RL, Jones WT, Van den Assem J (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. Nature 289:27-33

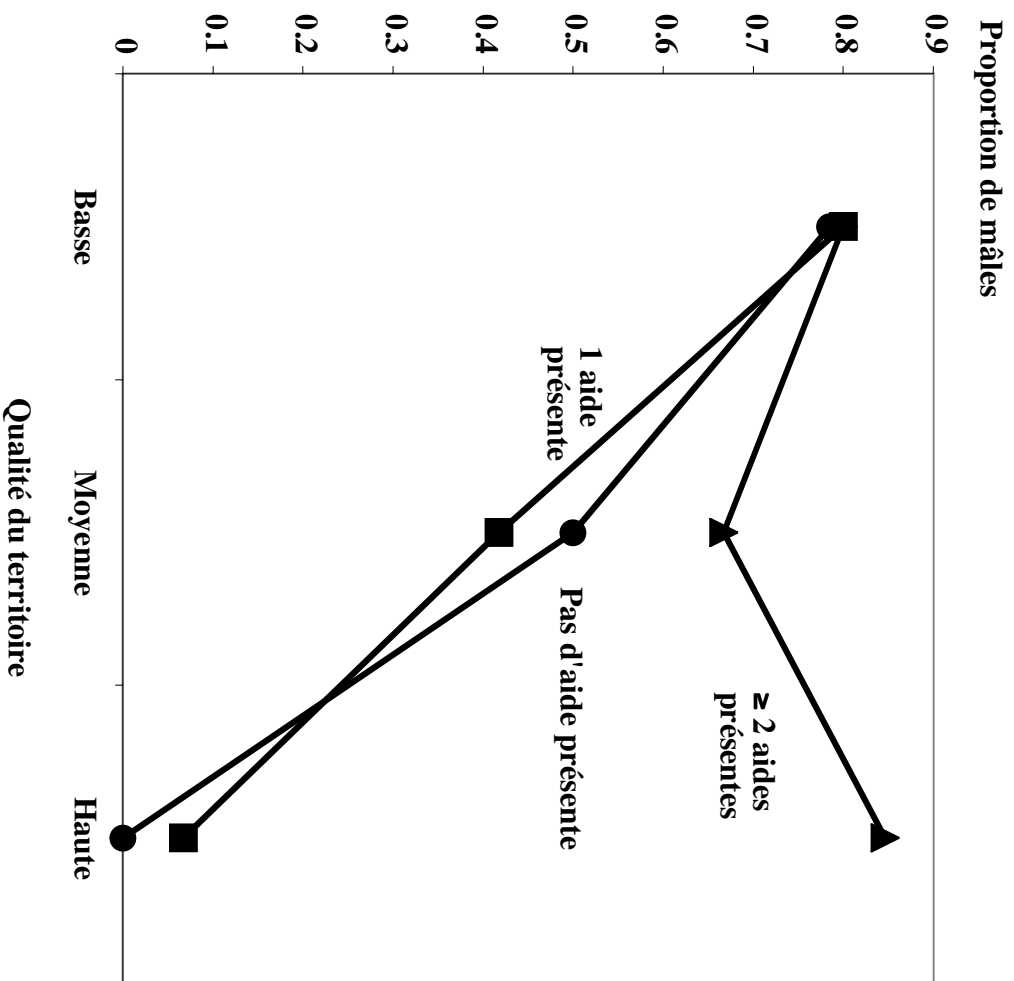
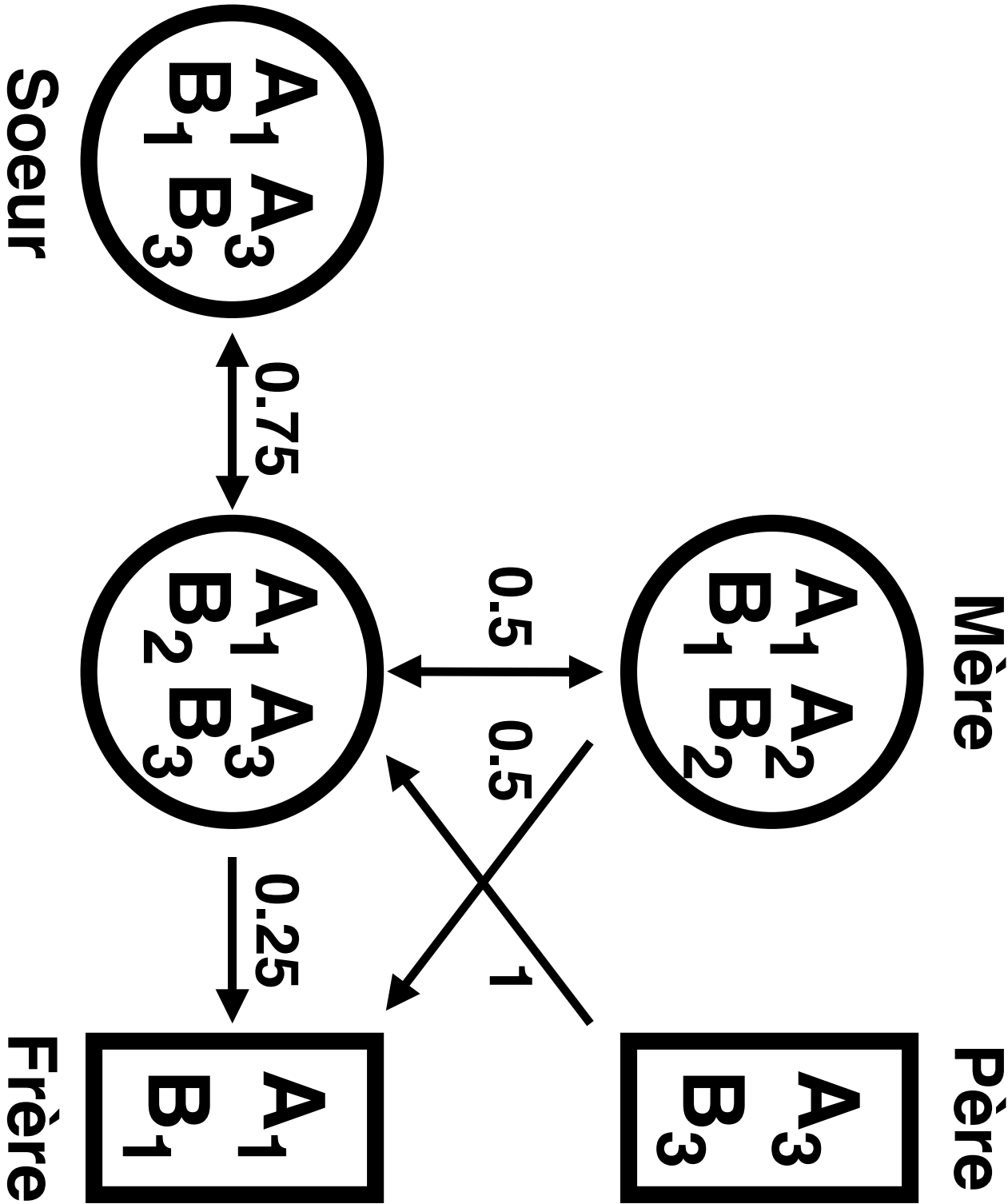
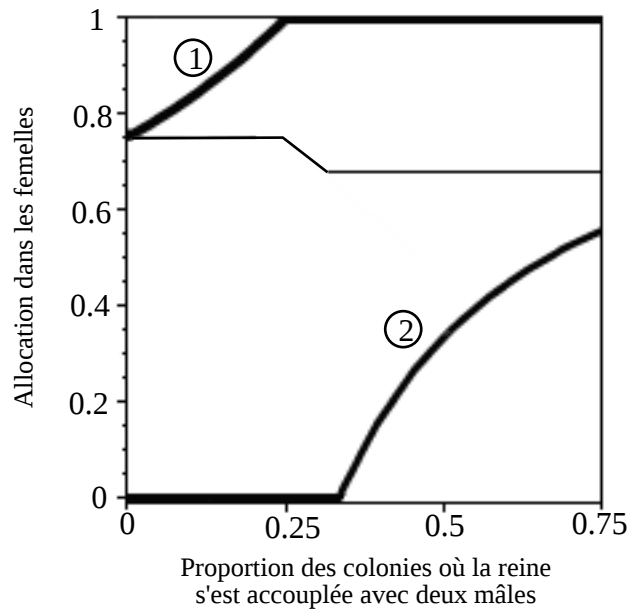


Figure 10. Redessinée à partir des données de Komdeur J, Daan S, Mateman C (1997) Extreme adaptive modification in sex ratio of th warbler's eggs. Nature 385:522-525

Figure 11





①

Allocation optimale dans les colonies où la reine s'est accouplée avec un seul mâle

②

Allocation optimale dans les colonies où la reine s'est accouplée avec deux mâles

— Allocation stable à l'échelle de la population

Figure 12. Source: Boomsma JJ (1996) Split sex ratios and queen-male conflict over sperm allocation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263:697-704

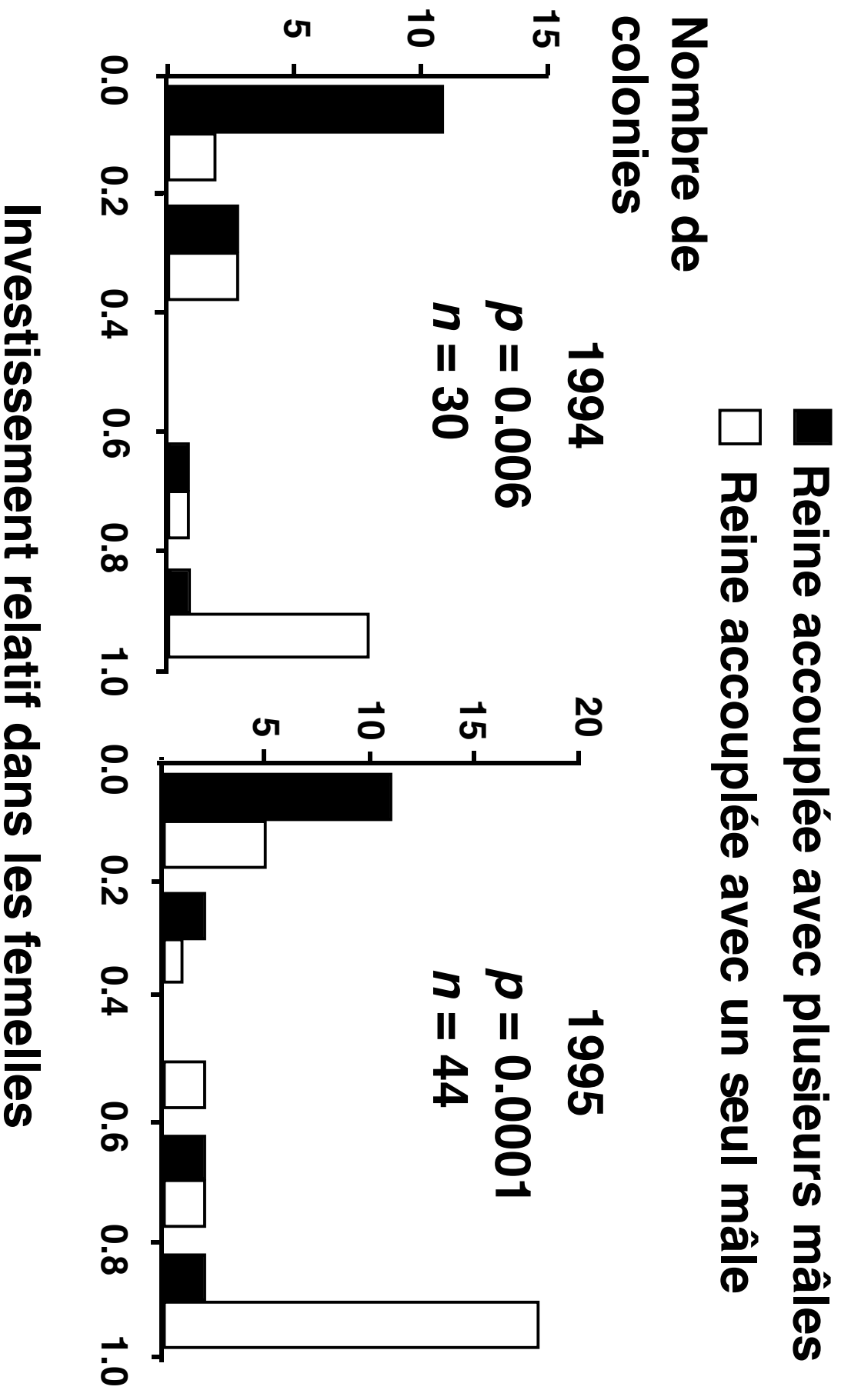
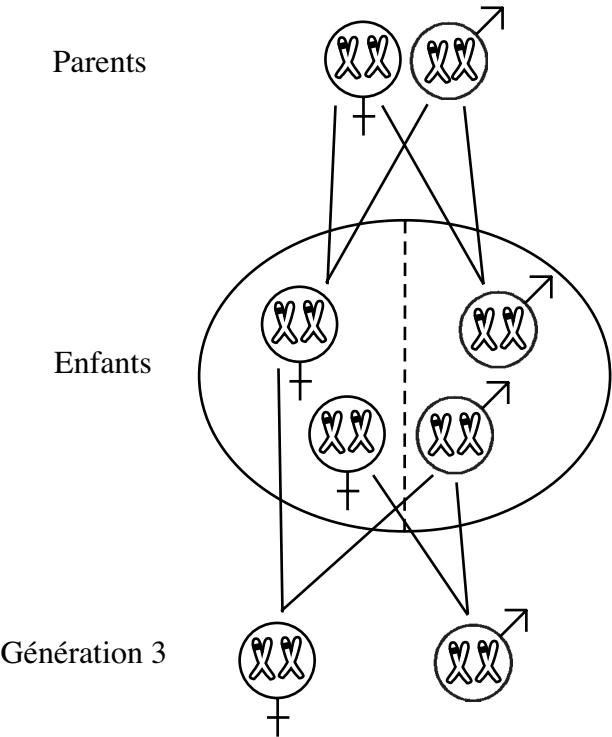


Figure 13. Source: Sundström L, Chapuisat M, Keller L (1996) Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* 274:993-995

Famille 1: allocation égale



Famille 2: allocation biaisé en faveur des femelles

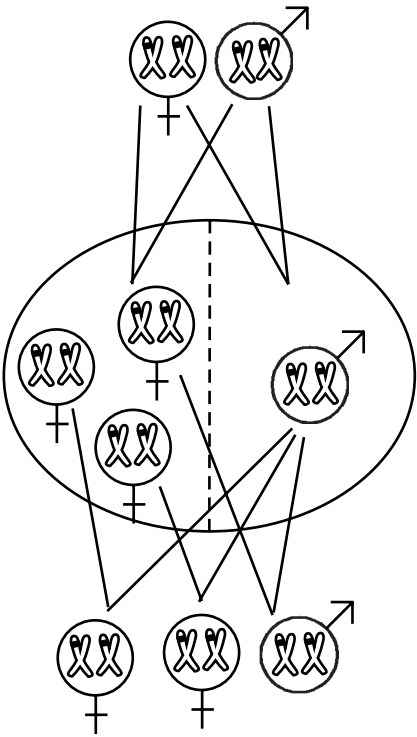


Figure 14

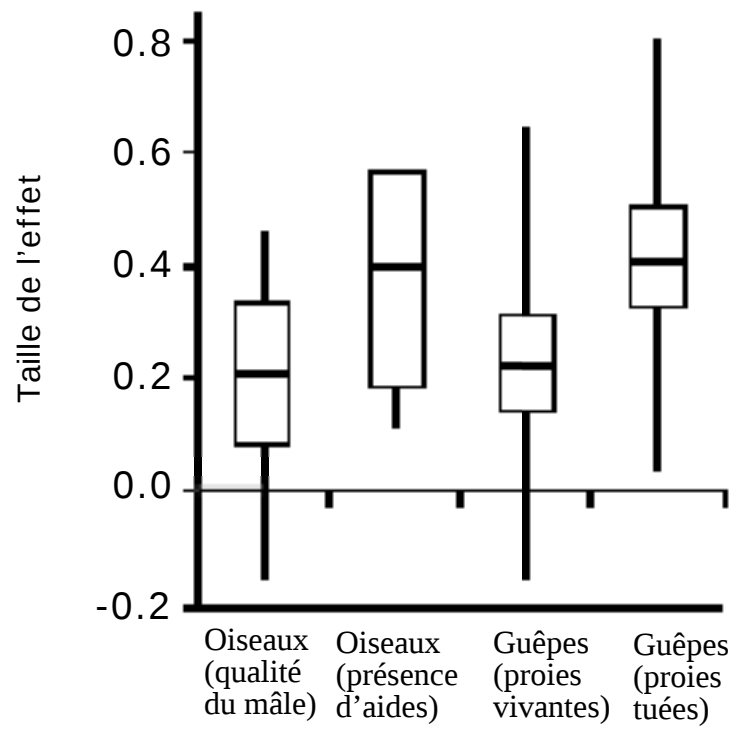


Figure 15. Source: West SA, Sheldon BC (2002) Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. Science 295:1685-1688