

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

Formation Doctorale : Biologie de l'Évolution et Écologie

École Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences et Environnement

présentée et soutenue publiquement

par

Alexandre COURTIOL

le 16 décembre 2009

Titre :

Le choix de partenaire

JURY

PATRIZIA D'ETTORRE	Professeure, Université Paris XXIII	Examinatrice
JEAN-BAPTISTE FERDY	Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse	Examineur
BERNARD GODELLE	Professeur, Université de Montpellier II	Directeur de Thèse
ÉVELYNE HEYER	Professeure, MNHN, Paris	Rapporteuse
MARK KIRKPATRICK	Professeur, University of Texas, Austin	Rapporteur
MICHEL RAYMOND	Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Directeur de Thèse

Table des matières

1	Le choix de partenaire, une petite introduction...	1
1.1	Qu'est ce que le choix de partenaire?	4
1.2	Qui pratique ce choix?	7
1.3	Pourquoi choisir?	9
1.4	Quelles sont les conséquences évolutives de ce choix?	11
2	Comment les préférences sexuelles évoluent-elles?	15
2.1	L'évolution des préférences par sélection directe	16
2.2	L'évolution des préférences par sélection indirecte	18
2.2.1	L'hypothèse de Fisher	19
2.2.2	L'hypothèse de Zahavi	24
2.2.2.1	Zahavi selon Grafen	25
2.2.2.2	Les modèles des bons gènes	31
2.2.3	Beaux enfants ou bons gènes? les deux? la même chose?	39
2.2.4	La pertinence des bénéfices génétiques indirects	43
2.2.4.1	Le paradoxe du lek	43
2.2.4.2	Les bénéfices génétiques indirects existent-ils?	47
2.2.4.3	Leur rôle dans l'évolution	49
2.2.5	L'hypothèse des bons parents	51
2.3	Conclusion	54
3	Que représentent les préférences sexuelles?	59
3.1	La relation entre ornements et attractivité	62
3.1.1	Le formalisme des fonctions de préférence et des préférences strictes	62
3.1.1.1	Les limites principales de ces formalismes	63
3.1.1.2	La pertinence de ces formalismes	66
3.1.2	Les facteurs influençant la forme de cette relation	67
3.2	L'échantillonnage des différents partenaires potentiels	69
3.2.1	La stratégie d'échantillonnage aléatoire	69
3.2.2	La stratégie d'échantillonnage par comparaison groupée	70
3.2.3	Les stratégies d'échantillonnage séquentiel	70
3.2.4	La comparaison des différentes stratégies d'échantillonnage	72
3.3	La sélectivité	75

3.4	Conclusion	77
4	A quel point les préférences influencent-elles les appariements ?	79
4.1	La compétition intrasexuelle ‘traditionnelle’	80
4.1.1	Les relations agonistiques	81
4.1.2	Les stratégies de monopolisation	83
4.1.3	Les stratégies parasites	84
4.2	La coercition	86
4.3	La compétition pour la satisfaction des préférences	87
4.3.1	Quelques exemples <i>in natura</i>	88
4.3.2	Les processus de formation des couples	91
4.3.2.1	Les modèles de Gimelfarb	91
4.3.2.2	Le choix mutuel	95
4.4	Conclusion	99
5	Le choix de partenaire, une petite conclusion...	101
5.1	Comment mesurer une fonction de préférence?	103
5.1.1	Les stimulus utilisés	105
5.1.2	Les choix expérimentaux binaires	108
5.1.3	L’analyse des données de choix expérimentaux	110
5.2	Comment évaluer l’influence des préférences sur les appariements?	111
5.3	Quelle est ma contribution à la compréhension du choix de partenaire?	113
5.4	Que reste-t-il à faire?	115
5.4.1	Construire des modèles proches des processus biologiques	116
5.4.2	Identifier les processus de formation des couples dans la nature	117
5.4.3	Adopter une approche pluridisciplinaire	119
	Bibliographie	123
	Annexes	131
A.1	Article 1 : Height, BMI and the shape of the human body	133
A.2	Article 2 : Homogamy and sexual preferences for height in human	163
A.3	Article 3 : Preference and real mate choice for BMI	207
A.4	Article 4 : Primate sexual swellings as quality signals	213
	Autres publications	245
A.5	Article 5 : Trust, reciprocity and birth order	247
A.6	Article 6 : Assumptions on avian visual system evolution	257
A.7	Article 7 : Chikungunya- <i>Wolbachia</i> interplay in <i>A. albopictus</i>	279
A.8	Article 8 : Host manipulation and developmental schedule	289
A.9	Article 9 : Host shifts in weevils	297

Chapitre 1

Le choix de partenaire, une petite introduction...

Dès l'Origine des Espèces, publiée en 1859, Darwin proposa que le choix de partenaire engendre une force évolutive majeure. Pour lui, la sélection sexuelle résultant du choix de partenaire permet notamment de comprendre l'évolution de traits extravagants que la sélection naturelle ordinaire ne peut expliquer, comme par exemple le plumage des mâles de différentes espèces d'oiseaux de paradis¹. La théorie de la sélection naturelle proposée par Darwin a été le fruit de nombreux débats sur la scène publique; celle de la sélection sexuelle, et tout particulièrement le fait que le choix de partenaire puisse influencer l'évolution, a été encore plus controversée, cette fois-ci au sein même de la communauté scientifique (Andersson, 1994).

De multiples raisons peuvent sans doute expliquer ce rejet initial, mais une des causes principales réside peut-être dans la terminologie utilisée par Darwin. Il présenta notamment le rôle du choix de partenaire dans l'évolution de la manière suivante : “*Just as man can give beauty, according to his standard of taste, to his male poultry, or more strictly can modify the beauty originally acquired by the parent species, can give to the Sebright*

¹Darwin présenta la sélection naturelle et la sélection sexuelle comme deux mécanismes évolutifs distincts. Ce point de vue étant discutable, et dans un objectif de simplicité, nous qualifierons de sélection naturelle ordinaire l'ensemble des processus sélectifs qui ne découlent pas directement de la sélection sexuelle, *i.e.* qui ne découlent pas directement d'une différence de succès reproducteur causée par la compétition pour l'accès à la reproduction.

*bantam*² a new and elegant plumage, an erect and peculiar carriage - so it appears that female birds in a state of nature, have by a long selection of the more attractive males, added to their beauty or other qualities ” (Darwin, 1879, page 246). Cette analogie entre la sélection artificielle pratiquée par les hommes et le choix de partenaire opérant dans la nature laisse transparaître deux sources d’ambiguïté qui ont vraisemblablement engendré des interprétations erronées de sa théorie, et donc conduit un grand nombre de scientifiques à la rejeter sur de mauvaises bases.

La première source d’ambiguïté dans ces propos concerne la notion de beauté. Pour expliquer le choix de partenaire, Darwin prêta en effet le goût de l’esthétique à d’autres espèces que l’Homme. Au sujet des oiseaux, il justifia cette prise de position en ayant recours à de nombreux arguments aussi subjectifs que le suivant : “*As male birds display their fine plumage and other ornaments with so much care before the females, it is obviously probable that these appreciate the beauty of their suitors* ” (Darwin, 1879, page 464). L’hypothèse selon laquelle des animaux apprécient la beauté dans une mesure comparable à notre espèce peut déranger. Cela explique probablement l’origine du désaccord que Wallace exprima envers les idées de Darwin vis-à-vis du choix de partenaire³, bien que cet auteur se justifiât en utilisant des arguments scientifiques peu convaincants, comme le remarque Fisher (1930). Ce premier ardent défenseur de la théorie de la sélection sexuelle de Darwin écrira, par exemple, après avoir analysé plusieurs arguments de Wallace : “*It cannot therefore have been the cogency of the argument he uses which determined Wallace’s opinion, but rather the firmness of his conviction that the aesthetic faculties were a part of the ‘spiritual nature’ conferred upon mankind alone by a supernatural act which supplies an explanation of the looseness of his argument* ”. Cette focalisation sur l’existence ou non d’un sens de l’esthétique chez l’animal est d’autant plus curieuse que le choix de partenaire peut tout à fait exister sans que les animaux témoignent d’un quelconque goût pour la beauté : le fait que différents organismes puissent discriminer entre différents partenaires sur la base, par exemple, de la taille, de la forme ou de couleurs est suffisant⁴

²c’est une race de poule naine

³Pour une discussion approfondie sur la vision respective de Darwin et de Wallace à propos du choix de partenaire, cf. *The Ant and the Peacock* de Cronin (1991).

⁴D’ailleurs, de nombreux psychologues adoptant une approche évolutive considèrent que la notion de

(Andersson, 1994).

La deuxième source d'ambiguïté provient de l'utilisation du mot 'sélection', pour faire écho à la sélection artificielle, dans le contexte du choix de partenaire. On retrouve d'ailleurs le même problème avec le mot 'choix' lui-même, que Darwin utilisa aussi. Contrairement à ce que ces mots pourraient laisser sous-entendre, dans le contexte qui nous intéresse, la notion de choix n'est pas nécessairement le fruit d'un raisonnement cognitif, et encore moins un processus volontaire ou conscient comme dans le cas de la sélection artificielle. Malheureusement, cette distinction n'a pas toujours été très explicite dans le discours de Darwin. Notons toutefois que dans un de ses derniers travaux, il reviendra sur le fait qu'il faut considérer le mécanisme aboutissant au choix de partenaire comme une attirance ou une excitation particulière que certains individus éprouvent vis-à-vis d'autres, plutôt que comme une discrimination délibérée (Darwin, 1882)⁵.

Il est donc assez probable que les réticences des scientifiques à l'égard de l'hypothèse du choix de partenaire relevaient principalement d'une certaine maladresse de Darwin, enclin à un certain anthropocentrisme un peu déplacé, plutôt que d'arguments scientifiques pertinents. De plus, le fait que Darwin ait présenté le choix de partenaire comme un contrôle de l'appariement exercé par les femelles n'a peut-être pas non plus facilité l'acceptation de cette idée par une communauté scientifique essentiellement masculine à l'époque, tout en s'inscrivant dans un contexte victorien où les femmes étaient considérées comme particulièrement passives (Patricia Adair Gowaty, Anna Rotkirch, communications personnelles). En effet, comme l'explique Gauvreau (2003), "*à l'époque victorienne la femme n'existe que par la famille et pour celle-ci [...] Tandis que le mari s'occupe du nécessaire tels que les revenus, la nourriture et le logement, la femme contribue à ses devoirs par le maintien impeccable de sa demeure [...] Tandis que l'on attribue au sexe masculin la vigueur, l'intelligence et l'autorité, on s'attend à ce que la femme soit passive, soumise et dévouée*".

Les principaux concepts de la sélection sexuelle et du choix de partenaire étaient

beauté, et les activités qui en dérivent comme l'art, la musique, l'humour, la fiction, la religion ou encore la philosophie, sont des sous-produits de la sélection sexuelle (Miller, 2001).

⁵Pour la petite histoire, il donnera d'ailleurs une lecture publique de cet article à la Zoological Society of London quelques heures avant sa mort (Bajema, 1984 dans Andersson, 1994).

présents dès 1871⁶, mais le mépris partagé par la majorité de la communauté des biologistes à l'égard du choix de partenaire ne s'est pas limité à cette époque. Par exemple, de célèbres scientifiques comme Morgan, Huxley ou Lack ont fortement critiqué les idées de Darwin sur le rôle du choix de partenaire dans l'évolution (Andersson, 1994). Après la publication de son ouvrage consacré à la sélection sexuelle, il faudra en fait attendre près de cent ans pour que le choix de partenaire, et plus généralement la théorie de la sélection sexuelle dans laquelle il s'inscrit, commencent enfin à être considérés comme une thématique de recherche légitime. Le choix de partenaire est désormais reconnu comme un processus évolutif majeur, et les recherches sur la sélection sexuelle connaissent aujourd'hui un essor considérable. La sélection sexuelle constitue un des principaux sujets en écologie comportementale (Danchin et al., 2005), et plusieurs nouvelles pistes de recherche annoncent un avenir encore plus prometteur de cette thématique (Kokko et al., 2003; Andersson et Simmons, 2006; Rogers et Greig, 2009).

1.1 Qu'est ce que le choix de partenaire ?

L'expression 'choix de partenaire' paraît au premier abord suffisamment claire pour que l'on puisse s'affranchir de devoir la définir. Pourtant, le bref historique que nous venons d'aborder indique que plusieurs controverses auraient vraisemblablement pu être évitées si Darwin avait présenté le choix de partenaire différemment. Commençons donc par proposer une définition aussi générale et précise que possible : *on qualifiera de choix de partenaire la situation où un individu influence la probabilité de fusionner ses gamètes avec ceux d'un individu particulier, plutôt qu'avec ceux d'autres individus.*

Cette définition comprend plusieurs notions importantes. Tout d'abord, on retrouve la notion de compétition au sens écologique du terme : la compétition se produit lorsque l'utilisation d'une ressource (ici, les gamètes de l'individu qui choisit) par un individu (ici, l'individu dont les gamètes sont choisis) rend cette ressource moins disponible pour les autres (ici, les individus dont les gamètes auraient pu être choisis mais ne l'ont pas

⁶date de la première édition de l'ouvrage de Darwin *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*

été). Le choix de partenaire exercé par un sexe implique donc une compétition pour la fécondation, même si les compétiteurs ou leurs gamètes n’interagissent pas directement (Murphy, 1998). Ceci nous amène à préciser deux premiers points que cette définition n’aborde pas. Premièrement, elle ne précise pas à quel moment les concurrents non choisis auraient pu l’être. Ces individus peuvent avoir été disponibles au moment précis où le choix s’est produit, mais ces individus auraient aussi pu être disponibles uniquement par la suite. Deuxièmement, cette définition ne précise pas non plus à quel moment le fait d’influencer l’accès à la fécondation se produit. En effet, l’influence qu’exerce l’individu qui choisit peut provenir de mécanismes ayant opéré à n’importe quelle étape précédant la fécondation : de la recherche de partenaire jusqu’à des étapes postérieures à l’insémination^{7,8}. Évidemment, les mécanismes de choix dépendent en particulier de l’étape du cycle de vie à laquelle le choix se produit, ainsi que de l’organisme considéré. Pour un même organisme, on pourra parfois retrouver différents mécanismes de choix opérant lors de différentes étapes du cycle. Ce point est illustré par l’exemple de la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps* (cf. encadré 1.1). Troisièmement, cette définition ne préfigure pas d’un régime de reproduction particulier. Dans les cas des espèces polygames⁹, il suffit de considérer qu’un individu puisse choisir plusieurs partenaires. Enfin, notons également que cette définition ne fait pas intervenir la notion de sexe¹⁰, puisqu’en effet le choix de partenaire semble présent chez des organismes isogamétiques comme les levures (Jackson et Hartwell, 1990) et probablement même chez d’autres champignons (Nieuwenhuis et al., 2009).

Dans les prochains chapitres, les situations de choix de partenaire qui seront abordées sont conformes à la définition plus traditionnelle, mais beaucoup plus restreinte, qu’a proposée Halliday (1983) : “[m]ate choice can be operationally defined as any pattern of behaviour, shown by members of one sex, that leads to their being more likely to mate with

⁷Pour une étude du choix cryptique chez les femelles (*i.e.* post-insémination) voir par exemple Tallamy et al. (2002)

⁸Certains auteurs vont jusqu’à qualifier des situations d’avortement sélectif ou d’investissement parental biaisé de choix de partenaire post-fécondation (ex : Cunningham et Birkhead, 1998), la définition présentée précédemment offre néanmoins une vision volontairement plus restreinte du choix de partenaire.

⁹Une espèce est qualifiée de polygame lorsque les individus d’un sexe peuvent s’apparier avec plus d’un individu de l’autre sexe.

¹⁰Notons que dans cette thèse, j’utilise le mot ‘sexe’ comme synonyme de ‘genre’, et non pas au sens génétique du terme.

Encadré 1.1: LE CHOIX DE PARTENAIRE CHEZ LA MOUCHE SCORPION *Harpobittacus nigriceps*, MECOPTERA : BITTACIDAE, D'APRÈS THORNHILL (1983).

Dans cette espèce, la séquence d'un comportement sexuel commence lorsque le mâle capture une proie arthropode, ou en vole une à un autre mâle. Il consomme alors une partie de la proie. Cela déclenche la production d'une phéromone attirant les femelles à distance. Lorsqu'une femelle arrive, elle se positionne pour l'accouplement. Il arrive parfois que la femelle se nourrisse sur la proie avant que l'accouplement commence, mais en général le mâle ne délivre la proie à sa partenaire que lorsque la copulation a commencé. Tout au long de l'accouplement la femelle consomme la proie. Plus la proie est de taille importante, plus l'accouplement est long, et la durée de cet accouplement semble contrôlée par les femelles. Or, plus l'accouplement est long, plus la quantité de sperme transférée est grande. Le contrôle du temps de copulation va donc permettre de biaiser le taux de fécondation en faveur des mâles apportant des offrandes de plus grande taille. Ceci constitue une première forme de choix de partenaire. De plus, le comportement des femelles inséminées dépend également de la taille de la proie. Lorsque les proies sont de taille importante, les femelles entrent dans une phase de non-réceptivité sexuelle et pondent rapidement leurs œufs. Lorsque les offrandes sont petites, les femelles vont rapidement retrouver un autre mâle pour s'accoupler de nouveau ; en effet, les femelles peuvent simultanément stocker le sperme de différents mâles. Ce comportement influence le succès reproducteur des mâles puisque le fait de se réaccoupler augmente la compétition spermatique, et diminue la probabilité de fertilisation pour un mâle donné. Ce mécanisme constitue donc une deuxième forme de choix de partenaire.



Harpobittacus nigriceps, Campania, Tasmanie, Australie.
Tree of Life Web Project.

certain members of the opposite sex than with others”. Toutefois, la grande majorité des conclusions que l’on en tirera pourra être étendue aux différentes formes que peut prendre le choix de partenaire.

1.2 Qui pratique le choix de partenaire ?

Le choix de partenaire est un comportement qui a été décrit chez des espèces appartenant à de nombreux ‘taxons’ : Andersson (1994) recense près de 200 études (publiées avant 1991) montrant l’influence du choix de partenaire chez des insectes et autres arthropodes, des poissons, des amphibiens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Bien que le concept de choix de partenaire ait été initialement réservé aux animaux, certains auteurs n’hésitent pas à l’appliquer aux plantes (Willson, 1994). Par exemple, le contrôle maternel des interactions prézygotiques pollen-pistil peut être considéré comme une forme de choix de partenaire (ex : Waser et Price, 1993). De plus, nous avons déjà évoqué brièvement la présence de choix de partenaire chez les champignons (section 1.1). En particulier, lors du cycle de vie de la levure de bière *Saccharomyces cerevisiae*, deux spores haploïdes de type sexuel différent¹¹ peuvent conjuguer et former un individu diploïde ; ce processus de fécondation ne s’effectue pas au hasard puisque, lorsqu’on lui présente deux partenaires, la cellule haploïde semble se polariser préférentiellement en direction du partenaire produisant la plus forte concentration de phéromones¹² (Jackson et Hartwell, 1990).

Revenons maintenant aux organismes avec une fonction mâle et une fonction femelle et intéressons-nous justement au rôle respectif de chaque sexe dans le choix. En se basant sur de nombreuses observations, Darwin (1859, 1879) proposa que, le plus souvent, ce sont les femelles, et non les mâles, qui choisissent. Il ira même jusqu’à qualifier le choix de partenaire de ‘choix des femelles’. Si Darwin a particulièrement insisté sur le choix des femelles, et non sur le choix des mâles, c’est probablement parce que son enjeu principal était d’expliquer l’évolution d’ornements extravagants qui constituent un paradoxe au

¹¹il existe deux types de cellules haploïdes : celle produisant la phéromone a et celle produisant la phéromone α

¹²La concentration en phéromones semble d’ailleurs constituer un signal de la qualité des individus (Smith et Greig, sous presse).

regard de la sélection naturelle ordinaire (*cf.* section 2.2) ; or ces ornements se retrouvent essentiellement chez les mâles. Aujourd’hui encore, lorsque dans un modèle il est supposé qu’un seul sexe choisit, les auteurs s’y réfèrent quasi-systématiquement en le qualifiant de femelle (*cf.* section 2).

Il est en fait vraisemblable que Darwin avait parfaitement conscience de l’existence de choix de partenaire exercé par des mâles. Patricia Gowaty est d’ailleurs claire à ce propos : “[m]y reading of Darwin (1859 and 1871) is that Darwin KNEW of many cases of male choice of females (even in species with female-biased parental investment). This is very plain in the Part 1 of *Descent of Man*. I think that Darwin’s critics immediately post the 1859 volume, who were focused on the survival costs of fancy male traits, led Darwin to focus excessively defensively on how female choice and male-male competition could account for fancy male traits, even though Darwin knew that male choice of females might account for female traits. He was trying, I think, to make it very clear that the most difficult traits to explain via natural selection (those with obvious survival costs) could indeed occur through the subtype of natural selection called ‘sexual selection’. I think Darwin strategically left out the evolution of ‘plain’ traits by Sexual Selection in his taxonomic chapters (Part II of 1871). I think many readers of the 1871 volume are uncritical, and think that Darwin did not write about male choice because he thought it rare. I believe Darwin thought it more common than most of my modern colleagues ” (communication personnelle).

Il existe effectivement un certain nombre d’espèces pour lesquelles un choix des mâles a été documenté (Clutton-Brock, 2009). Par exemple, dans la revue réalisée par Andersson (1994), 30 études démontrent l’existence d’un choix de partenaire effectué par les mâles (contre 167 pour les femelles¹³), et ce chez des taxons très différents. Dans l’article 4 de cette thèse, nous illustrons en particulier la présence de choix de partenaire chez le mâle babouin Chacma. Chez certaines espèces, on trouve même que les femelles ‘paradent’ devant les mâles (Gwynne, 1991). C’est notamment le cas de la mouche *Rhamphomyia longicauda* où les femelles se positionnent les unes à côté des autres en volant, formant

¹³NB : dans 6 de ces études, le choix est reporté simultanément pour les deux sexes.

ainsi des essaims (correspondant à des ‘leks’, cf. section 2.2.4.1), et attendent que les mâles viennent choisir les femelles qui leur semblent les plus attractives (Funk et Tallamy, 2000).

De plus, comme l’intensité de la discrimination opérant lors du choix est un caractère continu, il est très difficile de distinguer expérimentalement les situations de choix peu marquées, des situations caractérisées par une absence totale de choix. Il est donc possible qu’un choix des mâles peu marqué soit présent chez un grand nombre d’espèces pour lesquelles le choix de partenaire est habituellement décrit comme étant l’apanage des femelles. Ces espèces pourraient donc, dans une certaine mesure, illustrer des situations de choix mutuel, même si une certaine asymétrie dans le rôle de chaque sexe est présente. À titre d’exemple, reprenons le cas de la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps* (cf. encadré 1.1) pour lequel nous avons vu que les femelles choisissent. Il arrive qu’une femelle parvienne à dérober la proie d’une autre femelle occupée à s’accoupler ; dans ce cas le mâle investi dans l’acte peut interrompre son accouplement pour en engager un autre avec la femelle qui est parvenue à dérober la proie. Le mâle semble donc lui aussi, dans une certaine mesure, pouvoir exercer un choix (Thornhill, 1983).

1.3 Pourquoi de nombreux êtres vivants très différents pratiquent le choix de partenaire ?

Le nombre de partenaires qu’un individu peut avoir lors de sa vie est limité, ne serait-ce que parce que la durée de vie elle-même est limitée. De plus, chez de nombreuses espèces, les individus limitent leur nombre de partenaires en raison de différents coûts. Ces coûts peuvent être associés directement à la présence de partenaires (parasitisme, compétition alimentaire, coûts de l’accouplement...), mais peuvent aussi découler de phénomènes plus indirects comme l’investissement parental, la lutte contre les parentés extra-couple, ou la défense contre les prédateurs. La monogamie stricte (ou génétique), qui correspond au régime de reproduction dans lequel un individu d’un sexe choisit au maximum un partenaire de l’autre sexe, illustre parfaitement cette restriction sur le nombre de partenaires¹⁴.

¹⁴Notons toutefois que la monogamie stricte est un régime de reproduction vraisemblablement rare. Ce régime ne peut pas être correctement déduit à partir de l’observation d’un cas de monogamie sociale car

C'est dans ce contexte de limitation du nombre de partenaires que le fait de pouvoir choisir prend un sens. En effet, lorsque les partenaires potentiels ne sont pas tous équivalents, le fait de choisir peut procurer de nombreux bénéfices à celui qui choisit : choisir un partenaire possédant une fertilité ou une fécondité importante, prodiguant des soins parentaux, possédant une importante quantité de ressources, permettant d'être protégé contre les interférences (prédation, relation agonistiques intra-spécifiques, coercition...), ou encore présentant une bonne qualité ou une bonne complémentarité génétique, peut permettre à un individu de produire plus de descendants qu'en prenant un partenaire au hasard parmi ses congénères de sexe opposé (Searcy, 1982; Andersson, 1994).

Les preuves des aspects bénéfiques apportés par le choix sont assez nombreuses (voir Andersson, 1994, chapitre 8). Par exemple, si l'on reprend le cas de la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps* (cf. encadré 1.1), nous avons vu que les femelles ne s'accouplent qu'avec les mâles qui leur présentent de la nourriture. Or, le fait que le nombre d'œufs pondus augmente avec la taille de l'offrande suggère fortement le rôle bénéfique d'un tel choix (Thornhill, 1983). Une façon plus directe de mettre en évidence l'existence de bénéfices découlant du choix de partenaire consiste à comparer la descendance d'individus s'étant appariés librement, à la descendance d'individus dont on contraint expérimentalement le choix. De telles études ont notamment été réalisées chez la drosophile (*Drosophila melanogaster*) et chez le grillon provençal (*Gryllus bimaculatus*). Dans ces deux cas, la survie des descendants apparaît comme plus importante lorsque ces derniers sont issus de parents s'étant accouplés librement (Partridge, 1980; Simmons, 1987)¹⁵.

La limitation du nombre de partenaires est en général plus marquée pour les femelles que pour les mâles, ce qui explique pourquoi nous avons vu dans la section 1.2 que les femelles discriminent en général davantage que les mâles. Cette différence entre sexes découle notamment de la quantité plus importante de soins parentaux que délivrent en général les femelles (Trivers, 1972) : “[s]ince the total number of offspring produced by one

des copulations extra-couple sont parfois fréquentes (Griffith et al., 2002).

¹⁵Notons toutefois que dans ces expériences, le résultat observé peut-être expliqué par des hypothèses alternatives au choix. Par exemple, les bons mâles accèdent peut-être plus facilement aux femelles sans que celles-ci ne jouent un rôle. Il est aussi possible que dans la situation où les femelles peuvent choisir, le nombre de mâles les entourant les conduisent à investir plus dans la fonction de reproduction au dépens d'autres traits d'histoire de vie.

sex of a sexually reproducing species must equal the total number produced by the other [...] then the sex whose typical parental investment is greater than that of the opposite sex will become a limiting resource for that sex. Individuals of the sex investing less will compete among themselves to breed with members of the sex investing more, since an individual of the former can increase its reproductive success by investing successively in the offspring of several members of the limiting sex ”. Par conséquent, le sexe fournissant la part la plus importante de l’investissement parental devrait être le sexe le plus discriminant lors du choix de partenaire. Le processus se renforce de lui-même puisque l’évolution de la discrimination lors du choix chez les femelles restreint l’accès des mâles à ces dernières ; ils deviennent donc en retour moins discriminants et plus compétitifs (Kokko et Johnstone, 2002)¹⁶.

1.4 Quelles sont les conséquences évolutives du choix de partenaire ?

En entraînant une compétition pour l’accès à la reproduction, le choix de partenaire exerce une pression évolutive majeure (Andersson, 1994). Le choix de partenaire va sélectionner positivement les allèles codant pour des traits favorisés par la discrimination, dans la mesure où ce bénéfice surpasse les coûts éventuels liés à leur expression. Cette idée très simple est appuyée par une expérience récente de sélection expérimentale. Rogers et Greig (2009) ont ainsi pu montrer que lorsque l’on introduit dans une population de levure de bière des mutants exprimant plus fortement la phéromone utilisée comme critère de choix (*cf.* section 1.2), alors les cellules portant l’allèle responsable de la production accrue de phéromone augmentent en fréquence dans la population au fil des générations. Puisque les cellules mutantes ne présentent pas de différence de viabilité ou de fécondité avec la souche ancestrale, cette évolution expérimentale semble donc résulter de la sélection sexuelle qu’exerce le choix de partenaire.

On interprète aussi l’évolution de nombreux autres traits phénotypiques comme le

¹⁶Pour une discussion plus approfondie du rôle des sexes vis-à-vis du choix de partenaire, voir Kokko et Jennions (2008).

résultat de la sélection sexuelle (revue par Darwin, 1879; Andersson, 1994), même si, dans la grande majorité des cas et contrairement au cas précédent, le déterminisme génétique de ces ornements n'est pas connu ¹⁷ : “[i]f you are interested in the diversity of life, you cannot ignore the plethora of striking behaviors and morphologies that have been the handiwork of sexual selection. The peacock’s tail is one emblematic result, but a compendium would also include : the songs of birds, frogs, and crickets, the brilliant colors of fishes and corals^[18], the complex odors of moths and mustelids, and the differences between the human sexes that have led many to embrace the suggestion that men are from Mars and women are from Venus. That is what sexual selection does. How does it do it ? Sexual selection occurs when some individuals in the population have more offspring because they are better at getting mates. This often happens because one sex selects mates from a pool in which members of the opposite sex vary in their attractiveness, a process known as ‘mate choice’” (Ryan et al., 2007).

L’influence du choix de partenaire dans l’évolution ne se résume pas seulement à la ‘simple’ modification de ces ornements. Par exemple, le choix de partenaire peut probablement jouer un rôle important dans les processus de spéciation dès lors que les ornements sont utilisés dans la discrimination entre espèces (ex : Guerra et Ron, 2008 ; pour une revue, voir Panhuis et al., 2001). De plus, le choix de partenaire peut influencer (positivement ou négativement) le risque d’extinction des populations. En effet, nous verrons que la sélection des ornements peut conduire à une réduction de la valeur sélective des individus (*cf.* partie 2.2), et ainsi augmenter la mortalité au sein du sexe ornementé. Cette mortalité, en modifiant la compétition intraspécifique, peut influencer différents aspects démographiques qui influencent la probabilité d’extinction (ex : Kokko et Brooks, 2003). Dans l’ensemble, le choix de partenaire peut influencer de nombreux paramètres génétiques et démographiques dont on sait qu’ils affectent l’évolution des populations : le choix de partenaire peut notamment influencer l’effectif efficace (Anthony et Blumstein, 2000), la migration (ex : Sterck et al., 2005), le degré de consanguinité dans les popula-

¹⁷notons, que l’on désignera par ‘ornement’ les traits sur lesquels porte le choix dans la suite de l’exposé

¹⁸En fait, la couleur des coraux n’a *a priori* rien à voir avec le choix de partenaire, les auteurs voulaient en fait parler des poissons de récifs coralliens (Ryan, communication personnelle).

tions (Pekalski, 2007), et il peut aussi engendrer un effet Allee dans les petites populations (Møller et Legendre, 2001). Il n'est donc pas surprenant que le choix de partenaire commence à être pris en compte en biologie de la conservation (Quader, 2005).

Chapitre 2

Comment les préférences sexuelles évoluent-elles ?

Un trait est dit préféré lorsque ce trait a pour conséquence d'augmenter la probabilité que l'individu qui l'arbore soit choisi comme partenaire sexuel^{1,2}. Comprendre l'évolution du choix de partenaire nécessite donc de comprendre comment les préférences se mettent en place. Dans cette partie, on se restreindra, par souci de simplicité, à l'évolution des préférences sexuelles qui découlent des pressions de sélection engendrées par le choix de partenaire. Des préférences sexuelles peuvent en effet découler d'autres processus sélectifs de par la nature pléiotropique des gènes qui les déterminent. Elles peuvent notamment résulter de la présence de biais dans le système sensoriel (Basolo, 1990; Ryan et al., 1990) qui ont pu être sélectionnés dans un contexte de prise alimentaire (ex : Rodd et al., 2002; Smith et al., 2004; mais voir aussi Fuller, 2009), de prédation (ex : Proctor, 1991), ou encore en interagissant avec les processus de reconnaissance entre espèces (ex : Ryan et Rand, 1993; Phelps et al., 2006). Par exemple, pour un certain nombre de couples d'espèces sœurs, il a été montré que les préférences pour un ornement peuvent être partagées par les deux espèces, même si l'ornement en question n'a pas évolué pour l'une d'entre elles (Ryan et Keddy-Hector, 1992).

¹Notons que bien que le mot 'préférence' présente une certaine connotation positive, dans le contexte du choix de partenaire, il peut en fait représenter une attraction aussi bien qu'une répulsion moindre pour un stimulus particulier.

²Nous reviendrons dans le chapitre 3 sur cette définition.

Pour que les préférences évoluent vis-à-vis d'un trait (dans le cadre du choix de partenaire), ce trait doit remplir trois conditions (Searcy, 1979). i) Sa valeur doit être suffisamment variable. ii) Sa valeur doit influencer la valeur sélective de l'individu qui choisit. iii) La variabilité caractérisant le trait doit être appréciable par les individus qui exercent le choix. Précisons que cette dernière condition n'implique pas nécessairement que le trait lui-même soit directement évaluable. Les préférences peuvent aussi être basées sur les valeurs d'autres traits qui témoignent de la valeur du trait considéré. Ce qui nous amène aux définitions suivantes : lorsque les préférences s'exercent sur un trait influençant la valeur sélective de celui qui choisit, on parle de sélection directe ; lorsque les préférences s'exercent sur un trait n'influçant pas directement la valeur sélective de l'individu qui choisit, mais que ce trait est génétiquement corrélé à un autre trait exerçant une telle influence, on parle de sélection indirecte (Kokko et al., 2003). Pour expliquer l'évolution des préférences sexuelles, nous allons donc commencer par aborder successivement l'effet de la sélection directe puis celui de la sélection indirecte, et nous verrons par la suite comment ces deux types de sélection peuvent interagir.

2.1 L'évolution des préférences par sélection directe

Lorsque choisir préférentiellement un individu sur la valeur d'un trait confère directement un avantage à celui qui choisit, l'évolution des préférences n'est pas difficile à comprendre : elles évoluent comme n'importe quel trait soumis à la sélection naturelle ordinaire (Reynolds et Gross, 1990). Par exemple, dans le cas de la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps* (cf. encadré 1.1), le fait de recevoir une offrande nuptiale est avantageux pour les femelles : une femelle bien nourrie pourra, par exemple, directement pondre ses œufs après l'accouplement plutôt que de repartir en quête de nourriture (Thornhill, 1983). On comprend que les femelles qui s'accouplent uniquement avec les mâles détenant une offrande nuptiale sont avantagées par rapport aux femelles qui s'accoupleraient avec n'importe quel mâle. Dans la mesure où les préférences ne sont pas intrinsèquement coûteuses, que les mâles possédant des offrandes sont faciles à localiser et suffisamment abondants pour que la compétition entre femelles ne soit pas trop forte, cet avantage lié au choix

permettra la sélection de n'importe quelle mutation qui renforcerait cette discrimination, et la contre sélection de mutations qui la diminuerait.

Dans le cas de la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps*, on qualifie les bénéfices de directs. Comme nous venons de le voir, les bénéfices profitent, avant tout, directement à la femelle qui choisit³. Dans ce cas, l'évolution des préférences ne suppose donc pas que le trait conférant les bénéfices soit transmis à la descendance de l'individu qui choisit. Une mouche femelle qui choisit un mâle apportant de la nourriture sera avantagée, que cette aptitude du mâle soit déterminée génétiquement ou non.

Parfois, la sélection des préférences est toujours directe mais les bénéfices profitent à l'individu qui choisit uniquement par l'intermédiaire de l'effet bénéfique qui s'exprime chez les descendants. Pour illustrer un tel cas de sélection directe pour des bénéfices indirects, il suffit de considérer le choix basé sur le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH, ou MHC en anglais) chez les souris : “[a] number of studies have shown that both female and male mice prefer mates that have MHC alleles that differ from their own alleles and that they can choose by smell only [...]. This preference would result in offspring that are MHC heterozygous. MHC genes ‘smell’ (actually their gene products or specific ligands smell) and can thus be literally sniffed out by a mouse ” (Milinski, 2006). Puisque les préférences concernent une odeur reflétant directement le CMH et que ce CMH procure un bénéfice, la sélection est bien directe ; mais puisque le bénéfice ne s'exprime que chez les descendants, le bénéfice est lui indirect. Dans une telle situation, le fait de préférer pourra, comme dans le cas des bénéfices directs, évoluer sous l'action de la sélection naturelle ordinaire. La seule contrainte est qu'il faut que le trait préféré soit transmis à la descendance. En effet, dans l'exemple précédent, si le CMH de l'individu choisi ne participait pas au CMH des descendants, alors le fait de choisir ne serait pas avantageux. Nous allons maintenant nous intéresser au cas plus complexe de l'évolution des préférences qui résulte d'un processus sélectif indirect.

³Notons que les bénéfices associés au fait de choisir peuvent aussi représenter la diminution d'un coût. Par exemple, chez plusieurs espèces de poissons et de rongeurs, il existe un choix préférentiel pour les individus présentant le moins de parasites (Barber et al., 2000; Kavaliers et al., 2005).

2.2 L'évolution des préférences vis-à-vis de traits coûteux pour ceux qui les arborent : une sélection indirecte de ces ornements

Comprendre pourquoi et comment les préférences évoluent vis-à-vis de traits qui ne procurent pas de bénéfices apparents a été l'une des préoccupations majeures des travaux portant sur le choix de partenaire au cours de ces 30 dernières années (Kotiaho et Puurtinen, 2007). Ces questions sont particulièrement importantes car le fait qu'il existe des préférences pour des traits apparemment coûteux constitue la clef de voûte de la théorie de la sélection sexuelle par choix de partenaire bâtie par Darwin (1859, 1879). Pour rendre compte de l'existence d'un ensemble de traits ne conférant aucun avantage apparent en termes de survie, voire semblant conférer un certain désavantage à l'individu qui les arborent, Darwin proposa que le choix de partenaire est un facteur engendrant la reproduction différentielle requise pour que ces traits évoluent. Pour vérifier l'hypothèse de Darwin, il faut donc comprendre comment le choix de partenaire influence l'évolution des traits préférés (que l'on appellera ornement), mais aussi comprendre comment un tel choix de partenaire se met en place, autrement dit comment les préférences pour ces ornements évoluent. Si Darwin discuta le premier point, il considéra les préférences comme un simple fait établi au travers d'observation directes et n'en discute pas l'origine. En le remarquant, Fisher permit l'avancée conceptuelle probablement la plus importante depuis Darwin dans les recherches sur la sélection sexuelle ; dans son ouvrage de 1930 il expliqua ainsi *“that the tastes of organisms, like their organs and faculties, must be regarded as the products of evolutionary change, governed by the relative advantage which such tastes may confer”*.

2.2.1 Une sélection indirecte du succès reproducteur : l'hypothèse de Fisher ou l'hypothèse des beaux enfants

On doit donc la première hypothèse pour expliquer l'évolution de préférences pour des ornements coûteux à Fisher (1930). Considérons, pour suivre l'exemple de Fisher, le cas du plumage chez les oiseaux mâles, et supposons qu'un plumage bien développé confère un léger avantage sélectif. Dans cette situation, des préférences sont susceptibles d'évoluer chez les femelles puisque discriminer les mâles au plumage développé conduit à produire des fils au plumage développé qui présenteront l'avantage sélectif associé. Pour l'instant, cette situation correspond exactement à ce que l'on a vu précédemment : les préférences évoluent sous l'effet de la sélection naturelle ordinaire car elles confèrent un avantage sélectif qui s'exprime dans la descendance des individus qui choisissent. Toutefois, Fisher (1930) proposa que le processus ne s'arrête pas là : si les préférences des femelles influencent de façon importante le succès reproducteur des mâles, alors avoir un plumage développé confère deux types d'avantages différents pour les mâles. i) L'avantage sélectif initial qui correspond à l'avantage que confère l'ornement et qui n'est pas causé par les préférences. ii) Un avantage additionnel qui découle uniquement des préférences des femelles : les mâles les plus ornementés se retrouvent en effet avantagés pour l'accès aux femelles car ce sont eux qu'elles préfèrent. Deux types de sélection entrent donc en jeu : une sélection directe qui est lié au fait que l'ornement confère directement un avantage au mâle qui l'arbore ; et une sélection indirecte de l'ornement qui résulte de la sélection sur l'accès aux partenaires.

Cet avantage sélectif indirect que confère l'ornement augmente avec l'intensité des préférences. Par exemple, on comprend facilement que la sélection indirecte est nulle si les femelles choisissent au hasard les mâles vis-à-vis de leur ornement. Fisher prédit que l'évolution du développement du plumage va pouvoir être entraînée par l'avantage découlant des préférences, même si le développement du plumage dépasse son niveau optimal en termes de sélection naturelle ordinaire et devient donc désavantageux à cet égard (l'ornement est donc contre sélectionné en termes de sélection directe) : l'évolution du trait se poursuivra tant que ce désavantage sélectif sera compensé par l'avantage qui

s'exprime dans la compétition pour l'accès aux partenaires. Parallèlement à l'évolution de l'ornement, l'intensité des préférences est aussi sélectionnée positivement : tant qu'il y aura un avantage global favorisant le développement du plumage, il existera un avantage pour les femelles à exercer une discrimination accrue vis-à-vis du plumage. En effet, les femelles choisissant des pères aux plumages le plus développé donneront des fils avec un plumage plus développé que la moyenne et seront donc aussi plus préférés. Fisher prédit donc que l'ornement et les préférences vont évoluer conjointement et mener à des valeurs d'ornement coûteuses vis-à-vis de la sélection naturelle ordinaire et à des préférences pour cet ornement coûteux.

Fisher prédit aussi que tant que la sélection naturelle ordinaire n'exercera pas une sévère contre sélection, ce processus continuera à une vitesse augmentant constamment. En effet, le second avantage des mâles augmente avec l'intensité des préférences, et l'avantage des femelles à exercer des préférences plus strictes augmente lui aussi avec le second avantage des mâles. Les deux avantages se renforcent donc mutuellement. Fisher qualifia cette situation de processus d'emballlement.

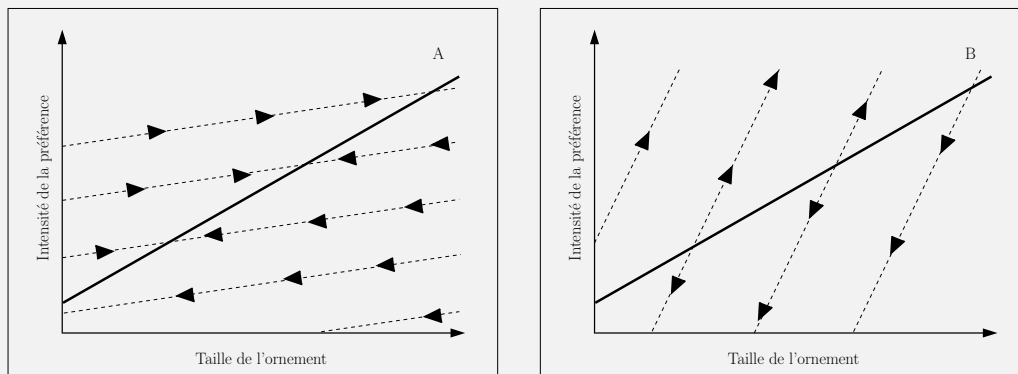
Bien que Fisher fût un statisticien et un généticien chevronné ayant modélisé formellement de nombreux processus évolutifs (Ewars, 2003), il n'introduisit l'hypothèse précédente que sous la forme d'un argument verbal (O'Donald, 1990) ; et plus de 30 ans sont passés avant que son modèle n'attire une réelle attention. Le premier à s'y être intéressé en détail est O'Donald⁴. Les travaux d'O'Donald, remontant pour le premier à 1962, ont permis d'identifier clairement le mécanisme génétique permettant le processus d'évolution conjointe entre l'ornement et les préférences. Tout réside en fait dans le couplage génétique qui s'établit entre les gènes codant pour ces deux traits. En effet, supposons un mâle au plumage particulièrement développé, ce mâle attractif aura plus de chance d'être choisi par une femelle ayant une préférence très marquée, que par une femelle préférant un développement du plumage moindre. Si les traits sont héréditaires, les fils issus de l'union entre le mâle au plumage très développé et la femelle aux préférences marquées sont donc susceptibles de porter à la fois des allèles codant pour un plumage très

⁴D'après Alan Grafen, O'Donald a d'ailleurs été un étudiant de Fisher.

développé, mais aussi des allèles codant pour une préférence très accrue. Puisque ces fils jouiront de l'avantage lié à leur plumage, ils auront potentiellement accès à de nombreux partenaires et produiront de nombreux descendants. Ces fils transmettront ainsi aux petits enfants à la fois les allèles de leur plumage et aussi ceux codant pour les préférences, bien que la préférence ne s'exprime pas chez ces mâles. Le gène codant pour les préférences évolue donc comme une réponse corrélée à la sélection sur le plumage (ex : O'Donald, 1962, 1967), et ceci ne fonctionne que parce que le choix de partenaire engendre, dans les génomes des descendants, une association statistique entre les allèles codant pour l'ornement et ceux codant pour les préférences. On qualifie cette association de déséquilibre de liaison.

Les travaux suivant les premiers essais d'O'Donald ont permis d'analyser formellement les différentes prédictions de Fisher (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982). Un résultat inattendu de ces modèles est que n'importe quelle intensité de préférence peut évoluer. En effet, l'équilibre évolutif ne forme pas un point mais plutôt une ligne dans un plan défini par un axe représentant la valeur de la préférence et un axe représentant la valeur de l'ornement (*cf.* encadré 2.1). Puisque l'équilibre est atteint lorsque l'avantage de l'ornement en termes d'accès aux partenaires compense exactement le coût de cet ornement en termes de sélection naturelle ordinaire (viabilité, fertilité), plusieurs combinaisons coûts-bénéfices sont donc équivalentes. Les valeurs de traits et d'ornements que va atteindre une population particulière pourront dépendre, dans ces modèles, des circonstances initiales avant que l'évolution conjointe des traits ne s'amorce. Dans les cas où la ligne d'équilibre représente un ensemble d'équilibres stables, la population pourra, une fois cette ligne atteinte, s'y déplacer au gré de l'influence de processus non sélectifs comme la dérive génétique ou par pléiotropie (Kirkpatrick, 1982).

Encadré 2.1: LES PRÉDICTIONS DU MODÈLE DE LANDE (1981).



Evolution conjointe des préférences et de l'ornement. L'ornement est soumis à une sélection naturelle ordinaire stabilisante et à la sélection sexuelle découlant de la présence des préférences sexuelles. Les préférences ne sont pas directement sélectionnées ; elles évoluent indirectement du fait des pressions de sélection qui s'exercent sur l'ornement auquel elles sont génétiquement corrélées, le long des lignes pointillées (en suivant le sens des flèches). En fonction des paramètres de variance génétique, la ligne d'équilibre (trait plein) peut être stable (A) ou instable (B).

Pour tester l'hypothèse de Fisher qui permet d'expliquer l'évolution de préférences au travers de bénéfices indirects uniquement, il est indispensable de se placer dans une situation où les bénéfices directs sont exclus. Les travaux précédents ont donc logiquement considéré que les préférences ne conféraient aucun bénéfice direct pour l'individu qui exerce ces préférences. Cependant, le fait de considérer les préférences comme une caractéristique neutre vis-à-vis de la valeur sélective pousse aussi à négliger les coûts éventuels que les préférences peuvent entraîner. Pourtant, de nombreuses études mettent en évidence des coûts associés à la présence de préférences sexuelles (ex : Slagsvold et al., 1988; Gibson et Bachman, 1992; Wickman et Jansson, 1997; Byers et al., 2005). Ces coûts peuvent correspondre à un risque de prédation accru, à un risque de contamination par des pathogènes plus important, à une diminution du temps disponible pour pratiquer d'autres activités, et à de nombreuses dépenses énergétiques (Pomiankowski, 1987a). Dans un souci de réalisme, les modèles suivants ont donc introduit un coût affectant les préférences. Les résultats s'en sont trouvés complètement modifiés, même pour des valeurs de coût infinitésimales. Dans ces modèles la seule situation d'équilibre stable correspond à un point unique caractérisé par une absence totale de préférence (ex : Kirkpatrick, 1985; Pomiankowski, 1987a). L'origine du problème est qu'à l'équilibre pour lequel les préférences ne

sont pas nulles⁵, l'ornement n'est plus sélectionné car les sélections directe et indirecte s'annulent. Il n'y a donc plus d'avantage à choisir un individu avec un ornement plus grand, ni à choisir un individu avec un ornement moins développé. Par conséquent, n'importe quel coût sur les préférences va les amener à décliner. Les préférences ne sont donc plus sélectionnées positivement. En retour, la pression de sélection sexuelle portant sur l'ornement va diminuer elle aussi et l'ornement va décliner⁶. L'évolution des préférences et des ornements ne semble donc, dans ce cas, être uniquement limitée à des situations transitoires (Pomiankowski, 1987a) ou à des situations d'équilibres instables (Kirkpatrick, 1985).

Plusieurs modèles plus récents ont montré que l'évolution de préférences par évolution conjointe est théoriquement possible dans certains cas, même lorsque les préférences sont coûteuses. On peut donc converger vers des situations d'équilibre stable ne maximisant pas la valeur sélective directe des individus qui choisissent. La raison pour laquelle le coût sur les préférences n'entraîne pas un déclin de ces dernières, à l'équilibre non nul, est la présence de mécanismes entraînant la formation d'un excès d'individus moins attractifs que les autres. Lorsque des individus peu attractifs coexistent avec des individus plus attractifs, l'avantage lié au fait de choisir se maintient (de par les bénéfices indirects que cela entraîne), ce qui en retour pourra compenser le coût de la préférence. Deux forces sont notamment susceptibles de pouvoir créer ces individus peu attractifs et permettent donc aux préférences d'évoluer vers un point d'équilibre stable non nul : la présence d'un biais mutationnel opérant sur l'ornement (Pomiankowski et al., 1991) et la migration dans un contexte où il existe une structure spatiale des préférences et des ornements (Day, 2000)⁷.

⁵Notons que le même phénomène se produit si l'héritabilité de l'ornement tombe à zéro avant d'atteindre cet équilibre transitoire (Dominey, 1983).

⁶Une représentation "imagée" du processus pourrait être la suivante. Imaginez comme nous l'avons vu précédemment à propos des modèles de Lande (1981) ou Kirkpatrick (1982) que les situations d'équilibre forment une ligne dans un plan défini par un axe vertical représentant la valeur de la préférence et un axe horizontal représentant la valeur de l'ornement (*cf.* encadré 2.1). Si les conditions de stabilité sont remplies, alors la sélection amène transitoirement la population qui nous intéresse quelque part sur cette ligne. Puis, à cause du coût qui s'exerce sur les préférences, cette population va glisser, vers le coin en bas à gauche, le long de la ligne d'équilibre. Si l'avantage initial de l'ornement n'est plus présent, la population va *in fine* rejoindre l'origine du repère *i.e.* là où les préférences et l'ornement sont tous deux absents.

⁷Notons toutefois que Cameron et al. (2003) démontrent que le maintien de ces préférences coûteuses ne découlent pas exactement d'un processus fishérien comme cela avait été initialement proposé (Pomiankowski et al., 1991; Day, 2000), mais de la variance de qualité produite par le biais mutationnel, ou par la migration, qui déclenche un mécanisme s'apparentant plus aux mécanismes de type bons gènes que

Depuis l'introduction du modèle phare de Lande (1981), de nombreuses déclinaisons ont vu le jour. Ces différents modèles ont permis d'étudier l'influence de nombreux paramètres absents du modèle initial et de considérer des situations biologiquement plus réalistes comme par exemple la préférence pour de multiples ornements (Pomiankowski et Iwasa, 1993, 1998) ou encore l'effet de la structure spatiale (Day, 2000). Dans l'ensemble, les différents travaux ont montré que le scénario décrit par Fisher est théoriquement possible pour certaines gammes de paramètres. Toutefois les modalités de l'évolution conjointe des préférences et des traits dépendent fortement d'un grand nombre de facteurs (Mead et Arnold, 2004). Le modèle de Lande (1981) démontre par exemple que la matrice de variance-covariance entre l'ornement et les préférences⁸ exerce une influence sur la stabilité du système. En fonction du ratio entre la variance génétique de l'ornement et de sa covariance génétique avec les préférences, la ligne d'équilibre pourra être stable ou instable ; ce qui peut influencer fortement la dynamique du système puisque dans le cas où l'équilibre est instable l'ornement et la préférence évolueront conjointement très rapidement en s'écartant du point d'équilibre (comme l'avait prédit Fisher). Pour donner un deuxième exemple, la forme de la fonction qui relie la taille de l'ornement à la valeur sélective peut aussi influencer fortement la dynamique du système : on peut passer d'une situation où il existe un point d'équilibre stable à une situation où l'évolution devient durablement cyclique (Iwasa et Pomiankowski, 1995; Pomiankowski et Iwasa, 1998 ; voir aussi Hall et al., 2000).

2.2.2 Une sélection indirecte de la qualité du partenaire : l'hypothèse de Zahavi et/ou l'hypothèse des bons gènes

La deuxième principale hypothèse proposée pour rendre compte de l'évolution de préférences pour des ornements coûteux est souvent attribuée à Zahavi (1975)⁹. Cet auteur part du principe que si l'on considère un trait en dehors du contexte de la sélection

nous verrons dans la section 2.2.2. Cependant, cette interprétation est contestée par ailleurs (voir: Kokko et al., 2006, p 56), donc nous en resterons à l'interprétation originelle.

⁸qu'on appelle habituellement la matrice "G"

⁹Toutefois des idées similaires à celles de Zahavi (1975) ont été formulées par Fisher, Williams, Trivers, Emlen... dans de nombreux travaux prédatant cette publication (Andersson, 1994).

sexuelle, la valeur du trait est le résultat de l'équilibre entre les différentes pressions de sélection. Par conséquent, toute pression de sélection supplémentaire engendrée par du choix de partenaire aura nécessairement un effet négatif en termes de valeur sélective (au sens de la sélection naturelle ordinaire). Cet effet négatif, qu'il qualifie de handicap, sera d'autant plus fort que les préférences agissant sur ce trait sont fortes. Jusque là, la vision de Zahavi ne diffère guère de celles de Darwin ou de Fisher. Toutefois, contrairement à Darwin ou Fisher, Zahavi ne considère pas le handicap comme une conséquence de la sélection sexuelle. Au contraire, ce handicap constitue pour lui l'aspect fondamental qui permet le processus de sélection. Le mécanisme proposé par Zahavi peut être résumé ainsi : les individus du sexe choisi diffèrent en termes de qualité mais cette qualité n'est pas directement observable pour les individus qui choisissent. Les individus du sexe choisi vont pouvoir signaler leur qualité en développant des ornements coûteux. Comme les ornements sont coûteux, seuls les individus de bonne qualité vont pouvoir supporter le coût à arborer un ornement très développé. Les individus qui choisissent vont donc préférer s'apparier avec les individus les plus ornementés car l'ornement de ces derniers témoigne honnêtement de leur meilleure qualité. En résumé, “[t]he handicap principle as understood here suggests that the marker of quality should evolve to handicap the selected sex in a character which is important to the selecting sex, since the selecting sex tests, through the handicap, the quality of its potential mate in characters which are of importance ” (Zahavi, 1975).

2.2.2.1 Un handicap conférant des bénéfices directs : le cas du handicap stratégique, ou Zahavi selon Grafen

L'interprétation de l'hypothèse de Zahavi a été l'objet de nombreuses discordances entre théoriciens. En effet, de nombreux points ne sont pas très limpides et peuvent être considérés de façons très différentes. Commençons par l'interprétation vraisemblablement la plus fidèle au discours de Zahavi, et qui pose le moins de problème : celle de Grafen (1990a,b). Grafen traite le choix de partenaire comme un problème de communication. Il ramène la question de l'évolution des préférences et de l'ornement handicapant à un

problème beaucoup plus général, celui de l'évolution des signaux¹⁰. Il considère la situation suivante : i) Les individus ornementés (on considérera que ce sont les mâles, pour simplifier le discours) varient vis-à-vis d'une qualité recherchée par les femelles mais ces dernières ne peuvent pas l'observer. ii) Les mâles diffèrent également les uns des autres vis-à-vis d'un trait observable, l'ornement. Les mâles peuvent modifier la valeur de leur ornement en fonction de leur propre qualité : la stratégie des mâles peut donc être décrite par une fonction qui détermine le niveau d'expression de l'ornement en fonction de la qualité. iii) Les femelles peuvent utiliser l'ornement pour estimer la qualité des mâles : la stratégie des femelles peut donc être décrite par une fonction qui détermine la qualité estimée en fonction de la valeur de l'ornement qu'elles observent. Les deux traits susceptibles d'évoluer dans le modèle de Grafen sont donc la stratégie de production du signal des mâles et la stratégie d'interprétation du signal des femelles.

Dans ce contexte, la valeur sélective d'un mâle dépend à la fois de sa qualité mais aussi des stratégies présentes dans la population. C'est-à-dire qu'en plus de la qualité, la valeur sélective d'un mâle dépend également de la valeur de son ornement tel que perçu par les femelles, et du niveau d'expression de cet ornement. Plus précisément, Grafen suppose : qu'à qualité constante, plus l'ornement est développé, plus il est coûteux pour le mâle qui l'arbore ; qu'à taille d'ornement constante, plus un mâle est de bonne qualité, moins son ornement lui coûte ; et que le ratio du coût marginal lié à développer un ornement sur l'avantage marginal à signaler la qualité auprès des femelles doit être une fonction croissante de la qualité¹¹. Cette dernière condition permet de s'assurer que si les femelles préfèrent les plus grands ornements possibles, alors un mâle de meilleure qualité aura toujours intérêt à développer davantage son ornement qu'un mâle de qualité inférieure.

Après avoir posé le cadre du modèle, Grafen recherche les couples de stratégies mâle-

¹⁰Zahavi a d'ailleurs expliqué en 2008 au congrès ISBE que, pour lui, la distinction entre sélection naturelle et sélection sexuelle n'a pas grand intérêt mais que l'on devrait plutôt distinguer la sélection des traits 'utilitaires' et la sélections des signaux.

¹¹Notons, que ces hypothèses de travail découlent directement des propos de Zahavi : “[t]he more developed the character the more severe was the test” (Zahavi, 1975), “it is reasonable to assume that high quality phenotypes and experienced individuals pay less for the cost of the same sized handicap than low quality phenotypes” (Zahavi, 1977), et aussi “[t]he selecting sex should be attracted by a marker only when the handicap it imposes on its mate and its offspring is smaller than the advantage gained by securing a better (tested) mate” (Zahavi, 1975).

femelle évolutivement stables. Par définition, dans une configuration où il existerait un couple de stratégies stables et que ces stratégies seraient utilisées par l'ensemble de la population, alors un individu mutant employant une stratégie alternative serait nécessairement défavorisé et donc contre-sélectionné. Les résultats de cette modélisation de type théorie des jeux montrent qu'à l'équilibre, alors que les mâles avaient la possibilité de ne pas exprimer de handicap, on retrouve ce que Zahavi avait anticipé : *“the signal is acting as a handicap. All males voluntarily pay higher advertizing costs than they need, better males advertize more, and females use advertizing as a reliable guide to quality. If advertizing were not costly, then the signal could not operate in this way; nor if it were equally costly to good and bad males. The cost of the signal is therefore essential to its operation. It therefore makes sense to say that the reason males signal in this way is because it is costly. The signal is selected because it reduces the fitness of its bearer. More precisely, it reduces one component of the bearer's fitness, and the over-compensating increase in the other component depends on the interpretation by females of the signal”* (Grafen, 1990a).

Le modèle de Grafen explique donc comment les ornements handicapants se mettent en place. Leur raison d'être est le rôle de signal que ces ornements remplissent. Des tricheurs peuvent apparaître, c'est-à-dire des individus sans ornement et ne payant donc pas le coût du handicap, mais ces tricheurs sont désavantagés car ils seront perçus comme des mâles de mauvaise qualité par les femelles. L'avantage à ne pas exprimer un handicap sera largement compensé par ce coût. Le coût de ces signaux garantit leur honnêteté car il permet à la préférence des femelles d'évoluer. Puisqu'il rend compte de l'évolution de signaux honnêtes, le modèle que développe Grafen (1990a) est très général et peut s'appliquer à de nombreuses autres situations de communication. Dans ce modèle, le choix de partenaire est seulement utilisé à titre d'exemple mais on peut aisément transcrire son cadre pour qu'il puisse refléter des situations très différentes, sans que cela ne change quoi que ce soit aux calculs. Cela permet par exemple d'expliquer pourquoi dans des systèmes proies prédateurs, les proies peuvent investir dans l'élaboration de signaux coûteux augmentant *a priori* leur chance de se faire attraper. Le cas considéré par Grafen est celui du *stotting* chez les gazelles. Le *stotting* correspond à un comportement coûteux composé

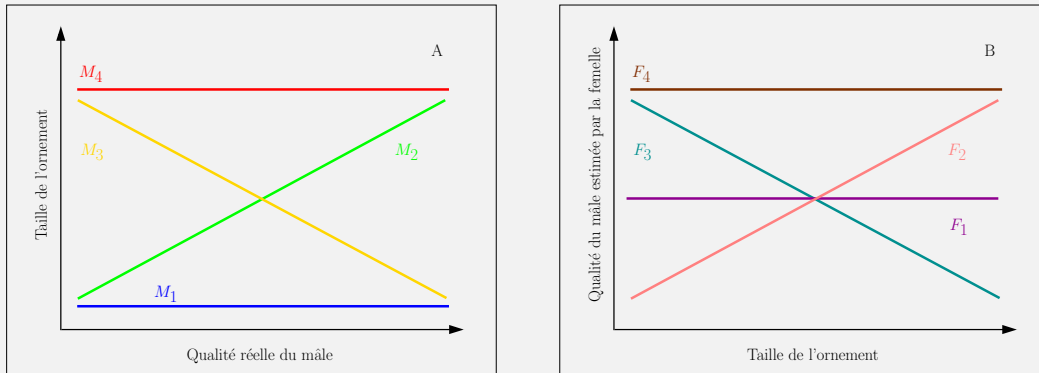
de sauts énergiques avant ou pendant la poursuite d'un prédateur. Ce comportement devrait rendre les gazelles plus enclines à se faire dévorer, notamment parce qu'il ralentit considérablement la vitesse de déplacement horizontal. Toutefois, si l'on considère ce comportement comme un signal interprété par les prédateurs pour estimer la qualité de la proie et décider ou non de continuer à la poursuivre, alors on peut comprendre l'évolution d'un tel comportement. Imaginez par exemple une gazelle mutante qui ne sautille pas, les prédateurs l'estimeront de moins bonne qualité et mettront beaucoup plus d'effort à essayer de l'attraper. Au final ce mutant présente une valeur sélective plus faible parce que la diminution de la probabilité de se faire attraper par un prédateur du fait de la course plus rapide est plus que compensée par l'augmentation de la probabilité qu'un prédateur se jette à la poursuite de ce mutant¹².

Grafen (1990b) développe également un modèle génétique basé sur le modèle phénotypique précédent mais en incorporant des particularités propres au choix de partenaire. Le coût des mâles s'exprime ici sur leur survie avant de parvenir à la période de reproduction. Les individus se rencontrent au hasard. Lorsqu'une femelle rencontre un mâle, en fonction de sa stratégie et de l'ornement du mâle, soit elle s'apparie avec ce dernier et ne s'appariera plus durant cette période de reproduction ; soit elle attend en 'espérant' rencontrer un autre mâle. La fécondité des femelles est influencée à la fois par la qualité du mâle avec lequel elles s'apparient mais aussi par le moment où l'accouplement a lieu dans la période de reproduction. En analysant formellement ce deuxième modèle, Grafen montre que cette fois-ci deux couples de stratégies mâle-femelle constituent des équilibres évolutivement stables : un couple qui reflète l'équilibre où les mâles signalent honnêtement leur qualité en dépit du coût que cela entraîne (comme dans le modèle vu précédemment), mais aussi un équilibre qui correspond à une absence complète de communication (les mâles n'expriment pas leurs ornements) ; une tentative de démonstration intuitive de ce résultat est présentée dans l'encadré 2.2.

¹²Grafen précise bien qu'il ne s'agit ici que d'une interprétation possible mais que la véritable raison évolutive du *stotting* est peut être différente.

Encadré 2.2: RECHERCHE DES STRATÉGIES À L'ÉQUILIBRE DANS LE MODÈLE DE GRAFEN (1990B).

Considérons que l'ornement est la queue d'oiseaux mâles et que ces mâles peuvent employer 4 stratégies différentes (notées M_{1-4}) : M_1) Un mâle développe une courte queue quelle que soit sa qualité. M_2) Un mâle développe une queue d'autant plus longue que sa qualité est bonne. M_3) Un mâle développe une queue d'autant plus courte que sa qualité est bonne. M_4) Un mâle développe une longue queue quelle que soit sa qualité. Considérons de la même façon 4 stratégies chez les femelles (notées F_{1-4}) qui sont intéressées par des mâles de bonne qualité : F_1) une femelle considère tous les mâles comme ayant une qualité moyenne quelle que soit la longueur de leur queue ; F_2) une femelle considère qu'une longue queue traduit une meilleure qualité ; F_3) une femelle considère qu'une courte queue traduit une meilleure qualité ; F_4) une femelle considère tous les mâles comme ayant une bonne qualité quelle que soit la longueur de leur queue.



Relations entre la taille de l'ornement et la qualité du mâle en fonction des stratégies de production du signal (A) et d'interprétation du signal (B).

Pour trouver les couples mâle-femelle de stratégies à l'équilibre, il suffit de considérer un couple de stratégies et de voir s'il peut être avantageux pour un individu de l'un des deux sexes de changer de stratégie. Nous limiterons notre analyse à quelques exemples. Tout d'abord, supposons que les 2 stratégies en place sont M_2 et F_1 . Dans ce cas, puisque les femelles ne tiennent pas compte de la longueur de la queue, les mâles qui expriment des longues queues n'ont plus intérêt à le faire car ils économiseront le coût de cet ornement qui ne leur confère aucun avantage. La situation n'est donc pas stable. Considérons maintenant le couple (M_3, F_3) : dans cette configuration, un mâle de faible qualité gagnera à développer une queue plus courte car cela lui coûtera moins et il sera plus choisi. La situation n'est pas stable non plus. Pour le couple (M_3, F_2) , une femelle qui contrairement à F_2 considérera qu'une queue courte reflète une meilleure qualité sera avantagée. La situation n'est toujours pas stable.

En fait, dans les 16 couples de stratégies possibles, 2 couples de stratégies constituent un équilibre stable, le couple (M_1, F_1) et le couple (M_2, F_2) . En effet, pour le couple (M_1, F_1) un mâle ne peut pas gagner à changer de stratégie puisque la faible taille de

queue confère un coût minimal et puisque les femelles ne sont pas influencées par la taille de la queue, il n'y a rien à gagner à développer une queue plus longue. Du côté des femelles, changer de stratégie n'est pas non plus avantageux puisque les mâles ne signalent pas leur qualité. Cet équilibre est donc l'équilibre d'absence de communication. Concernant le couple (M_2, F_2) , du côté des femelles, elles estiment correctement la qualité des mâles donc aucune autre stratégie ne peut l'emporter. Du côté des mâles, puisque nous avons supposé qu'avoir une longue queue est plus coûteux pour les mâles de faible qualité, alors ni les mâles de faible qualité, ni les mâles de bonne qualité n'ont intérêt à changer de stratégie. Cet équilibre est donc l'équilibre où les mâles communiquent honnêtement leur qualité au travers de leur ornement et où les femelles préfèrent les mâles les plus ornements.

Les modèles de Grafen (1990a,b) ont donc permis de valider la théorie du handicap proposé par Zahavi (1975, 1977). Un aspect important de ces modèles est que par construction, les stratégies mâles et femelles sont génétiquement indépendantes¹³. La covariance génétique entre l'ornement et les préférences est contrainte à être nulle et par conséquent tout processus fishérien est exclu d'office. Contrairement aux modèles fishériens, les bénéfices impliqués dans la sélection sont ici directs. Les mâles de meilleure qualité présentent une survie et une fécondité accrue. Les femelles s'appariant avec de tels mâles seront donc directement avantagées (par exemple parce que les mâles de meilleure qualité présentent un sperme de meilleure qualité, délivrent de meilleurs soins à la descendance, etc.). De plus, les différences de qualité entre individus ornements sont uniquement liées à l'environnement ; l'héritabilité de la qualité est donc nulle dans ces modèles, ce qui empêche tout bénéfice indirect lié à la transmission de la qualité¹⁴. Grafen considère que la qualité varie uniquement environnementalement pour deux raisons : d'une part, parce que son approche de théorie des jeux devient mathématiquement beaucoup plus difficile à analyser si la qualité est déterminé en partie génétiquement, d'autre part, il considère que “[n]atural selection cannot improve the quality of males, otherwise it would have done so” (Grafen, 1990a). Ces modèles sont donc exempts des problèmes liés au maintien de la variance génétique de la qualité des individus (*cf.* section 2.2.2.2). Puisque la qualité

¹³Notons cependant que dans le modèle principal de Grafen (1990b), le même gène code les deux stratégies, mais le résultat tient toujours lorsque ce n'est pas le cas comme le montre l'analyse de modèles présentés en annexe du papier.

¹⁴Cela pose aussi la question sémantique de savoir si on considère que les processus qui interviennent correspondent bien à de la sélection indirecte, dans la mesure où l'ornement est sélectionné indirectement parce qu'il reflète la qualité mais cette qualité ne peut être sélectionnée faute d'être héritable.

n'est pas transmise mais seulement les stratégies d'expression de l'ornement, ces modèles ne devraient pas être rattachés à la famille des modèles des 'bons gènes' que nous allons aborder maintenant (Maynard Smith, 1991).

2.2.2.2 Un handicap conférant des bénéfices indirects : les modèles des 'bons gènes'

Dans ces modèles, les théoriciens considèrent que la qualité d'un individu est en partie déterminée génétiquement ; et l'intérêt de choisir un partenaire se résume à sélectionner un individu qui présente des gènes qui transmettront cette qualité aux descendants (ce sont les 'bons gènes'). Les bénéfices influençant la sélection résultent donc non plus de bénéfices directs, mais uniquement de bénéfices indirects. On considère que les 'bons gènes' ne sont pas directement observables, nous sommes toujours dans le cas où la sélection est indirecte ; par conséquent, les choix reposent sur des préférences qui s'exercent vis-à-vis d'ornements présentant une association statistique ou mécanistique avec la qualité des individus qui les arborent. Nous le verrons, différentes interprétations du principe du handicap ont été proposées dans la littérature. En fonction de ces interprétations l'évolution des préférences et de l'ornement handicapant sont plus ou moins probables, mais la question n'est pas de savoir qui a le plus correctement interprété Zahavi. Potentiellement, dans la nature, en fonction du trait, de l'espèce et de l'environnement considéré, les ornements auxquels on s'intéressera pourront correspondre selon le cas à une interprétation, à une autre, à plusieurs simultanément, ou bien encore à aucun des cas considérés jusqu'alors. Il est donc intéressant d'étudier ces différentes interprétations et les conséquences qu'elles ont sur le fait que les préférences et l'ornement puissent évoluer ; nous allons par la suite distinguer deux types d'interprétations principales.

2.2.2.2.1 *Le cas du handicap inconditionnel ou handicap purement épistatique* : une première série de modèles considère que l'expression phénotypique de l'ornement handicapant n'est pas directement relié à la qualité phénotypique (ou condition) de l'individu avant que les processus sélectifs interviennent. Dans ces modèles de handicap inconditionnels, le lien entre le fait d'exprimer l'ornement et la qualité d'un

individu repose uniquement sur la mortalité différentielle des individus ornementés : les individus ornementés de meilleure qualité survivent mieux que ceux de moins bonne condition, car ils supportent plus facilement le coût du handicap. Cette mortalité différentielle entraîne une reproduction différentielle : les descendants héritant d'un ornement ont donc une probabilité plus importante d'être issus d'un parent de bonne qualité que d'un parent de mauvaise qualité. Une association statistique (ou déséquilibre de liaison) se met alors en place entre les gènes de viabilité et ceux codant l'ornement chez ces descendants. En choisissant des partenaires ornementés, il est donc possible de choisir indirectement des gènes codant pour une bonne qualité. L'association qualité-ornement découle donc ultimement du fait que les gènes codant pour la qualité et ceux codant pour le handicap influencent simultanément la valeur sélective ; c'est pourquoi ce type de handicap est donc aussi qualifié de handicap purement épistatique¹⁵ (Iwasa et al., 1991).

Cette vision du handicap pose un problème théorique important énoncé par Maynard Smith (1976) : *“if [...] the handicap is itself inherited, then a female who chooses a male with a handicap has children who inherit from their father not only the genes which made him ‘fit’, but also the genes which gave him a handicap”*. Par conséquent, puisque seuls des bénéfices indirects sont présents, pour que les préférences évoluent, il est nécessaire que les bénéfices indirects compensent le coût indirect de la transmission du handicap. Dans l'ensemble, ces modèles montrent qu'il est très improbable que le fait de préférer des individus handicapés soit avantageux si ce handicap est héritable, et ce même dans le cas d'une expression spécifique du sexe choisi de ce handicap¹⁶. En effet, puisque tout est basé sur le déséquilibre de liaison ornement-viabilité, pour que ce déséquilibre de liaison soit maintenu, il est nécessaire que la variance de ces traits reste importante. Or la sélection érode rapidement la variabilité sur la viabilité et si l'on suppose une variance génétique additive du handicap forte pour rétablir l'association statistique, alors les coûts

¹⁵Notons que dans la littérature ce type de handicap est souvent qualifié de “handicap de Zahavi” d'après Maynard Smith (1985), toutefois cette appellation semble assez inappropriée puisque d'une part Zahavi, lui-même, ne considère pas que son mécanisme du handicap implique des ‘bons gènes’ (Zahavi, communication personnelle), et vu que d'autre part, il considère que la condition influence le coût du handicap, contrairement au type de handicap considéré ici (Zahavi, 1977).

¹⁶En effet, Maynard Smith (1976) avait proposé que l'expression uniquement chez le sexe choisi du handicap pourrait faciliter le processus puisque si l'ornement coûteux n'est exprimé que par un sexe, alors l'autre sexe bénéficiera des allèles augmentant la viabilité mais pas ceux conférant un coût.

indirects deviennent trop importants pour pouvoir être compensés par les bénéfices indirects. Ces premiers travaux théoriques rejetèrent ainsi le modèle de Zahavi (ex : Davis et O'Donald, 1976; Maynard Smith, 1976).

Eshel (1978) suggéra une solution potentielle pour que les bénéfices indirects compensent le coût indirect de la transmission du handicap : il proposa de considérer que les individus de moindre qualité payent un coût bien plus important à être ornementés que les individus de bonne qualité, comme l'avait proposé Zahavi (1977). En reprenant le formalisme génétique simple de Maynard Smith (1976)¹⁷, Eshel (1978) montra ainsi que cette supposition facilite l'évolution des préférences et du handicap ; d'autres travaux comme celui d'Andersson (1982) vont également dans le sens des résultats d'Eshel (1978). Cependant, Maynard Smith (1985) explique que lorsque les préférences et le handicap évoluent dans ces travaux de simulation, l'évolution conjointe ne repose probablement pas sur le handicap mais sur des règles de choix qui paraissent irréalistes. En effet, ces règles induisent un accès aux partenaires accru pour les individus ornementés, dès le début des simulations, qui n'est aucunement lié au lien entre la qualité des individus et le fait de développer un ornement coûteux. De plus, pour que le handicap et les préférences évoluent il faut supposer une interaction sur la valeur sélective très forte entre le coût du handicap et la qualité de l'individu. La gamme de paramètres permettant l'évolution des préférences et de l'ornement apparaît donc comme très restreinte.

D'un point de vue général, il semble donc peu vraisemblable que le mécanisme du handicap puisse permettre à lui seul l'évolution de préférences pour des ornements coûteux lorsque ceux-ci ne reflètent pas directement la qualité des individus. En particulier, Iwasa et al. (1991) ont démontré qu'aucune condition ne permet aux préférences d'évoluer lorsque les préférences présentent un coût. Notons cependant que dans un article plus récent, mais complètement ignoré, Siller (1998b) paraît pourtant démontrer le contraire. Quoi qu'il en soit, même si un handicap inconditionnel ne permet pas l'évolution de préférences, les modèles considérant un handicap épistatique montrent clairement que le rôle évolutif du handicap n'est pas nul : il peut, au minimum, modifier l'action des proces-

¹⁷un modèle génétique à trois locus dialléliques (un codant pour les préférences, un codant pour l'ornement, et un codant pour la qualité)

sus fishériens. Kirkpatrick (1986a) résume l'influence des handicaps inconditionnels sur les processus fishériens de la sorte : “[le mécanisme du handicap] *has two effects : it alters the evolutionary trajectories of the handicap and preference through its genetic correlations with those characters, and it affects the location of evolutionary equilibria* ” ; malheureusement, il précise également que “*there is no obvious generalization regarding how addition of the viability trait to the Darwin-Fisher hypothesis of sexual selection changes the details of the evolutionary trajectories or equilibria* ”.

2.2.2.2 Le cas du handicap indicateur de la condition : un deuxième série de modèles considère que l'expression phénotypique de l'ornement handicapant est directement liée à la condition de l'individu. Ces handicaps indicateurs de la condition comprennent notamment les handicaps qualifiés de handicaps révélateurs, et aussi ceux qualifiés de handicaps condition-dépendants, qui diffèrent des précédents par le coût qu'impose le handicap (Maynard Smith, 1985) : le handicap révélateur correspond aux situations où ce coût est indépendant de la qualité de l'individu, alors que dans le coût d'un handicap 'condition-dépendant' dépend à la fois de l'ornement mais aussi de la condition de l'individu. Toutefois, si cette distinction entre handicap révélateur et handicap condition-dépendant est relativement fonctionnelle dans des modèles simples, elle perd son intérêt dans la plupart des modèles développés récemment pour lesquels l'influence respective de l'ornement et de la condition de l'individu sur le coût du handicap est paramétrable et peut varier de façon continue (ex : Kirkpatrick, 1986b). De plus, ces deux sous-types de handicap partagent une caractéristique majeure qui les opposent aux handicaps purement épistatiques : puisque la viabilité influence directement l'expression du handicap, il n'est pas nécessaire qu'un quelconque déséquilibre de liaison existe entre les gènes codant pour le handicap et les gènes codant pour la viabilité (Pomiankowski, 1987b; Iwasa et al., 1991). Enfin, ces deux sous-types de handicap produisent des résultats assez similaires (ex : Maynard Smith, 1985; Pomiankowski, 1987a; Iwasa et al., 1991). Par conséquent, en suivant les recommandations de Collins (1993), nous traiterons les handicaps indicateurs de la

condition comme un ensemble de handicaps sans effectuer de distinction particulière¹⁸.

L'existence d'un tel type d'ornement et leur rôle dans le choix de partenaire ont été principalement introduit par Hamilton et Zuk (1982) dans un contexte de résistance aux parasites. Ces auteurs formulèrent l'hypothèse suivante : “*animals choose mates for genetic disease resistance by scrutiny of characters whose full expression is dependent on health and vigor*”. Pour mieux comprendre à quoi correspond un handicap indicateur de la condition d'un individu et comment les préférences pour ce type de handicap évoluent, nous allons donc considérer un exemple théorique relativement simple où l'ornement fournit une information sur la condition parasitaire des individus. On considère que lorsque l'ornement ne s'exprime pas, alors seul le phénotype cryptique est présent ; les individus parasités et non parasités ne sont pas distinguables. Lorsque l'ornement s'exprime, alors le phénotype dépendra de la charge parasitaire de l'individu ; et cette dernière dépend de la résistance parasitaire conférée par les allèles de résistance que cet individu possède.

Kirkpatrick (1986b) explique que l'évolution des préférences dans ce contexte dépend de trois forces sélectives différentes pouvant opérer simultanément. i) La prédation : elle avantage les individus non ornementés par rapport aux individus ornementés mais parasités ; ces derniers sont, eux-mêmes, avantagés par rapport aux individus ornementés non parasités qui sont les plus repérables du fait du développement de leur ornement. ii) La pression parasitaire : elle avantage les individus présentant les allèles de résistances. iii) La sélection sexuelle, exercée par les préférences sexuelles corrélées au niveau d'expression de l'ornement. De plus, pour modéliser l'évolution du handicap indicateur dans le contexte hôte-parasite, il est nécessaire de considérer un mécanisme évolutif spécifique lié à l'évolution de la résistance : “[t]he interaction between host and parasite [...] is unusual because it so very readily produces cycles of coadaptation” (Hamilton et Zuk, 1982). En effet, la coévolution entre hôtes et parasites induit des avantages dépendants des fréquences des allèles de résistance. Cette coévolution peut être cruciale pour l'évolution

¹⁸En toute rigueur, les handicaps indicateurs peuvent être classés en différents types en fonction de comment la condition et l'ornement interagissent pour déterminer la valeur sélective, ce qui ne conduit pas à définir deux catégories mais bien plus, car un nombre important de situations différentes sont envisageables (par exemple, dans Pomiankowski, 1987b, cinq types de handicaps indicateurs sont différenciés) ; mais ces détails dépassent le cadre de cette thèse.

des préférences puisqu'elle peut permettre de maintenir durablement une héritabilité non nulle de la valeur sélective et donc fournir une source continue de variance génétique additive sur la viabilité (Eshel et Hamilton, 1984). Kirkpatrick (1986b) formalisa ainsi l'évolution d'un ornement indicateur de la condition parasitaire en utilisant un modèle génétique simple à trois locus dialléliques : un locus code directement pour l'ornement, un locus code pour la résistance parasitaire, et un dernier locus code pour la préférence vis-à-vis de l'ornement. Pour reproduire les cycles de coadaptation proposés par Hamilton et Zuk (1982), il considéra qu'à un pas de temps donné, un seul des deux allèles de résistance est avantageé et que l'identité de l'allèle avantageé alterne au fil du temps. L'étude de ce modèle démontre que l'ornement et les préférences vont augmenter en fréquence si la fréquence de l'allèle de préférence est supérieure à une certaine fréquence. Dans le cas où les préférences évoluent, la fréquence augmente jusqu'à une certaine valeur d'équilibre mais ne se fixe pas dans la population car le gène de résistance se fixe plus rapidement. En utilisant un formalisme relativement similaire mais en considérant que les avantages des allèles de résistance ne varient pas de façon discrète, mais continue au fil du temps, Pomiankowski (1987b) confirma les résultats précédents à la nuance près que les préférences évoluent jusqu'à la fixation, du fait que la variance génétique additive sur la viabilité se maintient plus facilement sous ces conditions¹⁹. Les deux modèles précédents montrent que le handicap indicateur et les préférences associées évoluent pour une large gamme de paramètres. Toutefois, que ce soit dans le modèle de Kirkpatrick (1986b) ou dans celui de Pomiankowski (1987b), d'autres processus apparaissent nécessaires pour que la fréquence de l'allèle de préférence dépasse une valeur seuil, sans quoi les préférences ne sont pas sélectionnées positivement dans ce contexte influencé par la coévolution hôte-parasite.

L'évolution de préférences pour des handicaps indicateurs de qualité a ensuite été modélisée dans un contexte à la fois plus général, où les différences de condition entre individus résultent de différences globales de viabilité, et plus réaliste, par l'utilisation d'un formalisme de génétique quantitative spécialement conçu pour étudier l'évolution de traits dont la variation est continue. Iwasa et al. (1991) développèrent un tel modèle en

¹⁹Notons que dans ce modèle, la distinction entre les individus non ornementés et les individus ornementés mais parasités n'est pas faite au niveau des préférences.

supposant : que plus la préférence est marquée plus son coût est fort ; plus l'ornement est développé, plus il est coûteux ; et plus un individu est préféré, plus son succès reproducteur est important. Les résultats de ce modèle montrent qu'à l'équilibre, des préférences coûteuses sont maintenues si un biais directionnel de mutation influençant la viabilité est présent ; c'est-à-dire, si l'on suppose que le taux de mutations désavantageuses est supérieur au taux de mutations avantageuses²⁰. Cela entraîne que la viabilité des individus du sexe choisi est, à l'équilibre, inférieures à leur viabilité optimale, ce qui permet d'engendrer un avantage à choisir malgré le coût que présentent les préférences (*cf.* partie 2.2.1). Notons que le fait de supposer un biais directionnel sur les mutations est une hypothèse vraisemblable puisque effectivement la grande majorité des mutations sont délétères (Eyre-Walker et Keightley, 2007).

En plus d'un processus permettant le maintien de mutations délétères, pour que les préférences vis-à-vis d'un handicap évoluent, il est nécessaire que le coût (et donc l'expression du handicap) soit dépendant de la condition (Iwasa et al., 1991). Les travaux ultérieurs ont permis de préciser que le degré de dépendance du coût à la condition est un paramètre crucial influençant le niveau de préférence à l'équilibre (Iwasa et Pomiankowski, 1994). Plus précisément, pour que le mécanisme du handicap fonctionne, le coût de l'ornement sexuel doit être influencé par la condition de l'individu plus que ne le sont les autres traits ; il est alors nécessaire que la condition exerce une influence plus forte sur l'expression des ornements sexuels que sur l'expression des autres traits (Cotton et al., 2004). Le côté réaliste de cette dernière hypothèse est par contre plus discutable que le fait de supposer un biais directionnel dans les mutations. En effet, même s'il existe de nombreuses études qui témoignent d'un lien entre une estimation de la condition d'un individu et l'expression d'un ornement (pour une revue, voir: Johnstone, 1995), la plupart de ces études sont purement corrélatives et ne démontrent donc pas, à ce titre, une influence directe de la condition sur l'expression d'un ornement. De plus, ces études ne comparent pas nécessairement le degré d'influence de la condition sur l'ornement sexuel

²⁰Notons que Siller (1998b) interprète le biais mutationnel présent dans le modèle de Iwasa et al. (1991) comme un processus qui modifie la variation génétique additive et fait varier la valeur moyenne de l'ornement dans le sens contraire de la sélection, indépendamment des taux de mutation.

au degré d'influence de la condition sur des traits non sexuels, utilisés comme niveau de référence²¹. Enfin, la justification des estimateurs utilisés pour déduire la condition est souvent peu rigoureuse. C'est pour ces raisons que Cotton et al. (2004) ont entrepris de recenser, puis d'analyser, l'essentiel des études expérimentales s'étant intéressées à l'influence de la condition sur l'expression des ornements sexuels. Ce travail amena malheureusement les auteurs à conclure que “[d]espite the common claim that sexual ornaments are condition-dependent, the unexpected conclusion from our literature review is that there is little support from well-designed experiments ” (Cotton et al., 2004). Ceci n'implique pas que le degré requis de dépendance à la condition soit, ou ne soit pas, suffisant dans la nature pour que les préférences pour un handicap indicateur de condition évoluent ; mais pour le moment ce fait n'est pas fermement établi.

Pour conclure, lorsqu'un processus permet de maintenir de la variance sur la qualité des individus et que cette qualité influence l'expression d'un ornement, alors le mécanisme du handicap semble théoriquement pouvoir permettre l'évolution de préférences et de l'ornement. Le fait que les conditions nécessaires pour que les préférences évoluent soient moins strictes que dans le cas d'un handicap purement épistatique n'est pas très surprenant. En effet, lorsque l'expression de l'ornement dépend directement de la qualité de l'individu, il devient alors possible de choisir directement les individus de bonne qualité plutôt que de se fier à une relation purement probabiliste. “An analogy would be that judging the physical fitness of athletes is much easier if they run a race than if they lounge around in the dressing room ” (Grafen, 1990a). Une autre conclusion importante est que l'évolution des préférences pour des ornements indicateurs de condition peut facilement conduire à une situation où l'ornement et les préférences évoluent et se maintiennent durablement malgré leurs coûts respectifs. D'une part, la sélection sexuelle peut entraîner une diminution de la valeur sélective ordinaire (composantes survie et fécondité) chez les individus qui exercent le choix. D'autre part, les individus ornementés voient aussi leur valeur sélective diminuer à mesure que l'ornement évolue, et le bénéfice que cet ornement

²¹Notons qu'il est cependant difficile d'identifier des traits non sexuels. En particulier, certaines études utilisent la taille comme référence, or la taille semble être un trait impliqué dans le choix de partenaire pour de nombreuses espèces (Andersson, 1994).

confère en termes de succès reproducteur ne compense pas nécessairement le coût que subissent ces individus ornementés. Les motivations initiales de certains biologistes prouvant le mécanisme du handicap, plutôt que le processus fishérien, comme une force majeure de par son coté adaptatif apparaissent donc comme illégitimes. En effet, “*some biologists have felt unhappy with the conclusion that the effects of female choice are dysgenic in contexts other than mating [(i.e. selon l’évolution pour le processus fishérien)], and have sought mechanisms whereby choice can lead females to mate with males of high general fitness*” (Maynard Smith, 1985), mais comme nous l’avons vu, le résultat de la sélection sexuelle sous le mécanisme du handicap indicateur de la condition ne produit pas nécessairement un résultat adaptatif (Kirkpatrick, 1986a; voir aussi Grafen, 1990b; Price et al., 1993; Houle et Kondrashov, 2001). Certains modèles prédisent que ce déclin sur la valeur sélective moyenne peut mener jusqu’à l’extinction de la population (Houle et Kondrashov, 2001; voir aussi Kokko et Brooks, 2003).

2.2.3 Beaux enfants ou ‘bons gènes’ ? les deux ? la même chose ?

Les hypothèses de Fisher et celle des ‘bons gènes’ (qu’on utilisera ici au sens large, *i.e.* en incluant tous les processus basés sur la notion de handicap) ont souvent été présentées comme étant alternatives²², et de nombreux travaux expérimentaux ont tenté de discriminer entre ces deux hypothèses. Pourtant, dans les modèles de ‘bons gènes’, l’appariement non aléatoire des parents en fonction de l’ornement et de la préférence met en place un déséquilibre de liaison entre le gène codant les préférences et celui codant l’ornement. Par conséquent, un choix de partenaire basé sur les préférences vis-à-vis de ‘bons gènes’ produit les conditions pour qu’un mécanisme fishérien se mette en place. On comprend dès lors que les deux mécanismes agissent potentiellement simultanément.

Le fait que le mécanisme fishérien puisse agir au sein des modèles type ‘bons gènes’ a été compris dès les premiers travaux théoriques (ex : Maynard Smith, 1976). Pour mieux comprendre le mécanisme du handicap et évaluer son rôle indépendamment du processus fishérien, plusieurs théoriciens ont donc commencé par exclure l’effet Fisher de leur modèle.

²²Zahavi a d’ailleurs consacré une bonne partie de sa vie scientifique (et il continue toujours) à expliquer en quoi l’hypothèse proposée par Fisher ne le satisfait pas et à défendre sa propre hypothèse.

Différentes solutions ont ainsi été proposées pour exclure ce processus dans les modèles du handicap. La plus simple consiste à considérer un système de reproduction strictement monogame afin de supprimer complètement l'avantage reproducteur lié à l'attractivité sur lequel repose le mécanisme fishérien. Dans ce cas, si le handicap est purement épistatique, alors aucune condition ne semble pouvoir permettre à la fréquence de l'ornement d'évoluer au-delà de sa valeur d'origine (Bell, 1978; Maynard Smith, 1978; Andersson, 1982). Au contraire, lorsque le handicap est un indicateur de la condition, le mécanisme des 'bons gènes' fonctionne malgré la monogamie (ex : Andersson, 1986). D'autres solutions permettent d'étudier l'action du mécanisme du handicap indépendamment de celui de Fisher : lorsqu'un traitement analytique est réalisable, il devient possible d'exclure l'effet du déséquilibre de liaison entre les locus codant pour l'ornement et ceux codant pour les préférences (ex : Houle et Kondrashov, 2001) ; il est aussi possible d'exclure l'action du mécanisme fishérien en détruisant artificiellement ce déséquilibre de liaison à chaque génération (voir, par exemple, le modèle "*strange genetic*" de Grafen, 1990b) ; et on peut également considérer une variance additive nulle sur l'ornement pour annihiler l'effet fishérien (ex : Siller, 1998b). Ces différentes approches ont permis de démontrer que le mécanisme proposé par Zahavi peut fonctionner indépendamment de celui de Fisher. Rappelons que nous avons vu dans la partie 2.2.1 que la réciproque est également vraie.

Puisque le mécanisme de Fisher et celui des 'bons gènes' agissent conjointement, il convient aussi d'étudier comment ces deux mécanismes peuvent interagir pour influencer l'évolution des préférences et des ornements. Nous suivons en cela l'argument de Iwasa et al. (1991) : "*Investigations in sexual selection, over the last two decades, have come to emphasize the differences between Fisherian [...] and 'good genes' [...] explanations. Each school has been ardently promoted by its advocates and derided by its critics. This division has been useful in allowing clear analysis of separates forces. But it has engendered an unfortunate mentality that seeks to show that one school is correct and the other wrong or irrelevant. We believe that it is necessary to study the whole picture. This is not due to timidity or a failure to see the wood for the trees. Rather, we subscribe to the dictum that 'everything should be made as simple as possible, but not simpler'. There are many*

forces that may affect the evolution of preferences and display characters, and it is clear that their interaction is important to the evolutionary outcome ”.

On peut ainsi mettre en évidence plusieurs interactions entre ces deux phénomènes. Premièrement, le mécanisme du handicap peut être vu comme un mécanisme permettant de maintenir une pression de sélection sur les préférences dès lors que la covariance génétique entre l'ornement et la valeur sélective totale diminue, ce qui complète l'effet du mécanisme de Fisher : d'un côté, le mécanisme fishérien consomme l'héritabilité sur l'ornement qui le nourrit, de l'autre côté le processus de Zahavi est facilité par cette faible héritabilité et “[t]he relative importance of Fisher’s and Zahavi’s arguments will depend upon the degree to which the additive genetic variance of the trait in question is actually lost ” (Dominey, 1983). Par conséquent, le mécanisme du handicap peut permettre de sélectionner des préférences même lorsque l'héritabilité de la condition est nulle (Grafen, 1990a,b; Siller, 1998b), ce qui amène à mettre en place les conditions favorables à une évolution conjointe des préférences et des ornements se mette en place (Bell, 1978). Si les préférences sont en effet sélectionnées positivement, elles vont pouvoir dépasser le niveau seuil de préférence nécessaire pour que le processus d'évolution conjointe de Fisher se déclenche (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982). Le mécanisme de Fisher se déclenchera donc dès lors qu'une force évolutive introduira de la variance additive sur l'ornement, établissant ainsi de la covariance génétique additive entre l'ornement et la valeur sélective totale. Le processus de Zahavi peut, de la même manière, aussi intervenir une fois que le processus fishérien a mené à une situation d'équilibre stable. A l'équilibre, la covariance génétique additive entre l'ornement et la valeur sélective totale est potentiellement nulle ou très faible. Le processus fishérien n'opère donc plus mais le mécanisme du handicap pourra continuer d'opérer (Heywood, 1989; Cameron et al., 2003). Il pourra donc déplacer la fréquence de l'allèle de préférence à l'équilibre, et ce, même dans le cas où le handicap est purement épistatique (Dominey, 1983; Kirkpatrick, 1986a).

Un deuxième exemple de complémentarité d'action du processus fishérien et du processus des 'bons gènes' a été démontré par Kokko et al. (2002) : en utilisant un modèle où les deux processus sont possibles, ils montrent que plus le coût sur les préférences est

faible, plus le mécanisme fishérien opère et plus ce coût est important, plus les bénéfices indirects reposent sur un mécanisme de type ‘bons gènes’. Les préférences pour des ornements coûteux peuvent donc évoluer facilement du fait de cette complémentarité des deux processus, pour une large gamme de valeurs de coût portant sur les préférences. En fonction de la valeur du coût des préférences, l’influence respective des bénéfices indirects liés à la composante attractivité et à la composante viabilité varie donc continument entre les bornes définies par un processus purement fishérien ou purement zahavien. Ce phénomène a été éclairci par Cameron et al. (2003) : “[i]f one is willing to include some additional evolutionary force (e.g., mutation bias) in the sexy son process [= processus fishérien] to maintain the necessary variation, then it is certainly possible for females to gain indirect benefits through the production of sexy sons at equilibrium. It is important to recognize, however, that this occurs only when the strength of direct selection on female preference is very weak relative to the input of variation (e.g., through mutation; Iwasa et al., 1991; Day, 2000). If selection against female preference is strong, then little preference will evolve, and the male trait will reach equilibrium below its natural selection optimum. In this case, the indirect benefit acquired by females with preference then comes from having sons that are closer to the natural selection optimum (i.e., good genes [...]). In this way, provided such additional evolutionary forces are at play, one can move from a situation largely dominated by good genes indirect effects when direct selection on females is strong, through to one dominated by sexy son indirect effects when direct selection on females is very weak”.

Jusqu’à présent, nous avons considéré le mécanisme du handicap et celui de Fisher comme deux processus différents pouvant interagir. Cependant, il est théoriquement possible de faire émerger les propriétés des modèles de Fisher et de Zahavi au travers d’un processus sélectif unique (Eshel et al., 2000; Kokko et al., 2002). En effet, Zahavi propose que les ornements puissent être préférés parce qu’ils reflètent la valeur sélective des individus. Il met l’accent sur la composante viabilité de la valeur sélective, mais la valeur sélective dépend également du succès reproducteur des individus. Un ornement pourra être positivement corrélé à la valeur sélective globale d’un individu, même si ce trait entraîne

un coût important sur la survie, dès lors que ce coût sera compensé par l'avantage qu'il entraîne pour l'accès au partenaire comme le propose Fisher. Par conséquent, un ornement que l'on considère comme fishérien reflète aussi une composante de la valeur sélective et peut donc être considéré comme un marqueur de qualité susceptible d'être préféré en tant que tel, comme le propose Zahavi. Les bénéfices indirects fishériens peuvent donc, dans une certaine mesure, être considérés comme qualitativement équivalents à des 'bons gènes'. Ceci explique pourquoi certains théoriciens comme Hanna Kokko suggèrent que les deux processus sont intrinsèquement liés, complémentaires et qu'il est donc très difficile (voir inutile) de vouloir les dissocier (Kokko, 2001; Kokko et al., 2002, 2003); d'autres auteurs maintiennent cependant que la distinction mérite d'être faite sur le plan théorique (Cameron et al., 2003). Dans tous les cas, discriminer les deux processus dans la pratique s'avère très difficile : par exemple, pour tester l'existence d'un processus de type 'bons gènes', il faudrait comparer la valeur sélective totale (incluant les différentes composantes : viabilité, fécondité, mais aussi attractivité)²³ de descendants issus d'accouplement avec des individus préférés, à la valeur sélective globale de descendants issus d'accouplement avec des individus moins préférés, sur l'ensemble de la vie des individus, et en contrôlant pour les nombreux effets susceptibles d'influencer la valeur sélective (Kokko, 2001; Huk et Winkel, 2008)²⁴.

2.2.4 La pertinence de la sélection indirecte pour des bénéfices génétiques indirects

2.2.4.1 Le problème du maintien de la variabilité génétique additive sur la valeur sélective : le paradoxe du lek

Si l'on considère le cas où les préférences sont sélectionnées de par les bénéfices génétiques indirects qu'elles entraînent, alors les ornements sont préférés parce qu'ils

²³un estimateur assez direct pouvant être utilisé est le nombre de petits enfants

²⁴Notons que ce que Kokko (2001) considère comme un mécanisme de 'bons gènes' correspond à ce que Huk et Winkel (2008) considèrent comme le mécanisme "*sexy son*". En effet, bien que ces deux notions aient été à l'origine introduites pour parler du mécanisme du handicap et de celui de Fisher, respectivement, puisque les deux processus sont partiellement confondus comme on vient de le voir, la nomenclature subit malheureusement le même sort.

reflètent une composante de la valeur sélective (la survie dans le processus des ‘bons gènes’, l’attractivité dans le processus de Fisher, ou les deux dans les approches combinées). Pour que les préférences évoluent, il est donc nécessaire que la composante de valeur sélective qui fait indirectement l’objet du choix soit héritable. Pourtant, la sélection est un processus connu pour éroder la variance génétique additive de n’importe quel trait, et puisque l’héritabilité est directement déterminée par la quantité de variance génétique additive, en érodant cette variance, la sélection érode par là même l’héritabilité de la valeur sélective. Par conséquent, si la valeur sélective présente effectivement une très faible hérabilité, choisir un partenaire présentant une bonne valeur sélective ne devrait avoir presque aucune conséquence sur la valeur sélective de l’individu qui choisit, puisque les enfants découlant de l’union ne bénéficieront pas d’une valeur sélective significativement accrue. Si l’on suit ce raisonnement, des préférences pour des bénéfices génétiques indirects ne devraient donc pas évoluer. Pourtant, dans de nombreuses situations, les individus d’un sexe semblent effectuer un choix même lorsque les individus choisis n’apportent que des gamètes ; et où seul un bénéfice génétique est (*a priori*) envisageable. Ce paradoxe est particulièrement bien illustré par l’existence des leks chez certaines espèces d’oiseaux ou de poissons²⁵ ; on appelle d’ailleurs ce paradoxe le *paradoxe du lek* dans la littérature (Taylor et Williams, 1982; Kirkpatrick et Ryan, 1991; Kotiaho et al., 2007). Le mot *lek* désigne une zone géographique précise où les mâles paraded, les uns à coté des autres, devant les femelles qui s’accouplent sur place avec les mâles de leur choix, avant de partir pondre et délivrer seules des soins parentaux. En France, on retrouve par exemple l’existence de tel leks chez le tétras lyre (*cf.* encadré 2.3).

La question du maintien de la variance génétique additive sur la valeur sélective est importante et dépasse très largement le contexte du choix de partenaire (ex : Barton et Turelli, 1989). Du fait de ce problème théorique, de nombreux scientifiques ne sont pas convaincus de l’existence de bénéfices génétiques indirects et accordent un faible rôle aux processus sélectifs indirects dans l’évolution des préférences. En fait, les situations de choix de partenaire où l’on peut complètement exclure l’absence de bénéfices directs sont proba-

²⁵On retrouve également des leks au sein d’autres taxons, pour une revue voir : Höglund et Alatalo (1995).

Encadré 2.3: LES LEKS CHEZ LE TÉTRAS LYRE *Tetrao tetrix*, GALLIFORMES : TETRAONIDAE.

Dans cette espèce, le plus souvent les mâles se regroupent pour parader et s'accoupler avec les femelles. Ces regroupements ont lieu dans des zones géographiques précises : des aires de parade que l'on qualifie de leks (Höglund et Alatalo, 1995). Ces leks sont présents dans des milieux ouverts dépourvus de ressources. Par exemple, en Finlande, les leks sont fréquemment situés sur des lacs gelés. Le nombre de mâles présents sur un lek donné est variable, et compte en général de 2 à 25 mâles en parade. Cette parade comprend des postures particulières, des déplacements, l'émission de sons et des combats entre mâles. Alors que les mâles paradedent, des femelles viennent, s'accouplent avec le mâle de leur choix puis s'en vont. Les mâles continuent ensuite à parader en attendant la venue de nouvelles femelles. Les mâles ne fournissent aucune ressource aux femelles en dehors de leur sperme et ils ne participent pas aux soins parentaux. Toutefois, le succès des mâles est très inégal entre individus : un très faible nombre de mâles se retrouvent impliqués dans la plupart des accouplements et la majorité des mâles ne s'accouplent pas. Dans la grande majorité des cas, l'ensemble des œufs d'une même couvée est issu d'un seul mâle. Contrairement à la mouche scorpion *Harpobittacus nigriceps* (cf. encadré 1.1), il est peu probable que les femelles puissent discriminer entre les différents mâles après l'insémination. Le fait que les femelles s'accouplent de temps en temps avec différents mâles est donc interprété comme une réponse à un éventuel échec d'insémination (Lebigre et al., 2007). Les femelles semblent choisir préférentiellement les mâles les plus vigoureux lors des interactions mâle-mâle et les plus actifs lors de la parade. Le succès d'un mâle donné semble aussi positivement influencé par la taille et la position de son territoire relativement au centre du lek (Alatalo et al., 1992; Kokko et al., 1998). Dans une moindre mesure, les attributs morphologiques influencent également le choix de femelles (pour un effet de la coloration des plumes sur le succès d'accouplement, voir: Siitari et al., 2007).



7 mâles Tétras lyre sur une aire de parade (lek), province d'Uppland, Suède. Wikipedia.

blement très rares. Chez certaines espèces dont on pensait que les mâles ne transmettent que des gamètes, il s'est en fait avéré que le sperme transmis est riche en matériaux non-génétiques qui peuvent servir de nutriments (ex : Boggs et Gilbert, 1979). Même dans les situations de leks, de nombreux coûts et bénéfices directs peuvent être associés au choix de partenaire ; par exemple, une femelle qui choisit un mâle dominant aura une probabilité plus faible de voir sa copulation interrompue par l'action d'un autre mâle, et une femelle qui choisit de s'accoupler avec un mâle au centre du lek verra également sa probabilité de servir de proie diminuer (pour une revue des différents coûts et bénéfices directs du choix de partenaire dans les leks, voir tableau 1 dans Reynolds et Gross, 1990). Si, effectivement, les bénéfices directs permettent, à eux seuls, de rendre compte de l'évolution des préférences sexuelles, alors le paradoxe tombe.

Considérer uniquement un processus de sélection engendré par les bénéfices directs pour expliquer l'évolution des préférences revient à négliger le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution des préférences sexuelles et des ornements associés²⁶. Pourtant, de nombreux mécanismes sont susceptibles de participer au maintien de la variation génétique additive malgré l'action de la sélection. Dans une revue récente, Radwan (2008) discute notamment le rôle de la mutation, de la sélection fréquence-dépendante, de la superdominance, de la sélection variable dans le temps ou dans l'espace, de la pléiotropie, de la sélection sexuellement antagoniste, et de la sélection multiniveaux. De nombreux processus, propres au choix de partenaire, ont également été proposés : c'est par exemple le cas des préférences pour des individus non-apparentés (Reid, 2007; Hoffman et al., 2007), des préférences pour des individus hétérozygotes (Hoffman et al., 2007), de l'évolution du taux de mutation par choix de partenaire (Petrie et Roberts, 2007), ou encore le cas du processus de capture génique²⁷ (Rowe et Houle, 1996; Lorch et al., 2003; Miller et Moore, 2007).

Les études évaluant l'influence réelle de ces différents mécanismes restent malheureusement rares, toutefois quels que soient les mécanismes opérant, de la variance génétique

²⁶On retrouve ici la dualité Wallace-Darwin quant à la vision du rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution des traits préférés.

²⁷La capture génique correspond à la conversion de la variance génétique additive sur la condition en variance génétique sur l'ornement ; elle peut être sélectionnée par les préférences sexuelles.

additive existe bel et bien dans la nature (Burt, 1995). On observe même une variation génétique additive importante sur les ornements sexuels (Bakker, 1993; Pomiankowski et Moller, 1995), malgré le fait qu'ils soient corrélés à des composantes de la valeur sélective. Par conséquent, comme le disent Kokko et al. (2003), "*the question of why there is additive genetic variation in fitness, and in male attractiveness, is peripheral to the question of how females derive indirect benefits from mating biases. It is an empirical fact that such variation exists*".

2.2.4.2 Les bénéfices génétiques indirects existent-ils ?

Plusieurs études ont mesuré l'influence du choix de partenaire sur une ou quelques composantes de la valeur sélective et ont ainsi soutenu l'idée que des bénéfices génétiques indirects sont présents (pour des références, voir: Kokko et al., 2003; Head et al., 2005). Cependant, ces bénéfices peuvent porter simultanément sur différentes composantes de la valeur sélective, et même entraîner des compromis entre différentes composantes (Kokko, 2001; Kokko et al., 2002 ; voir aussi la partie 2.2.3). Il est donc possible que, vis-à-vis d'une composante de valeur sélective particulière, le choix de partenaire présente un bénéfice mais qu'il entraîne simultanément des coûts supérieurs aux bénéfices sur d'autres composantes (ce qui ne rendrait donc pas compte de l'évolution des préférences). De plus, plusieurs études se sont focalisées sur les bénéfices exprimés chez un sexe particulier, or le choix de partenaire peut avoir des effets antagonistes entre les sexes (ex : Chippindale et al., 2001; Fedorka et Mousseau, 2004). Idéalement, pour tester l'existence de bénéfices indirects induits par le choix de partenaire, il faudrait donc utiliser un bon estimateur de la valeur sélective (*i.e.* intégrant le maximum de composantes), et estimer les effets sur la valeur sélective sur plusieurs générations, tout en considérant simultanément l'influence du choix sur la valeur sélective des fils et des filles produits (Head et al., 2005). Une telle approche est relativement difficile à mettre en place, notamment du fait de la difficulté que présente l'estimation de la valeur sélective. Toutefois, un simple estimateur comme le nombre de petits-enfants permet déjà d'intégrer un bon nombre de composantes différentes (Kokko et al., 2003). Boake (1985) fut la première à tester rigoureusement l'existence de

bénéfices indirects ; elle ne trouva pas de lien entre l'attractivité des pères et différentes composantes de la valeur sélective de leurs enfants, chez une espèce de ver de farine *Tribolium castaneum* (temps de développement, nombre de petits-enfants produits). Au contraire, Reynolds et Gross (1992) ont trouvé, chez les guppys *Poecilia reticulata*, un lien entre la taille des mâles, qui influence le choix des femelles, et différentes composantes de la valeur sélective de leurs enfants (vitesse de croissance chez les deux sexes et quantité de petits-enfants produits par les filles).

Bien que les deux études précédentes aient le mérite d'évaluer l'influence du choix sur plus d'une génération, une composante essentielle de la valeur sélective est négligée, à savoir le succès reproducteur des fils produits (Kokko et al., 2003). Dans le but de combler cette lacune, Head et al. (2005) ont comparé le nombre de petits-enfants issus des fils et des filles de femelles s'étant reproduite avec des mâles attractifs ou peu attractifs, chez le grillon domestique *Acheta domesticus*. Leurs résultats montrent que la différence en termes de nombre de petits-enfants n'est pas significative, ni pour les fils, ni pour les filles. Cependant, les auteurs ont également utilisé une autre estimation de la valeur sélective plus complète que le simple nombre de petits-enfants : ils ont estimé le taux de croissance intrinsèque. Cette mesure intègre les dimensions découlant du temps de développement des individus. En effet, un individu engendrant un nombre de petits enfants identique à son compétiteur mais pour lesquels la croissance est plus rapide présente un avantage sélectif important car le temps de génération est plus court. Lorsque cet estimateur de la valeur sélective est utilisé, alors le fait de s'apparier avec des mâles attractifs se traduit par une augmentation de la valeur sélective ; ce qui démontre l'existence de bénéfices génétiques indirects chez cette espèce. De plus, ces résultats expérimentaux démontrent que les femelles s'appariant avec des mâles attractifs subissent un coût direct au choix, mais que les bénéfices indirects qui portent sur différentes composantes de la valeur sélective sont plus importants que ce coût.

Le fait que les études précédentes montrent que, sous certaines conditions, il est possible de détecter des bénéfices génétiques indirects liés au choix de partenaire, n'implique pas nécessairement que l'on retrouve de tels bénéfices dans la nature. En effet, les études

précédentes sont des études expérimentales et, par conséquent, les mesures de la valeur sélective dans ce contexte peuvent avoir été profondément influencées par les dispositifs expérimentaux utilisés (Charmantier et Sheldon, 2006). En reprenant les travaux théoriques de Barton et Turelli (1991), Kirkpatrick et Barton (1997) ont proposé une méthode permettant d'estimer l'intensité de la sélection basée sur les bénéfices indirects à partir de paramètres relativement faciles à mesurer. Inspiré par ces travaux, quelques études ont essayé d'évaluer le rôle de la sélection indirecte dans la nature (Arnqvist et Kirkpatrick, 2005; Qvarnström et al., 2006; Hadfield et al., 2006). Ces études ne semblent toutefois apporter aucun support aux hypothèses qui reposent sur la sélection des préférences sexuelles au travers des bénéfices indirects découlant du choix.

Dans l'ensemble, bien que quelques études suggèrent l'existence de bénéfices génétiques indirects, la plupart d'entre elles démontrent que l'intensité de la sélection indirecte que ces bénéfices entraînent est faible. Au vu d'une pression de publication, toujours croissante, engendrant de fort biais favorisant les résultats positifs, le fait de considérer comme faible l'intensité de la sélection indirecte semble être un résultat assez conservatif (Kotiaho et Puurtinen, 2007).

2.2.4.3 L'influence de la sélection pour des bénéfices génétiques indirects dans l'évolution des préférences

Le fait que la sélection indirecte n'est pas très intense ne semble pas tellement surprenant. En effet, même lorsque des bénéfices génétiques indirects sont présents, il existe aussi des pressions de sélection qui agissent directement sur les préférences. Ces pressions découlent des coûts et bénéfices directs liés au choix (*cf.* section 2.2.1 pour les coûts; *cf.* chapitre 1 de ce document et chapitre 8 de Andersson, 1994, pour une revue des bénéfices liés au choix), mais elles découlent aussi de l'effet pléiotrope des gènes influençant les préférences (*cf.* discussion sur les biais sensoriels dans l'introduction de ce chapitre). Dans ce contexte où les deux types de sélection (directe et indirecte) sont potentiellement présents, on s'attend à ce que la sélection directe soit plus intense que la sélection indirecte pour deux raisons principales. D'une part, par définition, la sélection

indirecte opère au travers de la sélection s'exerçant sur un trait statistiquement relié à une composante de la valeur sélective ; or cette relation est imparfaite, ce qui atténue l'intensité de la sélection effective (Kirkpatrick et Barton, 1997). D'autre part, la variance interindividuelle en termes de bénéfices génétiques indirects est probablement plus faible que la variance interindividuelle en termes de bénéfices directs, puisque cette dernière présente une composante de variance supplémentaire liée notamment aux effets environnementaux (Reynolds et Gross, 1990). Par conséquent, même si l'évolution des préférences sexuelles par sélection indirecte a été la cible principale de travaux théoriques en biologie évolutive dans les années 80-90, du fait du challenge théorique que la sélection de traits coûteux représente, la pertinence de ces processus dans la nature reste incertaine (Kotiaho et Puurtinen, 2007).

Il faut cependant préciser que la faible intensité des processus sélectifs indirects n'implique pas que leur rôle dans l'évolution soit négligeable. Tout d'abord, certains modèles prédisent, pour une gamme de paramètres apparemment réalistes, que l'intensité de la sélection indirecte, malgré la présence de coûts directs sur les préférences, peut sélectionner des préférences suffisantes pour maintenir des ornements très développés (Houle et Kondrashov, 2001 ; mais voir aussi Kirkpatrick, 1996). Ensuite, les sélections directe et indirecte ne s'opposent pas nécessairement, et il est possible qu'au contraire ces deux forces agissent dans le même sens ; c'est notamment le cas lorsque la capacité à délivrer des bénéfices directs est une caractéristique héritable (Kokko et al., 2003). De plus, comme Charmantier et Sheldon (2006) le remarquent : *“even if indirect benefits are implausible candidates for maintaining costly preference in a population close to equilibrium, they had a more important role in the past [...] In general, we still have remarkably little idea of whether the systems that we study in wild populations are at evolutionary equilibrium or are subject to continuous change ”*. Enfin, les méthodes d'estimation de l'intensité de la sélection sont elles-mêmes basées sur des modèles aux hypothèses multiples. Nous avons déjà vu que des changements mineurs dans les hypothèses peuvent produire des changements majeurs en termes de prédictions. La question de la pertinence de la sélection indirecte basée sur des bénéfices génétiques indirects dans l'évolution des préférences reste

donc en suspens. Nous allons maintenant voir un autre type de sélection indirecte qui est exempte des problèmes que nous avons rencontrés jusqu'alors, puisque les bénéfices invoqués ne sont cette fois-ci pas génétiques.

2.2.5 Une sélection indirecte des soins parentaux : l'hypothèse des 'bons parents'

Intéressons-nous maintenant à l'évolution de préférences sexuelles vis-à-vis du degré d'investissement du partenaire dans les soins parentaux, c'est-à-dire de sa propension à effectuer une contribution non génétique entraînant l'augmentation du nombre ou de la survie des descendants. Comme Searcy (1982) le remarque, “[t]he advantage of choosing a mate on parental care quality is obvious : A male providing superior parental care can directly increase the number of young produced by the pair [...] A general problem with choice on parental care is that such care is, by definition, provided after mating ; thus a female cannot, at the time of mate choice, directly assess the quality of parental care that will be provided to her young. Accordingly, for choice on parental care to be possible, there must be some characteristic that is reliably correlated with parental care quality and is expressed by the potential mates prior to the time of mate ”. On comprend dès lors que l'évolution de préférences pour des ornements reflétant l'aptitude à prodiguer des soins parentaux, et l'évolution de ces traits, va encore une fois être régie par un processus sélectif indirect ; on l'appellera processus des 'bons parents' en suivant l'appellation de Hoelzer (1989).

L'hypothèse selon laquelle un ornement pourrait refléter honnêtement les soins parentaux futurs, et que cet ornement soit donc préféré en tant que tel malgré le coût éventuel qu'il peut conférer, rappelle l'hypothèse de Zahavi (Motro, 1982; Heywood, 1989; Iwasa et Pomiankowski, 1999). En particulier, si l'aptitude à prodiguer des soins est héritable, alors ce processus peut être considéré comme strictement identique au processus des 'bons gènes' (Hoelzer, 1989). En revanche, si l'on considère la situation particulière où l'aptitude à prodiguer des soins n'est pas héritable, alors les processus basés sur la transmission de gènes augmentant la valeur sélective des descendants sont exclus (ex : Hoelzer, 1989; Hey-

wood, 1989; Price et al., 1993; Iwasa et Pomiankowski, 1999). Dans ce cas, le bénéfice à s'apparier avec des individus promulguant des soins est directement perçu par l'individu qui choisit, même si son expression peut être uniquement indirecte (dans le cas où les soins parentaux augmentent la survie des descendants mais pas directement le nombre de descendants produits). On se ramène donc à un cas conceptuellement identique au mécanisme du handicap avec des bénéfices directs, que nous avons détaillé précédemment en s'appuyant sur les modèles de Grafen (1990a,b), et dont nous avons vu qu'il pouvait facilement sélectionner des préférences s'exerçant vis-à-vis des ornements signalant la qualité des individus choisis.

Les modèles montrent ainsi que les préférences pour les ornements reflétant les soins parentaux évoluent. En retour ces préférences font évoluer l'ornement coûteux. Lorsque l'accroissement de l'ornement entraîne des coûts uniquement chez les individus qui l'arborent mais pas chez les individus qui choisissent ces partenaires ornementés, alors les modèles prédisent une évolution pour des préférences très fortes susceptibles de sélectionner une exagération des ornements très importante (Heywood, 1989; Price et al., 1993). Lorsque les ornements exercent des coûts chez les individus qui choisissent, l'équilibre évolutif est atteint lorsque les bénéfices associés au fait de recevoir des soins parentaux sont équilibrés par les coûts liés à l'expression de l'ornement qui reflète ces soins (ex : Price et al., 1993). Dans des modèles plus complexes, l'équilibre sera également influencé par le coût des préférences et les bénéfices précédents pourront dépendre notamment du degré de dépendance à la condition que montre l'ornement (Iwasa et Pomiankowski, 1999). De plus, lorsque le coût de l'ornement est très faible, proche de son optimum, alors la stabilité de l'équilibre du système peut être rompue et l'évolution pourra traverser successivement différents états instables : la coévolution préférence-ornement pourra prendre des trajectoires évolutives cycliques (Iwasa et Pomiankowski, 1999).

Un résultat intéressant de ces modèles est que l'évolution peut entraîner une diminution de la valeur sélective ordinaire (composantes survie et fécondité) chez les individus qui exercent le choix. En effet, les préférences peuvent évoluer malgré leur coût direct (Iwasa et Pomiankowski, 1999) et ces préférences entraînent une augmentation du développement

de l'ornement, même si cette augmentation se fait au détriment de la survie et de la capacité à délivrer des soins parentaux (Price et al., 1993). Les individus ornementés voient aussi leur valeur sélective diminuer à mesure que l'ornement évolue, et le bénéfice que cet ornement confère en termes de succès reproducteur n'est pas suffisant pour compenser ce coût (Price et al., 1993). Cette diminution de la valeur sélective moyenne liée à la sélection sexuelle n'est pas propre au mécanisme des 'bons parents' mais se retrouve dans d'autres modèles où l'expression des ornements présente un lien avec la condition des individus (*cf.* section 2.2.2.2).

Un dernier résultat intéressant des modèles des 'bons parents' est le fait que le degré de dépendance d'un ornement à la condition peut être positivement sélectionné : *“the male trait may not be correlated with condition initially, but if it should become the target of sexual selection for any reason, then a correlation with condition is expected to evolve subsequently. The scenario is as follows. As some sexual selection arises due to increase in a preference (e.g. by genetic drift), the male character is displaced from the male viability/fecundity optima. If males in different condition suffer different decrements in fitness due to this displacement, selection will cause the evolution of a correlation between condition and the character”* (Price et al., 1993). Ce résultat est également valable pour l'ensemble des modèles de handicap où la condition n'est pas héritable (ex : Grafen, 1990a,b; Iwasa et Pomiankowski, 1999).

Pour conclure, l'évolution permet très facilement à des préférences d'évoluer vis-à-vis de traits conférant des bénéfices directs même si ces traits ne sont pas observables et que l'on doit se baser sur un ornement coûteux en guise d'indicateur. Nous avons pris l'exemple des soins parentaux, mais cela est valable pour n'importe quel type de bénéfices directs liés au choix. Par conséquent, bien que cette partie ait été considérée distinctement de la présentation des modèles de Grafen (1990a,b) pour ne pas complexifier démesurément l'exposé, les mécanismes évolutifs considérés dans ces deux parties sont identiques puisque le handicap est associé à des bénéfices perçus directement. L'ambiguïté provient du fait qu'on associe à tort Zahavi aux mécanismes des 'bons gènes', que simultanément on associe souvent la démonstration du mécanisme du handicap à Grafen (1990a,b), et que

les modèles qui considèrent une absence d'héritabilité sur la qualité font cette hypothèse dans un souci de simplicité tout en suggérant que les résultats devraient s'étendre à la situation où l'héritabilité n'est pas nulle (ex : Grafen, 1990b; Price et al., 1993). Il est en fait difficile de distinguer les différents mécanismes du handicap puisqu'en réalité les bénéfices transmis directement (par exemple, les soins parentaux) et les bénéfices transmis indirectement (les 'bons gènes') influencent tous les deux la sélection indirecte. Les modèles les plus réalistes considèrent par conséquent ces bénéfices directs et indirects simultanément (ex : Iwasa et Pomiankowski, 1999).

2.3 Conclusions sur l'évolution des préférences sexuelles

Comme nous l'avons vu, de nombreux théoriciens se sont intéressés à la question de l'évolution des préférences pour des ornements coûteux. La littérature non théorique que je n'ai pas, ou presque pas, présentée est encore plus vaste. On peut probablement expliquer l'attrait suscité par la question de l'évolution des préférences sexuelles et, en particulier, l'intérêt démesuré que suscitent les modèles basés sur des bénéfices génétiques indirects, par le fait que : *“no topic in evolutionary biology has presented greater difficulties for theorists”* (Maynard Smith, 1991). La littérature concernant l'évolution des préférences est par conséquent énorme et je suis très loin d'en avoir donné un aperçu exhaustif. Autant que faire se peut, j'ai essayé de présenter l'état des connaissances en cherchant à limiter les profonds conflits qui animent ce champs d'étude ; car en effet, si l'existence des préférences sexuelles est reconnue par tous, l'évolution de ces préférences reste incontestablement *“the single most-debated effect of sexual selection”* (Kokko et al., 2006).

De cette diversité de théoriciens, découle une diversité d'approches théoriques qui peuvent être réparties en trois types principaux de modélisation : les approches génétiques simples (ex : Kirkpatrick, 1982; Servedio et Lande, 2006), les approches de génétique quantitative (ex : Lande, 1981; Iwasa et al., 1991) et les approches phénotypiques (ex : Eshel et al., 2000; Kokko et al., 2002). Ces trois types d'approches présentent chacune

leurs avantages et leurs défauts : par exemple, les approches génétiques simples supposent un déterminisme génétique peu réaliste mais elles permettent de modéliser facilement l'évolution des paramètres de variance, contrairement à la plupart des approches de génétique quantitative (Charmantier et Sheldon, 2006) ; l'approche phénotypique permet de faire émerger un certain nombre de paramètres plutôt que de les contraindre à certaines valeurs (Kokko et al., 2006), mais néglige les trajectoires évolutives, ce qui exclut notamment l'opportunité d'observer des dynamiques évolutives de type cyclique (Iwasa et Pomiankowski, 1999). Par ailleurs, chaque approche incorpore implicitement un ensemble d'hypothèses qui font qu'en fonction des aspects de l'évolution considérés, l'approche la plus adéquate ne sera pas toujours la même ; les différentes approches, de par leurs différences, apparaissent donc comme complémentaires (pour un exemple d'étude tri-approche, voir: Siller, 1998b).

De la diversité de théoriciens, découle également une diversité de conceptions vis-à-vis de processus pourtant biologiquement identiques. Une lecture rapide de la littérature peut donc laisser croire que de nombreux modèles sont faux et faire surgir un sentiment de méfiance vis-à-vis de modèles théoriques. En réalité, tous les modèles sont à la fois biologiquement faux et mathématiquement corrects²⁸, et la difficulté provient du fait que l'objectif des modèles mathématiques est justement d'éclaircir la compréhension des processus biologiques. Lors de la construction et de l'analyse d'un modèle, il est nécessaire de faire un grand nombre d'hypothèses. Les résultats d'un modèle sont toujours strictement exacts dans le cadre des hypothèses auxquelles il est associé, et toute la question est de savoir à quel point les résultats restent les mêmes lorsque les hypothèses sont modifiées ou relâchées. L'influence d'une hypothèse particulière sur le résultat d'un modèle est souvent difficile à anticiper. Parfois des hypothèses qui semblent importantes ont un effet relativement mineur. Par exemple, le modèle de Lande (1981) et celui de Kirkpatrick (1982) donnent des résultats très similaires bien qu'ils supposent une architecture génétique, sous-jacente aux préférences, très différente. Parfois des hypothèses apparemment mineures produisent des changements radicaux : nous avons vu, par exemple, que le fait de

²⁸aux rares erreurs de calcul prêt... voir notamment les erreurs rapportées par Siller (1998a) à propos des modèles de Grafen (1990a,b)

considérer l'existence d'un coût infinitésimal sur les préférences ne permet plus le maintien de préférences à l'équilibre (Kirkpatrick, 1985), et nous avons vu que considérer un biais mutationnel sur les ornements permet de retrouver le maintien de telles préférences à l'équilibre (Pomiankowski et al., 1991), bien que l'hypothèse d'une absence de biais mutationnel n'était pas explicitée auparavant. Plutôt que de percevoir les différents résultats comme un aspect négatif de ces travaux théoriques, il faut au contraire essayer d'en retirer l'avantage, autrement dit : *“if models reach different conclusions, they must be making different assumptions. Differences should therefore be considered illuminating”* (Kokko et al., 2006).

Pour conclure, l'évolution des préférences dans des situations très simplistes commence maintenant à être bien comprise d'un point de vue théorique. Les enjeux principaux des modélisateurs actuels sont d'une part de développer des modèles plus généraux qui permettent bien entendu de retrouver les résultats des modèles simples, mais aussi d'appréhender des situations plus complexes, c'est-à-dire combinant différents éléments simples. C'est par exemple le cas : i) des modèles qui intègrent simultanément des processus sélectifs directs et indirects (ex : Kirkpatrick, 1996; Iwasa et Pomiankowski, 1999), ou ii) des modèles qui essaient de produire les mécanismes type 'bons gènes' et fishérien à partir d'un processus unique (Eshel et al., 2000; Kokko et al., 2002). Les théoriciens tendent également à formaliser des situations plus réalistes en incorporant de nouveaux éléments. Par exemple, quelques modèles considèrent maintenant un choix réalisé par les individus des deux sexes (ex : Servedio et Lande, 2006), contrairement à ce que nous avons vu jusqu'à présent ; un autre exemple est fourni par les modèles qui considèrent désormais les préférences, non plus vis-à-vis d'un unique ornement, mais vis-à-vis d'ornements multiples (Candolin, 2003). D'autre part, certains auteurs essaient de s'orienter vers un formalisme unique des différents mécanismes d'évolution des préférences (ex : Fuller et al., 2005). En effet, la diversité des théoriciens a entraîné un grand nombre d'approches et de conceptualisations différentes des problèmes, rendant ainsi les comparaisons entre modèles difficiles. De plus, plusieurs auteurs commencent à s'orienter vers une paramétrisation des modèles permettant de produire des prédictions quantita-

tives dont les valeurs sont directement comparables aux mesures (ex : Kirkpatrick, 1996; Iwasa et Pomiankowski, 1999). Cette démarche représente une avancée majeure puisque jusqu'alors les modèles reposaient sur des paramètres très abstraits, à tel point que les prédictions de ces derniers sont en général considérées d'un point de vue qualitatif uniquement. Développer la liaison entre les modèles et les études pratiques est d'autant plus important qu'un grand nombre de paramètres influencent profondément les prédictions des modèles (Mead et Arnold, 2004). Plusieurs de ces paramètres (par exemple, les paramètres de variance-covariance génétiques) restent difficiles à mesurer, mais de nouvelles avancées méthodologiques s'avèrent particulièrement prometteuses (Andersson et Simmons, 2006; Charmantier et Sheldon, 2006). Je pense donc que l'attrait des biologistes à l'égard des études sur le choix de partenaire n'est pas prêt de s'estomper, puisque malgré l'essor des études sur ce sujet, de nombreuses hypothèses majeures concernant l'évolution des préférences restent non vérifiées. Par exemple, la prédiction fondamentale des modèles, à savoir que les préférences conduisent à une augmentation de la valeur sélective des descendants, même en l'absence complète de bénéfice direct, n'a toujours pas été démontré dans la nature.

Chapitre 3

Que représentent les préférences sexuelles ?

Pour répondre à cette question, nous allons commencer par nous intéresser à ce que les modèles théoriques, présentés dans le chapitre précédent, entendent par l'appellation de préférences. Tout d'abord, dans les modèles utilisant un formalisme de génétique quantitative, les préférences sont déterminées par une fonction permettant d'obtenir l'attractivité¹ d'un individu, en fonction de la valeur de l'ornement qu'il arbore. Cette fonction est associée à un paramètre y . Selon le type de fonction considéré, l'influence de y sur la forme de la fonction diffère. Plusieurs types de fonction de préférence, ou 'modes de préférence', peuvent être considérés² (ex : Lande, 1981; Hall et al., 2000). Dans tous les cas, plus y est grand, plus les grandes valeurs d'ornement sont attractives. Dans ces modèles, y est la réalisation d'une variable aléatoire Y , distribuée normalement autour de la valeur moyenne \bar{y} . Par conséquent, les préférences seront variables dans la population dès lors que la variance de Y n'est pas nulle. La sélection positive des préférences correspond au fait que cette valeur \bar{y} augmente au fil des générations; le mode de préférence quant à

¹L'attractivité témoigne de la potentialité qu'un individu a à être choisi : plus un individu est attractif, plus la probabilité que cet individu soit accepté comme partenaire lors d'un choix est importante.

²On distingue habituellement trois grands types de modes de préférences : le mode absolu où y fixe la taille de l'ornement la plus attractive, et où lorsqu'on s'éloigne de cette valeur, l'attractivité diminue selon la forme d'une gaussienne centrée sur y ; le mode relatif qui correspond à la même forme de fonction, mais où cette fois-ci y définit l'écart entre la taille moyenne de l'ornement dans la population et la taille de l'ornement considérée comme la plus attractive; et le mode 'psychophysique' où l'attractivité augmente exponentiellement en fonction du produit de la taille de l'ornement par y .

lui n'évolue pas. Dans ces modèles, l'attractivité d'un individu détermine directement son avantage quant à l'accès aux partenaires.

Ensuite, dans les modèles au formalisme génétique simple, les préférences sont déterminées par un gène diallélique. Un allèle code une absence de préférence, tandis que l'autre code le fait de préférer des individus ornements. La sélection positive des préférences correspond ici à une augmentation en fréquence de l'allèle de préférence. On considère habituellement que les individus non pourvus de l'allèle de préférence s'apparient aléatoirement avec les individus de l'autre sexe. En revanche, les individus portant l'allèle de préférence s'apparient avec les individus ornements plus fréquemment qu'avec les individus non ornements (l'ornement ne possède lui aussi que deux états codés par un gène diallélique : présence/absence). Le biais d'appariement entre les individus possédant l'allèle de préférence et ceux possédant l'allèle codant l'ornement peut se faire de deux façons. Une première possibilité consiste à considérer que les individus portant l'allèle de préférence s'apparient avec un individu ornementé avec une probabilité P et s'apparient aléatoirement avec une probabilité $1 - P$ (ex : O'Donald, 1962). Si $P < 1$, alors les préférences et le choix de partenaire diffèrent ; toutefois, le plus souvent le choix et les préférences sont parfaitement confondus puisque plusieurs modèles considèrent que $P = 1$ (ex : Maynard Smith, 1976; Andersson, 1982). Remarquons qu'avec ce formalisme la fréquence à laquelle les individus ornements sont choisis dans la population ne dépend pas de la distribution de l'ornement dans la population³. Une deuxième possibilité consiste à supposer que les individus portant l'allèle de préférence s'apparient avec un individu ornementé avec une probabilité P_1 et s'apparient avec un individu dépourvu de l'allèle codant pour l'ornement avec une probabilité P_2 (ex : Kirkpatrick, 1982). Dans ce cas, on peut montrer facilement que lorsqu'un individu présentant une préférence est confronté au choix entre un individu ornementé et un individu non ornementé, alors l'expression de la préférence ne dépendra que du ratio P_1/P_2 . Avec ce formalisme, la fréquence à laquelle les individus ornements sont choisis dans la population dépend donc de la fréquence de l'allèle codant pour l'ornement dans la population⁴. Dans ces deux cas, l'expression des préférences se résume donc

³Maynard Smith (1985) considère donc ces préférences comme absolues.

⁴Maynard Smith (1985) considère donc ces préférences comme relatives.

à un processus probabiliste ; un individu ornementé présente donc une certaine probabilité d'être choisi, mais tous les individus ornementés ne seront pas nécessairement avantagés. Les préférences et le choix de partenaire ne correspondent donc plus exactement à la même chose, contrairement aux modèles de génétique quantitative.

Enfin, dans les modèles utilisant une approche phénotypique, les préférences correspondent à une stratégie, ou règle de décision, qui détermine comment choisir un individu parmi plusieurs, sur la base de son ornementation. Les préférences correspondent donc à une stratégie de comparaison. L'ensemble des partenaires évalués ne correspond pas nécessairement à l'intégralité de la population du sexe qui est choisi, mais cet ensemble peut résulter d'un échantillonnage (ex : Siller, 1998a; Eshel et al., 2000). Le cas échéant, pour une même stratégie de préférence, le choix réalisé dépendra de la composition de l'ensemble de partenaires potentiels qu'un individu évalue. Par exemple, Eshel et al. (2000) considère qu'un individu échantillonne au hasard un nombre de partenaires potentiels, tiré dans une loi de Poisson, puis applique sa stratégie de préférence pour choisir un partenaire, au sein de l'échantillon. Sous ces hypothèses, ces auteurs cherchent les conditions qui permettent que la stratégie optimale soit la stratégie consistant à choisir l'individu le plus ornementé, parmi un ensemble de partenaires potentiels. Dans les modèles de Siller (1998a) et Kokko et al. (2002), les auteurs ne comparent pas différentes stratégies mais ils s'intéressent à l'intensité avec laquelle les individus suivent une règle de choix considérée (qui consiste à choisir le plus grand ornement). Lorsque l'intensité est nulle, alors les individus s'apparient aléatoirement au sein de l'ensemble d'individus échantillonnés (ou de la population dans le cas de Kokko et al., 2002) ; et lorsque l'intensité est forte, le degré d'expression des préférences augmente. Dans ces modèles phénotypiques, le choix est donc potentiellement influencé par la règle de décision utilisée, par l'intensité avec laquelle on cherche à l'exprimer, et par l'échantillonnage des partenaires potentiels.

L'ensemble des modèles théoriques que nous avons abordés au chapitre 2 s'intéressent à l'évolution des préférences sexuelles. Pourtant, le bref résumé que nous venons de dresser montre que ce qui est abordé sous l'appellation de 'préférences' renvoie en fait à plusieurs aspects différents. En effet, *les préférences sexuelles correspondent à un trait complexe re-*

*groupant l'ensemble des propriétés sensorielles et comportementales qui influencent la pro-
pension des individus à s'apparier avec certains phénotypes*⁵. Pour modéliser l'évolution de
ce trait complexe, les théoriciens se sont donc focalisés sur différents aspects qui découlent
du processus de préférence sexuelle. Le choix de l'aspect considéré semble être principale-
ment déterminé par la méthode de modélisation utilisée, plutôt que par des considérations
d'ordre biologique. En effet, paradoxalement, les travaux qui s'intéressent à l'évolution des
préférences ne s'intéressent pas à la nature des préférences sexuelles en tant que telles.
L'objectif de cette partie est justement de se focaliser sur les différentes propriétés qui
caractérisent les préférences sexuelles afin de mieux comprendre ce qu'elles représentent.

3.1 La relation entre ornements et attractivité

Une première propriété des préférences sexuelles est le fait de générer une relation
entre les caractéristiques d'un ou de plusieurs ornements et l'attractivité de l'individu qui
les arbore.

3.1.1 Le formalisme des fonctions de préférence et celui des préférences strictes

On considère souvent que la relation entre ornements et attractivité permet de générer
une relation d'ordre dans l'ensemble constitué par les différents partenaires potentiels ;
autrement dit, on suppose que ces partenaires potentiels peuvent être ordonnés les uns
par rapport aux autres, par niveau d'attractivité, à partir de leurs attributs. Lorsque tel
est le cas, la relation entre ornements et attractivité peut donc être représentée par une
fonction, appelée fonction de préférence. Ainsi, si l'on considère que les femelles exercent
des préférences vis-à-vis d'un trait, “[a] *preference function describes how the strength
of a female's mating response to a male trait varies with the degree of expression of the
trait*⁶ ” (Wagner, 1998). L'utilisation des fonctions de préférence permet d'obtenir une

⁵Cette définition est très proche de celle donnée par Heilser et al. 1987, citée dans Jennions et Petrie (1997).

⁶il convient d'ajouter *toutes choses égales par ailleurs*

représentation simple et quantitative des préférences. Aussi, il n'est pas surprenant que son utilisation initialement dédiée aux modèles théoriques (ex : Lande, 1981; Hall et al., 2000) se soit peu à peu étendue aux études expérimentales (ex : Basolo, 1998; Wilczynski et al., 1999; Murphy et Gerhardt, 2000; Brooks et Endler, 2001; Phelps et al., 2006; Castellano et Rosso, 2007).

D'un point de vue pratique, pour estimer une fonction de préférence, il est nécessaire de mesurer l'attractivité, qui prend la forme d'un score de préférence, en fonction de la taille de l'ornement auquel on s'intéresse. Parfois, ce score peut être estimé directement par une mesure concrète : par exemple, le temps qu'un individu arborant une valeur d'ornement particulière passe à se faire convoiter (ex : Basolo, 1998; Brooks et Endler, 2001). On fait alors l'hypothèse implicite que la mesure utilisée est fortement corrélée au choix. Lorsque l'on souhaite, au contraire, déduire la forme d'une fonction de préférence directement à partir de choix réels, l'affaire se complique. Afin de pouvoir réaliser cette opération dans le contexte de choix binaires (*i.e.* lorsque les individus sont confrontés à choisir entre deux partenaires potentiels ou entre deux stimulus), Kirkpatrick et al. (2006) ont décrit un formalisme particulier : le formalisme des 'préférences strictes'. Ce formalisme propose de définir, en plus de la fonction de préférence, une fonction de choix. Plus précisément, on fait l'hypothèse qu'un individu assigne un score unique de préférence à chaque stimulus au travers d'une fonction de préférence. Puis, la fonction de choix permet le passage des scores de préférences des deux stimulus comparés au choix réel. En particulier, on fait l'hypothèse que cette fonction est telle que la probabilité que cet individu choisisse un stimulus particulier augmente avec le score de préférence, indépendamment des autres stimulus avec lesquels il peut être comparé. En supposant une fonction de choix particulière, il devient alors possible d'estimer la forme de la fonction de préférence à partir de l'observation de choix entre paires de stimulus (Kirkpatrick et al., 2006).

3.1.1.1 Les limites principales de ces formalismes

Le fait que les préférences puissent s'exercer simultanément vis-à-vis de nombreux ornements différents (Candolin, 2003) peut constituer une première limite. En effet, le

fait de pouvoir résumer les préférences pour un ornement particulier par une fonction de préférence, nécessite que l'attractivité conférée par cet ornement soit indépendante de l'influence exercée par d'autres ornements. Par exemple, si les préférences vis-à-vis de plusieurs traits interviennent de façon hiérarchique ou séquentielle (c'est-à-dire lorsqu'un ornement influence les préférences de façon prioritaire et que d'autres critères ne sont évalués que secondairement)⁷, alors on ne peut pas représenter les préférences vis-à-vis d'un trait particulier par une fonction. Précisons que lorsque les préférences sont hiérarchiques, une relation d'ordre peut quand même être établie sur la base de l'attractivité globale des individus (mais les différentes valeurs d'un ornement particulier ne peuvent pas être ordonnées vis-à-vis de leur influence sur cette attractivité).

Le fait de pouvoir établir une relation d'ordre sur la base de l'attractivité est le postulat de base sur lequel reposent le formalisme des fonctions de préférence et, par extension, celui des préférences strictes. Le respect de cette hypothèse dépend notamment de l'heuristique qu'un individu utilise pour effectuer un choix. Si les scores de préférence dépendent du contexte local, c'est-à-dire si le score de préférence attribué à un stimulus dépend de l'autre stimulus en présence, alors on sort du cadre de ces formalismes. Un exemple d'une telle heuristique comparative, ou relative, pourrait être le suivant : imaginons que l'objectif est de choisir un restaurant, une heuristique comparative correspondrait à une règle dont la préférence dépend des deux restaurants comparés, par exemple : "je préfère manger dans un restaurant bien meilleur, si cela ne me coûte pas plus de 20 euros supplémentaires". Imaginez ainsi trois restaurants A , B , et C . Le restaurant A est coté 1 étoile dans un guide de gastronomie et le repas coûte 20 euros. Le restaurant B est coté 2 étoiles et le repas coûte 35 euros. Le restaurant C est coté 3 étoiles et le repas coûte 45 euros. En suivant une telle règle, lorsqu'un individu devra choisir entre le restaurant A et B , il choisira le B ; lorsqu'il devra choisir entre le restaurant B et C , il choisira le restaurant C ; mais lorsqu'il devra choisir entre le restaurant A et C , il choisira le restaurant A . Le fait d'aboutir, dans ce cas, à une situation non transitive ($A < B < C < A$)⁸ démontre clairement que les

⁷C'est par exemple le cas de l'ordre lexicographique (l'ordre du dictionnaire).

⁸Un autre exemple de préférences intransitives est donnée par le célèbre jeu pierre-papier-ciseau : en effet, la pierre est préférée aux ciseaux, les ciseaux sont préférés au papier, mais le papier est préféré à la pierre.

préférences ne génèrent pas une relation d'ordre dans ce cas, elles ne peuvent donc pas être représentées par une fonction car on ne peut attribuer un score unique de préférence à chaque restaurant ; par exemple, le restaurant A peut être considéré comme celui qui est préféré ou celui à éviter en fonction du restaurant avec lequel il est comparé. Notons que dans la nature les heuristiques gouvernant les préférences ne seront pas nécessairement absolues (comme on le suppose pour générer des relations d'ordre) ou relatives (comme dans le cas des restaurants) : elles pourront comprendre une composante absolue et une composante relative (Reaney, 2009).

L'exemple précédent montre que s'intéresser à la transitivité peut être un moyen de tester si les préférences peuvent être représentées par une fonction. Rappelons cependant qu'une situation transitive n'implique pas nécessairement que les conditions d'application des formalismes considérés ici soient respectées. L'existence réelle de cas d'intransitivité dans les préférences (pas nécessairement sexuelles) a pendant longtemps été une source de confrontations cinglantes, principalement dans les domaines de la psychologie et de l'économie. Ces confrontations proviennent du fait que l'absence de transitivité est souvent présentée comme une preuve d'irrationalité, et de nombreux auteurs préféraient donc considérer que les cas d'intransitivité proviennent d'artéfacts expérimentaux (Fishburn, 1991). Toutefois, des travaux théoriques ont depuis montré que des stratégies comparatives menant à de l'intransitivité dans les choix peuvent être avantageuses, et ne sont donc pas nécessairement le résultat de processus cognitifs suboptimaux ou irrationnels. Plusieurs études expérimentales sur des animaux ont décrit des préférences intransitives (ex : Shafir, 1994; Waite, 2001) qui peuvent effectivement être interprétées comme des stratégies rationnelles (Schuck-Paim et al., 2004; Houston et al., 2007). Bien que ces études concernent des préférences alimentaires, il pourrait en être de même dans le contexte du choix de partenaires. Si tel est le cas, le formalisme des fonctions de préférence et celui des préférences strictes, qui reposent sur des heuristiques absolues, ne tiennent plus.

3.1.1.2 La pertinence de ces formalismes

Décrire les préférences vis-à-vis d'un ornement particulier par une fonction de préférence (et éventuellement, par une fonction de choix) est largement utilisé implicitement dans la littérature. Pourtant, de nombreux éléments montrent que l'on peut s'attendre à ce que la relation entre l'attractivité d'un individu et ses caractéristiques observables ne se résume pas à un processus aussi simple que ce que le formalisme des fonctions de préférence et celui des préférences strictes permettent de décrire. Toutefois, la question n'est donc pas de savoir si ces modèles sont exacts, car ils représentent nécessairement la réalité de façon limitée. La question est plutôt de savoir si, dans les dispositifs expérimentaux utilisés, ces modèles représentent une approximation suffisamment correcte pour que l'on puisse les utiliser ; comme Box et Draper (1987) le disent : “[r]emember that all models are wrong ; the practical question is how wrong do they have to be to not be useful”.

Quelques études récentes apportent des éléments de réponse à cette question. D'une part, certaines études se sont intéressées à la façon dont les différents ornements influencent l'attractivité globale d'un individu (ex : Künzler et Bakker, 2001; Scheuber et al., 2004; Burke et Murphy, 2007; Fisher et al., 2009). Dans l'ensemble, ces études suggèrent que l'attractivité d'un individu ne semble pas découler d'une simple combinaison additive des préférences pour chaque trait. Dans certains cas, les préférences apparaissent comme hiérarchiques (ex : Scheuber et al., 2004), mais pas toujours (ex : Künzler et Bakker, 2001). Malheureusement, le nombre d'ornements considérés simultanément dans les études sur l'attractivité reste relativement faible (deux ou trois traits en général).

D'autre part, Kirkpatrick et al. (2006) ont, pour la première fois, testé rigoureusement le formalisme des préférences strictes. Ils ont ainsi démontré que chez la grenouille *Physalaemus pustulosus*, cette hypothèse peut être rejetée, sans pour autant mettre en évidence une absence de transitivité dans les choix. Contrairement à l'étude précédente, Castellano et Rosso (2007) ont montré que des préférences strictes ne peuvent être rejetées chez une autre espèce de grenouille (*Hyla intermedia*) en utilisant un protocole relativement similaire. Tester rigoureusement les hypothèses sur lesquelles repose le formalisme des préférences strictes est malheureusement problématique car cela nécessite de faire un

certain nombre d'hypothèses. Par exemple, bien que les préférences strictes aient été rejetées par Kirkpatrick et al. (2006), il est possible que ce formalisme ne soit plus rejeté pour le même jeu de données si l'on considère d'autres fonctions de choix ou si l'on prend en compte la variabilité interindividuelle dans les préférences.

Les formalismes que nous avons brièvement présentés semblent donc pouvoir approcher relativement correctement la relation entre l'attractivité et les caractéristiques d'un ou plusieurs ornements, dans certains cas. L'adéquation des modèles de préférences à la réalité dépendra principalement des relations entre les différents ornements et l'attractivité d'un individu, ainsi que des heuristiques gouvernant les préférences. L'approximation sera d'autant meilleure que les différents ornements influenceront indépendamment l'attractivité d'un individu, et que les heuristiques seront absolues. Dans la suite de cette partie, nous considérerons que les préférences peuvent être représentées par une fonction afin de faciliter la discussion.

3.1.2 Les facteurs influençant la forme de la relation entre la taille d'un ornement et l'attractivité

Les fonctions de préférence peuvent être influencées par de nombreux facteurs (pour des revues, voir : Jennions et Petrie, 1997; Widemo et Sæther, 1999). Tout d'abord, les fonctions de préférence peuvent présenter un certain déterminisme génétique. Ceci est appuyé par quelques expériences de sélection artificielle, mais également par des analyses de croisement, et au travers de comparaisons de préférences effectuées entre individus apparentés et non apparentés (Bakker et Pomiankowski, 1995). Toutefois, la lourdeur des dispositifs associés à ces expériences restreint l'application de telles méthodes à des conditions environnementales souvent très spécifiques, et à un type d'organisme particulier.

Une approche plus facile à mettre en place pour étudier la variation d'origine génétique dans les préférences consiste à mesurer la répétabilité des préférences sexuelles. Pour calculer la répétabilité des préférences, il suffit de confronter chaque individu à plusieurs situations de choix équivalentes. Cette mesure indique la proportion de la variation totale dans un trait qui est liée à des différences interindividuelles. Par conséquent, la composante de

variance interindividuelle mesurée contient la variance génétique, ainsi que la variance interindividuelle d'origine environnementale. La répétabilité permet ainsi d'estimer la borne supérieure de l'héritabilité, au sens large, d'un comportement (Lynch et Walsh, 1998). Depuis que Boake (1989) a présenté cette méthode dans le contexte des préférences sexuelles, la répétabilité des préférences sexuelles a été mesurée chez de nombreuses espèces. Dans une revue récente, Bell et al. (2009) comptabilisent 148 estimations de la répétabilité des préférences sexuelles obtenues à partir de 34 espèces différentes. Cette méta-analyse démontre que la répétabilité des préférences sexuelles est significativement non nulle en moyenne, mais cette moyenne apparaît comme l'une des plus faibles, en comparaison avec les mesures de répétabilité obtenues pour d'autres comportements (le comportement de parade, le choix d'habitat, les comportements d'évitement des prédateurs...). Ce résultat suggère une faible variance d'origine génétique dans les fonctions de préférence⁹.

Un deuxième facteur pouvant jouer sur la forme des fonctions de préférence est le phénotype de l'individu. Dans ce cas, les variations interindividuelles découleront, en général, du caractère plastique de ces fonctions et non de différences génétiques portant sur les fonctions de préférence. Par exemple, la corrélation de taille au sein des couples qu'on observe dans de nombreuses populations humaines résulte, au moins en partie, du fait que les fonctions de préférence sont influencées par la taille chez les deux sexes (article 2). Ce résultat n'est pas propre à notre espèce, il a également été montré chez les femelles du cichlidé *Archocentrus nigrofasciatus* (Beeching et al., 2004)¹⁰. De nombreux autres traits phénotypiques peuvent sans doute également influencer les fonctions de préférence (ex: Robertson, 1990). De plus, l'influence simultanée de différents traits sur les fonctions de préférence est également envisageable puisque l'attractivité est potentiellement déterminée par plusieurs traits différents (Candolin, 2003), et que cette attractivité est susceptible d'influencer la forme des fonctions de préférence (Jennions et Petrie, 1997)¹¹.

⁹Toutefois, plusieurs problèmes inhérents à cette approche limitent la portée des interprétations reposant sur cette mesure (*cf.* Widemo et Sæther, 1999, boîte 4). Par exemple, les informations qu'acquiert un individu lors du premier choix peuvent influencer la forme de la fonction de préférence et donc modifier l'expression des préférences si l'expérience de choix est répétée (Bell et al., 2009).

¹⁰Dans de nombreux cas cependant, l'influence du phénotype des individus sur le choix de partenaire réalisé semble déterminée par d'autres facteurs que le caractère plastique des fonctions de préférence (Crespi, 1989, voir aussi l'article 2).

¹¹Par exemple, lorsque le choix est mutuel, “[i]f unattractive females ‘know’ they are unlikely to retain

Enfin, de nombreux facteurs environnementaux peuvent également jouer sur le caractère plastique des fonctions de préférence. C'est notamment le cas de la prédation ; par exemple, chez les guppys (*Poecilia reticulata*) les préférences des femelles sont très variables entre populations et les préférences semblent influencées par le niveau de prédation dans les populations. En général, plus le degré de prédation est important, plus les couleurs préférées s'écartent de celles qui sont particulièrement visibles par les prédateurs (Endler et Houde, 1995). L'environnement social d'un individu peut également affecter sa fonction de préférence. Par exemple, les individus présents dans la famille peuvent servir de référence afin d'optimiser le degré d'apparement avec son partenaire¹² (ex : Yamazaki et al., 1988).

3.2 L'échantillonnage des différents partenaires potentiels

Pour choisir un partenaire, une solution idéale consisterait à localiser puis évaluer l'ensemble des partenaires présents dans la population, puis de choisir le plus attractif. Cependant, il existe des contraintes temporelles, énergétiques, sensorielles, cognitives, et de mobilité qui empêchent d'opérer de la sorte dans la plupart des cas. Par conséquent, le nombre de partenaires rencontrés avant qu'un individu s'apparie ne correspondra, le plus souvent, qu'à un échantillon tiré dans la population de partenaires potentiels. On peut répartir dans trois grandes catégories la majorité des stratégies d'échantillonnage qui ont été proposées dans la littérature.

3.2.1 La stratégie d'échantillonnage aléatoire

La stratégie la plus simple consiste à choisir le premier partenaire potentiel rencontré. Cette stratégie est qualifiée de 'stratégie aléatoire' puisque les préférences n'interviennent

a high-quality mate, they may prefer lower-quality males over higher-quality males " (Jennions et Petrie, 1997).

¹²Un cas particulier chez l'Homme est 'l'effet Westermarck' : des enfants élevés ensemble à une certaine étape de leur développement ne peuvent plus développer une attirance sexuelle les uns envers les autres, à l'âge adulte (Fox, 1962).

pas et que seule la situation géographique de l'individu et des partenaires potentiels va influencer le choix. Cette stratégie semble être fréquemment utilisée dans la nature (Jennions et Petrie, 1997). Elle demande le minimum de temps, de déplacement, ou d'énergie possible, et elle ne nécessite pas de mémoire. En contre-partie, si les partenaires potentiels sont répartis aléatoirement dans l'espace en fonction de leur attractivité, alors, en espérance, cette stratégie conduira à s'apparier avec un partenaire d'attractivité moyenne (Janetos, 1980).

3.2.2 La stratégie d'échantillonnage par comparaison groupée

Une autre stratégie consiste à échantillonner n partenaires potentiels, puis à choisir parmi eux le partenaire préféré ; nous qualifierons cette stratégie de 'stratégie de comparaison groupée'. Contrairement à la stratégie précédente, si les partenaires potentiels ne sont pas regroupés dans l'espace, cette stratégie nécessite de mémoriser à la fois la position et l'attractivité des différents partenaires potentiels rencontrés¹³. Les capacités requises seront d'autant plus importantes que n est grand. Cette stratégie peut de plus nécessiter des déplacements importants, puisqu'après avoir évalué les n partenaires, il faut repartir à la recherche de l'individu préféré. En revanche, cette stratégie conduit, en espérance, à s'apparier avec un partenaire d'attractivité supérieure à la moyenne dès lors que $n > 1$, et plus n est grand, plus l'attractivité de l'individu le plus attractif de l'échantillon sera forte en espérance (Janetos, 1980; Real, 1990).

3.2.3 Les stratégies d'échantillonnage séquentiel

La dernière grande catégorie de stratégies d'échantillonnage regroupe les stratégies séquentielles. On considère, ici, qu'une fois qu'un individu rencontre un partenaire potentiel, il l'évalue puis décide s'il s'apparie avec lui. S'il décide effectivement de s'apparier, l'échantillonnage se termine ; dans le cas contraire, notre individu part à la recherche d'un autre partenaire potentiel. Cette stratégie n'implique pas nécessairement de capacité de

¹³Notons toutefois qu'il est seulement nécessaire de se souvenir de la position du partenaire préféré jusqu'alors.

mémorisation particulièrement développée. On a l'habitude de considérer dans la formalisation de ces tactiques d'échantillonnage une fonction de choix à seuil : si l'individu présente une attractivité supérieure à une valeur seuil, alors cet individu est choisi, sinon il est rejeté.

Les différentes stratégies d'échantillonnage séquentiel qui ont été envisagées dans la littérature diffèrent principalement quant à la définition de la valeur du seuil utilisé pour la prise de décision. On peut envisager une stratégie d'échantillonnage dont ce seuil est fixe durant toute la durée de l'échantillonnage (ex : Janetos, 1980). On peut également envisager que la valeur de seuil varie en fonction du nombre d'individus échantillonnés. Si la durée de l'échantillonnage est limitée ou si le coût de l'échantillonnage augmente au fil du temps, alors la stratégie optimale consiste à diminuer la valeur du seuil au cours du temps (Real, 1990). Un exemple caricatural consiste à considérer un individu qui ne s'est pas apparié et qui évalue son dernier partenaire potentiel avant la fin de la période de reproduction. Dans ce cas, la meilleure stratégie est de procéder à l'appariement quelle que soit l'attractivité de l'individu évalué (Janetos, 1980). Les valeurs optimales de seuil sont influencées par la distribution de l'attractivité des individus dans la population, et les modèles précédents considèrent que cette distribution est connue. Toutefois, une hypothèse plus vraisemblable est de considérer que l'échantillonnage peut servir à estimer cette distribution, en plus de son rôle de recherche de partenaire. Dans ce cas, une stratégie optimale consiste à ajuster la valeur du seuil en fonction des informations recueillies pendant l'échantillonnage, sur l'attractivité des différents partenaires potentiels. Dombrovsky et Perrin (1994) proposent que l'échantillonnage peut comprendre deux phases : une première où l'individu évalue différents partenaires mais les rejette tous (le seuil est donc plus élevé que l'attractivité maximale rencontrée), et une deuxième phase durant laquelle le seuil utilisé sera égal à l'attractivité du partenaire le plus attractif rencontré lors de la première phase. Dans d'autres modèles, on considère que le seuil est continuellement ajusté en fonction de la qualité des différents partenaires rencontrés (ex : Real, 1990). Lorsque les stratégies séquentielles sont utilisées pour estimer la distribution de la qualité des individus dans la population, alors il est nécessaire de supposer que les

individus peuvent mémoriser l'attractivité des partenaires potentiels rencontrés.

3.2.4 La comparaison des différentes stratégies d'échantillonnage

Le gain net à utiliser une stratégie particulière dépend de trois facteurs principaux. Tout d'abord, la distribution de l'attractivité des partenaires potentiels joue un rôle. Par exemple, lorsque la variance de cette distribution est nulle, s'apparier avec le premier partenaire potentiel rencontré est une stratégie optimale, car tous les partenaires potentiels présentent la même attractivité. Plus précisément, pour la stratégie de comparaison groupée, le nombre optimal de partenaires à échantillonner devrait augmenter avec la variance de la distribution de l'attractivité dans la population de partenaires potentiels ; et pour les stratégies séquentielles, la valeur optimale du seuil (*i.e.* la valeur d'attractivité minimale exigée) sera d'autant plus grande que la moyenne et la variance de l'attractivité des partenaires potentiels seront fortes (Real, 1990). Ensuite, un deuxième paramètre important pour déterminer l'optimum de chaque type de stratégie est le coût de l'échantillonnage. En effet, plus le nombre d'individus échantillonnés est important, plus le coût de l'échantillonnage augmente. Cette augmentation du coût découle principalement du temps passé à échantillonner aux dépens de l'allocation à d'autres traits d'histoire de vie, de l'effort énergétique nécessaire qui augmente avec la distance parcourue, de l'augmentation du risque de prédation, des agressions causées par les compétiteurs, etc. La meilleure stratégie consiste donc à comparer le gain moyen qu'un individu peut obtenir en échantillonnant un individu de plus, au coût lié au fait d'échantillonner ce partenaire potentiel supplémentaire (Real, 1990). Si le coût est plus faible que le gain, autrement dit si le gain marginal est positif, alors échantillonner un partenaire potentiel supplémentaire s'avère avantageux¹⁴ ; ceci reste vrai que l'on considère une stratégie d'échantillonnage groupée ou séquentielle (Real, 1990). Enfin, la règle de choix est le dernier facteur important lorsque le type d'échantillonnage est séquentiel. En effet, plus le seuil sera important,

¹⁴On peut faire l'analogie avec la durée optimale d'exploitation d'un patch dans un contexte d'acquisition de nourriture (ex : Charnov, 1976).

plus l'échantillonnage sera long en espérance.

Au lieu de chercher à optimiser une stratégie particulière, on peut aussi comparer directement les gains issus de ces différents types de stratégie. En l'absence de coût à échantillonner, Janetos (1980) trouve que la stratégie de comparaison groupée est la meilleure stratégie, quel que soit le nombre d'individus échantillonnés. Cet auteur compare les différentes stratégies pour un même nombre de partenaires potentiels échantillonnés. Au contraire, Real (1990) choisit de comparer différentes stratégies quand chacune se situe à son optimum. Cette fois-ci, les stratégies séquentielles apparaissent comme plus performantes que la stratégie de comparaison groupée, et cela reste vrai quelle que soient les valeurs de coût considérées. La différence de gain entre ces deux types de stratégies est maximale pour des valeurs de coût intermédiaires. En l'absence totale de coût ou lorsque les coûts sont très forts, les deux types de stratégies sont équivalentes (Real, 1990). L'avantage des stratégies séquentielles n'est pas très surprenant car elles permettent à un individu d'interrompre son échantillonnage lorsqu'un partenaire potentiel acceptable a été trouvé. Au contraire, dans la stratégie de comparaison groupée, “[i]f a mate of potential high quality is encountered early in the search sequence, then it should be bypassed even though continued searching is costly” (Real, 1990).

Toutefois, ces prédictions sont théoriques et elles reposent sur un certain nombre d'hypothèses. Par exemple, on considère que les partenaires potentiels sont répartis aléatoirement dans l'espace. De plus, Real (1990) suppose, pour définir la stratégie d'échantillonnage séquentiel à laquelle elle compare la stratégie d'échantillonnage par la comparaison groupée, que les individus possèdent une connaissance parfaite de la distribution de l'attractivité des individus dans la population. Lorsque les deux présupposés précédents sont faux, comme par exemple dans le cas où les partenaires potentiels se regroupent pour former des leks (*cf.* section 2.2.4.1) et lorsque les individus n'ont pas d'idée, *a priori*, de la distribution de l'attractivité des partenaires potentiels, alors, la stratégie de comparaison groupée pourrait éventuellement devenir la stratégie optimale. Des études théoriques plus récentes suggèrent effectivement que, lorsque l'on relâche un certain nombre d'hypothèses, il n'existe pas une stratégie toujours plus performante que les autres, mais en fonction des

paramètres utilisés, la stratégie optimale diffère (ex : Luttbeg, 2002).

Plusieurs études ont tenté d'identifier les stratégies d'échantillonnage dans la nature (ex : Uy et al., 2001; Murphy et Gerhardt, 2002) ; mais, malheureusement, des types de stratégies d'échantillonnage très différents peuvent correspondre à des séquences de visites identiques, ce qui ne permet pas souvent d'identifier avec certitude la stratégie observée (Wiegmann et al., 1996). Dans l'ensemble, les stratégies utilisées apparaissent comme variables à la fois entre espèces, mais aussi à l'intérieur d'une même espèce (Gibson et Langen, 1996; Jennions et Petrie, 1997). De plus, des séquences de visites plus flexibles que celles prédites par les modèles sont fréquemment observées. De nouvelles études théoriques sur les stratégies d'échantillonnage continuent de voir le jour. Ces études analysent différentes stratégies, en relâchant peu à peu les différentes hypothèses qui avaient été faites dans les premiers travaux. Par exemple, certaines études considèrent maintenant que l'attractivité des différents partenaires potentiels peut être influencée par l'environnement, ce qui implique que les partenaires potentiels ne sont plus répartis aléatoirement, dans l'espace et dans le temps, en fonction de leur attractivité (ex : Mazalov et al., 1996; Collins et al., 2006). On commence également à considérer de l'incertitude dans les prises de décision (Wiegmann et Angeloni, 2007). Enfin, certains travaux s'intéressent à l'influence de préférences que les partenaires potentiels pourraient aussi présenter (ex : Real, 1991; Bergstrom et Real, 2000). En effet, dans la plupart des autres travaux les partenaires potentiels sont considérés comme passifs, or nous avons déjà vu que les partenaires des deux sexes peuvent exercer des préférences (*cf.* section 1.2)¹⁵. Malgré ces avancés récentes, la conclusion proposée par Leslie Real, il y a 19 ans, reste quasiment inchangée : “[i]f we build robust models predicated on choice behavior and demonstrate their predictive power, this in itself is strong support for the existence of choice as a fundamental property. What is called for is more precise and analytic models of choice behavior subject to experimental testing” (Real, 1990).

¹⁵Toutefois, à ma connaissance, aucune étude n'a analysé l'influence de cette dernière hypothèse sur les gains entraînés par différents types de stratégies.

3.3 La sélectivité

La sélectivité¹⁶ mesure le fait d'être sélectif, ou discriminant, dans le contexte du choix de partenaire. Nous allons voir que cette caractéristique est potentiellement influencée par plusieurs facteurs différents. Premièrement, la sélectivité peut dépendre de variations dans la stratégie d'échantillonnage. Par exemple, la sélectivité augmente avec le nombre d'individus échantillonnés : plus ce nombre est important, plus l'attractivité de l'individu le plus préféré, parmi l'ensemble des partenaires potentiels échantillonnés, sera forte en espérance (Janetos, 1980; Real, 1990). De même, la sélectivité devrait augmenter avec le temps consacré à l'évaluation d'un stimulus, dans la mesure où une évaluation plus longue permet de réduire les erreurs de perception. Deuxièmement, la sélectivité est influencée par les heuristiques déterminant la relation entre l'attractivité et les ornements. Par exemple, à valeur de trait préféré constante, il est possible de modifier la sélectivité en changeant la forme de la fonction de préférence ou de la fonction de choix. En effet, deux fonctions de préférence peuvent toutes deux aboutir à ranger une série de stimulus dans le même ordre d'attractivité, mais une des deux fonctions pourra engendrer des écarts en termes d'attractivité relativement plus importants. Supposons par exemple deux fonctions de préférence unimodales de type gaussienne centrées autour de la même valeur, la fonction la plus discriminante sera celle caractérisée par la plus faible variance. De même pour la fonction de choix qui permet de prédire l'issue d'un choix entre deux possibilités à partir de leurs scores de préférence, une même différence de score de préférence pourra produire un choix plus ou moins prononcé, c'est-à-dire une sélectivité plus ou moins forte, en fonction de la forme de cette fonction.

D'un point de vue moins proximal, des différences interindividuelles pour le degré de sélectivité peuvent découler d'une réponse adaptative plastique au compromis qui existe entre l'avantage engendré par le fait de choisir un partenaire et les coûts associés à être sélectif. En effet, de nombreux facteurs sont susceptibles d'influencer le coût de la

¹⁶J'ai choisi le terme de sélectivité pour traduire les termes anglais '*choosiness*' et '*discrimination*'. Ces termes sont relativement mal définis dans la littérature et sont utilisés pour décrire un certain nombre de concepts différents. Par exemple, Jennions et Petrie (1997) parlent de '*choosiness*' lorsqu'ils s'intéressent aux processus ultimes pouvant modifier le choix, et ils parlent de '*discrimination*' lorsqu'ils adoptent un point de vue plus proximal.

sélectivité, et les individus semblent pouvoir répondre en ajustant leur comportement (Gibson et Langen, 1996; Jennions et Petrie, 1997). Par exemple, on observe que la sélectivité diminue lorsque le niveau de prédation augmente (ex : Forsgren, 1992; Godin et Briggs, 1996; Kelly et Godin, 2001; Booksmythe et al., 2008; Dunn et al., 2008). Et ceci s'explique par le fait qu'en présence de prédateurs, le risque de se faire capturer augmente avec le temps, ou la distance parcourue, lors de la recherche ou de l'évaluation de partenaires ; ce qui n'est pas le cas en leur absence (voir Crowley et al., 1991, pour une approche formelle de la question). L'étude de Godin et Briggs (1996) soutient particulièrement bien l'idée que le caractère plastique de la sélectivité est le résultat d'un processus évolutif : en proposant des choix expérimentaux avec et sans prédateurs à des femelles guppy (*Poecilia reticulata*) issues de deux populations différentes, ils ont constaté que seules les femelles issues de la population qui connaît naturellement beaucoup de prédateurs voient leur sélectivité affectée par la présence d'un prédateur (*Crenicichla alta*, un cichlidé)¹⁷. Le coût de la sélectivité est également susceptible d'être influencé par des paramètres démographiques comme le sex-ratio ou la densité en partenaires (Jennions et Petrie, 1997). En effet, quand les partenaires potentiels sont nombreux, un individu peut se permettre plus facilement d'être discriminant pour un coût d'échantillonnage équivalent. Cette prédiction a pu être vérifiée, notamment, chez le gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca* (Alatalo et al., 1988), chez le faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (Palokangas et al., 1992), et chez une espèce de sauterelle (Shelly et Bailey, 1992). Au contraire, lorsque les partenaires potentiels sont rares, présenter une sélectivité nulle, c'est-à-dire accepter le premier partenaire potentiel rencontré, peut s'avérer être une meilleure stratégie.

Un autre facteur important, susceptible de modifier l'équilibre entre les coûts et les bénéfices à discriminer, est la condition de l'individu. Nous avons vu, pour le cas des ornements, qu'il est possible que la capacité à développer un ornement puisse être influencée par la condition phénotypique de l'individu qui l'arbore si le coût est lui aussi dépendant de la condition (voir les sections 2.2.2.1 et 2.2.2.2). Par conséquent, on s'attend à ce

¹⁷Une autre interprétation possible de l'effet de la prédation sur la sélectivité est que ces résultats découlent de l'effet proximal du stress, déclenché par la présence d'un prédateur, qui perturberait l'organisme lors de sa recherche de partenaires (Forsgren, 1992).

que la sélectivité soit, elle aussi, influencée par la condition des individus présentant des préférences (Cotton et al., 2006). Cette hypothèse est soutenue par plusieurs études corrélatives, mais aussi par des études expérimentales (Jennions et Petrie, 1997; Cotton et al., 2006). Par exemple, les femelles épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), habituellement peu enclines à choisir des mâles ternes, sont moins discriminantes lorsqu'on les force à nager 20 minutes face au courant avant qu'elles ne les rencontrent (Milinski et Bakker, 1992). Un autre exemple de modification de la sélectivité optimale en fonction d'un coût a été décrit dans la section 3.2.3 dans le contexte des stratégies d'échantillonnage à seuil variable.

Enfin, la sélectivité optimale peut également être influencée par la distribution de la qualité des partenaires potentiels dans la population. Par exemple, il a été montré chez différentes espèces que lorsque l'on soumet un individu à choisir séquentiellement, la sélectivité peut augmenter si les choix proposés précédemment correspondent à des individus attractifs (ex : Milinski et Bakker, 1992). Nous avons déjà discuté de ce phénomène dans le cadre des stratégies d'échantillonnages séquentielles qui incluent l'estimation de la distribution de l'attractivité des partenaires potentiels dans la population (*cf.* section 3.2.3).

3.4 Conclusion

Nous venons de décrire différents aspects qui caractérisent les préférences sexuelles. Il en ressort que ces propriétés ne sont pas indépendantes ; chacune d'elles, considérée séparément, ne présente donc que peu de sens. Par exemple, une absence de préférence peut résulter d'une sélectivité nulle découlant soit d'une fonction de préférence ou de choix plate, soit d'une stratégie d'échantillonnage aléatoire. Si une seule de ces conditions est remplie, alors se focaliser sur les autres éléments ne permettra pas de comprendre le choix. Pour donner un autre exemple, reprenons le cas d'une stratégie d'échantillonnage séquentiel : on s'attend à ce que la sélectivité varie au cours de l'échantillonnage, et cette variation découlera de modifications dans les heuristiques utilisées pour la prise de décision qui déterminent la relation entre ornements et attractivité. Les différents processus biolo-

giques influençant les préférences sexuelles interagissent donc vraisemblablement de façon complexe. On comprend maintenant l'origine de la diversité des approches utilisées, et de la difficulté intrinsèque à étudier des préférences sexuelles ; cela découle principalement de la complexité même de ce trait.

Chapitre 4

A quel point les préférences influencent-elles les appariements ?

Les préférences sexuelles évoluent au travers de leur influence sur les appariements qui se produisent dans la population. Aussi, il paraît nécessaire de s'intéresser à la relation entre les préférences et les appariements observés. De nombreux facteurs environnementaux sont susceptibles d'influencer cette relation. Par exemple, l'environnement physique peut modifier le degré auquel les préférences sont satisfaites en influençant la perception des individus. Par exemple, les femelles épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) discriminent plus difficilement les mâles sur la base de leur couleur sous certaines conditions d'éclairage (Milinski et Bakker, 1990). L'environnement social peut également jouer le même rôle. Par exemple, chez le criquet *Plebeiogryllus guttiventris*, l'aptitude des femelles à localiser les mâles préférés (*i.e.* ceux qui émettent les sons les plus graves), diminue avec le nombre de mâles chantant simultanément (Mhatre et Balakrishnan, 2008) ; ce résultat a également été reporté chez la grenouille *Hyperolius marmoratus* (Bishop et al., 1995). L'environnement exerce donc des contraintes sur la facilité à repérer et distinguer différents stimulus. Ces contraintes pourront d'ailleurs avoir une influence plus ou moins faible d'un individu à l'autre en fonction des variations interindividuelles portant sur les capacités sensorielles.

L'objectif de ce chapitre n'est pas d'énumérer la myriade de facteurs environnementaux influençant la satisfaction des préférences. En effet, puisque les préférences évoluent

dans un environnement donné, on s'attend à ce qu'elles présentent des caractéristiques qui maximisent leur influence sur les appariements se produisant dans ce milieu (dans la mesure où l'environnement est relativement stable). Nous allons plutôt focaliser notre attention sur un facteur dont l'influence sur la satisfaction des préférences est plus complexe : la compétition.

4.1 La compétition intrasexuelle 'traditionnelle'

Puisque les individus du sexe qui choisit constituent, en général, une ressource limitante pour les individus de l'autre sexe (*cf.* section 1.3), ces derniers sont en compétition les uns avec les autres pour l'accès au(x) partenaire(s). C'est ce type de compétition qui va nous intéresser dans cette première partie, car elle constitue un paramètre important à considérer pour comprendre les structures des appariements réalisés. En effet, les individus les plus compétitifs vont pouvoir limiter, voire empêcher complètement les appariements impliquant des individus du même sexe qui sont moins compétitifs. L'expression des préférences pourra donc être contrainte par l'indisponibilité de certains partenaires potentiels, s'ils ont été accaparés par les compétiteurs.

Notons que, dans la littérature, on fait souvent référence à cette compétition en évoquant ses conséquences évolutives. On parle ainsi de 'sélection intra-sexuelle' en suivant la proposition de Huxley (1938). Pourtant, cet usage confond les mécanismes proximaux et leurs conséquences évolutives; de plus, la définition proposée par cet auteur ("*competition between individuals of one sex in the struggle for reproduction*") est encore plus générale que la plupart des définitions actuelles de la sélection sexuelle (Wiley et Poston, 1996). Etant à court d'idées à ce stade de la rédaction de ma thèse, je ferai référence à cette compétition en l'appelant 'compétition intrasexuelle traditionnelle', en opposition avec des formes de compétition beaucoup moins fréquemment abordées dans la littérature, que nous discuterons ci-dessous.

4.1.1 Les relations agonistiques

Une première forme de compétition intrasexuelle traditionnelle correspond aux interactions directes entre compétiteurs. Ces interactions directes peuvent notamment correspondre à des affrontements physiques entre les individus. C'est notamment le cas pour de nombreux mammifères (Darwin, 1879). Par exemple, chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), les mâles s'affrontent très fréquemment en période de reproduction pour avoir accès aux femelles (Clutton-Brock et al., 1979). Ces affrontements physiques présentent d'ailleurs un coût élevé puisqu'on estime que, dans la population de l'île de Rùm (en Écosse), plus de 20% des mâles présentent des blessures permanentes du fait de ces combats. Les affrontements peuvent également prendre des formes moins violentes. En effet, "*intraspecific conflicts are usually of a 'limited war' type, involving inefficient weapons or ritualized tactics that seldom cause serious injury to either contestant*" (Maynard Smith et Price, 1973)¹. Toutefois, que ces affrontements soient plus ou moins ritualisés, leur fonction reste la même : établir une hiérarchie qui détermine *in fine* l'accès aux individus du sexe opposé.

L'influence de ces relations agonistiques sur le niveau d'expression des préférences dépend du fait de préférer ou non des individus dominants. Malheureusement, il est difficile de prédire la nature de la relation entre préférences et dominance. En effet, de très nombreux coûts et bénéfices sont associés au fait de choisir un partenaire compétitif (Qvarnström et Forsgren, 1998; Wong et Candolin, 2005). Dans certaines situations, les bénéfices l'emporteront sur les coûts, mais on peut également trouver des situations contraires. Par conséquent, il n'est pas très surprenant qu'on retrouve, dans la nature, des cas pour lesquels les individus dominants sont préférés, mais également des situations pour lesquelles les individus subordonnés sont apparemment les plus attractifs (Qvarnström et Forsgren, 1998). Par exemple, chez le gobie *Pomatoschistus minutus* l'intégralité des soins parentaux sont réalisés par les mâles ; Forsgren (1997) a montré que les mâles préférés sont ceux qui délivrent le plus de soins parentaux et non pas ceux qui sont les plus compétitifs pour l'acquisition d'un site de ponte.

¹L'évolution de cette ritualisation peut se comprendre assez facilement si l'on considère les intimidations comme des signaux dont le rôle est de communiquer à l'adversaire sa force potentielle, et que l'adversaire réagit en fonction (*cf.* section 2.2.2.1).

L'équilibre entre les différents coûts et bénéfices à choisir un partenaire compétitif dépendra potentiellement de différents paramètres environnementaux, sociaux, de l'espèce considérée, voire même des caractéristiques des individus au sein d'une même population. Par exemple, chez le diamant de Gould (*Erythrura gouldiae*), on peut trouver différents morphotypes de mâles au sein des mêmes populations : notamment, des mâles à tête noire et des mâles à tête rouge. La couleur de la tête est déterminée génétiquement, et est corrélée à des différences physiologiques et comportementales influençant les relations agonistiques. Les mâles à tête rouge sont plus agressifs et ils dominent les mâles à tête noire. Lorsqu'ils sont en faible fréquence, l'agressivité des mâles à tête rouge leur confère un avantage dans la compétition pour l'accès aux cavités qui servent de nid, et donc indirectement, pour l'accès aux partenaires. Lorsqu'ils sont en fréquence élevée, les combats entre mâles à tête rouge deviennent si fréquents que cela se fait au détriment de l'investissement parental, et la survie des petits en est sérieusement réduite. L'influence de la fréquence des mâles à tête rouge sur l'équilibre coûts/bénéfices expliquerait donc le maintien durable des deux morphes dans les populations par le jeu d'une fréquence-dépendance négative (Pryke et Griffith, 2009). On pourrait donc s'attendre à ce que les femelles aient des préférences plastiques qui dépendent de la fréquence des morphotypes dans la population ; toutefois, les études des préférences dans cette espèce ne semblent pas avoir exploré cette possibilité (ex : Pryke et Griffith, 2007).

Dans certains cas, les relations antagonistes peuvent faciliter l'évaluation de la qualité des partenaires (Wong et Candolin, 2005). Par exemple, les femelles des poissons combattants (*Betta splendens*) sont plus sélectives lors d'un choix entre deux mâles lorsqu'elles les ont observés en train de se battre ; dans ce cas, les femelles semblent préférer les mâles ayant remporté le combat (Doutrelant et Mcgregor, 2000). Wiley et Poston (1996) vont même jusqu'à proposer que de nombreux comportements ou traits morphologiques des femelles ont évolué dans le but d'exacerber les comportements antagonistes entre les mâles, afin d'exercer ainsi un choix indirect. Par exemple, chez les poules domestiques (*Gallus gallus domesticus*), lorsqu'un coq essaye de s'accoupler avec une femelle, cette dernière émet fréquemment un cri particulier qui a pour conséquence d'attirer le coq dominant des

alentours. Lorsque ce mâle dominant arrive, il réussit la plupart du temps à interrompre la copulation en cours, chasse l'autre mâle, et prend souvent sa place (Pizzari, 2001).

En résumé, le rôle des relations agonistiques sur la satisfaction des préférences est complexe. Si la compétitivité n'est pas la qualité recherchée lors du choix, alors la compétition peut limiter la satisfaction des préférences. Au contraire, si cette qualité détermine l'attrait des individus, alors la compétition ne devrait pas restreindre la satisfaction des préférences ; dans certains cas elle pourrait même l'augmenter.

4.1.2 Les stratégies de monopolisation

Chez de nombreuses espèces, une fois qu'un mâle s'est apparié avec une ou plusieurs femelles, il essaiera d'empêcher les autres mâles de s'accoupler avec celles-ci. Par exemple, nous avons déjà parlé du cerf élaphe, dont les mâles s'affrontent pour avoir accès à de nouvelles femelles (*cf.* section 4.1.1). Ces combats ont également pour rôle de conserver les femelles qu'un mâle possède (Clutton-Brock et al., 1979). Dans cette espèce, les mâles essaient de maintenir leur harem pendant pendant 2 mois environ (durée de la saison de reproduction). Chez d'autres espèces la monopolisation peut être beaucoup plus longue. Par exemple, chez le gorille de plaine de l'ouest (*Gorilla gorilla gorilla*), la plupart des groupes reproducteurs sont constitués de une à sept femelles et d'un mâle dominant au dos argenté (Gatti et al., 2004) ; ce mâle monopolise son harem pendant environ 10 ans (Damien Caillaud, communication personnelle).

La monopolisation des partenaires peut aussi être plus limitée dans le temps. Par exemple, la monopolisation peut se produire un peu avant l'accouplement, dans le but de maximiser les chances de fécondation lorsque la période de réceptivité des femelles est courte. C'est notamment le cas chez de nombreuses espèces de crustacés (Jormalainen, 1998). La monopolisation peut également se produire dans un intervalle de temps suivant l'accouplement. En effet, même chez les espèces ne prodiguant aucuns soin parental, on observe que les mâles peuvent monopoliser une femelle plus longtemps que le temps nécessaire pour qu'elle soit fécondée. Cette monopolisation postcopulatoire peut prendre différentes formes. Par exemple, chez les insectes, "*males either (a) prolong copulation*

after insemination, (b) donate mating plugs after insemination, (c) retain contact with a mate after copulation, or (d) monitor a mate without physically grasping her following a completed copulation” (Alcock, 1994). Ces différentes stratégies permettent, dans de nombreux cas, d’empêcher l’accouplement entre la femelle et d’autres partenaires potentiels qui pourraient féconder cette femelle en remportant la compétition spermatique.

De nombreuses configurations de monopolisation sont donc possibles. Si l’on comprend bien l’intérêt d’une telle stratégie pour les mâles (l’assurance de reproduction), le fait d’être monopolisée induit de nombreux coûts pour les femelles. On observe en effet fréquemment des comportements de résistance de la part des femelles, face à des tentatives de monopolisation (Jormalainen, 1998). Le coût qui nous intéresse ici correspond au fait que les femelles monopolisées ne sont pas libres de choisir un autre mâle. Cependant, le fait d’être monopolisée peut aussi entraîner des bénéfices pour la femelle. Par exemple, si les mâles les plus vigoureux sont ceux qui monopolisent le plus souvent les femelles, et que simultanément les femelles préfèrent ces mâles, alors la monopolisation permettra aux femelles de ne pas subir les exigences de partenaires de moindre qualité ; il semblerait que cela soit notamment le cas chez le gammare *Gammarus pulex* (Elwood et al., 1987). Par conséquent, comme pour le cas des interactions agonistiques, le rôle de la monopolisation sur la satisfaction des préférences dépendra du lien entre l’attractivité d’un individu et sa capacité à monopoliser des partenaires. Pour certaines espèces, les intérêts des deux sexes seront dans une certaine mesure concordants, pour d’autres, au contraire, les conflits d’intérêts pourront être importants.

4.1.3 Les stratégies parasites

La dernière forme de compétition intrasexuelle traditionnelle, à laquelle nous allons nous intéresser, comprend l’ensemble des stratégies basées sur l’exploitation de l’existence de préférences, que les individus peu attractifs peuvent utiliser pour obtenir des partenaires. C’est pour cela que j’ai choisi de qualifier ces stratégies de ‘stratégies parasites’.

La rainette *Hyla cinerea* illustre particulièrement bien de telles stratégies parasites. Dans cette espèce, les femelles sont attirées par les chants des mâles. Pourtant un certain

nombre de mâles ne chantent pas. Ces mâles se positionnent près des chanteurs, on les appelle des mâles satellites. En relâchant des femelles sexuellement actives à proximité des mâles chanteurs, Perrill et al. (1978) ont observé que les mâles satellites parviennent, dans 13 lâchers sur 30, à s'approprier ces femelles aux dépens des mâles chanteurs. Ce phénomène est loin d'être anecdotique puisque dans la population étudiée 16% des mâles chanteurs sont associés à un ou plusieurs mâles satellites. Les mâles satellites sont capables de chanter puisque certains mâles changent de stratégie d'une nuit à l'autre; mais la stratégie de satellite leur permet d'intercepter des femelles se dirigeant vers un meilleur chanteur. En effet, la plupart du temps, les mâles satellites sont plus petits que le chanteur qui leur est associé. Or l'attractivité d'un chant est, en général, fortement corrélée à la taille chez les grenouilles (Gerhardt, 1994).

Par définition, les stratégies parasites vont diminuer la satisfaction des préférences puisque les individus se retrouvent appariés à des individus peu attractifs. Notons qu'il existe un nombre non négligeable d'espèces pour lesquels les mâles dominés utilisent des stratégies alternatives pour s'approprier des femelles (Arak, 1984; Andersson, 1994). Cependant, ces études n'abordent pas souvent ces stratégies du point de vue de la femelle, aussi les différents cas reportés ne correspondent probablement pas tous à des stratégies parasites, car s'accoupler avec les mâles subordonnés pratiquant des stratégies alternatives peut s'avérer avantageux pour les femelles (Reichard et al., 2007). Par exemple, chez la girelle à tête bleue (*Thalassoma bifasciatum*, un poisson) les mâles dominants allouent moins de sperme à chaque événement de fécondation que les mâles subordonnés. Cela aboutit donc à un taux de fécondation des œufs plus faible lorsqu'une femelle relâche ses œufs au niveau d'un site de ponte détenu par un mâle dominant. Puisqu'il n'y a pas de soin parentaux chez cette espèce, une femelle girelle pourrait donc augmenter son succès reproducteur en choisissant de s'apparier avec des mâles dominés qui produisent beaucoup plus de sperme par événement d'éjaculation (Warner et al., 1995)².

²Chez cette espèce, les mâles dominés et les mâles dominants n'ont pas les mêmes phénotypes. Les mâles dominés présentent des colorations relativement ternes, proches de celles des femelles et des testicules plus gros que les mâles dominants; ces derniers sont facilement identifiables par la couleur bleue vive de leur tête qui contraste avec leur corps vert. L'acquisition d'un morphotype dominant se produit lorsque des conditions sociales particulières sont réunies; la stratégie de reproduction change simultanément à cette transformation (Warner et al., 1995).

4.2 La coercition

Un deuxième facteur pouvant influencer l'expression des préférences est la coercition. En prenant une perspective centrée sur les mâles, Smuts et Smuts (1993) définissent la coercition comme *“use by a male of force, or threat of force, that functions to increase the chances that a female will mate with him at a time when she is likely to be fertile, and to decrease the chances that she will mate with other males, at some cost to the female”*. La coercition est donc clairement une force qui génère de la compétition entre les individus du même sexe pour l'accès à la reproduction ; c'est pourquoi Smuts et Smuts (1993) proposent d'élever la coercition au niveau de troisième forme de sélection sexuelle³.

La coercition regroupe trois grands types de comportements : *“(1) forced copulation, where a male uses superior speed or strength to catch and physically restrain a female while he copulates with her by force; (2) harassment, where repeated attempts to copulate by males have costs to females which induce them to mate immediately; and (3) intimidation, where males punish females that refuse to mate with them, thereby raising the chances that they will accept them as mates at some stage in the future.”* (Clutton-Brock et Parker, 1995). Ces différents comportements sont très répandus chez les mammifères, mais on trouve également des exemples de coercition chez d'autres animaux, comme les insectes ou les oiseaux (Smuts et Smuts, 1993; Clutton-Brock et Parker, 1995).

Le cas de l'orang-outan (*Pongo pygmaeus*) fournit un bon exemple de copulations forcées. Dans cette espèce, les primatologues ont l'habitude de classer les mâles sexuellement matures en deux groupes : les mâles sub-adultes et les mâles adultes (ex : Mitani, 1985; Fox, 2002). Lorsque les copulations avec les femelles sont sollicitées par des mâles sub-adultes, dans la très grande majorité des cas⁴, ces copulations sont forcées : *“[d]uring forced matings, females whimper, cry, squeal and grunt [...] Achieving intromission with uncooperative females seemed difficult, and males had to grab, bite or slap females before they could copulate. While thrusting, males continued to restrain struggling females by grasping their arms, legs and bodies”* (Mitani, 1985). Au contraire, avec les mâles

³les deux autres formes de sélection sexuelle étant, traditionnellement, la 'sélection intrasexuelle' et le choix de partenaire

⁴par exemple, dans 144 des 151 observations de Mitani (1985)

adultes, les femelles ne résistent en moyenne, qu’une fois sur deux, ‘seulement’ . Les mâles adultes sont deux fois plus grands que les mâles sub-adultes, et ils dominent quasi systématiquement ces derniers lors des affrontements. Lorsqu’un mâle sub-adulte essaye de forcer une femelle à s’accoupler, il arrive fréquemment que celle-ci essaye de rejoindre ou d’alerter son mâle adulte. Fox (2002) propose donc que les relations d’unions qui se mettent en place entre une femelle et un mâle adulte ont notamment pour fonction de protéger les femelles de la coercition exercée par les mâles sub-adultes.

La coercition semble responsable de nombreuses modifications comportementales et dans les traits d’histoire de vie, affectant aussi bien les mâles que les femelles, qui s’adaptent en réponse aux pressions qu’elles subissent (Smuts et Smuts, 1993). Il est vraisemblable que ce facteur limite la satisfaction des préférences d’autant plus que la coercition sera forte. Toutefois, on peut aussi envisager, dans certains cas, que les préférences sexuelles puissent s’exercer vis-à-vis de traits que la coercition rendrait plus facile à évaluer ; autrement dit, “[f]emales may use the rejection response as a mate assessment exercise whereby they test the ability of males to withstand rejection during premating struggles ” (Crean et al., 2000)⁵.

4.3 La compétition pour la satisfaction des préférences

La compétition engendrée par le fait de partager des préférences est un troisième grand facteur pouvant limiter le degré de satisfaction des préférences. L’influence de cette compétition sur le choix devrait dépendre principalement de deux paramètres. D’une part, ce type de compétition devrait être influencé par la variabilité interindividuelle sur les préférences. Si chaque individu préfère un partenaire différent, alors la compétition est nulle (si ces partenaires sont tous disponibles), et chacun sera libre de satisfaire ses préférences. Au contraire, si tout le monde préfère exactement le même individu, alors seul un petit nombre d’élus pourront s’apparier avec ce dernier, mais pas les autres. En

⁵Notons que cette hypothèse n’a, à ma connaissance, pas encore été fermement démontrée.

effet, même pour les espèces polygynes, les tailles des harems sont, en général, assez faibles (Wade et Shuster, 2004). Par conséquent, la compétition devrait être d'autant plus forte que la variabilité interindividuelle sur les préférences est faible. D'autre part, la compétition devrait également être influencée par la disponibilité des partenaires potentiels préférés. Plus ces partenaires seront rares, plus la compétition sera forte. Cette disponibilité est notamment influencée par la distribution de l'ornement préféré dans la population (plus l'ornement recherché sera rare dans la population, plus la compétition sera intense pour s'approprier les individus préférés), et par le régime de reproduction (plus les individus préférés s'apparient avec un faible nombre de partenaires, plus la compétition sera forte). Enfin, les individus ne sont probablement pas tous égaux dans cette compétition. On s'attend donc à ce que certains individus puissent satisfaire leurs préférences plus facilement que d'autres, du fait de leur avantage compétitif.

4.3.1 Quelques exemples *in natura*

Dans certaines situations, la compétition pour l'accès aux partenaires préférés se matérialise par des affrontements directs. C'est notamment le cas chez les femelles de l'espèce topi (*Damaliscus lunatus*), une antilope étudiée par Bro-Jørgensen (2002). Chez cette espèce, les mâles se regroupent et constituent des leks au moment de la période de reproduction. Les mâles situés au centre des leks sont, en moyenne, plus âgés, plus grands et présentent un masque plus sombre que les mâles situés en périphérie ou que ceux qui sont en dehors des leks. Les femelles semblent préférer les mâles centraux car celles qui arrivent sur des territoires centraux sont plus enclines à s'accoupler et le font après avoir attendu moins longtemps que lorsque qu'elles se situent dans d'autres territoires. La compétition pour l'accès aux mâles centraux est particulièrement bien illustrée par le fait que lorsqu'une femelle subordonnée essaye de s'accoupler avec un mâle central, il arrive fréquemment que ce couple subisse l'assaut d'une femelle dominante : cette dernière charge le mâle, ce qui interrompt l'accouplement. Conformément à notre hypothèse, la compétition est plus intense pour les mâles préférés puisque ces assauts sont plus fréquents au centre des leks qu'ailleurs. De plus, les femelles subordonnées sont bien plus touchées

par ces assauts que les femelles dominantes (15% contre 2% des tentatives d'accouplement interrompues), ce qui pourrait expliquer pourquoi les femelles subordonnées qui entrent sur un territoire présentent une probabilité plus faible de voir leur visite se terminer par un accouplement. Dans l'ensemble, ces résultats vont donc dans le sens de notre hypothèse : les femelles les plus compétitives semblent plus à même de satisfaire leurs préférences.

L'existence de comportements agressifs découlant du choix de partenaire n'est pas propre aux topi, on en retrouve notamment chez plusieurs espèces d'oiseaux constituant des leks. Par exemple, chez le tétras lyre (*cf.* encadré 2.3), lorsqu'au moins deux femelles sont présentes sur le même territoire, un comportement agressif entre femelles est observé toutes les deux minutes en moyenne (Karvonen et al., 2000). Les comportements d'agression représentent les plus souvent une brève course en direction d'une autre femelle dans l'intention de la faire fuir ; une femelle peut également essayer d'en intimider une autre en dressant sa queue, et de temps en temps, on observe également des contacts physiques. Dans l'ensemble, ces comportements sont plus fréquents sur les territoires des mâles s'accouplant beaucoup, car ces territoires attirent plus de femelles ; ce qui suggère que la compétition est plus forte vis-à-vis des mâles préférés. Contrairement aux femelles topi, le fait d'être dominée par les autres femelles ne semble pourtant pas empêcher les subordonnées de s'accoupler avec les mâles de leurs choix. Toutefois, les accouplements des femelles dominées tendent à être plus tardifs. Pour que ces résultats soient conformes à notre scénario, il faudrait supposer que les femelles préfèrent s'accoupler rapidement pour une raison ou pour une autre ; ce qui n'est pas improbable sachant que les femelles semblent fertiles pendant une période relativement courte (Karvonen et al., 2000).

La compétition pour satisfaire les préférences pourrait également prendre une tournure encore plus perverse : plutôt que de se 'battre' pour pouvoir satisfaire ses préférences, une stratégie alternative consisterait à se 'battre' pour limiter la satisfaction des compétiteurs. En effet, diminuer la satisfaction des préférences des autres individus peut aboutir à une diminution de leur succès reproducteur (car ils s'apparient avec des partenaires moins bons, ou ils ne s'apparient pas du tout), ce qui augmente le succès reproducteur relatif de l'individu focal. Certaines données semblent conformes à cette idée. Par exemple, à

propos des paons (*Pavo cristatus*), Petrie et al. (1992) écrivent : “[g]eneral observations at the time of mating showed that it was quite common for females to sit next to a male after copulating with him. If another female tried to approach the male the female would either herself approach the male and engage him in courtship interactions or aggressively defend the male by chasing the female away. It appeared as if the female was ‘guarding’ the male and trying to prevent access by other females”. Cette hypothèse renvoie en fait à la problématique plus large de l’évolution de comportements coûteux pour deux individus en interaction (*spite*, en anglais). Des développements théoriques récents ont d’ailleurs permis d’identifier les conditions de l’évolution de ce type de comportement : elle est notamment facilitée lorsque la compétition est locale, que l’apparementement entre certains compétiteurs n’est pas trop faible et que la reconnaissance des apparentés est possible (Gardner et West, 2004).

L’existence d’une compétition entre les individus du sexe qui choisit a reçu relativement peu d’intérêt dans la littérature. Pourtant, comme le signalent Berglund et al. (1993), “contrary to widely accepted generalizations, females of many species compete over mates as well as over resources to rear offspring”. Dans les rares travaux s’intéressant à la compétition entre femelles, cette compétition est principalement interprétée de la même façon que la compétition intrasexuelle traditionnelle. Je considère ici la situation sous un angle légèrement différent, en proposant que la compétition entre les individus du sexe qui choisit est une conséquence directe de la présence de préférences sexuelles. Autrement dit, on peut considérer que les individus préférés représentent la ressource limitante, peu importe la raison pour laquelle ils sont préférés. Les exemples précédents suggèrent que notre hypothèse est vraisemblable, mais d’autres interprétations sont possibles (Berglund et al., 1993). Par exemple, les comportements agressifs entre femelles tétras lyre pourraient aussi être interprétés comme des stratégies permettant aux femelles dominantes d’avoir accès à plus de ressources au moment de l’élevage des jeunes ; la compétition pour la reproduction permettrait ainsi de diminuer la compétition post-reproductive (Karvonen et al., 2000). Pour étudier plus précisément la compétition pour l’accès aux partenaires, d’un point de vue pratique, il faudrait observer les réponses plastiques ou évolutives à

des manipulations des facteurs supposés influencer ce processus (la distribution des ornements préférés, la variabilité interindividuelle des préférences...); et comme la compétition ne prend pas nécessairement une forme visible, pour la mettre en évidence, il faudrait comparer l'adéquation des préférences individuelles aux choix réalisés, pour différents traitements.

4.3.2 Les processus de formation des couples

Bien que la compétition engendrée par les préférences ne semble pas avoir fait l'objet d'études théoriques spécifiques, certains travaux permettent cependant d'éclaircir l'effet que cette compétition peut avoir sur le degré de satisfaction des préférences. Quelques chercheurs ont en effet analysé théoriquement ce qu'ils qualifient de 'processus de formation des couples'. Ce processus complexe intègre toutes les étapes, depuis les individus célibataires jusqu'à l'établissement des couples dans une population. Dans ces modèles, la stratégie d'échantillonnage et les fonctions de préférence sont contraintes, et l'objet d'intérêt est la structure du patron d'appariement qui émerge. Puisque les populations sont de taille finie, ces modèles tiennent nécessairement compte du rôle de la compétition dans la construction de ce patron d'appariement.

4.3.2.1 Les modèles de Gimelfarb

Le processus de formation des couples a été particulièrement bien étudié par Gimelfarb (1988a,b). Paradoxalement, ces travaux ont suscité un intérêt négligeable, au vu du nombre de citations qui leur est associé⁶. Gimelfarb (1988b) considère que des femelles de deux types, type 1 et 2, sont présentes dans la population. Symétriquement, deux types de mâles sont également présents. Les fréquences respectives des différents types d'individus sont paramétrables. Il considère une stratégie d'échantillonnage séquentielle dans laquelle le processus de décision est le suivant : lorsqu'une femelle de type 1 rencontre un mâle de type 1, elle a une probabilité $p_{\sigma_1|\varphi_1}$ d'accepter l'appariement ; lorsqu'une femelle de type 1 rencontre un mâle de type 2, elle a une probabilité $p_{\sigma_2|\varphi_1}$ d'accepter l'appa-

⁶d'après ISI Web of Knowledge : 8 pour Gimelfarb 1988a, et 14 pour Gimelfarb 1988b

riement. De la même façon, on peut définir $p_{\sigma_1|\varphi_2}$ et $p_{\sigma_2|\varphi_2}$. Pour décrire la structure d'appariement observée, une fois que le processus de formation des couples est terminé, la fréquence des couples où le mâle et la femelle sont tous deux de type 1, parmi l'ensemble des couples réalisés, sera notée $f_{(\sigma_1, \varphi_1)}$; la fréquence des couples où le mâle est de type 1 et la femelle de type 2 sera notée $f_{(\sigma_1, \varphi_2)}$. De la même façon, on peut définir $f_{(\sigma_2, \varphi_1)}$ et $f_{(\sigma_2, \varphi_2)}$. On peut donc décrire les préférences sous la forme d'une matrice P , et la structure d'appariement sous la forme d'une matrice A :

$$\begin{array}{ccccc}
 P & \sigma_1 & \sigma_2 & A & \sigma_1 & \sigma_2 \\
 \varphi_1 & p_{\sigma_1|\varphi_1} & p_{\sigma_2|\varphi_1} & \varphi_1 & f_{(\sigma_1, \varphi_1)} & f_{(\sigma_2, \varphi_1)} \\
 \varphi_2 & p_{\sigma_1|\varphi_2} & p_{\sigma_2|\varphi_2} & \varphi_2 & f_{(\sigma_1, \varphi_2)} & f_{(\sigma_2, \varphi_2)}
 \end{array}$$

Gimelfarb (1988b) considère deux modèles du processus de formation des couples. Dans un premier modèle, qualifié de 'modèle de rencontre général individuel', un mâle et une femelle sont tirés au hasard dans la population des célibataires. Ensuite, la probabilité que ces deux individus s'apparient est définie par P . Si l'appariement a lieu, alors les deux individus sont enlevés de la population des célibataires et font désormais partie de la population des individus appariés. Si l'appariement n'a pas lieu, alors on les replace dans la population d'origine. On recommence cette opération jusqu'à ce que les célibataires ne représentent plus qu'un pourcent de l'effectif total. Dans un deuxième modèle, qualifié de 'modèle de rencontre général collectif', tout se passe de la même façon sauf qu'au lieu de tirer un mâle et une femelle à chaque pas de temps, l'ensemble des célibataires se rencontrent en même temps. Lors de ce rassemblement, les paires d'individus sont constituées aléatoirement, puis en utilisant les probabilités de la matrice P on détermine les paires qui vont former des couples; ces dernières sont ajoutées à la population des couples et les individus non appariés restent célibataires. On recommence ensuite cette opération autant de fois que nécessaire pour que 99% des individus soient appariés. Dans les deux modèles, on peut également considérer une situation non monogame en permettant aux individus d'être appariés plusieurs fois. Il suffit de les replacer dans la population des célibataires, même lorsque leur appariement réussit.

Dans les deux modèles précédents, la stratégie d'échantillonnage et le processus de décision restent les mêmes. La seule chose qui change est comment la distribution des

phénotypes des partenaires potentiels change au cours du temps. Autrement dit, seule la compétition pour l'appariement change. Les résultats montrent que dans un système promiscu (*i.e.* sans limitation du nombre de partenaires pour les deux sexes), les deux modèles conduisent à des patrons d'appariement identiques. Il en est de même si l'on considère un régime polygyne (*i.e.* avec limitation du nombre de partenaires pour l'un des deux sexes), mais cette fois-ci, la dynamique de la mise en place du patron d'appariement diffère. Dans ce cas, lorsqu'il reste une quantité non négligeable de célibataires dans la population, les structures d'appariement obtenues par les deux modèles seront légèrement différentes.

Dès lors que pour les deux sexes, il existe une limitation du nombre de partenaires avec lequel un individu peut s'apparier, alors les deux modèles peuvent produire des structures d'appariement très différentes. En particulier, en utilisant la même matrice P , en considérant que les différents types d'individus sont tous aussi fréquents initialement, et en considérant un régime monogame, alors, après suffisamment de tirages pour que la quasi totalité des individus soient appariés, Gimelfarb (1988b) aboutit à la matrice d'appariement A_i sous le modèle individuel et à la matrice A_c sous le modèle collectif :

P	σ_1	σ_2	A_i	σ_1	σ_2	A_c	σ_1	σ_2
φ_1	0.05	0.65	φ_1	0.23	0.27	φ_1	0.27	0.23
φ_2	0.65	1.00	φ_2	0.27	0.23	φ_2	0.23	0.27

Alors que toutes les femelles préfèrent s'apparier avec des mâles de type 2, en fonction du modèle considéré, on aboutit à une structure d'appariement traduisant de l'hétérogamie dans le cas individuel et à une structure d'appariement traduisant de l'homogamie dans le cas collectif. Par conséquent, “[t]he hypothetical example thus demonstrates that models of individual and mass encounters produce different mating patterns when both sexes mate monogamously, even though the matching probabilities and the proportions of types among mating individuals are the same in both models. This example is not exceptional, and a large number of computations conducted with different matching probabilities support the conclusion that the matching probabilities (mating preferences) and the proportions of different types among mating individuals do not uniquely determine the mating pattern established in the population.” (Gimelfarb, 1988b). Autrement dit, la

compétition pour l'accès aux partenaires peut déterminer la structure des appariements obtenus. De façon intéressante, la compétition ne semble pas uniquement diminuer la satisfaction des préférences mais, en fonction de l'intensité de la compétition, différentes structures peuvent émerger.

De plus, Gimelfarb (1988b) montre que deux matrices de préférence P_i et P_c différentes peuvent mener à des matrices d'appariement A identiques, en fonction du modèle utilisé (P_i est la matrice P considérée dans le cas du modèle individuel, et P_c est la matrice P considérée dans le cas du modèle collectif). En particulier, il présente un exemple de situation intéressante⁷ :

P_i	σ_1	σ_2	P_c	σ_1	σ_2	A	σ_1	σ_2
φ_1	0.15	0.40	φ_1	0.10	0.60	φ_1	0.25	0.25
φ_2	0.45	0.70	φ_2	0.55	0.80	φ_2	0.25	0.25

Dans les deux cas, les femelles préfèrent s'apparier avec des mâles de type 2, mais on aboutit à une structure d'appariement non structurée, complètement panmictique. Cet exemple montre deux choses importantes : des préférences différentes peuvent mener à une même structure d'appariement dans la population, et une structure d'appariement panmictique ne reflète pas nécessairement l'absence de préférence⁸.

Dans son deuxième article, Gimelfarb (1988a) considère un troisième modèle de formation des couples. Il considère que tous les individus sont appariés indépendamment de leurs préférences, puis en fonction d'une matrice de probabilité semblable aux matrices P , les couples décident de rester unis ou non. Les individus désunis forment des couples au hasard qui s'ajoutent aux couples qui sont restés unis et l'opération recommence. On s'intéresse à la structure d'appariement obtenue après un certain nombre d'itérations. On peut faire l'analogie avec un bal, les individus dansent, après chaque danse, certains couples restent identiques, d'autres changent, et on regarde les couples de la dernière danse du bal. La seule faiblesse de cette analogie est qu'au début de chaque danse, les individus non appariés forment des couples aléatoirement sans tenir compte de leurs préférences. Ce processus diffère du 'modèle de rencontre général collectif' puisqu'ici les deux individus

⁷A nouveau, ces simulations considèrent un nombre identique d'individus de chaque type dans la population initiale.

⁸Ces résultats de simulations sont, en partie, confirmés par une approche analytique.

formant un couple peuvent rester associés un certain nombre d'itérations pour finalement se dissocier ; le processus est dynamique. Les résultats montrent que ce processus engendre des écarts beaucoup plus faibles entre les préférences et les appariements qui se produisent. Le processus de formation des couples, de par la façon dont il régit la compétition, semble donc un processus important à prendre en compte pour comprendre comment les préférences se traduisent en choix réels.

4.3.2.2 Le choix mutuel

Dans les modèles de Gimelfarb (1988a,b), les matrices de préférences correspondent à la probabilité qu'un mâle et une femelle de types donnés restent appariés. Cela ne représente pas directement une fonction de préférence particulière parce que cette probabilité peut résulter du fait qu'un seul sexe choisisse, ou les deux ; et cela ne dit ni quel sexe contrôle le plus le choix, ni si les deux sexes présentent tous deux des préférences. *A priori*, la considération d'un choix mutuel est importante, car la capacité d'un individu particulier à satisfaire ses préférences devrait, le cas échéant, dépendre de son attractivité. En effet, si cet individu préfère des partenaires potentiels qui ne sont pas du tout intéressés par ce dernier, alors il est peu probable qu'il arrive à s'apparier avec le(s) partenaire(s) qu'il préfère. De plus, l'influence respective de chaque sexe lors du choix est également un facteur susceptible d'influencer à quel point un individu satisfait ses préférences.

Considérer les préférences de deux parties en présence pour former des appariements est un problème classique en économie. Par exemple, Gale et Shapley (1962) considèrent le problème suivant : des étudiants classent différentes universités par ordre de préférence, et de la même façon, au sein de chaque université, les différents postulants sont classés par ordre de préférence ; la question est donc de savoir comment déterminer, pour chaque étudiant, l'université dans laquelle il va aller, en tenant compte des préférences des deux parties, et sachant que chaque université ne peut accepter qu'un nombre limité d'étudiants. Le problème est donc structurellement identique au choix de partenaire. Dans ce cas précis, cela correspond à un système de reproduction polygyne puisque chaque étudiant ne choisira qu'une seule université, alors que chaque université acceptera potentiellement

plusieurs étudiants.

Gale et Shapley (1962) cherchent, en particulier, à produire des appariements stables, *i.e.* des appariements tels qu'il n'existe aucune situation où un étudiant pourrait quitter l'université qui lui est associée, et être accepté dans une université qu'il préfère davantage. Pour ce faire, ils proposent un algorithme d'appariement permettant d'obtenir ces situations stables. Dans le contexte du choix de partenaire, l'objectif correspond donc à former des couples de telle sorte qu'il n'existe pas deux individus de sexe opposé, chacun prêt à rompre son appariement pour former, à eux deux, un nouveau couple tout en augmentant l'adéquation à leurs préférences respectives. L'algorithme d'appariement proposé par Gale et Shapley (1962) pour obtenir des structures d'appariement stables peut donc être présenté comme un processus de formation des couples (Bergstrom et Real, 2000)⁹.

Dans ce processus de formation des couples, il est nécessaire de définir un sexe qui courtise, ou propose, et un sexe qui choisit. On supposera, pour présenter les deux étapes de ce processus de formation des couples, que les mâles courtisent et que les femelles choisissent. Lors de la première étape, chaque mâle célibataire courtise la femelle qu'il préfère le plus, parmi celles qui ne l'ont pas déjà rejeté aux cycles précédents. Ensuite, chaque femelle s'apparie avec celui qu'elle préfère parmi les différents mâles qui l'ont courtisé ; les autres sont rejetés. Cela peut impliquer de rejeter un mâle avec lequel la femelle s'était appariée au cycle précédent. Ces deux étapes sont ensuite répétées jusqu'à ce que tous les mâles de la population se soient appariés.

Comme le remarque Bergstrom et Real (2000) “[w]e need not suppose that pairing actually occurs by this algorithm in the system we are considering. Rather, the algorithm simply serves as a tool in the proof that a stable matching exists”. Autrement dit, la stratégie d'échantillonnage, et plus généralement, le processus de formation des couples considéré ici, n'ont pas vocation à être réalistes. Toutefois, des résultats intéressants ont pu être obtenus en utilisant cette approche. Un premier résultat est qu'il existe toujours au moins une structure d'appariement stable lorsque le système de reproduction est monogame et que les préférences de chaque individu sont représentées par un classement

⁹Notons que Gale et Shapley (1962) illustrent eux-mêmes leur algorithme par un exemple où des hommes et des femmes doivent former des couples pour se marier.

de tous les individus de l'autre sexe (ce qui suppose que les préférences produisent des relations d'ordre : *cf.* section 3.1). Deuxièmement, lorsqu'il existe de la variation inter-individuelle dans les préférences, alors il existe deux solutions stables lorsque le régime d'appariement est monogame. Une solution est obtenue lorsque les mâles courtisent les femelles et l'autre solution correspond à la situation opposée. Lorsque les mâles courtisent, la situation stable obtenue correspond à celle où les mâles maximisent le plus possible la satisfaction de leurs préférences : chaque mâle est apparié avec la femelle qu'il préfère parmi l'ensemble des femelles prêtes à l'accepter. Contre-intuitivement, c'est donc le sexe qui courtise, et non celui qui choisit, qui exprime au mieux ses préférences. De plus, lorsqu'une situation stable maximise l'expression des préférences des membres d'un sexe, alors, l'expression des préférences des individus de l'autre sexe est minimisée. Autrement dit, “[i]n any stable matching where you prefer your actual mate to another attainable mate, your mate necessarily prefers some other attainable mate to you ” (Bergstrom et Real, 2000). L'ensemble de ces conclusions sont d'ailleurs importantes dans un contexte très différent : celui du recrutement des enseignants-chercheurs en France (*cf.* encadré 4.1).

Bien entendu, cette approche dont le but est de trouver une situation stable est probablement très éloignée de ce qu'il se passe dans la réalité à propos du choix de partenaire. En effet, dès que la population dépasse quelques individus, l'algorithme permettant d'obtenir ces situations implique un nombre de rencontres très largement supérieur aux estimations *in natura* (Jennions et Petrie, 1997). De plus, dans la forme simple que nous avons vue, on suppose que les individus qui courtisent peuvent courtiser n'importe quel individu de la population du sexe opposé, ils possèdent donc une connaissance complète de la localisation des partenaires potentiels et de leurs attractivités respectives. Enfin, lorsque le régime d'appariement est polygyne, les choses se compliquent et il n'existe pas toujours de solution stable. Toutefois, ces études montrent clairement que lorsque le choix est mutuel, la structure d'appariement, et donc le degré de satisfaction des préférences, pourront être fortement influencés par le rôle respectif de chaque sexe dans le choix ; et il est possible que ce résultat puisse être étendu à des processus de formation des couples plus réalistes.

Encadré 4.1: LES MODALITÉS DE RECRUTEMENT DES ENSEIGNANTS-CHERCHEURS EN FRANCE D'APRÈS HAERINGER ET IEHLÉ (2009).

Dans de nombreux pays comme aux États-Unis, au Royaume Uni, au Pays-Bas, en Espagne, ou au Canada, le recrutement des enseignants-chercheurs procède de la manière suivante : une université déclare un poste vacant, évalue les différents candidats, puis demande au candidat préféré s'il décide d'accepter ou non le poste. Si cet individu le refuse, l'université peut ensuite demander au deuxième candidat du classement de se décider, etc. Un candidat peut théoriquement se porter candidat à plusieurs universités mais les dates sont rarement synchrones, aussi il peut refuser une proposition dans l'espoir de trouver mieux par la suite, mais il peut aussi accepter une offre peu intéressante pour réduire le risque de se retrouver sans aucun poste.

Les modalités de recrutement des enseignants-chercheurs en France étaient jusqu'à récemment très différentes : le recrutement était centralisé. Pour chaque poste, les commissions de recrutement des universités (*i.e.* les commissions de spécialistes) classaient au maximum 5 candidats ayant postulé à chacun des postes. De leur côté, les candidats classaient par ordre de préférence les différents postes pour lesquels ils ont été retenus. Tous les classements remontaient au ministère et celui-ci se débrouillait pour finaliser les recrutements. Le recrutement centralisé n'est pas une particularité française, ce système est notamment utilisé pour le recrutement des internes en médecine dans les hôpitaux aux États-Unis et pour l'admission des étudiants dans les universités turques.

Comment le ministère se procédait-il ? Malheureusement, les informations sur le site web du ministère (ANTARES/GALAXIE) ne sont pas suffisantes pour déterminer l'algorithme utilisé. Elles permettent cependant de comprendre que l'appariement effectué était stable. Une note annexe du ministère précise toutefois que l'appariement est réalisé de telle sorte à favoriser le candidat. Par conséquent, “[i]l semble donc que les affectations des candidats et des facultés puissent être obtenues grâce à l'algorithme de Gale et Shapley quand les candidats proposent” (Haeringer et Iehlé, 2009). En fait, le ministère a récemment communiqué son algorithme. Il utilisait un algorithme complexe, qui n'est pas celui de Gale et Shapley (1962) mais ces deux algorithmes sont équivalents quand les candidats proposent (*i.e.* courtisent dans la terminologie du choix de partenaire).

Cette connaissance des règles de recrutement est très importante car elle permet de comprendre un certain nombre de choses. Premièrement, “un candidat ne peut obtenir une meilleure affectation que celle obtenue en soumettant ses vraies préférences” (Haeringer et Iehlé, 2009). Par conséquent, employer des stratégies qui consisteraient à manipuler le classement communiqué par un candidat dans le but d'augmenter sa probabilité de recrutement aboutira en fait à des situations de recrutement moins optimales pour ce candidat que si son classement n'est pas manipulé. Par exemple, il ne faut pas classer en premier un poste pour lequel on a été classé premier si ce n'est pas le poste que

l'on préfère. Une deuxième conséquence importante est qu'un groupe de candidats ne peut pas améliorer l'issue des affectations en manipulant collectivement leurs classements. En revanche, les universités peuvent manipuler l'issue des recrutements, mais pour que cela puisse être efficace, il serait nécessaire de connaître les vœux des candidats et les classements des autres universités, ce qui rend la tâche assez ardue. Néanmoins, la présence d'un quota sur le nombre de candidats classés par les universités pour chaque poste (cinq) permet une manipulation efficace : en classant un candidat susceptible d'être classé par aucune autre université, l'université assure le fait que le poste sera pourvu, au pire, par ce candidat. Une université qui classe uniquement des bons candidats peut effectivement se retrouver sans recrutement si ces derniers sont tous également ou mieux classés par des universités qu'ils préfèrent.

Les modifications actuelles des modalités de recrutement ont des conséquences importantes. En adoptant des stratégies de recrutement *au fil de l'eau* (i.e. des campagnes de recrutement ni centralisées, ni synchronisées), il est très probable que l'ensemble des affectations ne soit plus stable. L'analyse de telles modalités de recrutement montrent en fait “[qu’]après plusieurs années d’un tel fonctionnement, il en résulte un marché très amorphe et local” (Haeringer et Iehlé, 2009). De plus, l'analyse d'autres institutions s'étant essayées à ce type de recrutement *au fil de l'eau* montrent d'autres propriétés négatives qui amènent les auteurs à conclure : “[a]u vu de ces faits (non stabilité, localisme, affolement ou apathie du marché) les motivations du ministère pour l'abandon, même partiel, du recrutement synchronisé et le passage à un recrutement au fil de l'eau sont peu évidentes”.

4.4 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons vu que la compétition des individus pour l'accès à la reproduction peut influencer la traduction des préférences en appariement, et que cette compétition peut prendre des formes différentes. Nous avons distingué les différentes formes dans un but didactique, mais dans la nature, différentes formes de compétition peuvent opérer simultanément. Par exemple, des mâles vont pouvoir s'affronter physiquement (relation agonistique) dans le but de s'accaparer une femelle particulière (monopolisation), et cet appariement s'effectuera contre son gré (coercition). Nous avons vu que la compétition peut, dans de nombreux cas, limiter la satisfaction des préférences sexuelles.

De plus, ces préférences peuvent elles-mêmes renforcer la compétition. En effet, dans la section 1.1, j'ai traditionnellement décrit le choix de partenaire comme un processus qui

engendre de la compétition entre les individus du sexe qui subit le choix : après avoir choisi un partenaire, les gamètes de l'individu ayant effectué son choix ne seront plus disponibles pour les autres partenaires potentiels. Cependant, nous avons vu qu'il est aussi intéressant de considérer la situation dans l'autre sens : après avoir été choisi comme partenaire, les gamètes de l'individu choisi seront moins disponibles pour les autres individus à la recherche d'un partenaire. Les préférences des individus qui choisissent induisent donc directement une compétition entre ces mêmes individus. Le choix de partenaire engendre donc potentiellement de la compétition dans les deux sexes, même si l'on considère que seuls les individus d'un seul des deux sexes présentent des préférences sexuelles.

Du fait de cette compétition, même si l'on néglige les nombreux processus stochastiques et environnementaux influençant la formation des appariements, il paraît extrêmement difficile de prévoir les appariements qui se produiront dans la nature à partir des préférences sexuelles, qui sont mesurées dans des contextes compétitifs généralement très différents. De même, l'étude des appariements réalisés dans la nature n'apportera pas réellement d'information sur les préférences sexuelles des individus.

Chapitre 5

Le choix de partenaire, une petite conclusion...

Le choix de partenaire est un sujet qui a fait l'objet de très nombreuses publications. Pour donner un ordre d'idée, en novembre 2009, le site ISI Web of Knowledge comptabilisait 1124 articles contenant le mot-clef *mate choice* ou *mate preference* dans le titre des publications référencées, et 5818 articles contenant un de ces deux mots-clefs dans leur résumé. A titre de comparaison, ces valeurs représentent une quantité seulement deux fois plus petite que les valeurs correspondantes obtenues en utilisant le mot-clef *natural selection*. Dans les chapitres précédents, j'ai essayé de résumer cette littérature pour dresser un panorama assez général du choix de partenaire, tout en adoptant une vision évolutive de ce processus. A ce stade, je souhaite néanmoins préciser que pour construire cette synthèse, je n'ai pas sélectionné aléatoirement les sources sur lesquelles je me suis appuyé. Aussi, cette synthèse reflète un point de vue relativement personnel, mais j'espère ne pas avoir trop déformé la vision des auteurs des travaux qui ont inspiré ma réflexion. De plus, même si cette synthèse aborde superficiellement la majorité des questions concernant le choix de partenaire, l'équilibre que j'ai choisi pour aborder les différentes questions ne reflète pas la répartition réelle des efforts de recherche vis-à-vis de celles-ci. En particulier, certaines thématiques qui suscitent, aujourd'hui, un engouement majeur, ont été réduites à leur plus simple expression (par exemple, tout ce qui concerne l'estimation des paramètres

génétiques influençant l'évolution des préférences, ou encore le sujet des conflits sexuels génétiques).

Un des points principaux mis en exergue par cette synthèse est que les préférences sexuelles exercent une influence sur l'issue des appariements dans la population. Or, ces appariements déterminent, une fois pondérés par les différentes fécondités des couples, les pressions de sélection qui s'exercent sur les préférences. Pour analyser la mise en place du choix de partenaire, il est donc nécessaire de comprendre cette rétroaction (préférences \rightarrow structure des appariements \rightarrow préférences). Toutefois, même si l'on suppose que les préférences peuvent être représentées par une simple fonction et que cette fonction détermine directement les appariements qui se produisent, la dynamique évolutive reste très sensible à de nombreux paramètres génétiques et aux caractéristiques des traits qui font l'objet des préférences (*cf.* chapitre 2). De plus, nous avons vu que les préférences sont bien plus complexes que ce que les modèles considèrent (*cf.* chapitre 3), et que la traduction des préférences en appariements peut être très indirecte puisque des facteurs externes interagissent avec les préférences pour déterminer ces appariements (*cf.* chapitre 4). En résumé, le choix de partenaire apparaît donc comme un comportement à la fois complexe et compliqué.

Étudier le choix de partenaire n'est pas facile car nous ne connaissons pas encore précisément les mécanismes fondamentaux qui le régissent. Du fait de cette méconnaissance, de nombreux travaux théoriques et pratiques se focalisent sur différentes particularités des préférences ; et le fait de considérer une particularité plutôt qu'une autre semble souvent déterminé par des arguments d'ordre pratique. Par conséquent, les comparaisons entre ces différentes études sont souvent difficiles. Pourtant, nous avons vu que les préférences sexuelles qui conditionnent le choix peuvent être caractérisées par un nombre limité de propriétés qui présentent une forte signification biologique (même s'elles ne représentent pas forcément les mécanismes élémentaires). En particulier, déterminer comment un ornement influence l'attractivité des individus représente une étape clef pour comprendre l'évolution des préférences et des ornements, dans un système biologique particulier. C'est à cette problématique qu'une partie de mes travaux s'intéressent : avec mes collaborateurs,

j'ai ainsi développé et appliqué un cadre méthodologique permettant d'estimer la relation entre ornement et attractivité (*cf.* articles 1 et 2).

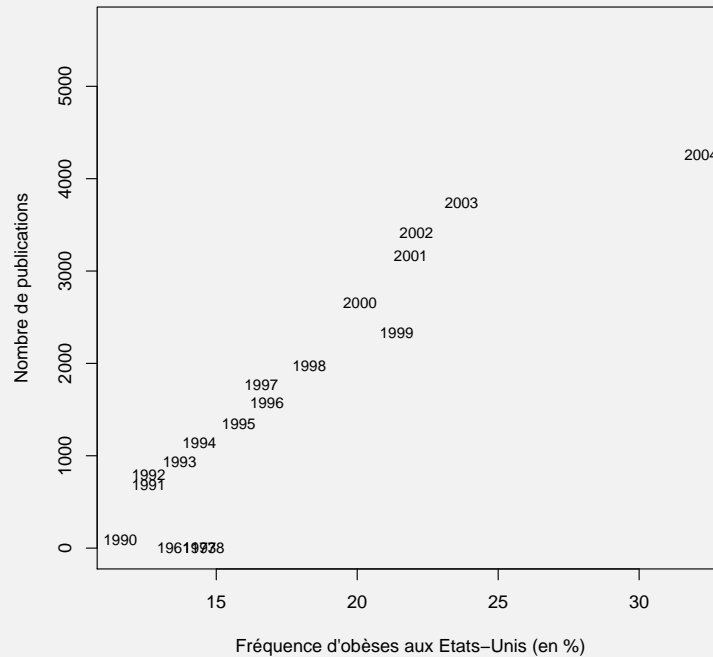
5.1 Comment mesurer expérimentalement la relation entre un ornement et l'attractivité qu'il confère ?

Pour illustrer cette question, j'ai choisi de m'intéresser aux préférences sexuelles vis-à-vis de la morphologie humaine et en particulier aux préférences portant sur la taille corporelle. En effet, la taille est un trait connu pour être impliqué dans le choix de partenaire chez de nombreuses espèces (Andersson, 1994), c'est aussi un trait techniquement facile à mesurer chez l'Homme (Galton, 1889), et recueillir des informations sur les préférences sexuelles ne demande pas, dans notre espèce, un dispositif expérimental très élaboré.

Paradoxalement, “[i]n light of how easily and reliably height can be measured, there is a surprisingly thin literature on the relation of height to physical attractiveness” (Weeden et Sabini, 2005). Le désintérêt pour l'étude des préférences sexuelles vis-à-vis de la taille corporelle ne semble pas lié à un désintérêt plus global affectant la question des préférences sexuelles vis-à-vis de la morphologie humaine. En effet, il existe un nombre considérable de travaux portant sur l'indice de masse corporelle (IMC) et sur le rapport taille sur hanches (RTH)¹. Ma tentative d'explication, très subjective, pour rendre compte de cette situation est que : i) Les chercheurs s'intéressent principalement aux préférences sexuelles des hommes car ils sont eux-mêmes essentiellement du sexe masculin, et l'influence de la taille des femmes sur leur attractivité n'est pas perçue comme *a priori* très importante. ii) Le nombre d'études portant sur l'IMC est probablement déterminée par la fréquence d'obèses aux États-Unis comme le montre la corrélation entre ces deux variables (*cf.* encadré 5.1). iii) Le RTH a suscité un intérêt très important du fait que c'est un critère de beauté qui semble relativement universel (faiblement affecté par l'augmentation de la proportion d'obèses, et présentant une variabilité interpopulationnelle faible).

¹pour une revue générale des travaux sur l'IMC et le RTH, qui correspondent respectivement à *BMI* et *WHR* en anglais, voir Weeden et Sabini (2005)

Encadré 5.1: RELATION ENTRE LE POURCENTAGE D'OBÈSES AUX ÉTATS-UNIS ET LE NOMBRE DE PUBLICATIONS SUR L'IMC.



Nombre de publications contenant les mots-clefs *body mass index* ou *BMI*, dans leur titre ou dans leur résumé, qui ont été référencées par ISI Web of Science, en fonction de la fréquence d'obèses aux États-Unis, d'après la base de données de l'Organisation Mondiale de la Santé, par années. Les années sont indiquées dans le graphique à la position des points.

Les quelques études sur les liens entre la taille et l'attractivité publiées dans la littérature ont, à ma connaissance, toutes été effectuées par des chercheurs en sciences psychologiques et sociales. Ces études sont, certes, intéressantes, mais la plupart d'entre elles se placent dans un contexte négligeant complètement la biologie du choix de partenaire dans laquelle cette thématique s'inscrit. Comme le remarquent Weeden et Sabini (2005), les études précédentes sur les préférences vis-à-vis de la taille corporelle "*tended to focus on independent female preferences for male height, as opposed to whether men's height affects women's judgments of their physical attractiveness per se*". C'est-à-dire que la majorité des études précédentes s'intéressent directement à la taille que les gens préfèrent, mais elles ne s'intéressent pas à la relation entre la taille corporelle et l'attractivité, qui est pourtant beaucoup plus informative.

Pour mesurer cette relation, nous avons supposé qu'il est possible de la représenter par une fonction de préférence (*cf.* section 3.1.1). Rappelons que caractériser une fonction de préférence est théoriquement simple : il suffit de mesurer la réponse que les individus expriment lorsqu'ils sont soumis à différentes valeurs d'un ou de plusieurs traits exprimés par les individus de l'autre sexe. Toutefois, dans la pratique, mesurer des fonctions de préférence n'est pas trivial puisqu'elles représentent une propriété interne de l'organisme, et que nous ne pouvons donc y avoir accès qu'au travers du choix de partenaire. Or, nous avons vu dans le chapitre 3 que la relation entre la taille d'un ornement et l'attractivité n'est pas le seul paramètre qui influence le choix. Par conséquent, il est préférable d'étudier ce choix en utilisant une approche expérimentale qui permette de contrôler l'influence de ces autres caractéristiques (principalement l'influence des autres ornements, et la stratégie d'échantillonnage).

5.1.1 Les stimulus utilisés

Lorsque l'on étudie le choix de partenaire expérimentalement, les sujets évaluent différents partenaires potentiels ou différentes représentations de ces partenaires. Puisque le choix d'un individu dépend directement de l'évaluation des stimulus présentés, la qualité des stimulus utilisés lors des choix expérimentaux est d'une importance primordiale. Idéalement, les différents stimulus proposés devraient varier uniquement vis-à-vis du ou des ornements dont on étudie les préférences, et ces stimulus devraient tous être parfaitement, et également, réalistes. Dans la pratique, ce n'est malheureusement pas possible. Il existe en effet un compromis entre le côté réaliste d'un stimulus et le fait de pouvoir contrôler la variation des traits. Par conséquent, les chercheurs optent en grande majorité pour deux approches extrêmes : soit ils utilisent des stimulus très réalistes mais pour lesquels la variation n'est pas contrôlée (ou seulement très légèrement) ; soit ils utilisent des stimulus artificiels où seul le ou les ornements d'intérêt varient.

Concernant l'utilisation de stimulus réalistes, la solution la plus directe consiste à utiliser directement de véritables individus (ex: Lehmann et Lehmann, 2008). Dans ce cas, une première limite est qu'il faut réussir à échantillonner un nombre suffisamment

important d'individus et faire en sorte, s'il s'agit d'animaux, qu'ils tolèrent le dispositif expérimental, ou qu'ils acceptent de participer si ce sont des humains. De plus, si cela permet de se rapprocher d'une situation réaliste, il est souvent difficile de mesurer précisément l'influence d'un ornement particulier sur le choix, puisque le choix dépend de préférences vis-à-vis de nombreux traits et que les différents traits sont potentiellement non statistiquement indépendants. Notons que même si l'échantillon est suffisamment grand pour négliger les associations entre traits générées par des biais d'échantillonnages éventuels, de nombreux traits resteront corrélés entre eux par construction (relations anatomiques, physiologiques...). Une déclinaison où la variabilité des traits est légèrement plus contrôlée consiste à présenter non pas directement les individus, mais leur représentation. Par exemple, des photographies, des sons, des odeurs, ou encore des films de ces individus peuvent être utilisés, selon les ornements auxquels on s'intéresse. Cela permet, dans certains cas, d'alléger les contraintes expérimentales car les sujets utilisés comme stimulus ne participent plus directement à l'expérience. Cela permet également de limiter l'influence de préférences portant sur des traits de nature complètement différente. Prenons l'exemple des photographies : dans ce cas, les bruits, les odeurs ou les mouvements n'interviennent plus. Par contre, cela ne permet toujours pas de distinguer précisément, parmi toutes les informations visuelles, l'influence d'une information particulière².

La deuxième approche consiste à utiliser des stimulus artificiels dont la variation est contrainte à être constante pour l'ensemble des traits qui ne font pas l'objet de l'étude. Les ornements concernés par les préférences étudiées sont quant à eux variables entre les différents stimulus. Toutefois, le réalisme peut en être profondément altéré, car maintenir la variation sur un trait en contraignant la variation sur d'autres traits empêche de respecter les relations naturelles qui existent potentiellement entre ces différents traits.

²Notons aussi que pour les représentations visuelles, plusieurs artefacts méthodologiques sont susceptibles d'affecter profondément la perception de ces stimulus par les sujets. Par exemple, les dispositifs d'affichage classiquement utilisés ne transmettent pas dans l'UV alors que les UV sont perçus par un certain nombre d'espèces (voir par exemple l'article 6), les images ou les séquences animées sont affichées sur un support 2D alors que certaines espèces utilisent une vision stéréoscopique, les dispositifs vidéo utilisent une fréquence d'affichage convenable pour l'oeil humain mais trop lente pour certains animaux, qui verront alors une succession d'images au lieu d'une séquence animée continue, ou même une succession de demi-images si le dispositif repose sur des techniques d'entrelacement. Pour une revue détaillée des artefacts méthodologiques concernant des stimulus visuels, voir Baldauf et al. (2008).

Le manque de réalisme peut induire plusieurs conséquences malencontreuses. Le fait de confronter un individu à des stimulus peu réalistes peut notamment modifier sa sélectivité (*cf.* section 3.3). L'expression des préférences pourra être moins marquée du fait de problèmes de reconnaissance, mais il est aussi possible que les stimulus agissent comme des super-stimulus et augmentent artificiellement la réponse en exploitant un biais de perception préexistant. Pour les mêmes raisons, si le réalisme diffère entre les différents stimulus proposés, il est possible que le sujet choisisse un stimulus plutôt qu'un autre uniquement à cause de la différence de réalisme qu'il existe entre les deux, et non du fait d'une différence de perception de l'attractivité influencée par la valeur de l'ornement manipulé.

Pour répondre à cet ensemble de contraintes, nous avons donc développé une méthode permettant d'obtenir des stimulus relativement réalistes tout en contrôlant la variation d'un certain nombre de traits (*cf.* article 1). Notre objectif était de fabriquer des stimulus représentant des silhouettes humaines dont la taille corporelle et la masse peuvent varier indépendamment, car ces deux caractéristiques sont celles qui influencent le plus la morphologie du corps dans notre espèce (Azouz et al., 2005). A partir d'un ensemble de photographies d'individus, nous avons développé un modèle morphométrique qui permet de prédire une silhouette moyenne pour n'importe quelle combinaison de sexe, de taille, et de masse. Après avoir évalué la qualité de cette méthode (*cf.* article 1), nous avons fabriqué 16 stimulus pour chaque sexe afin de pouvoir examiner comment l'attractivité varie continument en fonction de la taille d'un individu³ (*cf.* article 2).

Si les stimulus que nous avons réalisés présentent une morphologie à la fois réaliste et contrôlée, leur utilisation implique malgré tout certaines limites. En effet, nous faisons l'hypothèse que les sujets vont se comporter face à ces stimulus de la même façon que s'ils devaient choisir de véritables partenaires parmi un pool d'individus ne se différenciant que de par leur taille. Or, force est de constater que nos stimulus ne ressemblent pas à de véritables individus, ce qui rend la situation quelque peu abstraite. Par conséquent, même en supposant que cette abstraction n'entraîne pas de biais particulier dans l'esti-

³En effet, les études expérimentales précédentes utilisaient un nombre très restreint de stimulus, ce qui ne permet pas d'ajuster précisément des fonctions de préférence.

mation des fonctions de préférences, cela rend ce type de protocole inutilisable dans des populations qui ne sont pas familiarisées avec l'art figuratif; il semble que cela soit le cas, par exemple, pour des populations de pygmées d'Afrique centrale (Noémie Becker, communication personnelle).

5.1.2 Les choix expérimentaux basés sur des comparaisons de paires de stimulus

Pour évaluer l'influence d'un ornement sur l'attractivité, dans la majorité des études expérimentales effectuées chez l'Homme, on demande aux sujets de noter l'attractivité de chaque stimulus en lui attribuant un score (ex : Tovee et al., 1998; Fan et al., 2004). Nous avons, toutefois, préféré employer la méthode traditionnellement utilisée en écologie comportementale, qui consiste à présenter, à un sujet, une paire de stimulus (deux figurines de tailles différentes et du sexe opposé au sujet qui les évalue), et à observer le choix effectué. L'avantage principal de ce protocole tient au fait qu'il ne demande pas au sujet une rationalisation aussi importante de son comportement, par rapport à la situation où le sujet doit attribuer une note à chaque stimulus. Il est aussi très utilisé pour étudier le comportement d'autres animaux, car il est simple à mettre en place et permet malgré tout de rendre compte de comportements assez complexes. Précisons que chaque sujet a été confronté à un grand nombre de choix, car lorsque le nombre de stimulus utilisés est limité, il est souvent impossible de distinguer entre différents types de fonctions de préférence très différentes⁴.

L'utilisation de choix binaires impose une stratégie d'échantillonnage particulière, qui n'est pas nécessairement celle utilisée dans la nature. Or, nous avons vu que la stratégie d'échantillonnage utilisée peut probablement influencer la forme de la fonction de préférence (*cf.* section 3.2). Aussi, en imposant une stratégie d'échantillonnage particulière, les fonctions de préférence obtenues peuvent différer de celles qui sont uti-

⁴Par exemple, dans le cas extrême (mais très fréquent) où deux stimulus seulement sont utilisés, les deux stimulus correspondent souvent à un trait diminué et au même trait augmenté. La préférence pour l'un ou l'autre est souvent interprétée comme une préférence directionnelle; pourtant dans cette situation, des préférences stabilisantes ou disruptives ne peuvent pas être détectées (Wagner, 1998).

lisées dans la nature. D'un point de vue plus mécanistique, la comparaison simultanée des stimulus permet une comparaison directe entre les traits des différents partenaires potentiels, ce qui, par exemple, réduit le rôle de la mémoire et de l'attention portée à l'évaluation des partenaires (Ryan et al., 2007). Si des comparaisons impliquant simultanément deux partenaires potentiels ne se produisent pas fréquemment dans un contexte naturel, alors un protocole expérimental reposant sur des choix binaires peut notamment conduire à une surestimation de l'intensité des préférences ⁵, mais les formes des fonctions de préférence pourraient aussi être affectées par ce protocole. Pour contourner ces problèmes, des stratégies d'échantillonnage plus réalistes pourraient être proposées ; mais malheureusement, les stratégies d'échantillonnage utilisées dans un contexte naturel sont très difficiles à déterminer (*cf.* section 3.2.4). Pour évaluer la robustesse de notre travail, il faudrait évaluer la sensibilité des caractéristiques des fonctions de préférence obtenues, face à différentes stratégies d'échantillonnage imposées. En effet, si les fonctions de préférence apparaissent comme relativement indépendantes de la stratégie d'échantillonnage, alors les résultats obtenus au travers des comparaisons binaires présenteront une portée assez générale.

Le fait de proposer une représentation du sujet dont on étudie le choix, placée entre les deux stimulus qu'il compare, est aussi une limite importante du protocole proposé. Cela permet au sujet d'avoir une échelle qui l'aide à évaluer la taille des stimulus, mais cela rend une comparaison directe possible entre la taille du sujet et la taille des stimulus. Il est possible que cela puisse artificiellement augmenter l'influence de la taille d'un sujet sur ses préférences, or c'est précisément cette relation que nous avons cherché à évaluer. Une alternative serait d'utiliser des stimulus de taille réelle, ce qui permettrait de s'affranchir de la référence (mais encore une fois, cela rendrait le protocole expérimental beaucoup plus lourd).

⁵Wagner (1998) explique ainsi : “[c]onsider two traits, *a* and *b*, that differ by a small but perceivable amount. Females [or males] might respond strongly to both when the traits are presented singly, but show a slightly stronger response to trait *b*. When the two traits are presented simultaneously to females [or males], however, and females [or males] are therefore presented with a choice, they might choose the more preferred trait and therefore respond much more strongly to trait *b* than to trait *a*. Because preferences are inferred by observing female [or male] choices, we may mistakenly infer that a trait is more strongly preferred than it is”.

5.1.3 L'analyse des données de choix expérimentaux

Afin d'évaluer les fonctions de préférence à partir des données de choix expérimentaux, nous avons développé une méthode d'analyse statistique qui s'appuie sur le formalisme des préférences strictes proposé par Kirkpatrick et al. (2006) (*cf.* section 3.1.1 ; et article 2). L'article 2 démontre particulièrement bien l'utilité de cette méthode : nous montrons que cela permet d'étudier quantitativement les variations des préférences entre sujets, entre sexes, et par extension entre populations ; de plus, nous montrons que les mesures obtenues offrent la possibilité de comparer statistiquement différents types de fonctions de préférence : cela permet notamment de discriminer entre des préférences directionnelles, stabilisantes, ou disruptives. Puisque le protocole que nous avons utilisé ne permet pas d'étudier les conditions d'application du formalisme des préférences strictes, nous avons essayé de relâcher un certain nombre d'hypothèses : nous avons considéré plusieurs fonctions de choix, nous avons contrôlé dans notre analyse l'effet de potentiels facteurs confondants et nous avons tenu compte de la variabilité interindividuelle pour ajuster les fonctions de préférence. Cependant, un grand nombre d'hypothèses persiste ; elles sont discutées au sein de l'article 2. Il est tout à fait possible que d'autres formalismes, ou des variations du formalisme utilisé, conduisent à un meilleur ajustement des données et potentiellement à des estimations différentes des préférences. Cependant, le fait que notre modèle s'ajuste relativement bien aux données est assez réconfortant. De plus, comme nous l'expliquons dans l'article, l'ensemble des résultats biologiques suggérés par notre étude peut être retrouvé en réanalysant les données provenant d'autres travaux aux protocoles et aux formalismes très différents.

Le fait que cette approche offre la possibilité de quantifier l'influence de variables sur les fonctions de préférence permet l'identification de caractéristiques individuelles corrélées à la forme des fonctions de préférence. Cette possibilité mérite d'être explorée car bien qu'il existe de nombreux paramètres susceptibles d'engendrer de la variabilité interindividuelle dans les préférences (*cf.* chapitre 3), les études s'intéressant à cette variabilité sont limitées et celles essayant d'en comprendre l'origine sont encore plus rares. Pourtant, étudier la variabilité des préférences revient aussi à étudier la variation d'attractivité conférée par

une valeur de trait particulière. Or, pour comprendre l'influence potentielle qu'un ornement peut avoir dans la compétition pour l'accès aux partenaires, il est nécessaire de comprendre cette variabilité. En effet, si les préférences sont très variables, alors même si un ornement particulier pourra être jugé très attractif par quelques individus, il est possible qu'à l'échelle de la population, posséder un tel ornement ne procure pas un avantage significatif sur les autres individus du même sexe. De plus, nous avons vu dans la section 4.3 que la prise en compte de la variabilité des préférences est nécessaire pour comprendre le passage des préférences aux appariements réels, car elle influence l'intensité de la compétition pour la satisfaction des préférences.

5.2 Comment évaluer l'influence des préférences mesurées sur l'issue des appariements ?

L'approche que nous venons de décrire permet d'estimer les préférences sexuelles des individus à partir de choix réalisés dans un contexte expérimental. Évidemment, les choix qu'un individu réalise dans ce contexte et les appariements qui se produisent dans la nature peuvent être très différents. En effet, en situation naturelle l'attractivité des individus ne découle pas de variations sur un seul ornement, les partenaires potentiels ne sont pas nécessairement passifs, leur disponibilité peut être différente de celle du dispositif expérimental, les fonctions de préférence peuvent être influencées par des variations environnementales, un individu peut entrer en compétition avec d'autres dans la recherche de partenaire, etc. (*cf.* chapitre 4). Par conséquent, avant de pouvoir spéculer sur l'influence évolutive de préférences sexuelles que l'on mesure expérimentalement, une étape nécessaire semble donc de vérifier que ces préférences exercent un rôle dans la nature. De façon assez surprenante, malgré le très grand nombre d'études portant sur les préférences sexuelles, je ne suis pas parvenu à trouver dans la littérature le moindre article comparant des préférences mesurées expérimentalement aux appariements réels (sans même se restreindre à l'espèce humaine).

Pour évaluer l'influence des préférences sexuelles sur les appariements, la solution

idéale serait probablement de mesurer les préférences des individus non appariés dans une population, d'attendre qu'ils s'apparient, et de comparer les appariements obtenus aux préférences qui ont été mesurées. Cependant, un tel suivi longitudinal implique un certain nombre de contraintes. Une approche plus accessible consiste à comparer, au sein des couples existants, les préférences des deux partenaires aux caractéristiques de leur conjoint respectif⁶, comme nous l'avons fait dans l'article 3. Notons que cela nécessite de faire l'hypothèse que les préférences d'un individu n'ont pas significativement changé entre le moment où l'appariement s'est produit et le moment où les préférences sont évaluées. Toutefois, cette limite affecte aussi un protocole de type longitudinal puisqu'entre le moment où les préférences sont évaluées et le moment où l'individu s'apparie, les préférences peuvent également avoir changé (*cf.* section 3.2.3).

Avec Élise Huchard et ses collaborateurs, j'ai également exploré un aspect particulier qui peut influencer le lien entre les préférences et la structure réalisée des appariements, à savoir le fait de baser ses préférences sur des ornements dont l'expression est variable (*cf.* article 4). En effet, lorsque l'expression d'un ornement varie dans le temps ou dans l'espace, on peut se demander dans quelle mesure le fait de choisir un individu sur la base de l'expression de son ornement, à un instant ou à un endroit donné, conduit effectivement à créer de la structure dans les appariements, et donc à ne pas s'apparier aléatoirement. Pour explorer cette question, nous avons utilisé une approche par simulation spécialement conçue pour le système considéré (notre étude s'intéresse aux préférences des mâles babouins *Papio ursinus* pour les tumescences sexuelles des femelles). Nous avons évalué l'effet de la compétition entre les individus du sexe choisi, mais nous avons supposé que les individus qui choisissent réalisent systématiquement leur préférence ; toutefois, cette hypothèse ne semble pas déraisonnable puisque la majorité des accouplements sont contrôlés par le mâle dominant de la troupe dans cette espèce.

⁶On considère ici un scénario monogame pour simplifier la situation, mais rien n'empêche de mesurer les préférences des différents partenaires dans le cas d'un régime de reproduction différent.

5.3 Quelle est ma contribution à la compréhension du choix de partenaire ?

Les travaux que j'ai réalisés avec mes collaborateurs sur les préférences sexuelles vis-à-vis de la morphologie chez l'Homme présentent tout d'abord un intérêt d'ordre méthodologique qui dépasse le champ d'application pour lequel ces méthodes ont été proposées. Concernant la méthode de fabrication des stimulus (*cf.* article 1), rien n'empêche d'utiliser cette méthode pour visualiser l'influence d'autres traits sur l'attractivité chez l'Homme, mais elle peut aussi servir, par exemple, à étudier les troubles de perception de l'image corporelle qui sont souvent à l'origine de désordres comportementaux nutritifs comme l'anorexie (Farrell et al., 2005). Plus généralement, cette méthode peut être utilisée dans des contextes très différents dès lors que le but est de visualiser l'influence d'une variable particulière sur la forme d'un organisme (ou d'un objet). Toutefois, le fait que cette méthode soit conçue pour fabriquer des contours bidimensionnels limite son champ d'action⁷. Le protocole présenté par l'article 2 représente également une petite avancée méthodologique : la méthode d'analyse proposée permet, en effet, d'explorer les déterminants de la variation de prises de décision binaires, en rendant explicite la relation entre les préférences, la caractéristique de l'objet qui subit la décision, et les caractéristiques de celui qui prend cette décision (ou de l'environnement dans lequel cette décision est prise). Cela pourrait donc être utile pour répondre à des questions dans des contextes biologiques différents comme, par exemple, celles relatives au choix d'habitat. Cette méthode pourrait également être utilisée dans d'autres domaines, notamment en marketing ; il faudrait néanmoins comparer notre méthode aux méthodes relativement équivalentes qui existent probablement déjà dans cette discipline.

Ensuite, pour en revenir au choix de partenaire, l'étude résumée par l'article 2 démontre

⁷En conservant le cadre de travail que nous avons développé, et qui consiste à utiliser des représentations visuelles d'individus réels pour synthétiser des stimulus artificiels dont la variation des traits est en partie contrôlée, et en choisissant une méthode appropriée, il devrait être également possible de synthétiser des stimulus tridimensionnels, ce qui permettrait d'améliorer encore le réalisme. Cette étape requiert des représentations 3D d'individus réels, mais ces données sont déjà disponibles en grande quantité chez l'Homme et sont relativement faciles à acquérir pour d'autres espèces (à condition d'utiliser un scanner 3D).

également qu'il est possible d'étudier les préférences sexuelles chez l'Homme avec la même rigueur que les travaux portant sur les autres animaux. J'espère que ce type d'étude stimulera un rapprochement plus important entre la psychologie évolutive et l'écologie comportementale, car pour des raisons majoritairement de l'ordre de la contingence, même si des questions semblables sont parfois abordées dans ces deux disciplines, les méthodes utilisées ne sont pas toujours identiques. J'espère aussi que les travaux que nous avons réalisés amèneront certains biologistes à s'intéresser à l'Homme, pas uniquement pour l'espèce qu'il représente, mais aussi parce qu'il présente des caractéristiques qui en font un modèle pertinent pour étudier certains aspects du choix de partenaire : il est relativement facile, rapide, et peu coûteux de mettre en place des expériences de choix de partenaire chez l'Homme, et de proposer un grand nombre de choix à chaque individu, ce qui n'est pas possible chez la plupart des autres espèces.

Enfin, nos recherches ont bien entendu fourni un certain nombre de résultats participant à la compréhension de la biologie du choix de partenaire chez l'Homme. Elles ont notamment permis de concilier différentes hypothèses qui étaient proposées dans la littérature pour rendre compte des préférences de taille corporelle. Certaines études, en effet, proposaient que la règle d'appariement était que les hommes devaient être plus grands que les femmes, d'autres proposaient que les hommes et les femmes devaient s'apparier de façon que leurs tailles soient positivement corrélées, et des auteurs avaient également soulevé le fait que la différence de taille préférée pouvait aussi être influencée par la taille de l'individu dont on analyse les préférences. Nous avons montré que toutes ces propriétés peuvent en fait découler d'une simple relation linéaire entre la taille qu'un individu préfère et sa propre taille. Cela n'est pas vrai pour n'importe quelle valeur de pente ou d'ordonnée à l'origine paramétrant la droite, mais les estimations que nous avons déduites des expériences de choix tombent justement dans la bonne gamme de valeurs de paramètres. Ces résultats suggèrent donc que l'homogamie sur la taille corporelle que l'on observe dans plusieurs populations humaines pourrait découler, au moins partiellement, du rôle des préférences sexuelles vis-à-vis de la taille dans les appariements. Par ailleurs, notre étude a également permis de dévoiler un certain nombre de résultats non

remarqués jusqu'alors. Par exemple, nous montrons que les préférences des hommes et des femmes sont la plupart du temps conflictuelles ; autrement dit, si un homme s'apparie avec une femme de la taille qu'il préfère, en général cela impliquera que cette femme ne sera pas appariée avec un homme dont la taille est particulièrement séduisante pour elle, et réciproquement (*cf.* article 2). Ce conflit sexuel se retrouve quant au degré de satisfaction des préférences : en moyenne, les partenaires des hommes présentent des caractéristiques relativement bien corrélées à leurs préférences (en terme de taille et masse corporelle), mais il semble que ce ne soit pas le cas des femmes (*cf.* article 3). Pour résumer, les études que nous avons réalisées apportent plusieurs éléments importants qui participent à une meilleure compréhension du choix de partenaire ; toutefois, le chemin reste très long à parcourir avant de pouvoir répondre à des questions aussi naïves que, par exemple, pourquoi telle ou telle taille est préférée, ou encore, quel est le rôle du choix de partenaire dans l'évolution du dimorphisme de taille.

5.4 Que reste-t-il à faire ?

D'un point de vue très général, malgré l'effort de recherche très important sur le choix de partenaire, il ressort de cette synthèse que de nombreux aspects fondamentaux restent encore largement incompris. Par exemple, les principaux facteurs responsables de l'évolution des préférences ne sont pas clairement identifiés, les mécanismes à la base de l'évolution des préférences sont contestés, les mécanismes fondamentaux à la base du comportement de choix restent inconnus, et nous ne pouvons prédire précisément la structure des appariements observés, même en connaissant les préférences et les modalités de compétition qui opèrent dans la population. Nous allons donc maintenant discuter de quelques pistes de travail qui pourraient permettre, à terme, de mener à une meilleure compréhension du choix de partenaire.

5.4.1 Construire des modèles proches des processus biologiques

Les théoriciens s'intéressant à l'évolution des préférences sexuelles ont principalement porté leur attention sur les propriétés du déterminisme génétique des préférences, de l'ornement, et de la qualité de l'individu, sur les modalités de l'expression d'un ornement, ainsi que sur la relation entre cette expression, ou celle relative aux préférences, et les coûts qui en découlent (*cf.* chapitre 2). En revanche, ces travaux ont porté très peu d'attention à l'influence des processus à la base du choix de partenaire. En effet, dans ces modèles, un seul aspect des préférences est en général considéré, et ces travaux n'évaluent que très rarement l'influence des autres processus comme les stratégies d'échantillonnage, la compétition, ... Pourtant nous avons vu que ces facteurs peuvent fortement influencer les structures d'appariements et donc l'évolution des préférences (*cf.* chapitres 3 et 4). D'un point de vue théorique, il paraît donc nécessaire d'évaluer l'influence de ces différents facteurs vis-à-vis de l'évolution des préférences⁸.

D'autres travaux théoriques s'intéressent justement à ces aspects négligés dans les modèles d'évolution. En particulier, les modèles qui s'intéressent au processus de formation des couples intègrent ces différents éléments (*cf.* section 4.3.2). En effet, le processus de formation des couples décrit comment on passe d'individus non appariés aux couples, en intégrant simultanément la relation entre attractivité et ornement, la stratégie d'échantillonnage, la distribution des traits dans la population, le rôle éventuel de chaque sexe dans le choix, ainsi que la compétition qui se produit dans les deux sexes. Il pourrait donc être particulièrement intéressant de combiner ces deux types d'approche théorique. Cela reviendrait donc à inclure de l'évolution dans les modèles développés par les économistes. Par exemple, la relation entre attractivité et ornement pourrait être modélisée par une fonction comme dans les modèles de génétique quantitative, puis à partir de cette fonction, les matrices de préférences qui interviennent dans les processus de formation

⁸Des travaux théoriques préliminaires que j'ai réalisés en utilisant un formalisme de type dynamique adaptative semblent par exemple montrer que la compétition pour la satisfaction des préférences peut avoir un rôle important pour l'évolution des préférences. En effet, lorsque la probabilité de s'apparier avec un individu présentant une valeur d'ornement particulière dépend de la fréquence de ce type d'individu, mais aussi de la fréquence des individus partageant la même préférence que l'individu focal, alors une compétition pour la satisfaction des préférences suffisamment forte peut rendre le point d'équilibre instable évolutivement (tout en restant stable par convergence); ce qui peut mener à sélectionner du polymorphisme sur les préférences dans la population.

des couples pourront être déterminées. Le trait soumis à la sélection pourra donc être un paramètre de forme de la fonction de préférence, mais le lien entre ce paramètre et l'appariement sera déterminé par le processus de formation des couples dans son ensemble.

Évidemment, une telle approche rend probablement une étude analytique extrêmement difficile. Toutefois, de simples travaux de simulation pourraient dans un premier temps apporter des éléments de réflexion importants. En particulier, dans un même modèle, il devient possible de faire jouer la sélection sur différentes étapes du processus de formation des couples (indépendamment ou simultanément), ce qui permettra d'étudier comment les différentes propriétés du choix de partenaire interagissent évolutivement.

5.4.2 Identifier les processus de formation des couples dans la nature

Nous venons de voir qu'au lieu de considérer les différents aspects du choix de partenaire séparément, appréhender le choix au travers du processus de formation des couples permet d'avoir une approche plus intégrée de l'ensemble des mécanismes conduisant aux appariements réalisés. Toutefois, il convient de remarquer que les processus de formation des couples que nous avons présentés au chapitre 4 présentent certaines caractéristiques qui semblent éloignées du contexte biologique qui nous intéresse. Pour identifier un processus de formation des couples réaliste, un premier travail consisterait donc à recenser l'ensemble des processus de formation des couples proposés dans la littérature des sciences économiques et sociales pour en extraire les caractéristiques biologiques. Ceci permettrait de comparer les propriétés de ces algorithmes à des données mesurées dans des systèmes biologiques. Par exemple, il faudrait, pour chaque processus, déterminer la distribution du nombre de rencontres que ces algorithmes engendrent avant appariements.

Précisons qu'il semble aussi possible de modifier les algorithmes existant afin d'accroître leur pertinence biologique. Par exemple, pour introduire de la structure populationnelle dans le modèle de Gale et Shapley (1962) on pourrait former des appariements stables au sein de sous-populations et non plus à l'échelle de la métapopulation. Pour rendre ces processus encore plus réalistes, il est possible de contraindre le nombre maximal

de partenaires potentiels rencontrés avant l'appariement définitif, plutôt que d'arrêter le processus quand les couples formés sont stables ; dans les modèles de Gimelfarb (1988a,b), on pourrait aussi arrêter les appariements avant que l'essentiel des individus ne se soient tous appariés, afin de refléter des situations biologiques pour lesquels de nombreux individus meurent avant d'avoir pu trouver un partenaire.

Afin d'obtenir les données biologiques d'intérêt qui permettront de comparer les algorithmes proposés aux processus réels de formation des couples, et afin de proposer éventuellement des processus de formation des couples encore plus réalistes que ceux présents dans la littérature, il est nécessaire de trouver un moyen d'étudier ces processus de formation des couples dans la nature, voire même en laboratoire. Un modèle biologique suffisamment simple pour commencer à étudier les processus de formation des couples devrait présenter, si possible, les propriétés suivantes : i) Un sexe choisit, l'autre est relativement passif. ii) L'évaluation d'un partenaire se traduit par un comportement identifiable. iii) On peut observer continuellement l'ensemble des individus de la population, et leurs interactions. iv) Les relations de dominance pour l'accès à la reproduction sont peu marquées. v) Les individus du sexe qui choisit ne s'apparient qu'une fois par saison de reproduction. vi) La saison pendant laquelle se forment les appariements est courte, mais revient fréquemment.

Mes connaissances naturalistes sont malheureusement très limitées, mais il devrait être possible de trouver au moins une espèce répondant à ces caractéristiques. Peut-être pourra-t-on trouver cette espèce parmi les quelques 4000 espèces de blattes. En effet, plusieurs espèces de blattes sont connues pour être faciles à élever ; certaines espèces sont notamment caractérisées par le fait que les femelles ne s'apparient qu'à un seul mâle, et qu'une seule fois par saison de reproduction (par exemple : *Therea petiveriana*) ; l'évaluation des partenaires potentiels semble prendre différentes modalités en fonction des espèces, mais pour certaines des interactions directes semblent nécessaires ; et les copulations durent en générale plusieurs minutes, ce qui laisse le temps de les observer (Bell et al., 2007). De plus, les mâles semblent produire une substance au niveau d'une structure présente sur leur dos qui est évaluée par les femelles et semble pouvoir influencer

le résultat des appariements (Bell et al., 2007). Il est donc peut-être possible de manipuler l'attractivité des mâles par ce biais-là. Comme toujours ou presque, coupler étroitement les études théoriques aux études pratiques semble être la meilleure démarche à adopter.

5.4.3 Adopter une approche pluridisciplinaire

Le choix de partenaire s'inscrit comme un des principaux sujets d'études en écologie comportementale. Pourtant, plusieurs autres disciplines comme les neurosciences, la psychologie, ou l'économie, s'intéressent également à ce comportement ou à des comportements présentant des similarités conceptuelles importantes. S'intéresser aux méthodes et aux résultats de ces disciplines pourrait donc nous permettre de mieux comprendre le choix de partenaire et son évolution.

Nous venons de parler de l'intérêt que pourrait présenter le fait de considérer le choix de partenaire comme un processus de formation des couples tel que l'ont proposé les économistes, mais le bénéfice à accroître la pluridisciplinarité pour étudier le choix de partenaire ne se limite pas à cet aspect. Pour donner un autre exemple, le large panel d'outils statistiques, théoriques mais aussi expérimentaux, qui ont été développés dans les disciplines de la psychologie et de l'économie permettent d'analyser finement la structure des choix réalisés (ex : Train, 2003). Ces disciplines témoignent, en effet, d'une longue expérience dans l'analyse des comportements de choix (ex : Thurstone, 1927; Bradley et Terry, 1952; Tversky et Kahneman, 1981); pourtant ces outils restent relativement méconnus de la plupart des biologistes. Remarquons que les biologistes ne sont pas les seuls à ignorer ces travaux, c'est aussi le cas de la grande majorité des psychologues qui s'intéressent à l'attractivité chez l'Homme.

De la même façon, l'intégration de recherches issues d'autres domaines de la biologie pourrait également être favorable. En particulier, de récentes avancées en neurosciences pourraient nous permettre de mieux identifier et comprendre les processus fondamentaux à l'origine du choix de partenaire. D'une part, on commence à identifier, chez les mammifères, les zones du cerveau où l'information est traitée, et on connaît par ailleurs un certain nombre de propriétés les affectant (ex : Fisher et al., 2005). D'autre part,

les neurosciences proposent un cadre théorique et expérimental permettant d'étudier le fonctionnement cognitif des processus de prise de décision (Gold et Shadlen, 2007), or le choix de partenaire correspond dans bien des cas à ce que ces études considèrent sous l'appellation de *décision*⁹. En particulier, les recherches en théorie de la détection du signal ont pour objectif d'évaluer les capacités de discrimination des sujets et la stratégie qu'ils adoptent pour prendre leur décision ; on peut donc y voir un parallèle évident avec la problématique du choix de partenaire.

Au delà de l'intérêt que présente en soi l'étude des mécanismes proximaux, une meilleure connaissance des mécanismes cognitifs impliqués dans le choix pourrait vraisemblablement permettre de mieux comprendre l'évolution du choix de partenaire. Par exemple, les recherches s'inscrivant dans le jeune champ thématique de l'*écologie cognitive*, qui se situe à l'interface entre les sciences cognitives et l'écologie comportementale¹⁰, ont permis des avancées importantes dans la compréhension de l'évolution de plusieurs comportements complexes comme le comportement de stockage et de prise de nourriture, d'orientation ou encore d'apprentissage du chant chez les oiseaux (Healy et Braithwaite, 2000). Ces études montrent notamment comment ces comportements peuvent être influencés par les propriétés cognitives des organismes. Par exemple, la faible capacité de mémorisation des bourdons (*Bombus impatiens*) rend compte du fait que leur aptitude à discriminer correctement les fleurs pourvues de nectar diminue lorsque le nombre de types de fleurs différentes augmente dans la population (Dukas et Real, 1993). Du fait des contraintes cognitives, les stratégies optimales peuvent différer en fonction de la distribution et du type de nourriture dans l'environnement, mais aussi en fonction des capacités de mémorisation de l'espèce considérée (ex : Bélisle et Cresswell, 1997; Ferdy et al., 1998).

Puisque les stratégies d'échantillonnage dans un contexte de recherche de nourriture et celles utilisées dans le contexte du choix de partenaire impliquent toutes deux des

⁹“*A decision is a deliberative process that results in the commitment to a categorical proposition*” (Gold et Shadlen, 2007).

¹⁰“*The research objective of cognitive ecology is to elucidate the underlying psychological and cognitive processes that enter into ecological decision-making, to determine the degree to which these mechanisms are the product of adaptive evolutionary change, and to ascertain the degree to which existing cognitive information-processing schemes constrain potential characterizations of the environment of the organism*” (Real, 1993).

capacités cognitives probablement proches (Hutchinson, 2005), il est donc possible que le comportement optimal d'échantillonnage des partenaires soit lui aussi influencé par les propriétés cognitives de l'organisme considéré. D'ailleurs, on peut même imaginer que ces deux processus puissent interagir. En effet, lorsqu'on laisse des mésanges nonnettes (*Parus palustris*) stocker de la nourriture, leur hippocampe augmente en volume (Clayton et Krebs, 1994). Cette partie du cerveau joue un rôle déterminant dans la mémorisation spatiale. Par conséquent, parallèlement à cette augmentation du nombre de neurones dans l'hippocampe, les oiseaux retrouvent, de plus en plus facilement, les graines qu'ils ont caché. On pourrait donc imaginer que des modifications environnementales (type de nourriture disponible, sites de stockage...) puissent influencer les stratégies de stockage des aliments qui modifieraient, en retour, les capacités de mémorisation spatiale. Ainsi, cela pourrait également influencer les stratégies de recherche de partenaire. Dans cet exemple, la réponse est uniquement plastique ; toutefois, d'un point de vue évolutif, cela suggère que les stratégies de recherche et de stockage de la nourriture et celles de recherche de partenaire vont toutes deux potentiellement subir l'influence des pressions de sélection qu'elles exercent sur des structures cognitives communes¹¹.

Pour terminer, dans un futur proche *“there are going to be easy pickings for those who bridge the chasm (from either direction) between the investigations into mechanistic processes (the current domain of psychologists and neuroscientists working in laboratories) and the research based on functional explanations (the domain of behavioural ecologists often working in the field). Some of the most obvious of these morsels should be found in research into mate choice”* (Healy et Braithwaite, 2000).

¹¹Ce qui nous renvoie à la discussion sur le rôle des biais sensoriels dans l'évolution des préférences (cf. section 2)

Bibliographie

- Alatalo, R. V., Carlson, A., Lundberg, A., 1988. The search cost in mate choice of the pied flycatcher. *Animal Behaviour* 36 (1), 289–291.
- Alatalo, R. V., Höglund, J., Lundberg, A., Sutherland, W. J., 1992. Evolution of black grouse leks : female preferences benefit males in larger leks. *Behavioral Ecology* 3 (1), 53–59.
- Alcock, J., 1994. Postinsemination associations between males and females in insects : The mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39, 1–21.
- Andersson, M., 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society* 17 (4), 375–393.
- Andersson, M., 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences : Sexual selection. *Evolution* 40 (4), 804–816.
- Andersson, M., 1994. *Sexual Selection. Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Andersson, M., Simmons, L. W., 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (6), 296–302.
- Anthony, L. L., Blumstein, D. T., 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation : the multiple ways that behaviour can reduce N_e . *Biological Conservation* 95, 303–315.
- Arak, A., 1984. Sneaky breeders. Dans : Barnard, C. J. (Ed.), *Producers and scroungers*. Croom Helm, Sidney, pp. 154–194.
- Arnqvist, G., Kirkpatrick, M., 2005. The evolution of infidelity in socially monogamous passerines : the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *The American Naturalist* 165, S26–S36.
- Azouz, Z. B., Lepage, C. S. R., Rioux, M., 2005. Extracting main modes of Human body shape variation from 3-d anthropometric data. *Fifth International Conference on 3-D Digital Imaging and Modeling*, Ottawa, Ontario, Canada.
- Bakker, T. C. M., 1993. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* 363, 255–257.
- Bakker, T. C. M., Pomiankowski, A., 1995. The genetic basis of female mate preferences. *Journal of Evolutionary Biology* 8, 129–171.
- Baldauf, S. A., Kullmann, H., Bakker, T. C. M., 2008. Technical restrictions of computer-manipulated visual stimuli and display units for studying animal behaviour. *Ethology* 114, 737–751.
- Barber, I., Hoare, D., Krause, J., 2000. Effects of parasites on fish behaviour : a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 131–165.
- Barton, N. H., Turelli, M., 1989. Evolutionary quantitative genetics : how little do we know? *Annual Review of Genetics* 23, 337–370.
- Barton, N. H., Turelli, M., 1991. Natural and sexual selection on many loci. *Genetics* 127, 229–255.
- Basolo, A. L., 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250 (4982), 808–810.
- Basolo, A. L., 1998. Evolutionary change in a receiver bias : a comparison of female preference functions. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 265 (1411), 2223–2228.
- Beeching, S., Wack, C., Ruffner, G., 2004. Female convict cichlids (*Archocentrus nigrofasciatus*) prefer to consort with same-sized males. *Ethology Ecology & Evolution* 16, 209–216.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., Laskowski, K. L., 2009. The repeatability of behaviour : a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77, 771–783.
- Bell, G., 1978. The handicap principle in sexual selection. *Evolution* 32 (4), 872–885.
- Bell, W. J., Roth, L. M., Nalepa, C. A., 2007. *Cockroaches : Ecology, Behavior, and Natural History*. The Johns Hopkins University Press, Maryland.
- Berglund, A., Magnhagen, C., Bisazza, A., König, B., Huntingford, F., 1993. Female female competition over reproduction. *Behavioral Ecology* 4 (2), 184–187.
- Bergstrom, C. T., Real, L. A., 2000. Towards a theory of mutual mate choice : lessons from two-sided matching. *Evolutionary Ecology Research* 2, 493–508.
- Bishop, P. J., Jennions, M. D., Passmore, N. I., 1995. Chorus size and call intensity : female choice in the painted reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Behaviour* 132, 721–731.
- Boake, C. R. B., 1985. Genetic consequences of mate choice : a quantitative genetic method for testing sexual selection theory. *Science* 227 (4690), 1061–1063.
- Boake, C. R. B., 1989. Repeatability : Its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology* 3, 2.
- Boggs, C. L., Gilbert, L. E., 1979. Male contribution to egg production in butterflies : evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206 (4414), 83–84.
- Booksmythe, I., Detto, T., Backwell, P. R. Y., 2008. Female fiddler crabs settle for less : the travel costs of mate choice. *Animal Behaviour* 76, 1775–1781.

- Box, G. E. P., Draper, N. R., 1987. Empirical Model-Building and Response Surfaces. Wiley Series in Probability and Statistics.
- Bradley, R. A., Terry, M. E., 1952. Rank analysis of incomplete block designs I : The method of paired comparisons. *Biometrika* 39, 324–345.
- Bro-Jørgensen, J., 2002. Overt female mate competition and preference for central males in a lekking antelope. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (14), 9290–9293.
- Brooks, R., Endler, J. A., 2001. Female guppies agree to differ : phenotypic and genetic variation in mate-choice behavior and the consequences for sexual selection. *Evolution* 55 (8), 1644–1655.
- Burke, E. J., Murphy, C. G., 2007. How female barking tree-frogs, *Hyla gratiosa*, use multiple call characteristics to select a mate. *Animal Behaviour* 74, 1463–1472.
- Burt, A., 1995. Perspective : the evolution of fitness. *Evolution* 49 (1), 1–8.
- Byers, J. A., Wiseman, P. A., Jones, L., Roffe, T. J., 2005. A large cost of female mate sampling in pronghorn. *The American Naturalist* 166, 661–668.
- Bélisle, C., Cresswell, J., 1997. The effects of a limited memory capacity on foraging behavior. *Theoretical Population Biology* 52, 78–90.
- Cameron, E., Day, T., Rowe, L., 2003. Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of Evolutionary Biology* 16, 1055–1060.
- Candolin, U., 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* 78, 575–595.
- Castellano, S., Rosso, A., 2007. Female preferences for multiple attributes in the acoustic signals of the Italian tree-frog, *Hyla intermedia*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 1293–1302.
- Charmantier, A., Sheldon, B. C., 2006. Testing genetic models of mate choice evolution in the wild. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (8), 417–419.
- Charnov, E. L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9 (2), 129–136.
- Chippindale, A. K., Gibson, J. R., Rice, W. R., 2001. Negative genetic correlation for adult fitness between sexes reveals ontogenetic conflict in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 1671–1675.
- Clayton, N. S., Krebs, J. R., 1994. Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 7410–7414.
- Clutton-Brock, T. H., 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77, 3–11.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., Guinness, F. E., 1979. The logical stag : adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour* 27, 211–225.
- Clutton-Brock, T. H., Parker, G. A., 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49, 1345–1365.
- Collins, E. J., McNamara, J. M., Ramsey, D. M., 2006. Learning rules for optimal selection in a varying environment : mate choice revisited. *Behavioral Ecology* 17 (5), 799–809.
- Collins, S., 1993. Is there only one type of male handicap? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 252, 193–197.
- Cotton, S., Fowler, K., Pomiankowski, A., 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 271 (1541), 771–783.
- Cotton, S., Small, J., Pomiankowski, A., 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology* 16, R755–R765.
- Crean, C. S., Dunn, D. W., Day, T. H., Gilburn, A. S., 2000. Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (diptera : Coelopidae). *Animal Behaviour* 59, 121–126.
- Crespi, B. J., 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour* 38, 980–1000.
- Cronin, H., 1991. *The Ant and the Peacock*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crowley, P. H., Travers, S. E., Linton, M. C., Cohn, S. L., Sih, A., Sargent, R. C., 1991. Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices : a dynamic game. *The American Naturalist* 137 (4), 567–596.
- Cunningham, E. J. A., Birkhead, T. R., 1998. Sex roles and sexual selection. *Animal Behaviour* 56, 1311–1321.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F., 2005. *Ecologie Comportementale*. Dunod, Paris.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Darwin, C., 1879. *The Descent of Man*. Second edition published in 1879 by John Murray, London. Penguin Classics 2004.
- Darwin, C., 1882. Preliminary notice. *Proceedings of the Zoological Society of London* 25, 367–369.
- Davis, J. W. F., O'Donald, P., 1976. Sexual selection for a handicap : a critical analysis of Zahavi's model. *Journal of Theoretical Biology* 57 (2), 345–354.
- Day, T., 2000. Sexual selection and the evolution of costly female preferences : spatial effects. *Evolution* 54 (3), 715–730.
- Dombrowsky, Y., Perrin, N., 1994. On adaptive search and optimal stopping in sequential mate choice. *The American Naturalist* 144 (2), 355–361.
- Dominey, W. J., 1983. Sexual selection, additive genetic variance and the phenotypic handicap. *Journal of Theoretical Biology* 101 (3), 495–502.
- Doutrelant, C., McGregor, P. K., 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour* 137 (12), 1655–1669.
- Dukas, R., Real, L. A., 1993. Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees. *Animal Behaviour* 46 (4), 637–644.

- Dunn, A. M., Dick, J. T., Hatcher, M. J., 2008. The less amorous *Gammarus* : predation risk affects mating decisions in *Gammarus duebeni* (Amphipoda). *Animal Behaviour* 76 (4), 1289–1295.
- Elwood, R., Gibson, J., Neil, S., 1987. The amorous *Gammarus* : size assortative mating in *G. pulex*. *Animal Behaviour* 35, 1–6.
- Endler, J. A., Houde, A. E., 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49 (3), 456–468.
- Eshel, I., 1978. On the handicap principle : a critical defence. *Journal of Theoretical Biology* 70 (2), 245–250.
- Eshel, I., Hamilton, W. D., 1984. Parent-offspring correlation in fitness under fluctuating selection. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 222 (1226), 1–14.
- Eshel, I., Volovik, I., Sansone, E., 2000. On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evolutionary Ecology Research* 2, 509–523.
- Ewards, A. W. F., 2003. R. A. Fisher : twice professor of genetics : London and Cambridge, or 'a fairly well-known geneticist'. *Journal of the Royal Statistical Society D : The Statistician* 52 (3), 311–318.
- Eyre-Walker, A., Keightley, P. D., 2007. The distribution of fitness effects of new mutations. *Nature Reviews Genetics* 8, 610–618.
- Fan, J., Liu, F., Wu, J., Dai, W., 2004. Visual perception of female physical attractiveness. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 271 (1537), 347–352.
- Farrell, C., Lee, M., Shafran, R., 2005. Assessment of body size estimation : a review. *European Eating Disorders Review* 13, 75–88.
- Fedorka, K. M., Mousseau, T. A., 2004. Female mating bias results in conflicting sex-specific offspring fitness. *Nature* 429, 65–67.
- Ferdy, J.-B., Gouyon, P.-H., Moret, J., Godelle, B., 1998. Pollinator behavior and deceptive pollination : learning process and floral evolution. *The American Naturalist* 152 (5), 696–705.
- Fishburn, P. C., 1991. Nontransitive preferences in decision theory. *Journal of Risk and Uncertainty* 4, 113–134.
- Fisher, H., Aron, A., Brown, L. L., 2005. Romantic love : an fMRI study of a neural mechanism for mate choice. *The Journal of Comparative Neurology* 493, 58–62.
- Fisher, H. S., Mascuch, S. J., Rosenthal, G. G., 2009. Multivariate male traits misalign with multivariate female preferences in the swordtail fish, *Xiphophorus birchmanni*. *Animal Behaviour* 78, 265–269.
- Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon, Oxford.
- Forsgren, E., 1992. Predation risk affects mate choice in a gobiid fish. *The American Naturalist* 140, 1041–1049.
- Forsgren, E., 1997. Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 264 (1386), 1283–1286.
- Fox, E. A., 2002. Female tactics to reduce sexual harassment in the sumatran orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52 (2), 93–101.
- Fox, J. R., 1962. Sibling incest. *The British Journal of Sociology* 13 (2), 128–150.
- Fuller, R. C., 2009. A test of the critical assumption of the sensory bias model for the evolution of female mating preference using neural networks. *Evolution* 63 (7), 1697–1711.
- Fuller, R. C., Houle, D., Travis, J., 2005. Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences. *The American Naturalist* 166, 437–446.
- Funk, D. H., Tallamy, D. W., 2000. Courtship role reversal and deceptive signals in the long-tailed dance fly, *Rhaphomyia longicauda*. *Animal Behaviour* 59, 411–421.
- Gale, D., Shapley, L. S., 1962. College admissions and the stability of marriage. *The American Mathematical Monthly* 69 (1), 9–15.
- Galton, F., 1889. *Natural Inheritance*. London and New York MacMillan and Co.
- Gardner, A., West, S. A., 2004. Spite and the scale of competition. *Journal of Evolutionary Biology* 17, 1195–1203.
- Gatti, S., Levrero, F., Menard, N., Gautier-Hion, A., 2004. Population and group structure of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Lokoué, republic of Congo. *American Journal of Primatology* 63 (3), 111–123.
- Gauvreau, M., 2003. L'éducation des jeunes femmes à l'époque victorienne visait-elle à leur inculquer leur rôle d'épouse ? *Le Passé composé* 5.
- Gerhardt, H. C., 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 293–324.
- Gibson, R. M., Bachman, G. C., 1992. The costs of female choice in a lekking bird. *Behavioral Ecology* 3 (4), 300–309.
- Gibson, R. M., Langen, T. A., 1996. How do animals choose their mates ? *Trends in Ecology and Evolution* 11 (11), 468–470.
- Gimelfarb, A., 1988a. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological populations : dynamic interaction model. *Theoretical Population Biology* 34, 1–23.
- Gimelfarb, A., 1988b. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological populations : encounter-mating model. *The American Naturalist* 131 (6), 865–884.
- Godin, J.-G. J., Briggs, S. E., 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour* 51 (1), 117–130.
- Gold, J. I., Shadlen, M. N., 2007. The neural basis of decision making. *The Annual Review of Neuroscience* 30, 535–574.
- Grafen, A., 1990a. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144, 517–546.
- Grafen, A., 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144, 473–516.

- Griffith, S. C., Owens, I. P. F., Thuman, K. A., 2002. Extra pair paternity in birds : a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11, 2195–2212.
- Guerra, M. A., Ron, S. R., 2008. Mate choice and courtship signal differentiation promotes speciation in an Amazonian frog. *Behavioral Ecology* 19 (6), 1128–1135.
- Gwynne, D. T., 1991. Sexual competition among females : what causes courtship-role reversal? *Trends in Ecology and Evolution* 6 (4), 118–121.
- Hadfield, J. D., Burgess, M. D., Lord, A., Phillimore, A. B., Clegg, S. M., Owens, I. P., 2006. Direct versus indirect sexual selection : genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273 (1592), 1347–1353.
- Haeringer, G., Iehlé, V., 2009. Enjeux stratégiques du concours des maitres de conférences, manuscript.
- Hall, D. W., Kirkpatrick, M., West, B., 2000. Runaway sexual selection when female preferences are directly selected. *Evolution* 54 (6), 1862–1869.
- Halliday, T. R., 1983. The study of mate choice. Dans : Bateson, P. (Ed.), *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–32.
- Hamilton, W. D., Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds : a role for parasites? *Science* 218 (4570), 384–387.
- Head, M. L., Hunt, J., Jennions, M. D., Brooks, R., 2005. The indirect benefits of mating with attractive males outweigh the direct costs. *PLoS Biology* 3 (2), 1–6.
- Healy, S., Braithwaite, V., 2000. Cognitive ecology : a field of substance? *Trends in Ecology and Evolution* 15 (1), 22–26.
- Heywood, J. S., 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution* 43 (7), 1387–1397.
- Hoelzer, G. A., 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38, 1067–1078.
- Hoffman, J. I., Forcada, J., Trathan, P. N., Amos, W., 2007. Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated. *Nature* 445, 912–914.
- Houle, D., Kondrashov, A. S., 2001. Coevolution of costly mate choice and condition-dependent display of good genes. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 269, 97–104.
- Houston, A. I., McNamara, J. M., Steer, M. D., 2007. Do we expect natural selection to produce rational behaviour? *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 362, 1531–1543.
- Huk, T., Winkel, W., 2008. Testing the sexy son hypothesis—a research framework for empirical approaches. *Behavioral Ecology* 19 (2), 456–461.
- Hutchinson, J. M. C., 2005. Is more choice always desirable? evidence and arguments from leks, food selection, and environmental enrichment. *Biological Reviews* 80, 73–92.
- Huxley, J. S., 1938. Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research. *The American Naturalist* 72, 416–433.
- Höglund, J., Alatalo, R. V., 1995. *Leks*. Monographs in Behavior & Ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., 1994. The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution* 48 (3), 853–867.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., 1995. Continual change in mate preferences. *Nature* 377, 420–422.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., 1999. Good parent and good genes models of handicap evolution. *Journal of Theoretical Biology* 200, 97–109.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., Nee, S., 1991. The evolution of costly mate preferences II. The 'handicap' principle. *Evolution* 45 (6), 1431–1442.
- Jackson, C. L., Hartwell, L. H., 1990. Courtship in *S. cerevisiae* : both cell types choose mating partners by responding to the strongest pheromone signal. *Cell* 63 (5), 1039–1051.
- Janetos, A. C., 1980. Strategies of female mate choice : A theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7 (2), 107–112.
- Jennions, M. D., Petrie, M., 1997. Variation in mate choice and mating preferences : a review of causes and consequences. *Biological Reviews* 72, 283–327.
- Johnstone, R., 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle - reviewing the evidence. *Biological Reviews of The Cambridge Philosophical Society* 70 (1), 1–65.
- Jormalainen, V., 1998. Precopulatory mate guarding in crustaceans : male competitive strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology* 73 (3), 275–304.
- Karvonen, E., Rintamäki, P. T., Alatalo, R. V., 2000. Female–female aggression and female mate choice on black grouse leks. *Animal Behaviour* 59, 981–987.
- Kavaliers, M., Choleris, E., Pfaff, D. W., 2005. Genes, odours and the recognition of parasitized individuals by rodents. *Trends in Parasitology* 21 (9), 423–429.
- Kelly, C. D., Godin, J.-G. J., 2001. Predation risk reduces male-male sexual competition in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51, 95–100.
- Kirkpatrick, M., 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36 (1), 1–12.
- Kirkpatrick, M., 1985. Evolution of female choice and male parental investment in polygynous species : the demise of the "sexy son". *The American Naturalist* 125 (6), 788–810.
- Kirkpatrick, M., 1986a. The handicap mechanism of sexual selection does not work. *The American Naturalist* 127 (2), 222–240.
- Kirkpatrick, M., 1986b. Sexual selection and cycling parasites : a simulation study of Hamilton's hypothesis. *Journal of Theoretical Biology* 119 (3), 263–271.
- Kirkpatrick, M., 1996. Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution* 50 (6), 2125–2140.

- Kirkpatrick, M., Barton, N. H., 1997. The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94 (4), 1282–1286.
- Kirkpatrick, M., Rand, A. S., Ryan, M. J., 2006. Mate choice rules in animals. *Animal Behaviour* 71 (5), 1215–1225.
- Kirkpatrick, M., Ryan, M. J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350, 33–38.
- Kokko, H., 2001. Fisherian and "good genes" benefits of mate choice: how (not) distinguish between them. *Ecology Letters* 4, 322–326.
- Kokko, H., Brooks, R., 2003. Sexy to die for? Sexual selection and the risk of extinction. *Annales Zoologici Fennici* 40, 207–219.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D., Morley, J., 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 653–664.
- Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J. M., Houston, A. I., 2002. The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269, 1331–1340.
- Kokko, H., Jennions, M. D., 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology* 21, 919–948.
- Kokko, H., Jennions, M. D., Brooks, R., 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37, 43–66.
- Kokko, H., Johnstone, R. A., 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 357, 319–330.
- Kokko, H., Lindström, J., Alatalo, R. V., Rintamäki, P. T., 1998. Queuing for territory positions in the lekking black grouse (*Tetrao tetrix*). *Behavioral Ecology* 9 (4), 376–383.
- Kotiaho, J. S., LeBas, N. R., Puurtinen, M., Tomkins, J. L., 2007. On the resolution of the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (1), 1–3.
- Kotiaho, J. S., Puurtinen, M., 2007. Mate choice for indirect genetic benefits: scrutiny of the current paradigm. *Functional Ecology* 21, 638–644.
- Künzler, R., Bakker, T. C. M., 2001. Female preferences for single and combined traits in computer animated stickleback males. *Behavioral Ecology* 12, 681–685.
- Lande, R., 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 78 (6), 3721–3725.
- Lebigne, C., Alatalo, R. V., Siitari, H., Parri, S., 2007. Restrictive mating by females on black grouse leks. *Molecular Ecology* 16, 4380–4389.
- Lehmann, G. U. C., Lehmann, A. W., 2008. Bushcricket song as a clue for spermatophore size? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 569–578.
- Lorch, P. D., Proulx, S., Rowe, L., Day, T., 2003. Condition-dependent sexual selection can accelerate adaptation. *Evolutionary Ecology Research* 5, 867–881.
- Luttbeg, B., 2002. Assessing the robustness and optimality of alternative decision rules with varying assumptions. *Animal Behaviour* 63, 805–814.
- Lynch, M., Walsh, B., 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer, Sunderland, USA.
- Maynard Smith, J., 1976. Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57 (1), 239–242.
- Maynard Smith, J., 1978. The handicap principle: a comment. *Journal of Theoretical Biology* 70 (2), 251–252.
- Maynard Smith, J., 1985. Mini review. Sexual selection, handicaps and true fitness. *Journal of Theoretical Biology* 115, 1–8.
- Maynard Smith, J., 1991. Theories of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 6 (5), 146–151.
- Maynard Smith, J., Price, G. R., 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18.
- Mazalov, V., Perrin, N., Dombrovsky, Y., 1996. Adaptive search and information updating in sequential mate choice. *The American Naturalist* 148 (1), 123–137.
- Mead, L. S., Arnold, S. J., 2004. Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 264–271.
- Mhatre, N., Balakrishnan, R., 2008. Predicting acoustic orientation in complex real-world environments. *The Journal of Experimental Biology* 211, 2779–2785.
- Milinski, M., 2006. The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37, 159–186.
- Milinski, M., Bakker, T. C. M., 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature* 344, 330–333.
- Milinski, M., Bakker, T. C. M., 1992. Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 259 (1329), 229–233.
- Miller, C. W., Moore, A. J., 2007. A potential resolution to the lek paradox through indirect genetic effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1279–1286.
- Miller, G. F., 2001. *The Mating Mind*. Anchor Books, New York.
- Mitani, J. C., 1985. Mating behaviour of male orangutans in the Kutai game reserve, Indonesia. *Animal Behaviour* 33 (2), 392–402.
- Motro, U., 1982. The courtship handicap—phenotypic effect. *Journal of Theoretical Biology* 97 (2), 319–324.
- Murphy, C. G., 1998. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution* 52 (1), 8–18.
- Murphy, C. G., Gerhardt, H. C., 2000. Mating preference functions of individual female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*, for two properties of male advertisement calls. *Evolution* 54 (2), 660–669.

- Murphy, C. G., Gerhardt, H. C., 2002. Mate sampling by female barking treefrogs (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology* 13 (4), 472–480.
- Møller, A. P., Legendre, S., 2001. Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* 92, 27–34.
- Nieuwenhuis, B. P., Debets, A. J., Aanen, D. K., 2009. Sexual selection in fungi : female choice and male-male competition. Dans : poster au congrès ESEB, Turin, Italie.
- O'Donald, P., 1962. The theory of sexual selection. *Heredity* 17, 541–552.
- O'Donald, P., 1967. A general model of sexual and natural selection. *Heredity* 22, 499–518.
- O'Donald, P., 1990. Fisher's contributions to the theory of sexual selection as the basis of recent research. *Theoretical Population Biology* 38 (3), 285–300.
- Palokangas, P., Alatalo, R. V., Korpimäki, E., 1992. Female choice in the kestrel under different availability of mating options. *Animal Behaviour* 43 (4), 659–665.
- Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M., Tregenza, T., 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (7), 364–371.
- Partridge, L., 1980. Mate choice increases a component of offspring fitness in fruit flies. *Nature* 283, 290–291.
- Pekalski, A., 2007. Simple model of mating preference and extinction risk. *International Journal of Modern Physics C* 18 (10), 1619–1625.
- Perrill, S. A., Gerhardt, H. C., Daniel, R., 1978. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). *Science* 200 (4346), 1179–1180.
- Petrie, M., Hall, M., Halliday, T., Budgey, H., Pierpoint, C., 1992. Multiple mating in a lekking bird : why do peahens mate with more than one male and with the same male more than once? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31 (5), 349–358.
- Petrie, M., Roberts, G., 2007. Sexual selection and the evolution of evolvability. *Heredity* 98, 198–205.
- Phelps, S. M., Rand, A. S., Ryan, M. J., 2006. A cognitive framework for mate choice and species recognition. *The American Naturalist* 167 (1), 28–42.
- Pizzari, T., 2001. Indirect partner choice through manipulation of male behaviour by female fowl, *Gallus gallus domesticus*. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 268 (1463), 181–186.
- Pomiankowski, A., 1987a. The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology* 128 (2), 195–218.
- Pomiankowski, A., 1987b. Sexual selection : The handicap principle does work – sometimes. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 231, 123–145.
- Pomiankowski, A., Iwasa, Y., 1993. Evolution of multiple sexual preferences by Fisher's runaway process of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 253 (1337), 173–181.
- Pomiankowski, A., Iwasa, Y., 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 (9), 5106–5111.
- Pomiankowski, A., Iwasa, Y., Nee, S., 1991. The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. *Evolution* 45 (6), 1422–1430.
- Pomiankowski, A., Møller, A. P., 1995. A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 260, 21–29.
- Price, T., Schluter, D., Heckman, N. E., 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society* 48, 187–211.
- Proctor, H. C., 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator* : males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour* 42, 589–598.
- Pryke, S. R., Griffith, S. C., 2007. The relative role of male vs. female mate choice in maintaining assortative pairing among discrete colour morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 1512–1521.
- Pryke, S. R., Griffith, S. C., 2009. Socially mediated trade-offs between aggression and parental effort in competing color morphs. *The American Naturalist* 174 (4), 455–464.
- Quader, S., 2005. Mate choice and its implications for conservation and management. *Current Science* 89 (7), 1220–1229.
- Qvarnström, A., Brommer, J. E., Gustafsson, L., 2006. Testing the genetics underlying the co-evolution of mate choice and ornament in the wild. *Nature* 441, 84–86.
- Qvarnström, A., Forsgren, E., 1998. Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology and Evolution* 13 (12), 498–501.
- Radwan, J., 2008. Maintenance of genetic variation in sexual ornaments : a review of the mechanisms. *Genetica* 134 (1), 113–127.
- Real, L., 1990. Search theory and mate choice. i. models of single-sex discrimination. *The American Naturalist* 136 (3), 376–405.
- Real, L. A., 1991. Search theory and mate choice. ii. mutual interaction, assortative mating, and equilibrium variation in male and female fitness. *The American Naturalist* 138 (4), 901–917.
- Real, L. A., 1993. Toward a cognitive ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (11), 413–417.
- Reaney, L. T., 2009. Female preference for male phenotypic traits in a fiddler crab : do females use absolute or comparative evaluation? *Animal Behaviour* 77, 139–143.
- Reichard, M., Comber, S. C. L., Smith, C., 2007. Sneaking from a female perspective. *Animal Behaviour* 74, 679–688.
- Reid, J. M., 2007. Secondary sexual ornamentation and non-additive genetic benefits of female mate choice. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 274, 1395–1402.
- Reynolds, J. D., Gross, M. R., 1990. Costs and benefits of female mate choice : is there a lek paradox? *The American Naturalist* 136 (2), 230–243.
- Reynolds, J. D., Gross, M. R., 1992. Female mate preference enhances offspring growth and reproduction in a fish, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 250, 57–62.

- Robertson, J. G., 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevis*. *Animal Behaviour* 39 (4), 639–645.
- Rodd, F. H., Hughes, K. A., Grether, G. F., Baril, C. T., 2002. A possible non-sexual origin of mate preference : are male guppies mimicking fruit ? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 269, 475–481.
- Rogers, D. W., Greig, D., 2009. Experimental evolution of a sexually selected display in yeast. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 276, 543–549.
- Rowe, L., Houle, D., 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 263, 1415–1421.
- Ryan, M. J., Akre, K. L., Kirkpatrick, M., 2007. Mate choice. *Current Biology* 17 (9), R313–R316.
- Ryan, M. J., Fox, J. H., Wilczynski, W., Rand, A. S., 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Phyllorhina pustulosus*. *Nature* 343, 66–67.
- Ryan, M. J., Keddy-Hector, A., 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American Naturalist* 139, S4–S35.
- Ryan, M. J., Rand, A. S., 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47 (2), 647–657.
- Scheuber, H., Jacot, A., Brinkhof, M. W. G., 2004. Female preference for multiple condition-dependent components of a sexually selected signal. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 271, 2453–2457.
- Schuck-Paim, C., Pompilio, L., Kacelnik, A., 2004. State-dependent decisions cause apparent violations of rationality in animal choice. *PLoS Biology* 2 (12), 2305–2315.
- Searcy, W. A., 1979. Female choice of mates : a general model for birds and its application to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The American Naturalist* 114 (1), 77–100.
- Searcy, W. A., 1982. The evolutionary effects of mate selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 57–85.
- Servedio, M. R., Lande, R., 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution* 60 (4), 674–685.
- Shafir, S., 1994. Intransitivity of preferences in honey bees : support for 'comparative' evaluation of foraging options. *Animal Behaviour* 48 (1), 55–67.
- Shelly, T. E., Bailey, W. J., 1992. Experimental manipulation of mate choice by male katydids : the effect of female encounter rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30, 277–282.
- Siitari, H., Alatalo, R. V., Halme, P., Buchanan, K. L., Kilpimaa, J., 2007. Color signals in the black grouse (*Tetrao tetrix*) : signal properties and their condition dependency. *The American Naturalist* 169, S81–S92.
- Siller, S., 1998a. A note on errors in Grafen's strategic handicap models. *Journal of Theoretical Biology* 195, 302–306.
- Siller, S., 1998b. The epistatic handicap principle does work. *Journal of Theoretical Biology* 191 (2), 141–161.
- Simmons, L. W., 1987. Female choice contributes to offspring fitness in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (de Geer). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21 (5), 313–321.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J. T., Stenmark, G., Breiehagen, T., 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 36, 433–442.
- Smith, C., Barber, I., Wootton, R. J., Chittka, L., 2004. A receiver bias in the origin of three-spined stickleback mate choice. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 271 (1542), 949–955.
- Smith, C., Greig, D., sous presse. The yeast sex pheromone is an honest signal of mate quality. *Nature Genetics*.
- Smuts, B. B., Smuts, R. W., 1993. Male-aggression and sexual coercion of females in nonhuman-primates and other mammals - evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior* 22, 1–63.
- Sterck, E. H., Willems, E. P., van Hooft, J. A., Wich, S. A., 2005. Female dispersal, inbreeding avoidance and mate choice in Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). *Behaviour* 142, 845–868.
- Tallamy, D. W., Powell, B. E., McClafferty, J. A., 2002. Male traits under cryptic female choice in the spotted cucumber beetle (Coleoptera : Chrysomelidae). *Behavioral Ecology* 13 (4), 511–518.
- Taylor, P. D., Williams, G. C., 1982. The lek paradox is not resolved. *Theoretical Population Biology* 22 (3), 392–409.
- Thornhill, R., 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *The American Naturalist* 122 (6), 765–788.
- Thurstone, L., 1927. A law of comparative judgement. *Psychological Review* 34, 278–286.
- Tovee, M. J., Reinhardt, S., Emery, J. L., Cornelissen, P. L., 1998. Optimum body-mass index and maximum sexual attractiveness. *The Lancet* 352 (9127), 548–548.
- Train, K. E., 2003. Discrete choice methods with simulation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Trivers, R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. Dans : Campbell, B. G. (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man : The Darwinian Pivot*. Transaction Publishers, New Brunswick, New Jersey, pp. 136–179.
- Tversky, A., Kahneman, D., 1981. The framing of decisions and the psychology of choice. *Science* 211, 453–458.
- Uy, J. A. C., Patricelli, G. L., Borgia, G., 2001. Complex mate searching in the satin bowerbird *Ptilonorhynchus violaceus*. *The American Naturalist* 158 (5), 530–542.
- Wade, M. J., Shuster, S. M., 2004. Sexual selection : harem size and the variance in male reproductive success. *The American Naturalist* 164 (4), E83–E89.
- Wagner, W. E. J., 1998. Measuring female mating preferences. *Animal Behaviour* 55, 1029–1042.
- Waite, T. A., 2001. Intransitive preferences in hoarding gray jays (*Perisoreus canadensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50, 116–121.

- Warner, R. R., Shapiro, D. Y., Marcanato, A., Petersen, C. W., 1995. Males with highest mating success convey the lowest fertilization benefits to females. *Proceedings : Biological Sciences* 262 (1364), 135–139.
- Waser, N. M., Price, M. V., 1993. Crossing distance effects on prezygotic performance in plants : an argument for female choice. *Oikos* 68 (2), 303–308.
- Weeden, J., Sabini, J., 2005. Physical attractiveness and health in western societies : A review. *Psychological Bulletin* 131 (5), 635–653.
- Wickman, P.-O., Jansson, P., 1997. An estimate of female mate searching costs in the lekking butterfly *Coenonympha pamphilus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40 (5), 321–328.
- Widemo, F., Sæther, S. A., 1999. Beauty is in the eye of the beholder : causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (1), 26–31.
- Wiegmann, D. D., Angeloni, L. M., 2007. Mate choice and uncertainty in the decision process. *Journal of Theoretical Biology* 249 (4), 654–666.
- Wiegmann, D. D., Real, L. A., Capone, T. A., Ellner, S., 1996. Some distinguishing features of models of search behavior and mate choice. *The American Naturalist* 147 (2), 188–204.
- Wilczynski, W., Rand, A. S., Ryan, M. J., 1999. Female preferences for temporal order of call components in the túngara frog : a bayesian analysis. *Animal Behaviour* 58, 841–851.
- Wiley, R. H., Poston, J., 1996. Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution* 50 (4), 1371–1381.
- Willson, M. F., 1994. Sexual selection in plants : perspective and overview. *The American Naturalist* 144, S13–S39.
- Wong, B. B. M., Candolin, U., 2005. How is female mate choice affected by male competition ? *Biological Reviews* 80 (4), 559–571.
- Yamazaki, K., Beauchamp, G. K., Kupniewski, D., J. Bard, L., Thomas, E. A. B., 1988. Familial imprinting determines h-2 selective mating preferences. *Science* 240 (4857), 1331–1332.
- Zahavi, A., 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53 (1), 205–214.
- Zahavi, A., 1977. The cost of honesty. *Journal of Theoretical Biology* 67, 603–605.

ANNEXES

A.1 ARTICLE 1 :

Height and body mass influence on human body outlines : a quantitative approach using an elliptic Fourier analysis

Alexandre Courtiol, Jean Baptiste Ferdy, Bernard Godelle, Michel Raymond & Julien Claude

Article sous presse chez *American Journal of Physical Anthropology*

Résumé : Many studies use representations of human body outlines to study how individual characteristics, such as height and body mass, affect perception of body shape. These typically involve reality-based stimuli (e.g., pictures) or manipulated stimuli (e.g., drawings). These two classes of stimuli have important drawbacks that limit result interpretations. Realistic stimuli vary in terms of traits that are correlated, which makes it impossible to assess the effect of a single trait independently. In addition, manipulated stimuli usually do not represent realistic morphologies. We describe and examine a method based on elliptic Fourier descriptors to automatically predict and represent body outlines for a given set of predicted variables (e.g., sex, height and body mass). We first estimate whether these predictive variables are significantly related to human outlines. We find that height and body mass significantly influence body shape. Unlike height, the effect of body mass on shape differs between sexes. Then, we show that we may easily build a statistical model that creates hypothetical outlines for an arbitrary set of covariates. These statistically computed outlines are quite realistic and may be used as stimuli in future studies.

- 1
2 1 Height and Body Mass Influence on Human Body Outlines: a Quantitative Approach Using an Elliptic
3
4 2 Fourier Analysis.
5
6
7 3
8
9 4 2. Alexandre Courtiol^{a,b}, Jean Baptiste Ferdy^{a,b}, Bernard Godelle^{a,b}, Michel Raymond^{a,b} and Julien
10
11 5 Claude^{a,b}.
12
13
14 6
15
16 7 3.
17
18 8 ^a Université Montpellier 2. Place Eugène Bataillon, C.C. 065, 34095 Montpellier cedex 05, France.
19
20 ^b Institut des Sciences de l'Evolution (UM2-CNRS). Place Eugène Bataillon, C.C. 065, 34095
21 9
22 Montpellier cedex 05, France.
23 10
24
25
26 11
27
28 12 4. 20 text pages, 1 table and 3 figures.
29
30 13
31
32 14 5. Abbreviated Title: Height, BMI and the Shape of the Human Body.
33
34
35 15
36
37 16 6. Key words: Morphometry; Human shape.
38
39
40 17
41
42 18 7. Alexandre Courtiol / Université Montpellier 2; CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution, Equipe
43
44 19 Génétique de l'Adaptation, C.C. 065, Place Eugène Bataillon 34095 Montpellier cedex 05, France /
45
46 +33467144966 / alexandre.courtiol@univ-montp2.fr
47 20
48
49 21
50
51 22 8. Ministère de l'Education Nationale (France) studentship award.
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2 23 **ABSTRACT**
3
4
5 24
6
7 25

8
9 26 Many studies use representations of human body outlines to study how individual
10
11 27 characteristics, such as height and body mass, affect perception of body shape. These typically involve
12
13 28 reality-based stimuli (e.g., pictures) or manipulated stimuli (e.g., drawings). These two classes of
14
15 29 stimuli have important drawbacks that limit result interpretations. Realistic stimuli vary in terms of
16
17 30 traits that are correlated, which makes it impossible to assess the effect of a single trait independently.
18
19 31 In addition, manipulated stimuli usually do not represent realistic morphologies. We describe and
20
21 32 examine a method based on elliptic Fourier descriptors to automatically predict and represent body
22
23 33 outlines for a given set of predicted variables (e.g., sex, height and body mass). We first estimate
24
25 34 whether these predictive variables are significantly related to human outlines. We find that height and
26
27 35 body mass significantly influence body shape. Unlike height, the effect of body mass on shape differs
28
29 36 between sexes. Then, we show that we can easily build a regression model that creates hypothetical
30
31 37 outlines for an arbitrary set of covariates. These statistically computed outlines are quite realistic and
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2 38
3
4 39 Stature and body mass are the two most important determinants of human body shape (Azouz et
5 al., 2005). Beyond the proximate descriptive interest in assessing the effects of these two characteristics
6
7 40 on body outlines, studying these variations is crucial to understand various behaviors, such as mate
8
9 41 choice or eating disorders, that are based on body shape perception (e.g., Tovée et al., 1998;
10
11 42 Pawlowski, 2003; Farrell et al., 2005).
12
13
14 43

15
16 44 Empirical studies of the influence of height and/or mass on body shape perception often consist
17
18 45 of asking people to evaluate or manipulate representations of body shapes. Such studies traditionally
19
20 46 use two main classes of stimuli: reality-based stimuli (such as photographs, video, or 3D body scans)
21
22 47 and manipulated stimuli (such as drawings or transformed pictures). Reality-based stimuli have two
23
24 48 main limitations: they are difficult to collect in large numbers, and they exhibit many traits that are
25
26 49 correlated. Assessing the influence of one of these traits while keeping all others constant is thus
27
28 50 impossible. Manipulated stimuli are more useful for studying the independent influences of different
29
30 51 factors because a researcher may constrain some morphological dimensions while varying others.
31
32 52 Unfortunately, creating realistic stimuli (for example, using drawings) is difficult because manually
33
34 53 constraining certain morphological dimensions requires comprehensive anatomical knowledge. For
35
36 54 instance, Singh (1993) designed drawn stimuli such that the waist-to-hip ratio varies independently
37
38 55 from the Body Mass Index (BMI); however, the variation in Perimeter Area Ratio (PAR) among these
39
40 56 figures indicates that their BMI values do vary (Tovée and Cornelissen, 1999). To summarize, both
41
42 57 reality-based and manipulated stimuli have drawbacks, which limit the biological significance of
43
44 58 studies that use them.
45
46
47
48
49
50

51 59 In this work, we present and evaluate a method to visualize the independent influence of height
52
53 60 and body mass (expressed as BMI) on body shape as represented by the body outline, while respecting
54
55 61 the natural relationships between these variables and other traits as much as possible. Among
56
57 62 morphometric methods dedicated to outline analyses, elliptic Fourier analysis (Kuhl and Giardina,
58
59
60

1982), and sliding-semi landmarks Procrustes methods (Bookstein, 1996; Green, 1996; Sampson et al., 1996) are nowadays the most commonly in use. Here, we choose a method that relies on elliptic Fourier analysis because it allows to considerably reduce the number of shape parameters in adjusting a function series to a given outline. Two steps are involved: (1) the quantitative description of outlines extracted from a picture database based on this Fourier analysis and (2) the statistical prediction of the geometry of hypothetical body outlines, to visualize how height and BMI may influence body shape. We will describe these two steps in two separate sections.

Describing body shape using elliptic Fourier descriptors

Fourier analysis is the decomposition of a mathematical function (or signal) into a sum of periodic functions. This technique has many applications in physics and mathematics, but it can also be used in various biological fields. Here, we use an elliptic Fourier shape analysis, developed to describe the shape of a two-dimensional closed curve in the Cartesian coordinate system (Kuhl and Giardina, 1982). More precisely, we can characterize the x and y coordinates as a function of the curvilinear abscissa t (the net distance on the outline from the starting point), and these functions can be decomposed according to the following Fourier series expansions:

$$x(t) = a_0 + \sum_{n=1}^N \left\{ a_n \cos \frac{2\pi n t}{T} + b_n \sin \frac{2\pi n t}{T} \right\}$$

$$y(t) = c_0 + \sum_{n=1}^N \left\{ c_n \cos \frac{2\pi n t}{T} + d_n \sin \frac{2\pi n t}{T} \right\}$$

For any particular harmonic, these equations define an ellipse in the xy -plane. The parameters a_0 and b_0 define the coordinates of the centroid of the outline, and T corresponds to the outline perimeter. For each harmonic rank (n), four parameters of Fourier coefficients parameterize the corresponding ellipse: a_n , b_n , c_n and d_n . These parameters are called the Elliptic Fourier Descriptors (EFDs; see Kuhl

1
2 86 and Giardina, 1982 for details). The method consists of the decomposition of a closed curve into a sum
3
4
5 87 of harmonically related ellipses of increasing order. These ellipses become progressively smaller as
6
7 88 they describe the outline in greater detail, with the maximal harmonic rank used (N) defining the degree
8
9 89 of precision of the outline approximation. The position of any point on an outline can be approximated
10
11 90 by the net displacement of a point traveling around the series of superimposed and successively smaller
12
13
14 91 ellipses.

15
16 92 The elliptic Fourier shape analysis does not require points defining the outline to be equally
17
18 93 spaced, and these points do not need to be homologous between individuals. Furthermore, this method
19
20
21 94 can be applied to very complex curves, in contrast with other morphometric methods that describe
22
23 95 outlines using Fourier analysis (for example, Fourier analysis based on the variation of radii).
24
25
26 96 Moreover, if the resulting EFDs are normalized, then the parameters of Fourier coefficients will be
27
28 97 invariant to size, rotation and starting position. The Fourier parameters (that is, the harmonic
29
30 98 coefficients) can thus be used as shape descriptors. All these advantages explain why researchers often
31
32
33 99 prefer the EFD approach over other ways to analyze complex and closed outlines (Rohlf and Archie,
34
35 100 1984; Crampton, 1995).

36
37 101 An early application of EFDs in biology was the quantification of morphological distances
38
39
40 102 between individuals in the context of a taxonomic perspective (e.g., Rohlf and Archie, 1984; Jensen et
41
42 103 al., 2002; Grey et al., 2008). Indeed, a quantitative intra- versus inter-specific assessment of shape
43
44
45 104 variation can help discriminate between closely related taxa. EFDs have also been used to study
46
47 105 whether outline geometry may be related to some other factor. Such studies have investigated the
48
49 106 influence of fruit outline on wind dispersion (Goto et al., 2005) or the influence of flower outline on
50
51
52 107 attracting pollinators (Yoshioka et al., 2007). EFDs also help clarify the relative influence of
53
54 108 environment and genetics on shape variation (e.g., Yoshioka et al., 2004). Anthropologists have used
55
56 109 EFDs to describe shape variation (e.g., Friess and Baylac, 2003; Christensen, 2004). They also used
57
58
59 110 EFDs to study the patterns of differentiation between primate sexes and taxa (e.g., Lestrel et al., 1993,
60

1
2 111 2005; Schmittbuhl et al., 2007) and to assess whether some characteristics can be used to discriminate
3
4 112 between taxa derived from bone remains (e.g., Bailey and Lynch, 2005; Schmittbuhl et al., 2007). Here,
5
6
7 113 we present the first attempt to apply EFDs to assess the inter-individual variability of human body
8
9 114 outlines.

10 11 12 115 13 14 116 **MATERIAL AND METHODS**

15 16 117 17 18 19 118 **Outline material**

20
21 119 We used royalty-free licensed pictures of subjects downloaded from an online database as the
22
23 120 raw material to study body shape (“Character photo references for 3D artists and game developers”,
24
25 121 2008). We only selected frontal-view pictures of individuals without significant injuries, standing
26
27 122 upright and entirely nude; individuals with dwarfism were excluded. An additional selection criterion
28
29 123 was the availability of personal data – namely, height and body mass – for these individuals. 51 men
30
31 124 and 75 women satisfied the criteria for inclusion at the time of our study (February 2008). We delimited
32
33 125 outlines from the original pictures with a virtual paintbrush in the GIMP 2.4 image processing program
34
35 126 (Kimball et al., 1995-2008). We removed hands, male genitalia, and hair from outlines, in order to
36
37 127 suppress variation that was outside the scope of the present study. All pictures were then transformed
38
39 128 into the portable anymap file format (*.pnm) using the ImageMagick 6.3.7 software (1999-2008).
40
41 129 Pictures were then loaded and binarized using the R 2.8 statistical software (R Development Core
42
43 130 Team, 2008) using functions from the *pixmap* package (see Claude, 2008 for implementation details).
44
45 131 We also performed all subsequent analyses in R; hereafter we use italics to indicate all R functions. All
46
47 132 software used is open-source and freely available on the Web. The scripts used in this study are all
48
49 133 available upon request.
50
51
52
53
54
55
56
57 134
58
59 135
60

60 **Digitization**

1
 2 136 We digitized outlines with the *Conte()* function designed by Claude (2008). Starting from an
 3
 4 137 arbitrary point, this function computes the x and y coordinates for each pixel of the outline. It always
 5
 6 138 computes coordinates counter-clockwise. In this study, we determined outlines directly from pixel
 7
 8
 9 139 coordinates. The length of the digitized outlines ranged from 1971 to 4377 pixels (mean \pm SD = $3245 \pm$
 10
 11
 12 140 730). Smoothing the outline or using an equal sub-sample of pseudo-landmarks for all outlines, as
 13
 14 141 suggested by Haines and Crampton (2000), failed to produce substantial differences (details not
 15
 16 142 shown).

21 144 EFD computation

22
 23
 24 145 Since different individuals were photographed under different conditions (variable distance
 25
 26 146 between each individual and the camera, variable orientation of the camera), we favored the normalized
 27
 28 147 version of EFD (hereafter called NEFD). Indeed, the coefficients of any Fourier series can only be
 29
 30
 31 148 influenced by body outlines, and/or not by the effects of scaling, rotation, translation, and choice of
 32
 33 149 starting point. This condition is necessary because our procedures involve the computation of statistics
 34
 35 150 based on EFDs that are simultaneously obtained from different individuals. There are several ways to
 36
 37
 38 151 normalize EFDs; we chose to normalize them with the traditional approach described in Kuhl and
 39
 40 152 Gardiana, 1982 (setting the starting point on the major axis of the first ellipse, and using the length of
 41
 42 153 its semi-major axis as a size standard), because human size is often measured as stature, which is best
 43
 44
 45 154 approximated using the major axis of the first ellipse. We computed the NEFDs with the *NEF()*
 46
 47 155 function (Claude, 2008). This function calls another function (*efourier()*) that computes the parameters
 48
 49
 50 156 a_0 , b_0 , a_n , b_n , c_n and d_n of the equations presented above. Then, we normalized the parameters of the
 51
 52 157 Fourier coefficients using this equation:

$$\begin{bmatrix} A_n & B_n \\ C_n & D_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos(\psi) & \sin(\psi) \\ -\sin(\psi) & \cos(\psi) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_n & b_n \\ c_n & d_n \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \cos(n\theta) & -\sin(n\theta) \\ \sin(n\theta) & \cos(n\theta) \end{bmatrix}$$

1
2 159 where A_n , B_n , C_n and D_n correspond to the NEFD for the n -th harmonic. Normalization involves ψ , the
3
4 160 rotation angle of the first ellipse, and θ , the rotation angle of the starting point from the intersection of
5
6
7 161 the ellipse with its major axis (for details, see Kuhl and Giardina 1982; Ferson et al. 1985). The three
8
9 162 coefficients associated with the first harmonic are constrained accordingly: $A_1=1$, $B_1=0$ and $C_1=0$. The
10
11 163 remaining D_1 is associated with the harmonic eccentricity and represents, roughly, the net width-to-
12
13
14 164 length ratio of the object. D_1 should therefore highly correlate with the BMI information in the outline.
15

18 19 166 **Influence of the number of harmonics considered**

21 167 The maximum number of harmonics (N) that can be computed for any outline is constrained by
22
23 168 the Nyquist theorem. This corresponds to half the total number of outline coordinates, hereafter called
24
25
26 169 N_{\max} (Crampton, 1995). If N_{\max} harmonics are considered, the approximated outline passes exactly
27
28 170 through all points defining the original outline. If $N < N_{\max}$, then the approximation loses some of the
29
30
31 171 shape information. However, the amount of shape information described by each partial sum decreases
32
33 172 with the harmonic order, and much of the shape information can be summarized by a finite number of
34
35 173 Fourier coefficients. It is therefore important to explore the relationship between an increasing
36
37
38 174 cumulative set of harmonics and the appearance of the reconstructed outlines obtained by using the
39
40 175 inverse Fourier transform.

42 176 To limit the harmonic set according to shape information, we can analyze the Fourier power
43
44
45 177 spectrum that is obtained by comparing the harmonic rank n with the harmonic power:

$$48 \text{ 178 } \text{power}_n = \frac{A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2}{2}$$

51 179 Hence, for any outline, we can estimate the harmonic rank necessary to reach a given proportion of the
52
53 180 total power:

$$57 \text{ 181 } \text{relative power}_N = \frac{\sum_{n=1}^N \{A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2\}}{\sum_{n=1}^{N_{\max}} \{A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2\}}$$

1
2 182 Hence, for all individuals, we computed harmonic ranks corresponding to reconstructed outlines
3
4 183 that reach 90%, 99%, 99.9%, 99.99%, 99.999% and 99.9999% of the total power. Note that, because of
5
6
7 184 normalization, A_1 , B_1 and C_1 need not be incorporated into the power analysis. Then, we approximated
8
9 185 the original outline of a random individual using the average number of harmonics obtained from the
10
11
12 186 relative power analysis. Finally, we reconstructed the six corresponding approximated outlines using
13
14 187 the *iefourier()* function, which performs reverse Fourier transforms (Claude, 2008), and we plotted the
15
16 188 results using the *plot()* function (Fig. 1). Note that the number of harmonics used in this analysis is 895;
17
18
19 189 this number is constrained by the shortest length of digitized outlines. As a consequence, for all
20
21 190 reconstructions in this study, outlines are traced from 1970 pixel coordinates: that is, we used twice the
22
23 191 number of harmonics.

28 193 Shape analysis

29
30 194 To assess the influence of height, mass and sex on body shape, we performed a multivariate
31
32
33 195 regression analysis using the *lm()* function. We summarized the Fourier coefficient set using a Principal
34
35 196 Component Analysis on their variance-covariance. We performed the PCA with the *prcomp()* function,
36
37
38 197 and we selected the first five components to explain more than 90% of the overall inter-individual
39
40 198 variation. We used these principal components as the dependent variables of the regression. Covariates
41
42 199 considered in the model are the sex, the height and the BMI. We also considered the between-arm angle
43
44
45 200 and the between-leg angle to account for posture variations between subjects. Because normalizing
46
47 201 EFDs constrains the length of the major axis of the first ellipse, the influence of the height covariates in
48
49 202 this analysis cannot account for size differences; instead, the height covariate can only account for
50
51
52 203 morphological differences in the shape *per se*. We considered the sex covariate both as a single effect
53
54 204 and as an interaction with the other covariates (see Table 1). We measured angles using imageJ 1.37
55
56 205 (Abramoff et al., 2004) software. To assess the influence of covariates, we performed a test based on
57
58
59 206 the Pillai-Bartlett statistic using the *anova.mlm()* function in R.
60

RESULTS

Cumulative power accounting for 90%, 99%, 99.9%, 99.99%, 99.999% and 99.9999% of the total power is reached for 4, 7, 19, 36, 79 and 316 harmonics on average, respectively. Hence, a small number of harmonics can capture most of the variance in shape information between individuals. Even though only seven harmonics create an approximated outline that captures 99% of the variance, a simple visual inspection shows that stimuli obtained are not satisfactory to be used in shape perception studies relying on visual assessment (Fig. 1): the corresponding reconstructed outline seems closer to an elongated starfish than to a human outline (for illustration, see Patrick Star in Hillenberg, 1999).

Table 1 summarizes results pertaining to the influence of individual characteristics on body shape. All single effects except for between-leg angle appear to significantly influence outline geometry. The high F -values obtained for between-arm angle show that there is substantial variation correlated with arm position between individuals in our data set. We found a weakly significant effect for height (Table 1). This cannot correspond to a difference in stature, as we analyzed normalized EFDs (see “Methods”), but indicates that some other aspects of body shape correlate with size. Height is significantly correlated with outline geometry, but this relationship is independent of sex (Table 1). By contrast, BMI is related to body shape and interacts with sex, meaning that females and males had different relationships between BMI and body shape. The influence of sex on shape is therefore complex, because both direct and indirect effects (interactions with BMI but also with position angles) are present. For this reason, we will study the outlines of men and women in different models in the next section.

Visualization of height and BMI effects on body shape

1
2 232 As noted by Crampton (1995), one of the most interesting properties of Fourier methods like
3
4 233 NEFD is that it is possible to invert the Fourier transform and reconstruct an outline from a set of
5
6
7 234 Fourier coefficients. He notes, “*This property allows one to average Fourier coefficients from a large*
8
9 235 *number of outlines and generate an 'average shape' for a given population of fossils*” (Crampton,
10
11 236 1995). Monti et al. (2001) showed that this property can be extended to visualize the influence of any
12
13
14 237 variable of interest on the shape. Indeed, once we obtain the quantitative description of outline shapes
15
16 238 from NEFDs (*cf.* the first section), we could also model the relationship between individual
17
18 239 characteristics and their outline geometry as quantified by NEFDs. We can also model the shape of an
19
20
21 240 individual with characteristics that are not explicit in the data set. This is possible because a regression
22
23 241 model is simply a set of functions that relate the explanatory variables (in our case the between-arm
24
25
26 242 angle, the between-leg angle, the height and the BMI of the subjects) to a dependent variable (the
27
28 243 NEFDs as estimated in the previous section). The model can therefore predict the NEFDs for any
29
30 244 arbitrary set of explanatory variable values, provided that these values are within the range of the
31
32
33 245 values that are actually present in the data set. The predicted NEFDs can then be used to draw the
34
35 246 contour of a hypothetical person with the chosen values of explanatory variables.

37 247 In the following section, we will use a single set of functions to describe the relationship
38
39
40 248 between the NEFDs and our explanatory variables. It is not possible to find such a set that exactly
41
42 249 predicts the observed NEFDs for all the individuals in our data set. This might be because the shape of
43
44
45 250 each individual is influenced by characteristics that we have not considered in our model. This might
46
47 251 also be because our regression model only approximates the actual relationship between explanatory
48
49 252 variables and NEFDs. For all these reasons, the only result that we can actually produce is the set of
50
51
52 253 functions that best predict the NEFDs for the individuals in our data set. This prediction is the one that
53
54 254 best fits the constraints that relate the various aspects of body shape. We will use this method to study
55
56 255 the effect of height and BMI on body shape, while also investigating the accuracy of the predictive
57
58
59 256 tool.
60

MATERIAL AND METHODS

Statistical modeling

In the first part of this study, we showed that an individual's sex has a complex influence on body shape; hence, we created two different multivariate linear models (one for each sex) to predict the influence of individual characteristics on outline geometry. As in the previous section, we fitted models using the *lm()* function, but, since it was not necessary to limit the analysis to the first terms in the Fourier series, the NEFD were directly used as the dependent variables. Again, we choose the maximal number of harmonics to match the smallest Nyquist frequency defined by the shortest outline length ($N = 985$). Covariates of the models include the height, the BMI, the between-arm angle and the between-leg angle. The goal is to estimate, from the regression, the location parameters of normalized Fourier coefficients on covariates, but not to estimate the standard error as a means of testing the significance of their effects. Therefore, each multivariate model is equivalent to the set of all single regressions of each NEFD on covariates (Gnanadesikan, 1977). Thus, each single regression can be expressed as:

$$Y_i = \alpha + \sum_j \{\beta_j X_{ij}\} + \varepsilon_i$$

where Y_i is one of the NEFDs for the individual i , and α is the average value of this NEFD across all individuals. β_j refers to location parameters for the j different covariates X_{ij} (describing the relationship between explanatory variables and Y_i), and ε_i is the residual (corresponding to the difference between predicted and actual NEFD values, assumed to be a Gaussian random variable with zero mean and a constant variance across all individuals).

Outline predictions

1
2 281 Having estimated the regression parameters for all regression models, we can predict the
3
4 282 NEFDs given any values for the previous covariates. We used the *predict.lm()* function to predict the
5
6
7 283 NEFDs given height, BMI and angle values. We used predicted Fourier coefficients to reconstruct
8
9 284 outlines by reverse Fourier series transforms using the *iefourier()* function (Claude, 2008). Before
10
11
12 285 plotting, we rescaled all outlines to obtain appropriate statures, since reconstructed outlines are initially
13
14 286 all the same size because of the normalization that constrains the length of the semi-major axis of the
15
16 287 first ellipse. To rescale outlines, we normalized the x and y coordinates of each outline pixel and
17
18
19 288 multiplied by the height value used for predictions. Figure 2 shows several examples of outline
20
21 289 predictions, for each sex, corresponding to different BMIs. The BMI values represented (17, 23 and 30
22
23 290 kg.m^{-2}) correspond respectively to underweight, normal, and overweight individuals according to cut-
24
25
26 291 off values given by the World Health Organization (<http://www.who.int/bmi/index.jsp?introPage=intro>
27
28 292 [3.html](http://www.who.int/bmi/index.jsp?introPage=intro3.html)).

33 294 Evaluation of the method

35 295 To quantitatively evaluate the performance of the method used to generate predictions, we
36
37
38 296 compared the original outlines to the corresponding predicted outlines for each individual in our
39
40 297 database; we calculated the corresponding predicted outline by predicting the outline of an average
41
42 298 individual with the same sex, height, BMI, between-leg angles and between-arm angles as the original
43
44
45 299 individual. We compared the original and predicted outlines using two different measures. One measure
46
47 300 is the area of the intersection between each original outline and each corresponding predicted outline.
48
49 301 The intersection area directly provides information about the quality of predictions, since any departure
50
51
52 302 of the predicted outlines from the original ones will create a non-null intersection area; this area
53
54 303 becomes increasingly large as the discrepancy between outlines increases. We used a second measure,
55
56 304 which is believed to influence perception, to assess prediction quality: the PAR (perimeter area ratio,
57
58
59 305 see Tovée et al., 1999). This measure seems to influence behavior based on the perception of body
60

1
2 306 shape; in addition, the high correlation between PAR and BMI in the context of upright frontal views
3
4 307 suggests that the PAR may provide a reliable visual proxy for BMI (Tovée et al., 1999). Thus,
5
6
7 308 comparing the PAR of the original outlines with the PAR of the predicted outlines allows for a
8
9 309 quantitative estimation of how perception of BMI will differ between the original and predicted
10
11 310 outlines. If the PAR is also correlated with height, then comparing PAR values may also estimate how
12
13
14 311 the perception of height would differ between the original and predicted outlines. We computed
15
16 312 correlations between PAR and height, and between PAR and BMI, by using the *cor.test()* function. We
17
18 313 used Spearman non-parametric correlation tests, which do not assume a linear relationship between
19
20
21 314 correlated variables. Once we determined PAR measures, we assessed the overall difference between
22
23 315 PAR values measured on the original outlines and PAR values measured on the predicted outlines in
24
25
26 316 each sex using a paired test of Wilcoxon using the *wilcox.test()* function. Then, to analyze whether or
27
28 317 not the quality of predictions varies with height and BMI values, we correlated absolute differences
29
30 318 between the PARs of predicted outlines and the PARs of the original outlines to height and BMI using
31
32
33 319 Spearman correlation tests.

34 35 320 36 37 321 **RESULTS**

38
39
40 322 The area of the intersection between silhouettes delimited by the original outlines and the
41
42 323 corresponding silhouettes delimited by the predicted outlines ranges 39.7–117 cm² for men and
43
44
45 324 30.0–182 cm² for women. It represents between 0.7 and 2.1% (for men), or between 0.7 and 3.9% (for
46
47 325 women), of the whole area measured on the original silhouettes.
48
49
50 326

51
52 327 The PAR correlates significantly with both height and BMI in our dataset (for the PAR-height
53
54 328 correlation in men $\rho = -0.36$; for the PAR-height correlation in women $\rho = -0.39$; for the PAR-BMI
55
56
57 329 correlation in men $\rho = -0.77$; and for the PAR-BMI correlation in women $\rho = -0.78$; with $P < 0.001$ for
58
59
60

1
2 330 all correlations). Figure 3 shows the relationship between PAR measures and BMI. This figure has a
3
4 331 clear outlier, corresponding to “Roman,” a man who is 149 cm tall with a mass of 69 kg, according to
5
6
7 332 the database. Such characteristics imply a BMI of 31 kg m^{-2} , yet this person does not appear to be
8
9 333 particularly overweight, or muscular, in the picture. Thus, either height, mass, or both, may have been
10
11 334 misreported in the database (we suspect that reported height is incorrect). Removing this individual has
12
13
14 335 only a negligible influence on the predicted outlines for other individuals. For instance, including or
15
16 336 excluding this outlier in the regression model leads to PAR measures on predicted outlines that are
17
18 337 similar (Wilcoxon paired test: $V = 758$, $P = 0.25$) and highly correlated (Spearman correlation test: $\rho =$
19
20
21 338 0.96 , $P < 0.001$). This suggests that the statistical approach used to predict the influence of individual
22
23 339 characteristics on body shape is, to some extent, robust to the presence of a few outliers in the data set.

24
25
26 340 Overall, the average PAR measured for predicted outlines is significantly lower than the average
27
28 341 PAR measured using the original outlines in both sexes (for men: mean PAR for predicted outlines =
29
30 342 $0.135 \pm 0.009 \text{ cm}^{-1}$; mean PAR for the original outlines = $0.143 \pm 0.012 \text{ cm}^{-1}$; Wilcoxon paired test:
31
32
33 343 $V = 1269$, $P < 0.001$; for women: mean PAR for predicted outlines = $0.144 \pm 0.016 \text{ cm}^{-1}$; mean PAR
34
35 344 for the original outlines = $0.153 \pm 0.017 \text{ cm}^{-1}$; Wilcoxon paired test: $V = 2758$, $P < 0.001$). We
36
37 345 detected no particular monotonic trend in the relationship between absolute PAR differences and height
38
39
40 346 or BMI in both sexes (for the absolute PAR difference-height correlation in men $\rho = -0.27$, $P = 0.06$;
41
42 347 for the absolute PAR difference-height correlation in women $\rho = -0.09$, $P = 0.45$; for the absolute PAR
43
44 348 difference-BMI correlation in men $\rho = -0.24$, $P = 0.09$; for the absolute PAR difference-BMI
45
46
47 349 correlation in women $\rho = -0.15$, $P = 0.19$; NB: for the data on men, we removed the outlier). Hence,
48
49 350 predicted outlines appear slightly biased toward the PAR and we found no effect of height or BMI on
50
51
52 351 this bias.

53
54 352
55

56 353

57
58

59 354

60

DISCUSSION

1
2 355 Our goal was to assess and visualize the influence of height and BMI on body outline. We
3
4 356 applied and evaluate the elliptic Fourier analysis in this respect. Our assessment of body shape
5
6
7 357 variation shows that height influences shape. In other words, even if we rescale to the same size body
8
9 358 outlines of different individuals whose statures differ, then outline geometries will continue to differ.
10
11
12 359 This effect is relatively weak, but it may still influence the results from previous studies that do not
13
14 360 consider this phenomenon; for instance, attractiveness studies that focus on the height effect usually
15
16 361 obtain different stimuli from isometric scaling from a single drawing (e.g., Pawlowski, 2003). Thus,
17
18
19 362 these stimuli do not reflect realistic body proportions between height and other morphological traits.
20
21 363 Moreover, results show that the influence of BMI on shape is strong and differs between the sexes. This
22
23 364 result is consistent with the fact that fat distribution differs between males and females (e.g.,
24
25
26 365 Heymsfield et al. 2005).

27
28 366 Exploring shape variation using Fourier analysis shows that posture differences between
29
30 367 individuals strongly influence outlines. Thus, controlling posture rigorously in a picture data set may
31
32
33 368 improve both the assessment and the visualization of factors that impact body shape. In addition, our
34
35 369 results show that although the shape information captured by NEFDs increases strongly with the
36
37
38 370 number of harmonics, a large number of harmonics (at least 50) seem to be necessary to represent
39
40 371 human body outlines as pertains to visual assessment. This suggests that humans can visually detect
41
42 372 subtle differences in shape, and this result underscores the need for stimuli for which the shape is as
43
44
45 373 realistic as possible in studying the influence of shape variation on perception.

46
47 374 To independently visualize the influence of height and BMI on body shape, we combined
48
49 375 elliptic Fourier analysis with regression modeling and inverse Fourier transforms to predict outlines
50
51
52 376 corresponding to any set of individual characteristics (sex, height and BMI). This approach, already
53
54 377 used by Monti et al. (2001) to study the form of genitalia of noctuid moths, seems to be effective in
55
56 378 evaluating human body shape. Indeed, analyzing predicted outlines demonstrates that the outlines
57
58
59 379 generated here are quite realistic. However, the perimeter-area ratio PAR used as a measure to estimate
60

1
2 380 the quality of predicted outlines, appears lower in the case of predicted outlines than for real outlines
3
4 381 (see Fig. 3). This may occur because, in the case of predicted outlines, shape variations, which are not
5
6
7 382 related to the characteristics considered in our model, are averaged. Therefore, predicted outlines
8
9 383 appear to be smoothed; this reduces local deformations, thereby decreasing the perimeter. Thus, rather
10
11 384 than seeing this difference as a bias in the method, we conclude that predicting outlines reduces the
12
13
14 385 amount of noise in shape variability. Our analysis suggests that the bias is independent of both height
15
16 386 and body mass. Therefore, these characteristics should not affect the potential influence of bias on
17
18
19 387 perception. Nonetheless, only experimental studies will yield further insights.
20

21 388 In conclusion, from a relatively small sample of photographs (51 men and 75 women), we can
22
23 389 predict body shape reliably. Our protocol lets the effects of different traits (such as height and mass) on
24
25
26 390 body shape to be objectively disambiguated. As such, the protocol could be useful in studies that use
27
28 391 stimuli to distinguish height and mass effects in the context of the relationship between BMI and
29
30 392 attractiveness, to cite one example. Moreover, the independent effect of one or several explanatory
31
32
33 393 variables on outline variation can be estimated and visualized, removing inter-individual variations due
34
35 394 to other (independent) factors. This prevents potential biases from confounding traits that occur when
36
37
38 395 photographs are used directly. Contrary to hand-made drawings, our outline construction process is
39
40 396 much less subjective. No drawing skills and no knowledge of human body proportions are required
41
42 397 because the process is automatic (after the images have been suitably prepared). Our method combines
43
44
45 398 the advantages of using reality-based stimuli (realism) with the benefits of using manipulated stimuli
46
47 399 (the possibility of constraining variation), while avoiding several limitations associated with each
48
49 400 approach. We used height and mass, though it is possible to include other traits in the model. For
50
51
52 401 instance, medical researchers may be interested in visualizing the influence of other individual
53
54 402 characteristics such as diet, health, or age, on body shape. However, as in all regression models, the
55
56 403 greater the number of traits included, the more initial outlines are needed to obtain predictions of
57
58
59 404 acceptable quality. Finally, we reiterate that this method can be extended to any other organisms or
60

1
2 405 objects.

3
4 406

5
6
7 407

8
9 408 **ACKNOWLEDGMENTS**

10
11 409
12
13
14 410 We are grateful to Sandrine Picq for extracting many outlines from database pictures. We thank
15
16 411 the entire EBHOP team and Jérôme Chopard for stimulating discussions. Contribution 2009-XXX of
17
18 412 the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR CNRS 5554).

19
20
21 413
22
23 414
24
25 415 **LITERATURE CITED**

26
27
28 416
29
30 417 Abramoff MD, Magelhaes, PJ, Ram, SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics Int* 11: 36–
31
32
33 418 42.

34
35 419
36
37 420 Azouz ZB, Lepage CSR, Rioux M. 2005. Extracting main modes of Human body shape variation from
38
39 421 3-d anthropometric data. Fifth International Conference on 3-D Digital Imaging and Modeling, Ottawa,
40
41
42 422 Ontario, Canada.

43
44
45 423
46
47 424 Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and
48
49 425 anatomically modern Humans. *Am J Phys Anthropol* 126:268–277.

50
51 426
52
53
54 427 Bookstein FL. 1996. Applying landmark methods to biological outline data. In: Mardia KV, Gill CA,
55
56 428 Dryden IL, editors. *Image Fusion and Shape Variability*. Leeds: University of Leeds Press. pp. 79–87.

- 1
2 430 Character photo references for 3D artists and game developers, 2008. SmartNet IBC LTD, Belize City,
3
4 431 Belize. URL <http://www.3d.sk>
5
6
7 432
8
9 433 Christensen AM. 2004. Assessing the variation in individual frontal sinus outlines. Am J Phys
10
11 434 Anthropol 127:291–295.
12
13
14 435
15
16 436 Claude J. 2008. Morphometrics with R. Springer.
17
18
19 437
20
21 438 Crampton JS. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations.
22
23 439 Lethaia 28: 179–186.
24
25
26 440
27
28 441 Farrell C, Lee M, Shafran R. 2005. Assessment of body size estimation: a review. Eur Eat Disorders
29
30 442 Rev 13: 75–88.
31
32
33 443
34
35 444 Ferson S, Rohlf FJ, Koehn RK. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. Syst
36
37 445 Zool 34:59–69.
38
39
40 446
41
42 447 Friess M, Baylac M. 2003. Exploring artificial cranial deformation using elliptic Fourier analysis of
43
44 448 procrustes aligned outlines. Am J Phys Anthropol 122:11–22.
45
46
47 449
48
49 450 Gnanadesikan R. 1977. Methods for statistical data analysis of multivariate observations. Wiley Series
50
51 451 in Probability and Mathematical Statistics.
52
53
54 452
55
56 453 Goto S, Iwata H, Shibano S, Ohya K, Suzuki A, Ogawa H. 2005. Fruit shape variation in *Fraxinus*
57
58 454 *mandshurica* var. *japonica* characterized using elliptic Fourier descriptors and the effect on flight
59
60

- 1
2 455 duration. *Ecol Res* 20: 733–738.
3
4 456
5
6
7 457 Green WDK. 1996. The thin-plate spline and images with curving features. In: Mardia KV, Gill CA,
8
9 458 Dryden IL, editors. *Image Fusion and Shape Variability*. Leeds: University of Leeds Press. pp. 79–87.
10
11 459
12
13
14 460 Grey M, Haggart JW, Smith PL. 2008. Species discrimination and evolutionary mode of *Buchia*
15
16 461 (*Bivalvia: Buchiidae*) from upper jurassic-lower cretaceous strata of Grassy Island, British Columbia,
17
18 462 Canada. *Paleontology* 51: 583–595.
19
20
21 463
22
23 464 Haines J, Crampton S. 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in
24
25 465 morphometric studies. *Palaeontology* 43: 765–783.
26
27
28 466
29
30 467 Heymsfield SB, Lohman TG, Wang Z, Going SB. 2005. Human body composition. *Human Kinetics*.
31
32
33 468
34
35 469 Hillenberg S. 1999. *SpongeBob SquarePants*. Nicktoons Productions. California, USA.
36
37 470
38
39
40 471 ImageMagick. 1999-2008. URL <http://www.imagemagick.org>
41
42 472
43
44
45 473 Jensen RJ, Ciofani KM, Miramontes LC. 2002. Lines, outlines, and landmarks: morphometric analyses
46
47 474 of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (*Aceraceae*) and their hybrid. *Taxon* 51: 475–492.
48
49 475
50
51
52 476 Kimball S, Mattis P, the GIMP Development Team. 1995-2008. GIMP: GNU image manipulation
53
54 477 program. URL <http://www.gimp.org>
55
56 478
57
58
59 479 Kuhl FP, Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed outline. *Comput Graph Image Process*
60

1
2 480 18: 236–258.
3
4 481
5
6
7 482 Lestrel PE, Bodt A, Swindler DR. 1993. Longitudinal study of cranial base changes in *Macaca*
8
9 483 *nemestrina*. Am J Phys Anthropol 91:117–129.
10
11 484
12
13
14 485 Lestrel PE, Cesar Jr RM, Takahashi O, Kanazawa E. 2005. Sexual dimorphism in the Japanese cranial
15
16 486 base: a Fourier-wavelet representation. Am J Phys Anthropol 128:608–622.
17
18
19 487
20
21 488 Monti L, Baylac M, Lalanne-Cassou B. 2001. Elliptic Fourier analysis of the form of genitalia in two
22
23 489 *Spodoptera* species and their hybrids (Lepidoptera: Noctuidae). Biol J Linn Soc 72:391–400.
24
25
26 490
27
28 491 Pawlowski B. 2003. Variable preferences for sexual dimorphism in height as a strategy for increasing
29
30 492 the pool of potential partners in humans. Proc Royal Soc London Series B-Biol Sci 270: 709–712.
31
32
33 493
34
35 494 R Development Core Team. 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R
36
37 495 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>
38
39
40 496
41
42 497 Rohlf FJ, Archie JW. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in
43
44 498 mosquitoes (Diptera: Culicidae). Systematic Zool 33: 302–317.
45
46
47 499
48
49 500 Sampson PD, Bookstein FL, Sheehan H, Bolson EL. 1996. Eigenshape analysis of left ventricular
50
51 501 outlines from contrast ventriculograms. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editors.
52
53 502 Advances in Morphometrics. Vol. 284. New York: Plenum. pp. 131–152. Nato ASI Series, Series A:
54
55 503 Life Science
56
57
58
59 504
60

- 1
2 505 Schmittbuhl M, Rieger J, Le Minor JM, Schaaf A, Guy F. 2007. Variations of the mandibular shape in
3
4 506 extant Hominoids: generic, specific, and subspecific quantification using elliptical Fourier analysis in
5
6
7 507 lateral view. *Am J Phys Anthropol* 132:119–131.
8
9 508
10
11 509 Singh D. 1993. Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio. *J*
12
13
14 510 *Personal Social Psychol* 65: 293–307.
15
16 511
17
18 512 Tovée MJ, Cornelissen PL. 1999. The mystery of female beauty. *Nature* 399: 215–216.
19
20
21 513
22
23 514 Tovée MJ, Maisey DS, Emery JL, Cornelissen PL. 1999. Visual cues to female physical attractiveness.
24
25
26 515 *Proc Roy Soc London Series B-Biol Sci* 266: 211–218.
27
28 516
29
30 517 Tovée MJ, Reinhardt S, Emery JL, Cornelissen PL. 1998. Optimum body-mass index and maximum
31
32
33 518 sexual attractiveness. *Lancet* 352: 548–548.
34
35 519
36
37 520 Yoshioka Y, Iwata H, Ohsawa R, Ninomiya S. 2004. Analysis of petal shape variation of *Primula*
38
39
40 521 *sieboldii* by elliptic Fourier descriptors and principal component analysis. *Ann Bot* 94: 657–664.
41
42 522
43
44 523 Yoshioka Y, Ohashi K, Konuma A, Iwata H, Ohsawa R, Ninomiya S. 2007. Ability of bumblebees to
45
46
47 524 discriminate differences in the shape of artificial flowers of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Ann Bot*
48
49 525 99: 1175–1182.
50
51 526
52
53
54 527
55
56 528
57
58
59 529
60

1
2 530 **TABLE AND FIGURE CAPTIONS**

3
4 531
5
6
7 532 Table 1: Pillai's trace statistics from a multivariate regression analysis performed on the first five
8
9 533 principal components of the PCA on Fourier coefficients (see text for details). These five components
10
11 534 explain more than 90% of the total coefficient variability. Interactions between covariates are labeled
12
13
14 535 with colons.

15
16 536
17
18 537 Figure 1: The influence of the number of harmonics of normalized elliptic Fourier descriptors on the
19
20
21 538 computed outline of a randomly chosen woman from the database. These harmonic numbers
22
23 539 correspond to average powers that reach 90%, 99%, 99.9%, 99.99%, 99.999% and 99.9999% of the
24
25
26 540 average total power.

27
28 541
29
30 542 Figure 2: Predictions for men (top) and women (bottom) with different body mass. The male outlines
31
32
33 543 are for individuals who are 180 cm tall, while the female data are for a height of 170 cm.

34
35 544
36
37 545 Figure 3: Perimeter area ratio (PAR) as a function of body mass index (BMI). The PAR has been
38
39
40 546 measured using the original digitized outlines (grey symbols) and using the corresponding predicted
41
42 547 outlines (empty symbols). For each individual, the corresponding predicted outline has been obtained
43
44
45 548 by predicting the outline of an average individual who exhibits the same characteristics as the original
46
47 549 individual (see text for details). The symbols labeled with asterisks indicate an outlier (Roman), whose
48
49 550 personal characteristics may have been misreported.

50
51
52 551

53

54

55

56

57

58

59

60

Table 1: Pillai's trace statistics from a multivariate regression analysis performed on the first five principal components of the PCA on Fourier coefficients (see text for details). These five components represent more than 90% of the total coefficient variability. Interactions between covariates are labeled with colons.

Covariate	Pillai value	df	approximated <i>F</i>	Hypothesis df	Error df	<i>P</i>
between arm angle	0.91	1	237	5	112	<0.001
between leg angle	0.055	1	1.3	5	112	0.27
sex	0.24	1	7.1	5	112	<0.001
height	0.10	1	2.5	5	112	0.032
BMI	0.75	1	68	5	112	<0.001
sex : between arm angle	0.11	1	2.7	5	112	0.022
sex : between leg angle	0.34	1	12	5	112	<0.001
sex : height	0.034	1	0.80	5	112	0.55
sex : BMI	0.15	1	4.1	5	112	<0.002
residuals	-	116	-	-	-	-

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

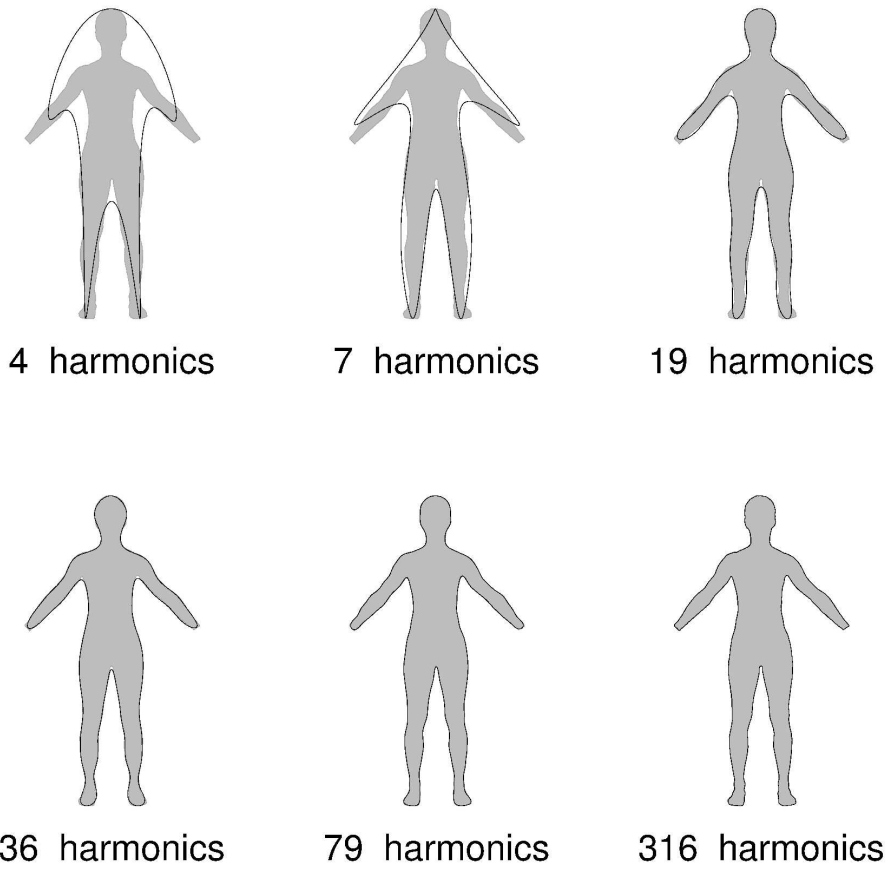


Fig. 1
381x381mm (600 x 600 DPI)

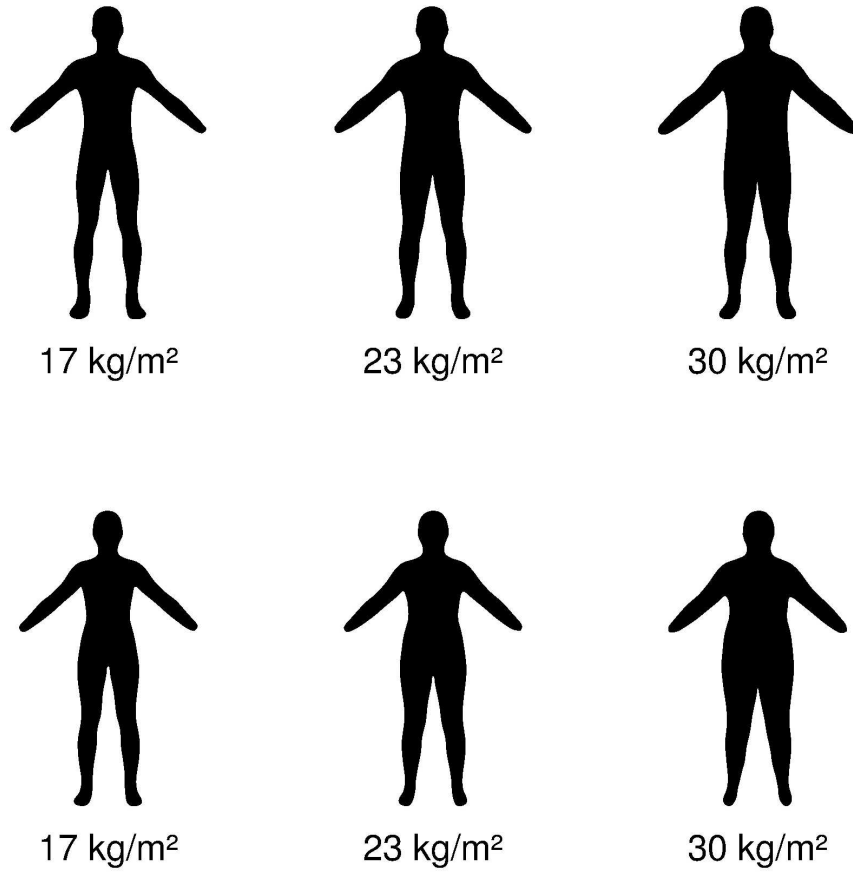


Fig. 2
381x381mm (600 x 600 DPI)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

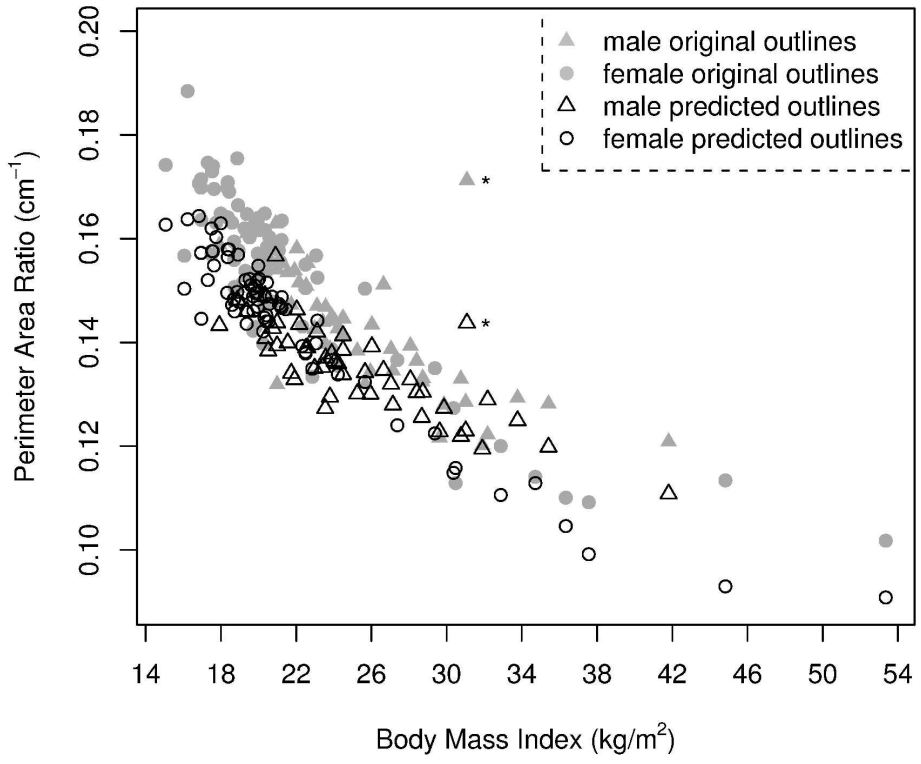


Fig. 3
152x127mm (600 x 600 DPI)

A.2 ARTICLE 2 :

Sexual selection and human stature : homogamy as a unified framework for understanding mating preferences

Alexandre Courtiol, Michel Raymond, Bernard Godelle & Jean Baptiste Ferdy

Article soumis à *Evolution*

Résumé : Assortative mating for human height has long attracted interest in evolutionary biology, and the phenomenon has been demonstrated in numerous human populations. It is often argued that mating preferences generate this pattern, but other processes can also induce trait correlations between mates. Here, we present a methodology tailored to quantify continuous preferences based on choice experiments between pairs of stimuli. In particular, it is possible to explore determinants of inter-individual variations in preferences, such as the height of the chooser. We collected data from a sample of 200 individuals from France. Measurements obtained show that the perception of attractiveness depends on both the height of the stimuli and the stature of the individual who judged them. Therefore, this study demonstrates that homogamy is present at the level of preferences for both sexes. We also show that measurements of the function describing this homogamy are concordant with several distinct mating rules proposed in the literature. In addition, the quantitative approach introduced here fulfills metrics that can be used to compare groups of individuals. In particular, our results reveal a phenotypic sexual conflict regarding height preferences. Finally, both women and men prefer individuals who are significantly taller than average. All major findings are confirmed by a reanalysis of previously published data.

– 2 –

Abstract

Assortative mating for human height has long attracted interest in evolutionary biology, and the phenomenon has been demonstrated in numerous human populations. It is often argued that mating preferences generate this pattern, but other processes can also induce trait correlations between mates. Here, we present a methodology tailored to quantify continuous preferences based on choice experiments between pairs of stimuli. In particular, it is possible to explore determinants of inter-individual variations in preferences, such as the height of the chooser. We collected data from a sample of 200 individuals from France. Measurements obtained show that the perception of attractiveness depends on both the height of the stimuli and the stature of the individual who judged them. Therefore, this study demonstrates that homogamy is present at the level of preferences for both sexes. We also show that measurements of the function describing this homogamy are concordant with several distinct mating rules proposed in the literature. In addition, the quantitative approach introduced here fulfills metrics that can be used to compare groups of individuals. In particular, our results reveal a phenotypic sexual conflict regarding height preferences. Finally, both women and men prefer individuals who are significantly taller than average. All major findings are confirmed by a reanalysis of previously published data.

Introduction

Mate choice has been recognized as the most important mechanism through which sexual selection influences evolution (Andersson 1994). Individuals with trait values that increase their probability of being chosen as a mate have higher reproductive success, thus inducing direct selective pressure on traits influencing mate choice (Darwin 1879; Andersson 1994). In addition, mating patterns produced by mate choice also exert indirect effects through their influence on several genetic aspects. In particular, positive assortative mating (homogamy) on a trait increases the homozygosity of genes that determine that trait. This in turn increases the genetic additive variance and inflates the additive genetic covariance between all types of relatives (Lynch and Walsh 1997), thus influencing the response to selection.

The influence of homogamy on evolution has long attracted interest, even in the very first papers on evolutionary biology. In his 1889 book “*Natural Inheritance*”, Galton studied the inheritance of several continuous traits in humans, mostly for eugenicist motives. Stature was one of the traits he considered, since measuring height was easy, cheap and replicable within the same individual. In addition, he demonstrated that heights very closely follow a Gaussian distribution, which allows for analytical analysis. To understand how height is inherited, Galton compared statures between different categories of relatives. He noted that similarities in height between relatives does result from inheritance but can also be altered by mating patterns. To quantify this later influence, he looked for potential departures from random mating in a British sample of families. Galton did not find stature similarities between mates, but Pearson and Lee (1903), after collecting additional data, did find a positive correlation between mates’ statures. These authors also developed theoretical predictions on how assortative mating influences trait evolution (see, e.g., Pearson 1897); unfortunately, their approach was flawed since it was based on an incorrect theory of inheritance. A few years later, in his seminal paper “*The correlation between*

– 4 –

1
2
3
4
5
6
7 47 *relatives on the supposition of Mendelian inheritance*”, Fisher (1918) accurately formalized
8
9 48 the influence of assortative mating on the process of inheritance, and using Pearson and
10
11 49 Lee’s data, he demonstrated that the principles of Mendelian inheritance can explain the
12
13 50 evolution of continuous traits.

14
15 51 Since Pearson and Lee’s study (1903), height correlation between mates has been
16
17 52 described in many other human populations (for a review, see Spuhler 1982). All these
18
19 53 situations are said to correspond to assortative mating patterns, which are a property of
20
21 54 the population, but this does not necessarily imply that individuals choose their mates
22
23 55 according to their own height. For example, competition for mates could itself generate
24
25 56 assortative mating patterns even if preferences are invariant in the population. Correlation
26
27 57 between mates’ stature may actually result from a shared preference for tallness associated
28
29 58 with an advantage induced by tallness. Such an advantage is well documented for many
30
31 59 mammals (Lindenfors et al. 2007). Assortative mating patterns may also be observed in the
32
33 60 total absence of any preference for height if heights differ between sub-populations. Local
34
35 61 divergences of stature may indeed induce a spurious correlation between mates observed at
36
37 62 the population level if the population structure is overlooked (as in a Wahlund effect in
38
39 63 population genetics).

40
41 64 For these reasons, it is necessary to study individual preferences to understand mate
42
43 65 choice. In comparison with other traits such as waist to hip ratio or body mass index, which
44
45 66 have been extensively surveyed (Weeden and Sabini 2005), there are, to our knowledge, only
46
47 67 13 studies evaluating individual preferences for height. Overall, there is a good consensus
48
49 68 on a female preference for tall men and an agreement that this preference seems to be
50
51 69 influenced by the female’s height. Several but not all of these studies indeed showed that
52
53 70 the height of a woman’s preferred mate is positively correlated her own height. In addition,
54
55 71 the preferred difference in stature is higher for short women than for tall ones (see table 1
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7 for a summary of female studies). In men, mating preferences for height are less clear. Men
8
9 seem to prefer women shorter than themselves, but authors make different conclusions that
10
11 short, medium or taller than average women are preferred overall. Several studies also
12
13 report no preferences for mate height in men. Nonetheless, a man's height preferences seem
14
15 to be influenced by his own height: the taller a man is, the taller the woman he prefers.
16
17 Lastly, the preferred difference in stature is smaller for short men than for tall ones (see
18
19 table 2 for a summary of male studies).

20
21
22 [Table 1 about here.]

23
24
25
26 [Table 2 about here.]

27
28
29
30 Three main rules have been proposed in the literature to describe the influence of the
31
32 focal individual's height on his/her preferences: i) women prefer men taller than themselves,
33
34 or reciprocally, men prefer women shorter than themselves (hereafter referred to as the
35
36 male-taller norm, Gillis and Avis 1980), ii) both women and men prefer mates who resemble
37
38 themselves (hereafter referred to as the matching hypothesis, see e.g. Kurzban and Weeden
39
40 2005), and iii) each person prefers a partner whose stature is close to the average population
41
42 values and whose height difference is close to the average population dimorphism (hereafter
43
44 referred to as the Pawlowski's rule, Pawlowski 2003).

45
46 Here, we propose that the height preference of a focal individual, given his/her own
47
48 height, could be described by a simple homogamy preference function, for each sex. The
49
50 preferences of individuals can then be quantitatively described by the parameters defining
51
52 this function. We present an empirical measurement of these parameters and suggest that
53
54 this quantitative approach reveals important, but neglected, aspects of height preferences
55
56 that may have important evolutionary consequences.

57
58
59
60

– 6 –

Methods

We used experimental mate choice to measure height preferences. Focal individuals (hereafter called judges) were presented two stimuli with different heights and asked to choose the one they preferred. This procedure was repeated several times for each judge.

The stimuli

We used an approach proposed by Courtiol et al. (2009) to design stimuli with controlled height and body masses based on pictures of real individuals. More precisely, silhouettes were extracted from pictures of 50 females and 33 males, and the contours of these silhouettes were approximated using elliptic Fourier descriptors (Kuhl and Giardina 1982). The coefficients of these descriptors were then related to the morphological characteristics of the pictured individuals for each sex using a multivariate linear model. This allowed us to use this model to predict the average Fourier coefficients for a given set of individual characteristics and to create the corresponding silhouettes using inverse Fourier transforms.

We traced 16 symmetric silhouettes with different heights but constant body mass index (BMI) for both females and males. The waist-to-hip ratio (WHR) was not explicitly constrained because WHR measured on pictures is highly correlated to BMI (data not shown). Examples of such stimuli are shown in figure 1. Stimulus height ranged from 157 cm to 177 cm in 1.33 cm increments for females, and from 160 cm to 190 cm in 2 cm increments for males; these ranges correspond to 95% of the height range of the subjects in the original pictures upon which the stimuli are based. The stimulus BMI was fixed as the average of the pictured individuals (22.2 kg.m^{-2} for females and 25.3 kg.m^{-2} for males).

[Figure 1 about here.]

Judges

Judges were recruited in several public places during the winter and spring of 2008 in Montpellier, France. They were asked for their height, age, household income, and whether they were in a relationship or not. To eliminate some possible sources of variation in preferences between subjects, individuals who were not heterosexual, post-menopausal females, and people with any grandparent who was not European were not considered in our analyzes. In addition, 13 individuals were excluded because they did not report information concerning variables of interest, leading to a final set of 187 judges (95 females and 92 males).

Experimental mate choice

Software written in C++ using the Qt toolkit for graphical design was developed to present the stimuli to judges on a laptop. A judge had to indicate which of two stimuli of the opposite gender, which differed only in height, he/she found the most attractive. The two stimuli were always displayed surrounding a reference stimulus that matched the judge's sex and height (figure 1).

As most judges were only willing to engage in a relatively short experiment, we performed a sampling strategy to select which pairs of stimuli to show to each judge using the merge sort algorithm (Knuth 1998). This algorithm presents pairs of stimuli until a judge's choices allow it to completely sort the 16 stimuli. It therefore allows the program to extract the same amount of information on preferences for each judge. The algorithm lowers the number of presented pairs by assuming that the choice is transitive, which allows it to deduce which stimuli a judge would have chosen for some of the comparisons based on the judge's previous choices. In our experiment, a complete sort using this algorithm

– 8 –

1
2
3
4
5
6
7 141 required on average 45.6 ± 1.8 comparisons per female and 44.0 ± 3.0 per male, where the
8
9 142 total number of possible pairwise comparisons using 16 stimuli is 120.

13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60

143 144 145 146 147 148 149 150 151 152 153 154 155

Statistical Analysis

144 Each judge's choices can be expressed as a variable that indicates whether the taller
145 stimulus was chosen (outcome = 1) or not (outcome = 0). The aim was to create a
146 statistical model that predicts the respective probabilities of these two outcomes as a
147 function of the stimulus heights. We will consider that judges' choices involve two steps:
148 first, judges give each of the two stimuli a unique preference score based on their respective
149 heights, and second, they choose a stimulus based on these scores. Thus, analyzing judges'
150 choices requires that we define two functions: one that relates preference score to stimulus
151 height, and another that relates the probability of choosing one of the two stimuli to
152 preference scores. Describing the outcome of pairwise comparison by a preference and a
153 choice function has been introduced by Kirkpatrick et al. (2006). Note that judges only
154 express choice outcomes, not their preference scores that may be considered as internal
155 representations.

156 157 158 159 160 161

The preference function

157 The preference function provides a preference score for each stimulus. The preference
158 score of a judge n has been expressed directly as a function s_n of the stimulus height x , as
159 this is the only trait that differs between stimuli. We considered here a quadratic preference
160 function:

$$s_n(x) = \alpha x^2 + \beta_n x + k_n \quad (1)$$

1
2
3
4
5
6
7 162 We assumed that the quadratic coefficient α is not influenced by individual
8
9 163 characteristics and is thus a common coefficient for all judges of a particular sex. This
10
11 164 guarantees that a judge's preferred height is a linear function of his/her own height (see
12
13 165 below). To study how a judge's preference depends on his/her own characteristics, we
14
15 166 defined the linear term β_n as a function of the judge's height h_n . In order to limit potential
16
17 167 bias caused by other judge's characteristic that can influence preferences, β_n is also a
18
19 168 function of the judge's age (a_n), household income (i_n), relationship status (m_n), and all
20
21 169 interactions between these three variables and h_n . Of course, some characteristics that
22
23 170 we have not measured may also influence our judges' preferences. We account for this by
24
25 171 adding a random effect z_n to each β_n :

$$\beta_n = b_0 + b_1^h h_n + b_1^a a_n + b_1^i i_n + b_1^m m_n + b_2^a a_n h_n + b_2^i i_n h_n + b_2^m m_n h_n + z_n \quad (2)$$

26
27
28
29
30 172 where the b_0 term corresponds to the common slope of the linear term of the preference
31
32 173 function, the b_1 terms correspond to the main effects of the judge's covariates, the b_2 terms
33
34 174 correspond to interactions between the judge's height and the judge's other covariates, and
35
36 175 z_n is the realized value of a random effect drawn from a Gaussian distribution with a mean
37
38 176 of zero and the between-judge variance σ_b^2 . All parameters (b_0 , b_1 , and b_2) are the same for
39
40 177 all individuals of the same sex, but β_n will differ because judges have different values for
41
42 178 their covariates and z_n .

179 *The choice function*

43
44
45
46
47
48
49
50 180 We model the probability $p_{njj'}$ that a judge n chooses a stimulus j against a stimulus
51
52 181 j' as a function g of that judge's preference scores:

$$p_{njj'} = g(s_n(x_j), s_n(x_{j'})) \quad (3)$$

53
54
55
56
57 182
58
59
60

– 10 –

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

183 This function must return values between 0 and 1, and $s_n(x_j) > s_n(x_{j'})$ must imply
184 that $g(s_n(x_j), s_n(x_{j'})) > 1/2$. This condition corresponds to the case of a strict preference
185 as defined by Kirkpatrick et al. (2006). This condition guarantees that a choice is transitive.
186 The relative choice function, frequently used in the literature, satisfies these assumptions
187 (Kirkpatrick et al. 2006). In our situation, this function would be defined as the ratio
188 between the score of the taller stimulus and the sum of the scores of the two stimuli
189 compared. For statistical convenience, we modified this function by expressing the scores in
190 their exponential forms:

$$g(s_n(x_j), s_n(x_{j'})) = \frac{e^{s_n(x_j)}}{e^{s_n(x_j)} + e^{s_n(x_{j'})}} \quad (4)$$

$$= \frac{1}{1 + e^{s_n(x_{j'}) - s_n(x_j)}} \quad (5)$$

191 The choice function then becomes a univariate function f of the difference in preference
192 scores:

$$p_{njj'} = f(s_n(x_j) - s_n(x_{j'})) \quad (6)$$

193
194 The function f is widely used in statistics and is known as the logistic function
195 (see figure 2). Many other functions satisfy the criterion mentioned above, including the
196 cumulative density function (cdf) of the t -distribution. This function (hereafter called the
197 inverse Gosset function) has an additional parameter ν that corresponds to the degree of
198 freedom of the t -distribution, which makes it more flexible than the logistic function. For
199 example, when $\nu = 1$, f corresponds to the cdf of the standard Cauchy distribution; when
200 $\nu = \infty$, f corresponds to the cdf of the Gaussian distribution. Figure 2 illustrates how ν
201 impacts the shape of this function.

[Figure 2 about here.]

– 11 –

Model fit

Equations 1 and 6 were combined to express the probability that a judge n chooses stimulus j against stimulus j' as a function of the stimulus heights:

$$p_{njj'} = f(\alpha \times (x_j^2 - x_{j'}^2) + \beta_n \times (x_j - x_{j'})) \quad (7)$$

In statistical terms, this equation describes a general linear model (GLM) for a binary response. If equation 7 is taken as describing a GLM, the function f corresponds to the inverse of the link function (McCullagh and Nelder 1989). When f is the logistic function, the resulting link function is the logit, and when f is the cdf of the t -distribution, the corresponding link function is called the Gosset link (Koenker and Yoon 2009). In particular, when $\nu = 1$, this is equivalent to the cauchit link, and when $\nu = \infty$, it is the probit link. The utility of expressing mate choice as a GLM is that the parameters α and β_n can be easily estimated by fitting the previous model using general tools already available in several statistical software. Here, all statistical analyses were performed using R 2.8. To implement the Gosset link, we followed the method presented by Koenker (2006); the logit, cauchit, and probit link functions are all available in R-base. Also, note that since female judges and male judges evaluated different stimuli, the two sexes have been analyzed by different GLMs.

As the term β_n involves both fixed effects and a random term, the previous GLM corresponds more precisely to a generalized linear mixed effect model (GLMM), which we fit using the function *glmmPQL()* of the *MASS* package for R (Venables and Ripley 2002). This function relies on a penalized quasi-likelihood parameter estimation, which is known to present several drawbacks in comparison with other methods (Bolker et al. 2009). Still, this tool enables to consider that each choice made by a judge depends on the choices that

– 12 –

226 this judge has previously made. This relaxes the important assumption of strict preferences.
 227 Indeed, an autoregressive model revealed significant autocorrelation in our data. We used
 228 a fourth order ARMA model to control for most of the autocorrelation using the function
 229 $corARMA(p=4)$ of the *nlme* package (Pinheiro et al. 2008). This step required us to
 230 consider an additional variable that indicates the position t of the comparison involving the
 231 stimuli j and j' in the sorting sequence, to define β_n (which therefore should be called β_{nt} ,
 232 but this detail is omitted for simplicity).

233 As we have no *a priori* idea about the actual choice function, we ran our analysis
 234 using the logistic function and the inverse Gosset function with a range of values for
 235 ν . Unfortunately, the *glmmPQL()* procedure used to fit the GLMM uses a penalized
 236 quasi-likelihood based method. This makes it impossible to select the best fit choice function
 237 using the maximum likelihood criterion. Instead, we chose a function that minimizes the
 238 variance within judges σ_w^2 . This leads us to choose an inverse Gosset choice function with
 239 ν values smaller than unity. As small ν values correspond to flat functions (see figure 2),
 240 problems with convergence can occur during the GLMM fit. Hence, results obtained using
 241 other parameter values are also presented. To some extent, this also enables us to analyze
 242 the robustness of the preference function estimates when different choice functions are
 243 considered.

244 *Estimation of the parameters of the homogamy preference function*

245 Once estimates of the model parameters are obtained, the preferred height of each
 246 judge n can be predicted as $-\frac{\hat{\beta}_n}{2\hat{\alpha}}$, with $\hat{\alpha}$ and $\hat{\beta}_n$ the best estimates obtained for α and β_n ,
 247 respectively. As $\hat{\beta}_n$ has been defined as a linear function of a judge's height, it follows that
 248 a judge's preferred height is also a linear function of h_n . Expressed in terms relative to the

- 13 -

249 average judge's height (hereafter, called \bar{h}), estimation of the preferred height becomes:

$$-\frac{\hat{\beta}_n}{2\hat{\alpha}} = \hat{\psi}_n(h_n - \bar{h}) + \hat{\omega}_n \quad (8)$$

250 where $\hat{\psi}_n$ and $\hat{\omega}_n$ are, respectively, the estimated slope and intercept of the homogamy
 251 preference function for judge n . The value of $\hat{\psi}_n$ indicates how much preferred height
 252 increases when the height of the judge increases by one centimeter. The value of $\hat{\omega}_n$ has
 253 been scaled to represent the preference of a judge whose height is \bar{h} . $\hat{\psi}_n$ and $\hat{\omega}_n$ can be
 254 computed as:

$$\hat{\psi}_n = \frac{\hat{b}_1^h + \hat{b}_2^a a_n + \hat{b}_2^i i_n + \hat{b}_2^m m_n}{2\hat{\alpha}} \quad (9)$$

$$\hat{\omega}_n = \hat{\psi}_n \bar{h} + \frac{\hat{b}_0 + \hat{b}_1^a a_n + \hat{b}_1^i i_n + \hat{b}_1^m m_n}{2\hat{\alpha}} \quad (10)$$

257 The estimates $\hat{\psi}_n$ and $\hat{\omega}_n$ correspond to the set of b_0 , b_1 , and b_2 that best fit our
 258 data. Of course, parameter values that are close to the best set of parameters will yield a
 259 comparable fit. However, if very different values were equally good, our estimates $\hat{\psi}_n$ and
 260 $\hat{\omega}_n$ would not be very precise.

261 We estimated the precision of our estimates by computing confidence intervals for $\hat{\psi}$
 262 and $\hat{\omega}$, which were deduced from the intervals that the GLMM procedure provides for \hat{b}_0 ,
 263 \hat{b}_1 , and \hat{b}_2 . To do this, 200,000 sets of b'_0 , b'_1 , and b'_2 were obtained by adding to \hat{b}_0 , \hat{b}_1 , and
 264 \hat{b}_2 a random value drawn from a multivariate t -distribution using the covariance matrix of
 265 parameter estimates provided by *glmmPQL*. These randomly drawn parameter values were
 266 then combined with the average characteristics of judges to produce the random values $\hat{\psi}'$
 267 and $\hat{\omega}'$. The value of z_n was fixed at zero (by setting the *level* argument to zero when using
 268 the *predict.lme()* function) so that our confidence interval would incorporate all variance
 269 due to random effects. The covariate indicating the position of the pairwise comparison

– 14 –

was set to 1 so that we predict each judge’s choice independently of that judge’s previous choices.

We then determined joint confidence intervals for $\hat{\psi}$ and $\hat{\omega}$ from the 200,000 sets of $\hat{\psi}'$ and $\hat{\omega}'$. For that purpose, we used the function *kde2d()* from the package *MASS* (Venables and Ripley 2002). Technically, this function provides a two-dimensional kernel density estimation with an axis-aligned bivariate normal kernel evaluated on a square grid. We set the grid dimensions to 100×100 .

Explanatory power of the model

To assess the quality of our predictions, we first compared the actual choices made by our judges to the probabilistic prediction associated with each pairwise comparison. Concordant matches are situations where the chosen stimulus was the one that had the highest predicted probability. Other cases were labeled as discordant. The quality of fit can be measured as:

$$\gamma = \frac{C - D}{C + D} \quad (11)$$

where C and D are the numbers of concordant and discordant matches. This is similar to Goodman and Kruskal’s statistic (Sheskin 2007). A null γ means that there are as many concordant matches as discordant ones, *i.e.*, that model offers no explanatory power. When $\gamma = 1$, the model correctly predicts all actual choices, and its explanatory power is maximal. We computed γ for the model with all covariates and for different sub-models with some covariates removed as well. This allows us to estimate the relative influence of each co-variable in our model.

We also estimate the quality of our model predictions by comparing how judges rank the 16 stimuli to the rankings predicted by the model. This ranking was obtained using

– 15 –

“virtual judges” whose preferences and choice functions correspond to those adjusted for each real judge. For each comparison proposed by the merge-sort algorithm, these judges made random choices according to the probability predicted by the model. This procedure was repeated 100 times for each virtual judge to obtain the predicted distribution of ranks for each stimulus height.

Results

Judges’ characteristics

Of the 95 females sampled, 30 were students, 69 were involved in a relationship, the median age was 26.0 years (mean \pm SD: 27.4 ± 6.9 , range: 18.1 – 53.2), the median height was 165.0 cm (mean \pm SD: 165.3 ± 6.0 , range: 147 – 178), and the median BMI was 20.9 kg m^{-2} (mean \pm SD: 21.0 ± 2.3 , range: 16.2 – 29.0). Among the 92 males of the data set, 19 were students, 68 were involved in a relationship, the median age was 30.8 years (mean \pm SD: 33.0 ± 10.9 , range: 16.8 – 63.7), the median height was 178 cm (mean \pm SD: 177.7 ± 7.3 , range: 160 – 194), and the median BMI was 23.1 kg m^{-2} (mean \pm SD: 23.3 ± 2.7 , range: 18.9 – 32.1).

Influence of stimulus height on experimental mate choice

Stimulus heights influenced mate choice for both male and female judges (Pearson’s χ^2 test with simulated p-value based on 10,000 replicates, for masculine stimuli: $X^2 = 3467$, $p < 0.0001$; for feminine stimuli: $X^2 = 568$, $p < 0.0001$) (figures 3 A & B). Most female judges ranked the tallest stimuli first and the lowest median of rank distributions for each stimulus height corresponds to a 190 cm tall male. Male judges have more variable preferences, with 6 different stimuli equally voted the lowest median rank (namely, the 165,

– 16 –

1
2
3
4
5
6
7 314 166.33, 167.67, 169, 170.33 and the 173 cm stimuli). Among them, the 167.67 cm stimulus
8
9 315 was ranked first according to the majority judgment method of classification (Balinski and
10
11 316 Laraki 2007).

12
13
14 [Figure 3 about here.]
15
16
17

18 19 318 **The preference function**

20
21
22 319 The preference score was modeled as a quadratic function of stimulus height. In both
23
24 320 sexes, estimates of the quadratic coefficient significantly differ from zero, which means that
25
26 321 the quadratic model fits the data better than a linear preference function (t -test on $\hat{\alpha}$: for
27
28 322 females $t = -28.8$, $df = 4, 232$, $p < 0.0001$; for males $t = -18.5$, $df = 3, 950$, $p < 0.0001$).

29
30
31 323 We also considered judges' preferred height to be a linear function of their own stature.
32
33 324 The homogamy preference function is then characterized by the slope of this function,
34
35 325 which describes how preference for height increases when the judge's height increases by
36
37 326 one centimeter, and also by its intercept, which is scaled to represent the preferred height
38
39 327 of a judge of average height (see equations 9 and 10). The best fit model has a slope of
40
41 328 0.77 (CI 95% = 0.51-1.03) and an intercept of 182.9 cm (CI 95% = 181.3-184.6) for females
42
43 329 judging masculine stimuli, and a slope of 0.60 (CI 95% = 0.37-0.84) and an intercept of
44
45 330 167.7 cm (CI 95% = 166.1-169.4) for males judging feminine stimuli.

46
47
48 331 Homogamy preference functions are illustrated in figure 4A. Situations for which both
49
50 332 heights within a couple match the respective preferences of each partner are scarce. This
51
52 333 only occurs when both partners are much taller than average (zone 3 in figure 4B).

53
54
55 334 [Figure 4 about here.]
56
57
58
59
60

The choice function

Some of the possible choice functions (e.g., the logistic or the Gaussian cdf choice functions for females) could not be used here because they prevent convergence during the fit procedure. Among the other possible choice functions, the best fit function, defined as the one that minimizes the within-judge error (see Methods), is the inverse Gosset function with a value of ν of 0.528 for females and of 0.257 for males.

Table 3 illustrates how the choice function influences estimates of the preference function parameters. For example, using an inverse Gosset choice function with a ν of 0.25 leads to the conclusion that female preference does not statistically differ from the average male height. Using the best fit function instead (*i.e.*, fixing ν to 0.528), female preference is significantly higher than the average male height. Overall, results are more robust with regard to variations in choice functions for males than for females.

[Table 3 about here.]

Predictions of experimental mate choice outcomes

The combination of adjusted preference and choice functions allows us to predict judges' choices during the experiment (see Methods). Figure 5 represents this prediction for a male or a female virtual individual with average characteristics (age, stature, income and relationship status).

[Figure 5 about here.]

Using model parameter estimates, it is also possible to predict the probability of the outcome of each pairwise comparison performed by each judge. Concordant pairs, *i.e.*, pairs

– 18 –

1
2
3
4
5
6
7 356 for which the stimulus with the highest probability has been chosen, represent 77.1% and
8
9 357 66.8% of all pairwise comparisons performed by female and male judges, respectively. The
10
11 358 corresponding reduction in error compared to random choice (*i.e.*, γ , see Methods) is 54.3%
12
13 359 for females and 33.6% for males (table 4). The good agreement between the model and the
14
15 360 data can also be assessed by comparing the median predicted rank for each stimulus to its
16
17 361 actual median rank: the Pearson correlation is $\rho = +0.96$ for females and $\rho = +0.93$ for
18
19 362 males, with $p < 0.0001$ in both cases (compare figures 3 C & D with figures A & B).

20
21 363 Overall, the predictive power of the model is increased by less than 5% for females and
22
23 364 less than 15% for males when the judges' individual characteristics are taken into account.
24
25 365 The influence of the different judges' characteristics are given in table 4. Note that the
26
27 366 percentage of concordant pairs should increase as long as new variables are included in the
28
29 367 models, but convergence approximations introduce some noise, precluding this observation.
30
31 368 In both females and males, height is the characteristic that contributes the most to the
32
33 369 explanatory power of the model. Interactions between height and other characteristics do
34
35 370 not seem to substantially increase the quality of the prediction.

36
37
38 371 [Table 4 about here.]
39
40
41
42

372 Discussion

373 Evaluation of the method

43
44
45
46
47 374 Previous experimental studies of mating preferences for height (summarized in tables 1
48
49 375 & 2) consisted of asking individuals to report their preferred height (stated preferences),
50
51 376 to indicate the attractiveness of a given stimulus (attractiveness rating), or to choose their
52
53 377 favorite stimulus among several (single attractiveness choice). Here, we studied mating
54
55 378 preferences based on pairwise comparisons of stimuli, as is usually done to study mating
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7 379 preferences in non-human animals (e.g. Ryan et al. 2003). This methodology is probably
8
9 380 closer to real mate choice situations than protocols using stated preferences or quotations.
10
11 381 Still, we admit that, in real life, actual partners encounter processes probably greatly differ
12
13 382 from simple choices between pairwise alternatives.

14
15 383 To analyze our data, we considered that the mate choice process obeys what Kirkpatrick
16
17 384 et al. (2006) called “strict preferences”, and that it can thus be decomposed into two
18
19 385 distinct steps: i) judges attach a preference score to each stimulus that depends only on its
20
21 386 characteristics, ii) judges choose one of the two competing stimuli based on their respective
22
23 387 preference scores. The first step involves a preference function that relates the stimulus’
24
25 388 characteristics to its score. The second step involves a choice function that guarantees
26
27 389 that the most preferred stimulus has a higher probability of being chosen than the least
28
29 390 preferred.

30
31
32 391 Using this framework, we developed a statistical approach which enables to directly
33
34 392 obtain parameter estimates of preference functions from binary data. It provides a precise
35
36 393 quantification of preference as a continuous function of the ornament dimension. Although
37
38 394 we applied this methodology in the context of human mating preferences, the same method
39
40 395 could be applied in very different contexts. Concerning mate choice, obtaining empirical
41
42 396 estimates of preference functions is of particular interest because such functions are at the
43
44 397 core of the main theoretical models of evolution of mating preferences (e.g. Lande 1981;
45
46 398 Price et al. 1993; Iwasa and Pomiankowski 1999).

47
48 399 In the present context, this methodology allowed us to quantify how preferences
49
50 400 vary according to stimulus height for a given individual, which gives information that
51
52 401 cannot be obtained from single attractiveness choices. In addition, our statistical approach
53
54 402 allowed us to relax two major assumptions. First, we considered that preferences can differ
55
56 403 between judges because of their morphological or sociological differences (but note that
57
58
59
60

– 20 –

1
2
3
4
5
6
7 404 any other covariate could have been used in the model). Second, we considered that a
8
9 405 given comparison can be influenced by comparisons performed by the judge earlier in the
10
11 406 experiment.

12
13 407 Of course this method still suffers from some limitation. First, we have assumed that
14
15 408 the preference function is quadratic with the same curvature for all judges within one sex.
16
17 409 We have also assumed that the judges' characteristics have a linear effect on their preferred
18
19 410 height. In addition, although we considered different mate choice functions, they are all
20
21 411 derived from two choice functions, namely the logistic and the inverse Gosset functions.
22
23 412 Finally, we assumed that the judges' choices are transitive. This assumption is central
24
25 413 for "strict preference" to hold. It is also central in the merge-sort algorithm used in this
26
27 414 experiment to reduce the number of experimental choices that judges had to perform.
28
29 415 Despite all these assumptions, our model fits the data much better than a null model with
30
31 416 random choice.

417 **Preferences for height**

418 *The quadratic shape of preference functions*

32
33
34
35
36
37
38
39 419 Based on studies on height and reproductive success, Mueller and Mazur (2001)
40
41
42 420 proposed that female preference for male height should be positively directional and
43
44 421 unconstrained, meaning that a woman's preference scores should always increase with
45
46 422 a male judge's height. Conversely, Nettle (2002a,b) argued that in both sexes, mating
47
48 423 preference functions could be better described by an inverted U-shape. Here, we found that
49
50 424 for both sexes, an inverted U-shape fits our data significantly better than a simple linear
51
52 425 relationship. This firmly demonstrates the presence of a ceiling effect on preferences for
53
54 426 both sexes, and it does not support an unconstrained directional preference for male height.
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7 427 Our statistical analysis also allows us to estimate the preferred height for both women
8
9 428 and men while taking into account the variability introduced by individual differences in
10
11 429 morphology or by sociological parameters. These estimates correspond to statures of 183
12
13 430 cm and 168 cm for males and females, respectively. Hence, both sexes appear to prefer
14
15 431 heights that are significantly above the sample means, although not extremely so. More
16
17 432 precisely, females are predicted to prefer males 3.5 to 6.9 cm taller than average male
18
19 433 height, and males are predicted to prefer females 0.8 to 4.0 cm taller than average female
20
21 434 height (based on 95% confidence intervals estimation, see Methods).

22
23 435 Our conclusion that females prefer men who are taller than average but are not
24
25 436 extremely tall has already been proposed several times. It is sometimes referred to as the
26
27 437 “central tendency” (Ellis 1995). However, the same conclusion has not been proposed for
28
29 438 men in previous studies, although it is possible to deduce male preferences from some
30
31 439 of these studies. For example, based on data presented by Beigel (1954), we found that
32
33 440 the preferred height for men is slightly above the average height. The same conclusion is
34
35 441 reached when looking at the second part of the study of Salska et al. (2008).

40 442 *Homogamy at the level of preferences*

41
42
43 443 We also assessed how a judge’s height influences his/her most preferred height. This
44
45 444 influence can be described as a homogamy preference function, which was assumed here
46
47 445 to be linear. For both sexes, the preferred height significantly increases with the judges’
48
49 446 height: the taller the judge, the taller his/her preferred mate. Hence, the homogamy that
50
51 447 is often reported as a mating pattern observed at the population level can also be detected
52
53 448 in individual preferences.

54
55 449 Homogamy at the individual and population levels are related but not identical. First,
56
57
58
59
60

– 22 –

1
2
3
4
5
6
7 450 the actual outcome of this choice is potentially influenced by preferences expressed in
8
9 451 both sexes that seem to conflict in our case (see below). Secondly, processes other than
10
11 452 mate preferences can also influence the actual mate choice and thus lower the influence
12
13 453 of preferences on the outcome of mate choice, such as competition for mates, availability
14
15 454 of potential partners, or the encounter process of mates (see e.g. Gimelfarb 1988b,a).
16
17 455 Additionally, the actual mate choice does not indeed rely on preferences for height only, but
18
19 456 rather on numerous traits (see e.g. Buss 1989). Therefore, it is not surprising that the slope
20
21 457 estimates of the homogamy preference function obtained here are much larger than the
22
23 458 slopes of the regression between mates' heights in actual couples (Spuhler 1982; McManus
24
25 459 and Mascie-Taylor 1984).

26
27 460 From an evolutionary perspective, the fact that preferences are function of judge's
28
29 461 height can induce complex consequences. For instance, it might seem straightforward
30
31 462 to interpret preference for intermediate heights as an indication of stabilizing selection
32
33 463 (Mueller and Mazur 2001). This is indeed a possibility, but in the presence of homogamy
34
35 464 preferred stature should vary together with height. Predictions are then hard to make,
36
37 465 unless the details on how selection operates on both preferences and height are known.
38
39
40
41

42 *Preference rules*

43
44
45 467 Three rules have been proposed in the literature to describe how height influences
46
47 468 preferences (see Introduction). These rules can be formulated as particular cases of the
48
49 469 linear homogamy preference function. It is therefore possible to test each of them using our
50
51 470 data-set and our modeling framework. First, the present model is consistent with the male
52
53 471 taller norm rule because it indicates that females do prefer males taller than themselves,
54
55 472 and males do prefer females shorter than themselves (see figure 4). Using 95% confidence
56
57 473 intervals on the parameters of the homogamy preference function, we can define ranges
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7 474 of preferred height based on a given judge's height: 100% and 96% of predictions are
8
9 475 concordant with the male taller norm for females and males, respectively. Second, both
10
11 476 females and males do prefer partners whose height is correlated with their own height,
12
13 477 which is consistent with the matching rule. For both sexes, this rule is satisfied for 100% of
14
15 478 the predictions since the slopes of the homogamy functions are positive and the confidence
16
17 479 intervals exclude zero. The hypothesis of a strict homogamy where the slope would be one
18
19 480 is rejected for males, but not for females, even if only 1.6% of the slope estimations are
20
21 481 greater or equal to one in this later case. Finally, we found that preferred dimorphism is
22
23 482 influenced by judges' heights, consistent with Pawlowski's rule: when the judge's height
24
25 483 increases, preferred dimorphism decreases in females and increases in males. Here, 98.4%
26
27 484 and 100% of the predictions agree with this rule for females and males, respectively.

28
29 485 The predictions obtained are therefore simultaneously consistent with all three
30
31 486 preference rules, which means that these rules are not mutually exclusive and may therefore
32
33 487 not actually correspond to distinct psychological mechanisms. They could rather reflect
34
35 488 different aspects of a single homogamy preference function that can be approximated by a
36
37 489 linear relationship between preferred height and judge's height.

490 Sex differences

491 *Sex differences in the choice function*

492 A pivotal aspect in our modeling approach is that it requires a choice function to be
493 defined before fitting the preference function to the data. Among the two functions that
494 have been tried, the best one is the inverse Gosset. This function has a parameter that was
495 adjusted independently for females and males. The parameter estimate is lower for males
496 than for females. This means that for the same difference in preference scores, our models

– 24 –

1
2
3
4
5
6
7 497 predict that females will display a more pronounced choice than males (see figure 2 & 5).
8

9 498 This difference could reflect a true biological difference in choosiness between sexes. For
10
11 499 instance, if mate choice relies less on height for male judges than for female ones, decisions
12
13 500 are expected to be more prone to stochastic errors in males than in females. Accordingly,
14
15 501 measurement of intra-individual variance shows that choices of a given individual tend
16
17 502 to be more variable in males than in females. A possible evolutionary interpretation
18
19 503 would be that male's height can be more strongly associated with direct and/or indirect
20
21 504 benefits. Furthermore, it is possible that selection acts only on females but that genetic
22
23 505 correlation between females and males leads males to express preferences for height too. If
24
25 506 this correlation is imperfect, this could also explain sex differences in choosiness. These
26
27 507 sex differences could explain why the literature focusing on male mating preferences seems
28
29 508 to be inconsistent, while most studies on female preferences yield comparable conclusions
30
31 509 (compare tables 1 & 2). Of course, this difference between males and females might also
32
33 510 be due to a statistical artifact. For example, this could happen if our statistical model is
34
35 511 correct for females but poorly describes the preference function in males.
36
37
38
39

40 *A sexual conflict in preferences*
41
42

43 513 Since males are taller than females and females prefer men taller than average, the
44
45 514 dimorphism preferred by females is above average. Conversely, males prefer females who
46
47 515 are shorter than themselves but taller than average. Therefore, they prefer females that
48
49 516 are less dimorphic than average. This sexual difference on preferred dimorphism is large:
50
51 517 the ratio between the preferred and average difference in stature ranges from 1.28 to 1.54
52
53 518 in females, and from 0.61 to 0.91 in males. Therefore, this yields a potentially important
54
55 519 phenotypic conflict between sexes over preferred dimorphism.
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7 520 Few previous publications based on stated preferences for ideal mates present sufficient
8
9 521 information to quantify this conflict. In Beigel's study (1954), women prefer men 18.1
10
11 522 cm taller than themselves on average, while men prefer women only 11.9 cm shorter than
12
13 523 themselves. In Gillis and Avis's study (1980), females were found to be looking for men
14
15 524 15 cm taller than themselves, while males were looking for women 11.3 cm shorter than
16
17 525 themselves. In addition, using data presented in the experimental study of Pawlowski
18
19 526 (2003), we also found that women prefer a dimorphism significantly greater than the one
20
21 527 preferred by men.

22
23 528 Hence, despite the low number of studies, data currently available support the
24
25 529 hypothesis of a phenotypic sexual conflict in height preference. This conflict implies that
26
27 530 most of the time, the preferences of both partners cannot be satisfied at the same time
28
29 531 (see figure 4). Therefore, selection exerted on height and dimorphism will depend on the
30
31 532 relative contribution of each sex preference to the actual outcome of mate choice. Note
32
33 533 also that dimorphism could be itself influenced by antagonistic selective pressures, such as
34
35 534 that potentially exerted by mating preferences (Cox and Calsbeek 2009).

36 37 38 39 40 535 **Conclusions**

41
42
43 536 With a quantitative approach to assess preferences applied on human height, we
44
45 537 demonstrated that: i) Homogamy is present at the level of preferences for both sexes,
46
47 538 and measurements of the function describing this homogamy are concordant with several
48
49 539 mating rules proposed in the literature. ii) Both women and men prefer individuals who
50
51 540 are significantly taller than average. iii) There is an important sexual conflict regarding
52
53 541 height preferences. It is also worth noting that all previous works on preference for
54
55 542 height, including the present one, were performed in western societies. To assess the
56
57 543 generality of conclusions drawn here, there is thus a need to replicate similar experiments
58
59
60

– 26 –

1
2
3
4
5
6
7 544 in other populations, which differ in height distribution, environmental and socio-cultural
8
9 545 backgrounds. In addition, this should help to identify key factors influencing the evolution
10
11 546 of preferences for height in humans.
12
13
14

547 **Acknowledgments**

15
16
17
18 548 We thank A. Alvergne, M. Chassagne-Manoukian, C. Faurie and S. Picq for helping
19
20 549 us to collect the data; T. Lenormand and F. Rousset for discussions concerning the
21
22 550 analysis; and M. Kirkpatrick and G. Stulp for useful discussions. This work was funded
23
24 551 by a Ministère de l'Éducation et de la Recherche (France) studentship awarded to A.C.
25
26 552 Contribution ISEM no. 2009-XXX.
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

REFERENCES

553

554 Andersson, M. 1994. Sexual selection. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton Univ.
555 Press, Princeton, New Jersey.

556 Balinski, M. and R. Laraki. 2007. A theory of measuring, electing, and ranking. Proc. Natl. Acad.
557 Sci. USA 104:8720 – 8725.

558 Beigel, H. G. 1954. Body height in mate selection. J. Soc. Psych. 39:257–268.

559 Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and
560 J.-S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and
561 evolution. Trends Ecol. Evol. 24:127–135.

562 Buss, D. M. 1989. Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypotheses tested in
563 37 cultures. Behav. Brain Sci. 12:1–49.

564 Cameron, C., S. Oskamp, and W. Sparks. 1977. Courtship american style: newspaper ads. Family
565 Coord. 26:27–30.

566 Courtiol, A., J.-B. Ferdy, B. Godelle, M. Raymond, and J. Claude. 2009. Height and body
567 mass Influence on human body outlines: a quantitative approach using an elliptic Fourier
568 analysis. Am. J. Phys. Anthropol. In press.

569 Cox, R. M. and R. Calsbeek. 2009. Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the
570 resolution of intralocus sexual conflict. Am. Nat. 173:176–187.

571 Darwin, C. 1879. The descent of man. published in 1879 by John Murray, London, second edition.
572 Penguin Classics 2004.

573 Ellis, B. J. 1995. The evolution of sexual attraction: evaluative mechanisms in women. Pp.
574 279–281 in L. C. J.H. Barkow and J. Tooby, eds. The adapted mind. Oxford Univ. Press,
575 New York, NY.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- 1
2
3
4
5
6
7 576 Fink, B., N. Neave, G. Brewer, and B. Pawlowski. 2007. Variable preferences for sexual dimorphism
8 in stature (SDS): further evidence for an adjustment in relation to own height. *Pers.*
9 *Individ. Differ.* 43:2249–2257.
10
11
12
13 579 Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance.
14 *T. Roy. Soc. Edinburgh* 52:399–433.
15
16
17 581 Galton, F. 1889. *Natural inheritance*. London and New York MacMillan and Co.
18
19
20 582 Gillis, J. S. and W. E. Avis. 1980. The male-taller norm in mate selection. *Pers. Soc. Psychol. B.*
21 *6*:396–401.
22
23
24 584 Gimelfarb, A. 1988a. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological
25 populations: dynamic interaction model. *Theor. Popul. Biol.* 34:1–23.
26
27
28
29 586 ———. 1988b. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological populations:
30 encounter-mating model. *Am. Nat.* 131:865–884.
31
32
33 588 Graziano, W., T. Brothen, and E. Berscheid. 1978. Height and attraction: do men and women see
34 eye-to-eye? *J. Pers.* 46:128–145.
35
36
37
38 590 Hensley, W. E. 1994. Height as a basis for interpersonal attraction. *Adolescence* 29:469–474.
39
40
41 591 Iwasa, Y. and A. Pomiankowski. 1999. Good parent and good genes models of handicap evolution.
42 *J. Theor. Biol.* 200:97–109.
43
44
45 593 Jackson, L. and K. Ervin. 1992. Height stereotypes of women and men: the liabilities of shortness
46 for both sexes. *Journal Soc. Psych.* 132:433–445.
47
48
49 595 Kirkpatrick, M., A. S. Rand, and M. J. Ryan. 2006. Mate choice rules in animals. *Anim. Behav.*
50 *71*:1215–1225.
51
52
53
54 597 Knuth, D. E. 1998. *The art of computer programming, vol. 3: sorting and searching, chapter*
55 *Sorting by merging*, Pp. 158–168. Second edition. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley.
56
57
58
59
60

- 1
2
3
4
5
6
7 599 Koenker, R. 2006. Parametric links for binary response. *R News* 6:32–34.
8
9 600 Koenker, R. and J. Yoon. 2009. Parametric links for binary choice models: A Fisherian-Bayesian
10
11 601 colloquy. *J. Econometrics* In Press.
12
13 602 Kuhl, F. P. and C. R. Giardina. 1982. Elliptic Fourier features of a closed outline. *Comput.*
14
15 603 *Graph. Image Process.* 18:236–258.
16
17 604 Kurzban, R. and J. Weeden. 2005. HurryDate: Mate preferences in action. *Evol. Hum. Behav.*
18
19 605 26:227–244.
20
21
22 606 Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad.*
23
24 607 *Sci. USA* 78:3721–3725.
25
26
27 608 Lindenfors, P., J. L. Gittleman, and K. E. Jones. 2007. Sexual size dimorphism in Mammals. Pp.
28
29 609 16–26 *in* D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Székely, eds. *Sex, size, and gender*
30
31 610 *roles*. Oxford Univ. Press, Oxford.
32
33 611 Lynch, M. and B. Walsh. 1997. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates
34
35 612 Inc., U.S.
36
37 613 Lynn, M. and B. A. Shurgot. 1984. Responses to lonely hearts advertisements: effects of reported
38
39 614 physical attractiveness, physique, and coloration. *Pers. Soc. Psych. Bull.* 10:349–357.
40
41
42 615 McCullagh, P. and J. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, U.S.
43
44
45 616 McManus, I. C. and C. G. N. Mascie-Taylor. 1984. Human assortative mating for height:
46
47 617 non-linearity and heteroscedasticity. *Hum. Biol.* 56:617–623.
48
49 618 Mueller, U. and A. Mazur. 2001. Evidence of unconstrained directional selection for male tallness.
50
51 619 *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50:302–311.
52
53
54 620 Nettle, D. 2002a. Height and reproductive success in a cohort of british men. *Hum. Nature*
55
56 621 13:473–491.
57
58
59
60

– 30 –

- 1
2
3
4
5
6
7 622 ———. 2002b. Women's height, reproductive success and the evolution of sexual dimorphism in
8
9 623 modern humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:1919–1923.
- 10
11 624 Pawlowski, B. 2003. Variable preferences for sexual dimorphism in height as a strategy for
12
13 625 increasing the pool of potential partners in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:709–712.
- 14
15 626 Pawlowski, B. and S. Koziel. 2002. The impact of traits offered in personal advertisements on
16
17 627 response rates. *Evol. Hum. Behav.* 23:139–149.
- 18
19 628 Pearson, K. 1897. Mathematical contributions to the theory of evolution: on the law of ancestral
20
21 629 heredity. *Proc. R. Soc. Lond.* 62:386–412.
- 22
23
24 630 Pearson, K. and A. Lee. 1903. On the laws of inheritance in man: i. inheritance of physical
25
26 631 characters. *Biometrika Trust* 2:357–462.
- 27
28 632 Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and the R Core team. 2008. *Nlme: linear and*
29
30 633 *nonlinear mixed effects models.*
- 31
32
33 634 Price, T., D. Schluter, and N. E. Heckman. 1993. Sexual selection when the female directly
34
35 635 benefits. *Biol. J. Linn. Soc.* 48:187–211.
- 36
37 636 Ryan, M. J., A. S. Rand, and T. Tregenza. 2003. Sexual selection in female perceptual space:
38
39 637 how female tungara frogs perceive and respond to complex population variation in acoustic
40
41 638 mating signals. *Evolution* 57:2608–2618.
- 42
43 639 Salska, I., D. A. Frederick, B. Pawlowski, A. H. Reilly, K. T. Laird, and N. A. Rudd. 2008.
44
45 640 Conditional mate preferences: factors influencing preferences for height. *Pers. Individ. Differ.*
46
47 641 44:203–215.
- 48
49 642 Shepperd, J. A. and A. J. Strathman. 1989. Attractiveness and height: the role of stature in dating
50
51 643 preference, frequency of dating, and perceptions of attractiveness. *Pers. Soc. Psychol. B.*
52
53 644 15:617–627.
- 54
55 645 Sheskin, D. 2007. *The handbook of parametric and nonparametric statistical procedures.*
56
57 646 Chapman and Hall, U.S.
- 58
59
60

647 Spuhler, J. N. 1982. Assortative mating with respect to physical characteristics. Soc. Biol.
648 29:53–66.

649 Venables, W. N. and B. D. Ripley. 2002. Modern applied statistics with S. Fourth edition.
650 Springer, New York.

651 Weeden, J. and J. Sabini. 2005. Physical attractiveness and health in western societies: a review.
652 Psychol. Bull. 131:635–653.

For Review Only

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

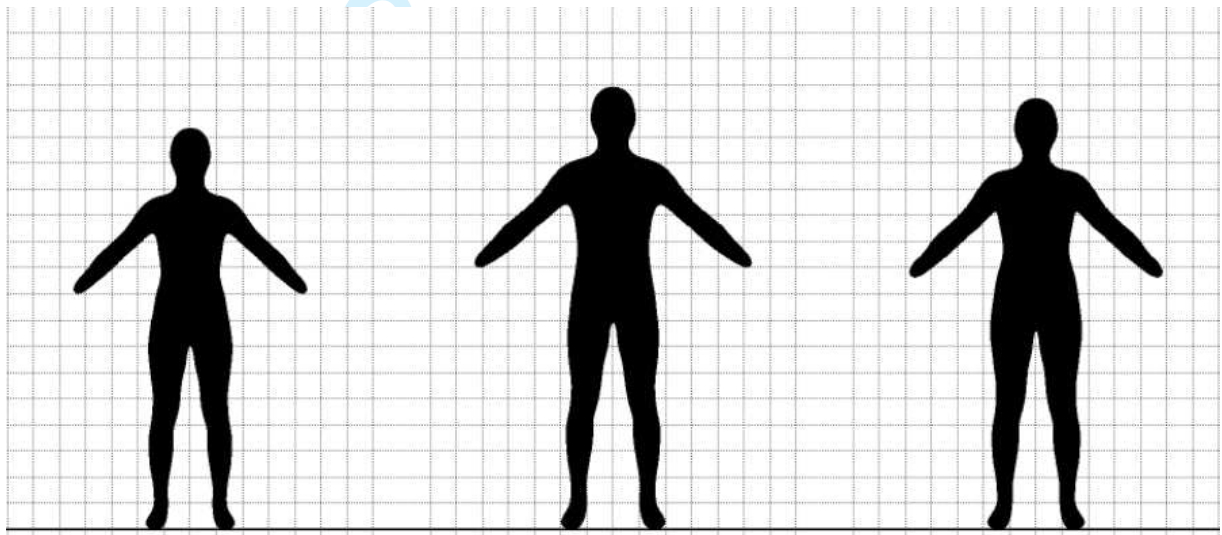


Fig. 1.— Example of one pairwise comparison shown to a male judge. The judge (shown in the center) has to decide which is the most attractive stimulus among the two female stimuli on each side.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

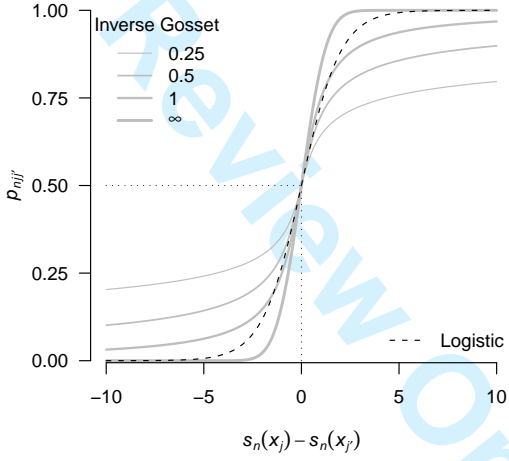


Fig. 2.— Choice functions. Each function describes the probability of choosing stimulus j over j' as the function of the difference in preference scores between these two stimuli.

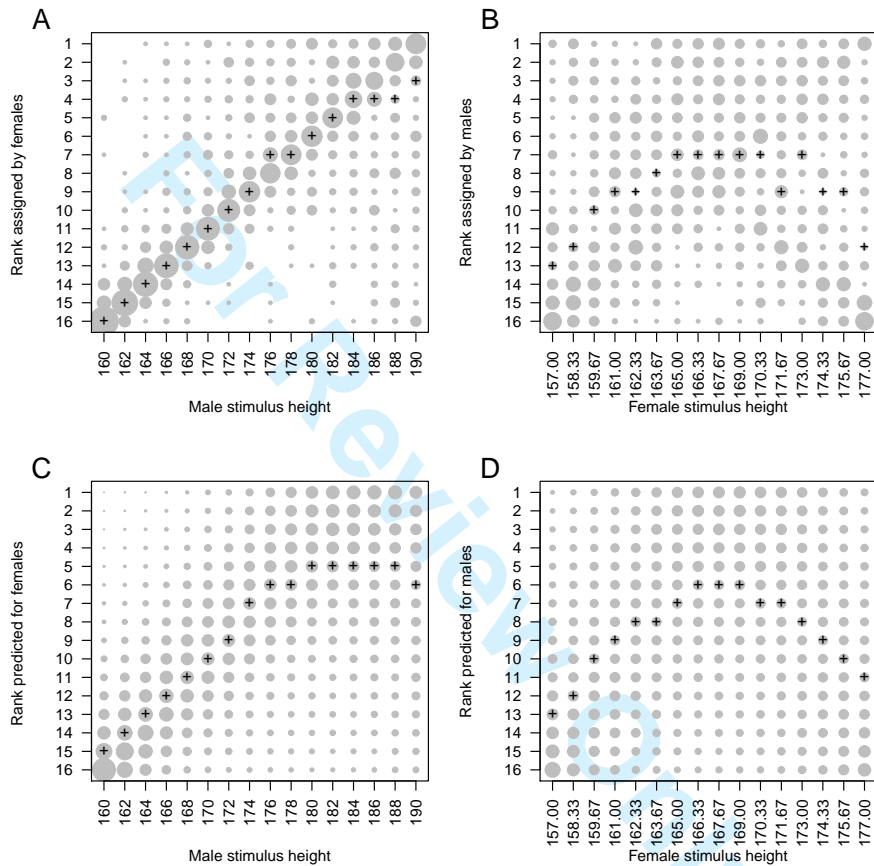


Fig. 3.— Distribution of ranks obtained at the end of the merge sort procedure. For each combination of rank (y -axis) and stimulus height (x -axis), the circle area is proportional to frequency. The scale used to define circle areas is the same for the four graphics of the panel. Crosses represent the median of rank distributions for each stimulus height. Ranks have been measured using actual decisions made by the judges (A and B) or from stochastic decisions predicted by the mate choice modeling (C and D). See text for details.

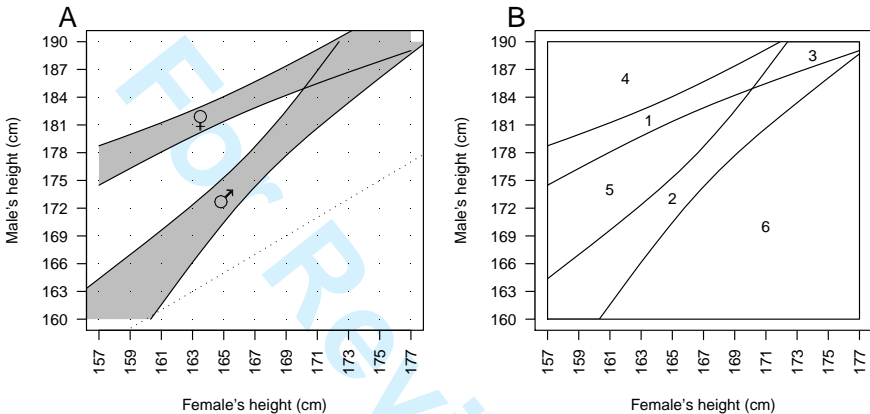


Fig. 4.— Estimation of the linear homogamy preference functions in both sexes. A. Grey area labeled by the female symbol: male height preferred by females (y -axis) as a function of the female's height (x -axis). Grey area labeled by the male symbol: female height preferred by males (x -axis) as a function of the male's height (y -axis). Areas represent the 95% confidence intervals of best preference estimations. The dotted line represents the perpendicular bisector. B. Same figure identifying how partners perceive each other within a couple compared to average preferences. Each point on the graph represents a couple, as characterized by the heights of the people involved. In zone 1, the female's preference is satisfied but she is perceived as too short by her male partner. In zone 2, the male's preference is satisfied but he is perceived as too short by his female partner. In zone 3, both preferences are satisfied. In zone 4, the male is perceived as too tall, while the female is perceived as too short; in zone 5, both partners find each other too short; in zone 6, the male is perceived as too short and the female as too tall.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

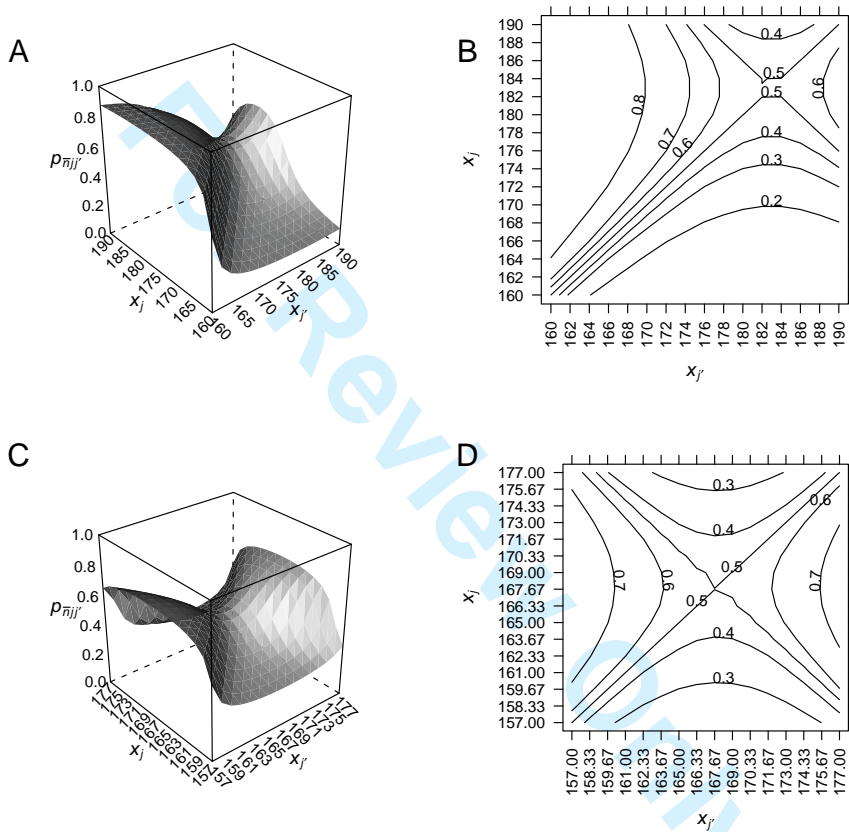


Fig. 5.— Model estimates of the probability ($p_{\bar{n}_{jj}}$) that a stimulus of height x_j will be chosen when compared to a stimulus of height $x_{j'}$. This choice probability is predicted for a female (A & B) and male (C & D) judges with average characteristics. For clarity, two different visual representations of the same data are given in each row: the three-dimensional plot and the corresponding contour plot.

Table 1: Studies on female preferences for height. LHA: Lonely Heart Advertisements. N.A.: unavailable information. [1] Beigel (1954, from data presented in table 4 & 5); [2] Cameron et al. (1977); [3] Graziano et al. (1978, experiment 1); [4] Gillis and Avis (1980); [5] Lynn and Shurgot (1984); [6] Shepperd and Strathman (1989); [7] Jackson and Ervin (1992); [8] Hensley (1994); [9] Pawlowski and Koziel (2002); [10] Pawlowski (2003); [11] Kurzban and Weeden (2005); [12] Fink et al. (2007); [13_a] Salska et al. (2008, study 1); [13_b] Salska et al. (2008, study 2).

Population	Method	Nb of judges	Favorite height (cm) or relationship between height of the stimulus and preference	Favorite height expressed relatively to judge's stature (cm) or relationship between judge's height and it's favorite height	Source
US (16-24y)	stated preferences	39	179.7(±5.9)	+18.1(±6.0)	[1]
US (singles)	requests in newspaper LHA	< 155 ^a	'tall' or > 182.8	> + 10.2	[2]
US (18-22y)	attractiveness ratings (based on 9 pictures associated with false information on height)	100	medium(175.3-180.3) > tall(188.0-193.0) > short(165.1-170.2)	independent	[3]
Canada (students)	stated preferences	≈ 64 ^b	N.A.	+15.0	[4]
US (singles)	responses to 173 newspaper LHA	N.A.	positive linear; not quadratic	N.A.	[5]
US (students)	attractiveness ratings (based on 3 manipulated pictures)	60	taller than women	N.A.	[6]
US (students)	stated preferences	60 ^c	N.A.	taller	[6]
US (students)	Person Perception Questionnaire	150 φ+87 σ ^d	tall(193.0) ≥ medium(177.8) ≥ short(162.6)	independent	[7]
US (students)	stated preferences	145	182.8	positive	[8]
Poland (singles)	responses to 551 newspaper LHA	≈ 2937	positive	N.A.	[9]
Poland (students)	single attractiveness choice (based on 6 drawings of couples whose dimorphism vary)	363	N.A.	negative for dimorphism	[10]
US (singles)	speed dating	> 4500	positive linear; not quadratic	positive	[11]
Germany, Austria, UK	single attractiveness choice (based on 6 drawings of couples whose dimorphism vary)	646	N.A.	negative for dimorphism	[12]
US (singles)	requests in online LHA	1000	'tall'	positive for height; negative for dimorphism	[13 _a]
US (students)	attractiveness ratings (based on written descriptions with 10 different stated heights)	249	181.1	positive for height; negative for dimorphism	[13 _b]

^aamong them several ads did not contain an height request

^bdeduced from a total of 128 individuals (σ + φ)

^csame subjects as previous line

^dsexes pooled, but no gender effect

Table 2: Studies on male preferences for height (see table 1 for abbreviations).

Population	Method	Nb of judges	Favorite height (cm) or relationship between height of the stimulus and preference	Favorite height expressed relatively to judge's stature (cm) or relationship between judge's height and it's favorite height	Source
US (16-24y)	stated preferences	79	162.8(\pm 5.6)	-11.9(\pm 6.2)	[1]
US (singles)	requests in newspaper LHA	< 192 ^a	'small' or 'medium'	independent	[2]
Canada (students)	stated preferences	\approx 64 ^b	N.A.	-11.3	[4]
US (singles)	responses to 138 newspaper LHA	N.A.	independent	N.A.	[5]
US (students)	attractiveness ratings (based on 3 manipulated pictures)	49	independent	N.A.	[6]
US (students)	stated preferences	49 ^c	N.A.	shorter	[6]
US (students)	Person Perception Questionnaire	150 φ +87 σ ^d	tall(177.8) = medium(162.6) > small(147.3)	independent	[7]
US (students)	stated preferences	164	N.A.	positive	[8]
Poland (singles)	responses to 617 LHA	\approx 4603	negative	N.A.	[9]
Poland (students)	single attractiveness choice (based on 6 drawings of couples whose dimorphism varies)	161	N.A.	positive for dimorphism	[10]
US (singles)	speed dating	5143	independent	positive	[11]
Germany, Austria, UK	single attractiveness choice (based on 6 drawings of couples whose dimorphism varies)	456	N.A.	positive for dimorphism	[12]
US (singles)	requests in online LHA	1000	N.A.	positive for height; positive for dimorphism	[13 _a]
US (students)	attractiveness ratings (based on written descriptions with 10 different stated heights)	133	166.9	positive for height; positive for dimorphism	[13 _b]

^aamong them several ads did not contain an height request

^bdeduced from a total of 128 individuals (σ + φ)

^csame subjects as previous line

^dsexes pooled, no gender effect

Table 3: Influence of the choice function on parameter estimates of the homogamy preference function. For the inverse Gosset function, the shape parameter (ν) is indicated. σ_w corresponds to the estimated within-judge error standard deviation. N.A.: no convergence of the model.

sex	choice function	intercept (cm)	CI 95%		slope	CI 95%		σ_w
female	inverse Gosset							
	$\nu = 0.528^a$	182.94	181.31	184.59	0.77	0.51	1.03	0.729
	$\nu = 0.25$	179.54	177.56	181.66	0.50	0.21	0.81	0.866
	$\nu = 0.50$	180.94	179.15	182.91	0.64	0.40	0.89	0.832
	$\nu = 0.75$	183.43	181.70	185.16	0.85	0.57	1.13	0.736
	$\nu = 1.0^b$	184.9	182.16	187.66	0.81	0.37	1.26	0.872
	$\nu = \infty^c$	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
	logistic	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
male	inverse Gosset							
	$\nu = 0.257^a$	167.74	166.10	169.36	0.60	0.37	0.84	0.862
	$\nu = 0.25$	167.32	165.75	168.89	0.62	0.39	0.86	0.864
	$\nu = 0.50$	167.51	166.00	169.01	0.65	0.45	0.87	0.897
	$\nu = 0.75$	167.71	165.83	169.67	0.63	0.35	0.94	0.952
	$\nu = 1.0^b$	167.72	165.77	169.61	0.66	0.37	0.96	0.955
	$\nu = \infty^c$	167.55	165.57	169.50	0.73	0.44	1.04	1.078
	logistic	167.59	165.57	169.56	0.73	0.43	1.04	0.969

^avalues minimizing σ_w

^bequivalent to a cauchit link

^cequivalent to a probit link

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Table 4: Influence of judges’ characteristics on model predictions. The different judge’s covariates are: judge’s age (a_n), household income (i_n), relationship status (m_n), judge’s height (h_n), and all interactions between the three first variables and h_n . The ‘base model’ includes all parameters independent of judge’s characteristics. The dots (...) indicate that the model is an extension of the model given in the row above. C provides the percentage of pairwise comparisons in which the stimulus with the highest predicted probability of being chosen is actually chosen. γ corresponds to a measure of the explanatory power of the model (with $\gamma = 0$ for a null power, and $\gamma = 1$ for a maximal power). To enhance convergence, the Cauchy choice function has been used on all models, except for models labeled with the ♠ symbol, which correspond to models fitted with the inverse Gosset choice function parameterized with their optimal ν values. σ_w corresponds to the estimated within-judge error standard deviation, and σ_b corresponds to the estimated between-judge standard deviation of the random term (see Methods for details).

sex	model	$C(\%)$	γ	σ_w	σ_b
females	base model	76.2	0.524	0.873	0.342
	... + a_n	76.4	0.528	0.869	0.353
	... + i_n	76.4	0.528	0.872	0.340
	... + m_n	76.4	0.528	0.900	0.318
	... + h_n	77.9	0.557	0.866	0.311
	... + $a_n h_n$	78.0	0.560	0.864	0.312
	... + $i_n h_n$	78.1	0.561	0.866	0.303
	... + $m_n h_n$	77.6	0.552	0.872	0.291
	... ♠	77.2	0.543	0.729	0.154
males	base model	60.5	0.211	0.958	0.215
	... + a_n	60.6	0.213	0.958	0.216
	... + i_n	61.9	0.238	0.957	0.213
	... + m_n	62.3	0.247	0.957	0.213
	... + h_n	67.5	0.350	0.954	0.183
	... + $a_n h_n$	67.4	0.348	0.954	0.181
	... + $i_n h_n$	67.3	0.346	0.954	0.180
	... + $m_n h_n$	67.2	0.344	0.955	0.178
	... ♠	66.8	0.336	0.862	0.351

Sexual selection and human stature: homogamy as a unified framework for understanding mating preferences

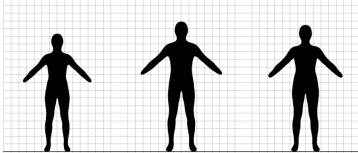
Alexandre Courtiol (177 cm), Michel Raymond (172 cm), Bernard Godelle ($\sqrt{3}$ m) & Jean Baptiste Ferdy (175 cm)
Institut des Sciences de l'Évolution, Montpellier, France
 alexandre.courtiol@univ-montp2.fr

Introduction

Assortative mating based on human height has long attracted interest in evolutionary biology (e.g. Galton 1889, Pearson and Lee 1903, Fisher 1918), and the phenomenon has been demonstrated in numerous human populations (Spuhler 1982). It is often argued that mating preferences generate this pattern, but other processes can also induce trait correlations between mates (competition for mate access, population structure...). In addition, the relationship between individual preferences and mating patterns observed at the population level is not direct (Gimelfarb 1988a,b). **We present and apply an experimental framework tailored to quantitatively assess homogamy preferences.**

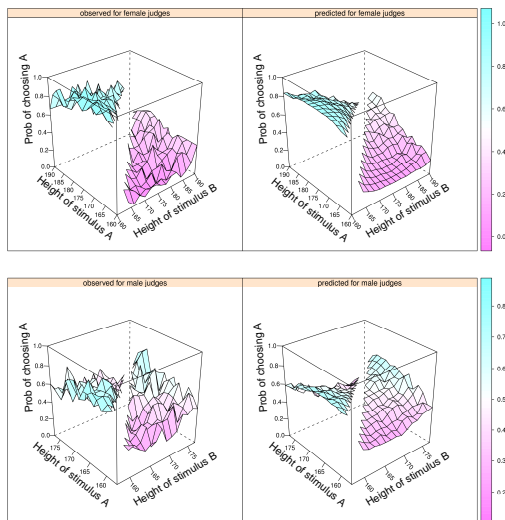
Data collection

200 judges were submitted to several pairwise comparisons involving 16 stimuli differing in height.



For each comparison, the judge (here a male, shown in the center) has to decide which is the most attractive stimulus among the two stimuli (here females) on each side.

Model fit



→ Considering the judge's characteristics, it is possible to predict reliably the judge's choices. For female judges the stimulus with the highest predicted probability of being chosen, was actually chosen in 77% of choices. For male judges the corresponding value was 66%.

→ Among the different covariates included in the model, the judge's height was the best predictor of the choice.

Mate choice rules

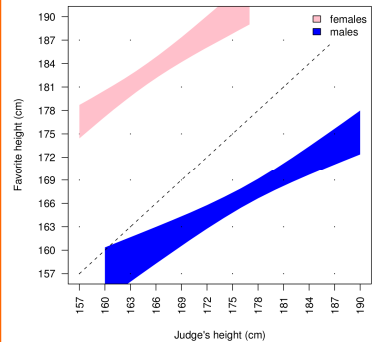
Our estimations of slopes and intercepts are simultaneously consistent with the three main rules proposed in the literature:

- **Male taller norm:** females prefer males taller than themselves and males prefer females shorter (Gillis and Avis 1980)
- **Matching hypothesis:** females and males prefer mates whose height is positively correlated with their own height (Kurzban and Weeden 2005)
- **Pawłowski's rule:** females and males prefer mates close to the average population height and whose height difference is close to the actual population dimorphism (Pawłowski 2003)

Data analyses

- Goal:** predicting the choice given the judge's height and other characteristics (age, income, relationship status)
- Framework:** we assumed the judge's height to exert a linear influence on the preferred height → **homogamy preference function is defined by 2 parameters: the slope & the intercept**
- Method:** to obtain estimates of these parameters, we modelled preferences and choosiness simultaneously using a GLMM based approach assuming strict preference *sensus* Kirkpatrick et al. 2006 (ask for details)
- Application:** **estimating preferences & compare different mate choice rules**

Results: Homogamy preference functions



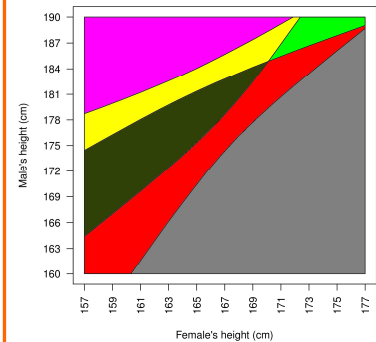
Slope represents how preference for height increases when the judge's height increases by 1 cm:

- for females, slope = 0.77 [95% CI: 0.51-1.03]
- for males, slope = 0.60 [95% CI: 0.37-0.84]

Intercept scaled to represent preferred height for an average female (165 cm, 57 kg, 27 yrs) or for an average male (178 cm, 74 kg, 33 yrs):

- for females, intercept = 182.9 cm [181.3-184.6]
- for males, intercept = 167.7 cm [166.1-169.4]

Results: Sexual conflict for mate choice



Male too short	Male Ok	Male too tall	according to predicted preferences
CONFLICT	CONFLICT	CONFLICT	Female too short
CONFLICT	NO CONFLICT	CONFLICT	Female Ok
CONFLICT	CONFLICT	CONFLICT	Female too tall

Conflict corresponds to couples in which preference of at least one partner is not realized.

Major findings

1. The judge's height influences his/her mating preferences for height → **homogamy is found at the level of preferences in both sexes**
2. In both sexes average height preferred is above average:
 - an average female prefers a male from 3.5 to 6.9 cm taller than average male's height, leading to a preferred dimorphism 1.28-1.54x the average dimorphism
 - an average male prefers a female from 0.8 to 4.0 cm taller than average female's height, leading to a preferred dimorphism 0.61-0.91x the average dimorphism
3. In most situations, preferences for height do not match between sexes → **there is a sexual conflict in preferences**
4. Results are simultaneously consistent with the three main mate choice rules proposed → **mating rules previously proposed can all be induced by a unique process described by a simple linear homogamy preference function**

NB: all these results have been confirmed by a re-analysis of data previously published, but cross cultural studies are missing to assess generality of patterns found. Importantly, selective pressure exerted by preferences will depend on how preferences of each sex translate into real mate choice.

References

- Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 52:399-433
- Galton, F. 1889. Natural Inheritance. London and New York MacMillan and Co.
- Gillis, J. S., and W. E. Avis. 1980. The male-taller norm in mate selection. Personality and Social Psychology Bulletin 6:396-401
- Gimelfarb, A. 1988a. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological populations: dynamic interaction model. Theoretical Population Biology 34:1-23
- Gimelfarb, A. 1988b. Processes of pair formation leading to assortative mating in biological populations: encounter-mating model. The American Naturalist 131:865-884
- Kirkpatrick, M., Rand, A. S., and M. J. Ryan. 2006. Mate choice rules in animals. Animal Behaviour 72:1215-1225
- Kurzban, R., and J. Weeden. 2005. Hurrydate: Mate preferences in action. Evolution and Human Behavior 26:227-244
- Pawłowski, B. 2003. Variable preferences for sexual dimorphism in height as a strategy for increasing the pool of potential partners in humans. Proc Roy Soc Lond B 270:709-712
- Pearson, K., and A. Lee. 1903. On the laws of inheritance in man: I. inheritance of physical characters. Biometrika Trust 2:357-462
- Spuhler, J. N. 1982. Assortative mating with respect to physical characteristics. Social Biology 29:53-66

A.3 ARTICLE 3 :

Preference and real mate choice for BMI : Match or mismatch ?

Alexandre Courtiol, Sandrine Picq, Bernard Godelle, Michel Raymond, & Jean Baptiste Ferdy

Article en préparation

Résumé : Body mass index (BMI) has been shown to influence mating preferences in humans. This study aims to compare individuals BMI preferences with the actual BMIs of their partners. To do so, we sampled couples and evaluated their preferences for BMI and its constituents (mass and height). Our results show that males prefer females lighter and slimmer than their mates, while female preferences do not on average differ from their mates characteristics. In addition, male preferences for BMI, mass, and height strongly correlate with their actual partners characteristics. Among males, those who prefer the slimmest females have partners who are slimmer than average. In contrast, females preferences correlate weakly to their partners characteristics. These results highlight important differences between the sexes in regards to mate choice. Taking these sexual conflicts into account may allow scientists to shed light on the influence of sexual selection on human morphological evolution. It may also give new insights into the consequences of the obesity epidemic on the psychological state of individuals.

Preference and real mate choice for BMI: Match or mismatch?

A. Courtiol^{*,a}, S. Picq^b, B. Godelle^a, M. Raymond^a, J-B. Ferdy^c

^aCNRS - Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, Montpellier, France

^bCNRS - EPHE - Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie, Institut de Botanique, Université Montpellier 2, Montpellier, France

^cUniversité Paul Sabatier, Toulouse, France

Abstract

Body mass index (BMI) has been shown to influence mating preferences in Humans. This study aims at comparing individuals' preferences for BMI with the actual BMI of their partners. To do so, we sampled couples and evaluated their preferences for BMI and its constituents (mass and height). Our results show that males prefer females lighter and slimmer than their mates while females preferences do not differ on average from their mates characteristics. In addition, males' preferences for BMI, mass, and height strongly correlate with actual partner's characteristics. Among males, those who prefer the slimmest females have partners who are slimmer than average. In contrast, females' preferences correlate only weakly to their partners' characteristics. These results highlight important conflicts between sexes toward mate choice. Taking into account these conflicts could shed light on the influence of sexual selection on human morphological evolution. It could also give new insights into consequences of the obesity epidemics on the psychological state of individuals.

Key words: attractiveness, body mass, height, sexual conflict, sexual selection, Human

Body mass index or BMI (defined as the ratio of mass 28 divided by the square of height), is considered as an important cue reflecting health [e.g. 1] and fertility [e.g. 2, 3] 30 in Humans. Thus, evolutionary psychologists predict a strong influence of BMI on mate choice. Accordingly, there 32 is now a large body of evidence which demonstrates that BMI is an important determinant of sexual attractiveness 34 in men and women [e.g. 4, 5, 6, 7]. Yet, to clearly understand origins and consequences of mating preferences for 36 BMI, it is of crucial importance to study how these preferences translate into real choices. Indeed, overall prefer- 38 ences incorporate BMI but also other traits (independent or not), with potentially different relative importances of 40 all these determinants. In addition, mate choice involves two partners, which preferences may not be concordant. 42 Finally, several other processes than preferences can influence mate choice: availability in partners, within sex 44 competition, etc. All these factors can alter the relationship between preferred and actual partner's BMI; to which 46 extent is the key question we address in this paper.

We conducted an experiment to compare, within couples, the favorite BMI of each partner with that of his/her actual partner. To do so we sampled 96 European couples, 50 whose individuals were aged from 18 to 53 yrs (median age = 27 yrs), and whose relationship involvement duration 52 ranged from 1 month to 36 years (median duration = 3 yrs). This sampling has been performed in public areas of 54

Montpellier (France). We separately asked each partner to represent his/her ideal partner. For this purpose we designed a software presenting silhouettes which BMI and height can be manipulated independently. The silhouettes are derived from real pictures, using a modelling method that allows to alter both BMI and height while keeping the silhouette overall aspect realistic [see 8, for details].

For each couples, the male was presented a silhouette of his sex and height. He was then asked to adjust the stimulus to get a maximal resemblance with himself; to do so he had to modify stimulus BMI using a virtual dial. This step enables to estimate self-representation of BMI, which can be biased by self-perception disorder or by difficulties to identify oneself with a virtual stimulus. We found that perception biases on BMI represent, in both sexes, an amount lower than 25% of actual BMI for 94% of individuals sampled. Perceived and actual BMI are highly correlated ($\rho > 0.7$). Moreover, the best adjusted regression line between perceived and actual BMI does not statistically differ from the line considering that the best predictor of perceived BMI is directly the actual BMI of the focal individual (model comparison: $F_{2,190} = 26, p = 0.26$); meaning that there is no directional self-perception bias characterizing our population.

After the focal male individual had manipulated the reference stimulus, a female silhouette was displayed aside. This latter stimulus had a BMI and an height randomly chosen (range of BMI = 16-38 kg/m², range of height = 156-176 cm). The focal individual was asked to change the morphological aspects of the female silhouette until it rep-

*Corresponding author

Email address: alexandre.courtiol@univ-montp2.fr (A. Courtiol)

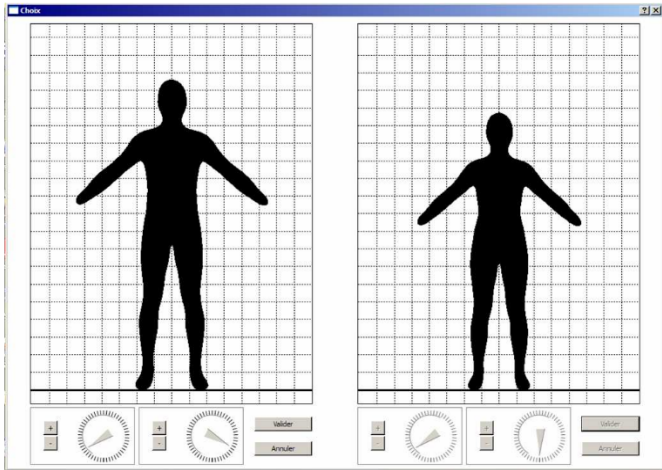


Figure 1: Snapshot of the software used to measure preferences for BMI and height for a male. The left picture represents a silhouette corresponding to the male (here: BMI=21.5 kg/m², height=184 cm). The right picture represents the silhouette of his ideal partner (BMI=19.3 kg/m², height=165 cm). Dials under pictures enables to modify the BMI of the judge according to his self perception, and BMI and height of his favorite female. Whether the silhouette of the focal individual appears on left or right panel is randomly decided for each individual. The dial controlling the height of the focal individual is inactivated but displayed for symmetry.

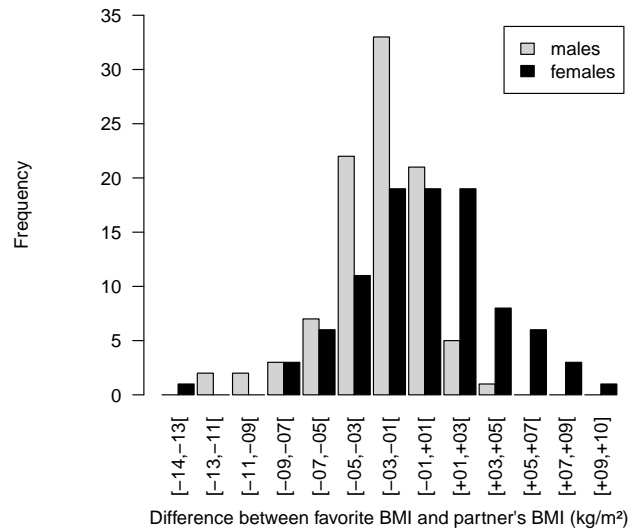


Figure 2: Distributions of discrepancies between preferences and actual partner's characteristics for BMI according to the sex of the focal individual. Each bar represents the number of individuals (indicated in brackets) whose discrepancy value falls within the corresponding interval.

resents his ideal partner, using a dial that controls height and another that controls BMI. A similar experimental procedure was performed for the female of the couple: she had first to manipulate a female stimulus, for measuring her self-perception bias for BMI; and then, a male stimulus, for measuring her preferences (range of BMI = 19-35 kg/m², range of height = 159-190 cm). The software uses an important number of different stimuli (399,999 for each sex) for shape modifications to be perceived as continuous. Along all the experiments, partners of each couple have been separated to prevent them to influence each other during preferences estimations. In addition, individuals manipulated unlabeled dials and were never informed about the role of these dials. A snapshot of the software is displayed on figure 1.

Preferences and actual partners' characteristics are compared in table 1. Analysis of differences between these values strongly suggests that males prefer females that are slimmer than their own mates. This preference for low BMI corresponds to a strong preference for females lighter than average, and a marginal preference for females taller than average (see table 1). Conversely, females' average preferences do not differ from their average partners' characteristics. Still, this does not imply that females have partners with the BMI they desire: differences between preferred and actual partner's BMI are highly variable, ranging from -14 kg.m² to +10 kg.m², as illustrated in figure 2.

We investigated also the relationship between preferences and partner's characteristics using statistical anal-

yses based on multiple regression models. This tool enables to investigate the association between preferences and partner's characteristics for each trait while removing indirect effects of preferences for other traits: when association is examined for the mass, a correction is applied to take into account indirect effect of preferences for height; when association is examined for the height, a correction is applied to take into account indirect effect of preferences for mass.

Results of this analyzes are given in table 1. The last three columns of this table quantify the statistical association between preferences and partners characteristics. For females, there is a weak evidence that partner's and preferred characteristics are positively associated for both mass and height. In contrast, males preferences for mass and height strongly correlate with their partner's characteristics. The actual partner's BMI can be predicted from the preferred BMI, but it can also be predicted by combining the preferred mass and height in a single statistical model. Table 1 indicates that this model satisfactorily predicts the actual partner's BMI in males. Adding the preferred BMI to this model does not improve the quality of the prediction in both sexes (for females: $F_{1,93} = 0.01, p = 0.91$; for males: $F_{1,93} = 0.09, p = 0.76$). This shows that individual do not display direct preference for BMI. Hence, individual that have different masses and heights but identical BMI should not be equally preferred.

Overall, our results show that discussing BMI influence on attractiveness, or on mate choice only in terms of mass differences, is restrictive, since we demonstrate that height *per se* influences our results. In addition, our results show that the relationship between what females

Table 1: Comparison between preferences and actual characteristics of partners.

trait	focal sex	median		median		difference		association		
		favorite	value	partner	value	V^a	p^b	F^c	p^d	model r^2^e
mass	female	74.5	kg	73.0	kg	2397	0.80	3.1	0.083	0.05
–	male	52.0	–	57.0	–	3897	< 0.001	13	< 0.001	0.13
height	female	178.4	cm	177.2	cm	2760	0.12	3.9	0.051	0.04
–	male	166.7	–	165.0	–	2810	0.079	28	< 0.001	0.24
BMI	female	23.5	kg/m ²	23.2	kg/m ²	2292	0.90	4.0	0.047	0.04
–	male	18.4	–	21.0	–	4322	< 0.001	32	< 0.001	0.26

a: statistics of the Wilcoxon’s signed rank test which compares location of favorite and actual trait values. b: p-value of the Wilcoxon test. c: Fisher’s statistic which indicates the strength of the association between favorite and partner trait value. (Nb: all F have the same numerator and denominator degrees of freedom: 1 and 93, respectively) d: p-value of the association. e: proportion of variance explained by the regression model used to compute the F value (see text for details).

120 desire and what they actually get, in terms of BMI, is 160
low: 4% of the total variance is explained by preferences
122 for BMI. The picture seems different for males since their 162
preferences for height and mass explained together 26% of
124 the variability in their partners’ BMI. 164

These results do not take into account perception bi-
126 ases. In addition, in couples which were formed several 166
years before this study, people might have gained weight
128 since the time they have chosen their partner. Indeed, BMI 168
is known to increase within the age range we considered [9].
130 We also performed our analyses correcting preferences by 170
perception biases and correcting partner’s BMI and mass
132 by the average weight gain acquired since the beginning of 172
the relationship. The results obtained lead to qualitatively
134 similar conclusions. 174

The great difference in strength of associations between
136 sexes could be due to several distinct phenomenon. First, 176
it has been argued that females place less emphasis in
138 physical attractiveness than males [10]. Hence, if females 178
preferentially rely on other traits (e.g. socioeconomic statu-
140 s) when choosing their mate, we expect the correlation 180
between their preference and their mate’s physical char-
142 acteristics to be lower than the same relationship mea- 182
sured in males. Second, it might be that males have a
144 much stronger influence than females on the outcome of 184
mate choice. In that case, we expect relationship between
146 preferences and partner’s characteristics to be stronger in 186
males than females for all traits determining preferences.
148 Replicating the present study but focusing on other traits 188
females might choose, could allow to distinguish between
150 these two hypotheses. Nonetheless, if male’s influence on 190
mate choice is only slightly stronger than female’s one,
152 both hypotheses could apply. Very different patterns can 192
in fact be predicted depending on the control each sex can
154 have on how mates are chosen. 194

Another explanation of the weak of correlation between
156 preference and actual partners’ characteristics in females 196
could be that females almost always prefer the same type
158 of partners. The variability in preferences observed in fe- 198
male preferences would then correspond to measurement

errors rather than to true differences in preference. It is
not expected, in this situation, that the differences be-
tween measured preferences translate into difference be-
tween chosen partners. Still, if this was true, as these
measurement errors also exist in males and as we found
evidences that all males do not have the same preferences,
we would expect a higher variability in preferences in males
than in females. Instead, we found no difference between
variability in males’ preferences and variability in females’
preferences ($p > 0.25$ for all Ansari-Bradley tests, which
compare scale parameters between sexes), meaning that
this hypothesis is not likely.

Finally, we found an association between preferences
and actual partner’s characteristics. This does not demon-
strate that preferences have influenced partners’ choice. In
fact, it could also be that people adjust their preference
to reflect the characteristics of their partner. As correla-
tions do not allow to infer causation we cannot evaluate
this possibility. However, it would remain to explain why
males’ preferences are more influenced by their partner’s
characteristics than females; in addition, if it was the case
average preferences are not expected to differ from aver-
age actual trait values for males and not for females (see
figure 2).

To conclude, within males, preferred and actual part-
ner’s characteristics are strongly associated but differ in
average. In other words, males prefer woman slimmer
than their actual partner. Still, males who prefer the
slimmest have also partners who are slimmer than average.
Concerning females, no significant differences were found
and only weak associations between preferences and mates
characteristics. Hence, this suggests an important con-
flict between males and females about mate choice: males
would like slimmer females, while females do not appear
to want bigger males; and partner characteristics seem in-
fluenced by preferences in males but not in females.

Considering these sexual conflicts toward BMI is of par-
ticular importance to better understand evolution of traits
and preferences driven by sexual selection. Moreover, tak-
ing into account these conflicts could also help to under-

stand psychological differences between sexes, relative to
mate choice, and relative to couples' life in general. The
present sample contains only 2% of obese individuals; still,
males prefer females much slimmer than their partners. In
this context, we could expect the difference between ideal
female pictures for males and actual females characteristics
to diverge with obesity epidemics. Such divergence could
induce important consequences that should be considered
when predicting the forthcoming psychological state of in-
dividuals in societies.

References

- [1] A. G. Renehan, M. Tyson, M. Egger, R. F. Heller, M. Zwahlen, Body-mass index and incidence of cancer: a systematic review and meta-analysis of prospective observational studies, *The Lancet* 371 (9612) (2008) 569–578.
- [2] T. K. Jensen, A.-M. Andersson, N. Jrgensen, A.-G. Andersen, E. Carlsen, J. H. Petersen, N. E. Skakkebk, Body mass index in relation to semen quality and reproductive hormones among 1,558 danish men, *Fertility and Sterility* 82 (4) (2004) 863–870.
- [3] M. Y. Thum, A. El-Sheikhah, R. Faris, J. Parikh, M. Wren, T. Ogunyemi, A. Gafar, H. Abdalla, The influence of body mass index to in-vitro fertilisation treatment outcome, risk of miscarriage and pregnancy outcome., *Journal of Obstetrics & Gynaecology* 27 (7) (2007) 699–702.
- [4] M. J. Tovee, S. Reinhardt, J. L. Emery, P. L. Cornelissen, Optimum body-mass index and maximum sexual attractiveness, *The Lancet* 352 (9127) (1998) 548–548.
- [5] M. J. Tovee, D. S. Maisey, J. L. Emery, P. L. Cornelissen, Visual cues to female physical attractiveness, *Proc. Royal Soc. London Series B-biological Sciences* 266 (1415) (1999) 211–218.
- [6] J. Fan, F. Liu, J. Wu, W. Dai, Visual perception of female physical attractiveness, *Proc. Royal Soc. London Series B-biological Sciences* 271 (1537) (2004) 347–352.
- [7] J. Fan, W. Dai, F. Liu, J. Wu, Visual perception of male body attractiveness, *Proc. Royal Soc. London Series B-biological Sciences* 272 (1560) (2005) 219–226.
- [8] A. Courtiol, J.-B. Ferdy, B. Godelle, M. Raymond, J. Claude, Height and body mass influence on human body outlines: a quantitative approach using an elliptic fourier analysis, *American Journal of Physical Anthropology* XX (2009) XX–XX.
- [9] L. Strug, L. Sun, M. Corey, The genetics of cross-sectional and longitudinal body mass index, *BMC Genetics* 4 (Suppl 1) (2003) S14.
- [10] D. M. Buss, Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypotheses tested in 37 cultures, *Behavioral and brain sciences* 12 (1) (1989) 1–49.

A.4 ARTICLE 4 :

Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the evolution of primate sexual swellings

Elise Huchard, [Alexandre Courtiol](#), Julio A Benavides, Leslie A Knapp, Michel Raymond, & Guy Cowlshaw

Article publié chez *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*

Résumé : The sexual swellings of female primates have generated a great deal of interest in evolutionary biology. Two hypotheses recently proposed to elucidate their functional significance argue that maximal swelling size advertises either female fertility within a cycle or female quality across cycles. Published evidence favours the first hypothesis, and further indicates that larger swellings advertise higher fertility between cycles. If so, a male preference for large swellings might evolve, driving females to use swellings as quality indicators, as proposed by the second hypothesis. In this paper, we explore this possibility using a combination of empirical field data and mathematical modelling. We first test and find support for three key predictions of the female-quality hypothesis in wild chacma baboons (*Papio ursinus*) : (i) inter- individual differences in swelling size are maintained across consecutive cycles, (ii) females in better condition have larger swellings and higher reproductive success, and (iii) males preferentially choose females with large swellings. We then develop an individual-based simulation model that indicates that females producing larger swellings can achieve higher mating success even when female–female competition is low and within-female variance in the trait is high. Taken together, our findings show that once sexual swellings have evolved as fertility signals, they might, in certain socio-sexual systems, be further selected to act as quality signals. These results, by reconciling two hypotheses, help to clarify the processes underlying sexual swelling evolution. More generally, our findings suggest that mate choice for direct benefits (fertility) can lead to indirect benefits (good genes).

Mes contributions principales dans ce travail collaboratif : J'ai développé l'analyse statistique relative au choix de partenaires ; j'ai réalisé et analysé le modèle de simulation.

Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the evolution of primate sexual swellings

Elise Huchard^{1,2,*}, Alexandre Courtiol¹, Julio A. Benavides¹, Leslie A. Knapp³,
Michel Raymond¹ and Guy Cowlshaw²

¹CNRS-Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon,
CC 065, 34 095 Montpellier Cedex 5, France

²Institute of Zoology, Zoological Society of London, Regent's Park, London NW1 4RY, UK

³Department of Biological Anthropology, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge CB2 3DZ, UK

The sexual swellings of female primates have generated a great deal of interest in evolutionary biology. Two hypotheses recently proposed to elucidate their functional significance argue that maximal swelling size advertises either female fertility within a cycle or female quality across cycles. Published evidence favours the first hypothesis, and further indicates that larger swellings advertise higher fertility between cycles. If so, a male preference for large swellings might evolve, driving females to use swellings as quality indicators, as proposed by the second hypothesis. In this paper, we explore this possibility using a combination of empirical field data and mathematical modelling. We first test and find support for three key predictions of the female-quality hypothesis in wild chacma baboons (*Papio ursinus*): (i) inter-individual differences in swelling size are maintained across consecutive cycles, (ii) females in better condition have larger swellings and higher reproductive success, and (iii) males preferentially choose females with large swellings. We then develop an individual-based simulation model that indicates that females producing larger swellings can achieve higher mating success even when female–female competition is low and within-female variance in the trait is high. Taken together, our findings show that once sexual swellings have evolved as fertility signals, they might, in certain socio-sexual systems, be further selected to act as quality signals. These results, by reconciling two hypotheses, help to clarify the processes underlying sexual swelling evolution. More generally, our findings suggest that mate choice for direct benefits (fertility) can lead to indirect benefits (good genes).

Keywords: sexual swellings; honest signals; mating synchrony; primates; fertility indicators; mate choice

1. INTRODUCTION

The sexual swellings of female primates are a classic signal in sexual selection. Exaggerated sexual swellings are found in a number of old world monkeys and apes (Rowell 1972; Dixon 1983). They are produced when the anogenital skin gradually swells during the oestrous cycle, reaching its maximal size around the time of ovulation before subsequently returning to its non-swollen state. The enduring fascination of sexual swellings has led to several plausible hypotheses about how they might have evolved (reviewed by Nunn 1999; Zinner *et al.* 2004). Yet the functional significance of this signal still remains highly contentious.

The current controversy revolves around two competing explanations. On the one hand, the graded-signal hypothesis proposes that sexual swellings signal fertility variation within females (larger swellings indicate higher probability of ovulation). Swellings thereby encourage dominant males to mate-guard females when they are at their most fertile period, increasing paternity certainty and

thus the payoffs of future paternal care, but also allow other males to mate at other times (when females are not guarded), creating paternity confusion and thus reducing the risk of infanticide (Nunn 1999). On the other hand, the reliable-indicator hypothesis states that sexual swellings signal heritable quality variation between females (larger swellings indicate higher quality). Swellings are therefore found under conditions of reversed sexual selection, where males have become the choosier sex due to the high mating costs experienced in multimale social groups (where swellings are characteristically found; Clutton-Brock & Harvey 1976) and females compete for the best males by honestly advertising their quality through costly signals (Pagel 1994). This hypothesis thus brings sexual swellings into the mainstream paradigm of condition-dependent signals and good-genes theories of sexual selection (e. g. Zahavi 1975; Grafen 1990; Johnstone & Grafen 1992; Cotton *et al.* 2006).

The current empirical evidence favours the graded-signal hypothesis. A growing number of studies have shown that sexual signals are a probabilistic signal of ovulation in a wide range of species (barbary macaques: Brauch *et al.* 2007; chimpanzees: Emery & Whitten 2003, Deschner *et al.* 2004; yellow baboons: Geschiere *et al.* 2007; olive baboons: Higham *et al.* 2008) and that the

* Author for correspondence (ehuchard@gmail.com).

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1923> or via <http://rsob.royalsocietypublishing.org>.

proximity of ovulation is a primary cue in male mating decisions. Thus, alpha males mostly consort with females in the maximal-fertility window of their cycle (e.g. chimpanzees: Deschner *et al.* 2004; yellow baboons: Gesquiere *et al.* 2007). By contrast, the empirical evidence for the reliable-indicator hypothesis is limited. Only one study has tested all the main predictions in a wild primate population (Domb & Pagel 2001). This study found support for sexual swellings as reliable indicators in wild olive baboons, but has subsequently been criticized on methodological grounds (Zinner *et al.* 2002). More recently, results from additional studies examining some predictions of the reliable-indicator hypothesis did not find support for it (e.g. chimpanzees: Deschner *et al.* 2004; olive baboons: Higham *et al.* 2008; mandrills: Setchell & Wickings 2004; barbary macaques: Möhle *et al.* 2005).

Nevertheless, recent studies have also indicated that larger swellings advertise higher fertility between different cycles of the same female (chimpanzees: Emery & Whitten 2003, Deschner *et al.* 2004; yellow baboons: Gesquiere *et al.* 2007; olive baboons: Higham *et al.* 2008). This may have important implications for the reliable-indicator hypothesis. Specifically, it raises the possibility that males may use this cue to make individual or cycle-to-cycle mating decisions when two or more females are close to ovulation (e.g. Gesquiere *et al.* 2007). Thus, once males have used the graded nature of the signal to identify that two or more females are equally close to ovulation, they could then choose the female with the largest swelling to maximize the probability of conception. Alternatively, males might use previous experience with a given female to judge how differences in her swelling size might relate to differences in her fertility. However, the critical period in the reproductive life of most male primates is when they achieve alpha-male status, which in species showing male-biased dispersal (including macaques, baboons and mandrills) typically occurs immediately after immigration into a new troop (van Noordwijk & van Schaik 2004). In this case, prior knowledge of females is not available and males only have access to information on current swelling size. Crucially, for the reliable-indicator hypothesis, a male preference for large swellings should in turn select females to produce the largest possible swellings. Otherwise, females may risk losing copulations with the dominant male to other females, and failure to mate with him would not only lead to the loss of several possible direct and indirect benefits (e.g. good genes, infant protection services) but also increase the risk of subsequent infanticidal attacks on the offspring he has not fathered. Under these conditions, females should produce the largest swellings they can afford to, leading, if large swellings are costly and heritable, to the evolution of condition-dependent signals as predicted by the reliable-indicator hypothesis.

Beyond the empirical evidence outlined above, support for the graded-signal hypothesis also reflects comparative patterns across species and wider theoretical concerns about the reliable-indicator hypothesis (Nunn 1999; van Schaik *et al.* 1999; Nunn *et al.* 2001; Zinner *et al.* 2004). Two key issues have been raised. First, high within-female variance in swelling size, relative to between-female variance, may impede the evolution of sexual swellings as reliable indicators of female quality. It has been argued that reliable indicators could only evolve

where inter-individual variance in swelling size exceeds intra-individual variance; otherwise, males might choose a low-quality female that produces a larger swelling because she is in a late cycle over a high-quality female producing a smaller swelling in an early cycle (Zinner *et al.* 2004). However, it is possible that as long as inter-individual variance exists, selection could discriminate between individuals regardless of the extent of intra-individual variance. Second, the distribution of sexual swellings across species is not associated with simple indices of female-female competition (Nunn *et al.* 2001). Thus, sexual swellings occur even where female competition is apparently low, contrary to the reliable-indicator hypothesis. However, if, as we propose, sexual swellings might secondarily evolve as reliable indicators from graded signals, we might rather expect the comparative evidence to support the graded-signal hypothesis. Clearly, both of these issues are important and need to be resolved, but they are difficult to address on the basis of field data or comparative analysis alone.

We explore our proposed scenario for the sequential evolution of sexual swellings, from fertility signals to quality signals, in two ways. First, we present a new field test of the reliable-indicator hypothesis, focusing on three critical predictions (Zinner *et al.* 2002): that between-female differences in swelling size are maintained across consecutive cycles; that good-quality females produce larger swellings; and that males preferentially choose females with larger swellings. Second, we develop an individual-based simulation model to explore whether a signal of fertility can lead to a signal of quality through male preferences for absolute swelling size. Our model investigates conditions of high within-female variance (relative to between-female variance) in the trait, and low female-female competition (either because females live in small groups and/or do not cycle synchronously). We conduct our field test in chacma baboons (*P. ursinus*) and parametrize our model using values of reproductive traits that are representative from several baboon populations in the *Papio* species complex. Sexual swellings are already known to advertise probability of ovulation as a graded signal in two of these taxa (yellow baboons: Gesquiere *et al.* 2007; olive baboons: Higham *et al.* 2008).

2. MATERIAL AND METHODS

(a) Study site and subjects

Data were collected from a wild population of chacma baboons living on the edge of the Namib Desert in Namibia, at Tsaobis Leopard Park (for details of the site and population, see Cowlishaw 1999). Eleven focal females (six multiparous, two primiparous and three nulliparous) from two habituated multimale troops (respectively 32 and 57 individuals) were followed over one to three oestrous cycles, with a total of 21 cycles recorded, to obtain data on sexual swellings and related patterns of behaviour. The cycle number was available for 18 cycles (11 females), including 9 first cycles, 7 second cycles and 2 third cycles. Data on age, body condition and reproductive success were also collected from a further 49 adult females, comprising another 13 females (all the remaining non-cycling females) in the two study troops, plus 36 females drawn from another four neighbouring troops.

(b) Swelling size estimation

Data on sexual swellings and behaviour were collected during dawn-to-dusk follows of both study troops carried out on foot from July 2006 to January 2007. Swelling status was assessed on a daily basis for all cycling females. The maximally swollen period was assessed visually by comparing high-resolution digital photographs taken throughout the cycle (using a Canon Eos 20D camera from behind the animal). The distance separating the baboon from the photographer was measured using a rangefinder (Bushnell) with 1 m accuracy. An average of 47 photographs was taken per cycle per female (within the same day of the maximally swollen period) using a wide range of distances (8–40 m). Four or five suitable photos (i.e. with no angle and no obstruction by the tail) per cycle were selected for subsequent analysis. The contour of the swelling was manually extracted using a semi-automatic image processor implemented in MATLAB v. 7.0. Swelling area was determined through a calibration equation, which was empirically established for the camera using a constant zoom (for further details, see Caillaud *et al.* 2007). The mean standard error of swelling area between pictures from the same cycle was 11.3 cm², which corresponds to a measurement error of 7.6 per cent. Maximal swelling area was then estimated for each cycle of each female by averaging across these images. In addition, all females photographed were captured and anaesthetized within three months of cycling (in October 2006), which provided an opportunity to compare swelling sizes estimated through the rangefinder with direct measurements for four females which were swollen during capture. In each case, these measures ranged within 4 per cent of those obtained from field photographs. Swelling depth, highly correlated with swelling area (Spearman's test: $r_s = 0.80$, $n = 11$, $p < 0.01$), was not separately analysed.

(c) Individual traits

Individual dominance rank was established for all focal females according to *ad libitum* or focal observations of agonistic and approach-avoid interactions among adult individuals in a troop. Dominance rank calculations indicated a high degree of linearity in females of both study troops using Landau's linearity index corrected for unknown relationships (h' ; de Vries 1995) and tested by a χ^2 -test (Appleby 1983) using MATMAN software (de Vries *et al.* 1993): $h' = 0.95$, $\chi^2 = 63.63$, d.f. = 20, $p < 10^{-4}$ for the smaller troop and $h' = 0.67$, $\chi^2 = 93.55$, d.f. = 25, $p < 10^{-4}$ for the larger troop.

Age and body condition were determined for the 11 focal females, plus further 49 adult females, during troop captures. Age was estimated (as a continuous variable in years) through dental records: tooth eruption schedules for wild baboons were used to assign age up to the eruption of the molars (Kahumbu & Eley 1991), while age beyond this point was estimated on the basis of molar wear. Subsequent validation of this approach, using individuals that had been captured on multiple occasions ($n = 19$ over periods of 1–5 years) for a comparison of estimated versus known age differences between captures, indicates that these estimates are robust (the mean difference between observed and estimated elapsed time periods does not differ significantly from zero: one-sample t -test, $p > 0.05$; G. Cowlshaw 2006, unpublished data). On this basis, the focal females had an age range of 6–16 years in October 2006.

To determine body condition, the baboons were weighed and measured. Among the focal females, body mass ranged from 11.1 to 17.6 kg (mean = 13.8 ± 0.2 kg) and crown-rump

length ranged from 56.0 to 66.3 cm (mean = 62.9 ± 4.0 cm). Body condition was calculated as the residuals of body mass plotted against crown-rump length (i.e. Schulte-Hostedde *et al.* 2005) in a general linear model that included all captured females and controlled for the effects of reproductive state at the time of capture. As such, this body condition index reflects variations in total body fat and muscle for a given body size.

Female reproductive performance was assessed by genotyping all animals across the six captured troops ($n = 199$ individuals) for 16 microsatellite loci and the major histocompatibility complex (MHC) class II DR region. Maternities were inferred for 97 offspring using a combination of behavioural observations and of parentage inference based on microsatellites and *Mhc-DRB* using a strict (95%) and a relaxed (80%) confidence level (see the electronic supplementary material for details regarding genotyping and maternity analysis). This allowed an estimate of the number of surviving offspring for a total of 60 adult females, including the 11 females with swelling data, with the number of such offspring ranging from 0 to 6 (mean = 1.60 ± 0.02).

(d) Male preference assessment

Male preferences were assessed by the expression of mate-guarding behaviour (consortship): a costly male strategy (Alberts *et al.* 1996). Mate guarding was monitored through focal observations, which were carried out on a daily basis for swollen females. Any changes in patterns of consortship were recorded *ad libitum* if they occurred outside focal sampling (visibility conditions are excellent at Tsaobis). Male-male aggression over females was not recorded because, during periods of social stability (as seen in both groups during the present study), the dominant male rarely encounters aggression from other males when copulating or mate guarding. Our analysis of male preferences followed the priority-of-access model (Altmann 1962; Alberts *et al.* 2006). Thus, when two cycling females were maximally swollen simultaneously, we assessed the choice of the alpha male, but if he was already in consortship and there were two further swollen females, we assessed the choice of the beta male, and so on.

(e) Statistical analysis

To partition within- and between-female variance in swelling size, a one-way analysis of variance (ANOVA) was conducted on swelling area (including all cycles of each female) with female identity as a factor. In this ANOVA, the F -value represents the ratio of the between-female variance in swelling size on the mean within-female variance. Additional analyses to establish within-female consistency in swelling size across two consecutive cycles used a Spearman rank correlation test.

To analyse whether female quality influenced swelling size, we ran a generalized linear mixed model (GLMM) with swelling size as the response variable. This model contained a series of fixed effects both categorical (troop membership) and continuous (age, dominance rank, body size, body condition and cycle number) as well as one random factor, 'female identity', to account for repeated cycles within females. The introduction of female parity (as a continuous variable including three levels: nulliparous, primiparous and multiparous) in the model did not affect the significance of the variables mentioned above. Given that parity was not significant itself, and strongly correlated with age (Pearson's correlation; $r_p = 0.86$, d.f. = 9, $p < 10^{-3}$), it was not included

Table 1. Results of the generalized linear mixed model explaining sexual swelling area ($n=11$ females, 18 cycles).

fixed effect ^a	estimate \pm s.e.	F	p -value
intercept	-494.50 ± 146.03	$F_{1,6} = 11.47$	0.015
troop ^b	65.54 ± 12.38	$F_{1,5} = 28.01$	0.003
age	-17.71 ± 3.61	$F_{1,5} = 24.08$	0.004
cycle number	37.77 ± 8.71	$F_{1,6} = 18.81$	0.005
dominance rank	-17.97 ± 19.04	$F_{1,5} = 0.89$	0.389
body condition	43.11 ± 9.37	$F_{1,5} = 21.16$	0.006
body size	1.19 ± 0.28	$F_{1,5} = 17.99$	0.008

^aThe variance (95% CI) of the random effect (female identity) is 8.44 (0.41–17.43), whereas the residual (within-group) variance is 18.82 (10.92–32.44).

^bThe reference category is the smaller troop.

in the final model. The significance of the variables was tested using the full model (i.e. inferences were drawn with all predictors present) to avoid problems associated with stepwise model selection procedures (Whittingham *et al.* 2006). The significance of the fixed quantitative factors was evaluated using F -Wald tests calculated according to the principle of marginality, testing each term after all others (i.e. comparing two models differing only in the presence of the tested fixed effect; Pinheiro & Bates 2000).

To assess the influence of body condition on reproductive success, the number of surviving infants was fitted by a Poisson distribution and analysed using generalized linear models. The effect of body condition on the number of surviving offspring was estimated by adding it into a model containing two other independent (control) variables: age and troop membership. The significance of each independent variable was tested by performing likelihood ratio tests that compared two models differing only in the presence of the relevant variable.

The statistical procedure used to test male mate choice is presented in the electronic supplementary material. All statistical analyses were run using software R v. 2.5.1 (R Development Core Team 2008).

(f) Individual-based simulation model

We devised a simple individual-based simulation model of primate groups, in which females differed in the maximal size of their sexual swellings according to the range of variation observed in our sample. The model simulations tracked the reproductive state of each female and recorded which female produced the largest sexual swelling on any one day. Because between-cycle variations of swelling size advertise between-cycle variations in fertility (Emery & Whitten 2003; Deschner *et al.* 2004; Gesquiere *et al.* 2007; Higham *et al.* 2008), we assumed that the female with the largest swelling would be the most attractive to the dominant male between several maximally swollen females, since she would be signalling the highest fertility. We also assumed, following our data (see §3) and findings from earlier studies (e.g. Deschner *et al.* 2004), that maximal swelling size increases between consecutive cycles of the same female over the interbirth interval. The simulations calculated the mating success of each female as the number of days that she possessed the largest swelling in the group (and is thus assumed to mate with the alpha male) over the simulation period (one interbirth interval). The mating success of each female was then correlated with her mean maximal swelling size (over the interbirth interval) using product-moment correlations. Hence, the correlation

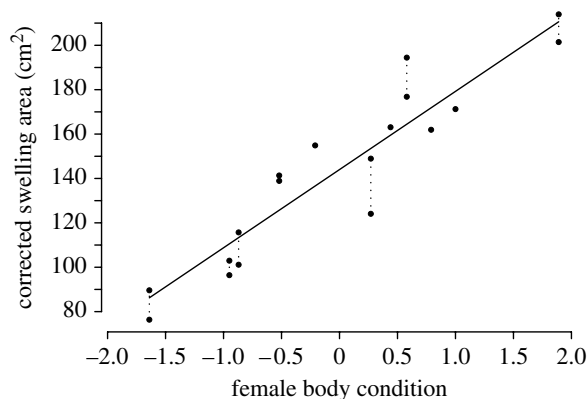


Figure 1. Corrected swelling area against female body condition. Corrected swelling area is set for a female from the large troop and corrected for cycle number, age and body size using the parameter estimates of the model. Female condition is measured as the residuals of body mass against body size (crown–rump length). Each circle represents an estimate of the swelling area for one cycle. Estimates for the same female are linked by dotted lines. The line represents the predicted value of the model when the categorical variables are set as described above and the continuous variables are set to the sample average.

coefficient measures the reproductive advantage (in the form of mating success) provided by large sexual swellings. Simulations were parametrized for wild baboons and run for a range of conditions regarding the relative magnitude of within-female compared with between-female variance in swelling size, and incorporating various levels of female competition by varying both group size and reproductive synchrony. We also investigated the effect of number of cycles to conception, since this influences both the ratio of within-versus between-female variance (the maximal swelling size increases over consecutive cycles of a female) and female–female competition (when females require more cycles to conceive, it increases the probability of co-cycling females). Further details about our model design and parametrization are provided in the electronic supplementary material.

3. RESULTS

(a) Testing the reliable-indicator hypothesis

The maximal size (surface area) of individual sexual swellings varied twofold between females (95.6 – 194.8 cm²; $n=11$ females; mean \pm s.e. = 145.8 ± 34.6 cm²). Variance in maximal swelling size between females (1917 cm⁴) is higher than the average variance within females (771.8 cm⁴), but this trend is only marginally significant (one-way ANOVA: $F_{10,10} = 2.48$, $p = 0.08$). Nevertheless, maximal size in the first and second cycle post-partum was highly correlated within females ($n=6$, $r_s = 0.94$, $p < 0.02$), suggesting that inter-individual differences in swelling size for a given cycle are maintained across consecutive cycles.

Maximal swelling size was greater among females in better physical condition (table 1; figure 1) when controlling for the effects of age (younger females produce larger swellings), body size (bigger females produce larger swellings) troop membership (females in smaller troops produce larger swellings) and cycle number (swelling size increases with cycle number; table 1). There was no effect of female dominance rank on swelling size (table 1). In addition, females in better physical condition

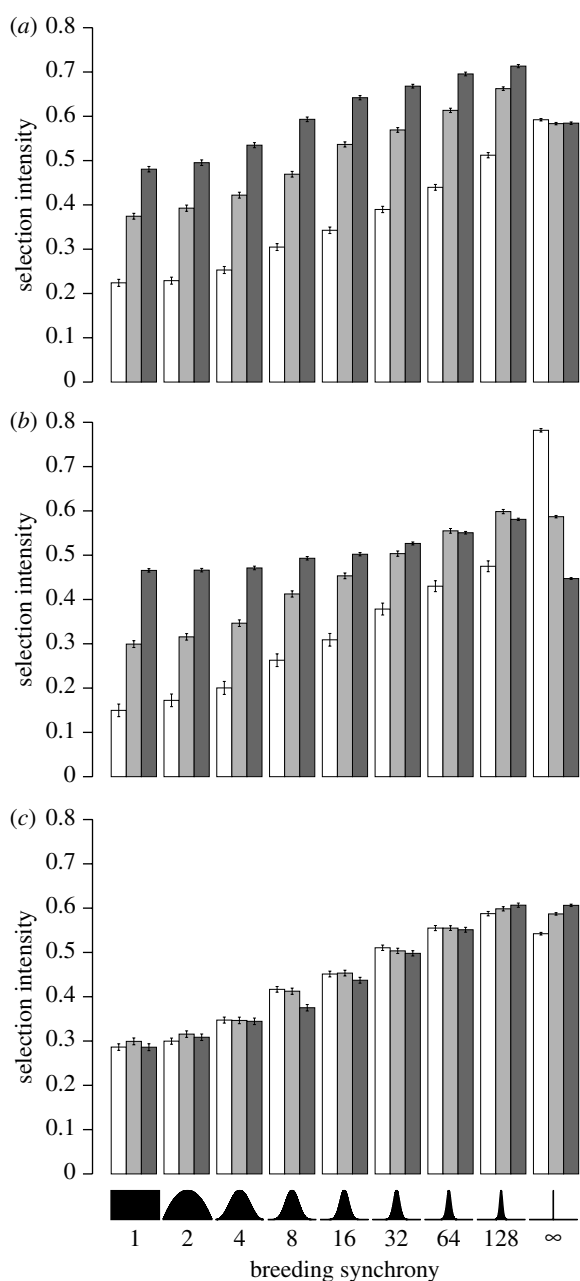


Figure 2. Selection intensity for large swellings in relation to breeding synchrony across a range of conditions. The intensity of selection for large swellings is measured as the Pearson correlation coefficient between female mating success and mean maximal swelling size. Breeding synchrony follows a beta distribution, described by two parameters α and β , ranging from total breeding asynchrony ($\alpha = \beta = 1$) to total breeding synchrony ($\alpha = \beta = \infty$). The selection intensity for any given level of breeding synchrony was investigated in relation to (a) the relative magnitude of intra-individual variance (denoted $\text{var}_{\text{intra}}$) compared with inter-individual variance (denoted $\text{var}_{\text{inter}}$) in swelling size (white bars, $\text{var}_{\text{intra}}/\text{var}_{\text{inter}} = 5$; light grey bars, $\text{var}_{\text{intra}}/\text{var}_{\text{inter}} = 1$; dark grey bars, $\text{var}_{\text{intra}}/\text{var}_{\text{inter}} = 1/5$), (b) the number of females per troop (white bars, 5 females; light grey bars, 15 females; dark grey bars, 40 females) and (c) the number of cycles to conception (white bars, two cycles; light grey bars, four cycles; dark grey bars, six cycles). The means and standard errors of the correlation coefficients are shown.

enjoy a higher reproductive success, measured by a greater number of surviving offspring ($\chi^2_1 = 6.97, p < 0.01$) than females in poorer condition when controlling

for age ($\chi^2_1 = 18.63, p < 10^{-3}$) and troop membership ($\chi^2_1 = 16.84, p < 0.01$) within a larger sample of 58 adult females across six troops.

We observed that on 11 occasions when a male could choose freely between two or more maximally swollen females, he chose the female with the largest swelling in 9 cases. A randomization test taking into account non-independence between female dyads (the sample comprised 6 males, including 2 alpha males, and 12 females) shows a significant association between male choice and female swelling size (Kendall's correlation: $\tau = 0.46, p < 0.05$).

(b) Modelling the mating benefits of large sexual swellings

Our modelling results indicate that the use of a simple mate-choice rule by males, based on absolute swelling size, consistently favours the production of large swellings by females (i.e. the intensity of selection, indexed by the Pearson correlation coefficient, was always positive). This was true in the range of values explored for all three parameters tested (the ratio of within- to between-female variance, female group size and number of cycles to conception) across all possible values of breeding synchrony (figure 2). Most importantly, the correlation coefficient between mating success and swelling size remained positive in the conjunction of low female competition, indexed by total breeding asynchrony, and high within-female variance in swelling size (figure 2a). Repeated cycles to conception increased the relative magnitude of intra-individual variance compared with inter-individual variance (see fig. S2A of the electronic supplementary material) but also the intensity of female-female competition (see fig. S2B of the electronic supplementary material). Such contrasting effects seemed to compensate each other when considering the effect of the number of cycles on the intensity of selection for large swellings (figure 2c).

4. DISCUSSION

Our empirical findings support three critical predictions of the reliable-indicator hypothesis in a wild primate population. Our first prediction addressed the relative importance of inter- and intra-individual variability in maximal swelling size. Previous work has already shown that there is important inter-individual variability in swelling size (olive baboons: Domb & Pagel 2001, Higham *et al.* 2008; chimpanzees: Deschner *et al.* 2004; mandrills: Setchell & Wickings 2004). On the other hand, previous studies have also reported important intra-individual variability, by showing that individual swelling size increases across consecutive cycles (within an interbirth interval) in a pattern linked to hormonal levels and believed to reflect differences in between-cycle fertility (yellow baboons: Gesquiere *et al.* 2007; olive baboons: Higham *et al.* 2008; chimpanzees: Emery & Whitten 2003, Deschner *et al.* 2004). Our study connects these two lines of work. By demonstrating in combination that inter-individual differences in swelling size are maintained while individual swelling size increases across cycles, our findings indicate how inter-individual variability can still be substantial despite high intra-individual variability. While our data suggest that inter-individual

differences in sexual swelling size are maintained across consecutive cycles, further research is required to establish whether this pattern extends across different interbirth intervals (our sample only includes consecutive swellings within a single interval). Notably, our finding that the swelling size of the first cycle post-partum was smaller than in subsequent cycles is also consistent with the fact that swellings advertise fertility between cycles, given that female baboons typically undergo several cycles before conception (e.g. [Altmann & Alberts 2003](#)).

Second, our data further show a positive correlation between female body condition and swelling size, which is independent of individual variation in fertility both between cycles (which is statistically controlled by the presence of cycle number in the GLMM) and within cycles (since only maximal swelling size was compared between females). Other aspects of female condition (which our condition index does not capture) might also mediate the observed effects of cycle, age and troop on swelling size. Specifically, reproduction is costly, so females that have reproduced more often (the age effect) or that have had less recovery time since the last event (the cycle effect) are likely to be in poorer condition (similarly, females take fewer cycles to conceive again when lactation has been cut short due to infant mortality; [Altmann *et al.* 1978](#); [Altmann & Alberts 2003](#)). Likewise, females in larger troops (the troop effect) may be in poorer condition because feeding competition in these troops is likely to be higher ([Altmann & Alberts 2003](#)). Although the number of swollen females that were multiparous ($n=6$) precluded the analysis of a direct link between swelling size and reproductive success, further analysis based on a larger sample indicated that females in better physical condition enjoyed a higher reproductive success (measured by the number of surviving offspring) in our population. This confirms that our condition index captures meaningful aspects of female quality and suggests that female baboons that produce larger swellings achieve higher reproductive success. A relationship between swelling size and reproductive success has also been reported in a previous study on wild olive baboons ([Domb & Pagel 2001](#)), but this finding was criticized on methodological grounds ([Zinner *et al.* 2002](#)).

Third, in line with our hypothesis that a fertility indicator should favour the evolution of a male preference for large swellings, our data suggest that males preferentially mate-guard females possessing the largest swellings when they have a choice between two swollen females. The study of male mate choice in primate social groups is complicated by the limited number of choosing males and maximally swollen females available at any one time, especially in non-seasonal breeders. These findings are thus based on a small sample of male consortship decisions, and not all males contributed equally to the analysis ($n=1-3$ decisions per male across the six males), so these findings must be interpreted with caution (see the electronic supplementary material). Nevertheless, this pattern is consistent with results from a study of wild yellow baboons showing that females displaying larger maximal swellings had a higher chance of being consorted by males ([Gesquiere *et al.* 2007](#)).

Our individual-based model addressed two key challenges to the reliable-indicator hypothesis, both of which

may reduce the strength of selection for females to produce the largest swelling. The first challenge is that inter-individual variance may be insufficient to overcome the effects of intra-individual variance if males use a simple mate-choice rule based on absolute swelling size. Nevertheless, our model shows that females that produce larger swellings than other females achieve, on average, higher mating success. This remains true even when intra-individual variance is high relative to inter-individual variance and when there are a large number of cycles to conception. The second challenge is that low female-female competition, reflecting low numbers of co-cycling females, may reduce opportunities for male mate choice such that females do not benefit from producing larger swellings. Again, our simulations show that females that produce larger swellings experience a higher mating success even under conditions of weak female competition, namely small group size and low breeding synchrony. Overall, this suggests that sexual swellings could secondarily evolve as reliable indicators from graded signals even where within-female variance is high or where female competition is low.

Inevitably, some simplifying assumptions had to be made in our model. For instance, we postulated a window of maximal fertility that lasts several days, following most primate studies (e.g. [Wildt *et al.* 1977](#); [Shaikh & Celaya 1982](#)), but recent research suggests that male chimpanzees ([Deschner *et al.* 2004](#)) and olive baboons ([Higham *et al.* 2009](#)) might further discriminate the proximity of ovulation within this maximally swollen period. This might act to reduce female-female competition and thus weaken selection for large swellings. Further model development is needed to explore the implications of such complexities, which might lead to different results from those obtained here, as well as working towards the development of more realistic models more generally. Such future models would also provide a valuable opportunity to consider the evolution of sexual swellings in a wider perspective, over multiple generations, and incorporating heritability and signalling costs. Unfortunately, the data necessary to parametrize such models are currently unavailable, but it is hoped that this information will become available in the future.

Previous empirical findings may appear contradictory with our hypothesis. Although some field observations have suggested that female nutritional status may influence the production of sexual swellings ([Mori *et al.* 1997](#)), this is the first study to detect a direct effect of condition on swelling size. Sexual swelling size was found to be independent of body condition in captive mandrills ([Setchell & Wickings 2004](#)), captive chimpanzees ([Emery & Whitten 2003](#)), free-ranging barbary macaques ([Möhle *et al.* 2005](#)) and wild olive baboons ([Higham *et al.* 2008](#)). Moreover, there was no preference for large swellings in captive mandrills ([Setchell & Wickings 2004](#)) or wild chimpanzees ([Deschner *et al.* 2004](#)). So why does our result contrast with these previous findings? The pattern reported here may not extend to every primate population with exaggerated swellings, given that a number of ecological and social factors probably mediate the strength of selection on sexual swellings to become quality indicators. In the case of ecological factors, the relationship between sexual swelling size and body condition would be expected to vary with the abundance and monopolizability of resources.

Where resources are abundant or non-monopolizable, the variance in female body condition is likely to be lower. This may explain why earlier studies dealing with provisioned animals did not detect any effect of body condition on swelling size (Emery & Whitten 2003; Setchell & Wickings 2004; Möhle *et al.* 2005). By contrast, the Tsaobis baboons live in a demanding desert environment, with occasional food shortages, which may maintain variance in female body condition.

In the case of social factors, the evolution of sexual swellings as quality indicators should be favoured where female–female competition is intense and male mating costs are elevated. Such factors are influenced by a number of specific (or even subspecific) traits, including the operational sex ratio, the length and stability of both consortships and alpha-male tenures, the frequency of male–male coalitions and infanticides, and female life history. Chacma baboons are characterized by long and stable consortships, which can last up to 13 consecutive days in our population (see also Bulger 1993; Weingrill *et al.* 2003), and these may increase both female–female competition and male mating costs compared with those species and populations where consortships last for only a few hours. Moreover, a high frequency of infanticide, which has been reported in several chacma baboon populations (e.g. Palombit 2003), may also increase female–female competition through two distinct mechanisms. First, females may compete more intensely to mate with the alpha male if failure to mate with him increases the risk of infanticide, thereby reducing the apparent operational sex ratio. Second, high infant mortality from infanticidal attacks following the successful male takeover of a group may result in an increase in the number of co-cycling females. By contrast, other species with different social and mating systems, such as chimpanzees and mandrills, may not share these same pressures with chacma baboons. This may be particularly true when comparing chimpanzees with monkeys, since chimpanzees exhibit an unusual pattern of male philopatry and female dispersal (such that new alpha males should have prior knowledge of individual quality for the majority of females), and the evolution of sexual swellings is believed to have occurred through independent events in chimpanzees and cercopithecines (Nunn 1999).

It has also been reported that females of lower fertility produce large swellings. Hence, young females present larger swellings (Anderson & Bielert 1994), although they are less fertile than older females in several species (Anderson 1986). Moreover, infertile females, cycling repeatedly without conceiving, often produce very large swellings (reviewed in Nunn *et al.* 2001). Such observations would be expected if swellings are condition-dependent, because nulliparous and infertile females, by paying limited reproductive costs, are likely to be in better condition and can therefore invest more in signalling. However, the existence of such a pattern has been used to argue against the evolutionary stability of sexual swellings as reliable indicators of female quality. In fact, these observations are not incompatible with the reliable-indicator hypothesis. Indeed, in most primate species, young females are intrinsically less attractive to males (e.g. Anderson 1986; Paul 2002; Muller *et al.* 2006). This pattern is irrespective of swelling size, since it also

appears in those species without sexual swellings. This suggests that primates are likely to use a combination of cues to choose their mate, as an increasing number of studies report for a variety of taxa (e.g. Candolin 2003), and that males may track female age using cues other than swelling size. Thus, males are likely to be already taking age into account when they compare swelling size between females. Additionally, the frequency of infertile females in any population is likely to be low. Unfortunately, estimates of infertility frequency are difficult to obtain, and published records are often based on the presence of one infertile female in a group (e.g. Anderson 1986), which is difficult to interpret, since the presence of infertile females might be reported more often than their absence. Nevertheless, it seems reasonable to assume that infertile females will be a small minority in any viable population. Male mate choice based on maximal swelling size would thus probably remain an advantageous strategy at an evolutionary scale.

Our study supports the premise that sexual swellings are condition-dependent signals in chacma baboons, although it suggests an alternative evolutionary pathway to that envisaged in the original formulation of the reliable-indicator hypothesis (Pagel 1994). This might explain why, across species, sexual swellings are not associated with strong female competition but, rather, high male control over females as predicted by the graded-signal hypothesis (Nunn *et al.* 2001; Zinner *et al.* 2004). Nevertheless, once sexual swellings have evolved as graded signals in response to high male control, female competition, in some socio-sexual systems, may drive these signals to become reliable indicators. Thus, these two hypotheses, originally conceived as alternative explanations, may in combination provide a powerful explanatory model for the processes underlying the evolution of exaggerated primate sexual swellings, including the variable patterns reported across species and populations. Finally, and more generally, our results are also consistent with the idea that mate choice for direct benefits (here, likelihood of conception) may in evolutionary time lead to indirect benefits (here, good genes; Kokko *et al.* 2003).

We confirm that we have adhered to the [Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching \(2004\)](#) and the legal requirements of the country (Namibia) in which the work was carried out.

We thank N. Camara, L. De Raad, R. Fleming, J. Kamps, H. Kelstrup, A. King, H. Marshall and H. Peck for their invaluable assistance in the field; D. Caillaud and M. Huchard for their helpful discussions; J. Osborn, C. Staples and M. Weill for their assistance in the laboratory; and J. Bro-Jorgensen, C. Nunn, D. Zinner and two anonymous referees for their insightful comments on the manuscript. We also thank the Swart family (2000–2006) and the Ministry of Lands and Resettlement (2006–2007) for permission to work at Tsaobis Leopard Park, the Gobabeb Training and Research Centre for affiliation and the Ministry of Environment and Tourism for research permission. This work was funded by a Natural Environment Research Council (UK) project grant and advanced fellowship awarded to G.C. and a Ministère de l'Éducation et de la Recherche (France) studentship awarded to E.H. This paper is a publication of the ZSL Institute of Zoology's *Tsaobis Baboon Project*. Contribution ISEM no. 2009-014.

REFERENCES

- Alberts, S., Altmann, J. & Wilson, M. L. 1996 Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Anim. Behav.* **51**, 1269–1277. (doi:10.1006/anbe.1996.0131)
- Alberts, S., Buchan, J. C. & Altmann, J. 2006 Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Anim. Behav.* **72**, 1177–1196. (doi:10.1016/j.anbehav.2006.05.001)
- Altmann, S. A. 1962 A field study of sociobiology of Rhesus monkeys, *Macaca Mulatta*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **102**, 338–435. (doi:10.1111/j.1749-6632.1962.tb13650.x)
- Altmann, J. & Alberts, S. C. 2003 Intraspecific variability in fertility and offspring survival in a non-human primate: behavioral control of ecological and social sources. In *Offspring: human fertility behavior in a biodemographic perspective* (eds K. W. Wachter & R. A. Bulatao), pp. 140–169. Washington, DC: National Academy Press.
- Altmann, J., Altmann, S. A. & Hausfater, G. 1978 Primate infant's effects on mother's future reproduction. *Science* **201**, 1028–1030. (doi:10.1126/science.98844)
- Anderson, C. M. 1986 Female age: male preference and reproductive success in primates. *Int. J. Primatol.* **7**, 305–326. (doi:10.1007/BF02736394)
- Anderson, C. M. & Bielert, C. F. 1994 Adolescent exaggeration in female catarrhine primates. *Primates* **35**, 283–300. (doi:10.1007/BF02382726)
- Appleby, M. C. 1983 The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* **32**, 600–608. (doi:10.1016/S0003-3472(83)80084-0)
- Brauch, K., Pfefflerle, D., Hodge, K., Möhle, U., Fischer, J. & Heistermann, M. 2007 Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for males to discern the female fertile phase in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Horm. Behav.* **52**, 375–383. (doi:10.1016/j.yhbeh.2007.06.001)
- Bulger, J. B. 1993 Dominance rank and access to estrous females in male savanna baboons. *Behaviour* **127**, 67–103. (doi:10.1163/156853993X00434)
- Caillaud, D., Levrero, F., Gatti, S., Menard, N. & Raymond, M. 2007 Influence of male morphology on male mating status and behavior during interunit encounters in western lowland gorillas. *Am. J. Phys. Anthropol.* **135**, 379–388. (doi:10.1002/ajpa.20754)
- Candolin, U. 2003 The use of multiple cues in mate choice. *Biol. Rev.* **78**, 575–595. (doi:10.1017/S1464793103006158)
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. 1976 Evolutionary rules and primate societies. In *Growing points in ethology* (eds P. P. G. Bateson & R. A. Hinde), pp. 195–237. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. 2006 Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Curr. Biol.* **16**, R755–R765. (doi:10.1016/j.cub.2006.08.022)
- Cowlishaw, G. 1999 Ecological and social determinants of spacing behaviour in desert baboon groups. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**, 67–77. (doi:10.1007/s002650050540)
- de Vries, H. 1995 An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* **50**, 1375–1389. (doi:10.1016/0003-3472(95)80053-0)
- de Vries, H., Netto, W. J. & Hanegraaf, P. L. H. 1993 MATMAN—a program for the analysis of sociometric matrices and behavioral transition matrices. *Behaviour* **125**, 157–175. (doi:10.1163/156853993X00218)
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K. & Boesch, C. 2004 Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Horm. Behav.* **46**, 204–215. (doi:10.1016/j.yhbeh.2004.03.013)
- Dixson, A. F. 1983 Observations on the evolution and behavioral significance of sexual skin in female primates. *Adv. Study Behav.* **13**, 63–106. (doi:10.1016/S0065-3454(08)60286-7)
- Domb, L. G. & Pagel, M. 2001 Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature* **410**, 204–206. (doi:10.1038/35065597)
- Emery, M. A. & Whitten, P. L. 2003 Size of sexual swellings reflects ovarian function in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**, 340–351. (doi:10.1007/s00265-003-0648-6)
- Gesquiere, L. R., Wango, E. O., Alberts, S. & Altmann, J. 2007 Mechanisms of sexual selection: sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons. *Horm. Behav.* **51**, 114–125. (doi:10.1016/j.yhbeh.2006.08.010)
- Grafen, A. 1990 Biological signals as handicap. *J. Theor. Biol.* **144**, 517–546. (doi:10.1016/S0022-5193(05)80088-8)
- Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching 2004 *Anim. Behav.* **67**, I–VI.
- Higham, J. P., MacLarnon, A. M., Ross, C., Heistermann, M. & Semple, S. 2008 Baboon sexual swelling: information content of size and color. *Horm. Behav.* **53**, 452–462. (doi:10.1016/j.yhbeh.2007.11.019)
- Higham, J. P., Semple, S., MacLarnon, A., Heistermann, M. & Ross, C. 2009 Female reproductive signaling, and male mating behaviour, in the olive baboon. *Horm. Behav.* **55**, 60–67. (doi:10.1016/j.yhbeh.2008.08.007)
- Johnstone, R. A. & Grafen, A. 1992 Error-prone signaling. *Proc. R. Soc. B* **248**, 229–233. (doi:10.1098/rspb.1992.0066)
- Kahumbu, P. & Eley, R. M. 1991 Teeth emergence in wild olive baboons in Kenya and formulation of a dental schedule for ageing wild baboon populations. *Am. J. Primatol.* **23**, 1–9. (doi:10.1002/ajp.1350230102)
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D. & Morley, J. 2003 The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. B* **270**, 653–664. (doi:10.1098/rspb.2002.2235)
- Möhle, U., Heistermann, M., Dittami, J., Reinberg, V. & Hodges, J. K. 2005 Patterns of anogenital swelling size and their endocrine correlates during ovulatory cycles and early pregnancy in free-ranging barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Am. J. Primatol.* **66**, 351–368. (doi:10.1002/ajp.20161)
- Mori, A., Yamaguchi, N., Watanabe, K. & Shimizu, K. 1997 Sexual maturation of female Japanese macaques under poor nutritional conditions and food-enhanced perineal swelling in the Koshima troop. *Int. J. Primatol.* **18**, 553–578. (doi:10.1023/A:1026363206561)
- Muller, M. N., Emery Thompson, M. & Wrangham, R. W. 2006 Male chimpanzees prefer mating with old females. *Curr. Biol.* **16**, 2234–2238. (doi:10.1016/j.cub.2006.09.042)
- Nunn, C. L. 1999 The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Anim. Behav.* **58**, 229–246. (doi:10.1006/anbe.1999.1159)
- Nunn, C. L., van Schaik, C. P. & Zinner, D. 2001 Do exaggerated sexual swellings function in female mating competition in primates? A comparative test of the reliable indicator hypothesis. *Behav. Ecol.* **12**, 646–654. (doi:10.1093/beheco/12.5.646)
- Pagel, M. 1994 The evolution of conspicuous oestrous advertisement in old world monkeys. *Anim. Behav.* **47**, 1333–1334. (doi:10.1006/anbe.1994.1181)
- Palombit, R. A. 2003 Male infanticide in savanna baboons: adaptive significance and intraspecific variation. In *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions* (ed. C. B. Jones), pp. 367–412. Norman, OK: American Society of Primatologists.

- Paul, A. 2002 Sexual selection and mate choice. *Int. J. Primatol.* **23**, 877–904. (doi:10.1023/A:1015533100275)
- Pinheiro, J. C. & Bates, D. M. 2000 *Mixed-effects models in S and S-plus*. New York, NY: Springer.
- R Development Core Team 2008 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rowell, T. E. 1972 Female reproductive cycles and social behavior in primates. *Adv. Study Behav.* **4**, 69–105. (doi:10.1016/S0065-3454(08)60007-8)
- Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. & Hickling, G. J. 2005 Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* **86**, 155–163. (doi:10.1890/04-0232)
- Setchell, J. M. & Wickings, E. J. 2004 Sexual swellings in mandrills (*Mandrillus sphinx*): a test of the reliable hypothesis. *Behav. Ecol.* **15**, 438–445. (doi:10.1093/beheco/arh027)
- Shaikh, A. A. & Celaya, C. L. 1982 Temporal relationship of hormonal peaks to ovulation and sex skin deturgescence in the baboon. *Primates* **23**, 444–452. (doi:10.1007/BF02381326)
- van Noordwijk, A. J. & van Schaik, C. P. 2004 Sexual selection and the careers of primate males: paternity concentration, dominance acquisition tactics and transfer decisions. In *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (eds P. M. Kappeler & C. P. van Schaik), pp. 208–229. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., Van Noordwijk, A. J. & Nunn, C. L. 1999 Sex and social evolution in primates. In *Comparative primate socioecology* (ed. P. C. Lee), pp. 204–231. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Weingrill, T., Lycett, J. E., Barrett, L., Hill, R. A. & Henzi, S. P. 2003 Male consortship behaviour in chacma baboons: the role of demographic factors and female conceptive probabilities. *Behaviour* **140**, 405–427. (doi:10.1163/156853903321826701)
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B. & Freckleton, R. P. 2006 Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *J. Anim. Ecol.* **75**, 1182–1189. (doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01141.x)
- Wildt, D. E., Doyle, L. L., Stone, S. C. & Harrison, R. M. 1977 Correlation of perineal swelling with serum ovarian hormone levels, vaginal cytology, and ovarian follicular development during the baboon reproductive cycle. *Primates* **18**, 261–270. (doi:10.1007/BF02383104)
- Zahavi, A. 1975 Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205–214. (doi:10.1016/0022-5193(75)90111-3)
- Zinner, D., Alberts, S., Nunn, C. L. & Altmann, J. 2002 Significance of primate sexual swellings. *Nature* **420**, 142–143. (doi:10.1038/420142a)
- Zinner, D. P., van Schaik, C. P., Nunn, C. L. & Kappeler, P. M. 2004 Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primate. In *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (eds P. M. Kappeler & C. P. van Schaik), pp. 71–89. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

1 **Electronic Supplementary Material**

2

3 Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the
4 evolution of primate sexual swellings

5

6 **Authors:** Elise Huchard ^{1,3*}, Alexandre Courtiol ¹, Julio Benavides ¹, Leslie A. Knapp
7 ², Michel Raymond ¹ and Guy Cowlshaw ³

8

9 ¹ CNRS- Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, Place Eugène
10 Bataillon, CC 065, 34 095 Montpellier cedex 5, France

11 ² Department of Biological Anthropology, University of Cambridge, Downing Street,
12 Cambridge CB2 3DZ, UK

13 ³ Institute of Zoology, Zoological Society of London, Regent's Park, London NW1 4RY
14 UK.

15

16

17 Contents: 1. Randomization test of male preference for large swellings

18 2. Sexual swelling simulation model

19 3. Female reproductive success

20 4. References

21 5. Supplementary tables

22 6. Supplementary figures

23

24 **1. Randomization test of male preference for large swellings**

25

26 Analysis of male mate-choice decisions in primate social groups is complicated by the
27 limited number of choosing males and maximally-swollen females available at any one
28 time. Here we use a randomization test to explore the relationship between mate choice
29 and female swelling size. This approach allows us to take into account the non-
30 independence of dyads due to the repeated presence of the same females across dyads.
31 However, this technique does not allow us to control for the uneven representation of
32 males in the sample, nor to control for the possible confounding effects of female age
33 and dominance rank on male choice. We provide this information in Table S1, and
34 emphasise that the findings of this test should be interpreted with care.

35 Two matrices were designed, one containing data regarding the direction of mate
36 choice and the other containing data regarding differences in swelling size between the
37 two females cycling synchronously. These two matrices contain female identity in both
38 rows and columns. Hence, for each matrix, a dyad formed by two females i and j
39 corresponds to two cells: X_{ij} and X_{ji} . We arbitrarily assigned columns to the reference
40 female and rows to the other female in each dyad. In the first matrix, cells were filled
41 with “1” if the reference female was chosen and with “-1” in the opposite case. In the
42 second matrix, cells were filled with the difference of swelling area between the
43 reference female and the other. For instance, if female j (swelling area S_j) is chosen
44 over female i (swelling area S_i), $X_{ij} = 1$ and $X_{ji} = -1$ in the first matrix, whereas $X_{ij} =$
45 $S_j - S_i$ and $X_{ji} = S_i - S_j$ in the second matrix. The two matrices were then correlated using
46 a Kendall’s rank correlation. The distribution of the correlation coefficient (τ) under a
47 null hypothesis of independence between the two matrices was then established by

48 randomizing 10000 times the identity of the chosen female (first matrix) within dyads.
49 Randomizing the second matrix (swelling size difference within dyads) instead of the
50 first one is perfectly equivalent. The *P*-value is then calculated as the proportion of the
51 correlation coefficients that are equal to or greater than the observed value in the
52 distribution generated under the random hypothesis.

53 The dataset contains two dyads repeated twice, corresponding to cases where
54 two different males performed a choice regarding the same female dyad (Table S1,
55 dyads 4 and 5, plus dyads 10 and 11). These two choices were considered independent
56 since they involved different males. Hence, rows and columns corresponding to these
57 females were replicated in each matrix.

58 Two extra situations of choice were observed, but involved females whose
59 swelling size was only visually scored (Table S1, dyads 12 and 13). Such visual
60 comparative assessment is likely to be reliable given that the females were cycling
61 synchronously. We thus incorporated these two dyads in an extra test (same procedure)
62 involving 13 dyads. In this case, the second matrix (differences in swelling sizes) was
63 only filled with qualitative information (“1” for the female possessing the largest
64 swelling, “0” for the other). This extra test similarly showed a significant association
65 between male choice and the qualitative difference in swelling size between females
66 (Kendall’s correlation: $\tau = 0.69$, $P = 0.01$).

67

68

69 2. Sexual swelling simulation model

70

71 The two main objectives of the individual-based simulation model were to investigate
72 whether selection for large swellings can be maintained (1) in conditions of low
73 breeding synchrony (a measure of female competition), and (2) when within-female
74 variance in maximal swelling size equals or exceeds between-female variance (it has
75 been proposed that the reliable-indicator hypothesis requires that between-female
76 variance exceeds within-female variance: Zinner et al. 2004). Selection for large
77 swellings was also investigated in relation to female group size (a second measure of
78 female competition) and the number of cycles to conception (which can also influence
79 the magnitude of within-female variance). The simulation model makes several
80 assumptions. First, following our hypothesis that a male preference could spread if
81 swelling size reflects within-female variation in fertility, we assumed that the alpha
82 male mates with the female possessing the largest swelling when several females are
83 maximally swollen in synchrony. Second, following our empirical result showing that
84 interindividual differences in swelling size are maintained across consecutive cycles, we
85 assumed that swelling size increases linearly between the consecutive cycles of a female
86 from her first cycle post-partum to her conceptive cycle with the same magnitude (on
87 average) for all females. Third, we assumed that the length of an interbirth interval is
88 constant among all females of the same population for simplicity.

89 We simulated troops where each female reproductive stage was considered
90 during one interbirth interval. This period encompasses gestation, lactation to weaning
91 (with its associated post-partum amenorrhea) and k cycles leading to a new conception
92 (Figure S1), where k was constant for all females of the same simulation (i.e. there was

93 no inter-individual variation in the number of cycles needed to conceive). Within a
94 cycle, only the stage of maximal swelling size was considered, when all females are
95 equally attractive to adult males with respect to proximity of ovulation. The daily
96 pattern of reproductive states across females determines the number of simultaneously
97 maximally swollen females and thus the intensity of female-female competition (Figure
98 S1). The simulation model calculated the mating success of each female as the number
99 of days that she possessed the largest swelling in the group, on the basis that on those
100 days she signals the highest likelihood of ovulation and thus ensures that she mates with
101 the alpha male. The mating success of each female was then correlated with her mean
102 maximal swelling size using a Product-moment correlation. The resulting correlation
103 coefficient represents the intensity of selection for large sexual swellings.

104 At the beginning of each simulation, an individual parameter describing the
105 initial position (measured in days) of a given female within the interbirth interval was
106 randomly chosen from a probability distribution. The beta symmetric distribution ($\alpha =$
107 β) was used to vary the mating synchrony within the troop, with the following
108 parameter values for α and β : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 and ∞ . When $\alpha = \beta = \infty$,
109 synchrony is total with all females in the same reproductive state at any time in the
110 simulation. When $\alpha = \beta = 1$, synchrony is minimum and the beta is a uniform
111 distribution, so the reproductive state of each female is independent from other females
112 in the troop.

113 The maximal swelling size of a female i in her first cycle post-partum, hereafter
114 called S_{i1} , was randomly sampled in a Gaussian distribution with a mean s_1 and a
115 variance σ_1^2 . Hence, $S_{i1} = s_1 + \varepsilon_{i1}$ with $\varepsilon_{i1} \rightarrow N(0, \sigma_1)$. We assumed a linear pattern of
116 increase in swelling size across consecutive cycles of the same female, but a deviation

117 from linearity does not influence the simulation results provided that females show
 118 consistent differences in maximal swelling size. Swelling size was thus calculated for
 119 each cycle j of a female i by adding a difference in size D_{ij} to the size of the previous
 120 swelling. The difference D_{ij} was sampled in a Gaussian distribution with a mean D and
 121 a variance σ^2 . Hence, for $j \geq 2$

$$122 \quad S_{ij} = S_{i1} + \sum_{a=2}^j [D + \varepsilon_{ia}] \text{ with } \varepsilon_{ia} \rightarrow \mathcal{N}(0, \sigma).$$

123 Mean swelling size over k consecutive cycles within an interbirth interval was:

$$124 \quad \text{Mean}(S_{..}) = \frac{\sum_{j=1}^k [S_{i1} + (j-1)D]}{k} = S_{i1} + \frac{k-1}{2}D$$

125 Using this approach, both inter-individual and intra-individual variation could be
 126 estimated as:

$$127 \quad \text{var}_{\text{inter}}(S_{..}) = \sigma_1^2 + \frac{k(2k-3)+1}{6k} \sigma^2, \text{ and}$$

$$128 \quad \text{var}_{\text{intra}}(S_{..}) \approx \frac{k^2-1}{12} D^2 + \frac{k}{6} \sigma^2 \text{ for } k > 1.$$

129 Thus, any variation of parameters D , k , σ_1^2 and σ^2 allowed us to vary the ratio of intra-
 130 to inter-female variance in swelling size. Figure S2A illustrates the effect of a variation
 131 of k on this ratio when other parameters (D , σ_1^2 and σ^2) are kept constant.

132 The simulations were parameterised for baboons using a combination of our own
 133 data and data drawn from other studies. The Gaussian distribution, used to generate our
 134 simulated values of female swelling size in their first cycle, was parameterised using the
 135 mean (S_1) and standard error (σ_1) of five observed values from each of nine females in
 136 our sample. The difference in swelling size (D) and its standard error (σ) were similarly

137 obtained from the difference between the average swelling size of the second and first
138 cycle (S_1) post-partum in our sample ($n = 6$ females). The remaining reproductive
139 parameters were estimated from other long-term baboon studies, incorporating data
140 from closely-related taxa of the same species complex where necessary (Table S2). The
141 average intra-/inter-individual variance in swelling size, calculated using swelling size
142 parameters S_1 and D (derived from our population) and the reproductive parameters
143 presented in Table S2, is 2.48. We made the (conservative) assumption that the increase
144 in swelling size D between consecutive cycles was sustained over the interbirth interval,
145 and derived the number of cycles to conception k from long-term studies of natural
146 baboon populations. This generated unrealistically large swellings for the 5th (mean \pm
147 $SD = 317.7 \text{ cm}^4 \pm 100.9$) and 6th (mean \pm $SD = 364.0 \text{ cm}^4 \pm 117.3$) cycles, suggesting
148 that intra-individual variability is likely to be overestimated in our simulations. Thus,
149 our parameterisation appears conservative in this respect.

150 One thousand simulations were performed for each set of parameters explored in
151 the model. For each value of breeding synchrony, we explored three different values of
152 the relative magnitude of intra-individual ($\text{var}_{\text{intra}}$) compared to inter-individual ($\text{var}_{\text{inter}}$)
153 variance for swelling size ($\text{var}_{\text{intra}}/\text{var}_{\text{inter}} = 5, 1$ and $1/5$), three different female group
154 sizes ($N = 5, 15$ and 40), and three different values for the number of cycles to
155 conception (2, 4, and 6).

156

157

158 **3. Female reproductive Success**

159

160 The calculation of female reproductive success took place in two steps: the genotyping
161 of individuals, and the analysis of maternity based on the genetic data. We also further
162 consider the application of the reproductive success data in relation to female body
163 condition.

164

165 ***Genotyping***

166 Tissue samples were obtained from 199 individuals, including two solitary males and
167 individuals belonging to six troops during capture operations (Table S3). Tissue
168 samples were stored in a DMSO-salt solution (Seutin et al. 1990). DNA was extracted
169 using a DNeasy Tissue Kit (Qiagen, Crawley, UK) following the manufacturer's
170 instructions.

171 Sixteen tetra- and di-nucleotide human microsatellite markers were polymorphic
172 in *P. ursinus* with reproducible results, and thus retained for paternity analysis (Knapp
173 et al., in prep). To briefly summarise these analyses, PCR amplification was performed
174 using a QIAGEN Multiplex PCR kit, following the manufacturer's instructions. PCR
175 conditions were as follows: initial denaturation (15 min, 95°C) and then either 1) ten
176 cycles of denaturation at 94°C for 30s, annealing at 60°C for 2.5 min and elongation at
177 72°C for 45 sec, followed by 26 cycles of 94°C for 30 sec, 58°C for 3 min, 72°C for 1
178 min or 2) 36 cycles of denaturation at 94°C for 30s, annealing at 47°C for 2.5 min and
179 elongation at 72°C for 45 sec and then a final elongation at 60°C for 7 min. Multiple
180 PCR products with different fluorescent labels were run together on either an ABI373 or
181 ABI377 sequencer. The software Genotyper was used for automatic analysis of allele

182 size, combined with visual analysis. Apparent homozygotes were genotyped at least
183 three times from independent amplifications to minimize the risk of genotyping error.

184 All these individuals were also genotyped at the highly polymorphic *Mhc-DRB*
185 exon 2, including the entire antigen binding region. Details about *Mhc-DRB* genotyping
186 are provided in Huchard et al. (2006) and Huchard et al. (2008).

187

188 ***Maternity analysis***

189 Parentage analysis was performed for a total of 133 captured juveniles and sub-adults,
190 including 56 individuals whose mother was known from behavioural observations,
191 using 16 microsatellite loci and *Mhc-DRB* with the software Cervus version 3.0.3
192 (Marshall et al., 1998). Cervus calculates paternity inference likelihood ratios and
193 generates a statistic, Δ , defined as the difference in the positive log likelihood ratios
194 (LOD) between the two most probable candidate parents. The statistical significance of
195 Δ was determined at two confidence levels: relaxed (80%) and strict (95%), using
196 10,000 simulation cycles taking into account typing error rates and incomplete
197 sampling.

198 Captured individuals that were less than eight years of age were included as
199 potential offspring in the maternity analysis, because the probability of sampling parents
200 of older individuals was considered low, especially for adult males that are mostly
201 immigrants (Alberts et al. 2006). Females that were older than four years at the time of
202 offspring conception, and thus presumably sexually mature (Altmann & Alberts 2003),
203 were included as candidate mothers for offspring in their own troop. A small number of
204 individuals escaped capture despite a high level of capture success (median 96% of all
205 individuals across six troops). However, for the purposes of the present analysis, the

206 under-estimation of reproductive success in a small number of females will only
207 increase the risk of false negatives (by introducing noise) and not increase the likelihood
208 of a false positive (our final result was positive).

209 Likelihood-based parentage analysis was carried out using a genotyping error
210 rate of 6%, calculated on the basis of inconsistencies in repeat genotypings for each
211 locus and then averaged across loci. The following values were used in the maternity
212 simulation: 10 candidate mothers (the average number of sexually mature females
213 present in the troop at conception), 80% of females sampled, 96% of loci typed and 10
214 000 simulation cycles. Levels of confidence were set at 95% and 80%. The proportion
215 of females sampled was fixed at 80% on the basis that capture success rate is high
216 (median 100% of adult females, see Table S3), maternal mortality is low (unpublished
217 data), and offspring are only separated from their mothers on those occasions when they
218 transfer to a non-natal troop (usually male offspring on reaching maturity). This is likely
219 to be a relatively low estimate, but under-estimation of this proportion is in any case
220 conservative with respect to parentage inference procedures, which will assume a
221 missing genotype in those cases where the offspring genotype does not match any
222 candidate parent genotype.

223 On this basis, maternities were inferred for 93 out of 133 (70%) juveniles at a
224 95% confidence level (CL), and for a further 11 (8%) juveniles at an 80% CL, while 29
225 (22%) of juveniles remained unresolved. The proportion of unsolved maternities (22%
226 of offspring) closely matches expectations based on our estimated proportion of females
227 sampled (80%). Out of 56 mother-offspring pairs that were determined by behavioural
228 observations, 51 (91%) were identified with a strict CL, and an extra two (95%) with a
229 relaxed CL. Three pairs did not reach the relaxed CL, probably due to unsolved

230 genotyping errors. Such errors did not lead to any incorrect assignments when
231 comparing the parentage assignments determined through genetics to the known
232 relationships, but may have reduced the power of the parentage analysis.

233 As a result, maternity was established for 97 offspring when combining patterns
234 of maternal care with parentage inference based on genetic data with a strict (95%) CL.
235 Using the estimated ages at offspring conception for each female, we calculated the
236 reproductive lifespan of adult females to be between the ages of 5 and 16 years (mean \pm
237 SEM: 10.6 ± 3.4). This figure corresponds well to the reported age at first conception in
238 other wild baboons (Altmann & Alberts 2003; Beehner et al. 2006; BentleyCondit &
239 Smith 1997; Cheney et al. 2004). The number of surviving offspring was thus estimated
240 for 60 females who were older than five years (including the 11 females with swelling
241 data).

242

243 *Effects of body condition on reproductive success*

244 The preceding results were used to investigate the influence of body condition on
245 female reproductive success, i.e. the estimated number of surviving offspring per female
246 (see main text). In addition, the effects of body condition were also investigated by
247 estimating female reproductive success using the results of parentage inference
248 established with relaxed (80%) rather than strict (95%) confidence levels, thus including
249 106 offspring rather than 97 offspring. The GLMs were carried out as previously
250 explained. Using this second estimate of female reproductive success did not affect the
251 results. Females in better physical condition still enjoyed a higher reproductive success,
252 measured by a greater number of surviving offspring ($X^2_1 = 4.69$, $P < 0.05$), than

253 females in lower condition when controlling for age ($X^2_1 = 19.06, P < 10^{-4}$) and troop
254 membership ($X^2_1 = 11.63, P < 0.05$).

255

256

257 **4. References**

258

259 Albers, S., Buchan, J. C. & Altmann, J. 2006 Sexual selection in wild baboons: from
260 mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour* **72**, 1177-1196.

261 Albers, S. C. & Altmann, J. 1995 Preparation and activation - Determinants of age at
262 reproductive maturity in male baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology*
263 **36**, 397-406.

264 Altmann, J. & Albers, S. C. 2003 Intraspecific variability in fertility and offspring
265 survival in a non-human primate: behavioral control of ecological and social
266 sources. In *Offspring: Human Fertility Behavior in a Biodemographic*
267 *Perspective* (ed. W. K. W. & B. R. A.), pp. 140-169. Washington, D.C.:
268 National Academy Press.

269 Altmann, J., Altmann, S. A. & Hausfater, G. 1978 Primate infant's effects on mother's
270 future reproduction. *Science* **201**, 1028-1030.

271 Altmann, J., Altmann, S. A., Hausfater, G. & McCuskey, S. A. 1977 Life history of
272 yellow baboons: physical development, reproductive parameters, and infant
273 mortality. *Primates* **18**, 315-330.

274 Beehner, J. C., Onderdonk, D. A., Albers, S. C. & Altmann, J. 2006 The ecology of
275 conception and pregnancy failure in wild baboons. *Behavioral Ecology* **17**, 741-
276 750.

- 277 BentleyCondit, V. K. & Smith, E. O. 1997 Female reproductive parameters of Tana
278 River yellow baboons. *International Journal of Primatology* **18**, 581-596.
- 279 Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Fischer, J., Beehner, J., Bergman, T., Johnson, S. E.,
280 Kitchen, D. M., Palombit, R. A., Rendall, D. & Silk, J. B. 2004 Factors affecting
281 reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana.
282 *International Journal of Primatology* **25**, 401-428.
- 283 Hausfater, G. 1975 Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*).
284 *Contributions to Primatology* **7**: 1-150.
- 285 Huchard, E., Cowlshaw, G., Raymond, M., Weill, M. & Knapp, L. A. 2006 Molecular
286 study of *Mhc-DRB* in wild chacma baboons reveals high variability and
287 evidence for trans-species inheritance. *Immunogenetics* **58**, 805-816.
- 288 Huchard, E., Weill, M., Cowlshaw, G., Raymond, M. & Knapp, L. A. 2008
289 Polymorphism, haplotype composition and selection in the *Mhc-DRB* of wild
290 baboons. *Immunogenetics* **60**, 585-598.
- 291 Mitani, J. C., GrosLouis, J. & Manson, J. H. 1996 Number of males in primate groups:
292 Comparative tests of competing hypotheses. *American Journal of Primatology*
293 **38**, 315-332.
- 294 Seutin, G., White, B. N. & Boag, P. T. 1990 Preservation of avian blood and tissue
295 samples for DNA analysis. *Canadian Journal of Zoology* **69**, 82-90.
- 296 Sigg, H., Stolba, A., Abegglen, J. J. & Dasser, V. 1982 Life history of hamadryas
297 baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and
298 family relationships. *Primates* **23**, 473-487.

- 299 Silk, J. B. 1986 Eating for 2 - Behavioral and environmental correlates of gestation
300 length among free-ranging baboons (*Papio cynocephalus*). *International Journal*
301 *of Primatology* **7**, 583-602.
- 302 Smuts, B. & Nicholson, N. 1989 Reproduction in wild female olive baboons. *American*
303 *Journal of Primatology* **19**, 229-246.
- 304 van Schaik, C. P., Van Noordwijk, A. J. & Nunn, C. L. 1999 Sex and social evolution in
305 primates. In *Comparative Primate Socioecology* (ed. P. C. Lee). Cambridge:
306 Cambridge University Press.
- 307 Weingrill, T., Gray, D. A., Barrett, L. & Henzi, S. P. 2004 Fecal cortisol levels in free-
308 ranging female chacma baboons: relationship to dominance, reproductive state
309 and environmental factors. *Hormones and Behavior* **45**, 259-269.
- 310 Zinner, D. P., Van Schaik, C. P., Nunn, C. L. & Kappeler, P. M. 2004 Sexual Selection
311 and exaggerated sexual swellings of female primate. In *Sexual selection in*
312 *Primates: New and comparative perspectives* (ed. P. M. Kappeler & C. P. Van
313 Schaik): Cambridge University Press.

314 **5. Supplementary tables**

315

316 **Table S1:** Male mate choice for females: identity of individuals and direction of choice.

317

	Identity	Alpha	Identity	Identity	Choice	Choice	Choice
Identity	of	male?	of chosen	of non-	for larger	for older	for
of dyad	choosing		female	chosen	swelling?	female?	higher
	male			female			ranking
							female?
1	HM23	yes	HF24	LF10	yes	yes	yes
2	HM23	yes	HF22	LF03	yes	yes	no
3	HM23	yes	HF22	HF16	no	yes	yes
4	GM03	no	HF16	LF03	yes	yes	no
5	HM08	no	HF16	LF03	yes	yes	no
6	LM04	no	LF01	LF03	yes	yes	yes
7	JM03	yes	JF16	JF21	yes	no	yes
8	HM02	no	JF25	JF12	no	yes	yes
9	JM03	yes	JF12	JF22	yes	no	yes
10	HM02	no	JF04	JF12	yes	yes	yes
11	JM03	yes	JF04	JF12	yes	yes	yes
12 ¹	HM23	yes	HF12	LF04	yes	yes	yes
13 ¹	JM03	yes	JF22	JF24	yes	no	no

318

319 ¹ Swelling size was only visually scored in these dyads, which were thus excluded from

320 the test presented in the main text.

321 **Table S2:** Parameter estimates used in the model simulations.

Parameter	Value	Species and references
Interbirth interval (days) ¹	745	Yellow baboons (Altmann et al. 1977; Bentley-Condit & Smith 1997); chacma baboons (Cheney et al. 2004); hamadryas baboons (Sigg et al. 1982); olive baboons (Smuts & Nicholson 1989)
Number of cycles to conception k ²	4	Yellow baboons (Altmann et al. 1978; Beehner et al. 2006; Bentley-Condit & Smith 1997); olive baboons (Smuts & Nicholson 1989)
Gestation length (days)	178	Yellow baboons (Altmann et al. 1978; Beehner et al. 2006; Bentley-Condit & Smith 1997; Silk 1986); olive baboons (Smuts & Nicholson 1989)
Duration of mating (days)	9	Yellow baboons, chacma baboons (van Schaik et al. 1999)
Cycle length (days)	37	Yellow baboons (Beehner et al. 2006; Bentley-Condit & Smith 1997; Hausfater 1975); olive baboons (Smuts & Nicholson 1989); chacma baboons (Weingrill et al. 2004)
Number of females in troop ²	15	Chacma baboons (Mitani et al. 1996)

322

323 ¹ This interbirth interval was used in all simulations where $k = 4$. This figure also served
 324 to calculate the lactation length (in days, from birth to first post-partum cycle) as
 325 lactation length = interbirth interval - gestation length - k * cycle length, using the
 326 parameter values shown in the table. The interbirth interval length was recalculated for

327 simulations where $k \neq 4$ as interbirth interval = gestation length + lactation length + k *
328 cycle length.

329 ² For number of cycles to conception and number of females in troop, these values
330 represent default values used in the simulations exploring variations of other
331 parameters.

332

333 **Table S3.** Demographic composition of the six baboon troops involved in the study.
 334 The number of individuals is given at the time of troop capture.
 335

Troop	Year of trapping	Number of individuals in troop (Number of individuals captured)	Number of adult females ¹ in troop (Number of adult females captured)	Number of adult males ¹ in troop (Number of adult males captured)
F	2000	17 (17)	6 (6)	1 (1)
G	2000	27 (26)	10 (10)	2 (2)
H	2001	~78 (59)	~26 (21)	13 (13)
I	2001	19 (18)	7 (7)	2 (2)
J	2006	57 (55)	16 (15)	4 (4)
L	2006	32 (32)	9 (9)	5 (5)

336
 337 ¹ Males are considered adult when reaching full size at eight years old, whereas females
 338 are considered adult when reaching sexual maturity at four years old (based on
 339 unpublished records from the Tsaobis population, and in agreement with other long-
 340 term baboon field studies, see e.g. Alberts et al. 2006; Alberts & Altmann 1995;
 341 Altmann & Alberts 2003).

342
 343
 344

345 **6. Supplementary figures**

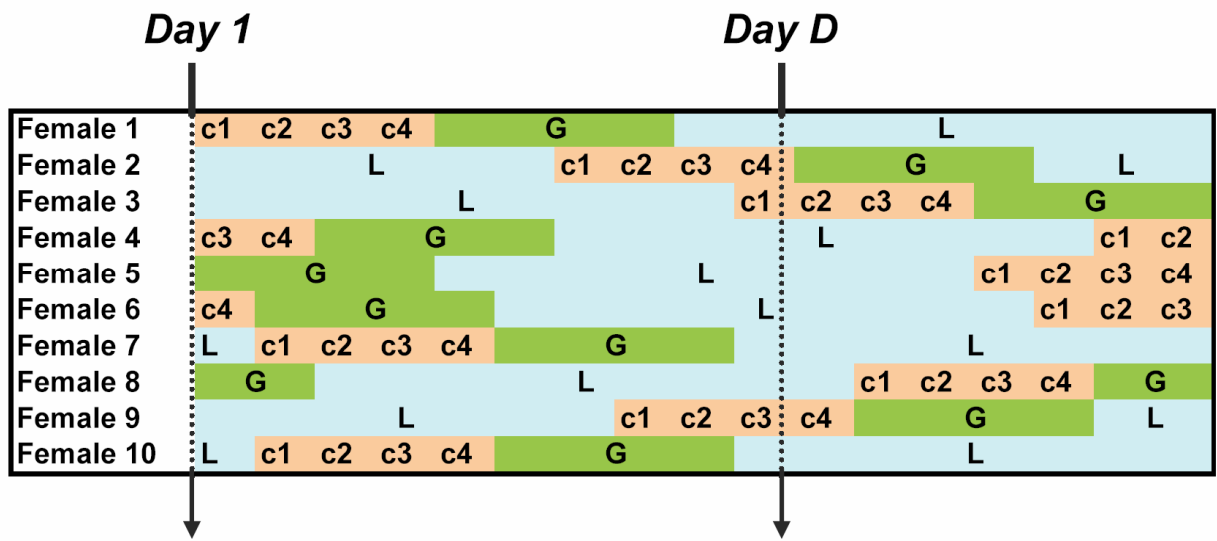
346

347 Figure S1. An example of a simulated matrix of the female reproductive stages over one
348 interbirth interval for a troop including 10 females. Each female goes through gestation
349 (G), lactation (L), and then k cycles (here, $k = 4$) before conceiving. The reproductive
350 stage for each female at Day 1 is randomly sampled from a beta distribution, with total
351 breeding asynchrony in this particular case (parameters of the beta distribution are then
352 $\alpha = \beta = 1$, resulting in a uniform distribution). Thus at Day D, three females (Female 2,
353 3 and 9) are cycling and will compete if they are simultaneously maximally swollen.
354 The reproductive parameters used (length of interbirth interval, gestation, cycle,
355 maximally swollen period within a cycle) were estimated from the literature (Table S2).

356

357 Figure S2. (A) Effect of the number of cycles k on the relative magnitude of intra-
358 individual variance (noted $\text{Var}(\text{intra})$) compared to inter-individual variance (noted
359 $\text{Var}(\text{inter})$). (B) Variation of female-female competition intensity depending on the
360 number of cycles k and mating synchrony. The contour plot shows the average number
361 of competing females (simultaneously at their maximal swelling size on a given day) as
362 a function of both mating synchrony (y axis) and number of cycles k (x axis). Mating
363 synchrony ranges from total asynchrony (1) to total synchrony (∞). The number of
364 female per group is set to its default value ($N = 15$). The number of competing females
365 is calculated over an interbirth interval, excluding days with no swollen females. It is
366 therefore bounded by 1 (only one female is swollen) and 15 (all females are
367 simultaneously swollen).

368



372

373 **Figure S1.**

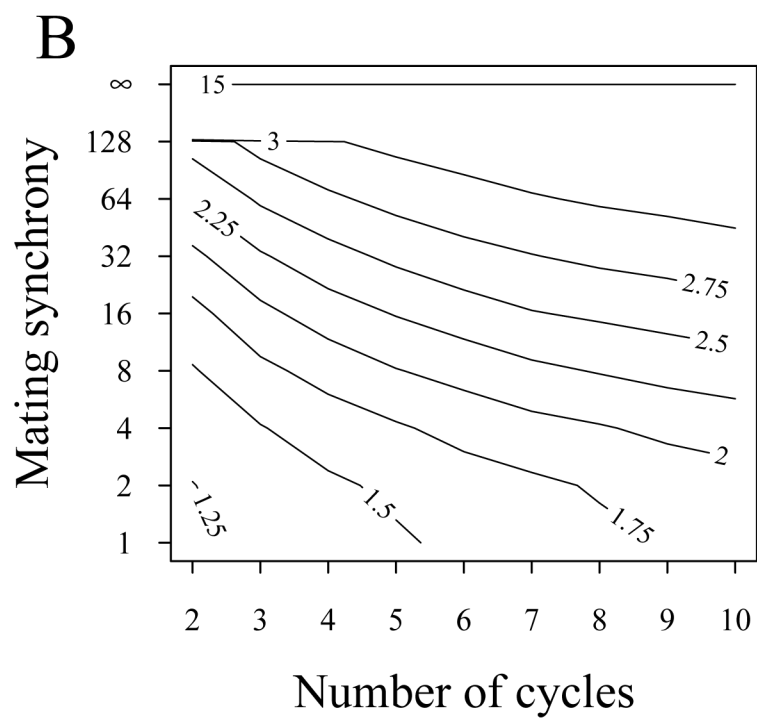
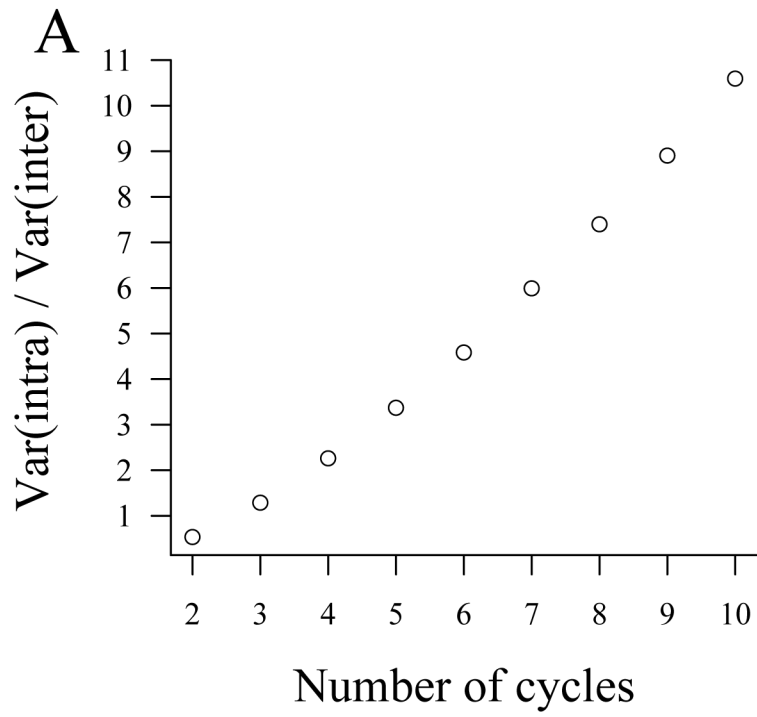


Figure S2.

AUTRES PUBLICATIONS
RÉALISÉES LORS DE MA THÈSE

A.5 ARTICLE 5 :

Birth order affects behaviour in the investment game : Firstborns are less trustful and reciprocate less

Alexandre Courtiol, Michel Raymond, & Charlotte Faurie

Article sous presse chez *Animal Behaviour*

Résumé : Explaining the behavioural variations observed between individuals is an important step for understanding the evolution of human cooperation and personality traits. Birth order is a potentially important variable that implies physical and cognitive differences between siblings and differential access to parental resources during childhood. These differences have been shown to influence several personality characteristics in adulthood. This study tests the hypothesis that birth order can shape adult cooperative behaviours towards non-kin. An anonymous investment game was played by 510 unrelated students. The results of the game show that firstborns are less trustful and reciprocate less than others. No significant differences in trust or reciprocity were found among non-firstborns based on birth order (later-borns and only children). Firstborn status is a better predictor of cooperativeness than age, sex, income or religion. These results constitute the first experimental evidence that birth order differences established within the family can persist in adult behaviour among non-kin. We discuss the implications of this finding for the evolution of human cooperation.

Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav

Birth order affects behaviour in the investment game: firstborns are less trustful and reciprocate less

 Alexandre Courtiol^{a,*}, Michel Raymond^a, Charlotte Faurie^{a,b}
^a CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier 2^b Human Life History Project, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, U.K.

ARTICLE INFO

Article history:

Received 4 May 2009

Initial acceptance 26 June 2009

Final acceptance 4 September 2009

Available online xxx

MS. number: 09-00285

Keywords:

altruism

cooperation

economics

evolution

human

parent–offspring conflict

Explaining the behavioural variations observed between individuals is an important step for understanding the evolution of human cooperation and personality traits. Birth order is a potentially important variable that implies physical and cognitive differences between siblings and differential access to parental resources during childhood. These differences have been shown to influence several personality characteristics in adulthood. We tested the hypothesis that birth order can shape adult cooperative behaviours towards nonkin. An anonymous investment game was played by 510 unrelated students. The results of the game show that firstborns were less trustful and reciprocated less than others. No significant differences in trust or reciprocity were found among laterborn and only children based on birth order. Firstborn status was a better predictor of cooperativeness than age, sex, income or religion. These results constitute some of the first experimental evidence that birth order differences established within the family can persist in adult behaviour among nonkin. We discuss the implications of this finding for the evolution of human cooperation.

© 2009 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Understanding the evolution of human cooperation remains a challenging problem for economists (Fehr & Fischbacher 2003) and evolutionary biologists (Boyd 2006). Cooperative behaviours provide a benefit to the recipient and can only be selected for if they also provide benefits to the same actor that accepted the costs of the cooperative action (Clutton-Brock 2002; Fehr & Fischbacher 2003; Lehmann & Keller 2006; Nowak 2006; Lehmann et al. 2007; West et al. 2007). Therefore, cooperation can evolve and spread in populations provided that it entails either direct benefits to the actors or indirect benefits (through an increase in inclusive fitness, i.e. benefits to the actors' kin). In animals, cooperative behaviours are almost exclusively restricted to kin groups, apart from rare and specific cases of repeated encounters between pairs of individuals (Dugatkin 1997; Fehr & Fischbacher 2003). In humans, individuals cooperate in large groups involving nonrelatives, in situations where no direct reciprocity is possible (Nowak & Sigmund 1998; Fehr & Gächter 2002; Fehr & Fischbacher 2003; Fehr 2004; Boyd 2006). Examples include blood donation and charity, but also

everyday food sharing in traditional populations and rubbish sorting in industrial societies. Despite active research in this area, we only have a partial understanding of human characteristics that promote specific conditions in which cooperation could evolve and be maintained.

Most studies on cooperative behaviours report important interindividual variation within populations. Empirical studies of this variation are essential to understand the evolution of human cooperation (Zahavi 1995; Lotem et al. 1999; McNamara et al. 2004). Nevertheless, studies of this nature are still scarce (Scheres & Sanfey 2006). A few studies have related interindividual variability to sex and age (e.g. Murnighan & Saxon 1998; Andreoni & Vesterlund 2001; Solnick 2001), but results are often inconsistent, and a large part of the variability remains unexplained.

In humans, as in other species with altricial young, parental investment (Trivers 1974) has profound effects on offspring survival (Hill & Hurtado 1996; Pavard et al. 2005) and reproductive success (Lindström 1999; Lummaa 2003). However, parental investment is not unlimited (Stearns 1992; Kaplan 1996). The potential fitness benefits of investment in different offspring are seldom equal, potentially leading to selection pressures on parents to invest differentially in their offspring (Biermann & Robertson 1983; Slagsvold 1997; Jeon 2008). In humans, parents need to divide their limited resources between several simultaneously dependent

* Correspondence: A. Courtiol, CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, CC 065, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France.

E-mail address: alexandre.courtioi@univ-montp2.fr (A. Courtiol).

offspring of different ages and developmental stages (Keister 2003; Gurven & Walker 2006), which exacerbates sibling competition (Mock & Parker 1997).

Sulloway (1996) argued that many psychological differences between siblings result from different adaptive strategies based on differential access to parental investment and, more specifically, on the microenvironment defined by birth order. Firstborn, middleborn or lastborn status affects the relative competitive ability of each child (Sulloway 1996). During childhood, a firstborn has an advantage merely because he/she is older, and thus physically stronger and cognitively more advanced than laterborn children. In addition, at a given time, the potential fitness gain that parents can obtain from firstborns is higher, because: (1) they are more likely to survive to adulthood, as they have already survived the first years of life when mortality is highest; and (2) they are likely to start reproducing earlier, thereby shortening the generation time (Trivers 1974; Volland 1998; Draper & Hames 2000). If parents are going to invest differentially in offspring, they should thus increase investment in firstborns from which fitness benefits are likely to be greatest (Jeon 2008). The widespread primogeniture system (inheritance by the eldest son of a large share or the entirety of a parent's wealth) exemplifies biased investment dependent on birth order (Hrdy & Judge 1993). Therefore, birth order influences (1) the differential ability of children to compete for this investment, and (2) differential allocation of care from the parents. Both have consequences for personality traits measured in adults (Sulloway 1996). In this study we tested the hypothesis that birth order can shape adult cooperative behaviours in a similar way.

Many studies have examined the relationship between birth order and personality traits (Sulloway 1995). They can sometimes provide more or less direct information on cooperativeness because several personality traits are associated with it (see Jefferson et al. 1998 and references therein; Paulhus et al. 1999; Sulloway 2001 and references therein). Overall, results reported in these studies appear relatively inconsistent. Moreover, these studies used subjective measures of cooperation (peer- or self-reported) rather than measurement of actual cooperative behaviours. In contrast, the development of economic games opens the possibility of objectively measuring cooperation. We used the investment game, a tool to study trust (or risk taking) and positive reciprocity in social interactions (Berg et al. 1995). We investigated whether and how behaviour in an investment game played with nonrelated adults is affected by birth order.

METHODS

The Investment Game

We used an investment game based on the protocol introduced by Berg et al. (1995). Two players (A and B) are each given 30 monetary units (MU). Player A has to decide how much, if any, of this 30 MU he/she wants to send to player B. This amount x is then tripled by the experimenter before being delivered to player B. Hence, at this stage A has $30 - x$ and B has $30 + 3x$. Player B then has to decide how much, if any, of his/her total amount he/she wants to send back to player A, called amount y . Here, y can take any value in $[0, 30 + 3x]$, in contrast to the original game of Berg et al. (1995), where y was bounded within $[0, 3x]$. Finally, A gets $30 - x + y$ and B gets $30 + 3x - y$. The game sequence was not repeated.

The game theory prediction based on the assumptions of narrow self-regarding preferences and common knowledge of these rational preferences is that player B will send back nothing, inducing player A to send no money in the first place. Economic experiments have shown, however, that these predictions fail, at least in one-shot encounters (Berg et al. 1995). Departures from

rational choices (if x or y differs from zero) constitute departures from selfishness, and thus reveal trends towards cooperation with unrelated individuals. As a consequence, this experiment provides measures of two important aspects of cooperative behaviour: trust and reciprocity. As player A is not sure that B will reciprocate and send back an amount equal to or greater than x , sending money to player B is interpreted as a risky behaviour. Consequently, x is seen as a quantitative measure of trust. In the same way, y allows us to quantify reciprocation behaviour.

Experimental Design

Volunteer subjects were enrolled during March and April 2005 on the campus of the University of Montpellier 2, France. Each subject was randomly assigned the role of the A or B player. The subjects were given written instructions and had to write down on a form the amount x (for A players) or the amount y (for B players) that they wanted to send to the other player. To study the interindividual variation in reciprocity independently of the interindividual variability in trust, we used an experimental design focused on B players' responses to a fixed amount received from A players. As this amount could potentially influence B players' behaviours during the experiment, we chose two different values: each B player was randomly assigned a fictional A player who sent either 10 MU or 30 MU. Below, x refers to the amount sent by A players, whereas x_F refers to the amount that B players received from fictional A players.

Both players were informed of the whole sequence before starting, and they were also aware that their final financial gain would be converted into real money with $10 \text{ MU} = 1 \text{ €}$. For B players, the compensation was indeed directly obtained by their payoff, that is $(30 + 3x_F - y)/10 \text{ €}$. However, because no real B players played with A players, the compensation of a focal A player was calculated by randomly drawing an amount y^* from the responses of B players who received 30 MU. The compensation paid to the focal A player was $(30 - x + y^*)/10 \text{ €}$, except when y^* was higher than $30 + 3x$ (the maximum amount that could have been played by a B player responding to this focal A player); in this latter case, the compensation paid to A was $(60 + 2x)/10 \text{ €}$.

The participants in each game session all played at the same time and had no opportunity to communicate with each other. In a single game session, all players were assigned to the same type of player (A or B). All players subsequently filled in questionnaires concerning personal and familial characteristics such as age, sex, nationality, religious belief, number and ages of siblings, parental ages at birth, personal income and parental income.

Ethical Note

Anonymity and confidentiality of subjects were guaranteed. The experimental protocol was approved by the scientific committee of 'ANR', the national research funding agency.

Statistical Analysis

The data obtained for x and y have two peculiar characteristics that interfere with classical statistical analysis. First, multimodal distributions of raw data (Fig. 1) and residuals prevent the use of generalized linear models. Second, the large number of ties in the data (same values are repeated several times) leads to an incorrect estimate of the critical values from tables used in nonparametric tests. Consequently, as suggested by Manly (2007), two statistical analyses were performed based on randomization tests: test 3 (Manly 1995) and test DO (Manly & Francis 1999). These two tests allow one to test differences between means of several samples in the situation where the samples may be drawn from distributions

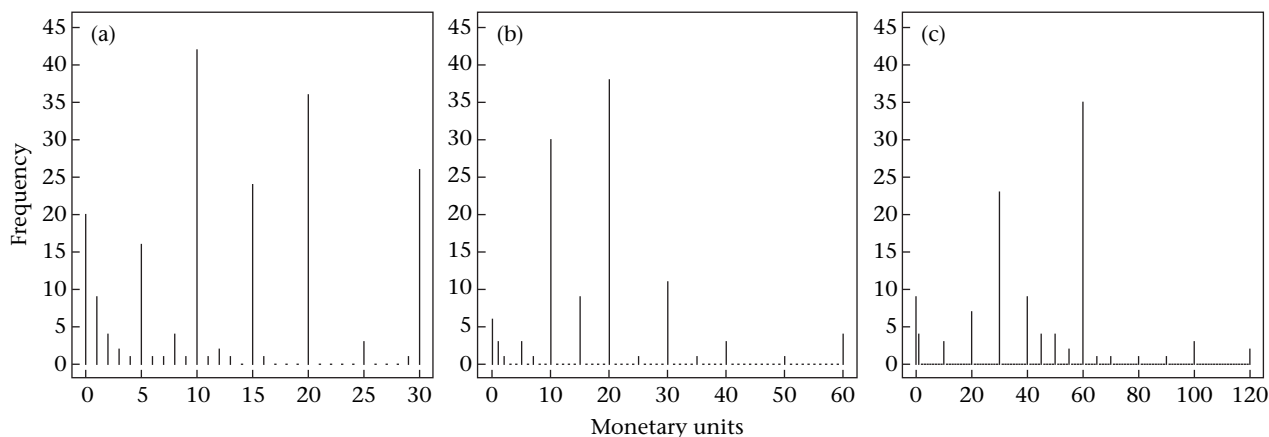


Figure 1. Frequency distributions of the amounts sent in the investment game. (a) Distribution of amounts (monetary units) sent by A players. (b) Distribution of amounts sent back by B players when they received 10 monetary units or (c) 30 monetary units.

with different variances. Both tests rely on the classical F statistic used in AN(C)OVA, and therefore can be interpreted straightforwardly as in their original context (see Appendix for details).

Birth order was taken into account as a factorial variable with four categories: firstborn, middleborn, lastborn and only child. All middleborn children were pooled together because families of more than three children were rare in the sample. For A players, the effect of birth order category on x was investigated. For B players, the effect of birth order category on y was investigated, while controlling for x_F and its interaction with birth order category. The variable x_F is factorial, with two categories: 10 and 30 MU.

In such an analysis, putative confounding effects may remain undetected. This possibility was evaluated by investigating the association between x (or y) and the variables that could potentially create an artefactual birth order effect (because they are associated with birth order): parents' age at birth and number of siblings (see Appendix for details).

To assess the relevance of birth order effects on trust and reciprocity, we compared them with the effects of several other covariates characterizing the subjects: sex, age, number of siblings, personal income, parental income, parents' age at birth and whether the subject believed in a god or not. Randomization procedures (test 3 and test DO) used to analyse birth order effects do not allow simultaneous consideration of more than two covariates. Moreover, as previously mentioned, the distributions of amounts sent are such that linear modelling cannot be used. Thus, we considered a binary dummy variable indicating whether or not the subject sent an amount greater than the median of amounts sent by all players of the same category (either A or B players). Although this method implies a loss of information, it allows simultaneous modelling of the influence of all covariates. Two generalized linear models were built: first, a logistic regression model to explain the amount sent by A players, and second, a model to explain the amount sent by B players. For B players, the amount received from A was considered in addition to the other covariates. Once models were fitted, Nagelkerke R^2 values were computed to measure the proportion of deviance explained. Parameter estimates and significance levels obtained for each covariate are indicated in Table 1.

RESULTS

Sample Characteristics

A total of 510 volunteers were subjected to either the A or the B player version of the investment game and filled in the

questionnaire. Foreign students were excluded, because cultural differences in cooperative behaviour have been reported (Henrich 2000). After we excluded incomplete questionnaires, the resulting sample consisted of 417 students (196 A players and 221 B players) aged a mean \pm SD of 20.9 ± 2.3 years. Males and females were equally represented (198 and 219, respectively; exact binomial test: $P = 0.33$). The average number of siblings was 1.3 ± 0.9 . Average parental income was 2636 ± 1153 € per month, and average personal income was 369 ± 251 € per month. For 89% of the students, their personal income was partially or totally provided by their parents. In this sample, 27% of individuals reported religious beliefs.

Overall, our sample was composed of 178 firstborn, 48 middleborn, 125 lastborn and 66 only children. Firstborns were overrepresented in the sample compared to lastborn children (exact binomial test: $N = 303$, $P = 0.003$), as has been reported in most universities worldwide (Rohde et al. 2003). As expected, maternal, paternal and average parental age at birth differed between birth order categories (Kruskal–Wallis H test: $H = 84$, $P < 0.0001$; $H = 81$, $P < 0.0001$; $H = 95$, $P < 0.0001$, respectively; $N = 417$). In addition, birth order and number of siblings were not independent (Fisher's exact test on a 6×4 contingency table: $N = 417$ $P < 0.0001$).

Investment Game Summary Statistics

Among the 417 participants, only 8% (20 A players and 15 B players) played according to the rational prediction (Nash equilibrium). For A players, the average amount sent to B was 13.3 MU (confidence interval, CI: 12.0–14.6). The distribution of the amount sent was multimodal, with an excess of players choosing exactly 0, 10, 20 or 30 MU (Fig. 1a). Among the 112 B players who received 10 MU from fictional A players, the average amount sent back was 18.1 MU (CI: 15.8–20.5; Fig. 1b). Among the 109 B players who received 30 MU from A, the average amount sent back was 42.7 MU (CI: 38–47.6; Fig. 1c). Among all B players, 93% sent back a non-null amount, but 17% sent back less than the amount received ($y < x_F$).

Birth Order Effect on Trust

Randomization tests suggest a slight overall effect of birth order categories on x (test 3: $F = 2.8$, $P = 0.042$; test DO: $F = 2.5$, $P = 0.079$; $N = 196$; see Appendix for details on the methods). Means of x for middleborn, lastborn and only children appeared

Table 1
Results of the logistic regression models explaining the amount sent in the investment game

Subjects	Covariates	Estimates	SE	OR	95% CI for OR	Likelihood ratio	P
A players	Birth order (firstborn)	−1.1	0.39	0.34	0.16–0.73	8.1	4.3×10^{-3}
	Sex (male)	−0.34	0.36	0.71	0.35–1.4	0.89	0.34
	Age	7.4×10^{-2}	8.4×10^{-2}	2.1	0.40–11	0.76	0.38
	Number of siblings	0.37	0.21	1.5	0.96–2.2	3.1	7.6×10^{-2}
	Income	-3.8×10^{-4}	7.9×10^{-4}	0.96	0.82–1.1	0.23	0.63
	Parental income	3.8×10^{-4}	1.7×10^{-4}	1.0	1.0–1.1	5.3	2.1×10^{-2}
	Father's age at birth	1.5×10^{-2}	5.0×10^{-2}	1.2	0.44–3.1	9.1×10^{-2}	0.76
	Mother's age at birth	-4.0×10^{-2}	5.1×10^{-2}	0.67	0.24–1.8	0.62	0.43
	Belief in god	0.10	0.40	1.1	0.51–2.4	6.5×10^{-2}	0.80
B players	Amount received from A	1.4×10^{-1}	1.9×10^{-2}	16	7.4–34	64	$<10^{-4}$
	Birth order (firstborn)	−1.2	4.6×10^{-1}	0.31	0.13–0.77	6.7	9.5×10^{-3}
	Sex (male)	1.1×10^{-1}	3.8×10^{-1}	1.1	0.52–2.4	7.9×10^{-2}	0.78
	Age	3.4×10^{-2}	1.1×10^{-1}	1.4	0.16–12.2	9.6×10^{-2}	0.76
	Number of siblings	1.1×10^{-1}	2.4×10^{-1}	1.1	0.70–1.8	0.20	0.65
	Income	3.4×10^{-5}	8.9×10^{-4}	1.0	0.84–1.2	1.4×10^{-3}	0.97
	Parental income	4.6×10^{-5}	1.7×10^{-4}	1.0	0.97–1.0	7.2×10^{-2}	0.79
	Father's age at birth	2.1×10^{-2}	4.9×10^{-2}	1.2	0.47–3.2	0.18	0.67
	Mother's age at birth	3.4×10^{-3}	5.6×10^{-2}	1.0	0.34–3.1	3.6×10^{-3}	0.95
	Belief in god	-3.6×10^{-1}	4.5×10^{-1}	0.70	0.29–1.7	0.62	0.43

For A players, the dependent variable of the corresponding model is a binary dummy variable indicating whether or not the subject sent an amount greater than the median of amounts sent by all A players (10 monetary units). This model is based on 158 individuals (38 individuals were removed because of missing data). Estimate of the intercept = -2.11 ; null deviance = 218.4; residual deviance = 201.4; dispersion parameter = 1.36. For B players, the dependent variable of the corresponding model is a binary dummy variable indicating whether or not the subject sent an amount greater than the median of amounts sent by all B players (20 monetary units). This model is based on 191 individuals (30 individuals were removed because of missing data). Estimate of the intercept = -4.77 ; null deviance = 263.9; residual deviance = 181.3; dispersion parameter = 1.01. For both models, signs of the estimates indicate whether the probability of sending more money than the median increases (if positive) or decreases (if negative) with the corresponding covariate. Odds ratios (OR) and associated confidence intervals are given for both binary and continuous variables. For binary variables, OR indicate the relative odds for the category of reference. For continuous variables, OR are given for increments of 10 years for the three variables referring to ages; for an increment of one sibling for the variable referring to the sibling number; for increments of 100 euros for the two variables referring to income; and for an increment of 20 MU (30 versus 10) for the variable referring to the amount received from A for B players. Significance levels were computed using traditional likelihood ratio tests based on comparing the model with all covariates to the model without the covariate of interest.

much closer to each other than to the mean of x for firstborns (Table 2); these three categories were therefore pooled. On average, firstborns sent 3.7 MU (CI: 1.2–6.2) less than laterborn or only children (Fig. 2a), that is, a 25% lower amount (CI: 8.9–38.4). This difference was significant (test 3: $F = 8.6$, $P = 0.004$; test DO: $F = 7.7$, $P = 0.004$; $N = 196$).

Neither parental age nor sibship size was significantly correlated with x (regression coefficient = 0.13, $N = 189$, $P = 0.40$; regression coefficient = 0.26, $N = 196$, $P = 0.75$, respectively). Consequently, birth order's influence on trust is not likely to result from indirect effects of parents' ages or the number of siblings.

Among all covariates included in the logistic regression model, birth order explained most of the deviance in the probability of sending to B players an amount of money larger than the median of the distribution of x (Table 1). Consistent with randomization tests, firstborn status decreased this probability: the odds that a laterborn or an only child sent an amount larger than the median of x is 2.9 (CI: 1.4–6.3) times higher than the corresponding odds for a firstborn. None of the other covariates was significant except for parental income. Overall, ca. 14% of the total deviance was explained by the model.

Birth Order Effect on Reciprocity

The effects of birth order and x_F (amount received from A) were both significant (test DO: $F = 4.5$, $P = 0.027$ and $F = 74$, $P = 0.0001$, respectively; $N = 221$), but the interaction between these two factors was not (test DO: $F = 1.0$, $N = 221$, $P = 0.41$). Removing the interaction from the model did not influence the F statistics of these two factors. Hence, the interaction was not considered in the following post hoc analysis.

Only children and laterborns were pooled because their average amounts sent (y) were closer to each other than to the average amount sent by firstborns (Table 2). Among B players who received 10 MU, firstborns sent on average 6.1 MU (CI: 1.9–10.7) less than laterborn and only children (Fig. 2b), that is, a 29% lower amount (CI: 10.3–44.0). Among B players who received 30 MU, firstborns sent an average of 10.2 MU (CI: 0.6–19.7) less than laterborn and only children (Fig. 2c), that is, a 22% lower amount (CI: 2.0–38.8). This difference between firstborn and other children was significant (test DO: $F = 9.1$, $N = 221$, $P = 0.002$).

Parental age was not statistically related to y (regression coefficients: for $x_F = 10$: -0.17 , $N = 110$, $P = 0.46$; for $x_F = 30$: 0.32,

Table 2
Average amounts sent in the investment game

	Amount sent by A players (in MU)			Amount sent by B players who received 10 MU			Amount sent by B players who received 30 MU		
Firstborn	11.1	[9.4–12.8]	(79)	14.9	[12.6–17.1]	(54)	36.7	[29.3–44.0]	(45)
Non firstborn	14.8	[13.1–16.6]	(117)	21.0	[17.4–24.8]	(58)	47.0	[40.8–53.2]	(64)
Middleborn	15.0	[11.0–18.9]	(26)	27.0	[6.0–48.0]	(5)	54.4	[41.8–68.2]	(17)
Lastborn	14.8	[12.4–17.3]	(60)	17.7	[14.0–21.8]	(33)	46.4	[38.8–54.5]	(32)
Only child	14.6	[11.1–18.3]	(31)	25.0	[19.0–31.8]	(20)	39.7	[27.4–52.7]	(15)

MU: monetary units. 95% confidence intervals are given in brackets. Sample sizes are in parentheses.

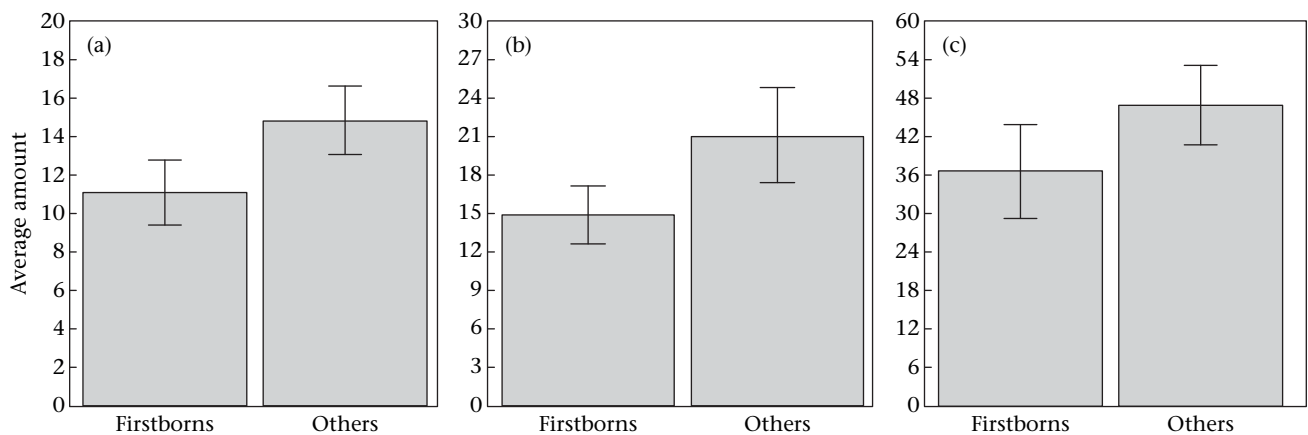


Figure 2. Firstborn effect on trust and reciprocity in the investment game. (a) Average amount (monetary units) sent by A players. Average amount sent back from B players when they received 10 monetary units (b) or 30 monetary units (c). Error bars represent the 95% confidence intervals of the means.

$N = 102$, $P = 0.54$), but sibship size was (for $x_F = 10$: -2.0 , $N = 112$, $P = 0.16$; for $x_F = 30$: 6.4 , $N = 109$, $P = 0.017$). However, birth order still significantly influenced y within each sibship size category (e.g. test DO for first- versus lastborn in families of two siblings: $F = 12$, $N = 111$, $P < 0.001$). In addition, sibship size still significantly influenced y within each birth order category (e.g. regression coefficient when $x_F = 30$ for firstborns: 15.0 , $N = 45$, $P < 0.001$). Hence, birth order and the number of siblings independently affected y , although they could also interact.

For B players, birth order was the personal characteristic that explained most of the deviance in the probability of sending back to A players an amount of money larger than the median of the distribution of y (Table 1). Consistent with the randomization test, firstborn status decreased this probability: the odds that a laterborn or an only child sent an amount larger than the median of y is 3.2 (CI: 1.3–7.8) times higher than the corresponding odds for a firstborn. Obviously, x_F explained a large part of the deviance, and all other covariates were not significant. Overall, ca. 47% of the total deviance was explained by the model.

DISCUSSION

Birth Order Effects on Trust and Reciprocity

Status as a first-, middle-, lastborn or only child accounted for interindividual differences in behaviour as measured by the investment game. Siblings seemed to develop distinct cooperation strategies based on their birth order, which had long-term effects on cooperation between unrelated individuals in adulthood. These results constitute some of the first experimental evidence that birth order differences established within the family can persist in adult behaviour among nonkin. More precisely, this study reveals a significant behavioural difference between firstborns and other children.

According to evolutionary psychologists, birth order effects result from sibling competition for parental investment (Sulloway 1996), together with an unequal distribution of investment among siblings by the parents (Hertwig et al. 2002). Hence, interindividual variation in cooperation partly results from sibling competition.

Firstborns appeared to be less trustful and reciprocate less than laterborn and only children. The absence of behavioural differences between laterborn and only children suggests that birth order differences could result from a decrease in cooperative behaviour by firstborns rather than an increase by laterborn children through cooperation coalitions. Therefore, it seems unlikely that the higher level of cooperation of laterborn children results from their higher

dependence towards parental investment or from enforced cooperation within the family. Rather, shifting from only child to firstborn status following the birth of a younger sibling seems to lead the eldest child to reduce his/her cooperative behaviour. None the less, the fact that differences between amounts sent by firstborns and only children during the experiment were only marginally significant precludes any definitive conclusion. Importantly, the differences between firstborns and laterborn children for trust and reciprocity hold whether or not only children were considered in the analysis (data not shown).

Previous psychological works on birth order differences in cooperativeness, based on subjective assessments of personality, are inconsistent, although a meta-analytical amalgamation of existing data from four different studies in which effect sizes are available indicates a small but significant trend in the same direction as the results found here (F. J. Sulloway, personal communication, based on an analysis of 10 studies in Paulhus et al. 1999; Jefferson et al. 1998; Sulloway 2001). However, these studies were based on self- or peer-reported measures of cooperativeness, rather than on objective and quantitative measures of cooperative behaviours, such as those provided by economic games. In addition, detection of such effects, which only explain a small part of the behavioural variation, requires a sufficient sample size and adequate statistical tools. We observed this negative effect of firstborn status on cooperativeness in two different samples of students (A and B players). In each sample, the statistical support for this effect was strong ($P < 0.005$) for the corresponding cooperation components (trust or reciprocity). Thus, the present result seems to be robust, although cross-cultural comparisons are needed to assess its generality.

The importance of familial environment in human cooperation could appear somewhat weak, since most of the variance remained unexplained. None the less, firstborn status had the highest explanatory power compared to the other individual characteristics considered. In addition, part of the variance in cooperative behaviour among individuals has a genetic basis, and only the nongenetic part of the variance can be explained by factors such as birth order and other familial characteristics. Rushton (1986) found that around 50% of the variance in cooperativeness is associated with genetic effects, leaving 50% to nongenetic effects. Further estimation of the genetic contribution to the variance in cooperative behaviour is required, and this should use economic games rather than self-reporting (as in Rushton 1986). This is a necessary step in assessing the explanatory power of familial traits on the behavioural variability observed, and consequently in estimating precisely the relevance of these traits for evolutionary explanations.

Consequences for Methodological Issues in Future Studies

Our results highlight the interest of using experiments rather than subjective measures of personality, since we revealed an important influence of birth order on trust and reciprocity, while many psychological studies reported no effect despite using larger samples. In addition, our analyses also reveal two problems related to the use of students in empirical work on cooperation. First, as in many studies based on university samples (Altus 1966; Rohde et al. 2003), firstborns are overrepresented compared to lastborn children. Parental resource depletion and different abilities of siblings are the classical explanations for this phenomenon (Blake 1981; Downey 2001; Zajonc 2001; Hertwig et al. 2002). The existence of a firstborn effect on cooperation, in conjunction with the unbalanced representation of birth orders, could potentially lead to biased estimates of cooperation levels in studies involving student samples but neglecting birth order effects. Second, as most students are highly dependent on parental financial support (at least in France), sibling competition could affect their behaviours more than in economically independent adults. This could affect cross-cultural studies, where industrialized societies are generally represented by a student population and traditional societies are represented by a nonstudent population (e.g. Henrich 2000).

Cooperation Towards Nonkin Individuals

Although in our experimental design the subjects played the investment game with nonkin individuals using nonparental resources, they behaved differently depending on their position in the family. Two main mechanisms could be involved: an allocation trade-off between cooperation within and outside the family, or a by-product of how cooperative behaviours were selected to be adaptive inside the family.

Familial interactions may still be important in adulthood and may influence the tendency to cooperate with nonrelatives. In this situation, there would be an allocation trade-off between cooperation within or outside the family. Owing to resource limitations such as time and energy, forming any cooperative alliance within the family would lower the probability of making another cooperative alliance outside the family. In this scenario, our results suggest that firstborns tend to favour cooperation within the family, and that laterborn children, who cooperate more with nonkin, are less prone to cooperate with their siblings (only children represent an extreme situation because they can uniquely interact with nonkin children during childhood). This is supported by studies of familial attachment: for instance, firstborns feel closer to their parents and other relatives than laterborn children (Salmon & Daly 1998). In addition, our study showed a nonsignificant trend for middleborn children to be the most trustful towards nonkin and to reciprocate the most. This is consistent with the fact that middleborn children are described as feeling the closest to unrelated individuals (Salmon & Daly 1998). It follows that they would be the least cooperative with their siblings. Indeed, Salmon (2003) showed, using questionnaires, that middleborn children seem less prone to help family members in need.

An alternative view is to consider that cooperation outside the family is independent of cooperation inside the family. In this scenario, no birth order effect is expected unless cooperative behaviour towards nonkin individuals is a by-product of intra-familial cooperation. Cooperative skills may be shaped during childhood in interactions with siblings, and may not be plastic enough to become completely independent of this past environment in adulthood. In this situation, adults would cooperate with unrelated individuals using rules initially designed to be optimal within the family, even though they are potentially irrelevant

outside. The fact that birth order seems to have a long-lasting impact on many personality traits measured in adults (Sulloway 1995) provides support for this hypothesis. Among possible proximal mechanisms, the endocrine system is likely to be involved. The familial environment has long-term effects on the blood concentrations of hormones such as cortisol and testosterone (Flinn & England 1997; Alvergne et al. 2008). In addition, these hormones have been found to influence behaviour in economic games (Burnham 2007; Apicella et al. 2008; Coates & Herbert 2008).

Implications for the Evolution of Human Cooperation

The role of sibling competition in determining adult cooperation may provide some indirect insights into the evolutionary puzzle of human cooperation. Within the family, kin selection and direct and indirect reciprocity promote cooperative behaviours. The allocation trade-off and constrained plasticity scenarios both imply that human adults keep cooperating according to family-related determinants, even when interacting with unrelated individuals. The importance of birth order is probably just one illustration of the impact of familial structure and familial interactions on cooperation. Therefore, the extended dependence of offspring on parental investment is an important factor to consider when investigating the evolution of cooperation among humans. For instance, studying the influence of parental strategies on offspring cooperativeness could bring some additional light on the evolution of human cooperation. In this regard, replicating the present study in populations that differ in wealth inheritance practices (e.g. primogeniture, egalitarian, ultimogeniture) would be of particular interest.

Obviously, cooperative actions depend on many personality traits and behavioural tendencies. In the present study we investigated only two components of cooperation, namely trust and reciprocity, as measured in the investment game. Therefore, economic games measuring other aspects of cooperation need also to be performed as well as experiments in natural situations and in other cultural contexts before definitive conclusions can be drawn.

Acknowledgments

We are very grateful to Martin Daly who suggested studying the effects of birth order on cooperation using economic games and who formulated the allocation trade-off hypothesis. We thank Frank J. Sulloway and the anonymous referees who made important suggestions concerning the paper. We also thank Alexandra Alvergne, Julio Benavides, Damien Caillaud, Jean-Baptiste Ferdy, Graciela Gil-Romera, Bernard Godelle and Elise Huchard for valuable comments, and Valérie Durand for bibliographic help. This study was supported by the ANR 'BIOEVOLHUM' project (NT05-1_43865). Contribution 2009-077 of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR CNRS 5554).

References

- Altus, W. D. 1966. Birth order and its sequelae. *Science*, **151**, 44–49.
- Alvergne, A., Faurie, C. & Raymond, M. 2008. Developmental plasticity of human reproductive development: effects of early family environment in modern-day France. *Physiology & Behavior*, **95**, 625–632.
- Andreoni, J. & Vesterlund, L. 2001. Which is the fair sex? Gender differences in altruism. *Quarterly Journal of Economics*, **116**, 293–312.
- Apicella, C. L., Dreber, A., Campbell, B., Gray, P. B., Hoffman, M. & Little, A. C. 2008. Testosterone and financial risk preferences. *Evolution and Human Behavior*, **29**, 384–390.
- Berg, J., Dickhaut, J. & McCabe, K. 1995. Trust, reciprocity, and social history. *Games and Economic Behavior*, **10**, 122–142.
- Biermann, G. C. & Robertson, R. J. 1983. Residual reproductive value and parental investment. *Animal Behaviour*, **31**, 311–312.
- Blake, J. 1981. Family size and the quality of children. *Demography*, **18**, 421–442.
- Boyd, R. 2006. The puzzle of human sociality. *Science*, **314**, 1555–1556.

- Brown, M. B. & Forsythe, A. B.** 1974. Robust tests for equality of variances. *Journal of the American Statistical Association*, **69**, 364–367.
- Burnham, T. C.** 2007. High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2327–2330.
- Clutton-Brock, T.** 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, **296**, 69–72.
- Coates, J. M. & Herbert, J.** 2008. Endogenous steroids and financial risk taking on a London, trading floor. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, **105**, 6167–6172.
- Conover, W. J., Johnson, M. E. & Johnson, M. M.** 1981. A comparative-study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental-shelf bidding data. *Technometrics*, **23**, 351–361.
- Downey, D. B.** 2001. Number of siblings and intellectual development: the resource dilution explanation. *American Psychologist*, **56**, 497–504.
- Draper, P. & Hames, R.** 2000. Birth order, sibling investment, and fertility among Ju/'Hoansi (! Kung). *Human Nature*, **11**, 117–156.
- Dugatkin, L. A.** 1997. *Cooperation Among Animals: an Evolutionary Perspective*. New York: Oxford University Press.
- Fehr, E.** 2004. Don't lose your reputation. *Nature*, **432**, 449–450.
- Fehr, E. & Fischbacher, U.** 2003. The nature of human altruism. *Nature*, **425**, 785–791.
- Fehr, E. & Gächter, S.** 2002. Altruistic punishment in humans. *Nature*, **415**, 137–140.
- Flinn, M. V. & England, B. G.** 1997. Social economics of childhood glucocorticoid stress response and health. *American Journal of Physical Anthropology*, **102**, 33–53.
- Gurven, M. & Walker, R.** 2006. Energetic demand of multiple dependents and the evolution of slow human growth. *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 835–841.
- Henrich, J.** 2000. Does culture matter in economic behavior? Ultimatum game bargaining among the Machiguenga of the Peruvian Amazon. *American Economic Review*, **90**, 973–979.
- Hertwig, R., Davis, J. N. & Sulloway, F. J.** 2002. Parental investment: how an equity motive can produce inequality. *Psychological Bulletin*, **128**, 728–745.
- Hill, K. & Hurtado, A. M.** 1996. *Ache Life History: the Ecology and Demography of a Foraging People*. New York: Aldine de Gruyter.
- Hrdy, S. B. & Judge, D. S.** 1993. Darwin and the puzzle of primogeniture: an essay on biases in parental investment after death. *Human Nature*, **4**, 1–45.
- Jefferson, T., Herbst, J. H. & McCrae, R. R.** 1998. Associations between birth order and personality traits: evidence from self-reports and observer ratings. *Journal of Research in Personality*, **32**, 498–509.
- Jeon, J.** 2008. Evolution of parental favoritism among different-aged offspring. *Behavioral Ecology*, **19**, 344–352.
- Kaplan, H.** 1996. A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies. *Yearbook of Physical Anthropology*, **39**, 91–135.
- Keister, L. A.** 2003. Sharing the wealth: the effect of siblings on adults' wealth ownership. *Demography*, **40**, 521–542.
- Lehmann, L. & Keller, L.** 2006. The evolution of cooperation and altruism: a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1365–1376.
- Lehmann, L., Keller, L. F. & Sumpter, D. J. T.** 2007. The evolution of helping and harming on graphs: the return of the inclusive fitness effect. *Journal of Evolutionary Biology*, 2284–2295.
- Levene, H.** 1960. Robust tests for equality of variance. In: *Contributions to Probability and Statistics* (Ed. by I. Olkin, S. G. Ghurye, W. Hoeffding, W. G. Madow & H. B. Mann), pp. 278–292. Stanford: Stanford University Press.
- Lindström, J.** 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 343–348.
- Lotem, A., Fishman, M. A. & Stone, L.** 1999. Evolution of cooperation between individuals. *Nature*, **400**, 226–227.
- Lummaa, V.** 2003. Reproductive success and early developmental conditions in humans: downstream effects of pre-natal famine, birth weight and timing of birth. *American Journal of Human Biology*, **15**, 370–379.
- McNamara, J. M., Barta, Z. & Houston, A. I.** 2004. Variation in behaviour promotes cooperation in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, **428**, 745–748.
- Manly, B. F.** 1995. Randomization tests to compare means with unequal variation. *Sankhya*, **57B**, 200–222.
- Manly, B. F.** 2007. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. London: Chapman & Hall.
- Manly, B. F. & Francis, R. I.** 1999. Analysis of variance by randomization when variances are unequal. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, **41**, 411–429.
- Mock, D. W. & Parker, G. A.** 1997. *The Evolution of Sibling Rivalry*. New York: Oxford University Press.
- Murnighan, J. K. & Saxon, M. S.** 1998. Ultimatum bargaining by children and adults. *Journal of Economic Psychology*, **19**, 415–445.
- Nowak, M. A.** 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, **314**, 1560–1563.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K.** 1998. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, **393**, 573–577.
- Paulhus, D. L., Trapnell, P. D. & Chen, D.** 1999. Birth order effects on personality and achievement within families. *Psychological Science*, **10**, 482–488.
- Pavard, S., Gagnon, A., Desjardins, B. & Heyer, E.** 2005. Mother's death and child survival: the case of early Quebec. *Journal of Biosocial Science*, **37**, 209–227.
- Rohde, P. A., Atzwanger, K., Butovskaya, M., Lampert, A., Mysterud, I., Sanchez-Andres, A. & Sulloway, F. J.** 2003. Perceived parental favoritism, closeness to kin, and the rebel of the family: the effects of birth order and sex. *Evolution and Human Behavior*, **24**, 261–276.
- Rushton, J. P.** 1986. Altruism and aggression: the heritability of individual differences. *Journal of Personality and Social Psychology*, **50**, 1192–1198.
- Salmon, C.** 2003. Birth order and relationships. Family, friends, and sexual partners. *Human Nature, an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, **14**, 73–88.
- Salmon, C. A. & Daly, M.** 1998. Birth order and familial sentiment: middleborns are different. *Evolution and Human Behavior*, **19**, 299–312.
- Scheres, A. & Sanfey, A. G.** 2006. Individual differences in decision making: drive and reward responsiveness affect strategic bargaining in economic games. *Behavioural and Brain Functions*, **2**.
- Slagsvold, T.** 1997. Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour*, **54**, 1357–1368.
- Solnick, S. J.** 2001. Gender differences in the ultimatum game. *Economic Inquiry*, **39**, 189–200.
- Stearns, S. C.** 1992. *Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Sulloway, F. J.** 1995. Birth-order and evolutionary psychology: a metaanalytic overview. *Psychological Inquiry*, **6**, 75–80.
- Sulloway, F. J.** 1996. *Born to Rebel*. New York: Pantheon Books.
- Sulloway, F. J.** 2001. Birth order, sibling competition, and human behavior. In: *Conceptual Challenges in Evolutionary Psychology: Innovative Research Strategies* (Ed. by H.R. Holcomb III), pp. 39–83. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Trivers, R. L.** 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**, 249–264.
- Voland, E.** 1998. Evolutionary ecology of human reproduction. *Annual Review of Anthropology*, **27**, 347–374.
- West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner, A.** 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 415–432.
- Zahavi, A.** 1995. Altruism as a handicap: the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, **26**, 1–3.
- Zajonc, R. B.** 2001. The family dynamics of intellectual development. *American Psychologist*, **56**, 490–496.

APPENDIX

The variance structure between factor categories was analysed with a version of Levene's test (Levene 1960) using randomizations (Conover et al. 1981) as suggested by Manly (2007) for situations of strong departure from normality. Following Brown & Forsythe (1974), residuals were computed using the median rather than the mean to perform Levene's tests. Both the residuals of the amount sent by A players (x) within birth order categories and the residuals of the amount sent back by B players (y) within x_F and birth order modalities presented strong evidence for heteroscedasticity (Levene's test in its randomization version: for A players: $W = 4.0$, $N = 196$, $P = 0.01$; for B players: $W = 9.4$, $N = 221$, $P = 0.0001$).

Owing to the large heteroscedasticity in the data sets, specific tests were performed for the mean analysis. For A players, we used the two best tests designed for one-factor analysis described by Manly: test 3 (Manly 1995) and test DO (Manly & Francis 1999). Test 3 involved transforming raw data to keep mean differences between factor categories while removing variance differences. A classic one-way ANOVA was then applied on the transformed data, and the significance was determined by comparing the F statistic with its randomization distribution. Test DO is also based on a classic ANOVA but adopts an alternative strategy: raw data are not transformed but variance heteroscedasticity is reintroduced into each randomization set (see Manly & Francis 1999 for details). For B players, only test DO was used because the statistical accuracy of test 3 is reduced when two factors are present (Manly & Francis 1999).

Post hoc analysis was based on pairwise comparisons of all four birth order categories, followed by grouping categories that did not differ significantly according to the previous tests 3 and DO.

To analyse the possible bias from parental ages at birth and the number of siblings, coefficients of the linear regressions on the amount sent (x for A players and y for B players) were computed independently as a function of each of these two variables. The significance levels of these coefficients were obtained by comparing them with their randomization distributions under the null hypothesis.

Significance in all randomization tests was assessed by comparing the observed value of the statistic with 9999 randomization sets. All statistical analyses were implemented in the language R (R.2.9.1, R Development Core Team, Vienna, Austria).

A.6 ARTICLE 6 :

When assumptions on visual system evolution matter : nestling colouration and parental visual performance in birds

Julien Renoult, [Alexandre Courtiol](#) & Finn Kjellberg

Article accepté chez *Journal of Evolutionary Biology*

Résumé : Comparative studies in visual ecology of birds often rely on several assumptions on the evolution of avian vision. In this study, we show that when these assumptions are not upheld, conclusions may be strongly affected. To illustrate this purpose, we reanalysed the data of Avilés & Soler (2009) who demonstrated that nestling gape colouration in altricial birds is associated with visual system. We show that a slight change in analysis methodology leads to opposite conclusions. Such conflicting result raises the problem of applying powerful methods developed for continuous variables to a small sample and a small number of independent events of qualitative visual system shift in comparative analyses. Further, we show that the current trend to assume strong phylogenetic inertia of avian visual systems is contradicted by data and that the sequencing of the SWS1 opsin gene should be considered as an alternative approach.

Mes contributions principales dans ce travail collaboratif : J'ai réanalysé les résultats présenté de la publication d'Avilés & Soler au regard de l'inférence des états de caractères proposés par Julien Renoult ; j'ai également contribué au développement de plusieurs idées présentes dans cet article.

1 When assumptions on visual system evolution matter: nestling colouration and parental visual
2 performance in birds

3

4

5 Julien P. RENOULT¹, Alexandre COURTIOL^{2,3}, Finn KJELLBERG¹

6

7 ¹*UMR 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 34293 Montpellier cedex 5,*

8 *France*

9 ²*Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, C.C. 065, 34095 Montpellier cedex 5,*

10 *France*

11 ³*UMR 5554 Institut des Sciences de l'Evolution, Place Eugène Bataillon, C.C. 065, 34095*

12 *Montpellier cedex 5, France*

13

14 Running title: Assumptions on avian visual system evolution

15

16 *Corresponding authors:*

17 *JPR: E-mail: julien.renault@cefe.cnrs.fr, phone: +33 4 67 61 32 62, fax : +33 4 67 41 21 38*

18 *FK: E-mail: finn.kjellberg@cefe.cnrs.fr, phone: +33 4 67 61 32 29, fax : +33 4 67 41 21 38*

19 **Abstract**

20 Comparative studies in visual ecology of birds often rely on several assumptions on the
21 evolution of avian vision. In this study, we show that when these assumptions are not upheld,
22 conclusions may be strongly affected. To illustrate this purpose, we reanalysed the data of
23 Avilés & Soler (2009) who demonstrated that nestling gape colouration in altricial birds is
24 associated with visual system. We show that a slight change in analysis methodology leads to
25 opposite conclusions. Such conflicting result raises the problem of applying powerful
26 methods developed for continuous variables to a small sample and a small number of
27 independent events of qualitative visual system shift in comparative analyses. Further, we
28 show that the current trend to assume strong phylogenetic inertia of avian visual systems is
29 contradicted by data and that the sequencing of the SWS1 opsin gene should be considered as
30 an alternative approach.

31

32 Key words: avian visual system, UVS, VS, SWS1 opsin, phylogenetic inertia, comparative
33 analyses

34 The evolution of avian colouration and colour vision has drawn attention ever since the
35 earliest biologist (reviewed in Bennett & Théry, 2007). This field of evolutionary ecology has
36 become even trendier over the last decade due to the development of portable spectrometers
37 that allow factual quantitative measurements of colours. Another major progress was the
38 development of models of avian vision allowing to analyse how colours are effectively
39 perceived by birds (Vorobyev *et al.*, 1998; Goldsmith & Butler, 2003; Endler & Mielke,
40 2005). The necessity of such an approach has become obvious ever since birds have been
41 shown to perceive colours differently from humans (Huth & Burkhardt, 1972; Håstad &
42 Ödeen, 2008). Avian vision models are based on physiological data such as the area of the
43 pupil, the transmittance of ocular media and oil droplets, the spectral sensitivity of
44 photopigments or the relative proportion of the different photopigments on the retina. Indeed
45 these measurements allow to determine how a colour spectrum arriving onto a bird eye is
46 processed. Obviously, such physiological data are available only for few bird species (Hart,
47 2001; Hart & Vorobyev, 2005). While most parameters do not seem to exhibit marked
48 variation among species, the range of spectral absorbance of one of the four avian
49 photopigments strongly varies according to a bimodal distribution such that bird eyes are
50 usually classified as being either Ultra-Violet Sensitive (UVS) or Violet Sensitive (VS).

51 Two methods are mainly used to get around the lack of information about a specific
52 visual system. First, the effects of varying the visual system can be assessed by performing
53 analyses with both visual systems and by checking the consistency of results (Uy & Endler,
54 2004; Doucet *et al.*, 2007; Gomez & Théry, 2007; Schaefer *et al.*, 2007; Schaefer *et al.*, 2008;
55 Langmore *et al.*, 2009). If the visual system has limited effects on vision performance,
56 knowing accurately the visual system will be largely irrelevant to the particular study. This
57 method is, however, not always applicable, especially when the specific purpose of a study is
58 to compare any characteristics between UVS and VS species. In that case, a second method

59 may be more useful. It consists in assuming that a species has the same visual system as the
60 most closely related species for which this information is available. This methods is currently
61 the most widely used one and is usually justified by supposedly strong phylogenetic inertia of
62 avian visual systems (*e.g.* Benites *et al.*, 2007; Eaton, 2007; Avilés *et al.*, 2008; Bridge *et al.*,
63 2008; Cassey *et al.*, 2008a; Cassey *et al.*, 2008b; Wilson *et al.*, 2008; Avilés & Soler, 2009).

64 The incidence of uncertainties of visual system assignation on results in studies of
65 visual ecology has been poorly explored. In this contribution, we use a recently published
66 paper by Avilés and Soler (2009) to discuss these effects. Avilés and Soler compared the
67 detectability of nestling gape and skin colouring in UV-tuned bird eyes and VS-tuned bird
68 eyes. The main part of their study compared gape and body skin colouration of nestlings
69 belonging to UVS and VS species. After controlling for phylogenetic effects, they showed
70 that gape colouration but not body skin colouration differs significantly between species
71 according to their visual systems. By construction, this result strongly depends on the initial
72 visual system classification. We revisit the visual system classification of the species studied
73 by Avilés and Soler and we show that our classification procedure leads to different
74 conclusions. We then analyse the widely accepted assumption of strong phylogenetic inertia
75 of avian visual system and show that this assumption is not reliable. We eventually discuss
76 the validity of a few other methods and assumptions commonly used in comparative studies
77 of visual ecology.

78

79 To assign a vision system to 15 of their 22 studied species, Avilés and Soler used a
80 parsimonious approach based on the hypothesis of strong phylogenetic inertia in the evolution
81 of bird photopigments, because “no splits in the type of vision have so far been reported
82 within a bird family”. The authors rely on the results of Ödeen and Håstad (2003) who
83 inferred the evolution of UVS pigments across the bird phylogeny from the analysis of key

84 mutation sites in the SWS1 opsin gene. Ödeen and Håstad showed that all the passerine
85 species they studied possessed UVS pigments, with the exception of two Tyrannidae species
86 and two Corvidae species. Following this, Avilés and Soler classified their 14 passerine
87 species as UVS, with the exception of four Corvidae species, and also considered their two
88 shrike species (*Lanius spp.*) as UVS (Fig. 1).

89 We obtained a different visual system classification following the same line of
90 reasoning *i.e.* based on the assumption of strong phylogenetic inertia and using current
91 knowledge of bird phylogeny. Shrikes form a family close to the Corvidae, a phylogenetic
92 affinity supported by comprehensive phylogenetic (Barker *et al.*, 2004) and phylogenomic
93 (Hackett *et al.*, 2008) studies. The Laniidae and Corvidae families are included in a clade
94 called Corvoidea, which forms a sister lineage to the Passerida clade. Both the Corvoidea and
95 Passerida clades belong to the Oscines lineage. Tyrannidae belong to the Suboscines clade, a
96 basal lineage of passerine birds. To date, all occurrences of UVS pigments reported in
97 passerine birds concern the Passerida clade and, to our knowledge, all investigated species of
98 Passerida present UVS pigments. Further, no occurrence of UVS pigments has been detected
99 among passerine species that do not belong to the Passerida clade. Hence the unique
100 Cys90Ser substitution in the SWS1 opsin gene allowing the shift to UVS pigments from VS
101 pigments (Yokoyama *et al.*, 2000) must have appeared at the base of the Passerida lineage. As
102 a consequence, current data suggest a single origin of UVS pigments in passerine birds.
103 Classifying both species of shrikes as UVS requires a second, independent, origin of UVS
104 pigments, an event which is not supported by any published data. The most parsimonious
105 visual system classification of the passerine bird species studied by Avilés and Soler would
106 thus classify all species as VS except species belonging to the Passerida lineage (Fig. 1).

107 In addition, the authors included two species of owls in their analyses that they
108 modelled as presenting a violet-tuned eye, based on the work of Bowmaker and Martin

109 (1978). Bowmaker and Martin used microspectrophotometer measurements to reveal the
110 presence of only three classes of visual pigments in the tawny owl *Strix aluco*, instead of the
111 four classes usually encountered in birds. Because the pigment presenting its maximal
112 absorbance in the shortest wavelength peaks around 463 nm, it is now generally considered
113 that this species lacks the SWS1 opsin protein (Vorobyev *et al.*, 1998). This proposition has
114 been supported by a failure to amplify a fragment of the SWS1 gene in this species (Ödeen &
115 Håstad, 2003). No physiological or molecular data have been published on any other
116 nocturnal bird species; however, lack of the SWS1 opsin protein is suggested by behavioural
117 experiments on another species of owl (Koivula *et al.*, 1997). The absence of SWS1 pigment
118 in the tawny owl is probably linked to its nocturnal habit (Bennett & Cuthill, 1994; Cuthill *et*
119 *al.*, 2000). If we assume strong phylogenetic inertia of avian visual pigment evolution, then it
120 would be most likely that both owl species analysed by Avilés and Soler share this
121 characteristic. Hence, pending new data, no owl should be included within a dataset
122 comparing the performance of tetrachromatic species (*i.e* having VS or UVS-tuned eyes)
123 because the owls should be classified as trichromatic.

124 To assess the consequences of using the most parsimonious visual system
125 classification, we reinvestigated the relationship between parental visual system and gape
126 colouration first using the same method as Avilés and Soler, and then with a slightly different
127 method. First we ran two General Linear Models (GLM) in R 2.8 (R Development Core
128 Team), with variables defining gape colouration (using PC1 and PC2 colour scores for flanges
129 and mouth, provided in Table S1 in Avilés & Soler, 2009) as dependent variables and parental
130 visual system and nesting site as independent variables. The first GLM used Avilés and
131 Soler's parental visual system classification, and the second GLM used the most
132 parsimonious classification (Fig. 1). Using the most parsimonious classification did not lead
133 to qualitatively different results, with a significant effect of parental visual system on PC1

134 scores for flanges and PC2 scores for mouths (Table 1; note that in the original table given in
135 Avilés & Soler, 2009, several result lines are inverted). Then, to take into account the
136 statistical dependence induced by phylogenetic inertia, we performed GLMs using
137 Felsenstein's phylogenetic independent contrasts method (Felsenstein, 1985), as did Avilés
138 and Soler. With the most parsimonious classification, the significant effect of parental visual
139 system on both PC1 scores for flanges and PC2 scores for mouths vanishes (Table 1). Further,
140 this non-significant result persists even when we only removed both owl species from the
141 analyses, and classified both *Lanius* species as UVS birds.

142 Contrasts measure differences between character values in pairs of sister species
143 and/or nodes, meaning that contrasts involving longer periods of time (estimated by branch
144 length) are expected to present higher absolute values and are therefore given greater weight
145 by the GLM (Garland *et al.*, 1992). This effect is particularly likely to affect analyses relying
146 on dissymmetric topologies, such as the topology used in Avilés and Soler. Contrast data
147 should therefore be standardized before performing any regression analysis, by dividing the
148 raw data by the square root of the sum of corrected branch lengths (Garland *et al.*, 1992). In a
149 final analysis, we therefore ran the GLM using standardized contrast values and the most
150 parsimonious classification. Again, the results do not support the relationship between
151 parental visual system and nestling gape colouration: only the nesting site variable is
152 significant in this final model (Table 1).

153

154 The analyses presented here show that visual system classification can strongly
155 influence the results of the study. Because removing owls from the data set is enough to make
156 the significance vanish, the limited number of species investigated is likely to have influenced
157 the results. Although we acknowledge that gathering data on many bird species may be

158 laborious, careful attention should be paid to the number of species included in future
159 comparative analyses of avian visual systems.

160 More interestingly, Avilés and Soler's (2009) study raises the question of whether
161 assuming strong phylogenetic inertia is appropriate when inferring the vision system of bird
162 species. This question has become crucial given the increasing interest in research in visual
163 ecology. To our knowledge, the shift from an ancestral VS to a derived UVS vision has
164 occurred independently at least six times within the limited set of bird species investigated so
165 far: in the blue-crowned trogon *Trogon curucui* (Carvalho *et al.*, 2007), in the common rhea
166 *Rhea americana*, in hummingbirds (Chen & Goldsmith, 1986; Herrera *et al.*, 2008) and once
167 each in passerines, parrots and Laridae (Ödeen & Håstad, 2003). Further, both UVS (in *Larus*
168 *spp.* and *Rissa tridactyla*) and VS (in *Sterna spp.*) vision has been reported in the Laridae
169 (Håstad *et al.*, 2005). Thus, UVS vision seems to be a phylogenetically labile character
170 presenting limited inertia, and additional instances of UVS evolution are likely to be detected
171 as the number of investigated species increases. Hence strong phylogenetic inertia should not
172 be assumed for the evolution of avian visual systems, limiting the usefulness of parsimony-
173 based inference in this context. So, how should we classify species as possessing a UVS or
174 VS visual system before conducting comparative analyses?

175 An increased ability to absorb UV wavelengths entails higher risks of damaging retinal
176 tissues (Vannorren & Schellekens, 1990). Therefore, the cost associated with the maintenance
177 of UVS visual systems coupled with the occurrence of six independent shifts from a VS to a
178 UVS state and the lack of evidenced cases of reversals, all support an adaptive function of the
179 UVS visual system. According to the sensory-drive theory (Ryan *et al.*, 1990; Endler, 1992),
180 abiotic factors or inter-specific interactions would be the primary selective agents in the
181 evolution of UVS pigments. Ecological factors could therefore serve as an alternative proxy
182 to phylogeny for inferring visual systems when the goal is to investigate the use of visual

183 sense for intra-specific purposes, as in Avilés and Soler (2009). Unfortunately, there is as yet
184 no evidence of a clear relationship between visual ecology and the evolution of UVS
185 pigments (Hart & Vorobyev, 2005). Two studies have compared the performance of UVS and
186 VS eyes (Vorobyev *et al.*, 1998; Schaefer *et al.*, 2007). Both predicted higher performance of
187 UVS eyes in the discrimination of particular colours and one (Schaefer *et al.*, 2007) suggests
188 an advantage of UVS vision for fruit foraging. However, both studies used simulated visual
189 systems and were as such not true comparative studies based on real UVS and VS species.
190 Besides, a study investigating the correlative evolution of the avian visual system with several
191 ecological traits across the bird phylogeny is still lacking. Therefore, given current
192 knowledge, ecological factors cannot be used to classify visual systems in birds.

193 Until recently, information on the spectral sensitivities of cone types, data necessary to
194 determine the visual system, could only be acquired by microspectrophotometric
195 measurements (Hart *et al.*, 1999). This technique has a limited application in the field of
196 evolutionary ecology because it requires the sacrifice of substantial numbers of birds, which is
197 both frequently impossible and ethically questionable. An alternative technique has arisen
198 recently with the discovery that key mutational changes in the sequence of the SWS1 opsin
199 gene are responsible for the shift from the VS to the UVS state (Wilkie *et al.*, 2000). Ödeen
200 and Håstad (2003) and Ödeen *et al.* (2009) provide a set of primers that allow fast and easy
201 amplification of the sequence fragment presenting the key mutation sites. Thus it is now easy
202 and relatively cheap to obtain direct, non-invasive evidence of the visual system of any bird
203 species. It is thus surprising that sequencing of the SWS1 opsin gene has so far never been
204 used as a preliminary step in any study in avian visual ecology.

205 A final issue raised by Avilés and Soler's study concerns the violation of assumptions
206 about the model of visual system evolution when applying comparative phylogenetic
207 methods. The authors assumed a Brownian motion (BM) model of visual system evolution in

208 both the comparative methods they used. Several studies have demonstrated that caution is
209 required when applying phylogenetic correction methods with a BM model when the
210 evolution of the character investigated seriously violates the model of purely random drift
211 evolution with no selection (e.g. Díaz-Uriarte & Garland, 1996; Price, 1997; Harvey &
212 Rambaut, 2000). Thus, the BM model is probably not the most appropriate if avian visual
213 systems are assumed to be either adaptatively constrained, or, alternatively, phylogenetically
214 constrained (Martins *et al.*, 2002). Further, comparative methods do not remove the effects of
215 phylogeny from data correlation, but simply reduce the Type I error (Rohlf, 2006). The rate of
216 Type I error is linked to the quality of the fit between the predicted phylogenetic distribution
217 of character states according to the model considered and their actual distribution. When
218 coding a discrete character like the vision system as a continuous character, the fit will be
219 estimated better if several character shifts are analysed (Díaz-Uriarte & Garland, 1996).
220 Consequently, the one or two events of visual system shift (depending on whether you
221 consider our own or Avilés and Soler's classification, respectively) encompassed in the data
222 set are too limited to allow the application of such phylogenetic comparative methods. Indeed,
223 when few events of trait shift are included, results of correlation tests reflect the correlation
224 with phylogeny more than the correlation with other traits, even if phylogenetic effects are
225 accounted for.

226

227 The comparative study of Avilés and Soler (2009) is, to our knowledge, the first that
228 specifically aimed at investigating performance differences between UVS and VS species.
229 This study, as many other comparative studies in visual ecology, is based on several
230 assumptions that we have here shown to be unreliable. As violation of these assumptions may
231 have drastic consequences, the interesting hypothesis that selection has resulted in nestlings

232 presenting increased detectability by feeding parents through tuning of their gape colouration
233 to their parents visual performance, has yet to be tested.

234 Finally, because shift in colour vision is a discrete event, we encourage researchers
235 working on visual ecology to sample species in a way that maximizes the number of
236 independent events of visual system shift. We also recommend the sequencing of the SWS1
237 opsin gene to characterize the visual system of investigated species. Although constraining,
238 these precautions are necessary to reach reliable conclusions on the evolution of avian vision
239 and avian colouration.

240 **References**

- 241 Avilés, J. M., Perez-Contreras, T., Navarro, C. & Soler, J. J. 2008. Dark nests and
242 conspicuousness in color patterns of nestlings of altricial birds. *Am. Nat.* **171**: 327-
243 338.
- 244 Avilés, J. M. & Soler, J. J. 2009. Nestling colouration is adjusted to parent visual performance
245 in altricial birds. *J. Evol. Biol.* **22**: 376-386.
- 246 Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. & Cracraft, J. 2004. Phylogeny and
247 diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* **101**: 11040-
248 11045.
- 249 Benites, P., Tubaro, P. L., Lijtmaer, D. A., Lougheed, S. C. & Eaton, M. D. 2007. Color
250 differences among closely related species of red-breasted meadowlarks (*Sturnella*).
251 *Condor.* **109**: 605-616.
- 252 Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C. 1994. Ultraviolet vision in birds - What is its function.
253 *Vision Res.* **34**: 1471-1478.
- 254 Bennett, A. T. D. & Thery, M. 2007. Avian color vision and coloration: Multidisciplinary
255 evolutionary biology. *Am. Nat.* **169**: S1-S6.
- 256 Bowmaker, J. K. & Martin, G. R. 1978. Visual pigments and color vision in a nocturnal bird,
257 *Strix aluco* (Tawny owl). *Vision Res.* **18**: 1125-1130.
- 258 Bridge, E. S., Hylton, J., Eaton, M. D., Gamble, L. & Schoech, S. J. 2008. Cryptic plumage
259 signaling in *Aphelocoma* Scrub-Jays. *J. Ornithol.* **149**: 123-130.
- 260 Carvalho, L. S., Cowing, J. A., Wilkie, S. E., Bowmaker, J. K. & Hunt, D. M. 2007. The
261 molecular evolution of avian ultraviolet- and violet-sensitive visual pigments. *Mol.*
262 *Biol. Evol.* **24**: 1843-1852.

- 263 Cassey, P., Ewen, J. G., Blackburn, T. M., Hauber, M. E., Vorobyev, M. & Marshall, N. J.
264 2008a. Eggshell colour does not predict measures of maternal investment in eggs of
265 *Turdus* thrushes. *Naturwissenschaften*. **95**: 713-721.
- 266 Cassey, P., Honza, M., Grim, T. & Hauber, M. E. 2008b. The modelling of avian visual
267 perception predicts behavioural rejection responses to foreign egg colours. *Biol. Lett.*
268 **4**: 515-517.
- 269 Chen, D. M. & Goldsmith, T. H. 1986. 4 Spectral classes of cone in the retinas of birds. *J.*
270 *Comp. Physiol. A* **159**: 473-479.
- 271 Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. & Hunt, S. 2000.
272 Ultraviolet vision in birds. *Adv. Stud. Behav.* **29**: 159-214.
- 273 Díaz-Uriarte, R. & Garland Jr, T. 1996. Testing hypotheses of correlated evolution using
274 phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from Brownian
275 motion. *Syst. Biol.* **45**:27-47.
- 276 Doucet, S. M., Mennill, D. J. & Hill, G. E. 2007. The evolution of signal design in manakin
277 plumage ornaments. *Am. Nat.* **169**: S62-S80.
- 278 Eaton, M. D. 2007. Avian visual perspective on plumage coloration confirms rarity of
279 sexually monochromatic North American passerines. *Auk*. **124**: 155-161
- 280 Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *Am. Nat.* **139**:
281 S125-S153.
- 282 Endler, J. A. & Mielke, P. W. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biol.*
283 *J. Linn. Soc.* **86**: 405-431.
- 284 Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* **125**: 1-15
- 285 Garland, T., Harvey, P. H. & Ives, A. R. 1992. Procedures for the analysis of comparative
286 data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* **41**: 18-32.

- 287 Goldsmith, T. H. & Butler, B. K. 2003. The roles of receptor noise and cone oil droplets in
288 the photopic spectral sensitivity of the budgerigar, *Melopsittacus undulatus*. *J. Comp.*
289 *Physiol. A* **189**: 135-142.
- 290 Gomez, D. & Thery, M. 2007. Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns:
291 Comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. *Am. Nat.* **169**: S42-
292 S61.
- 293 Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J.,
294 Chojnowski, J. L., Cox, W. A., Han, K. L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B.
295 D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C. & Yuri,
296 T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*
297 **320**: 1763-1768.
- 298 Hart, N. S. 2001. Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds.
299 *J. Comp. Physiol. A* **187**: 685-697.
- 300 Hart, N. S., Partridge, J. C. & Cuthill, I. C. 1999. Visual pigments, cone oil droplets, ocular
301 media and predicted spectral sensitivity in the domestic Turkey (*Meleagris*
302 *gallopavo*). *Vision Res.* **39**: 3321-3328.
- 303 Hart, N. S. & Vorobyev, M. 2005. Modelling oil droplet absorption spectra and spectral
304 sensitivities of bird cone photoreceptors. *J. Comp. Physiol. A* **191**: 381-392.
- 305 Harvey, P. H. & Rambaut, A. 2000. Comparative analyses for adaptive radiations. *Philos.*
306 *Trans. R. Soc. B.* **355**:1599–1605.
- 307 Håstad, O., Ernstdotter, E. & Ödeen, A. 2005. Ultraviolet vision and foraging in dip and
308 plunge diving birds. *Biol. Lett.* **1**: 306-309.
- 309 Håstad, O. & Ödeen, A. 2008. Different ranking of avian colors predicted by modeling of
310 retinal function in humans and birds. *Am. Nat.* **171**: 831-838.

- 311 Herrera, G., Zagal, J. C., Diaz, M., Fernandez, M. J., Vielma, A., Cure, M., Martinez, J.,
312 Bozinovic, F. & Palacios, A. G. 2008. Spectral sensitivities of photoreceptors and their
313 role in colour discrimination in the green-backed firecrown hummingbird
314 (*Sephanoides sephaniodes*). *J. Comp. Physiol. A* **194**: 785-794.
- 315 Huth, H. H. & Burkhard, D. 1972. Spectral visual range of *Colibri serrirostris*.
316 *Naturwissenschaften*. **59**: 650-650.
- 317 Koivula, M., Korpimäki, E. & Viitala, J. 1997. Do Tengmalm's owls see vole scent marks
318 visible in ultraviolet light? *Anim. Behav.* **54**: 873-877.
- 319 Langmore, N. E., Stevens, M., Maurer, G. & Kilner, R. M. 2009. Are dark cuckoo eggs
320 cryptic in host nests? *Anim. Beh.* **78**: 461-468.
- 321 Martins, E. P., Diniz-Filho, J. A. F. & Housworth, E. A. 2002. Adaptive constraints and the
322 phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution*. **56**: 1-13.
- 323 Ödeen, A., Hart, N. S. & Håstad, O. 2009. Assessing the use of genomic DNA as a predictor
324 of the maximum absorbance wavelength of avian SWS1 opsin visual pigments. *J.*
325 *Comp. Physiol. A* **195**: 167-173.
- 326 Ödeen, A. & Håstad, O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by
327 sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* **20**: 855-861.
- 328 Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Philos. Trans. R. Soc. B.* **352**:
329 519-529.
- 330 R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing,
331 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 332 Rohlf, F. J. 2006. A comment on phylogenetic correction. *Evolution*. **60**: 1509-1515.
- 333 Ryan, M. J., Fox, J. H., Wilczynski, W. & Rand, A. S. 1990. Sexual selection for sensory
334 exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature*. **343**: 66-67.

- 335 Schaefer, H. M., McGraw, K. & Catoni, C. 2008. Birds use fruit colour as honest signal of
336 dietary antioxidant rewards. *Funct. Ecol.* **22**: 303-310.
- 337 Schaefer, H. M., Schaefer, V. & Vorobyev, M. 2007. Are fruit colors adapted to consumer
338 vision and birds equally efficient in detecting colorful signals? *Am. Nat.* **169**: S159-
339 S169.
- 340 Uy, J. A. C. & Endler, J. A. 2004. Modification of the visual background increases the
341 conspicuousness of golden-collared manakin displays. *Beh. Ecol.* **15**: 1003-1010.
- 342 Vannorren, D. & Schellekens, P. 1990. Blue-light hazard in rat. *Vision Res.* **30**: 1517-1520.
- 343 Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A. T. D., Marshall, N. J. & Cuthill, I. C. 1998.
344 Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *J. Comp. Physiol. A* **183**: 621-
345 633.
- 346 Wilkie, S. E., Robinson, P. R., Cronin, T. W., Poopalasundaram S., Bowmaker J. K. & Hunt
347 D. M. 2000. Spectral tuning of avian violet- and ultraviolet-sensitive visual pigments.
348 *Biochemistry.* **39**: 7895-7901.
- 349 Wilson, R. E., Eaton, M. & McCracken, K. G. 2008. Color divergence among Cinnamon Teal
350 (*Anas cyanoptera*) subspecies from North America and South America. *Ornitol.*
351 *Neotrop.* **19**: 307-314.
- 352 Yokoyama, S., Radlwimmer, F. B. & Blow, N. S. 2000. Ultraviolet pigments in birds evolved
353 from violet pigments by a single amino acid change. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* **97**:
354 7366-7371.
- 355
- 356

357 **Figure caption**

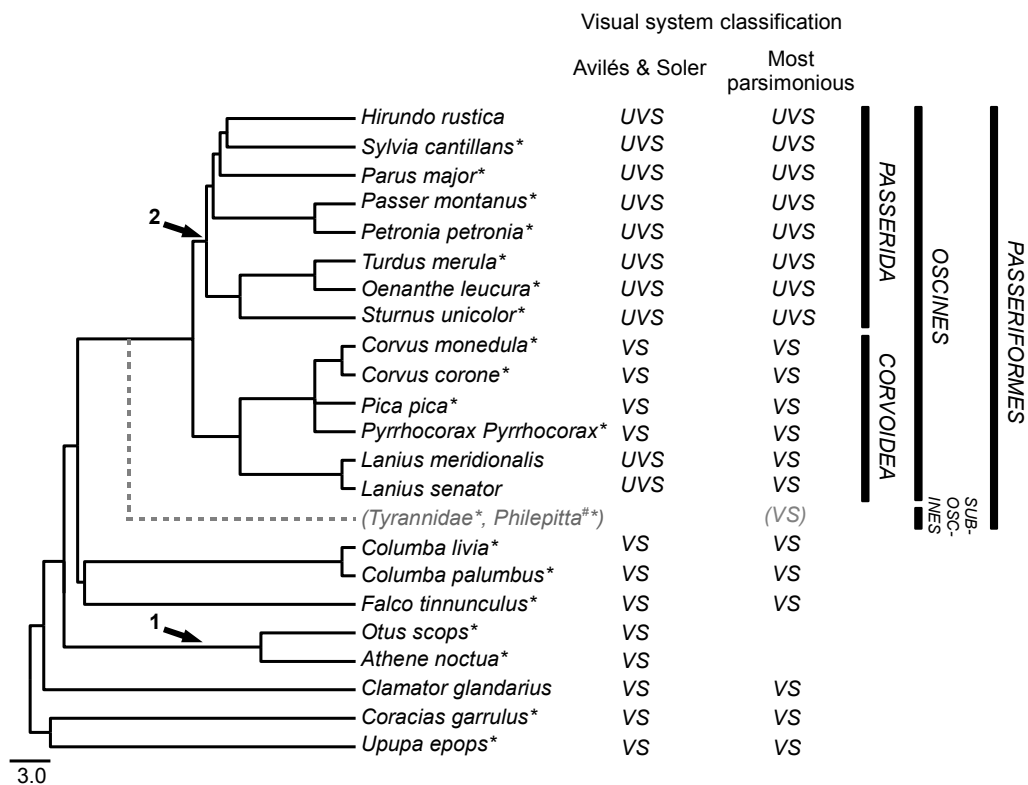
358 Figure 1. Phylogenetic relationships among species used to compute phylogenetic
359 independent contrasts. The visual system classification used by Avilés & Soler is indicated
360 along with the most parsimonious classification used in the reanalysis. In the most
361 parsimonious classification, nocturnal birds have lost the SWS1 opsin protein (event n°1) and
362 UVS pigments in passerine birds have a single origin (event n°2). The Suboscines lineage has
363 been added to the tree with a dotted branch to highlight the lack of UVS pigments in passerine
364 birds outside the Passerida lineage (#: J.P. Renoult, unpublished data based on molecular
365 markers). * indicates species belonging to a family for which molecular or
366 microspectrophotometric data indicating the visual system is available for at least one species
367 (Ödeen & Håstad, 2003).

368 Table 1. Results of general linear models, including variables defining gape colouration (PC1 and PC2 for flanges and mouth) as dependent
 369 variables, and nesting site and parental visual system as independent variables. In the most parsimonious classification, *Lanius spp.* were treated
 370 as VS species and owls were removed. Contrasts refer to phylogenetic independent contrasts (see text for details).

variables	F	P-value	PC1 (flange)		PC2 (flange)		PC1 (mouth)		PC2 (mouth)	
			t	P-value	t	P-value	t	P-value	t	P-value
Raw data with Avilés & Soler classification										
<i>Nesting site</i>	9.1313	0.0005	3.885	0.0009 [#]	0.358	0.7240	3.961	0.0008	1.554	0.1367+
<i>Parental visual system</i>	8.0494	0.0009	4.054	0.0006 [#]	0.53	0.6020	1.899	0.0728	4.278	0.0004+
Raw data with the most parsimonious classification										
<i>Nesting site</i>	8.2218	0.0013	3.551	0.0025	0.167	0.8690	3.929	0.0011	0.221	0.8276
<i>Parental visual system</i>	5.9512	0.0052	3.936	0.0011	0.087	0.9320	1.619	0.1238	3.48	0.0029
Contrasts with Avilés & Soler classification										
<i>Nesting site</i>	8.7178+	0.0006	3.776	0.0013	0.715	0.4830	4.014	0.0007	1.649	0.1160
<i>Parental visual system</i>	2.6772+	0.0698	1.824	0.0839	0.362	0.7220	0.943	0.3576	2.54	0.0200
Contrasts with <i>Lanius</i> as UVS and nocturnal birds removed										
<i>Nesting site</i>	8.1628	0.0013	3.945	0.0010	0.591	0.5620	3.913	0.0011	1.468	0.1603
<i>Parental visual system</i>	2.0984	0.1353	1.533	0.1437	0.425	0.6760	0.803	0.4331	2.419	0.0270
Contrasts with the most parsimonious classification										

<i>Nesting site</i>	8.0081	0.0014	3.653	0.0020	0.56	0.5830	4.181	0.0006	0.992	0.3350
<i>Parental visual system</i>	1.7175	0.2020	1.788	0.0917	0.005	0.9960	1.196	0.2482	1.655	0.1160
Standardized contrasts with the most parsimonious classification										
<i>Nesting site</i>	12.1609	0.0002	3.382	0.0035	-1.377	0.1860	3.036	0.0075	2.228	0.0397
<i>Parental visual system</i>	1.1513	0.3733	0.796	0.4368	0.249	0.8060	-0.394	0.6983	1.45	0.1653

371 #, + and † indicate lines that are inverted in the table provided in Avilés & Soler (2009).



A.7 ARTICLE 7 :

Chikungunya-*Wolbachia* interplay in *Aedes albopictus*

Pablo Tortosa, [Alexandre Courtiol](#), Sara Moutailler, Anna-Bella Failloux & Mylène Weill

Article publié chez *Insect Molecular Biology*

Résumé : A severe Chikungunya (CHIK) outbreak recently hit several countries of the Indian Ocean. On La Réunion Island, *Aedes albopictus* was incriminated as the major vector. This mosquito species is naturally co-infected with two distinct strains of the endosymbiont *Wolbachia*, namely *wAlbA* and *wAlbB*, which are increasingly attracting interest as potential tools for vector control. A PCR quantitative assay was developed to investigate *Wolbachia*/mosquito host interactions. We show that *Wolbachia* densities are slightly decreased in CHIK virus (CHIKV)-infected females. We measured the impact of CHIKV replication on a lysogenic virus : WO bacteriophage. Our data indicate that WO is sheltered by *wAlbB*, likely at a single copy per bacteria, and that CHIKV replication is not a physiological stress triggering WO entrance into the lytic cycle.

Mes contributions principales dans ce travail collaboratif : J'ai réaliser les analyses statistiques; j'ai également contribué au développement de plusieurs idées présentes dans cet article.

Chikungunya-*Wolbachia* interplay in *Aedes albopictus*

P. Tortosa*†, A. Courtiol*†, S. Moutailler‡, A.-B. Failloux‡ and M. Weill*†

*Université Montpellier 2; †CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution, Equipe Génétique de l'Adaptation, C.C. 065, Place Eugène Bataillon 34095 Montpellier cedex 05, France; and ‡Institut Pasteur, Unité de Génétique moléculaire des Bunyavirus, 25-28 rue du Docteur Roux, 75724 Paris, France

Abstract

A severe Chikungunya (CHIK) outbreak recently hit several countries of the Indian Ocean. On La Réunion Island, *Aedes albopictus* was incriminated as the major vector. This mosquito species is naturally co-infected with two distinct strains of the endosymbiont *Wolbachia*, namely *wAlbA* and *wAlbB*, which are increasingly attracting interest as potential tools for vector control. A PCR quantitative assay was developed to investigate *Wolbachia*/mosquito host interactions. We show that *Wolbachia* densities are slightly decreased in CHIK virus (CHIKV)-infected females. We measured the impact of CHIKV replication on a lysogenic virus: WO bacteriophage. Our data indicate that WO is sheltered by *wAlbB*, likely at a single copy per bacteria, and that CHIKV replication is not a physiological stress triggering WO entrance into the lytic cycle.

Keywords: *Aedes albopictus*, Chikungunya, *Wolbachia*, WO, quantitative PCR.

Introduction

Aedes albopictus is considered as a mosquito species of major concern since its worldwide expansion over the past 25 years (Gratz, 2004). The species has been shown to be a vector for more than 20 arboviruses and was determined to be the main vector for the Chikungunya (CHIK) outbreak on La Réunion Island in 2005–2006 (Delatte *et al.*, 2008). The epidemic spread throughout the other islands of the

Indian Ocean, and later jumped to India and Italy, where a growing number of cases has been reported (Charrel *et al.*, 2008). It is interesting to note that *A. albopictus* native from South-East Asia has succeeded in colonizing at least 12 European countries (Scholte & Schaffner, 2007). It has become established in Italy since 1990 (Sabatini *et al.*, 1990) where it caused the first CHIK outbreak in Europe in 2007 (Rezza *et al.*, 2007).

Several CHIK virus (CHIKV) isolated from patients in La Réunion Island during the 2005–2006 outbreak were sequenced (Schuffenecker *et al.*, 2006). Phylogenetic studies demonstrated the emergence of a point mutation in a viral glycoprotein encoding gene. This mutation, which was not detected at the beginning of the outbreak, was present in more than 90% of the clinical isolates during the epidemics peak, denoting evolutionary success (Schuffenecker *et al.*, 2006). Vectorial competence experiments showed that this substitution favoured a better transmissibility of the virus by the mosquito *A. albopictus* (Vazeille *et al.*, 2007).

A. albopictus is naturally co-infected with two distinct *Wolbachia* endosymbiotic bacteria, *wAlbA* and *wAlbB* (Sinkins *et al.*, 1995b; Kittayapong *et al.*, 2000, 2002; Armbruster *et al.*, 2003). These endosymbionts are maternally inherited reproductive parasites that have developed distinct host manipulations which all increase the fitness of infected females. So far, the only described phenotype conferred by *Wolbachia* to mosquitoes is Cytoplasmic Incompatibility (CI) (Sinkins, 2004). In the simplest CI configuration, infected males sterilize uninfected females by provoking a premature arrest of egg development. *Wolbachia*-infected females have thus a reproductive advantage over uninfected ones. CI was extensively studied in *Culex pipiens* mosquitoes, which exhibit complex incompatibility patterns (Laven, 1959; Duron *et al.*, 2006a,b, 2007). CI penetrance is particularly high in mosquitoes and is typically associated with a 90 to 100 percent failure of egg hatching (Dutton & Sinkins, 2005), making *Wolbachia* a promising candidate for vector control programs.

Although the genetic determinants of CI are still unknown, a bacterial mobile element, WO bacteriophage, has been particularly studied as it is suspected to control CI directly or indirectly. In response to external stress signals, bacteriophages are known to shift from a dormant state

Received 5 June 2008; accepted after revision 18 August 2008. Correspondence: M. Weill, CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution, Equipe Génétique de l'Adaptation, C.C. 065, Place Eugène Bataillon 34095 Montpellier cedex 05, France. Tel.: +33 4 67 14 32 62; Fax: +33 4 67 14 36 22; E-mail: mylene.weill@univ-montp2.fr

integrated in the chromosome to an extra chromosomal replicative cycle (Herskowitz & Hagen, 1980). The multiplication step culminates with bacterial lysing and the subsequent liberation of numerous phage particles. WO has been proposed to bear the genetic determinants of CI in *Culex pipiens* mosquitoes (Sinkins *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2007). Quantification of *Wolbachia* and WO densities together with the measure of CI penetrance in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* led to the proposal of an alternative mechanism. Both *Wolbachia* and WO densities were negatively correlated, validating a lytic scenario where newly assembled viruses leave lysed bacteria (Bordenstein *et al.*, 2006). CI and WO densities were shown to be negatively correlated which strongly suggests that WO entrance in lytic cycle indirectly lowers CI penetrance by decreasing *Wolbachia* density (Bordenstein *et al.*, 2006).

Other quantitative approaches have contributed to the study of the interactions of *Wolbachia* with their hosts. It was shown that the presence of insecticide resistance genes was associated with increased *Wolbachia* densities in *C. pipiens* natural and laboratory populations (Berticat *et al.*, 2002; Duron *et al.*, 2006c). The high physiological cost of insecticide resistance genes might interfere with the efficient control of *Wolbachia* by the host. In addition, it was established that in highly infected resistant strains, *Wolbachia* represent an additive cost for mosquitoes (Duron *et al.*, 2006c).

Quantitative (Dutton & Sinkins, 2004; Chauvatcharin *et al.*, 2006) or semi quantitative (Sinkins *et al.*, 1995a; Ruang-areerate *et al.*, 2004) methods have already been developed to evaluate *Wolbachia* densities in *A. albopictus*. However, none of these methods have been used to study the impact of a replicating parasite such as CHIKV on host/endosymbiont interactions. This is particularly important since a few days after artificial infection, CHIKV localizes in the eggs of *A. albopictus* females (Vazeille *et al.*, 2007) where it may interact directly with *Wolbachia*. Several relevant questions are still pending. For example, it is not known whether the expected fitness cost conferred by CHIKV active replication, as previously shown for another arbovirus/mosquito couple (Mahmood *et al.*, 2004), may affect *Wolbachia* densities. Moreover, little is known about WO phage and the signals controlling replicative cycles of temperate phages sheltered by endosymbiotic bacteria. We therefore tested the possibility of a physiological stress such as CHIKV infection affecting the WO cycle.

These questions were addressed by developing a quantitative PCR tool that allowed us to study the WO-*Wolbachia*/CHIKV/mosquito multipartite relationships. *A. albopictus* females were fed with uninfected or CHIKV-infected blood. RNA and DNA were prepared from each individual mosquito and used to measure CHIKV, *wAlbA*, *wAlbB* and WO phage densities. Raw data were then submitted to a statistical analysis to find all of the variables

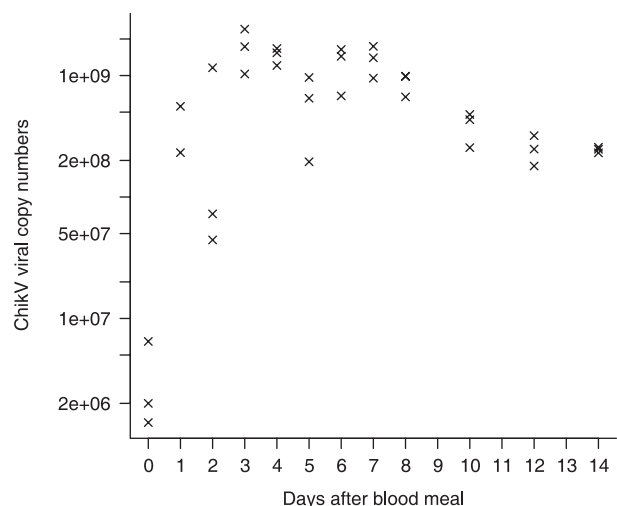


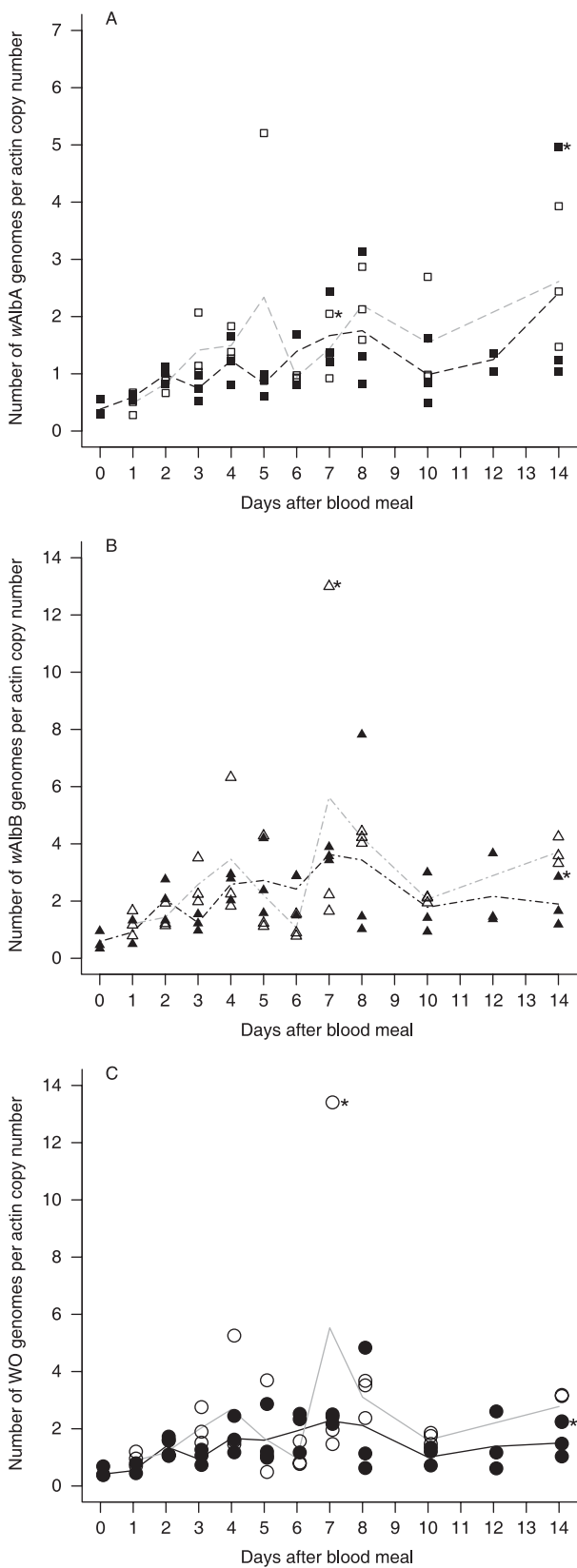
Figure 1. Variation of virus load across the experiment. Each cross depicts a CHIKV load for one particular mosquito. Ordinal axis is a logarithmic scale.

that significantly affected endosymbiont densities. Our data demonstrates that *wAlbB*, not *wAlbA*, harbours the WO phage, which contrasts with previously published data. In our experimental conditions, CHIKV infection did not trigger WO entrance into the lytic cycle. This analysis revealed that CHIKV infection slightly lowers *Wolbachia* and WO densities.

Results

wAlbA, *wAlbB*, and WO are affected by CHIKV infection

Samples consisting of 64 female mosquitoes fed with uninfected ($N = 30$) or CHIKV-infected blood ($N = 34$) were frozen at different days after the blood meal. The RNA fraction was used to quantify CHIKV loads in each mosquito. The viral load reached a maximum 3 days after infection and then slightly decreased (Fig. 1). For each mosquito, the *Wolbachia* number was normalized by the nuclear *actin* reference gene, and the *Wolbachia* load is given as *Wolbachia* genome per *actin* copy number. As shown in Fig. 2, *Wolbachia* densities do not vary substantially though the experiment and roughly show a slight increase with aging. The effect of CHIKV infection on *Wolbachia* densities was investigated by considering viral loads as well as infection status (infected vs. uninfected) variables. Based on raw data for infected mosquitoes, the viral load was non-significantly correlated with *wAlbA* density (Spearman correlation test: $\rho = 0.23$, $P = 0.17$) and with *wAlbB* density ($\rho = 0.31$, $P = 0.071$), and marginally correlated with WO ($\rho = 0.34$, $P = 0.046$). However, the use of linear regression model was required to exclude indirect correlations possibly induced by confounding effects such as the number of days after the blood meal. These



statistical models simultaneously explore the effects of different variables (called covariates, *WO*, *wAlbA*, *wAlbB*, but also CHIKV infection status and load, the number of days after blood meal and some interactions) on one variable of interest (called the ‘response’, here *wAlbA*, *wAlbB*, or *WO*, successively analyzed using three separate linear models). Regression models showed no effect of viral load on *wAlbA* ($F_{1,58} = 2.86, P = 0.096$), *wAlbB* ($F_{1,55} = 3.28, P = 0.075$) or *WO* ($F_{1,59} = 0.35, P = 0.56$).

We then analyzed the effect of CHIKV infection status on endosymbiont densities (Fig. 2). Infection had a negative impact on raw *wAlbA*, *wAlbB*, and *WO* density averages (means for uninfected: 1.53, 2.76, and 2.23 respectively; means for infected: 1.20, 2.15, and 1.42), but these differences were not significant (Wilcoxon rank test: $W = 414, P = 0.15$; $W = 440, P = 0.27$; and $W = 380, P = 0.057$, respectively). However, all three linear regression models (models for *wAlbA*, *wAlbB* and *WO*) revealed a significant effect of infection status ($F_{1,59} = 4.51, P = 0.038$; $F_{3,56} = 5.42, P < 0.01$ and $F_{2,60} = 13.49, P < 0.0001$ respectively). This showed that, once the variations in the other covariates were taken into account, CHIKV infection status affects all three densities. In addition, as for the raw data, regression models show that infection decreases *wAlbA*, *wAlbB* and *WO* densities which are respectively lowered by 29.7, 12.6 and 33.8% (when other covariates set at their mean values for their respective infection status). The proportion of variance explained by CHIKV infection status was relatively low with 2.7% of variance explained in the *wAlbA* model, 11.6% in the *wAlbB* model and 2.9% in the *WO* model. Our analysis showed that CHIKV loads were not correlated with endosymbiont densities, while *Wolbachia* and *WO* densities were significantly decreased in CHIKV infected vs. uninfected mosquitoes.

wAlbB, not *wAlbA*, harbors the *WO* phage

Direct correlation tests between *WO* and *Wolbachia* densities revealed that both *wAlbA* and *wAlbB* were strongly correlated with phage densities (Spearman’s rank correlation test: $\rho = 0.75, P < 0.0001$ and $\rho = 0.95, P < 0.0001$ respectively). However, as *wAlbA* and *wAlbB* were also highly correlated with each other (Spearman’s rank correlation test: $\rho = 0.77, P < 0.0001$), there was a possibility that the correlation between the density of one *Wolbachia* strain and *WO* was indirect. More generally, this kind of association could be spuriously induced by any variable correlated with *WO* and *Wolbachia* at the same time. Multiple linear regression

Figure 2. Influence of viral infection on *Wolbachia* and *WO* densities across the experiment. Density variations of *wAlbA* (Fig. 2A), *wAlbB* (Fig. 2B) and *WO* (Fig. 2C) across the experiment are presented for infected (full symbols) and uninfected (empty symbols) mosquitoes. Black lines link mean density for infected mosquitoes and grey lines link mean density for uninfected ones. Stars label raw data that have been excluded in statistical modelling.

models were used to avoid such confounding effects. Here, the model reduction resulted in the identification of three significant covariates: CHIKV infection status, *wAlbB* density, and their interaction. In the minimal adequate model, these three variables explained 93.6% of phage variance, while all other dependent variables, including *wAlbA*, were not significant (for *wAlbA*: $F_{1,59} = 0.67$, $P = 0.41$). *wAlbB* alone explained more than 88% of inter-individual variation in WO density ($F_{1,60} = 820$, $P < 0.0001$). From this analysis, one sample was excluded because its consideration led to a violation of the homoscedasticity assumption, which was required to interpret results from these linear regression models (with this data point, the homoscedasticity assumption is rejected: Breusch-Pagan test, $B_p = 24.06$, $P < 0.0001$; without it, the homoscedasticity assumption is not rejected: Breusch-Pagan test, $B_p = 4.36$, $P = 0.23$). Interestingly, this sample corresponded to an atypical uninfected individual, and clearly illustrates that *wAlbB* and not *wAlbA* harbors WO (Fig. 3B for day 7). Hence, removing this point could not overestimate the effect of *wAlbB* on WO in the model. We therefore conclude that WO is sheltered by *wAlbB* and not by *wAlbA* (Fig. 3).

CHIKV does not induce the WO phage lytic cycle

Temperate bacteriophages have been studied for a long time. Substantial work has led to a good understanding of the *Escherichia coli* lambda paradigm replicative cycle at the mechanistic level (Herskowitz & Hagen, 1980). Entrance into the lytic cycle is under the control of external stress signals, most of which induce host cell death (Panet *et al.*, 2005). Although lytic cycles have been established for WO in different insect species (Masui *et al.*, 2001; Gavotte *et al.*, 2004; Bordenstein *et al.*, 2006; Chauvatcharin *et al.*, 2006), signals controlling replicative cycles of WO or any other temperate phage of endosymbiotic bacteria are not known. In order to study the effect of CHIKV active replication in inducing the WO lytic cycle, we investigated the relation between the intensity of CHIKV replication and the density of *Wolbachia* and phages. As shown in Fig. 1, CHIKV infection of *A. albopictus* is followed by a quick viral replication: a ~500 fold increase in viral load is observed only 3 days after the infected blood meal. We measured the effect of such an active replication, which surely affects mosquito physiology, on endosymbiont densities. Induction of the lytic cycle is expected to lead to an increase in WO and a decrease in *wAlbB* copy numbers as newly assembled WO particles leave lysed *Wolbachia*. The comparison of WO/*wAlbB* ratios in CHIKV infected vs. uninfected mosquitoes is thus particularly informative and is expected to increase in a lytic scenario. However, the WO/*wAlbB* ratio in CHIKV-infected mosquitoes appears slightly lower than in uninfected individuals (0.61 ± 0.03 and 0.78 ± 0.04 respectively). This can be observed in Figure 4 where WO phage numbers are plotted against *wAlbB* in CHIKV-infected or uninfected

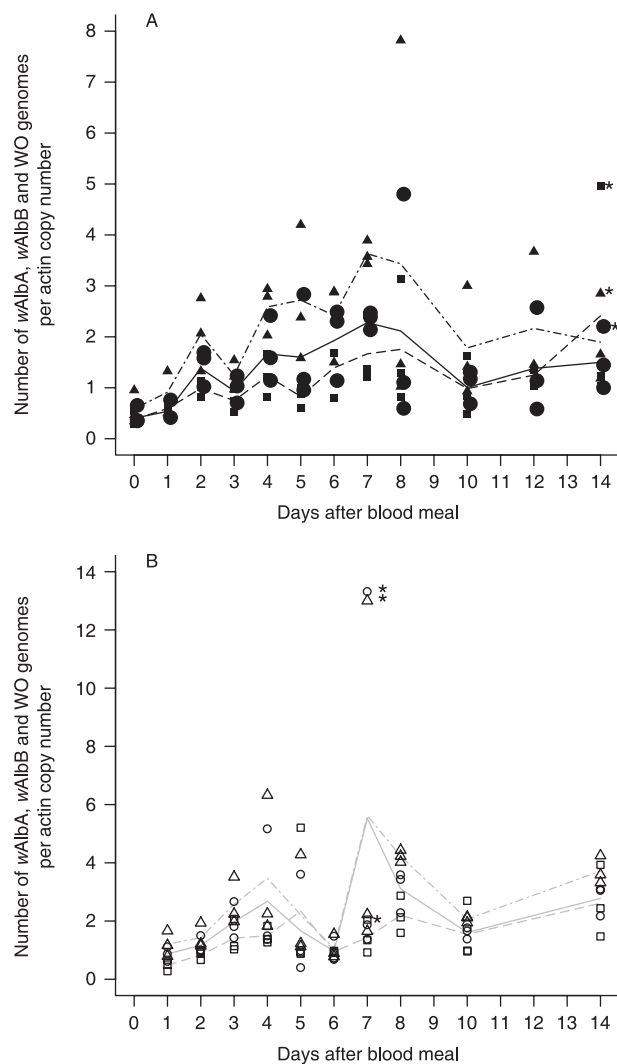


Figure 3. Co-variation of *Wolbachia* and WO across the experiment. The co-variation of WO (circle symbols and full lines linking means per days), *wAlbA* (squares and dashed lines) and *wAlbB* (triangles and dot-dashed lines) densities for CHIKV infected (Fig. 3A), or uninfected (Fig. 3B) mosquitoes. Stars label raw data that have been excluded in statistical modelling.

mosquitoes. Altogether, our data show that CHIKV infection, although affecting WO density, does not induce its entrance into the lytic cycle.

Discussion

Our results show that CHIKV infection is associated with a slight reduction in *Wolbachia* density. This decrease might result from competition for resources between *Wolbachia* and replicating CHIKV inside mosquito cells. Indeed, the CHIKV replication rate is massive, yielding a ~500-fold increase in viral copy numbers 3 days after artificial infection. On the other hand, this result might provide some insights

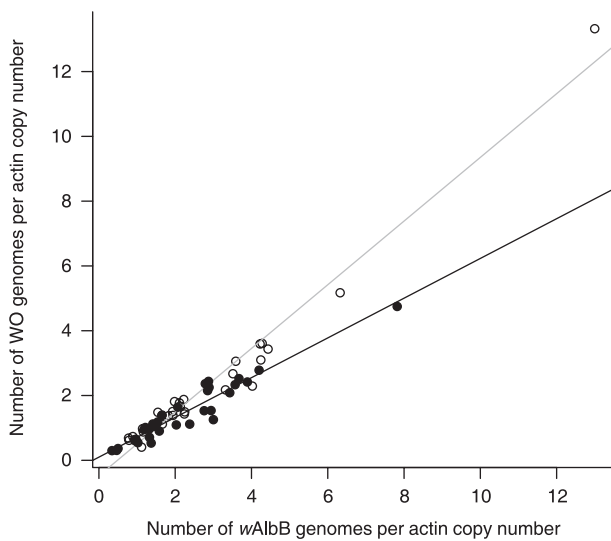


Figure 4. Raw correlation between WO and *wAlbB*. WO and *wAlbB* densities are reported for CHIKV infected (filled symbols) or uninfected (empty symbols). The full line represents the linear adjustment for infected mosquitoes (Spearman's correlation coefficient: $\rho = 0.94$) and the dashed line represents the linear adjustment for uninfected mosquitoes (Spearman's correlation coefficient: $\rho = 0.96$).

into the nature of *Wolbachia*/host interactions in *A. albopictus*. A previous work compared *Wolbachia* densities in insecticide-resistant vs. -susceptible *C. pipiens* mosquitoes that shared the same genetic background. This study revealed that resistant mosquitoes were more heavily infected by *Wolbachia* than susceptible mosquitoes (Berticat *et al.*, 2002). Since some insecticide resistance genes are known to carry a heavy genetic cost (Lenormand *et al.*, 1999), Berticat *et al.*, concluded that mosquitoes might control *Wolbachia* levels less efficiently when they suffer from a physiological resistance cost (Berticat *et al.*, 2002). In our experiments, CHIKV artificial infection is followed by a robust replication phase. Such a burst of replication could legitimately be associated with a heavy physiological cost to the host. However, we do not observe any increase in *Wolbachia* density, but rather a significant, although slight, reduction in bacterial loads. *Wolbachia* interactions with their hosts range from strict parasitism to mutualism (Min & Benzer, 1997; Vavre *et al.*, 1999; Dedeine *et al.*, 2001; Dobson *et al.*, 2002). Our data suggest that endosymbiont/host relations are less parasitic in *A. albopictus* than they are in *C. pipiens*, which is in agreement with a previous work showing a selective advantage conferred by *Wolbachia* infection to *A. albopictus* adult females (Dobson *et al.*, 2004).

Interestingly, CHIKV infection status, but not viral load, statistically affected *Wolbachia* and phage densities. This may be interpreted as a global response of the mosquito to viral infection, similar to an immune response, rather than

a physiological tuning of mosquito physiology to the level of CHIKV infection.

Quantification of the four genes using a single standard curve yielded a clear correlation between WO bacteriophage numbers and *wAlbB*, but not *wAlbA* densities. We carried out similar quantitative experiments on several natural populations collected on La Réunion Island and found similar results (data not shown), suggesting that, in *A. albopictus* natural populations from La Réunion Island, WO is sheltered by *wAlbB*. However, considering the indirect nature of the data, the construction of mono infected lines from La Réunion is required to address this question. Indeed, *wAlbB* and WO linkage contrasts with previously published results showing that a *wAlbA* mono-infected line harboured the WO phage (Chauvatcharin *et al.*, 2006). We cannot exclude that the WO phage may be integrated at different loci among the distinct mosquito populations worldwide. It must be reiterated, however, that the mono-infected line used in the previous study is atypical. This line was isolated pre-1970 in Koh Samui Island, Thailand, and maintained in laboratory facilities until now. It was suggested that this mono-infected line might represent an ancestral mono-infection or, alternatively, result from the loss of *wAlbB* during the long period of laboratory maintenance (Armbruster *et al.*, 2003). In any case, studies carried out on such a peculiar line require cautious interpretations.

The possibility of CHIKV infection as a stressful stimulus that induces WO entrance into the lytic cycle was also examined. Our data showed that CHIKV infection, although followed by an extensive viral replication phase, does not induce the phage lytic cycle. In contrast with what would be expected in a lytic cycle where WO phage particles intensively replicate prior to leaving lysed bacteria, the WO/*wAlbB* ratio is slightly reduced in CHIKV positive mosquitoes. The average value of this ratio is consistently less than one (Mean 0.72 ± 0.13). Mosquitoes could be therefore infected with two types of *wAlbB* symbionts, some harbouring a phage and others not. This inference implies a selective advantage of the simultaneous presence of WO+ and WO- *wAlbB* inside a single mosquito, preventing the loss of one *Wolbachia* type by drift. We also cannot exclude a limitation of qPCR technology for comparisons of different genes, as PCR efficiencies are not strictly identical, although WO and *wAlbB* amplification efficiencies were very similar and close to the optimum in our experimental conditions. Thus, our data support the presence of one phage copy per *wAlbB* bacteria. This is in accordance with published data showing one unique WO *orf7* sequence per *A. albopictus* specimen (Chauvatcharin *et al.*, 2006).

To our knowledge, this is the first report monitoring the effect of a replicating parasite on *Wolbachia* and WO phage densities. Our data showed that *wAlbB* and not *wAlbA* shelters WO prophage, likely at a single copy number, and that CHIKV infection did not induce the WO lytic cycle.

Because of the lack of comparable data in the literature, we could not conclude whether the *Wolbachia* decrease in CHIKV-infected mosquitoes results from a competition for resources or alternatively reflects a *Wolbachia*/host mutualistic relationship. Similar quantitative experiments on other biological systems will surely be published in the near future. In addition to the present work, such quantitative data will be of great help for understanding complex multipartite relationships.

Experimental procedures

Artificial infection of *A. albopictus* females with CHIKV

All artificial infection experiments were carried out with the CHIKV variant harbouring a point mutation A226V in the E1 gene. This variant, termed CHIKV 06.21, was provided by the National Reference Centre for arboviruses at the Institut Pasteur. It was originally isolated in November 2005 on La Réunion Island from the serum of a newborn presenting meningo-encephalitis symptoms. The virus was maintained at 28 °C in C6/36 *A. albopictus* cells grown in L-15 medium supplemented with 10% foetal calf serum, penicillin 1000 units/ml, streptomycin 1 mg/ml, and 1X tryptose phosphate medium. Cell infection was determined by indirect immunofluorescence as previously described (Schuffenecker *et al.*, 2006). Supernatant was collected when 80% of cells were infected and viral titres were determined on plates. Titre is given as lysis plaque forming units (pfu) per ml.

The mosquitoes used in these experiments were the F4 generation of a population originally collected in March 2006 in Saint-Denis de La Réunion. Containers of fertilised females were placed under glass feeders loaded with 3 ml of blood and sealed with chicken skin as previously described (Vazeille *et al.*, 2007). Five to 7 days-old females were starved for 24 h before a 20 min long blood meal. Mosquitoes were then placed at 4 °C to immobilize them and fully fed females were put in containers placed in a BSL-3 insectarium at 28 °C with 80% humidity and a 12 h/12 h light period. Females were fed with a 10% sugar solution. From day 0 to day 14 after blood meal, three individual mosquitoes were frozen every day. Mosquitoes found dead in the cage were discarded from the study.

Nucleic acids purification and quantitative PCRs

Total nucleic acids were prepared from each mosquito with a commercial purification kit as previously described (Vazeille *et al.*, 2007) except that DNA and RNA fractions were sequentially eluted from the column with low salt buffer and water, respectively. Thus, each mosquito specimen could provide RNA used for CHIKV load determination by quantitative Reverse Transcriptase (qRT)-PCR as well as DNA suitable for *Wolbachia* and WO density measurements by quantitative (q)PCR.

The standard curve and qRT-PCRs were carried following previously described conditions (Vazeille *et al.*, 2007). Reactions were performed in triplicate for each mosquito and signals were normalized to the standard curve using serial dilutions of RNA synthetic transcripts. Normalized data were used to measure the number of RNA copies in infected mosquitoes according to the ΔC_t analysis.

Quantitative PCR required the preliminary cloning of each locus on a single vector in order to obtain comparable data between the different *Wolbachia* and mosquito quantified genes. We therefore

constructed pQuantAlb plasmid bearing each of the four loci: *wAlbA-wsp*, *wAlbB-wsp*, *WO-orf7* and *A. albopictus actin* gene as a nuclear reference. For this, two to four pairs of PCR primers targeting each locus were tested by qPCR on *A. albopictus* DNA template. The presence of specific amplification products was verified with melting curves. Standard curves were constructed for each primer pair and their linearity and PCR efficiency were measured by qPCR at three different annealing temperatures (60 °C, 65 °C, and 70 °C). One pair was selected at the optimal 65 °C annealing temperature for each locus and used for the pQuantAlb construction (see below). The plasmid was then serially diluted to build a standard curve with all four *loci* present at an equimolar concentration. Each mosquito was analysed in triplicate for the four loci with Alborf7Qrev (CTG GCA TCT TTG ATA CAT TAC) and WHOcapalbABdir1 (GAG AAA GCA GTA GAA ATA GG), actAlb-dir (GCA AAC GTG GTA TCC TGA C) and actAlb-rev (GTC AGG AGA ACT GGG TGC T), QAdir1 (GGG TTG ATG TTG AAG GAG) and QArev2 (CAC CAG CTT TTA CTT GAC C), 183F(AAG GAA CCG AAG TTC ATG) and QBrev2 (AGT TGT GAG TAA AGT CCC) primer pairs for *WO-orf7*, *actin*, *wAlbA-wsp* and *wAlbB-wsp* loci, respectively. About 2 ng of genomic DNA was mixed with 0.5 μ M of each primer, 1 μ l of anti-*Taq*-containing master mix and completed to 5 μ l with water (master mix and anti-*Taq* antibody were used according to Roche LightCycler instructions for SYBR technology, (Wittwer *et al.*, 1997)). PCR was run for 45 cycles (94 °C for 4 s, 65 °C for 14 s, and 72 °C for 19 s). A new standard curve was performed for each qPCR run, so that signals could be standardized with the nuclear *actin* reference. The mean genome number of WO, *wAlbA*, and *wAlbB* was obtained per *actin* copy number.

Construction of the pQuantAlb plasmid

All PCR reactions used in these cloning procedures were performed on the *Aedes albopictus* total DNA template. An *actin* fragment of 139 bp was first amplified with actAlb-dir and actAlb-rev primers and cloned directly into the pCR II Topo vector (Invitrogen, San Diego, CA, USA), producing pCRactAlb. Similarly, a *wsp* gene fragment of 264 bp from *wAlbA* was amplified with QAdir1 and QArev2 primers, and cloned into the pCR II Topo vector. The resulting pCRAlbA plasmid was digested with *EcoRI* enzyme and the *wAlbA*-containing DNA fragment was gel purified. This fragment was blunt ended with T4 DNA Polymerase and cloned into pCRactAlb at the *EcoRV* restriction site giving pCRact-AlbA. A *wAlbB wsp* fragment of 112 bp was amplified with *Xho*-183F (ATC TCG AGA AGG AAC CGA AGT TCA TG) and *Xba*-QBrev (TTC TAG AGT TGT GAG TAA AGT CCC) primers, digested with *XhoI/XbaI* restriction enzymes and subsequently cloned into pCRact-AlbA at the *XhoI/XbaI* sites, yielding pCRact-AlbAB. Finally, pQuantAlb was constructed by the insertion at the *Bam*HI/*Hind*III sites of a PCR fragment containing 160 bp of the phage *orf7* gene, obtained with WOalbABdir1-Bam (AAG GAT CCG AGA AAG CAG TAG AAA TAG G) and Alborf7Qrev-Hind (CCA AGC TTC TGG CAT CTT TGA TAC ATT AC) primers. The resulting pQuantAlb plasmid, containing a single copy of DNA from *wAlbA*, *wAlbB*, WO, and *actin A. albopictus* nuclear DNA, was checked by sequencing.

Statistical analysis

In order to study whether CHIKV is linked to WO phage and both *Wolbachia* (*wAlbA* and *wAlbB*), we first used simple Spearman's rank correlation tests, and then constructed linear regression

models. Three different linear models were constructed as follows: $wAlbA \sim \text{Days} * \text{Status} * wAlbB + \text{Days} * \text{Status} * \text{WO} + \text{Days} * \text{CHIKV}$
 $wAlbB \sim \text{Days} * \text{Status} * wAlbA + \text{Days} * \text{Status} * \text{WO} + \text{Days} * \text{CHIKV}$
 $\text{WO} \sim \text{Days} * \text{Status} * wAlbA + \text{Days} * \text{Status} * wAlbB + \text{Days} * \text{CHIKV}$

Alternatively WO , $wAlbA$ or $wAlbB$ are the variable 'response'. The covariates are variables present on the right side of the tilde. The symbol '+' means that the two terms surrounding the symbols are considered only as two single effects. The symbol '*' means that the two terms surrounding the symbol are considered as two single effects and their interaction. *Days* represents *days after blood meal*. *Status* represents the *CHIKV infection status*, and *CHIKV* the *CHIKV loads*. The model considering WO as the variable 'response' allows also to study whether the WO phage is linked to one or both *Wolbachia* ($wAlbA$ and $wAlbB$). All full models were sequentially reduced in order to remove all non-significant terms. At each reduction step, the normality of residuals was evaluated by the Shapiro-Wilk test, and the absence of heteroscedasticity and autocorrelation in residuals were checked using the Breusch-Pagan and Durbin-Watson tests, respectively. In cases of assumptions violability, if the violation due to a few outliers, the corresponding data were excluded (excluded points are star labelled in the figures); otherwise Box-Cox (Box & Cox, 1964) transformations were performed. The significance of covariates was assessed by F test on type II ANOVA tables. All data analyses were performed under R 2.6.0 (<http://www.R-project.org>) using *lmtest* (Zeileis & Hothorn, 2002) and the *MASS* package (Venables & Ripley, 2002).

Acknowledgments

We would like to thank Georges Lutfalla and Nicole Pasteur for their support during the study, Sylvain Charlat and Olivier Duron for critical reading of the manuscript. This work was financed by the ANR CHIKVENDOM Santé-Environnement (*Ministère délégué à la Recherche*), by the Conseil Régional de La Réunion and by the Région Languedoc Roussillon (Montpellier, France). Contribution 2008.095 of Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR CNRS-UM2 5554).

References

- Armbruster, P., Damsky, W.E. Jr., Giordano, R., Birungi, J., Munstermann, L.E. and Conn, J.E. (2003) Infection of New- and Old-World *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) by the intracellular parasite *Wolbachia*: implications for host mitochondrial DNA evolution. *J Med Entomol* **40**: 356–360.
- Berticat, C., Rousset, F., Raymond, M., Berthomieu, A. and Weill, M. (2002) High *Wolbachia* density in insecticide-resistant mosquitoes. *Proc Biol Sci* **269**: 1413–1416.
- Bordenstein, S.R., Marshall, M.L., Fry, A.J., Kim, U. and Wernegreen, J.J. (2006) The tripartite associations between bacteriophage, *Wolbachia*, and arthropods. *PLoS Pathog* **2**: e43.
- Box, G.E.P. and Cox, D.R. (1964) An analysis of transformations (with discussion). *J Royal Stat Soc B* **26**: 211–252.
- Charrel, R.N., de Lamballerie, X. and Raoult, D. (2008) Seasonality of mosquitoes and chikungunya in Italy. *Lancet Infect Dis* **8**: 5–6.
- Chauvatcharin, N., Ahantarig, A., Baimai, V. and Kittayapong, P. (2006) Bacteriophage WO-B and *Wolbachia* in natural mosquito hosts: infection incidence, transmission mode and relative density. *Mol Ecol* **15**: 2451–2461.
- Dedeine, F., Vavre, F., Fleury, F., Loppin, B., Hochberg, M.E. and Bouletreau, M. (2001) Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**: 6247–6252.
- Delatte, H., Dehecq, J.S., Thiria, J., Domerg, C., Paupy, C. and Fontenille, D. (2008) Geographic Distribution and Developmental Sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya Epidemic Event. *Vector Borne Zoonotic Dis* **1**: 25–34.
- Dobson, S.L., Marsland, E.J. and Rattanadechakul, W. (2002) Mutualistic *Wolbachia* infection in *Aedes albopictus*: accelerating cytoplasmic drive. *Genetics* **160**: 1087–1094.
- Dobson, S.L., Rattanadechakul, W. and Marsland, E.J. (2004) Fitness advantage and cytoplasmic incompatibility in *Wolbachia* single- and superinfected *Aedes albopictus*. *Heredity* **93**: 135–142.
- Duron, O., Bernard, C., Unal, S., Berthomieu, A., Berticat, C. and Weill, M. (2006a) Tracking factors modulating cytoplasmic incompatibilities in the mosquito *Culex pipiens*. *Mol Ecol* **15**: 3061–3071.
- Duron, O., Fort, P. and Weill, M. (2006b) Hypervariable prophage WO sequences describe an unexpected high number of *Wolbachia* variants in the mosquito *Culex pipiens*. *Proc Biol Sci* **273**: 495–502.
- Duron, O., Fort, P. and Weill, M. (2007) Influence of aging on cytoplasmic incompatibility, sperm modification and *Wolbachia* density in *Culex pipiens* mosquitoes. *Heredity* **98**: 368–374.
- Duron, O., Labbe, P., Berticat, C., Rousset, F., Guillot, S., Raymond, M. *et al.* (2006c) High *Wolbachia* density correlates with cost of infection for insecticide resistant *Culex pipiens* mosquitoes. *Evolution Int J Org Evolution* **60**: 303–314.
- Dutton, T.J. and Sinkins, S.P. (2004) Strain-specific quantification of *Wolbachia* density in *Aedes albopictus* and effects of larval rearing conditions. *Insect Mol Biol* **13**: 317–322.
- Dutton, T.J. and Sinkins, S.P. (2005) Filial susceptibility and effects of *Wolbachia* in *Aedes pseudoscutellaris* mosquitoes. *Med Vet Entomol* **19**: 60–65.
- Gavotte, L., Vavre, F., Henri, H., Ravallec, M., Stouthamer, R. and Bouletreau, M. (2004) Diversity, distribution and specificity of WO phage infection in *Wolbachia* of four insect species. *Insect Mol Biol* **13**: 147–153.
- Gratz, N.G. (2004) Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Med Vet Entomol* **18**: 215–227.
- Herskowitz, I. and Hagen, D. (1980) The lysis-lysogeny decision of phage lambda: explicit programming and responsiveness. *Annu Rev Genet* **14**: 399–445.
- Kittayapong, P., Baisley, K.J., Baimai, V. and O'Neill, S.L. (2000) Distribution and diversity of *Wolbachia* infections in Southeast Asian mosquitoes (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **37**: 340–345.
- Kittayapong, P., Baisley, K.J., Sharpe, R.G., Baimai, V. and O'Neill, S.L. (2002) Maternal transmission efficiency of *Wolbachia* superinfections in *Aedes albopictus* populations in Thailand. *Am J Trop Med Hyg* **66**: 103–107.
- Laven, H. (1959) Speciation by cytoplasmic isolation in the *Culex pipiens*-complex. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **24**: 166–173.
- Lenormand, T., Bourguet, D., Guillemaud, T. and Raymond, M. (1999) Tracking the evolution of insecticide resistance in the mosquito *Culex pipiens*. *Nature* **400**: 861–864.

- Mahmood, F., Reisen, W.K., Chiles, R.E. and Fang, Y. (2004) Western equine encephalomyelitis virus infection affects the life table characteristics of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **41**: 982–986.
- Masui, S., Kuroiwa, H., Sasaki, T., Inui, M., Kuroiwa, T. and Ishikawa, H. (2001) Bacteriophage WO and virus-like particles in *Wolbachia*, an endosymbiont of arthropods. *Biochem Biophys Res Commun* **283**: 1099–1104.
- Min, K.T. and Benzer, S. (1997) *Wolbachia*, normally a symbiont of *Drosophila*, can be virulent, causing degeneration and early death. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**: 10792–10796.
- Panet, A., Braun, E., Honigman, A. and Steiner, I. (2005) Involvement of cellular death signals in the reactivation of herpes simplex virus type 1 and lambda bacteriophage from a latent state. *J Theor Biol* **236**: 88–94.
- Rezza, G., Nicoletti, L., Angelini, R., Romi, R., Finarelli, A.C., Panning, M. et al. (2007) Infection with chikungunya virus in Italy: an outbreak in a temperate region. *Lancet* **370**: 1840–1846.
- Ruang-areerate, T., Kittayapong, P., McGraw, E.A., Baimai, V. and O'Neill, S.L. (2004) *Wolbachia* replication and host cell division in *Aedes albopictus*. *Curr Microbiol* **49**: 10–12.
- Sabatini, A., Raineri, V., Trovato, G. and Coluzzi, M. (1990) [*Aedes albopictus* in Italy and possible diffusion of the species into the Mediterranean area]. *Parassitologia* **32**: 301–304.
- Scholte E.J. and Schaffner F. (2007) Waiting for the tiger: establishment and spread of the Asian tiger mosquito in Europe. In *Emerging Pests Vector-borne Dis Europe* (Takken, W. and Knols, B., eds). pp. 241–2607. Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- Schuffenecker, I., Iteman, I., Michault, A., Murri, S., Frangeul, L., Vaney, M.C. et al. (2006) Genome microevolution of chikungunya viruses causing the Indian Ocean outbreak. *PLoS Med* **3**: e263.
- Sinkins, S.P. (2004) *Wolbachia* and cytoplasmic incompatibility in mosquitoes. *Insect Biochem Mol Biol* **34**: 723–729.
- Sinkins, S.P., Braig, H.R. and O'Neill, S.L. (1995a) *Wolbachia pipiensis*: bacterial density and unidirectional cytoplasmic incompatibility between infected populations of *Aedes albopictus*. *Exp Parasitol* **81**: 284–291.
- Sinkins, S.P., Braig, H.R. and O'Neill, S.L. (1995b) *Wolbachia* superinfections and the expression of cytoplasmic incompatibility. *Proc Biol Sci* **261**: 325–330.
- Sinkins, S.P., Walker, T., Lynd, A.R., Steven, A.R., Makepeace, B.L., Godfray, H.C. et al. (2005) *Wolbachia* variability and host effects on crossing type in *Culex* mosquitoes. *Nature* **436**: 257–260.
- Vavre, F., Girin, C. and Bouletreau, M. (1999) Phylogenetic status of a fecundity-enhancing *Wolbachia* that does not induce thelytoky in *Trichogramma*. *Insect Mol Biol* **8**: 67–72.
- Vazeille, M., Moutailler, S., Coudrier, D., Rousseaux, C., Khun, H., Huerre, M. et al. (2007) Two Chikungunya Isolates from the Outbreak of La Reunion (Indian Ocean) Exhibit Different Patterns of Infection in the Mosquito, *Aedes albopictus*. *PLoS ONE* **2**: e1168.
- Venables, WN and Ripley, BD (2002) *Modern Appl Statistics with S*, 4th edn. Springer, New York.
- Walker, T., Klasson, L., Sebaihia, M., Sanders, M.J., Thomson, N.R., Parkhill, J. et al. (2007) Ankyrin repeat domain-encoding genes in the wPip strain of *Wolbachia* from the *Culex pipiens* group. *BMC Biol* **5**: 39.
- Wittwer, C.T., Herrmann, M.G., Moss, A.A. and Rasmussen, R.P. (1997) Continuous fluorescence monitoring of rapid cycle DNA amplification. *Biotechniques* **22**: 130–131, 134–138.
- Zeileis, A. and Hothorn, T. (2002) Diagnostic checking in regression relationships. In *Book Diagnostic Checking in Regression Relationships*, *R News* 2(3), 7–10. URL <http://CRAY.Rproject.org/doc/Rnews>.

A.8 ARTICLE 8 :

Effect of parasite-induced behavioral alterations on juvenile development

Fleur Ponton, David Duneau, Marta I. Sanchez, [Alexandre Courtiol](#), Anatoli T. Terekhin, Elena V. Budilova, François Renaud & Frédéric Thomas

Article publié chez *Behavioral Ecology*

Résumé : Like many trophically transmitted parasites, the trematode *Microphalus papillorobustus* alters the behavior of its intermediate host, the crustacean gammarid *Gammarus insensibilis*, in a way that favors its vulnerability to definitive hosts (aquatic birds). Parasitized females still produce eggs, but because juvenile development occurs inside the female marsupial brood pouch, young gammarids are subject to the same risk of predation as their mothers until they exit the marsupium. We explored the idea that developing juveniles can adjust their developmental schedule in a state-dependent manner according to the parasitic status of the mother. We predicted that juveniles from parasitized females would accelerate their development, or exit the marsupium at an earlier stage, to avoid predation by birds. Contrary to our expectations, we observed the opposite, that is, juveniles from parasitized females exited the marsupial brood pouch significantly later than those from uninfected mothers. We discuss these results in relation to current ideas on host manipulation by parasites in ecosystems.

Mes contributions principales dans ce travail collaboratif : J'ai supervisé l'ensemble des analyses statistiques.

Effect of parasite-induced behavioral alterations on juvenile development

Fleur Ponton,^{a,b} David Duneau,^{a,c} Marta I. Sánchez,^{a,d} Alexandre Courtiol,^e Anatoli T. Terekhin,^f Elena V. Budilova,^f François Renaud,^a and Frédéric Thomas^{a,g}

^aGEMI/UMR CNRS-IRD 2724, Equipe: Evolution des Systèmes Symbiotiques, IRD, 911 Avenue Agropolis, B.P. 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France, ^bSchool of Biological Sciences, Heydon Laurence Building A08, University of Sydney, Sydney, New South Wales 2006, Australia, ^cZoologisches Institut, Evolutionsbiologie, Universität Basel, Vesalgasse 1, CH-4051 Basel, Switzerland, ^dGénétique et Dynamique des Populations, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS-UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France, ^eInstitut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2—CNRS, Case Postal 65, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France, ^fDepartment of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia, and ^gInstitut de la Recherche en Biologie Végétale, Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, 4101 Rue Sherbrooke East, Montréal, Québec, LX2B2 Canada

Like many trophically transmitted parasites, the trematode *Microphallus papillorobustus* alters the behavior of its intermediate host, the crustacean gammarid *Gammarus insensibilis*, in a way that favors its vulnerability to definitive hosts (aquatic birds). Parasitized females still produce eggs, but because juvenile development occurs inside the female marsupial brood pouch, young gammarids are subject to the same risk of predation as their mothers until they exit the marsupium. We explored the idea that developing juveniles can adjust their developmental schedule in a state-dependent manner according to the parasitic status of the mother. We predicted that juveniles from parasitized females would accelerate their development, or exit the marsupium at an earlier stage, to avoid predation by birds. Contrary to our expectations, we observed the opposite, that is, juveniles from parasitized females exited the marsupial brood pouch significantly later than those from uninfected mothers. We discuss these results in relation to current ideas on host manipulation by parasites in ecosystems. *Key words*: amphipod, developmental schedule, manipulative parasite, maternal effect, predation, trematode. [*Behav Ecol* 20:1020–1025 (2009)]

The role of parasites in the evolution of host life-history traits is a question that has attracted considerable interest in evolutionary ecology (Møller 1997). By definition, parasites are costly to their hosts because they exploit resources that could otherwise be channeled into host growth, maintenance, or reproduction (Price 1980). Direct costs resulting from this exploitation are a first cause of between-individual or between-population variations in life-history traits such as fecundity, growth, or survival (for a review, see Møller 1997; Thomas, Guégan, et al. 2000; Sorensen and Minchella 2001).

Alternatively, changes in host life-history traits after infection can also be adaptive responses to parasitism (Minchella 1985; Hurd 2001). Hosts that are unable to resist infection by other means (e.g., immunological resistance or inducible defenses) are favored by selection if they partly compensate for the parasite-induced losses by adjusting their life-history traits. This prediction is now supported by several theoretical and empirical examples (Minchella 1985; Hochberg et al. 1992; Forbes 1993; Michalakis and Hochberg 1994; Møller 1997; Sorensen and Minchella 2001). For instance, parasitized hosts can adaptively alter their reproductive effort before dying or being castrated, by either enhancing immediate fecundity (Minchella and Loverde 1981) or reducing age at maturity

(Lafferty 1993; Michalakis and Hochberg 1994; Sorci et al. 1996; Agnew et al. 1999; Fredensborg and Poulin 2006). Parasitized hosts also have the potential to adjust life-history traits such as dispersal (Sorci et al. 1994; Heeb et al. 1999; Lion et al. 2006), growth schedule (Sousa 1983; Minchella 1985), and sexual behavior (Polak and Starmer 1998; Adamo 1999).

Beyond selection for responses which alleviate the direct impact of parasites on infected hosts, there is the case of adaptive transgenerational phenotypic plasticity, in which parents provide their offspring with phenotypes to cope with, resist to, and/or avoid infections (see Sorci and Clobert 1995; Rolff 1999). For instance, parental infection has been found to enhance offspring immunity in both vertebrates (e.g., Hanson 1998) and invertebrates. Moret (2006) showed that parental challenge in the mealworm beetle enhanced offspring immunity through the inducible production of antimicrobial peptides in the hemolymph. In addition to parental influences, offspring themselves can, in theory, perceive cues correlated with parasitism and/or its consequences and adjust their own developmental strategies accordingly (Poulin and Thomas 2008). Adaptive responses by the progeny in parasitized individuals can then be the product of natural selection acting on the parent as well as on the descendant genomes.

Gammarus insensibilis, Stock 1966 (Amphipoda), is one of the most common invertebrate species in the salt marsh ecosystems of southern France (Brun 1971). *G. insensibilis* from southern France lagoons is frequently parasitized by the trematode *Microphallus papillorobustus*, Rankin 1940 (Microphallidae; Helluy 1981, Thomas, Renaud, Derothe, et al. 1995). This parasite has a complex life cycle including

Address correspondence to F. Ponton. E-mail: fleur_ponton@hotmail.com.

Fleur Ponton and David Duneau contributed equally to this work.
Received 13 November 2008; revised 19 May 2009; accepted 4 June 2009.

snails from the genus *Hydrobia* as first intermediate hosts, *G. insensibilis* as second intermediate host, and various aquatic birds as definitive hosts (Rebecq 1964). *M. papillorobustus* is a manipulative parasite for gammarids: infective larvae, called cercariae, migrate into the amphipod's brain, encyst in the cerebroid ganglia, and then induce strong behavioral alterations in the host (i.e., positive phototaxis, negative geotaxis, and an aberrant evasive behavior). Parasitized gammarids are typically found near the surface water (Ponton, Biron, Joly, et al. 2005), a behavior that renders them more susceptible to predation by small wading birds (definitive hosts of the parasite; Helluy 1981, 1984; Thomas, Renaud, Derothe, et al. 1995). Life-history theory suggests that optimal timing for juveniles to exit the maternal marsupium should be based on the optimal balance between maximizing growth and minimizing mortality. Because juveniles are exposed to the same predation risk as their mothers during all the developmental period, we predicted that those developing inside parasitized females should exit the brood pouch earlier, thus avoiding avian predation, by either accelerating their development or exiting at an earlier developmental stage. An alternative hypothesis that is nonadaptive for the host is that juvenile development is prolonged because the parasite somehow disrupts the reproductive capacity of the mother: It has been shown that *M. papillorobustus* imposes important costs on host reproduction (Thomas, Renaud, Derothe, et al. 1995). We conducted an experiment under controlled conditions in which we disentangled the influences of parasite and microhabitat on the responses displayed by juveniles.

MATERIALS AND METHODS

Collection and maintenance of specimens

A large sample of pairs of *G. insensibilis* (ca. 200) in precopula mate guarding was randomly collected during April 2004 in the Thau lagoon (southern France, 43°25'N, 3°35'E) following Thomas, Renaud, Derothe, et al. (1995). The reproductive biology of *G. insensibilis* (described in Helluy 1981) is similar to that of the majority of *Gammarus* species (Sutcliffe 1992). Males select females close to their moults and guard them until fertilization of eggs is possible. After insemination, the male generally guards the female for a few hours before abandoning her. Fertilized eggs then develop in the female's brood pouch.

Pairs with infected males were identified in the field through their aberrant occurrence at the water surface. Assuming that assortative pairing based on infection status predominated in the field (see Thomas, Renaud, Derothe, et al. 1995; Thomas, Renaud, and Cézilly 1996), we expected that pairs captured at the surface of the lagoon would comprise both infected males and infected females and, on the other hand, that pairs captured at the bottom would consist of uninfected males and uninfected females. In the laboratory (Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Sète), pairs were kept isolated in small plastic cups (2 cm diameter, 5 cm height) in large tanks (diameter 1.5 m, 1 m depth) with a continuous flow system with aerated water from the Thau lagoon (18 °C, 38‰), until mating occurred and the females moulted. The top and bottom of the cups were closed with a plankton net so that tank water could circulate freely through the cups. After insemination, the male of each pair was sacrificed by exposure to -80 °C for a few seconds, and its head was dissected in order to confirm parasitic status. The metacercariae of *M. papillorobustus* are permanent ovoid cysts (270 × 350 μm; Rebecq 1964) located within the amphipod brain (Helluy 1981). Females from the bottom were kept only if their partners were uninfected, whereas females from the surface were kept only if their partners were infected.

Experimental design

Parasitized gammarids are typically found near the surface in open water, whereas uninfected ones are found in the benthic zone, hidden under algae. Thus, at least 2 environmental parameters differ for infected and uninfected individuals: light and depth. We assessed, both separately and jointly, the effects of depth, lighting, and mothers' parasitic status on the developmental schedule of juveniles. For this, we placed presumed infected and uninfected fertilized females in 4 different treatments: 1) light surface (control for infected females), 2) light bottom, 3) dark surface, and 4) dark bottom (control for uninfected females; Figure 1). To manipulate the level of exposure to light, we used transparent tubes and dark opaque tubes, painted black; half of each kind of tube was placed in the surface and at the bottom (1m depth) of a large tank filled with water from the Thau lagoon. The experiment started with 20 replicates for each of the treatments. Therefore, after insemination, 20 females presumed parasitized and 20 presumed uninfected were placed in each of the 4 different treatments described above. The experiment took place in a room exposed to the natural photoperiod. The cups were examined and cleaned daily and provided each time with an excess of fish food (Tetra AniMin). The experiments finished when the females moulted again, which corresponds to one episode of reproduction. During the first 3 days of the experiment, dead females were replaced. At the end of the experiment, all females were preserved in 70% ethanol (EtOH) (v/v), measured in length (from head to tip of telson), and dissected in order to verify their parasitic status.

For each female, we recorded the intermoult duration (in days). Intermoult duration is the maximum period of time in which juveniles can develop. The total number of emerged viable juveniles was counted daily and preserved in 70% EtOH (v/v). We defined as the peak day the day on which the majority of juveniles (more than 50%) was released. The time between the female's last moult and the peak was an estimator of the length of the juveniles' development. We randomly selected one juvenile among those that emerged on the peak day as representative of the brood to which it belonged. In order to determine developmental stage, these representative juveniles were measured in length (from head to tip of the third metasomal segment), and the number of articles of both antennae was counted under a stereomicroscope (Helluy 1981). The

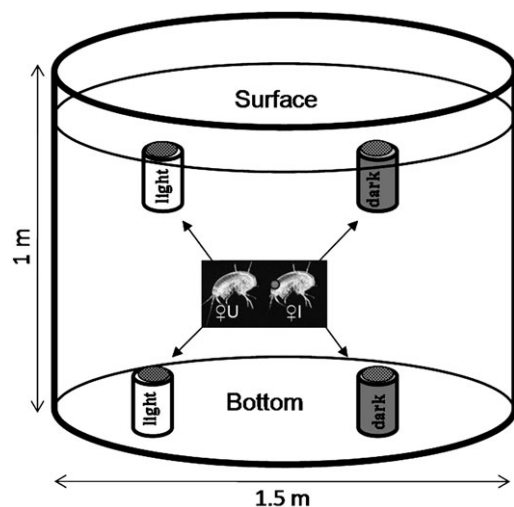


Figure 1
Experimental procedure (♀U: uninfected gammarid females, ♀I: infected gammarid females).

length of the juveniles was measured on digital standardized pictures (Olympus Camedia C-5060 wide zoom, 5.1 megapixels, magnification $\times 4$ on a stereomicroscope Olympus SZ61, $\times 45$) using Image J software. To verify that measurement error, due to the focusing of the numeric camera, was small enough to detect size differences between juveniles from different females, body length of 10 juveniles from the marsupium of 1 infected female and 10 juveniles from the marsupium of 2 uninfected ones were measured twice on each photograph. The estimated percentage of error obtained was 18.66% following the methodology described by Bailey and Byrnes (1990).

Data analysis

We used 1-way analyses of variance (ANOVAs) to study the influence of infection status and parasitic load on female body length. To identify factors acting on the number of juveniles and on female intermoult duration, we used 2 linear models. Explanatory terms considered in these models were maternal infection status, maternal size, depth, and light. We also considered second-order interactions. More precisely, full models were constructed as follow:

$$\begin{aligned} \text{Number of juveniles (or intermoult duration)} &\sim \text{status} \\ &+ \text{maternal size} + \text{depth} + \text{light} + \text{status} : \text{depth} \\ &+ \text{status} : \text{light} + \text{depth} : \text{light}. \end{aligned}$$

The variable "status" refers to the maternal infection status. The symbol ":" means that the 2 terms surrounding the symbol are considered as well as their interaction.

For each linear model performed, stepwise selection procedures were used. At every step, the normality of residuals was evaluated by the Shapiro test, and the homogeneity of variance and independence in residuals were checked using the Fligner test (Conover et al. 1981) and the Durbin and Watson (1950) test, respectively. In cases of assumption violability, due to a few outliers, the corresponding data were excluded (maximum 2 of 99 individuals). Note that including outliers in the analysis did not lead to different conclusions.

Concerning juveniles, the length of their development and their size have been studied. The variability on the number of days for the development of juveniles was too low to be directly studied in a regression model. Therefore, a dummy variable was used to study juvenile development duration. This variable indicated, for each individual, whether or not the length of

juvenile development was greater than the average value in our populations. Then, this variable was used as the response variable of a generalized linear model (GLM) with a logit link and binomial error distribution. This model family allows to take into account the binary structure of the response variable. Explanatory terms considered in this model were maternal infection status, maternal size, maternal intermoult duration, depth, and light. We also considered second-order interactions.

The full model was constructed as follow:

$$\begin{aligned} \text{Length of juvenile development} &\sim \text{intermoult} + \text{status} \\ &+ \text{maternal size} + \text{depth} + \text{light} + \text{intermoult} : \text{status} \\ &+ \text{status} : \text{maternal size} + \text{status} : \text{depth} \\ &+ \text{status} : \text{light} + \text{depth} : \text{light}. \end{aligned}$$

In GLM with a binomial error distribution, testing covariate effects involve a chi-square-distributed statistic (Crawley 2007). Assumptions concerning the error distribution were checked by estimating dispersion parameters in GLM; no significant overdispersion was detected. The size of juveniles was studied by using a linear model as follows:

$$\begin{aligned} \text{juvenile size} &\sim (\text{depth} + \text{light} + \text{mothersize}) \times \text{status} \\ &+ \text{light} : \text{depth}. \end{aligned}$$

All statistical analyses were performed using the software R (R Development Core Team 2008).

RESULTS

Females' biological characteristics

Among the 99 females analyzed (see Table 1), 41 were uninfected and 58 were infected. The mean body size of females was not significantly different among the 8 different categories of the experimental design (ANOVA, $F_{7,91} = 1.20$, $P = 0.31$) nor was the parasitic load of infected females (ANOVA, $F_{3,56} = 0.13$, $P = 0.72$). As expected, the linear model shows that the number of juveniles increased with maternal size ($F_{1,94} = 226$, $P < 0.0001$) and that uninfected females produced more juveniles than infected females ($F_{1,94} = 16.3$, $P = 0.0001$). In this minimal model, the parasitic status and the maternal size together explained 72% of variance in the number of juveniles produced. The light,

Table 1

Biological characteristics of *Gammarus insensibilis* females infected or not infected by *Microphallus papillorobustus* in relation to experimental treatment

	Bottom				Surface			
	Infected		Uninfected		Infected		Uninfected	
	Light <i>N</i> = 18	Dark <i>N</i> = 15	Light <i>N</i> = 11	Dark <i>N</i> = 11	Light <i>N</i> = 11	Dark <i>N</i> = 14	Light <i>N</i> = 9	Dark <i>N</i> = 10
Female size (mm)	14.24 ± 0.4	13.17 ± 0.4	12.76 ± 0.5	13.46 ± 0.5	12.94 ± 0.5	13.31 ± 0.4	13.76 ± 0.5	13.55 ± 0.5
Parasite intensity	3.0 ± 0.5	4.13 ± 0.6			3.18 ± 0.7	4.28 ± 0.6		
Number of juveniles	37 ± 4.3	24.8 ± 4.7	26.09 ± 5.5	34.72 ± 5.5	23.18 ± 5.5	17.14 ± 4.9	38.67 ± 6.1	33.90 ± 5.8
Maternal intermoult duration (days)	11.39 ± 0.28	11.27 ± 0.31	9.55 ± 0.36	10 ± 0.36	10.72 ± 0.36	11.14 ± 0.32	10.44 ± 0.40	10.10 ± 0.38
Juvenile size (mm)	1.33 ± 0.01	1.32 ± 0.02	1.30 ± 0.02	1.31 ± 0.02	1.28 ± 0.02	1.32 ± 0.02	1.32 ± 0.02	1.30 ± 0.02
Development time (days)	9.05 ± 0.15	9.46 ± 0.17	9 ± 0.2	8.91 ± 0.2	9.36 ± 0.2	9.5 ± 0.17	9.11 ± 0.22	9.2 ± 0.21

Values are given as mean ± standard error.

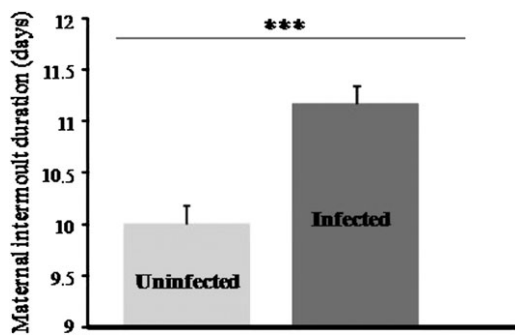


Figure 2
Females intermoult duration in relation to parasitism status (\pm standard error).

depth, and second-order interactions considered had no effect on the number of juveniles (for all covariates, $P > 0.05$). Moreover, maternal intermoult duration increased with maternal size ($F_{1,94} = 20.4$, $P < 0.0001$), and infected mothers had longer intermoult duration than uninfected ones ($F_{1,94} = 41.0$, $P < 0.0001$). This latter result is also found when comparing directly the maternal intermoult duration between infected and uninfected females (Wilcoxon rank sum test, $W = 500$, $P < 0.0001$, Figure 2). In this minimal model, the parasitic status and the maternal size together explained 39% of variance of the maternal intermoult duration. Again, the light, depth, and second-order interactions considered had no effect on the intermoult duration (for all covariates, $P > 0.05$).

Juveniles' biological characteristics

Three variables significantly affected the length of juvenile development: the infection status (GLM, $\chi^2 = 4.18$, degree of freedom [df] = 1, $P = 0.041$), the maternal intermoult duration (GLM, $\chi^2 = 10.6$, df = 1, $P = 0.001$), and the depth (GLM, $\chi^2 = 4.93$, df = 1, $P = 0.026$). More precisely, being infected, living at the surface and being the offspring of a female with a long intermoult duration, increased the probability that juvenile development was longer than average. According to raw data, offspring's average development time is increased by approximately 7 h when mothers are infected (mean development time is 9.33 or 9.05 days for infected or uninfected mothers, respectively). Although this average difference is small, 34% of the offspring from infected females left the brood pouch after the median development duration compared with 10% of offspring from uninfected females (Fisher's Exact test, df = 1, $P = 0.004$). Thus, 83% of offspring that left the brood pouch after the median development duration came from infected mothers. Accordingly, GLM predictions show that offspring from infected females have around 3.48 times more chance of leaving the brood pouch after 9 days than offspring from uninfected females, irrespective of depth and maternal intermoult duration.

Maternal intermoult duration has a positive effect on the development duration of offspring. According to raw data, maternal intermoult duration for offspring that left the brood pouch after the median development duration is, on average, 1 day longer than intermoult duration for offspring that left before the median development duration (mean intermoult duration is 11.46 days compared with 10.44 days after or before median development time, respectively; Wilcoxon rank sum test: $W = 433$, $P < 0.0001$). In addition, GLM predictions show that increasing the maternal intermoult duration by 1 day

leads to an increase in the odds of leaving the brood pouch after 9 days of 1.7 times.

Depth has a negative effect on the development duration of offspring. According to raw data, 33% of offspring growing at the surface left the brood pouch after 9 days, whereas 16% of offspring growing at the bottom did (Fisher's Exact test, df = 1, $P = 0.06$). Thus, 62.5% of offspring that left the brood pouch after the median development duration are growing at the surface. Accordingly, GLM predictions show that offspring growing at the surface have around 3.52 times more chance to leave the brood pouch after 9 days than offspring growing at the bottom.

None of the variables considered significantly affect the size of juveniles (for all covariates, $F < 3.2$, $P > 0.08$). In addition, development stage of the juveniles at the exit of the marsupial brood pouch was the same for infected and uninfected females: All juveniles showed 7 articles in their antennae.

DISCUSSION

A major challenge for life-history theory is to explain and predict the phenotypic variation in ages and sizes at transitions between life stages (Roff 1980; Stearns 1992; Berrigan and Koella 1994). Our study of *G. insensibilis* suggests that both maternal environment and parasitism by the manipulative trematode *M. papillorobustus* can have an effect on offspring life-history traits. However, contrary to our prediction, young gammarids did not reduce the time spent in the pouch of their infected mothers, either by accelerated development or premature release. Conversely, our results suggest that the timing of exit from the marsupial brood pouch is delayed for parasitized females and for mothers exposed to the surface environment.

Although statistically significant, the effects of both depth and infection status on the developmental period of juveniles seem small. To assess their biological significance, further work investigating the effect of developmental period on offspring fitness in the natural environment is required. Several explanations, adaptive or not, can potentially explain why juveniles from parasitized females remain in the marsupium longer. One of the simplest explanations is that predation rates may be too low for faster development to be adaptive. The predation risk for an amphipod is minute even after behavioral modifications induced by parasitism (Thomas, Renaud, Rousset, et al. 1995). The cost of leaving the brood pouch early may therefore be much higher than the gain from leaving early. However, data on the temporal dynamics of predation are not available, and thus, we cannot verify this explanation.

By manipulating the behavior of its host and forcing it to stay in the surface of the water, *M. papillorobustus* may indirectly protect it from predation by predators other than aquatic birds (e.g., fish). This could lead to uninfected amphipods suffering a higher rate of predation than infected ones. For young gammarids inside the maternal marsupium, the optimal balance between maximizing growth and minimizing mortality would then differ between parasitized and unparasitized females but not in the way a priori predicted. A lower (net) predation risk of gammarids at the surface could explain why juveniles from parasitized females stay longer inside the maternal marsupium compared with those of unparasitized females. How then can the fact that uninfected females do not naturally prefer living at the water surface be explained? This can be due to other fitness-related variables such as for instance the food abundance or the temperature. When all ecological factors are taken into account, surface habitats could be on average better than bottom habitats for developing embryos but worse for female fitness in the long term (e.g., lower number of reproductive episodes).

The idea that manipulated gammarids are less likely than uninfected conspecifics to die from predation by nonhost predators is indirectly supported by other studies (Levri 1998; Médoc et al. 2006). This suggests that, to understand the selective landscape in which manipulative changes and its evolutionary consequences occur, it is necessary to consider the manipulated hosts inside the ecosystem. Direct costs (for instance the increase in predation rate by predators that are hosts) and indirect consequences of being infected (for instance the decrease in predation rate by nonhost predators) can act in opposite directions so that the net fitness of infected individuals might be similar to or even greater than that of uninfected ones (Michalakis et al. 1992; Thomas, Poulin, et al. 2000). However, further investigations are necessary to evaluate the true predation rate by both fish and birds in infected and uninfected *G. insensibilis*.

Nonadaptive mechanisms could account for the longer development time of juveniles in parasitized individuals. Our study confirms that *M. papillorobustus* imposes significant costs on parasitized females, influencing several aspects of their reproductive biology. For example, infected females have a longer intermoult duration when compared with uninfected females and suffer a significant reduction in fecundity (producing fewer juveniles; see also Thomas, Verneau, et al. 1996). The longer development time of juveniles in parasitized females was observed under all experimental conditions (surface/bottom, light/dark) and was not associated with faster development. Body size and developmental stage at the exiting time were similar for all studied females, whatever their parasitic status. This suggests that the progeny of parasitized gammarids requires a longer time to reach the same size and development stage than juveniles from uninfected females. Because *M. papillorobustus* directly affects host physiological conditions, we must also consider the possibility that not only the number but also the quality of eggs produced by parasitized hosts is affected. In that case, an extended development would be necessary to compensate for the poor quality of eggs. This scenario is certainly nonadaptive for the host but it can be adaptive for the parasite: The decreased female host condition could represent a reallocation of host resources to parasitic growth.

The fact that juveniles from uninfected females have a longer development time when females are placed at the surface underlines the significant influence of environmental conditions on development, but it is in accordance with both the adaptive and nonadaptive hypotheses mentioned above. Indeed, we cannot exclude the possibility that surface conditions could be perceived by juveniles as a signal of reduced predation risk (i.e., parasitized females) to which they react by changing their exit date. Alternatively, surface conditions may also be stressful for juveniles. Additional experiments are necessary to determine which variables among those characterizing the surface conditions are most relevant and how they actually operate to generate the longer developmental time observed.

Overall, our study supports the hypothesis that the behavioral changes seen in this system are a result of manipulation *sensu stricto*, that is, the direct modification of host behavior. It has been recently suggested that instead of this strategy, certain parasites may select for collaborative behaviors in their hosts by imposing additional fitness costs in response to "disobedience" (Zahavi 1979; Soler et al. 1998; Ponton, Biron, Moore, et al. 2005; Lefèvre et al. 2008). Our experimental design allowed us to keep infected females in a situation of partial (i.e., light or depth) or total (i.e., light and depth) disobedience with respect to behavior favoring the transmission of the parasite. We found that all infected females suffered a reduction in direct fitness across all experimental conditions, suggesting that the behavioral change displayed

by the gammarid is more the result of true parasitic manipulation (see also Helluy and Thomas 2003) than a compromise between the host and the parasite strategies.

In conclusion, this study does not support the initial prediction that juveniles from parasitized females accelerate their development to avoid predation by birds. The opposite result found is difficult to interpret as it may illustrate either a cost of parasitism or an adaptive phenomenon.

FUNDING

Research Ministry of France and the Human Frontier Science Program (to F.P.); Swiss National Fond (to D.D.); Russian Foundation for Basic Research (07-04-00521 to A.T. and E.B.); "Agence Nationale de la Recherche Project Blanc" (to F.T.).

We thank 2 anonymous referees and the editor for comments on an earlier version of the manuscript. We thank Mr F. Bonhomme (the "Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral," Sète) and the "Institut de Recherche pour le Développement." The experiments comply with the current laws of the country in which they were performed.

REFERENCES

- Adamo SA. 1999. Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. *Anim Behav.* 57:117–124.
- Agnew P, Bedhomme S, Haussy C, Michalakis Y. 1999. Age and size at maturity of the mosquito *Culex pipiens* infected by the microsporidian parasite *Vavraia culicis*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 266: 947–952.
- Bailey RC, Byrnes J. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Syst Zool.* 39(2):124–130.
- Berrigan D, Koella JC. 1994. The evolution of reaction norms—simple-models for age and size at maturity. *J Evol Biol.* 7:549–566.
- Brun B. 1971. Variations intraspécifiques et spéciation chez deux espèces de gammarus d'eau saumâtre du groupe *Gammarus locusta* (Crustacés, Amphipodes) [PhD thesis]. [Marseille (France)]: Université de Provence.
- Conover WJ, Johnson ME, Johnson MM. 1981. A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. *Technometrics.* 23:351–361.
- Crawley MJ. 2007. *The R book*. New York: John Wiley.
- Durbin J, Watson GS. 1950. Testing for serial correlation in least squares regression I. *Biometrika.* 37:409–428.
- Fredensborg BL, Poulin R. 2006. Parasitism shaping host life-history evolution: adaptive responses in a marine gastropod to infection by trematodes. *J Anim Ecol.* 75:44–53.
- Forbes MRL. 1993. Parasitism and host reproductive effort. *Oikos.* 67:444–450.
- Hanson LA. 1998. Breastfeeding provides passive and likely longlasting active immunity. *Ann Allergy Asthma Immunol.* 81:523–537.
- Heeb P, Werner I, Mateman AC, Kölliker M, Martin WG, Brinkhof MWG, Lessells CM, Richner H. 1999. Ectoparasite infestation and sex-biased local recruitment of hosts. *Nature.* 400:63–65.
- Helluy S. 1981. Parasitisme et comportement. Etude de la métacercaire de *Microphallus papillorobustus* (Rankin 1940) et de son influence sur les gammarus [PhD thesis]. [Montpellier (France)]: USTL Montpellier.
- Helluy S. 1984. Relations hôtes-parasites du trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin 1940). III. Facteurs impliqués dans les modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et tests de prédation. *Ann Parasitol Hum Comp.* 59:41–56.
- Helluy S, Thomas F. 2003. Effects of *Microphallus papillorobustus* (Platyhelminthes, trematoda) on serotonergic immunoreactivity and neuronal architecture in the brain of *Gammarus insensibilis* (Crustacea, Amphipoda). *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 270:563–568.
- Hochberg ME, Michalakis Y, de Meeüs T. 1992. Parasitism as a constraint on the rate of life history evolution. *J Evol Biol.* 5:491–504.
- Hurd H. 2001. Host fecundity reduction: a strategy for damage limitation? *Trends Parasitol.* 17:363–368.

- Lafferty KD. 1993. The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes when parasitism is high. *Oikos*. 68:3–11.
- Lefèvre T, Adamo S, Biron DG, Missé D, Hughes D, Thomas F. 2009. How to make someone do something: the diversity and evolution of manipulative strategies in host-parasite interactions. *Adv Parasitol*. 68:45–83.
- Levri EP. 1998. The influence of non-host predators on parasite-induced behavioural changes in a freshwater snail. *Oikos*. 81:531–537.
- Lion S, van Baalen M, Wilson WG. 2006. The evolution of parasite manipulation of host dispersal. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 273:1063–1071.
- Médoc V, Bollache L, Beisel JN. 2006. Host manipulation of a freshwater crustacean (*Gammarus roeseli*) by an acanthocephalan parasite (*Polymorphus minutus*) in a biological context. *Int J Parasitol*. 36:1351–1358.
- Michalakis Y, Hochberg ME. 1994. Parasitic effects on host-life-history traits: a review of recent studies. *Parasite*. 1(4):291–294.
- Michalakis Y, Olivieri I, Renaud F, Raymond M. 1992. Pleiotropic action of parasites: how to be good for the host. *Trends Ecol Evol*. 7:59–63.
- Minchella DJ. 1985. Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology*. 90:205–216.
- Minchella DJ, Loverde PT. 1981. A cost of increased early reproductive effort in the snail, *Biomphalaria glabrata*. *Am Nat*. 118:876–881.
- Møller AP. 1997. Parasitism and the evolution of host life-history traits. In: Clayton DH, Moore J, editors. *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. New York: Oxford University Press. p. 105–127.
- Moret Y. 2006. ‘Trans-generational immune priming’: specific enhancement of the antimicrobial immune response in the mealworm beetle, *Tenebrio molitor*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 273:1399–1405.
- Polak M, Starmer WT. 1998. Parasite-induced risk of mortality elevates reproductive effort in male *Drosophila*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 265:2197–2201.
- Ponton F, Biron DG, Joly C, Duneau D, Thomas F. 2005. Ecology of populations parasitically modified: a case study from a gammarid (*Gammarus insensibilis*)–trematode (*Microphallus papillorobustus*) system. *MEPS*. 299:205–215.
- Ponton F, Biron DG, Moore J, Møller AP, Thomas F. 2005. Facultative virulence: a strategy to manipulate host behaviour? *Behav Process*. 72:1–5.
- Poulin R, Thomas F. 2008. Epigenetic effects of infection on the phenotype of host offspring: parasites reaching across host generations. *Oikos*. 117:331–335.
- Price P. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. [Internet]. [cited 2009 June 30]. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- Rebecq J. 1964. *Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue* [PhD thesis]. [Marseille (France)]: Faculté de Sciences de Marseille.
- Roff DA. 1980. Optimizing development time in a seasonal environment—the ups and downs of clinal variation. *Oecologia*. 45:202–208.
- Rolff J. 1999. Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. *Anim Behav*. 58:1105–1108.
- Soler JJ, Møller AP, Soler M. 1998. Mafia behaviour and the evolution of facultative virulence. *J Theor Biol*. 191:267–277.
- Sorci G, Clobert J. 1995. Effects of maternal parasite load on offspring life-history traits in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *J Evol Biol*. 8:711–723.
- Sorci G, Clobert J, Michalakis Y. 1996. Cost of reproduction and cost of parasitism in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Oikos*. 76:121–130.
- Sorci G, Massot M, Clobert J. 1994. Maternal parasite load increases sprint speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *Am Nat*. 144(1):153–164.
- Sorensen RE, Minchella DJ. 2001. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. *Parasitology*. 123:3–18.
- Sousa WP. 1983. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites. *J Exp Mar Biol Ecol*. 73:273–296.
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Sutcliffe DW. 1992. Reproduction in Gammarus (Crustacea: Amphipoda): basic reproductive processes. *Freshw Forum*. 2:102–128.
- Thomas F, Guégan JF, Michalakis Y, Renaud F. 2000. Parasites and host life-history traits: implications for community ecology and species co-existence. *Int J Parasitol*. 30:669–674.
- Thomas F, Poulin R, Guégan JF, Michalakis Y, Renaud F. 2000. Are the pros as well as cons to being parasitized? *Parasitol Today*. 16:533–536.
- Thomas F, Renaud F, Cézilly F. 1996. Assortative mating by parasitic prevalence in *Gammarus insensibilis* (Amphipoda): patterns and processes. *Anim Behav*. 52:683–690.
- Thomas F, Renaud F, Derothe JM, Lambert A, de Meeüs T, Cézilly F. 1995. Assortative pairing in *Gammarus insensibilis* (Amphipoda) infected by a trematode parasite. *Oecologia*. 104:259–264.
- Thomas F, Renaud F, Rousset F, Cézilly F, de Meeüs T. 1995. Differential mortality of two closely related host species induced by one parasite. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 260:349–352.
- Thomas F, Verneau O, Santalla F, Cézilly F, Renaud F. 1996. The influence of intensity of infection by a trematode parasite on the reproductive biology of *Gammarus insensibilis* (Amphipoda). *Int J Parasitol*. 26:1205–1209.
- Zahavi A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *Am Nat*. 113:157–159.

A.9 ARTICLE 9 :

Genetic, ecological, behavioral and geographic differentiation of populations in a thistle weevil : implications for speciation and biocontrol

Isabelle Olivieri, Michael C. Singer, Sara Magalhaes, [Alexandre Courtiol](#), Yvain Dubois, David Carbonell, Fabienne Justy, Patrícia Beldade, Camille Parmesan & Yannis Michalakis

Article publié chez *Evolutionary Applications*

Résumé : Because weevils are used as biocontrol agents against thistles, it is important to document and understand host shifts and the evolution of host-specificity in these insects. Furthermore, such host shifts are of fundamental interest to mechanisms of speciation. The mediterranean weevil *Larinus cynarae* normally parasitizes either one of two thistle genera, *Onopordum* and *Cynara*, being locally monophagous. In Sardinia, however, both host genera are used. We used three types of data to help understand this complex host use : (i) weevil attack rates on the two host genera among 53 different populations in Sardinia and nearby Corsica, (ii) host preference in a lab setting, and (iii) genetic (allozyme) differentiation among weevil populations exploiting the same or different hosts. Using a subset of populations from northern Sardinia, we attempted to relate interpopulation differences in host preference to gene flow among populations by comparing pairwise differences in oviposition preference (Q_{st}) and in allozyme frequencies (F_{st}). Overall, Q_{st} and F_{st} were positively correlated. F_{st} was positively correlated with geographic distance among pairs of populations using the same host, but not among different-host population pairs. As mating occurs on the hosts, this result suggests reinforcement. Genetic evidence indicates *Cynara* as the ancestral host of the weevils from both islands and our current studies suggest repeated attempts to colonize *Onopordum*, with a successful shift in Corsica and a partial shift in Sardinia. This scenario would explain why in Sardinia the level of attack was higher on *Cynara* than on *Onopordum* and why, when given a choice in the laboratory, Sardinian weevils preferred *Cynara* even when sampled from *Onopordum*. The lability of host shifts in *L. cynarae* supports caution in using these or related weevils as biocontrol agents of exotic thistles.

Mes contributions principales dans ce travail collaboratif : J'ai réalisé les analyses statistiques qui ne concernent pas la partie génétique ; j'ai réalisé des expériences de choix.

ORIGINAL ARTICLE

Genetic, ecological, behavioral and geographic differentiation of populations in a thistle weevil: implications for speciation and biocontrol

Isabelle Olivieri,¹ Michael C. Singer,² Sara Magalhães,¹ Alexandre Courtiol,¹ Yvain Dubois,^{1,3} David Carbonell,¹ Fabienne Justy,¹ Patrícia Beldade,¹ Camille Parmesan² and Yannis Michalakis⁴

1 Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier, Montpellier, France

2 Integrative Biology, University of Texas, Austin, TX, USA

3 CSIRO Biological Control Unit, Campus International de Baillarguet, Montpellier, France

4 GEMI UMR CNRS – IRD 2724, IRD, Montpellier, France

Keywords

biocontrol, genetic differentiation, host preference, isolation by distance, *Larinus*, local adaptation, specialization, thistles.

Correspondence

Isabelle Olivieri, Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France. Tel.: 00 33 4 67 14 37 50; fax: 00 33 4 67 14 36 22; e-mail: isabelle.olivieri@univ-montp2.fr

Present address: Sara Magalhães, Instituto Gulbenkian de Ciência, Evolutionary Biology Group, Rua da Quinta Grande, 6, 2780-156 Oeiras, Portugal

Present address: Patrícia Beldade, Institute of Biology, Leiden University, Kaiserstraat 63, 2311 GP Leiden, The Netherlands

Received: 24 September 2007

Accepted: 5 December 2007

Introduction

Parasitic species frequently show spatial variation in host use (Fox and Morrow 1981; Thompson 1994), even among habitats with similar arrays of potential hosts (e.g. Singer and Parmesan 1993). The relationship between this variation and parasite genetic differentiation is under increasingly intensive study because of its many spinoffs

Abstract

Because weevils are used as biocontrol agents against thistles, it is important to document and understand host shifts and the evolution of host-specificity in these insects. Furthermore, such host shifts are of fundamental interest to mechanisms of speciation. The mediterranean weevil *Larinus cynarae* normally parasitizes either one of two thistle genera, *Onopordum* and *Cynara*, being locally monophagous. In Sardinia, however, both host genera are used. We used three types of data to help understand this complex host use: (i) weevil attack rates on the two host genera among 53 different populations in Sardinia and nearby Corsica, (ii) host preference in a lab setting, and (iii) genetic (allozyme) differentiation among weevil populations exploiting the same or different hosts. Using a subset of populations from northern Sardinia, we attempted to relate interpopulation differences in host preference to gene flow among populations by comparing pairwise differences in oviposition preference (Q_{st}) and in allozyme frequencies (F_{st}). Overall, Q_{st} and F_{st} were positively correlated. F_{st} was positively correlated with geographic distance among pairs of populations using the same host, but not among different-host population pairs. As mating occurs on the hosts, this result suggests reinforcement. Genetic evidence indicates *Cynara* as the ancestral host of the weevils from both islands and our current studies suggest repeated attempts to colonize *Onopordum*, with a successful shift in Corsica and a partial shift in Sardinia. This scenario would explain why in Sardinia the level of attack was higher on *Cynara* than on *Onopordum* and why, when given a choice in the laboratory, Sardinian weevils preferred *Cynara* even when sampled from *Onopordum*. The lability of host shifts in *L. cynarae* supports caution in using these or related weevils as biocontrol agents of exotic thistles.

for the evolution of resource use (Bernays and Chapman 1994; Feder et al. 2003; Ferrari et al. 2006; Xie et al. 2007) and speciation (Feder et al. 1988; Via 1999; McCoy et al. 2001; Dres and Mallet 2002). The speciation aspect has acquired renewed impetus from the recent discovery of several mechanisms that should promote genetic divergence between sympatric populations using different hosts. For example, the preference for a particular host

can be associated with performance on that host (Singer et al. 1988; Hawthorne and Via 2001) and mate choice behavior can be directly driven by host affiliation (Feder et al. 1994; Gotoh and Kubota 1997; Funk 1998; Nosil et al. 2002, 2007). The latter can occur when mate-attraction pheromones are host-derived (Landolt and Phillips 1997; Emelianov et al. 2001) or when males and females show parallel variation in prelighting host choice (Emelianov et al. 2004).

In addition to the knowledge generated by a few model systems (Bush 1994; Via 2001), the study of the processes underlying speciation can be considerably enriched by investigating systems which are on the verge of speciating. For example, comparing the spatial patterns of host preference and of genetic differentiation may provide insight into the transition to speciation. Analyzing factors that determine the host range of an insect is facilitated in species where this host range varies among populations. In this context, the weevil *Larinus cynarae* and the thistles it parasitizes is an excellent system to study the evolution of specialization. Here, we address the question of the geographic scale of specialization and investigate its consequences for genetic differentiation in a system in which speciation has not (yet) occurred.

The issue of host use and genetic differentiation among populations also bears on the choice of potential biocontrol agents. In this context, the use of the weevil–thistle system is particularly relevant, as weevils related to *L. cynarae* have been used as biocontrol agents against thistles (Jordan 1995; Briese 1996; Louda 1998). To choose biocontrol agents wisely, we need to know how insect host ranges evolve, how predictable is the direction of such evolution, and how best to interrogate particular insects about their future evolutionary plans (Strong 1997; Singer 2004; Hufbauer and Roderick 2005; Sheppard et al. 2005). For each group of insects that contains candidates for biocontrol agents, we need to understand the evolution of their host specialization and the mechanics of the host shifts that they undertake. This will assist in predicting the characteristics of parasites, hosts, and their interactions which may make some systems more or less appropriate for biocontrol intervention.

Larinus cynarae exhibits strong geographic variation for host use (Briese et al. 1996). In southern France and northern Spain, the weevil feeds exclusively on *Onopordum* species, while it attacks only *Cynara* species in southern Spain, continental Italy (with a few rare exceptions on *Onopordum*, Briese et al. 1996) and Greece. Both host genera are present in each of these regions but only one of them is used, the weevil being thus regionally monophagous (Briese et al. 1996; Y. Michalakis and I. Olivieri, personal observation). Such local

monophagy is well-known in herbivorous insects (Singer 1971; Fox and Morrow 1981; Sheppard et al. 2005). In contrast to this general pattern of regional monophagy, *L. cynarae* attacks species belonging to both genera in Corsica and Sardinia (*Onopordum illyricum* and *Cynara cardunculus*). Both host species flower at the same time and are roughly equally abundant in Sardinia, although relative abundances and phenology of the two genera vary among locations and *Cynara* is essentially absent from the extreme North of the island, as well as from Corsica (I. Olivieri, personal observation).

We report on three kinds of empirical data: (i) weevil attack rates on Corsican and Sardinian populations of both plant genera in the field, (ii) host preferences of experienced and naive insects under experimentally controlled conditions, and (iii) genetic differentiation, assessed by enzyme electrophoresis, among weevil populations exploiting the same or different host species. These different lines of evidence enable us to describe the geographic pattern of host exploitation in the field, to assess the potential of different insect populations to attack one or both host genera, and to investigate how host preference and spatial isolation interact to shape the population genetic structure of this weevil. We discuss the implications of our findings for biological control using this type of organisms.

Materials and methods

The natural history of *L. cynarae*

Larinus cynarae FAB. (Curculionidae Cleoninae) is a univoltine, sexually reproducing weevil, which feeds, mates, and develops almost exclusively on thistles of the genera *Onopordum* and *Cynara* (Asteraceae: Cardueae) in the circum-mediterranean area. Adult weevils become active in the spring and feed and mate on their host until early summer. During the same period, females lay eggs between the bracts of thistle flower heads. A single egg is laid into each hole that a female has drilled with her snout. In the lab, we observed that females would live for 3–6 weeks, during which they could lay up to 50 eggs (I. Olivieri, personal observation). After hatching, the larvae grow inside the capitula and feed on the developing seeds (Martelli 1948; Michalakis et al. 1993; Briese 1996). Pupation occurs in the capitulum inside a more or less loose cocoon of chewed capitulum tissue. Development from egg to adult lasts about 6 weeks. After completing development, the adults emerge from the dry capitula, often disperse away from the plants, overwinter by undergoing diapause, and appear again the following spring. Adults do not feed from the time of eclosion until breaking diapause in spring and do not survive after the reproductive period.

Attack rates in the field

When we started this study, we did not know which host(s) would be attacked in the two Mediterranean islands considered here. Both islands are slightly closer to Italy, where *Cynara* is the principal host of *L. cynarae*, than to France, where only *Onopordum* is attacked. The geographic proximity of the two islands suggested that gene flow should frequently occur between them. However, *Cynara* is very rare in Corsica, hence if weevils were present on this island, they would have to parasitize *Onopordum*. Finally, when we discovered that both hosts were attacked in Sardinia and that both could co-occur at the same site, it was initially unclear whether the local monophagy typical for this weevil would be maintained or whether both hosts might actually be used sympatrically. To address these issues, we developed a long-term field study. From 1995 to 2006, weevils were sampled from host plant populations at 40 sites in Sardinia (Fig. 1), including 22 *Onopordum* pure populations (hereafter called 'OS' populations for 'using *Onopordum* in Sardinia'), nine pure *Cynara* populations ('CS' populations for 'using *Cynara* in Sardinia'), and nine mixed stands where both species occurred ('OMS' and 'CMS' populations for 'using *Onopordum* which occurs as a Mixed stand with *Cynara* in Sardinia' and for 'using *Cynara* which occurs as a Mixed stand with *Onopordum* in Sardinia', respectively). At such sympatric sites, plants of both species occurred next to one another. Five additional sites were sampled in Corsica, including four *Onopordum* populations where only *Onopordum* was present ('OA' populations for 'using *Onopordum* in Corsica') and one pair of sympatric plant populations, which represent the only site in Corsica where *Cynara* are present ('OMA' and 'CMA' populations for 'using *Onopordum* which occurs as a Mixed stand with *Cynara* in Corsica' and 'using *Cynara* which occurs as a Mixed stand with *Onopordum* in Corsica', respectively). Because of the unpredictability of host phenology, not all populations were in the right stage for sampling for weevil attacks when visited. Out of 54 populations, 37 were sampled more than once (Table 1). On average each site was visited 2.9 times (SD = 2.1).

In July of each year, a random sample of at least 50 capitula per host species (1–5 capitula per plant) was haphazardly collected from each site sampled that year and brought back to the lab for dissection (in most cases about 100 capitula were dissected). The attack rate on each host was defined as the percentage of capitula that contained at least one weevil: either a well-developed larva (L3, L4, or nymph) or an emerging adult. To compare attack rates in Corsica and Sardinia, to address the effect of the co-occurrence of both plants on host use,

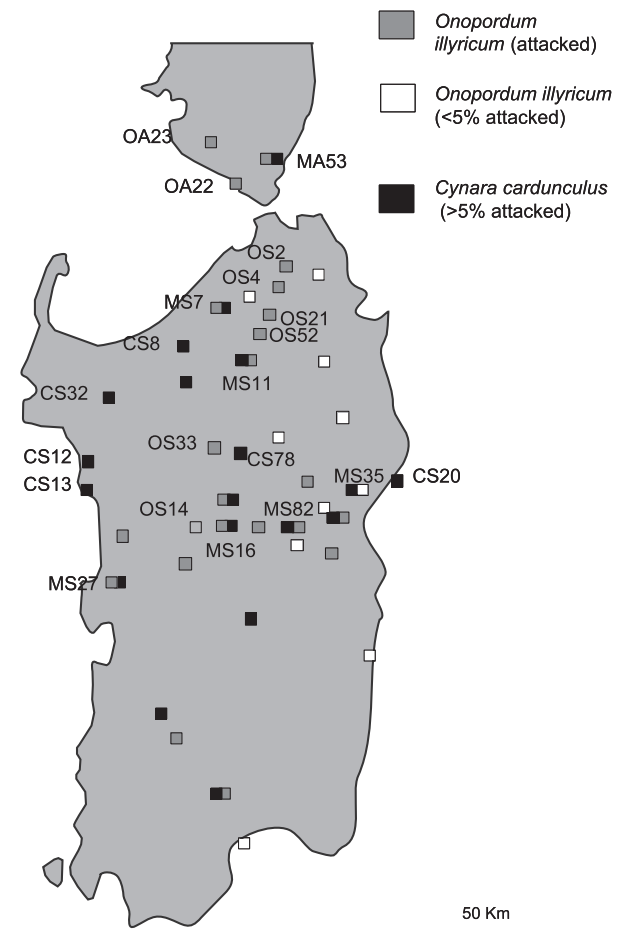


Figure 1 Map of Sardinia and southern Corsica showing the location of study populations. MS indicates sites where both hosts are used sympatrically in Sardinia; MA indicates a similar site in Corsica. OA and OS indicate pure populations of *Onopordum illyricum* in Corsica and Sardinia. CS indicate pure populations of *Cynara cardunculus*. Identified sites are those studied in the host preference experiments and/or the allozyme study. Sites MS27, MS16 and MA53 were more particularly considered for the effect of host in sympatry, whereas populations OA22, OA23, MS11, CS16, OS27, CS27, and CS32 were used in Experiment 2 to study the effect of diet on host preference. Gray squares indicate attacked populations of *O. illyricum*, white squares, unattacked populations of *O. illyricum*, and black squares attacked populations of *C. cardunculus*.

and to take into account temporal variation, we tested whether attack rates on the two host species were significantly variable among population types (CS, CMS, OS, OMS, OA, OMA, and CMA) and years using a generalized linear mixed-effects model (hereafter called GLMM). *Population type* and *year* were considered as fixed effects. Data from a given population (i.e. weevils sampled at a given site from a given host species) across years are not necessarily independent. To control for this potential lack

Table 1. List of studies performed for each population, indicating (i) year of studies for field attack rates (96–99 = 1996–1999; 00–06 = 2000–2006); year of experiment (sample sizes) for (ii) host preference and (iii) allozyme study. For the 1996 host-preference experiments, the sample size corresponds to the number of replicates (single female or pair of females).

Population type	Population	Field attack	Host choice non-naive weevils	Host choice naive weevils diet = original host	Host choice naive weevils diet = alternative host	Enzyme polymorphism
OA	OA22	95, 96, 98, 02, 06	96 (12), 00 (6), 04 (37)	01 (4), 03 (13)	03 (10)	96 (35)
OA	OA23	95, 98, 01, 02, 03, 06	00 (4), 04 (19)	03 (9)	03 (10)	96 (33)
OA	OA1	98, 06	–	–	–	–
OA	OA24	98, 01, 02, 06	–	–	–	–
CMA	CMA53	04, 06	00 (4), 04 (5)	–	–	–
OMA	OMA53	98, 99, 04	04 (7)	–	–	–
CS	CS8	95, 96, 98, 99, 06	96 (7), 00 (7)	–	–	96 (28)
CS	CS9	96	–	–	–	–
CS	CS12	95, 96, 98, 99, 01, 03	96 (10), 00 (4)	02 (2)	–	96 (44)
CS	CS13	95, 06, 98, 01, 02, 03, 06	–	02 (4)	–	–
CS	CS20	95, 06	–	–	–	96 (37)
CS	CS32	98, 01, 02, 03, 04, 06	00 (4)	01 (1), 02 (5), 03 (20)	02 (3), 03 (12)	–
CS	CS48	98	–	–	–	–
CS	CS49	98	–	–	–	–
CS	C78	01	–	02 (5)	–	–
OS	OS2	95, 96, 98, 02, 04	96 (7)	03 (2)	–	96 (30)
OS	OS4	95, 96, 01, 02, 03, 04, 06	96 (34), 00 (7)	01 (3)	01 (4), 02 (2)	96 (39)
OS	OS6	98	–	–	–	–
OS	OS14	95, 96, 98, 01, 02, 04, 06	96 (9), 00 (14)	01 (3), 02 (3), 03 (4)	02 (4)	96 (14)
OS	OS15	96, 98	–	–	–	–
OS	OS21	95, 96, 98, 01, 02	96 (12)	02 (6)	02 (4)	96 (16)
OS	OS28	96	–	–	–	–
OS	OS29	96	–	–	–	–
OS	OS33	98, 01, 02, 06	–	02 (2)	02 (2)	–
OS	OS34	98	–	–	–	–
OS	OS38	98	–	–	–	–
OS	OS42	98	–	–	–	–
OS	OS41	03	–	–	–	–
OS	OS44	98	–	–	–	–
OS	OS45	98	–	–	–	–
OS	OS46	98	–	–	–	–
OS	OS47	98	–	–	–	–
OS	OS52	99	04 (17)	01 (5)	–	–
OS	OS60	01, 02, 03	–	–	–	–
OS	OS79	04	–	–	–	–
OS	OS83	06	–	–	–	–
OS	OS84	03	–	–	–	–
CMS	CMS7	98, 99, 02	–	–	–	–
OMS	OMS7	95, 96, 98, 02, 04, 06	96 (10)	01 (2)	01 (3)	–
CMS	CMS11	98, 99, 01, 02, 03, 06	–	–	–	–
OMS	OMS11	98, 99, 01, 02, 06	–	01 (3), 02 (4), 03 (7)	02 (4), 03 (10)	–
CMS	CMS16	95, 96, 98, 99, 01, 02, 04, 06	96 (8), 00 (11)	02 (8), 03 (16)	02 (6), 03 (10)	96 (30)
OMS	OMS16	95, 96, 98, 01, 02, 06	00 (5)	01 (3)	01 (1)	–
CMS	CMS25	96, 98, 01	–	–	–	–
OMS	OMS25	96, 98	–	–	–	–
CMS	CMS27	96, 98, 03, 04	00 (8)	04 (4)	04 (5)	–
OMS	OMS27	96, 98, 99, 03, 04	–	04 (11)	04 (14)	–
CMS	CMS35	98, 01	–	02 (7)	02 (4)	–
OMS	OMS35	98	–	–	–	–
OMS	OMS40	98, 04	–	–	–	–
CMS	CMS80	04, 06	–	–	–	–
OMS	OMS80	04, 06	–	–	–	–
CMS	CMS82	01, 02, 03	–	02 (3), 03 (11), 04 (1)	–	–
OMS	OMS82	01, 02, 03	–	–	02 (1)	–

of independence, and thus to avoid pseudo-replication, we considered the effect of *population* as a random effect, as suggested by Pinheiro and Bates (2000). The number of attack rates per population type was too small to estimate the interaction term *population type:year*. Models were computed with lme4 Package of R, using the *lmer* function (Bates and Sarkar 2007). We assumed a binomial error associated with logit link function. The significance of the effects was assessed by comparing the described model with and without each fixed effect using chi-squared tests on differences in deviance; all models were fitted using unrestricted maximum likelihood estimation (method = ML) and keeping the same random effects, as suggested by Crawley (2007). Pairwise comparisons between population types were computed using the *pvals.fnc* function from the *Language R* package (Baayen 2007), which performs 10 000 MCMC simulations to estimate *P*-values.

Host preference experiments

To understand the observed patterns of attack in the field, we performed several host preference experiments, classified into two main types described below.

Experiment 1: host preferences of experienced insects

In June 1996, six weevil populations on *O. illyricum* (five sardinian populations, OS2, OS4, OMS7, OS14, OS21, and one population from Corsica, OA22), and three on *C. cardunculus* in Sardinia (CS8, CS12, CMS16) were sampled during their oviposition period (see Fig. 1 for the location of these populations). Twenty to 50 adult weevils were collected haphazardly on host plants at each site and brought back alive to the CSIRO laboratory in Montpellier to be subjected to oviposition preference experiments. In the lab, each weevil was fed with the same plant species from which it had been collected. Plant material was collected in southern France. Host preference was tested by introducing one or two females (with one male added per female) into cages in which two to four fresh ramets of *C. cardunculus* and of *O. illyricum* had been transplanted in sand, at about 10–20 cm one from another. Each ramet bore one to three capitula in the early blooming stage and the capitula of each host had approximately the same size. Weevils were left in the cage for 2 days, and the number of eggs on each capitulum was counted at the end of this period. Overall, seven to 34 replicates were performed for each population (mean = 12.3, SD = 8.4, see Table 1 for sample size per population). The total number of females tested was 208 (109 experiments with 1 or 2 females tested) and the total number of eggs was 593. Thus, each female laid about three eggs in 2 days, close to what

would be observed in natural conditions (Martelli 1948). The preference of each weevil (or pair of weevils combined) is expressed as the ratio of the number of eggs laid on *Onopordum* over the total number of eggs laid in the cage.

In 2000 and 2004, the same experiment was performed with females sampled in June from various populations (in 2000: OA22, OA23, OS4, OS14, CS8, CS12, CMS16, OMS16, CS32, CMS27, CMA53 in 2004: OS52, OA22, OA23, OMA53, and CMA53, see Table 1 for sample sizes). After feeding on leaves from its original plant species, each female was transferred individually to plastic containers in which she was offered a simultaneous choice between the two hosts. Each container had a single capitulum of each host species of approximately the same size. Capitula were replaced every 2 days. The old capitula were removed and the eggs on them counted.

From 2001 to 2003, as well as in 2004 for one site, the same experiment was performed, but with adult weevils that had been gathered as pupae in the previous year. As seems to occur in natural conditions, the insects did not feed prior to diapause. They were kept at 4°C till April. Diapause was broken by placing the weevils at room temperature and providing them with the host plant on which they had been sampled. Fifteen populations were studied this way with a total of four to 72 weevils per population (OA22, OA23, OS14, OS21, OS52, OMS11, OMS16, OMS27, CS13, CS32, CS78, CMS16, CMS27, CMS35, and CMS82) (Fig. 1, see Table 1 for sample size). For six other populations (CS12, OS2, OS4, OS33, OMS7, and CMS11), sample size was lower than four, but their inclusion or exclusion from the analysis did not affect the results. We analyzed the above dataset in several ways described below.

Variation for host preference

Using the above dataset, we tested the hypothesis that host preference was independent of population type (CS, CMS, OS, OMS, CMA, OMA, or OA), using a GLMM as previously described with *population type* as a fixed effect and *year* and *population* as random effects. To study the interaction between *year* and *population type* in a meaningful way, we would need a more balanced study. We assumed a binomial error weighted by the total number of eggs laid by each female or each replicate (pair of females).

We also tested the hypothesis that host preference was independent of the host species on which weevils had been collected, using a GLMM (see above) with *host* as a fixed effect and *year* and *population* as random ones. Because there was a single (sympatric) population of *Cynara* in Corsica, and because host preference was found to vary between the two islands (in particular between

populations using *Onopordum*), we performed this last comparison within Sardinia only.

To compare the divergence among populations for host preference with that for allozymes (see below), we defined a 'preference distance' between two populations (Q_{st}) as a phenotypic analog of the standardized variance of gene frequencies (F_{st}): if p_i is the observed mean proportion of eggs laid per female or per replicate on *Onopordum* for population i in the preference experiments, Q_{st} between any two populations i and j is calculated as $\frac{\text{Var}(p)}{[p(1-p)]}$, with $\text{Var}(p)$ the observed variance of p among the two populations, p the arithmetic mean of p_i and p_j , and $p(1-p)$ the maximum value of $\text{Var}(p)$. We calculated Q_{st} among pairwise populations for the 1996 dataset, so as to compare these preference distances with geographic distances, as well as with genetic distances obtained in the allozyme study described later (F_{st}). As Wright (1969) has shown, when the variance of a given selectively neutral quantitative trait is determined by many additive gene effects, the genetic differentiation among populations generated by genetic drift will be equivalent to that at the underlying genes (QTL), or at any neutral locus. This theoretical background has been used to identify traits undergoing homogeneous or heterogeneous selection, for which the amount of genetic differentiation would be smaller or larger, respectively, compared to that observed for likely neutral loci (Bonnin et al. 1996; McKay and Latta 2002; Le Corre and Kremer 2003). Further, a positive correlation between Q_{st} and F_{st} can be interpreted as evidence either for a genetic basis of the quantitative trait, or for a covariation between F_{st} and some environmental factor which also affects Q_{st} .

Sympatric sites: association between host plant and preference

Because we found differences between populations of weevils sampled from different hosts, we also tested for preference differences between weevils that could use different hosts in their field site. We used weevils from three sites where both hosts occurred and were attacked (Sympatric sites: MS16 and MS27 in Sardinia, and MA53 in Corsica, see Table 1). We tested for the effects of *host*, *population*, and their interaction on host preference using a generalized linear model (GLM). We used *glm* function of R with a quasibinomial family as error structure and an F -test to check for the effect of *host*, as suggested by Crawley (2007, p. 578). Using a quasibinomial family allows the model to estimate a dispersion parameter which will scale the nominal variance to take into account departure from a true binomial error (McCullagh and Nelder 1989, p. 124–128). To study the effect of *host* within each population, GLMs were subsequently computed for each population.

Experiment 2: test for induction of host preference in naive insects

In 2002, 2003, and 2004, we estimated the effects of diet on oviposition preferences of individuals from seven populations, with the aim of understanding the causes of the preference variation among populations revealed in Experiment 1. We used naive adult weevils that had been collected as pupae in the previous year. After diapause was broken, half the weevils from each test population were fed with *Cynara* and the other half with *Onopordum*. After they had fed and mated for about 2 weeks on their test diet, the females were transferred individually to plastic containers in which each female was offered the choice between the two hosts as in the previous experiment. There were two Corsican populations from *Onopordum* (OA22 and OA23), two Sardinian populations from *Onopordum* occurring at a sympatric site (OMS11 and OMS27) and three Sardinian populations from *Cynara* (CMS16, CMS27, and CS32), two of which were sympatric with *Onopordum*. Population OMS11 was sampled in both 2001 and 2002, and tested the following years. For this population, data across years were pooled. Populations OMS27 and CMS27 were sampled in 2003 and studied in 2004. The other populations were sampled in 2002 and studied in 2003. At least 10 females were tested per diet, apart for population CMS27 where only five females were tested on *Onopordum* and four on *Cynara* (see Table 1 for sample sizes).

Because we had studied few populations for each host, we did not study the *host:diet* interaction. Instead we tested for the effects of *population*, *diet*, and their interaction on host preference by a GLMM as previously described for the first experiment. Here, *population*, *diet*, and their interaction are the fixed effects, and *host* is considered as a random effect to control for potential confounding effect of differences among hosts. To study the effect of *diet* within each population, GLM were subsequently computed for each population, with an F -test to test for the effect of *diet*.

Enzyme polymorphism

In July 1995, several hundred mature capitula were sampled from eight Sardinian populations (OS2, OS4, OS14, OS21 on *Onopordum*, and CS8, CS12, CMS16, CS20 on *Cynara*, see Fig. 1) known to have been attacked the previous year, as well as two Corsican populations (populations OA22 and OA23), and brought back to the laboratory in Montpellier. Emerging insects were killed in liquid nitrogen and stored frozen at -80°C until being processed for enzyme polymorphism using the methods previously described for *Larinus* (Michalakakis et al. 1992; Briese et al. 1996). Overall, 272 weevils were scored for 10

polymorphic loci, of which seven were highly polymorphic at the level of the species, and five at the level of Sardinia (see Appendix).

Differentiation over all samples and within each host were tested using Fisher's method for combining probability tests. Unbiased estimates of the associated P -values were calculated using the Markov chain method computed by GENEPOP version 3.4 (Raymond and Rousset 1995). Wright's F -statistics F_{st} (Wright 1951) were estimated by the estimator $\hat{\theta}$ of Weir and Cockerham (1984). We also used the GDA software (Lewis and Zaykin 2001) to perform a hierarchical ANOVA, to compare the amount of variation within and among hosts in Sardinia. Confidence intervals for θ_S (among populations within hosts), and θ_P (among host species) were obtained by bootstrapping over loci (Lewis and Zaykin 2001).

The correlation between F_{st} and pairwise differences in host preference between populations (Q_{st}) also studied in Experiment 1 (all eight populations studied for allozymes but population CS20), or of any of these two pairwise distance matrices and geographic distance were tested with Mantel's test (Mantel 1967) using Pearson's correlation coefficient as the test statistic. To test the significance of the correlation between F_{st} or Q_{st} and geographic distance depending on whether pairs of populations used the same or different host plant, we used a randomization test by modifying the standard Mantel's test procedure to account for the particular structure of the distance matrices being handled. For populations using different host plants, each of the two distance matrices (one for geographic distances, the other for F_{st} or Q_{st}) are rectangular (with populations on *Onopordum* in, e.g. columns and populations on *Cynara* in rows), and we randomly combined rows and columns of one of them (1000 permutations each time). In the case of populations on the same host plant, for each distance there were two symmetric matrices (relative to the diagonal), each of them corresponding to one host plant. We independently combined the rows and columns of both matrices for one of the distances and then combined the randomly generated matrices to calculate Pearson's coefficient. The two-sided P -value of the test is calculated as the proportion of sampled permutations where the absolute value of the correlation coefficient is greater than or equal to the observed absolute value.

To interpret our results and determine the ancestral host of the Sardinian and Corsican weevils, we used enzyme data from Briese et al. (1996) on weevils from Spain, southern France, Italy and Greece, and a subset of our own data (seven loci out of 10, corresponding to the first seven in Appendix), to reconstruct a distance tree at the scale of the mediterranean basin. The

species *Larinus latus*, specialized on *Onopordum* (assumed to be the ancestral host of *L. cynarae* by Briese et al. 1996), was used as outgroup. We used the PHYLIP 3.57 package (Felsenstein 1994). The program SEQBOOT was used to produce 1000 datasets by bootstrapping over loci; GENDIST was used to compute the Cavalli-Sforza distance, and for each dataset the tree was constructed using the neighbor-joining method. The program Consense allowed the reconstruction of the consensus tree.

Results

Attack rates in the field

The attack rate (proportion of capitula with at least one larva having reached the third instar) varied widely among years, plant species and plant populations, ranging from 0% to 100%. On average, 33% of capitula were attacked in plant populations that were used as hosts (sample size above 50, usually 100). The mean attack rate in 2001 (43.5%) was particularly high, and that in the record heat-wave year of 2003 particularly low (15.9%). As a result, the effect of year was highly significant ($\chi^2 = 456.90$, 8 d.f., $P < 0.0001$). We also found a significant effect of population type ($\chi^2 = 41.05$, 6 d.f., $P < 0.0001$), with Sardinian populations of *C. cardunculus* and pure Corsican populations of *O. illyricum* significantly more heavily attacked than Sardinian populations of *O. illyricum* (Fig. 2, shared letters among population types indicate nonsignificant differences; all significant differences had $P < 0.007$).

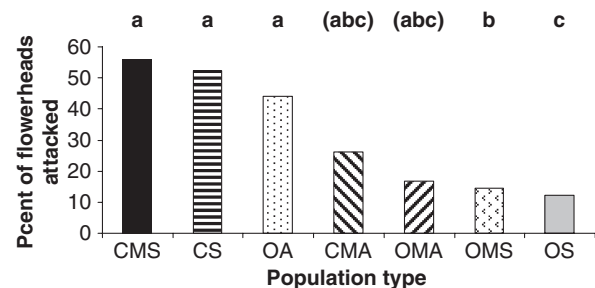


Figure 2 Mean attack rates (percent of capitula containing at least one larva or emerging adult) per population type: CMS and CS: *Cynara cardunculus* from, respectively, sympatric and single-species sites in Sardinia; OA: pure *Onopordum illyricum* from Corsica; CMA and OMA: *C. cardunculus* and *O. illyricum* from the unique sympatric site in Corsica; OMS and OS: *O. illyricum* from, respectively, sympatric and single-species sites in Sardinia. Each bar shows the average attack rate over 1–7 years of data. Letters over each bar indicate significant differences among population types: shared letters indicate a lack of significant difference (see text). Letters over CMA and OMA are only indicative, as these types are represented by a unique population.

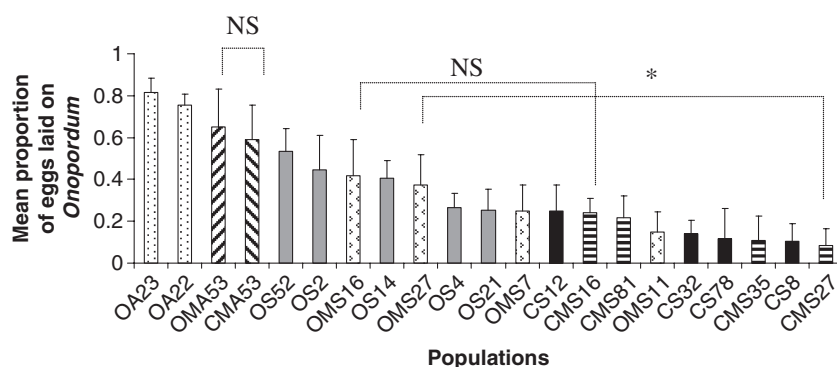


Figure 3 Spatial variation. Pattern of host preference in all experiments performed between 1996 and 2004 with weevils fed with the host plant from which they were sampled. Each bar represents the mean proportion of eggs laid per female per population on *Onopordum*, relative to the number of eggs laid on either *Onopordum* or *Cynara*. Values <0.5 indicate a preference for *Cynara*. Error bars (SD) are given under the assumption of a Binomial distribution of the number of eggs laid on each host per each female. Bars connected by dotted lines indicate sympatric weevil populations on each host. Differences among these bars were tested separately (Stars indicate a significant the effect of the original host NS = nonsignificant differences). Original host: Sardinian *Onopordum illyricum* occurring in pure (OS) or mixed stands (OMS); Corsican *O. illyricum* in pure stands (OA); Sardinian *Cynara cardunculus* in pure (CS) or mixed stands (CMS); *O. illyricum* and *C. cardunculus* at the unique sympatric site in Corsica (OMA and CMA).

Host preference experiments

Variation of host preference (Experiment 1)

Figure 3 shows the pattern of host preference over all experiments performed between 1996 and 2004 with weevils fed with the host plant from which they were sampled. The effect of population type was significant ($\chi^2 = 31.3$, 6 d.f., $P < 0.0001$). In Corsica (dotted and hatched bars), the mean proportion of eggs laid on *Onopordum* varied from 59% (CMA53) to 81% (OA23). Thus, overall, weevils preferred *Onopordum* in Corsica. Conversely, in Sardinia, the mean proportion of eggs laid on *Onopordum* varied from 8% for a naturally-*Cynara* feeding weevil population at a sympatric site (CMS27) to 53% for populations which naturally fed on *Onopordum* (OS52). Thus, regardless of their original host and location, Sardinian weevils generally preferred to oviposit on *Cynara*, or showed no preference (z -test, $z = -9.4$, $P < 0.0001$). However, within Sardinia, there was a significant difference in preferences between weevils from the two host plant origins, with populations naturally found using *Cynara* more strongly preferring *Cynara* compared to populations naturally found on *Onopordum* (with average proportion of eggs laid on *Onopordum* of, respectively 14% and 34%; $\chi^2 = 8.97$, 1 d.f., $P = 0.0027$).

Sympatric sites: association between host plant and preference (Experiment 1)

We specifically tested the effect of host at three sympatric sites (indicated Fig. 3 by horizontal lines linking populations). As weevils from these three sites had significantly different preferences ($F_{2,87} = 10.78$, $P < 0.001$), we tested

for the effect of *Host* within each site. At sites MA53 and MS16 there was no trend for a difference in preference between weevils sampled from the two hosts (MA53: $F_{1,14} = 0.004$, $P = 0.95$; MS16: $F_{1,49} = 0.027$, $P = 0.87$), and at site MS27 there was a large and significant trend for weevils from one host genus to prefer that same genus in experimental preference trials ($F_{1,21} = 5.12$, $P = 0.034$).

Test for induction of host preference in naive insects (Experiment 2)

There was no significant main effect of the weevils diet on their oviposition patterns ($\chi^2 = 0.64$, 1 d.f., $P = 0.43$) across all populations (Fig. 4). However, five out of seven populations showed the same trend of increasing preference towards the host they had previously experienced as a diet. Furthermore, there was a significant interaction of population and experimentally-controlled diet ($\chi^2 = 33.31$, 6 d.f., $P < 0.0001$). Host preference of weevils during oviposition trials was strongly and significantly influenced by previous experimentally-manipulated diet in only one population (CS32) ($F_{1,30} = 6.55$, $P = 0.016$). In a second population (OA22), there was a weaker and nonsignificant tendency for induction of preference ($F_{1,21} = 2.48$, $P = 0.13$), whereas experimental diet did not significantly influence host preference by weevils from other populations ($F < 0.69$, $P > 0.42$) (Fig. 4).

Relationship of preference distance to geographic distance in Experiment 1

Over the eight populations studied for host preference in 1996, no significant relationship between preference distance and geographic distance was found (permutation

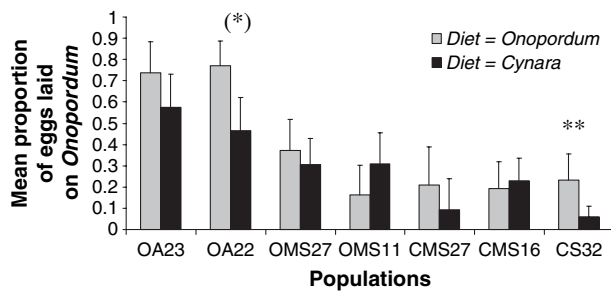


Figure 4 Effect of host population and diet on host preference. The bars indicate the proportion of eggs laid on *Onopordum illyricum* in host preference experiments. Weevils were sampled in the field in July 2002, overwintered in a cold chamber, fed with either host (black bars: *Cynara*; gray bars: *Onopordum*) in May 2003 and tested in June 2003. Sympatric sardinian populations OMS27 and CMS27 were sampled in 2003 and tested in 2004. Population OMS11 was sampled in both 2001 and 2002, and tested in 2002 and 2003. Error bars (SD) are given under the assumption of a Binomial distribution of the number of eggs laid on each host. Original host: Corsican *O. illyricum* (OA23 and OA22); Sardinian *O. illyricum* (OMS11, OMS27); Sardinian *Cynara cardunculus* (CMS27, CMS16, CS32). The number of females tested was above 10 per diet for populations OA23, OA22, OMS11, OMS27 and CMS16. It was between 4 on *Cynara* and 5 on *Onopordum* for population CMS27. Stars above a population indicate a significant effect of diet on its mean host preference. ** $P = 0.016$; * $P = 0.13$.

test, $r = -0.03$, $P = 0.89$) (Fig. 5A). The sign of the correlation was positive (but still nonsignificant) when only those pairs of populations collected on the same host species were considered ($r = 0.28$, permutation test, $P = 0.54$), and negative when we considered only those pairs of populations in which each member of the pair used a different host species ($r = -0.44$, permutation test, $P = 0.26$) (Fig. 5A). This last trend was essentially because of weevils at two sites (population OS14 on *Onopordum* and populations CS8 on *Cynara*), which showed unusually strong preferences for the hosts that they used (Fig. 3).

Enzyme polymorphism

There was a weak though significant differentiation among populations of the two islands considered together ($F_{st} = 0.040$, Fisher probability test, $P < 0.001$), as well as among Sardinian populations ($F_{st} = 0.022$, Fisher probability test, $P < 0.001$). The average F_{st} among pairs of populations was larger between populations on different hosts than between populations exploiting the same host (mean $F_{st} = 0.029$ and 0.017 , respectively). However, a hierarchical ANOVA (GDA) suggested that among-host differentiation was not significantly different from 0 ($\theta_p = 0.006$, CI obtained by bootstrapping over loci: -0.001 – 0.014) whereas within-host differentiation was significantly positive ($\theta_s = 0.025$, CI: 0.004 – 0.050).

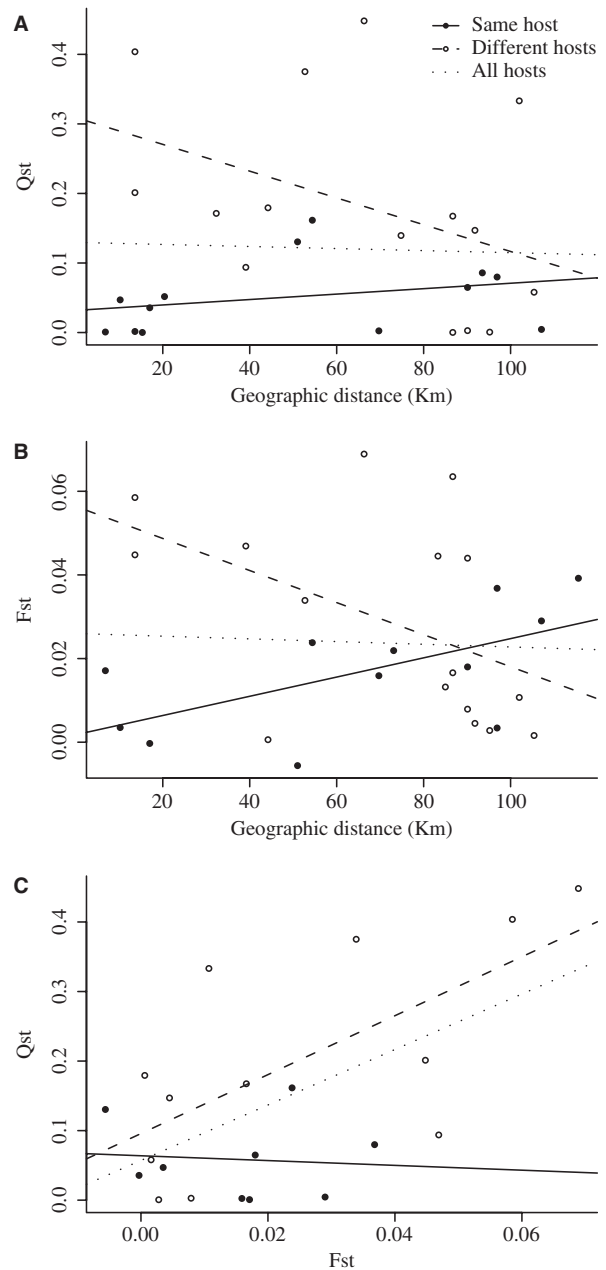


Figure 5 Relationship between various measures of divergence between pairs of populations within Sardinia. Gray symbols: pairs of populations exploiting the same host plant species. Dark symbols: pairs of populations exploiting different host plant species. Regression lines are purely indicative as most of the correlations are not significantly different from 0. (A) Host preference (Q_{st}) and geographic distances. Overall, $r = -0.03$, one-tailed $P = 0.89$; within same host-plant species: $r = 0.28$, $P = 0.54$; among host-plant species: $r = -0.44$, $P = 0.26$. (B) Genetic differentiation (F_{st}) and geographic distances. Overall, $r = -0.03$, $P = 0.91$; within same host plant species: $r = +0.61$, $P < 0.0001$; among host-plant species: $r = -0.49$, $P = 0.14$. (C) Host preference (Q_{st}) and genetic differentiation (F_{st}). Overall, $r = +0.59$, $P = 0.02$; within same host plant species: $r = -0.08$, $P = 0.74$; among host-plant species: $r = +0.67$, $P = 0.05$.

Within Sardinia, there was no significant correlation between genetic distance and geographic distance (Fig. 5B, $r = -0.03$, Mantel test, $P = 0.91$). However, F_{st} and geographic distance between sites became positively and significantly correlated when only those pairs of populations exploiting the same host were analyzed (Fig. 5B, $r = 0.61$, permutation test, $P < 0.0001$). On the other hand, when we considered only those pairs of populations collected on different host species, we found a (nonsignificant) negative correlation between F_{st} and geographical distance (Fig. 5B; $r = -0.49$, permutation test, $P = 0.14$), a pattern similar to the relationship between Q_{st} and geographic distance (Fig. 5A). Thus, for population pairs exploiting different host plants in Sardinia, the genetic differentiation between geographically closely located populations was just as high as that between populations separated by large distances.

Although the overall differentiation was small in Sardinia, a significant positive correlation was observed between preference distance Q_{st} and F_{st} (Fig. 5C, $r = 0.59$, Mantel test, $P = 0.02$), suggesting that host preference has affected the genetic structure of the weevil metapopulation, or vice versa. This relationship was even stronger when we analyzed only those pairs of populations sampled on different hosts ($r = 0.67$, permutation test, $P = 0.05$), whereas it was no longer significant when only same-host population pairs were considered ($r = -0.08$, permutation test, $P = 0.74$).

We used allozyme polymorphism to study the likely origin of Sardinian and Corsican populations. We used data from the present work and previously-published data on a subset of the same loci (Briese et al. 1996). We found that both Sardinian and Corsican populations were more closely related to populations specialized on *Cynara* sp. (western Italy and southern Spain), than to populations specialized on *Onopordum* sp. (N. Spain and S. France) (Fig. 6). This phylogeographic pattern gives an explanation for our finding that Sardinian weevils exhibited a general tendency to prefer *C. cardunculus*, regardless of the host they naturally used.

Discussion

We begin our discussion by drawing together our accumulated evidence from patterns of allozyme and preference variation to infer the current processes involved in generating spatial and temporal patterns of attack by our study species on its two host genera. Subsequently, we discuss the implications of our findings for gene flow and host-range evolution. We then ask how results such as ours may contribute to making informed decisions about the potential risks posed by exotic insects used in biocontrol programs.

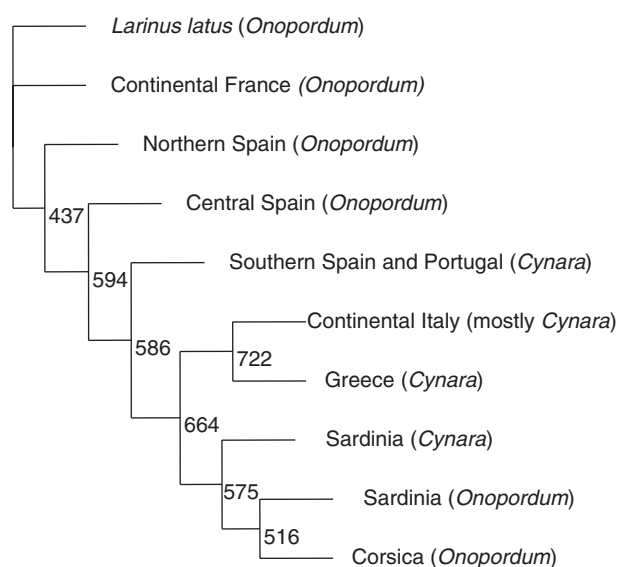


Figure 6 Distance tree based on Cavalli-Sforza genetic distances among Mediterranean populations of *Larinus cynarae*, based on enzyme polymorphism (seven loci). Bootstrap values are indicated at each node. The related species *Larinus latus*, which only feeds on *Onopordum* sp., is used as outgroup.

Preferences of Sardinian weevils

In contrast to the regional monophagy exhibited over most of its range, *L. cynarae* weevils exploit both host plant genera in Sardinia. However, *Cynara* plants were generally more heavily attacked than *Onopordum* (Fig. 2). The preference experiments under controlled conditions corroborated field observations. Overall, Sardinian weevils preferred *Cynara* to *Onopordum*. However, when given the choice, weevils from populations that used *Onopordum* in the field laid more eggs on this species than weevils from populations using exclusively *Cynara*. These experimental results show that behavioral differences exist among populations.

Positive correlation between genetic distance and preference distance

The present study is the first to show a quantitative relationship between a continuously varying host preference and a continuously varying genetic divergence. The relationship we found was a positive correlation (Fig. 5C). One can ask what are the mechanisms underlying this positive correlation between Q_{st} and F_{st} . First, marker polymorphism could be directly involved in host preference. Indeed, there is some evidence that allozyme polymorphism might not always be neutral with respect, e.g. to assortative mating (Feder and Filchak 1999). However, the same correlation pattern was observed when we used

microsatellite data (F. Justy and I. Olivieri, unpublished data). Therefore it is likely that the observed pattern does not reflect that of particular genes under selection. Another possibility is that genetic differentiation is a direct consequence of host preference: weevils from populations which exhibit different preference may be less likely to encounter each other than insects from populations with similar preference. In this case, gene flow among populations with different host preference would be more restricted compared to that among populations with similar preference. Alternatively, it could be argued that host preference, just as allozyme variation, is neutral and behaves just like any neutral marker (Jimenez-Ambriz et al. 2007, and references therein for examples of *Fst*–*Qst* studies). However, as differentiation at allozyme loci is much lower than differentiation for host preference, preference is most likely under diverging selection. Another possibility would be that host preference is not genetically determined and that *Qst* simply reflects phenotypic plasticity. However, in this case, the strong correlation between *Qst* and *Fst* would remain unexplained.

Although environmental influences on preference, such as the induction demonstrated here, are frequent in beetles, genetic influences typically exist alongside them, leading to significant heritability of oviposition preference (Tucic and Seslija 2007; and references therein) and rapid response to artificial selection (Fricke and Arnqvist 2007).

Other authors have shown how host preference might mediate genetic divergence between host-races (Rice 1985; Duffy 1996; Craig et al. 1997; Feder et al. 1997; Ferrari et al. 2006; Frantz et al. 2006). Indeed, assortative mating based on host preference is expected to lead to genetic differentiation (Feder et al. 1988, 1997; McPherson et al. 1988; Craig et al. 1993). Since *L. cynarae* do mate on their host plant, this mechanism is likely.

Host preference and genetic differentiation: a role for reinforcement

Assuming that *Fst* reflects current gene flow, our results suggest that, among populations on different hosts, gene flow among nearby sites is at least as low as that among distant sites, whereas among same-host populations isolation by distance occurs. Indeed, although the overall differentiation among populations is small, there is a tendency for pairs of populations using different hosts to be more genetically distinct than pairs using the same host. More importantly, the two types of population pairs show strikingly different patterns of association between *Fst* and geographic distance. In the Sardinian dataset, the significant positive correlation between *Fst* and geographic distance, expected under the standard isolation-by-distance scenario, is observed among same-host

population pairs. However, this correlation disappears or even becomes negative when we consider only population pairs using different hosts (Fig. 5B).

The trend toward a negative correlation between *Fst* or *Qst* with geographic distance among different-host populations suggests that these populations actually exchange fewer genes than populations further apart. One possible explanation for this pattern is that increased host fidelity has been directly selected for in areas of sympatry or parapatry, as a premating barrier to lessen cross-breeding between weevils associated with *Onopordum* and *Cynara*. Thus, the pattern could correspond to a process of reproductive reinforcement (Butlin 1987; Noor 1999) to reduce the production of less fit hybrids between populations specialized on alternative host plants. Note, however, that we have no evidence yet for hybrids having a low fitness.

The results from our host preference experiments suggest that (i) learning affects host preference differently across populations, and (ii) reinforcement does not systematically occur in sympatric populations (Fig. 3). This variation may be caused by the patterns of variation of the populations themselves in the field. Indeed, thistle or weevil populations are not stable entities. Throughout the 10 years of sampling, some populations have disappeared and/or they have been (re)colonized, suggesting that local extinctions or bottlenecks of plant and/or weevil populations are frequent (I. Olivieri, personal observation). When a population becomes either very scarce or temporarily extinct, it may be recolonized by immigrants from the same host or from the alternate host. When colonization occurs from the alternate host, this may blur the effect of reinforcement. However, we expect a bias towards same-host colonizations as occurs in other oligophagous insects (Hanski and Singer 2001).

Overall, the pattern of host preference appears as one of small isolated populations displaying a mosaic of levels of attack, with repeated attempts to colonize a novel host (*Onopordum*), seemingly leading to selection for reproductive isolation, as suggested by the unexpected patterns of local genetic differentiation. It will be very interesting to follow the evolution of these populations, some of which might prove to be a natural example of speciation mediated by reinforcement on host preference.

Phylogeographic scenario and ongoing adaptation on alternative hosts

Over most of its range *L. cynarae* is monophagous on either *Onopordum* or *Cynara*, even when both hosts are available. This monophagy is brought about by strong host preferences: in experimental trials French females laid 94% of their eggs on *Onopordum* and females from southern Spain specialized on *Cynara* laid 95% of their

eggs on plants of this genus (Y.D. and I.O., unpublished data). In an open-field experiment, females from Greece specialized on *C. cardunculus* did not lay any eggs on *Onopordum* (Briese et al. 1995).

The existing evidence suggests that Sardinia was colonized by *Cynara*-exploiting weevils. The higher field attack rates on *Cynara* compared to *Onopordum* (Fig. 2), in conjunction with the distance tree based on enzyme polymorphism (Fig. 6) indicate that these weevils were primarily adapted to *Cynara*. Further, most insects collected on *Onopordum* laid more eggs on *Cynara* than on *Onopordum* when given the choice (Fig. 3). This also supports the scenario of an ongoing host-shift from *Cynara* to *Onopordum*, as other studies have also found a host shift to be followed by a lingering preference for the traditional host remaining among insects using the novel host (Singer et al. 1993; Berlocher and Feder 2002).

If *L. cynarae* are indeed undergoing a host-shift from *Cynara* to *Onopordum*, they are returning to the host identified as the ancestral host of their taxonomic group (according to Briese et al. 1996). This would not be surprising. Janz and Nylin (1998) showed that, in butterflies, a higher tendency to recolonize ancestral hosts helps to explain the apparent large-scale conservatism in the patterns of association between insects and their host plants, patterns which at the same time are flexible on a more detailed level. There are several other examples of such evolutionary conservatism (Thompson 1993; Futuyma et al. 1994; Futuyma and Mitter 1996; Fox et al. 1997).

Our results confirm that the members of the Curculionid taxon Cleoninae can indeed undergo multiple colonizations and radiations on the Cynaroideae, as previously suggested by Zwölfer and Herbst (1988). Geographic variation of insect diet implies its rapid evolution (Singer 1971; Funk and Bernays 2001). Altogether, our current results confirm the great flexibility and evolutionary potential of host preference in these weevils, as has been shown in other insects (e.g. see Taber 1994; Feder et al. 1997; and Messina 2004).

Implications for biological control

Thistles are important weeds, rendering thistle-weevils potentially important biocontrol agents. Within thistles (tribe Cynarae) there are 16 species of economic importance as noxious weeds in several temperate countries (Schroder, 1980, cited in Petney 1988). *Onopordum* is an introduced pest in Australia, and subject to biological control by *Larinus latus*, a species closely related to *L. cynarae* (Michalakis et al. 1992). Two other seed-head weevils, *Larinus minutus* and *L. obtusus*, have been released in North America in the 1990s to control *Centaurea diffusa* (Groppe et al. 1990; Groppe 1992; Jordan

1995; Lang et al. 1996) and *Centaurea 'maculosa'* (or rather *C. stoebe*, Ochsman 1999). *Larinus curtus* has been introduced in California in 1992 as an agent against *Centaurea solstitialis* (Turner et al. 1988; Groppe et al. 1990; Sobhian and Fornasari 1994) (see <http://cecalaveras.ucdavis.edu/starthistle.htm>).

One of the most notorious examples of ill-advised biological control involves yet another thistle-head weevil, *Rhinocyllus conicus*, that was introduced against slender thistles (*Carduus pycnocephalus* and *C. tenuiflorus*) from 1968 onwards in the United States and Canada, and that was later found attacking rare, endemic species of the native American flora (Louda et al. 1997, 2005; Strong 1997; Louda 1998; Russell and Louda 2005, Russell et al. 2007).

The history of *R. conicus* shows the importance of understanding the ecological and evolutionary causes and consequences of host-specificity and host shifts prior to making artificial introductions. Despite this cautionary tale, biological control research is continuing unabated. When control is successful its economic impact can be enormous, as in the recent dramatic success of an introduced weevil in clearing water hyacinth from Lake Victoria (Wilson et al. 2007).

Evidently, one should be more cautious when using insects for biocontrol than were the enthusiasts who introduced *R. conicus*, which was already known to have a fairly wide host range (Strong 1997). To assess the risk to native species posed by biocontrol agents, we need to be able to predict their likely evolutionary trajectories. How can this be approached? Recent reviews by Hufbauer and Roderick (2005) and Sheppard et al. (2005) express considerable optimism that the problems are now well-enough understood that if current knowledge were applied uniformly, attack on nontarget plants could be effectively avoided. For example, these authors note that regulations now require introductions to be made from a specific population that has been tested for its potential host range, not just from a species from which some populations have been tested.

There are still, however, some very basic questions to which we do not have answers, such as: 'is there a lower risk when a sample is taken from a strictly monophagous species than from a strictly monophagous population of a species with geographic variation of diet?' (Singer 2004). Although it might seem intuitively obvious that insects in taxonomic groups with strictly monophagous species are less likely to indulge in host shifts, this might still not be true. In groups of strictly monophagous species, each host shift must have been associated with a speciation event. This is true regardless of the direction of cause and effect, i.e., whether the host shifts trigger the speciation events or whether the speciation events facilitate the host shifts.

But this does not necessarily mean that host shifts are rarer in groups with strict monophagy. It could be, on the contrary, that these groups have higher rates of speciation but the same rate of host-shifting as groups containing regionally-monophagous species. This is a testable hypothesis (Singer 2004).

Even if we knew whether we should restrict the search for biocontrol agents to totally monophagous species or also include regional monophagy, the present study illustrates the practical difficulty of classifying species as strictly or regionally monophagous. If *L. cynarae* were studied superficially, it would probably be recorded as completely monophagous. If the study were extended broadly enough geographically, the weevil would be recorded as using two hosts, but always locally monophagous. It is only with luck and extensive work that one finds there are spots in its distribution where its diet is fluctuating, flexible, and probably rapidly-evolving. How many strictly monophagous species are there, and how many that are recorded as monophagous would turn out not to be so with sufficient study? In any case, it seems that weevils contain both species that are strictly monophagous and those that are regionally so, as in the present case.

In the case of *L. cynarae*, the more detailed the investigation undertaken, the broader and more flexible the diet appears to be. However, there are cases where the exact opposite occurs and detailed molecular investigation reveals a supposed generalist insect species as a cluster of cryptic species with narrow diets. Hebert et al. (2004) titled their DNA-barcoding study of neotropical skippers 'Ten species in one' while Fumanal et al. (2004a,b) discovered that an apparently generalist European weevil actually comprised two morphologically identical species, a generalist and a specialist. When this occurs, previously unsuspected candidate biocontrol agents can be revealed and made available for study. Overall, recent work including that reported here, suggests that even in insect groups regarded as suitable for biological control, the factors that influence host range may not yet be well-enough understood to give us the necessary confidence to predict future evolution of introduced agents. Nonetheless, we consider that pursuit of the ability to make these predictions remains a worthwhile enterprise.

Acknowledgments

Logistic support for early host preference experiments was provided by CSIRO Biological Control Unit of Montpellier. M. Volovitch, J. Mangeant, A. Dobson, A. Olivieri, M.-C. Quillet, I. Bonnin, B. Colas, and P. Belladj provided practical as well as moral support in the field. D. Briese and C. Espiau provided the original dataset

on enzyme polymorphism for mainland populations. M. Marquine, provided technical help for enzyme polymorphism study. Discussions with J. Shykoff, A. Sheppard, D. Briese, C. Espiau, and T. Thomann were very helpful. Benoît Facon helped edit a latest version of the manuscript. M. Kirkpatrick helped a lot in clarifying the results and the ideas presented in this paper. Comments from two anonymous reviewers were very helpful. Financial support was provided by the Ministère de l'Environnement. SM was funded by a Marie Curie European Grant. YM acknowledges support from CNRS and IRD. This is publication ISEM-2007-141 of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier.

Literature cited

- Baayen, R. H. 2008. *Analyzing Linguistic Data: A Practical Introduction to Statistics*. Cambridge University Press, New York.
- Bates, D., and D. Sarkar. 2007. *Lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes*. URL <http://cran.r-project.org>. R package version 0.99875-2.
- Berlocher, S. H., and J. L. Feder. 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology* **47**:773–815.
- Bernays, E. A., and R. F. Chapman. 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman & Hall, Inc., New York, London, 312 pp.
- Bonnin, I., J.-M. Prosperi, and I. Olivieri. 1996. Comparative spatial structure of markers and quantitative characters in a selfing plant species, *Medicago truncatula* (Leguminosae). *Genetics* **143**:1795–1805.
- Briese, D. T. 1996. Life history of the *Onopordum capitulum* weevil *Larinus latus* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* **105**:454–463.
- Briese, D. T., A. W. Sheppard, and J. M. Reifenberg. 1995. Open-field-host-specificity testing for potential biological control agents of *Onopordum* thistles. *Biological Control* **5**:158–166.
- Briese, D. T., C. Espiau, and A. Pouchot-Lermans. 1996. Micro-evolution in the weevil genus *Larinus*: the formation of host biotypes and speciation. *Molecular Ecology* **5**:531–545.
- Bush, G. L. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:285–288.
- Butlin, R. 1987. A new approach to sympatric speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **2**:310–311.
- Craig, T. P., J. K. Itami, W. G. Abrahamson, and J. D. Horner. 1993. Behavioral evidence for host-race formation in *Eurostigma solidaginis*. *Evolution* **47**:1696–1710.
- Craig, T. P., J. D. Horner, and J. K. Itami. 1997. Hybridization studies on the host races of *Eurostigma solidaginis*: implications for sympatric speciation. *Evolution* **51**:1552–1560.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. John Wiley, New York.

- Dres, M., and J. Mallet. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **357**:471–492.
- Duffy, J. E. 1996. Species boundaries, specialization, and the radiation of sponge-dwelling alpheid shrimp. *Biological of the Linnean Society* **58**:307–324.
- Emelianov, I., M. Dres, W. Baltensweiler, and J. Mallet. 2001. Host-induced assortative mating in host races of the larch budmoth. *Evolution* **55**:2002–2010.
- Emelianov, I., F. Marec, and J. Mallet. 2004. Genomic evidence for divergence with gene flow in host races of the larch budmoth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **271**:97–105.
- Feder, J. L., and K. E. Filchak. 1999. It's about time: the evidence for host plant-mediated selection in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*, and its implications for fitness trade-offs in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **91**:211–225.
- Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G. L. Bush. 1988. Genetic differentiation between sympatric host races of the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Nature* **336**:61–64.
- Feder, J. L., S. B. Opp, B. Wlazlo, K. Reynolds, W. Go, and S. Spisak. 1994. Host fidelity is an effective pre-mating barrier between sympatric races of the apple maggot fly. *Proceeding of the National Academy of Sciences U S A* **91**:7990–7994.
- Feder, J. L., J. B. Roethele, B. Wlazlo, and S. H. Berlocher. 1997. Selective maintenance of allozyme differences among sympatric host races of the apple maggot fly. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **94**:11417–11421.
- Feder, J. L., S. H. Berlocher, J. B. Roethele, H. Dambroski, J. J. Smith, W. L. Perry, V. Gavrilovic et al. 2003. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis*. *Proceeding of the National Academy of Sciences U S A* **100**:10314–10319.
- Felsenstein, J. 1994. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, WA.
- Ferrari, J., H. C. J. Godfray, A. S. Faulconbridge, K. Prior, and S. Via. 2006. Population differentiation and genetic variation in host preference among pea aphids from eight host plant genera. *Evolution* **60**:1574–1584.
- Fox, L. R., and P. A. Morrow. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science* **211**:887–893.
- Fox, C. W., R. C. Stillwell, A. R. Amarillo-S, M. E. Czesak, and F. J. Messina. 2004. Genetic architecture of population differences in oviposition behavior of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology* **17**:1141–1151.
- Frantz, A., M. Plantegenest, L. Mieuze, and J. C. Simon. 2006. Ecological specialization correlates with genotypic differentiation in sympatric host-populations of the pea aphid. *Journal of Evolutionary Biology* **19**:392–401.
- Fricke, C., and G. Arnqvist. 2007. Rapid adaptation to a novel host in a seed beetle (*Callosobruchus maculatus*): the role of sexual selection. *Evolution* **61**:440–454.
- Fumanal, B., J.-F. Martin, R. Sobhian, A. Blanchet, and M.-C. Bon. 2004a. Host range of *Ceutorhynchus assimilis* (Coleoptera: Curculionidae), a candidate for biological control of *Lepidium draba* (Barssicaceae) in the USA. *Biological Control* **30**:598–607.
- Fumanal, B., J. F. Martin, and M. C. Bon. 2005. High throughput characterization of insect morphocryptic entities by a non-invasive method using direct-PCR of fecal DNA. *Journal of Biotechnology* **119**:15–19.
- Funk, D. J. 1998. Isolating a role for natural selection in speciation: host adaptation and sexual isolation in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles. *Evolution* **198**:1744–1759.
- Funk, D. J., and E. A. Bernays. 2001. Geographic variation in host specificity reveals host range evolution in *Uroleucon ambrosiae* aphids. *Ecology* **82**:726–739.
- Futuyma, D. J., and C. Mitter. 1996. Insect–plant interactions: the evolution of component communities. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* **351**:1361–1366.
- Futuyma, D. J., J. S. Walsh, T. Morton, D. J. Funk, and M. C. Keese. 1994. Genetic variation in a phylogenetic context: responses of two specialized leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) to host plants of their congeners. *Journal of Evolutionary Biology* **7**:127–146.
- Gotoh, T., and M. Kubota. 1997. Population dynamics of the citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) in Japanese pear orchards. *Experimental and Applied Acarology* **21**:343–356.
- Groppe, K. 1992. *Larinus obtusus* Gyll. (Col.: Curculionidae): A Candidate for Biological Control of Diffuse and Spotted Knapweed. International Institute of Biology control, Délé-mont, Switzerland, 46 pp.
- Groppe, K., R. Sobhian, and J. Kashefi. 1990. A field experiment to determine host specificity of *Larinus curtus* Hochhut (Coleoptera: Curculionidae) and *Urophora sirunaseva* Hg (Diptera, Tephritidae), candidates for biological control of *Centaurea solstitialis* L. (Asteraceae) and *Larinus minutus* Gyllenhal, a candidate for biological control of *Centaurea maculosa* Lam. and *Centaurea diffusa* Lam. *Journal of Applied Entomology* **110**:300–306.
- Hanski, I., and M. C. Singer. 2001. Extinction-colonization dynamics and host plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist* **158**:341–353.
- Hawthorne, D. J., and S. Via. 2001. Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature* **412**:904–907.
- Hebert, P. D. N., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, and W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A* **101**:14812–14817.

- Hufbauer, R. A., and G. K. Roderick. 2005. Microevolution in biological control: mechanisms, patterns and processes. *Biological Control* **35**:227–239.
- Janz, N., and S. Nylin. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution* **52**:486–502.
- Jimenez-Ambriz, G., C. Petit, I. Bourrie, S. Dubois, I. Olivieri, and O. Ronce. 2007. Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. *New Phytologist* **173**:199–215.
- Jordan, K. 1995. Host specificity of *Larinus minutus* Gyll. (Col., Curculionidae), an agent introduced for the biological control of diffuse and spotted knapweed in North America. *Journal of Applied Entomology* **119**:689–693.
- Landolt, P. J., and T. W. Phillips. 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual Reviews of Entomology* **42**:371–391.
- Lang, R. F., J. M. Story, and G. L. Piper. 1996. Establishment of *Larinus minutus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) for biological control of diffuse and spotted knapweed in the western United States. *Pan-Pacific Entomologist* **72**:209–212.
- Le Corre, V., and A. Kremer. 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics* **164**:1205–1219.
- Lewis, P. O., and D. Zaykin. 2001. *Genetic Data Analysis: Computer Program for the Analysis of Allelic Data. Version 1.0 (D16c)*. Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Louda, S. M. 1998. Population growth of *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) on two species of native thistles in prairie. *Environmental Entomology* **27**:834–841.
- Louda, S. M., D. Kendall, J. Connor, and D. Simberloff. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science* **277**:1088–1090.
- Louda, S. M., T. A. Rand, A. E. Arnett, A. S. McClay, K. Shea, and A. K. McEachern. 2005. Evaluation-of ecological risk to populations of a threatened plant from an invasive biocontrol insect. *Ecological Applications* **15**:234–249.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalised regression approach. *Cancer Research* **27**:209–220.
- Martelli, M. 1948. Osservazioni su due species del genere *Larinus* Germ. *Redia* **33**:221–286.
- McCoy, K. D., T. Boulinier, C. Tirard, and Y. Michalakis. 2001. Host specificity of a generalist parasite: genetic evidence of sympatric host races in the seabird tick *Ixodes uriae*. *Journal of Evolutionary Biology* **14**:395–405.
- McCullagh, P., and J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London.
- McKay, J. K., and R. G. Latta. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:285–291.
- McPheron, B. A., D. C. Smith, and S. H. Berlocher. 1988. Genetic differences between host races of *Rhagoletis pomonella*. *Nature* **336**:64–66.
- Messina, F. J. 2004. How labile are the egg-laying preferences of seed beetles? *Ecological Entomology* **29**:318–326.
- Michalakis, Y., D. T. Briese, and A. W. Sheppard. 1992. The taxonomic status of *Larinus cynarae* F. and *Larinus latus* Herbst (Coleoptera: Curculionidae), and its implications for the biological control of *Onopordum* (Asteraceae: cardueae) in Australia. *Biocontrol Science and Technology* **2**:275–280.
- Michalakis, Y., A. W. Sheppard, V. Noël, and I. Olivieri. 1993. Population structure of a herbivorous insect and its host plant on a microgeographic scale. *Evolution* **47**:1611–1616.
- Noor, M. A. F. 1999. Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity* **83**:503–508.
- Nosil, P., B. J. Crespi, and C. P. Sandoval. 2002. Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. *Nature* **417**:440–443.
- Nosil, P., B. J. Crespi, R. Gries, and G. Gries. 2007. Natural selection and divergence in mate preference during speciation. *Genetica* **129**:309–327.
- Ochsmann, J. 1999. Chromosomenzahlen einiger europäischer *Centaurea*-Sippen (Asteraceae). *Haussknechtia* **7**:59–65.
- Petney, T. N. 1988. Influence of insect attack on reproductive potential of thistle species in Jordan. *Entomologia Generalis* **14**:25–35.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. Springer, New York.
- Raymond, M., and F. Rousset. 1995. GENEPOP (ver. 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**:248–249.
- Rice, W. R. 1985. Disruptive selection on habitat preference and the evolution of reproductive isolation: an exploratory experiment. *Evolution* **39**:645–656.
- Russell, F. L., and S. M. Louda. 2005. Indirect interaction between two native thistles mediated by an invasive exotic floral herbivore. *Oecologia* **146**:373–384.
- Russell, F. L., S. M. Louda, T. A. Rand, and S. D. Kachman. 2007. Variation in herbivore-mediated indirect effects of an invasive plant on a native plant. *Ecology* **88**:413–423.
- Sheppard, A. W., R. D. van Klinken, and T. A. Heard. 2005. Scientific advances in the analysis of direct risks of weed biological control agents to nontarget plants. *Biological Control* **35**:215–226.
- Singer, M. C. 1971. Evolution of food plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution* **25**:383–387.
- Singer, M. C. 2004. Oviposition preference: its definition, measurement, correlates and its use in assessing risks of host shifts. In J. M. Cullen et al., eds. *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*, pp. 235–244. CSIRO Entomology, Canberra.
- Singer, M. C., and C. Parmesan. 1993. Sources of variations in patterns of plant–insect association. *Nature* **361**:251–253.
- Singer, M. C., D. Ng, and C. D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring

- performance within a single insect population. *Evolution* **42**:977–985.
- Singer, M. C., C. D. Thomas, and C. Parmesan. 1993. Rapid human-induced evolution of insect–host associations. *Nature* **366**:681–683.
- Sobhian, R., and L. Fornasari. 1994. Biology of *Larinus curtus* Hochhut (Coleoptera: Curculionidae), a European weevil for biological control of yellow starthistle, *Centaurea solstitialis* L. (Asteraceae), in the United States. *Biological Control* **4**:328–335.
- Strong, D. R. 1997. Fear no weevil? *Science* **277**:1058–1059.
- Taber, S. W. 1994. Labile behavioral evolution in a genus of agricultural pests: the *Rhopalosiphum* plant lice (Hemiptera: Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America* **87**:311–320.
- Thompson, J. N. 1993. Preference hierarchies and the origin of geographic specialization in host use in swallowtail butterflies. *Evolution* **47**:1585–1594.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Tucic, N., and D. Seslija. 2007. Genetic architecture of differences in oviposition preference between ancestral and derived populations of the seed beetle *Acanthoscelides obtectus*. *Heredity* **98**:268–273.
- Via, S. 1999. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution* **53**:1446–1457.
- Via, S. 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:381–390.
- Weir, B. S., and C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**:1358–1370.
- Wilson, J. R. U., O. Ajuonu, T. D. Center, M. P. Hill, M. H. Julien, F. F. Katagira, P. Neuenschwander *et al.* 2007. The decline of water hyacinth on Lake Victoria was due to biological control by *Neochitina* spp. *Aquatic Botany* **87**:90–93.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**:323–354.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2. The Theory of Gene Frequencies*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Xie, X. F., J. Rull, A. P. Michel, S. Velez, A. A. Forbes, N. F. Lobo, M. Aluja, and J. L. Feder. 2007. Hawthorn-infesting populations of *Rhagoletis pomonella* in Mexico and speciation mode plurality. *Evolution* **61**:1091–1105.
- Zwölfer, H., and J. Herbst. 1988. Präadaptation, wirtskreiserweiterung und parallel-cladogenese in der evolution von phytophagen insekten. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionforschung* **26**:320–340.

Appendix

Allele frequencies in each population for each of 10 allozyme loci in Sardinia and Corsica). *n*, number of individuals sampled per population and locus (number of genes sampled = 2*n*). Populations CS20, MS16, CS8, and CS12 : weevils were sampled from *Cynara* flowerheads in Sardinia; OS4, OS2, OS21, OS14 :weevils were sampled from *Onopordum* flowerheads in Sardinia; OA22 and OA23 : weevils were sampled from *Onopordum* flowerheads in Corsica.

Loci	Alleles	Populations									
		<i>Cynara cardunculus</i>				<i>Onopordum illyricum</i>					
		CS8	CS12	CM16	CS20	OS2	OS4	OS14	OS21	OA22	OA23
Idh											
(n)		28	41	24	36	28	35	14	16	31	25
	E	0.107	0.110	0.063	0.083	0.125	0.171	0.250	0.031	0.307	0.300
	F	0.000	0.000	0.021	0.000	0.089	0.014	0.000	0.094	0.000	0.000
	G	0.786	0.732	0.771	0.861	0.750	0.729	0.750	0.719	0.532	0.380
	I	0.107	0.159	0.146	0.056	0.036	0.086	0.000	0.156	0.161	0.320
Mdh2											
(n)		28	44	30	37	30	39	14	16	35	33
	B	1.000	1.000	0.983	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	C	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PGM											
(n)		28	41	22	36	29	38	13	15	35	28
	A	0.018	0.061	0.046	0.028	0.052	0.013	0.039	0.033	0.029	0.036
	B	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.000
	C	0.964	0.939	0.909	0.972	0.948	0.987	0.923	0.967	0.929	0.964
	E	0.018	0.000	0.046	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000
	H	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.039	0.000	0.000	0.000

Appendix (Continued)

Loci	Alleles	Populations									
		<i>Cynara cardunculus</i>				<i>Onopordum illyricum</i>					
		CS8	CS12	CM16	CS20	OS2	OS4	OS14	OS21	OA22	OA23
GOT1											
(n)		28	44	29	37	30	39	14	16	35	33
	A	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	B	0.036	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.015
	C	0.893	0.796	0.810	0.878	0.867	0.859	0.821	0.875	0.957	0.970
	G	0.071	0.182	0.190	0.122	0.133	0.128	0.179	0.125	0.043	0.015
ME											
(n)		28	44	28	37	30	39	14	16	35	33
	A	0.143	0.023	0.000	0.068	0.017	0.013	0.036	0.000	0.000	0.030
	B	0.696	0.932	0.893	0.716	0.967	0.833	0.929	0.969	0.986	0.939
	C	0.161	0.046	0.107	0.216	0.017	0.154	0.036	0.031	0.014	0.030
PGI											
(n)		28	44	30	37	30	39	14	16	35	33
	C	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.000	0.107	0.000	0.043	0.000
	D	0.018	0.000	0.067	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.015
	E	0.982	1.000	0.933	0.973	0.983	1.000	0.893	1.000	0.929	0.939
	H	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.046
	I	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000
Sod1											
(n)		28	44	30	37	30	39	14	16	35	33
	A	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015
	C	1.000	1.000	0.983	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.985
Sod2											
(n)		28	44	30	37	30	39	14	16	35	33
	A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.063	0.000	0.000
	C	1.000	1.000	1.000	1.000	0.983	1.000	1.000	0.938	1.000	1.000
HK											
(n)		28	38	30	28	30	37	14	16	34	32
	A	0.000	0.040	0.000	0.089	0.067	0.027	0.286	0.188	0.088	0.125
	B	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.031	0.000	0.000
	C	0.911	0.908	0.967	0.911	0.850	0.865	0.643	0.781	0.794	0.813
	E	0.089	0.053	0.033	0.000	0.083	0.108	0.071	0.000	0.118	0.063
Mdh1											
(n)		26	30	30	37	28	39	14	15	33	30
	A	0.077	0.050	0.033	0.000	0.000	0.039	0.000	0.000	0.000	0.000
	B	0.000	0.033	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	C	0.885	0.883	0.933	1.000	0.911	0.910	1.000	0.967	0.985	1.000
	D	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000
	E	0.019	0.033	0.017	0.000	0.089	0.051	0.000	0.033	0.000	0.000

Le choix de partenaire

Résumé : Dès 1871, Darwin étudie les conséquences évolutives du choix de partenaire, et fonde les bases d'une thématique de recherche fructueuse autour de la sélection sexuelle. Aujourd'hui encore, il s'agit d'un domaine de recherche très actif et le rôle du choix de partenaire dans l'évolution de nombreux organismes n'est plus remise en question, comme elle a pu l'être autrefois. Malgré ce constat, le choix de partenaire reste paradoxalement un processus mal compris. On peut parler de choix de partenaire dès lors qu'un individu influence la probabilité de fusionner ses gamètes avec ceux d'un individu particulier, plutôt qu'avec ceux d'autres individus. C'est un processus complexe qui découle de l'évolution des préférences sexuelles. Ces dernières regroupent l'ensemble des propriétés sensorielles et comportementales qui influencent la propension des individus à s'apparier avec certains phénotypes, et les mécanismes fondamentaux à la base de ces préférences sont malheureusement mal connus. Les études actuelles ne s'intéressent, pour la plupart, qu'à certains aspects de ces préférences ; pourtant, les différentes propriétés utilisées pour caractériser les préférences ne semblent pas être indépendantes les unes des autres. De plus, pour évaluer le rôle du choix de partenaire dans l'évolution, il faut pouvoir déterminer l'influence de ce facteur dans le processus plus global de formation des couples qui dépend aussi d'autres déterminants. En particulier, la compétition peut fortement modifier la structure des appariements dans la population et les préférences sexuelles peuvent elles-mêmes engendrer de la compétition. Tout ceci nous amène donc à réfléchir sur la façon d'étudier le choix de partenaire d'un point de vue expérimental et théorique. Un ensemble d'études effectuées au cours de ma thèse sur les préférences sexuelles vis-à-vis de la morphologie corporelle chez l'Homme permet d'illustrer cette réflexion. Plus globalement, considérer le choix de partenaire au travers du processus de formation des couples comme il a été proposé par des économistes semble rendre possible une approche intégrée de ce système complexe.

Mots-clés : évolution, écologie comportementale, sélection sexuelle, choix de partenaire, compétition, structure d'appariement, Homme, taille corporelle, indice de masse corporelle.

Mate choice

Abstract : In 1871, Darwin introduced sexual selection and presented it as a strong selective force driven by mate choice, among other processes. Research on mate choice is still very active today and whether mate choice can affect evolution of many organisms is not a subject of argument anymore, as it has been in the past. Despite this, mate choice remains a poorly understood process. Mate choice refers to situations where an individual can influence the probability of fusing its gametes with gametes from a given individual, rather than with those from others. It is a complex process caused by the evolution of mating preferences. The latter encompasses all sensory and behavioural properties which influence propensity of individuals to mate with certain phenotypes. The fundamental mechanisms underlying these preferences are unfortunately poorly understood. Most current studies focus only on a single aspect of these preferences ; yet, the different properties used to define preferences appear dependent on each other. In addition, to assess the relevance of mate choice in evolution, it is necessary to be able to identify its role in the global process of pair formation, which is also under the influence of other components. In particular, competition can strongly influence mating patterns and sexual preferences can themselves induce such competition. All this led me to consider how to study mate choice both from an empirical and a theoretical point of view. My studies focusing on sexual preferences for human body shape illustrate this reasoning. More generally, considering mate choice throughout the process of pair formation, as suggested by economists, appears to offer the opportunity to integrate all components acting in this complex system.

Key words : evolution, behavioural ecology, sexual selection, mate choice, competition, mating pattern, human, stature, body mass index.

Laboratoire : UMR CNRS 5554 : Institut des Sciences de l'Évolution, Université Montpellier II, CC065, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France.