N° d'ordre Année 2005

THESE

Présentée devant L'université Claude Bernard - Lyon I

pour l'obtention du
Diplôme de Doctorat
(arrêté du 25 avril 2002)

Soutenue publiquement le 19 septembre 2005

par

Aurélie COHAS

CAUSES EVOLUTIVES DES PATERNITES HORS-COUPLE CHEZ LES ESPECES SOCIALEMENT MONOGAMES

L'EXEMPLE DE LA MARMOTTE ALPINE (*Marmota marmota*)

Directeur de thèse : D. ALLAINE

Jury

M. Dominique ALLAINE
M. Franck COURCHAMP
M. Jean-Michel GAILLARD
M. Bart KEMPENAERS
M. Anders MØLLER
M. Gabriele SORCI

UMR CNRS 5558
Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive
Université Claude Bernard - Lyon I - Bâtiment G. Mendel
43, boulevard du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne

RESUME

Chez les vertébrés monogames, la présence de paternités hors-couple a conduit à dissocier monogamie sociale et génétique. Mais, si les mâles ont intérêt à former un couple tout en cherchant des partenaires sexuels additionnels, leur succès reproducteur étant contraint par le nombre de partenaires sexuels, expliquer la recherche active de paternités hors-couple par les femelles est un défi, leur succès reproducteur n'étant que rarement limité par le nombre de partenaires. Les paternités hors-couple pourraient permettre aux femelles d'ajuster le choix du partenaire par l'obtention de bénéfices phénotypiques ou génétiques. Ce travail consiste à tester cette hypothèse chez un mammifère socialement monogame, la marmotte alpine, *Marmota marmota*. En effet, être cocufié et obtenir des paternités hors-couple dépend des caractéristiques génétiques des mâles. Les caractéristiques génétiques des jeunes hors-couple s'en trouvent affectées et la valeur sélective de ces jeunes est supérieure à celle des jeunes du couple. Ces résultats confirment l'obtention par les femelles de bénéfices génétiques par les paternités hors-couple et pourraient remettre en cause la vision de la sélection sexuelle chez les espèces socialement monogames.

Mots-clés : marmotte, *Marmota marmota*, système d'appariement, monogamie, paternités hors-couple, bénéfices génétiques, valeur sélective, bons gènes, apparentement, consanguinité.

ABSTRACT

In monogamous vertebrates, extra-pair paternities lead to the distinction between social and genetic monogamy. However, if benefits obtain by males from establishing a pair bond while searching additional sexual partners are straightforward, their reproductive success being constrained by the number of partners, while females actively search extra-pair paternities is still unclear, their reproductive success rarely being constrained by the number of partners. Extra-pair paternities are thought to allow females to adjust their mate choice through acquisition of phenotypic or genetic benefits. The goal of this work is to test this hypothesis in a socially monogamous mammal, the alpine marmot, *Marmota marmota*. And, indeed, being cuckolded and gaining extra-pair paternities depend on males' genetic characteristics. Extra-pair young genetic characteristics are altered and their selective value is superior to the one of within-pair young. These results confirm the acquisition of genetic benefits by females through extra-pair paternities and could modify the vision of sexual selection in socially monogamous species.

Keywords : marmot, *Marmota marmota*, mating system, monogamy, extra-pair paternity, genetic benefits, fitness, good genes, relatedness, inbreeding.

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I	
Président de l'Université Vice-Président du Conseil Scientifique Vice-Président du Conseil d'Administration Vice-Présidente du Conseil des Études et de la vie universitaire Secrétaire Général	**M. le Professeur L. COLLET** M. le Professeur J.F. MORNEX M. le Professeur R. GARRONE M. le Professeur G. ANNAT M. M. GIRARD
SECTEUR SANTE	
Composantes UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche UFR de Médecine Lyon-Nord UFR de Médecine Lyon-Sud UFR d'Odontologie Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques Institut Techniques de Réadaptation Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	 Directeur : M. le Professeur D. VITALDURAND Directeur : M. le Professeur X. MARTIN Directeur : M. le Professeur F. MAUGUIERE Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY Directeur : M. O. ROBIN Directeur : M. le Professeur F. LOCHER Directeur : M. le Professeur L. COLLET Directeur : M. le Professeur P. FARGE
SECTEUR SCIENCES	
Composantes UFR de Physique UFR de Biologie UFR de Mécanique UFR de Génie Électrique et des Procédés UFR Sciences de la Terre UFR de Mathématiques UFR d'Informatique UFR de Chimie Biochimie UFR STAPS Observatoire de Lyon Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de Lyon IUT A IUT B Institut de Science Financière et d'Assurances	 Directeur : M. le Professeur A. HOAREAU Directeur : M. le Professeur H. PINON Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID Directeur : M. le Professeur A. BRIGUET Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE Directeur : M. le Professeur M. CHAMARIE Directeur : M. le Professeur M. EGEA Directeur : M. le Professeur J.P. SCHARFF Directeur : M. le Professeur R. MASSARELLI Directeur : M. le Professeur R. BACON Directeur : M. le Professeur J. LIETO Directeur : M. le Professeur M.C. COULET Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS

Table des matières

Tables des figures xi

Liste des tableaux xv

Préambule 1

Partie I Introduction générale 3

Chapitre 1 Sélection sexuelle et Rôle des sexes 5

1. De l'importance de la reproduction 6
2. De la sélection naturelle à la sélection sexuelle 6
3. Compétition entre mâles et choix femelle : Origine et évolution 8
   3.1. Des contraintes imposées par le sexe 9
      3.1.1. L'anisogamie 9
      3.1.2. Degré de certitude quant à la parenté 10
      3.1.3. Investissement parental et potentiel de reproduction 10
   3.2. Des conséquences sur la stratégie de reproduction à adopter 11
      3.2.1. Quantité versus qualité 11
      3.2.2. Concourir versus choisir 11

Chapitre 2 De la monogamie sociale… 13

1.La monogamie : un concept ambigu 14
   1.1. Une définition problématique 14
   1.2. De la vision espèce centrée à la vision individu centré 17
2. Pourquoi la monogamie sociale ? 18
   2.1. Scénarii évolutifs conduisant à la monogamie sociale 19
      2.1.1. Monogamie sociale et soins paternels 20
      2.1.2. Monogamie sociale et conditions écologiques 22
   2.2. Des monogamies sociales… 25

Chapitre 3…A la monogamie génétique 27

1. La monogamie génétique : fantasme ou réalité 28
1.1. L'avènement de la génétique moléculaire ou les illusions perdues 28
1.2. Quand l'exception devient la règle 29
2. Rôle de chacun des sexes dans la recherche de paternités hors-couple 42
2.1. Rôle des mâles dans la recherche de paternités hors-couple 42
2.2. Rôle des femelles dans la recherche de paternités hors-couple 43
3. Quelles fonctions pour les paternités hors-couple ? 47
3.1. Des bénéfices évidents pour les mâles 47
3.2. Mais quels bénéfices pour les femelles ? 47
3.2.1. Bénéfices matériels 48
3.2.2. Assurer la fertilisation 51
3.2.3. Obtenir la meilleur configuration génétique 55
3.2.3.1. Obtenir des « bons gènes » 58
3.2.3.2. Obtenir des « gènes compatibles » 62
3.2.3.3 « Bons gènes » versus « gènes compatibles 69
3.2.3.4. Mécanismes d'obtention des « bons gènes » et des « gènes compatibles 71
3.2.4. Obtenir des gènes diversifiés 74
4. Quels coûts aux paternités hors-couple? 78
4.1. Des coûts communs aux mâles et aux femelles 79
4.2. Des coûts pour les femelles 80
4.2.1. Agression physique 80
4.2.2. Réduction des soins paternels 81
4.3. Des coûts pour les mâles 85
4.3.1. Apport de soins paternels à des jeunes étrangers 85
4.3.2. Préserver sa paternité 86
5. Quelles contraintes à l'obtention de paternités hors-couple? 90
5.1. Quelques contraintes proposées 91
5.1.1. Phylogénie 91
5.1.2. Densité de reproducteurs 92
5.1.3. Synchronie de la reproduction 95
5.1.4. Diversité génétique 99
5.2. Hiérarchisation des contraintes proposées 100

Partie II Matériels et Méthodes 103

Chapitre 1 La marmotte alpine 105

1. Organisation socio-spatiale 106
2. L'hibernation 107
2.1. Acquérir des réserves énergétiques 108
2.2. Une stratégie coûteuse 108
2.3. Limiter les coûts 109
3. La dispersion natale 110
4. La reproduction 112
4.1. Le système d'appariement 112
4.2. Production et élevage des jeunes 114

4.3. L'infanticide 115

Chapitre 2 Le site d'étude 117

1. La Réserve Naturelle de la Grande Sassière 118
2. La zone d'étude 120

Chapitre 3 Les méthodes de suivi 123

1. Le protocole de capture-marquage-recapture 124
   1.1. La capture 124
      1.1.1. La capture avec pièges 124
      1.1.2. La capture à la main 125
   1.2. Le marquage 126
      1.2.1. Les marques pérennes 126
      1.2.2. Les marques visuelles 126
   1.3. Les mesures biométriques et les prélèvements 127
2. Le protocole d'observations 128
3. Les analyses génétiques 128
   3.1. Les microsatellites 129
      3.1.1. Définition 130
      3.1.2. Protocole standard avant 1997 130
      3.1.3. Protocole standard entre 1997 et 2002 131
      3.1.4. Protocole standard après 2002 133
      3.1.5. Fiabilité des méthodes employées 134
      3.1.6. Propriétés des microsatellites utilisés 135
   3.2. Les analyses de paternité 137
      3.2.1. Procédure d'exclusion 137
      3.2.2. Fiabilité de la méthode employée 137

Partie III Résultats 141

Chapitre 1 Genetic diversity-fitness correlation reveald by microsatellite analyses in European alpine marmots (Marmota marmota) 143

1. Introduction 145
2. Materials and methods 147
   2.1. Study site and population 147
   2.2. Juvenile survival 148
   2.3. Non-genetic terms 148
      2.3.1. Cohort (categorical variable, two levels) 148
      2.3.2. Territory quality (categorical variable, two levels) 149
      2.3.3. Body condition (continuous variable) 149

2.3.4. Sex (categorical variable, two levels) 149
2.3.5. Helpers (categorical variable, two levels) 150
2.4. Molecular markers and genetic terms 150
2.5. Statistical modelling of survival 151
2.6. Underlying mechanisms of GDFC 152
3. Results 152
3.1. Preliminary analyses 152
3.2. Modelling juvenile survival 153
3.3. Underlying mechanisms of GDFC 154
4. Discussion 156
4.1. Non-genetic factors 156
4.2. Occurrence of a GDFC 157
4.3. Underlying mechanisms of GDFC 157
4.4. Conclusion 158

Chapitre 2 Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (Marmota marmota) : the roles of social setting and female mate choice 159

1. Introduction 161
2. Materials and methods 162
2.1. Study site and field methods 163
2.2. Paternity analysis 163
2.3. Individual genetic diversity and pairwise relatedness 166
2.4. Characteristics of dominant pairs 166
2.5. Modelling extra-pair paternity 167
2.6. Comparison between pair and extra-pair mates 167
3. Results 168
3.1. Genetic paternity analysis 168
3.2. Characteristics of dominant pairs 168
3.3. Modelling extra-pair paternity 169
3.4. Who sired EPY? 170
3.5. Comparison between pair and extra-pair mates 170
4. Discussion 170
4.1. Genetic mating system 170
4.2. Social setting and EPP 171
4.3. Female mate choice and EPP 173
5. Addendum 175
5.1. Materials and Methods 175
5.2. Results 175
5.3. Discussion 177
5.3.1. Male-male competition: a determinant of opportunities for EPC 177
5.3.2. Female mate choice: another determinant of EPC 178

Chapitre 3 Are extra-pair young genetically different from within pair young in alpine marmot, Marmota marmota ? 179

1. Introduction 181
2. Materials and methods 183

2.1. Study site and field methods 183
2.2. Genetic analysis 183
2.3. Paternity analysis 184
2.4. Statistical analyses 184
2.4.1. Offspring heterozygosity 185
2.4.2. Offspring inbreeding 186
2.4.3. Offspring rarity 187
2.4.4. Genetic diversity within the litter 187
3. Results 189
3.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics 189
3.2. Comparison of EPY and WPY 191
4. Discussion 193
4.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring characteristics 194
4.2. Comparison of EPY and WPY genetic characteristics 194
4.3. Conclusion 196

Chapitre 4 Male attractiveness and presence of helpers as evolutionary causes of sex-ratio adjustment in monogamous alpine marmots (Marmota marmota) 199

1. Introduction 201
2. Materials and methods 202
2.1. Study site and field methods 202
2.2. Genetic analyses 203
2.3. Statistical analysis 203
3. Results 204
4. Discussion 207
4.1. Male attractiveness and sex-ratio adjustment 207
4.2. Helpers and male attractiveness: How females cope with two evolutionary forces acting on sex-ratio adjustment? 208
4.3. Conclusion 209

Chapitre 5 Are extra-pair young better than within pair young ? A test in alpine marmot 211

1. Introduction 213
2. Materials and Methods 214
2.1. Study site and field methods 214
2.2. Genetic and paternity analyses 215
2.2.1. Genetic analyses 215
2.2.2. Paternity analyses 215
2.3. Capture-Mark-Recapture analyses 216
3. Results 219
3.1. First step: Goodness of fit test 220
3.2. Second step: Selection of the global model 220
3.3. Third step: Influence of the type of offspring on survival and access to dominant status 222
4. Discussion 225

Partie IV Discussion et Perspéctives 229

Chapitre 1 Les bénéfices génétiques en question.....231

1. Des bénéfices génétiques pour les femelles ?.....232
   1.1. Des résultats peu tranchés.....232
   1.2. Des difficultés méthodologiques.....236
2. Des bénéfices génétiques pour les femelles peut-être mais supérieurs aux coûts ?.....241
3. Au delà d'une tactique de reproduction femelle : les paternité hors-couple, un jeu aux multiples joueurs.....243

Chapitre 2 Et la sélection sexuelle ?.....247

1. Une nouvelle vision de la sélection sexuelle chez les espèces socialement monogame.....248
2. Potentiel de sélection sexuelle et paternités hors-couple.....249
3. Du potentiel à l'intensité de la sélection sexuelle… 253
   3.1. Des limitations quant à la mesure de la variance du succès reproducteur.....253
   3.2. Des limitations quant à la mesure de la sélection sexuelle utilisée.....256

Bibliographie 259

Annexe 301

Annexe 1 Revue des études corrélatives en milieu naturel ayant cherché à démontrer l'acquisition de bénéfices indirects par les femelles grâce aux paternités hors-couple.....304

Tables des figures

Partie I Introduction générale 3

Figure 1.1. Association attendue entre nombre de partenaires sexuels et succès reproducteur des mâles et des femelles sous différents types de système d'appariement (repris de Arnold et Duvall 1994). 7

Figure 1.2. Caractéristiques des sexes conduisant à des stratégies de reproduction différenciées. En bleu, les caractéristiques généralement rencontrées chez les mâles; en rose, les caractéristiques généralement rencontrées chez les femelles. 9

Figure 2.1. Trois scénarii évolutifs vers la monogamie. Les détails concernant chacun des scénarii (boites grisées) sont donnés dans le texte. Les flèches indiquent les transitions évolutives possibles aboutissant à la monogamie sociale. Les parenthèses indiquent la présence d'un ou plusieurs mâles. Repris de Brotherton et Komers (2003). 20

Figure 2.2. Rôle des soins paternels, des modalités d'accès aux ressources et du choix du partenaire dans l'évolution et le maintien de la monogamie sociale. Les stratégies de reproduction optimales des mâles et des femelles sont présentées afin de mettre en avant l'existence de conflits entre les sexes. Repris de Reichard (2003). 23

Figure 3.1. Répartition des espèces d'oiseaux socialement monogames en fonction de la présence ou de l'absence de paternité hors-couple (a), du pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple (b) et du pourcentage de portées comprenant un jeune issu de paternité hors-couple (c). Données encart 3.1. 40

Figure 3.2. Répartition des espèces d'oiseaux socialement monogames en fonction de la taille de l'échantillon des jeunes (a) et des portées (b). Données encart 3.1. 40

Figure 3.3. Intervalle de confiance en fonction de la taille d'échantillon utilisée pour évaluer le pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple (a) et le pourcentage de portées comprenant un jeune issu de paternité hors-couple (b) chez les espèces d'oiseaux (en noir) et de mammifères (en rouge) socialement monogames. Données encart 3.1. 41

Figure 3.4. La qualité génétique résulte à la fois des « bons gènes » et des « gènes compatibles ». (a) Si l'allèle A est un « bon gène », toutes les femelles maximiseront la valeur sélective de leurs jeunes en se reproduisant avec le mâle AA, toutes choses étant égales par ailleurs. (b) Si les allèles A et B sont des « gènes compatibles », chaque femelle maximisera la valeur sélective de ses jeunes en se reproduisant avec un mâle différent présentant des « gènes compatibles », toutes choses étant égales par ailleurs. 57

Partie II Matériels et Méthodes 103

Figure 1.1. Cycle biologique de la marmotte alpine sur le site d'étude.....106
Figure 2.1. Localisation géographique du site d'étude. 118
Figure 2.2. Evolution des températures mensuelles (a) et des précipitations mensuelles (b) au cours de l'année 1995 pour la station de Tignes 1800 m. 119
Figure 2.3. Zone d'étude. 120
Figure 2.4. Cartographie des groupes familiaux étudiés. 121
Figure 3.1. Plan des pièges-boîtes employés.....124
Figure 3.2 : Piège en fonctionnement.....125
Figure 3.3. Marques pérennes et visuelles utilisées : (a) transpondeur, (b) marque auriculaire métallique colorée, (c) un individu avec une marque auriculaire métallique, (d) un individu avec une marque auriculaire colorée. 127
Figure 3.4 Distribution du nombre d'allèles permettant de définir un jeune comme hors-couple.138

Partie III Résultats 141

Figure 2.1. Distribution of the number of EPY alleles that did not match the genotype of the putative father. 166
Figure 2.2. Occurrence of EPP as a function of both the number of adult subordinate males present in the family group and relatedness between the pair mates. The black circles represent observed data greater than predicted values, the open circles represent observed data lower than predicted values, the surface represents the fitted model.....169
Figure 2.3. Proportion of EPY per litter as a function of the relatedness between pair mates. The black circles represent observed data, the solid, dotted and dashed lines represent respectively the fitted model for the mean value of male heterozygosity and of number of adult subordinate males in the family group, for the maximum value of male heterozygosity and the minimum value of the number of adult subordinate males in the family group, for the minimum value of male heterozygosity and the maximum value of the number of adult subordinate males in the family group. 176
Figure 2.4. Proportion of EPY per litter as a function of male heterozygosity and of the number of adult subordinate males present in the family group. The black circles represent observed data lower than predicted values, the open circles represent observed data greater than predicted values, the surface represents the fitted model for the mean value of relatedness between pair mates.....176
Figure 3.1. Offspring heterozygosity (a), offspring rarity (b), offspring genetic similarity to the mother (c) and offspring genetic similarity to their siblings (d) as a function of the type of offspring (WPY: within-pair young, EPY: extra-pair young) for each litter. (a)(b)(c) The black circles represent the means of observed data for each litter; (d) the black circles represent litters with both EPY pairs and WPY pairs, the open circles represent litters with only EPY pairs or WPY pairs; (a)(b)(c)(d) the lines join WPY and EPY of a given litter with dotted lines joining EPY means higher than WPY means and solid lines joining EPY means lower than WPY means.....193
Figure 3.2. Observed litter genetic diversity compared to the mean of expected litter genetic diversity for each mixed litter. The lines join observed and mean expected litter genetic diversity for a given litter with dotted lines joining observed litter genetic diversity lower than mean of

expected litter genetic diversity and solid lines joining observed litter genetic diversity higher than mean of expected litter genetic diversity. 193

Figure 4.1. Partial residuals corrected for the effect of litter size as a function of male heterozygosity and presence of helpers. The open and black circles represent the partial residuals corrected for the effect of litter size for families with and without helpers respectively. The dashed and solid lines represent the fitted model for families with and without helpers respectively. 206

Figure 4.2. Sex-ratio of mixed litters as a function of the proportion of extra-pair young within litter. The open circles represent the observed data ± s.e., the line represents the fitted model. ... 206

Figure 5.1. Life cycle of alpine marmot. Four age classes are represented. Each arrow represents the transition from one class to another with associated the probability of this event with Φ representing survival probability and Ψ representing state transition probability. For alpine marmots older than two years old, Φ represents apparent survival thus 1-Φ encompasses both survival and dispersal and is conditional to Φ 218

Figure 5.2. Estimates of survival probability, Φ (a) and of sate transition from subordinate to dominant probability, (b) showing the effect of young type obtained for model p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{[age1-3+type]+age4}\Phi^{D}$, $\Psi^{ss}_{age3+[age4+type]}, \Psi^{sD}_{age3+[age4+type]}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e. 225

Partie IV Discussion et Perspéctives 229

Figure 1.1. Répartition des différentes études concernant les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple en fonction de l'hypothèse testée et du résultat obtenu. 233

Figure 1.2. Répartition des tests effectués par les différentes études portant sur les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple. 237

Figure 2.1. Composantes du succès reproducteur à long terme d'un individu. 248

Figure 2.2. Relation entre la contribution des paternités hors couple au potentiel de sélection sexuelle (Is/Is,app) et le pourcentage de jeune hors-couple. 252

Figure 2.3. Relation entre la contribution des paternités hors couple au potentiel de sélection sexuelle (Is/Is,app) et le pourcentage de jeune hors-couple assignés 254

Figure 2.4. Mécanismes déterminant l'importance des paternités hors-couple dans la sélection sexuelle. 257

Liste des tableaux

Partie I Introduction générale 3

Table 2.1. Système d'appariement le plus couramment rencontré chez différents groupes de vertébrés.....17

Table 2.2. Différentes hypothèses proposées à l'évolution de la monogamie sociale. Les mâles sont supposés avoir un potentiel de reproduction supérieur à celui des femelles.....19

Table 2.3. Différents types de soins paternels rencontrés chez les mammifères socialement monogames.....21

Table 3.1. Estimation, du pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple et du pourcentage de portées contenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple par espèce chez les oiseaux (a) et mammifères (b) socialement monogames. La taille d'échantillon qu'il s'agisse du nombre de jeunes ou du nombre de portées est également donnée. Le système d'appariement est défini comme suit : 1 monogamie avec vie en couple, 2 monogamie avec élevage coopératif. L'outil génétique employé est défini comme suit : 1 microsatellites, 2 empreintes génétiques. La situation géographique est également précisé: 1 île, 2 continent. Données manquantes (???).....30

Table 3.2. Espèce d'oiseaux pour lesquelles des observations indiquent que les paternités hors-couple résultent à la fois d'une stratégie mixte de la part des mâles et des femelles.....45

Table 3.3. Principales hypothèses concernant les potentiels bénéfices obtenus grâce aux paternités hors-couple ainsi que leurs prédictions majeures concernant la distribution des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple et les caractéristiques des jeunes du couple et des jeunes hors-couple.....49

Table 3.4. Principales causes proximales de stérilité.....55

Table 3.5. Sources potentielles d'incompatibilité d'après Zeh et Zeh (1996, 1997), Jennions et Petrie (2000), Tregenza et Wedell (2000), Zeh et Zeh (2001).....64

Table 3.6. Etude expérimentale contrastant différentes composantes de la valeur sélective des jeunes entre des femelles accouplées une fois ou plusieurs fois, repris de Neff et Pitcher (2005)...70

Table 3.7. Principaux coûts des comportements hors-couplesur les différents composantes de 'effort reproducteur pour les mâles et les femelles, + : existence d'un coût.....78

Table 3.8. Impact de la certitude quant à la paternité et les soins paternels après manipulation experimentale du degré de certitude chez différentes espèces d'oiseaux.....82

Table 3.9. Recherche des copulations hors-couple chez les mâles par rapport à la période de fertilité de la femelle chez différentes espèces d'oiseaux, repris de Birkhead et Møller (1992).....89

Table 3.10. Facteurs pouvant potentiellement expliqués les variations interspécifiques des paternités hors-couple et pourcentage de variance expliquée par des analyses comparatives.....90

Table 3.11. Comparaison intraspécifique entre populations (a) et entre individus d'une même population (b) de l'effet de la densité sur le taux de paternités hors-couple chez différentes espèces d'oiseaux.....93

Table 3.12. Comparaison intraspécifique entre populations (a) et entre individus d'une même population (b) de l'effet de la synchronie sur le taux de paternités hors-couple chez différentes espèces d'oiseaux. 97

Partie II Matériels et Méthodes 103

Table 3.1 : Caractéristiques des microsatellites utilisés. 129

Table 3.2. Quantité d'ADN et pourcentage d'erreurs obtenu au locus SS-Bibl1 en utilisant un poil, trois poils et dix poils pour 50 individus (35 individus hétérozygotes et 15 individus homozygotes) tirés au hasard dans l'échantillon disponible (repris de Goossens *et al.* 1998b). 135

Table 3.3. Propriétés des 12 microsatellites utilisés. Contenu d'information polymorphique (CIP): probabilité de polymorphisme à un locus, calculé à partir du nombre d'allèles et de leur fréquence respective dans la population. 136

Table 3.4. Probabilité moyenne d'exclure un mâle choisi au hasard comme père d'un jeune également choisi au hasard connaissant le génotype du jeune et de la mère pour chacun des 12 loci et pour chacune des combinaisons de loci utilisés. 138

Partie III Résultats 141

Table 1.1. Polymorphism characteristics of microsatellite loci used to type juvenile marmots. 153

Table 1.2. Generalised linear mixed model of juvenile survival. 154

Table 1.3. An evaluation of the influence of individual loci on the model of the relationship between heterozygosity, mean d2and juvenile survival. 155

Table 2.1. Characteristics of the 12 microsatellites used in the parentage analyses. Polymorphic information content: probability of polymorphism at a locus, calculated from the number of alleles and their respective allele frequencies in the population. Average exclusion probability: probability of excluding a randomly chosen candidate parent from parentage of an arbitrary offspring, given the offspring and mother genotypes. 164

Table 2.2. Distribution of the different kinds of offspring among the different types of litters. 168

Table 2.3. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the occurrence of EPP. 170

Table 2.4. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the occurrence of EPP, the proportion of EPY per litter and the number of EPY per litter. Significant values at the 0.05 level label with an asterisk. 177

Table 3.1. Methods used and results obtained concerning the effects of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics. WPY: within-pair young. 186

Table 3.2. Methods used and results obtained concerning the effects of type of offspring on offspring genetic characteristics. EPY: extra-pair young, WPY: within-pair young, ML: mixed litter, WPL: within-pair litter. 190

Table 3.3. Effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics obtained from mixed models with each offspring genetic characteristics as the response variable and the parental genetic characteristics (maternal heterozygosity, paternal heterozygosity and genetic similarity between parents) as the fixed variables and father within mother as the random variables. Linear mixed models were used for offspring heterozygosity, offspring rarity for individuals presenting rare alleles, offspring genetic similarity to the mother and offspring genetic similarity to siblings. Generalized linear mixed models were used for offspring presence/absence of rare alleles. Slopes (± 95%C.I.) are given. Significant factor at a level of 0.05 were bold and marked with an asterisk. 191

Table 3.4. Comparison of the genotype characteristics of within-pair young (WPY) and extra-pair young (EPY). Mean values (± 95%C.I.) and slopes (± 95%C.I.) are given. Significant factor at a level of 0.05 were bold and marked with an asterisk. 192

Table 4.1. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the litter sex-ratio 205

Table 5.1. Abbreviations used in models labelling 217

Table 5.2. Model selection based on AICc for the five best capture models (a), survival models (b), and state transition models (c) nested in the most global model $p^{s}_{age*t*sex}\Phi^{s}_{age*t*sex}\Psi^{ss}_{age3-4*t*sex}, p^{D}_{age*t*sex}\Phi^{D}_{age*t*sex}\Psi^{sD}_{age3-4*t*sex}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, sex and t stand respectively for age, sex and time, with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the subscript * indicates interactive effects, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. 221

Table 5.3. Estimates of capture, survival and state transition probabilities obtained for the most parsimonious global model p^{s}_{age}, p^{D}, Φ^{s}_{age}, Φ^{D}, $\Psi^{ss}_{age3-4}, \Psi^{sD}_{age3-4}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscript age stands respectively for age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e. 222

Table 5.4. Test of the effect of offspring type on survival probabilities (a) and on state transition probabilities (b) with the most global model considered being p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{age*type}\Phi^{D}_{type}$, $\Psi^{ss}_{age3-4*type}\Psi^{sD}_{age3-4*type}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Model selection was based on AICc and LRT. 223

Table 5.5 Estimates of capture, survival and sate transition probabilities obtained for the best model containing the offspring type effect on both survival and state transition p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{[age1-3+type]+age4}\Phi^{D}$, $\Psi^{ss}_{age3+[age4+type]}, \Psi^{sD}_{age3+[age4+type]}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4

standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e. 224

Partie IV Discussion et Perspéctives 229

Table 1.1. Répartition des différentes hypothèses concernant les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple dans différentes études. Trois études n'apparaissent pas dans cette table, une testant les quatre hypothèses, deux testant trois hypothèses, omettant respectivement l'hypothèse de la compatibilité génétique et l'hypothèse de l'assurance de la fertilité. 234

Table 1.2. Prédictions de l'hypothèse des bons gènes, de l'hypothèse de la compatibilité génétique et de l'hypothèse de la diversité génétique et résultats obtenus chez la marmotte alpine. Apparaissent en gris les prédictions n'ayant pas fait l'objet d'un test et en gras les prédictions supportées par les résultats. 235

Table 1.3. Combinaison des tests effectués par les différentes études portant sur les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple. 236

Table 1.4. Caractères et performances utilisées dans la comparaison des mâles non cocufiés et cocufiés (a), des mâles du couple et hors-couple (b) et des jeunes du couple et hors-couple (c). 238

Table 1.5. Mécanismes par lesquels la compétition entre mâles peut affecter le choix femelle. Repris de Wong et Candolin (2005). 240

Table 2.1. Effet des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle chez les oiseaux. Is,app= variance standardisée du succès apparent de fertilisation (suppose l'absence de paternités hors-couple et donc que tous les jeunes nés pour un couple donné soient issus du mâle du couple), Is= variance standardisée du succès réalisé de fertilisation (Les données sont ordonnées en fonction du pourcentage de jeunes hors-couple assignés). 250

Table 2.2. Effet des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle et sur les différentes composantes de la variance du succès reproducteur des mâles chez les oiseaux. Is,app= variance standardisée du succès apparent de fertilisation (suppose l'absence de paternités hors-couple et donc que tous les jeunes nés pour un couple donné soient issus du mâle du couple), Is= variance standardisée du succès réalisé de fertilisation, M : monogame, P : polygyne, Cov : covariance, O : Oui, N : non. 251

Préambule

Ce travail porte sur une population de marmotte alpine, *Marmota marmota*, située dans la Réserve de la Grande Sassière (Savoie) à 2300 m d'altitude. La marmotte alpine est un mammifère original. Elle fait partie des rares mammifères socialement monogames. Structurée en groupes familiaux, elle présente un degré de socialité élevé avec une suppression de la reproduction chez les subordonnés des deux sexes et un élevage coopératif des jeunes.

D'un point de vue fondamental, ce travail a pour but de mieux comprendre l'évolution des stratégies de reproduction et, plus précisément, l'évolution des paternités hors-couple chez les espèces socialement monogames. Bien qu'ayant fait l'objet de nombreuses investigations chez les oiseaux durant ces quinze dernières années, cette problématique reste largement ouverte et sujette à débat. L'originalité de ce travail réside essentiellement sur le fait que cette problématique reste très largement ignorée chez les mammifères. Ce travail offre de ce fait un éclairage nouveau.

Devant les pressions de publications de plus en plus importantes, le travail de thèse est désormais fortement orienté ver la rédaction d'articles scientifiques en langue anglaise. Ce mémoire constitue donc l'unique version en langue française de ce travail. Il s'organise en quatre parties. La première partie est une synthèse bibliographique ayant pour but de replacer ce travail dans le contexte plus large de la sélection sexuelle et de faire le point sur les hypothèses proposées quand à l'évolution de la monogamie sociale et des paternités hors-couple. La seconde partie est essentiellement destinée aux étudiants qui je l'espère seront encore nombreux à reprendre le flambeau. Elle présente à la fois les particularités du modèle biologique et les méthodes employées pour le suivi. La troisième partie rassemble l'ensemble des articles scientifiques élaborés à partir des résultats obtenus au cours de cette thèse. Enfin, la quatrième partie a pour but de faire la synthèse de l'ensemble des résultats obtenus quant aux causes évolutives des paternités hors-couple chez la marmotte alpine mais également chez diverses espèces d'oiseaux, groupe taxonomique sur lequel la majorité si ce n'est l'ensemble des études portant sur l'évolution des paternités hors-couple a été réalisée. Une attention particulière est accordée dans cette partie à la comparaison mammifères/oiseaux et à l'évaluation des conséquences des paternités hors-couple sur la sélection sexuelle.

PARTIE I

INTRODUCTION

Chapitre 1

Sélection sexuelle et Rôle des sexes

Sommaire

1. De l'importance de la reproduction 6

2. De la sélection naturelle à la sélection sexuelle 6

3. Compétition entre mâles et choix femelle : Origine et évolution 8
3.1. Des contraintes imposées par le sexe 9
3.1.1. L'anisogamie 9
3.1.2. Degré de certitude quant à la parenté 10
3.1.3. Investissement parental et potentiel de reproduction 10
3.2. Des conséquences sur la stratégie de reproduction à adopter 11
3.2.1. Quantité versus qualité 11
3.2.2. Concourir versus choisir 11

Des couleurs chatoyantes du paon, *Pavo cristatus*, au tonitruant brame du cerf, *Cervus elaphus*, en passant par l'originale danse du triton alpestre, *Triturus alpestris*, le parfum envoûtant du microcèbe, *Microcebus rufus*, ou encore l'extravagant nid orné d'objets couleur azure du jardinier satiné, *Ptilonorhynchus violaceus*, lorsqu'il s'agit de se reproduire, le règne animal redouble d'inventivité et d'ingéniosité. Tant d'efforts dans un seul et unique but : se reproduire. Pourquoi ?

1. De l'importance de la reproduction

Darwin (1871) en postulant, comme sous-jacent à l'évolution des espèces, le processus de sélection naturelle, met en lumière les rôles centraux de la survie et de la reproduction dans cette évolution. En effet, le processus de sélection naturelle peut être décrit comme suit :

- les individus présentent des variations tant dans leurs caractéristiques biologiques que comportementales;
- ces variations, héréditaires, affectent positivement ou négativement la survie et la reproduction des individus en fonction de l'environnement dans lequel ils se trouvent;
- les individus possédant les variations les plus favorables dans un environnement donné vivront plus longtemps et laisseront un plus grand nombre de descendants possédant eux aussi ces variations;
- au fil des générations, ces variations favorables finiront par se retrouver chez tous les individus de la population.

L'évolution des espèces résulte donc du maintien des variations favorables et de l'élimination des variations défavorables au cours de la transmission des caractères d'une génération à la suivante, le maintien ou l'élimination des variations dépendant des pressions de la sélection naturelle (Darwin 1871). Dans ce contexte, aussi habile qu'un individu puisse être à échapper aux prédateurs ou encore à accéder aux ressources, ces caractéristiques ne peuvent avoir de conséquences évolutives que si cet individu transmet aux générations futures une part plus grande de son patrimoine génétique que les individus génétiquement différents de la même espèce et donc si il se reproduit.

2. De la sélection naturelle à la sélection sexuelle

La sélection naturelle, comme définit par Darwin en 1859, n'était pas entièrement satisfaisante. En effet, les individus de certaines espèces montrent des caractères phénotypiques qui relèvent plus du handicap, que d'un réel avantage en terme de survie (Zahavi 1975). Ce constat poussa Darwin (1871) à définir une nouvelle composante de la sélection naturelle: la sélection sexuelle. La sélection sexuelle agit sur les individus d'un même sexe dès lors qu'il y a accès différentiel à la reproduction et systématiquement biaisé en faveur de certains individus. Soit ces individus possèdent des caractéristiques qui leur confèrent une plus grande accessibilité aux partenaires sexuels grâce, par exemple, à une compétitivité supérieure par rapport aux individus du même sexe, ou grâce à une choix de la part des partenaires sexuels pour certains caractères (couleur du plumage, traits sexuels secondaires).

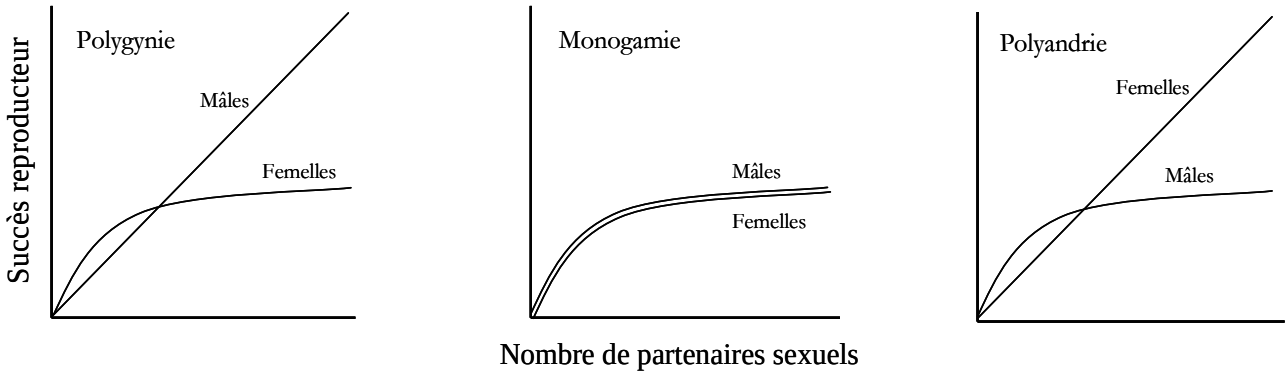


Figure 1.1. Association attendue entre nombre de partenaires sexuels et succès reproducteur des mâles et des femelles sous différents types de système d'appariement (repris de Arnold et Duvall 1994).

Le potentiel de sélection sexuelle est d'autant plus important que la variance du nombre de jeunes produits par individu, ou succès reproducteur, augmente (Wade 1979). Le succès reproducteur dépendant de l'acquisition de partenaires sexuels (Figure 1.1), le potentiel de sélection sexuelle est étroitement lié au système d'appariement. Dans le cadre d'un système d'appariement polygyne où seuls quelques mâles s'accouplent avec la majorité des femelles, la variance du succès reproducteur des mâles est forte comparée à la variance du succès reproducteur des femelles. L'inverse est vrai dans le cadre d'un système d'appariement polyandre et de fait, la variance du succès reproducteur des mâles est faible comparée à la variance du succès reproducteur des femelles. Enfin, dans le cadre d'un système d'appariement monogame où chaque mâle est supposé s'accoupler avec une seule et unique femelle, la variance du succès reproducteur est attendue être la même chez les mâles et les femelles. Par conséquent, la sélection

sexuelle devrait être forte chez les espèces polygames, que ce soit des espèces polygynes ou polyandres, et faible chez les espèces monogames (Emlen et Oring 1977, Shuster et Wade 2003).

3. Compétition entre mâles et choix femelle : Origine et évolution

« *Les hommes viennent de Mars, les femmes viennent de Vénus* ». Voilà la conclusion à laquelle ses observations sur le comportement amoureux ont conduit le sociologue John Gray (2003). Si des divergences comportementales drastiques existent entre les sexes chez l'espèce humaine, elle est loin d'être une exception. Ainsi, chez le jardinier satiné, lorsque la saison de reproduction approche, le mâle construit un « berceau » qu'il orne d'objets bleus et va jusqu'à parader en chantant devant son édifice lorsqu'une femelle se présente. Malgré ces efforts, dans une très grande majorité des cas, la femelle de passage ignore le mâle (Borgia 1985). Néanmoins, si la femelle juge l'édifice à son goût, elle s'accouple avec le mâle (Pruett-Jones et Pruett-Jones 1994). Puis, seule, elle va pondre, couver puis nourrir les jeunes jusqu'à leur envol. Le mâle, quant à lui, reste au « berceau » continuant d'améliorer sa construction, volant les décorations et détruisant les constructions des mâles voisins afin d'attirer d'autres femelles (Pruett-Jones et Pruett-Jones 1994). Ainsi, au cours d'une saison de reproduction, seuls quelques mâles, possesseurs des « berceaux » les mieux construits et les mieux décorés, s'accouplent avec plusieurs femelles; la majorité d'entre eux échouent à attirer ne serait-ce qu'une seule femelle (Borgia 1985). Pourquoi mâles et femelles diffèrent-ils si fortement quand arrive le moment de se reproduire - avec dans la très grande majorité des cas, les mâles entrant en compétition pour l'obtention de partenaires et les femelles choisissant avec circonspection entre les différents prétendants (Figure 1.2) - ?

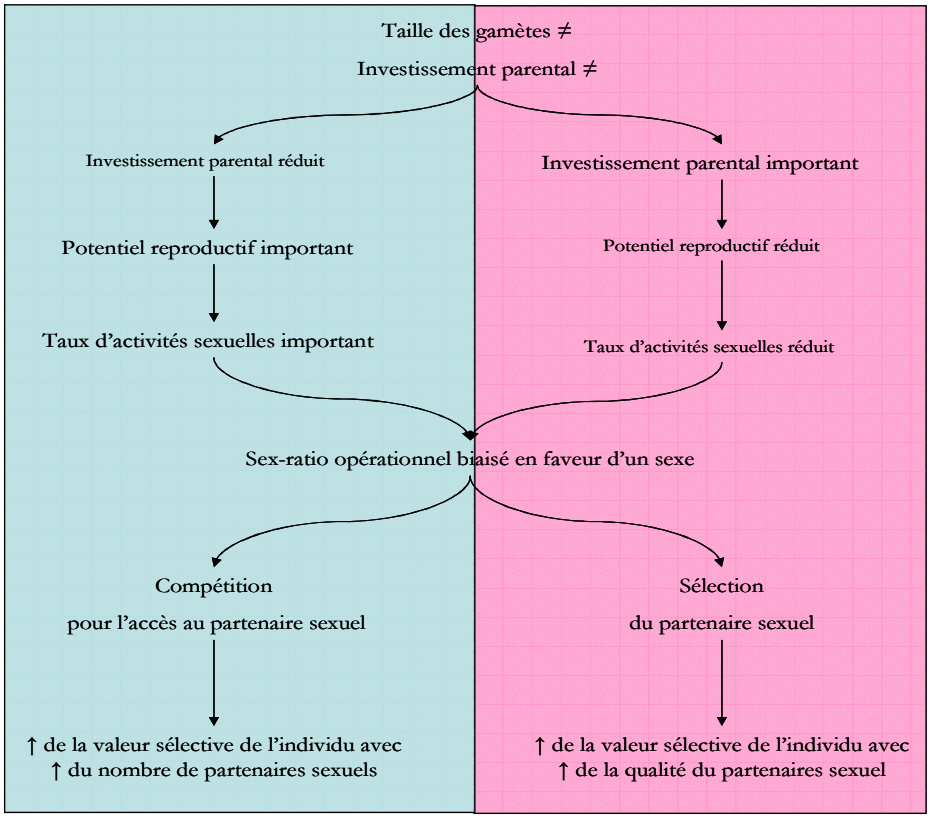


Figure 1.2. Caractéristiques des sexes conduisant à des stratégies de reproduction différenciées. En bleu, les caractéristiques généralement rencontrées chez les mâles; en rose, les caractéristiques généralement rencontrées chez les femelles.

3.1. Des contraintes imposées par le sexe

3.1.1. L'anisogamie

Chez toutes les espèces sexuées, les mâles sont, par définition, les individus qui produisent du sperme, grand nombre de gamètes de petite taille, généralement un jeu de gènes contenu dans une enveloppe juste assez grande pour contenir l'énergie nécessaire à conduire l'ADN mâle jusqu'à l'ovule, les femelles étant, par définition, le sexe qui produit des ovules, nombre limité de gamètes de grande taille. Par exemple, chez les oiseaux, il n'est pas rare qu'un œuf représente 15 à 20% de la masse corporelle de la femelle, certains pouvant atteindre jusqu'à 30% (Lack 1968). Un mâle pouvant posséder quant à lui 8 billion de spermatozoïde à chaque instant (Tuttle *et al.* 1996). De même, chez les mammifères, les mâles produisent, tout au long de leur vie, des spermatogonies, cellules souches qui, au cours de la spermatogenèse, donneront de très nombreux spermatozoïdes - plusieurs centaines de millions par jour chez l'homme - . Les femelles disposent, quant à elle, d'un stock limité d'ovogonies, cellules souches qui, au cours de l'ovogenèse, donneront un nombre limité d'ovule, guère plus de 100 ovules au cours d'une vie chez la femme, *Homo sapiens sapiens* (Daly et Wilson 1985). Par conséquent, alors que les mâles peuvent produire de grandes quantités de petites gamètes, pouvant théoriquement fertiliser toutes

les femelles de la planète, les femelles sont contraintes par le nombre ainsi que le temps et les ressources nécessaires à la production de larges œufs (Clutton-Brock et Vincent 1991).

3.1.2. Degré de certitude quant à la parenté

De même que l'anisogamie, le degré de certitude quant à la paternité du jeune fait peser des contraintes différentes sur chacun des sexes. Il semblerait, en effet, que ce degré de certitude puisse conditionner la stratégie de reproduction adoptée par chacun des deux sexes (Queller 1997). Une incertitude plus importante conduirait à réduire l'investissement parental dans les jeunes, le parent concerné n'étant pas à l'abri d'investir dans un jeune dont il n'est pas le géniteur (Queller 1997). Cette hypothèse est corroborée, et ce chez plusieurs espèces d'oiseaux (méliphage hihi, *Notiomystis cincta*, (Ewen et Armstrong 2000); bruant des roseaux, *Emberidza schoeniclus,* (Dixon *et al.* 1994); pour une revue voir Møller et Birkhead (1993), par une diminution ou une suppression totale des soins parentaux apportés par les mâles lorsque les femelles ont été impliquées dans des copulations hors couple. Or, chez la plupart des espèces, et tout particulièrement chez les mammifères euthériens avec la mise en place de la placentation, les femelles se savent mères sans ambiguïté alors que les mâles ne sont pas à l'abri d'investir dans un jeune dont ils ne sont pas les pères.

3.1.3. Investissement parental et potentiel de reproduction

Anisogamie et certitude quant à la parenté conduisent les femelles à un investissement parental plus important que les mâles. En effet, si une différence dans l'investissement parental est observée au niveau gamétique, elle est souvent amplifiée, par la suite et ce jusqu'à l'indépendance du jeune, par d'autres types d'investissement réalisés par les femelles (Trivers 1972). Par exemple, chez la plupart des mammifères, gestation, lactation et élevage du jeune incombent entièrement aux femelles.

Des interrogations subsistent quant à la validité de considérer gestation, lactation ou élevage des jeunes comme un investissement parental tant qu'aucun coût en terme de viabilité ou de fécondité n'a été démontré (Evans 1990). En effet, l'investissement parental est défini comme le temps, l'énergie et les risques qu'un parent investit dans un jeune au détriment de sa valeur sélective, et par conséquent au détriment de survivre puis de produire et d'élever avec succès des jeunes dans le futur - (Trivers 1972). Cette définition est donc fortement liée à la notion de coût en termes de valeur sélective, coût souvent difficile à mettre en évidence. Si des doutes peuvent subsister quant aux coûts énergétiques des soins parentaux apportés par les femelles (Evans 1990), il est néanmoins indéniable que ces soins sont coûteux en terme de temps.

Finalement, anisogamie et certitude quant à la paternité limitent, par l'intermédiaire d'un investissement parental accru, le nombre d'événements de reproduction potentiels des femelles. Par conséquent, le taux de reproduction potentielle d'une femelle, c'est-à-dire le nombre de jeunes potentiellement produits par unité de temps en dehors de toutes contraintes, est bien inférieur à celui d'un mâle (Clutton-Brock et Vincent 1991; Clutton-Brock et Parker 1992).

3.2. Des conséquences sur la stratégie de reproduction à adopter

3.2.1. Quantité versus qualité

Les pressions de sélection favorisent les individus laissant le plus grand nombre de descendants possibles et ce quelque soit leur sexe, la meilleure stratégie à adopter dans cette optique diffère en fonction des sexes. En effet, là où les mâles, au potentiel reproductif important car non contraint par leur investissement parental, verront leur descendance augmenter avec le nombre de partenaires obtenus; les femelles, au potentiel reproductif faible car contraint par leur investissement parental, verront leur descendance augmenter avec la qualité des partenaires obtenus (Trivers 1972).

3.2.2. Concourir versus choisir

Du fait d'un potentiel de reproduction plus élevé chez les mâles que chez les femelles, le nombre d'individus de chaque sexe prêts à se reproduire est déséquilibré, un grand nombre de mâles étant sexuellement réceptifs par rapport au nombre des femelles réceptives. Il en découle un biais dans le sex-ratio opérationnel défini, dans une population et à un instant donné, comme le nombre de mâles sexuellement réceptifs rapporté au nombre de femelles sexuellement réceptives (Emlen et Oring 1977). Les femelles représentent alors une ressource limitante pour les mâles, condition favorable à la mise en place d'une compétition entre mâles pour l'insémination des rares femelles réceptives et à un choix des femelles parmi les multiples mâles réceptifs.

Gwynne et Simmons (1990) confirme, par une élégante étude expérimentale réalisée chez une sauterelle, *Kawanaphila nartee*, le rôle déterminant du sex-ratio opérationnel dans l'évolution de la compétition au sein d'un sexe et du choix dans l'autre sexe. En effet, chez cette espèce, les mâles dépendent de la disponibilité en pollen pour la constitution d'un spermatophore, cadeau nuptial prérequis à tout accouplement. Lorsque le pollen est rare, constituer un gros spermatophore est long. Dans ces conditions, les femelles rentrent en compétition et les mâles choisissent. Lorsque le pollen est abondant, constituer un gros spermatophore est rapide. Le nombre de mâle prêt à se reproduire augmente alors que le nombre de femelles prêtes à se

reproduire reste limité par le temps nécessaire à la production des œufs. Sous ces conditions, la situation s'inverse : les mâles rentrent en compétition et les femelles choisissent. En manipulant expérimentalement la quantité de pollen disponible, et par conséquent le sex-ratio opérationnel, Gwynne et Simmons (1990) ont été capables d'inverser les stratégies de reproduction adoptées par chacun des sexes.

Chapitre 2

De la monogamie sociale…

Sommaire

1.La monogamie : un concept ambigu 14
1.1. Une définition problématique 14
1.2. De la vision espèce centrée à la vision individu centré 17

2. Pourquoi la monogamie sociale ? 18
2.1. Scénarii évolutifs conduisant à la monogamie sociale 19
2.1.1. Monogamie sociale et soins paternels 20
2.1.2. Monogamie sociale et conditions écologiques 22
2.2. Des monogamies sociales… 25

1. La monogamie : un concept ambigu

1.1. Une définition problématique

La diversité et la complexité des processus amalgamés couramment, dans la littérature, sous le terme de système d'appariement ont conduit à en faire une notion extrêmement ambiguë (Mock et Fujioka 1990; Gowaty 1996; Shuster et Wade 2003). Cette ambiguïté semble particulièrement importante lorsqu'il s'agit de la monogamie (Wickler et Seibt 1983). En effet, deux définitions sont sous-jacentes au concept de monogamie, tel qu'il est employé dans la littérature. Premièrement, le terme de monogamie est utilisé afin de définir une structure sociale. Il caractérise alors le lien social unissant deux individus de sexes opposés qui partagent la majorité de leur temps, de leur espace et de leurs activités. Monogamie est alors utilisée pour caractériser des individus vivant en couple, en famille ou en famille élargie. Deuxièmement, le terme de monogamie est utilisé afin de définir les accouplements. Il caractérise alors l'accouplement exclusif entre deux individus de sexes opposés lors d'un ou plusieurs événements de reproduction. Cette dualité provient de l'origine même du mot monogamie. En effet, si, en grecque, *monos* signifie "unique" et *gamos* signifie "union", le niveau auquel se situe cette union unique est nullement précisé. Afin de préciser laquelle de ces deux définitions est invoquée, deux termes sont apparus dans la littérature. Ainsi, le terme monogamie sociale est utilisé afin de définir la structure sociale et le terme monogamie génétique est utilisé afin de décrire les accouplements.

Si cet amalgame entre structure sociale et accouplement est particulièrement criant quand il s'agit de monogamie, il a été étendu à l'ensemble des systèmes d'appariement. La littérature est ainsi envahie de vocables divers visant à caractériser et à classifier de manière adéquate tel ou tel système d'appariement (Gowaty 1996). Symptomatique de cette tendance est la catégorisation des systèmes d'appariement, rencontrés chez les mammifères, en mâle errant, monogamie obligatoire, monogamie facultative, groupe unimâle, lek, groupe multimâle, proposée par Clutton-Brock (1989) ou encore les 42 catégories, proposées par Shuster et Wade (2003), visant à classifier l'ensemble des systèmes d'appariement rencontrés dans la nature. Cette prolifération de vocables loin de clarifier les choses contribue à renforcer l'amalgame entre les différents processus mis en jeu.

Afin de lever toute ambiguïté sur les termes utilisés par la suite, nous regrouperont l'ensemble des composantes permettant de décrire la façon dont s'associent les individus en vue de se reproduire sous le terme de stratégie de reproduction (Encart 2.1). Quatre composantes de

cette stratégie seront reconnues : (i) la structure sociale ou caractéristiques de l'association entre partenaires sexuels (ii) la tactique d'acquisition ou manière d'acquérir un partenaire sexuel, (iii) le système d'appariement ou nombre de partenaires sexuels obtenu par chaque individu, (iv) les soins parentaux apportés par chacun des partenaires (Emlen et Oring 1977). Seuls quatre systèmes d'appariement seront donc reconnus : la monogamie, la polygynie, la polyandrie et la promiscuité.

Il est indéniable que des liens existent entre les différentes composantes des stratégies de reproduction. Néanmoins, le système d'appariement est plus ou moins indépendant aussi bien de la structure sociale que de la tactique d'acquisition des partenaires. D'une part, un système d'appariement monogame est rencontré chez des individus vivant en solitaire (chez les rongeurs : pika d'Amérique, *Ochotona princeps*), en couple (chez les ongulés : dik-dik de Kirk, *Madoqua kirkii*; chez les primates : gibbon à mains blanches, *Hylobates lar*), ou encore en famille (chez les canidés : lycaon, *Lycaon pictus*, loup d'Abyssinie, *Canis simensis*; chez les viverridés : suricate, *Suricata suricatta*; chez les rongeurs : marmotte alpine, *Marmota marmota*). Inversement, chez les individus vivant en solitaire, en couple ou en famille, des systèmes d'appariement autres que la monogamie peuvent être rencontrés tels que la polygynie (chez les oiseaux : mérion splendide, *Malurus splendens;* chez les rongeurs : souris de Californie, souris sylvestre, *Peromyscus maniculatus*) ou encore la polyandrie (chez les oiseaux : phalarope à bec étroit, *Phalaropus lobatus*). D'autre part, un système d'appariement monogame peut être rencontré avec des tactiques d'acquisition des partenaires diverses telle la défense du partenaire (chez les ongulés : dik-dik de Kirk) ou encore la défense des ressources (chez les carnivores : lycaon, loup d'Abyssinie). Inversement, une même tactique d'acquisition du partenaire peut être associée à différents systèmes d'appariement. La défense des ressources est ainsi associée aussi bien à la monogamie (chez les rongeurs : marmotte alpine) qu'à la polygynie (chez les rongeurs : chien de prairie à queue noire, *Cynomys ludovicianus*, marmotte à ventre jaune, *Mamota flaviventris*)

Encart 2.1. Composantes de la stratégie de reproduction

Structure sociale

La structure sociale fait référence à la composition des unités sociales. Il est important de bien faire la distinction entre structure et organisation sociale (*e.g.* société égalitaire, en castes, hiérarchique) : la structure sociale décrit uniquement la composition et nullement l'organisation des unités sociales. Différents types de structures sociales peuvent être distinguées, les principales sont les suivantes :

- Solitaire,
- Couple,
- Famille élargie,

- Groupe monosexué,
- Groupe bisexuel unimâle (harem) ou unifemelle,
- Groupe bisexuel **multimâles ou multifemelles**.

Tactique d'acquisition

Les tactiques d'acquisition des partenaires définissent la manière dont les individus accèdent aux partenaires sexuels. Elles peuvent être classées en deux grandes catégories et ce en fonction du caractère économiquement défendable des ressources (partenaire sexuel, nourriture, refuge…).

Lorsque les ressources sont économiquement défendables, les deux tactiques suivantes sont rencontrées :

- Défense du partenaire ou des partenaires : les individus d'un sexe donné défendent directement les individus de sexe opposé,

- Défense des ressources : les individus d'un sexe donné défendent de ressources attractives pour les individus de sexe opposé.

Dès lors que les ressources ne sont plus économiquement défendables, les trois tactiques suivantes sont rencontrées :

- Lek : les individus d'un sexe donné se rassemblent en un point précis, chaque individu défendant un territoire ne présentant aucune valeur pour les individus du sexe opposé mais paradant sur ce territoire,

- Course aux partenaires : Les individus d'un sexe donné se déplacent d'un individu du sexe opposé à l'autre durant la période de reproduction,

- Rassemblement reproductif: les individus quelque soit leur sexe se rassemble lors de la période de reproduction.

Systèmes d'appariement

Les systèmes d'appariement définissent les modalités d'accouplement entre individus. Ils peuvent être classés en deux grandes catégories : la monogamie, système d'appariement où chaque individu obtient un seul et unique partenaire sexuel par événement de reproduction, par opposition à la polygamie, système d'appariement où chaque individu obtient plusieurs partenaires sexuels par événement de reproduction. Plusieurs formes de polygamie peuvent alors être distinguées tels que la polygynie, la polyandrie et la promiscuité.

Ces quatre grands systèmes d'appariement peuvent être définis comme suit :

- ***Monogamie*** : association exclusive sur une durée allant de l'événement de reproduction à la vie entière entre un mâle et une femelle en vue de se reproduire,
- ***Polygynie*** : un mâle se reproduit avec plusieurs femelles alors que les femelles ne se reproduisent qu'avec un seul mâle au cours d'un événement de reproduction,
- ***Polyandrie*** : une femelle se reproduit avec plusieurs mâles alors que les mâles ne se reproduisent qu'avec une seule femelle au cours d'un événement de reproduction,
- ***Promiscuité*** : mâles et femelles se reproduisent avec plusieurs individus du sexe opposé alors que les mâles ne se reproduisent qu'avec une seule femelle au cours d'un événement de reproduction.

Soins parentaux

Les soins parentaux peuvent varier de soins apportés par les deux partenaires sexuels jusqu'à l'absence totale de soin parentaux, en passant par des soins parentaux apportés par un seul des deux sexes, qu'il s'agisse du mâle ou de la femelle.

Par la suite, afin de respecter les conventions actuelles, nous parlerons de monogamie sociale pour qualifier une structure sociale caractérisée par une association privilégiée entre un mâle et une femelle pour une durée minimale égale à un événement de reproduction (*e.g.* partage d'un territoire, comportements indicatifs d'un couple social et/ou proximité entre un mâle et une femelle) et de monogamie génétique pour qualifier une reproduction exclusive entre un mâle et une femelle pour une durée minimale égale à un événement de reproduction.

1.2. De la vision espèce centrée à la vision individu centré

Le système d'appariement a, tout d'abord, été défini comme une caractéristique propre d'une espèce, liée à sa structure sociale (Emlen et Oring 1977; Clutton-Brock 1989; Davies 1991). Les systèmes d'appariement polygames et monogames sont rencontrés à des fréquences extrêmement variables au sein des différents groupes taxonomiques. Ainsi, de virtuellement inexistante chez les invertébrés, la monogamie est présente chez certains groupes de vertébrés (Table 2.1). Et, si seul 5% des poissons et des mammifères sont monogames pas moins de 92% des oiseaux le sont (Kleiman 1977; Dunbar 1984; Mock et Fujioka 1990). Chez les mammifères bien que les espèces monogames soient rares, elles sont réparties au sein de nombreux groupes taxonomiques. Des espèces monogames sont présentes chez des groupes aussi variés que les marsupiaux, les chiroptères, les pinnipèdes et les artiodactyles bien qu'étant rencontrées principalement chez les primates, les rongeurs et les carnivores (Kleiman 1977).

Table 2.1. Système d'appariement le plus couramment rencontré chez différents groupes de vertébrés.

Groupe taxonomique	Système d'appariement
Mammifères	Polygynie
Oiseaux	Monogamie
Reptiles	Inconnu
Amphibiens	Inconnu
Poissons	Polygamie/promiscuité

Néanmoins, de fortes variations du système d'appariement au sein d'une même espèce sont couramment observées. Ainsi, polygynie, promiscuité et monogamie sont observées au sein d'une même espèce chez certaines espèces de poissons (demoiselle marginée, *Dascyllus marginatus*), d'oiseaux (cormoran huppé, *Phalacrocorax aristotelis*, bécasseau de Temminck, *Calidris temminckii*, vacher à tête brune, *Molothrus ater*) et de mammifères (lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus*) (Lott 1991). Ces fortes variations intraspécifiques du système d'appariement ont conduit à interpréter le

système d'appariement, non plus comme une caractéristique évolutive des espèces, mais comme la résultante de tactiques de reproduction mises en place par les individus et visant à maximiser leur succès reproducteur (Emlen et Oring 1977; Clutton-Brock 1989; Davies 1991). Le système d'appariement ne doit plus être alors considéré comme une coopération harmonieuse entre mâles et femelles mais comme une association conflictuelle où chaque individu agirait de manière à maximiser sa propre valeur sélective même au dépend de son partenaire sexuel (Trivers 1972). Ces tactiques peuvent être influencées par les caractéristiques environnementales et sociales dans lesquelles un individu se trouve mais également par les caractéristiques propres de l'individu (Clutton-Brock 1989; Davies 1991). Dès lors, des variations du système d'appariement sont attendues entre population et voir même au sein d'une même population en conséquence de l'ajustement adaptatif du comportement des individus en réponse aux variations de leur environnement social et écologique et à leur capacité individuelle (Clutton-Brock 1989). Par exemple, Petit (1991) et Rendell et Robertson (1994), en augmentant la densité de nichoirs, ont respectivement conduit à la polygynie une population d'hirondelles bicolores, *Tachycineta bicolor,* et de gobemouches noirs, *Ficedula hypoleuca,* originellement monogames.

2. Pourquoi la monogamie sociale ?

Si l'on se réfère à la théorie concernant les stratégies de reproduction des deux sexes (*cf.* Chapitre 1, section 3), la monogamie sociale apparaît comme un système aberrant du point de vue des mâles. Les théories initiales visant à expliquer l'évolution de la monogamie sociale se conforment strictement à cette théorie et, à ce titre, considèrent la monogamie sociale comme un système d'appariement résultant uniquement de contraintes pesant sur les mâles, les femelles étant supposées ne pas chercher de partenaires supplémentaires. Dans ce contexte, les hypothèses nombreuses liées à l'évolution de la monogamie peuvent être regrouper en deux grandes catégories (Table 2.2; Emlen et Oring 1977) :

- la monogamie évolue si les mâles sont soumis à des contraintes les empêchant de tirer partie du potentiel environnemental pour la polygamie,
- la monogamie évolue si le potentiel environnemental pour la polygamie est nul.

Plus récemment, il a été postulé que la monogamie sociale ne résulte pas seulement des contraintes pesant sur les mâles mais plutôt des compromis entre les sexes, chacun cherchant à maximiser sa propre reproduction (Davies 1991, 1992; Chapman et Partridge 1996; Reichard 2003). Dans ce contexte, trois composantes, soit la nécessité des soins paternels, les modalités

d'accès aux ressources et l'existence d'un choix du partenaire, interagissent pour conduire à la monogamie sociale (Figure 2.2; Reichard 2003).

Table 2.2. Différentes hypothèses proposées à l'évolution de la monogamie sociale. Les mâles sont supposés avoir un potentiel de reproduction supérieur à celui des femelles.

Hypothèses concernant l'évolution de la monogamie	Références
Pas de potentiel environnemental pour la polygamie	
Dispersion des femelles : mâles incapables de monopoliser plus d'une femelle	Emlen et Oring 1977; Barlow 1988
Distribution temporelle des femelles	
Distribution spatiale des femelles dépendante de la distribution des ressources	Orians 1969; Davies 1989
Potentiel environnemental pour la polygamie existe mais mâles ne peuvent en tirer partie	
Soins biparentaux	Kleiman 1977; Wittenberg et Tilson 1980
Soins paternels essentiels	Bart et Tornes 1989
Gardiennage : mâles ayant un taux de reproduction plus important en restant avec une unique femelle	Wittenberg et Tilson 1980; Wickler et Seibt 1981
Agression entre femelles empêche la polygynie	Slagsvold et Lifjeld 1994

2.1. Scénarii évolutifs conduisant à la monogamie sociale

Trois scénarii évolutifs conduisant à la mise en place de la monogamie sociale ont été proposés (Figure 2.1; Brotherton et Komers 2003).

Le premier scénario ou scénario de l'investissement paternel (Figure 2.1) propose une évolution de la monogamie sociale par sélection pour les soins paternels. La monogamie sociale aurait alors évolué à partir d'une structure sociale ancestrale de type groupes multi-femelles uni-mâles ou multi-mâles (Figure 2.1 : 1A). Dans ce contexte, les soins aux jeunes apportés par certains mâles leurs auraient conférés un avantage sélectif (Figure 2.1 : 1B). Les femelles auraient alors eu intérêt à s'exclure mutuellement afin de maximiser les bénéfices découlant des soins paternels. Le nombre de femelles dans un groupe diminuant, plusieurs mâles n'auraient plus été nécessaires à la monopolisation des femelles et un mâle n'aurait plus eu intérêt, en vue de maximiser son succès reproducteur, à rejoindre un groupe de femelles comprenant déjà un mâle. Ce scénario aboutit à une monogamie sociale accompagnée de soins aux jeunes biparentaux (Figure 2.1 : 1C).

Le deuxième scénario ou scénario associé propose une évolution de la monogamie sociale sous l'effet de pressions écologiques. Là encore, la monogamie sociale aurait évolué à partir d'une structure sociale ancestrale de type groupes multi-femelles uni-mâle ou multi-mâles (Figure 2.1 :

1A). Mais dans ce cas, les femelles auraient été conduites à s'exclure mutuellement sous l'action de pressions écologiques *e.g.* diminution ou changement de la distribution des ressources) (Figure 2.1 : 2B). Ce scénario aboutit à une monogamie sociale sans ou avec des soins parentaux, ces derniers pouvant évoluer postérieurement (Figure 2.1 : 1C).

Enfin, le troisième scénario ou scénario solitaire postule une structure sociale ancestrale de type individus solitaires (Figure 2.1 : 2A). La monogamie sociale émergerait alors des bénéfices supérieurs acquis par les individus en formant un couple plutôt qu'en restant solitaire. Ce scénario aboutit également à une monogamie sociale sans (Figure 2.1 : 2B) ou avec des soins parentaux (Figure 2.1 : 1C).

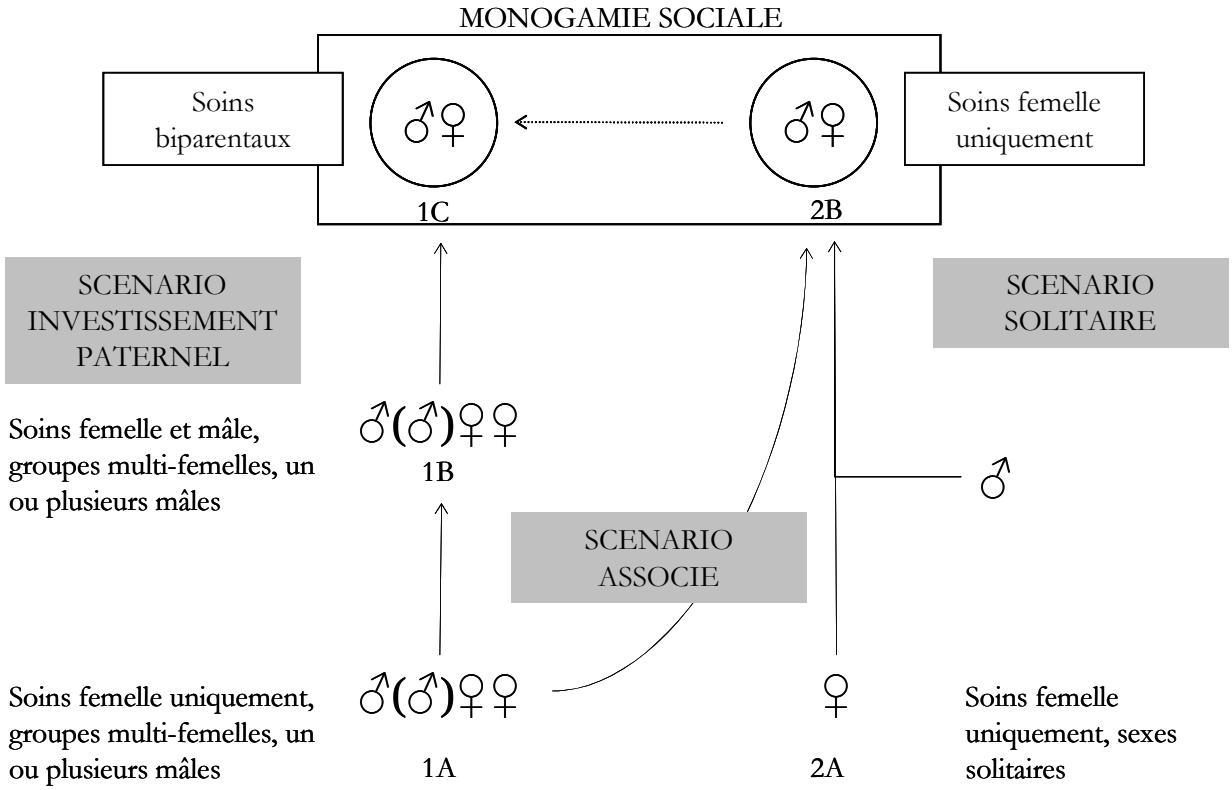


Figure 2.1. Trois scénarii évolutifs vers la monogamie. Les détails concernant chacun des scénarii (boites grisées) sont donnés dans le texte. Les flèches indiquent les transitions évolutives possibles aboutissant à la monogamie sociale. Les parenthèses indiquent la présence d'un ou plusieurs mâles. Repris de Brotherton et Komers (2003).

2.1.1. Monogamie sociale et soins paternels

L'hypothèse selon laquelle les soins paternels jouent un rôle majeur dans l'évolution et le maintien de la monogamie sociale est de loin l'hypothèse qui a suscitée le plus d'attention. En effet, d'un point de vue théorique, lorsque la contribution directs des mâles (*e.g.* thermorégulation, nourrissage, transport) est critique à l'élevage réussi et à la survie des jeunes, la monogamie

sociale apparaît comme la meilleur stratégie pour maximiser non seulement le succès reproducteur des femelles mais également celui des mâles (Kleiman 1977; Wittenberg et Tilson 1980; Birkhead et Møller 1996). Et, d'un point de vue empirique, la grande majorité des espèces socialement monogames, et tout particulièrement les oiseaux (Gowaty 1996), les petits mammifères (Gubernick 1994; Gubernick et Teferi 2000) et les humains (Marlowe 2000), présentent des soins biparentaux essentiels à la survie des jeunes. Par exemple, Møller (2000) ou encore Bart et Tornes (1989) montrent respectivement que la participation du mâle au nourrissage mais également à l'incubation ou encore aux soins après l'envol contribue significativement au succès d'élevage des jeunes chez les oiseaux socialement monogames. L'importance des soins paternels dans le succès d'élevage des jeunes a également été confirmée expérimentalement chez les oiseaux socialement monogames (Ligon 1999; Mock et Fujioka 1990). De même, chez les mammifères socialement monogames, le rôle essentiel des soins paternels dans la survie des jeunes a également été démontré corrélativement et expérimentalement. Par exemple, chez le cheirogale à queue grasse, *Cheirogaleus medius*, un suivi par capture-marquage-recapture a permis de mettre en évidence une survie supérieure des jeunes élevés en présence de leur père comparée à celle des jeunes élevés sans ce dernier (Fietz 1999a,d). De même, chez le hamster de Campbell, *Phodopus campbelli*, et chez la souris de Californie, la survie des jeunes passe respectivement de 95% à seulement 35% (Wynne-Edwards 1987) et de 80% à seulement 26% (Gubernick et Teferi 2000) lorsque les mâles sont expérimentalement enlevés.

Table 2.3. Différents types de soins paternels rencontrés chez les mammifères socialement monogames.

Types de soins paternels	Exemples	Références
Nourriture	Canidés	Moehlman 1989
	Campagnol des prairies, *Microtus ochrogaster*	Thomas et Birney 1979
Incubation	Hamster de Campbell, *Phodopus campbelli*	Wynne-Edwards 1987
	Souris de Californie, *Peromyscus californicus*	Ribble 2003
Construction d'un terrier ou d'un refuge	Castor d'Europe, *Castor fiber*	Wilsson 1971
Transport du jeune	Callicèbe gris, *Callicebus moloch*	Mendoza et Mason 1986
	Siamang, *Hylobates syndactylus*	Chivers 1974
Protection contre les prédateurs	Oréotrague, *Oreotragus oreotragus*	Dunbar et Dunbar 1980

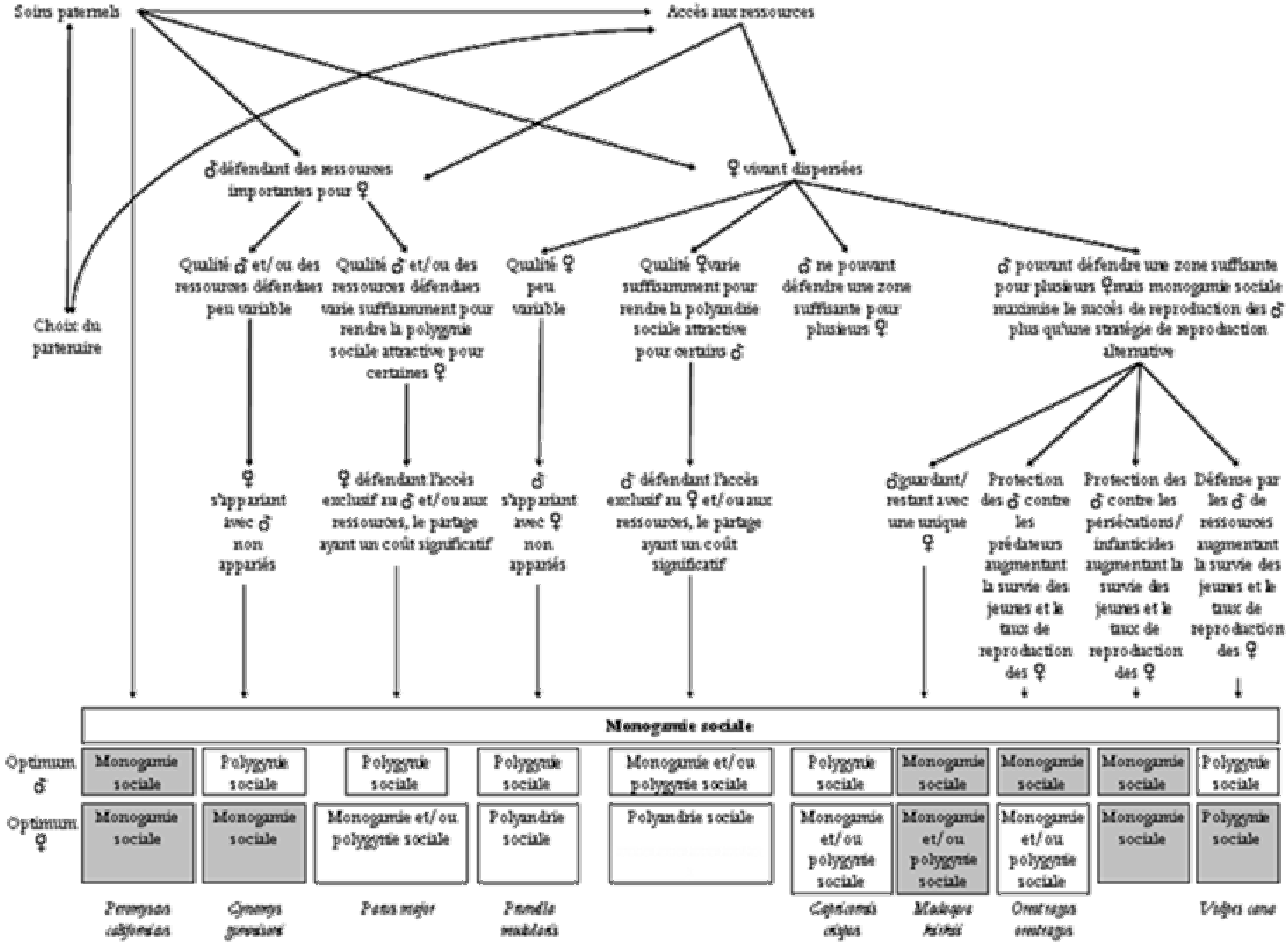
Types de soins paternels	Exemples	Références
	Protele, *Proteles cristatus*	Richardson 1987
Protection contre les mâles infanticides	*Hylobates* sp.	van Schaik et Dunbar 1990
Défenses des ressources	*Hylobates* sp.	van Schaik et van Hooff 1983

Néanmoins, si la nécessité des soins paternels apparaît comme un hypothèse probable lorsqu'il est question de l'évolution de la monogamie sociale chez les oiseaux (Lack 1968; Ligon 1999; Burley et Johnson 2002), elle ne fournit pas une explication universelle à l'évolution de la monogamie (Figure 2.2; Clutton-Brock 1991; Gowaty 1996; Komers et Brotherton 1997). Le cas des mammifères est particulièrement éloquent. En effet, chez les mammifères socialement monogames, l'existence de soins biparentaux reste rare (Table 2.3; Clutton-Brock 1991) et essentiellement limitée à certains rongeurs, primates et carnivores (Kleiman et Malcolm 1981; Wright 1990; Woodroffe et Vincent 1994). Komers et Brotherton (1997) confirment que l'existence de soins paternels est un pauvre prédicteur de la monogamie sociale chez les mammifères et suggèrent, faisant écho à Wright (1990) et Dunbar (1995) que si l'effet positif des soins paternels sur la survie des jeunes peut expliquer le maintien de la monogamie sociale, leur nécessité n'est que peu probablement à son origine.

2.1.2. Monogamie sociale et conditions écologiques

Hors la nécessité de soins parentaux, les conditions écologiques et leurs répercussions sur les stratégies de reproduction des deux sexes ont largement été invoquées comme à l'origine de la monogamie sociale (Figure 2.2). En effet, le succès reproducteur des femelles est supposé fortement conditionné par l'acquisition de ressources, en particulier de ressources alimentaires. Afin de maximiser leur succès reproducteur, les femelles chercheraient donc à maximiser leur accès aux ressources. De fait, les facteurs écologiques influenceraient fortement les femelles (Emlen et Oring 1977; Clutton-Brock 1989). Parallèlement, le succès reproducteur des mâles est, quant à lui, relativement indépendant de l'acquisition de ressources mais fortement conditionné par l'accès aux femelles (Bateman 1948; Trivers 1972; Clutton-Brock 1989). Deux choix s'offrent alors aux mâles : défendre les femelles, cas préférentiellement rencontré chez les mammifères, ou défendre les ressources d'intérêt pour les femelles, cas préférentiellement rencontré chez les oiseaux (Altmann 1990). Dans les deux cas, les conditions écologiques peuvent en influant sur la dispersion des ressources contraindre les mâles à la monogamie sociale. Par exemple, chez le chien de prairie de Gunnison, *Cynomis gunnisoni*, lorsque la distribution des ressources est uniforme le système social prédominant est la monogamie alors que lorsque les ressources sont

Figure 2.2. Rôle des soins paternels, des modalités d'accès aux ressources et du choix du partenaire dans l'évolution et le maintien de la monogamie sociale. Les stratégies de reproduction optimales des mâles et des femelles sont présentées afin de mettre en avant l'existence de conflits entre les sexes. Repris de Reichard (2003).



distribuées de façon discrète le système social prédominant est la monogamie (Travis *et al.* 1995, 1996). De même, dans la tribu des Kipsigis au Kenya, le niveau de ressources possédées par un homme est une variable explicative importants de son degré de polygynie (Borgerhoff Mulder 1990).

Néanmoins, si l'occupation de domaines vitaux séparés par les femelles est un prérequis, cette distribution des femelles n'est pas suffisante pour expliquer l'évolution de la monogamie sociale (Komers et Brotherton 1997). En effet, les mâles pourraient acquérir plus d'une femelle en adoptant l'une des stratégies suivantes : défendre un grand territoire comprenant les domaines vitaux de plusieurs femelles (campagnol des champs, *Microtus pennsylvanicus*, Berteaux *et al.* 1999; *Macropodidae* sp., Fisher et Owens 2000), défendre plusieurs petits territoires correspondant à plusieurs femelles (*Passeridae* sp., Temrin et Arak 1989), se déplacer à la rencontre des femelles (orang-outan, *Pongo pygmaeus*, van Schaik et van Hooff 1996; aye-aye, *Daubentonia madagascariensis*, Sterling et Richard 1995). Compte tenu des différentes tactiques qui s'offrent aux mâles, la monogamie sociale est supposée évoluer que si des contraintes pesant sur les mâles se surajoutent à celles pesant sur la distribution des femelles. Trois contraintes ont été proposées.

Premièrement, les capacités intrinsèques des mâles ne leurs permettent pas de réaliser une des tactiques mentionnées ci-dessus (Figure 2.2; Emlen et Oring 1977; Barlow 1988). Par exemple, chez le lagopède alpin, *Lagopus lagopus*, les femelles défendent agressivement des domaines vitaux exclusifs (Hannon 1983) et vivent donc dispersées. Et si les femelles monogames ou polygynes atteignent des succès reproducteurs équivalents, les mâles polygynes voient leur succès reproducteur augmenté (Hannon et Martin 1992). Indépendamment des tactiques de reproduction des femelles, seuls les mâles de condition physique supérieure sont capables de défendre un territoire suffisamment grand pour englober les domaines vitaux de plusieurs femelles (Hannon et Dobush 1997). De même, chez le serow, *Capricornis crispus*, les mâles sont physiquement incapables de défendre une territoire de taille suffisante pour englober les domaines vitaux de deux femelles et n'arrivent à monopoliser deux femelles que si ces dernières possèdent des domaines vitaux considérablement plus petits que la moyenne (Kishimoto et Kawamichi 1996; Kashimoto 2003). De même, chez le renard de Blanford, *Vulpes cana* (Geffen et Macdonald 1992) et le castor d'Europe, *Castor fiber* (Sun 2003), les mâles ne peuvent respectivement défendre suffisamment de ressources alimentaires et construire suffisamment de refuges pour autoriser l'installation de plus d'une femelle.

Deuxièmement, la probabilité de rencontrer une femelle fertile est suffisamment faible pour que le mâle n'ait pas intérêt à rechercher de partenaires sexuels additionnels. Une telle situation peut être rencontrée si la reproduction à lieu de façon synchrone (Figure 2.2; Ligon

1999), si le sex-ratio est frottement biaisé en faveur des mâles, si les sites de reproduction sont limités (Freed 1987) ou encore si la densité est très faible (Brotherton et Rhodes 1996; Ligon 1999). Par exemple, chez l'accenteur moucher, *Prunella modularis*, une augmentation du nombre d'unités sociales polyandre est observée suite à une renforcement du biais du sex-ratio en faveur des mâles (Davies 1992).

Troisièmement, rester avec une femelle permet aux mâles d'acquérir des bénéfices en terme de reproduction qu'il ne pourraient acquérir autrement (Figure 2.2). Par exemple, chez le gorfou macaroni, *Eudyptes chrysolophus*, lorsqu'un mâle se sépare de sa femelle, ses chances des se reproduire tombent à 30% et ce même si il conserve son site de reproduction, cette absence de reproduction pouvant se poursuivre pendant les un à trois ans suivants (Williams 1996). De même, chez le campagnol des prairies, *Microtus ochrogaster* (Getz *et al.* 1987), chez le mara, *Dolichotis patagonum* (Taber et MacDonald 1992), ou encore chez le dik-dik de Kirk (Brotherton et Komers 2003), la période d'oestrus est suffisamment courte pour que les mâles augmentent leur chance de se reproduire d'une année sur l'autre en conservant et défendant leur partenaire sexuelle toute l'année.

Une fois encore, la monogamie sociale semble pouvoir émerger de contraintes diverses. En particulier les contraintes ayant conduit à la monogamie sociale chez les oiseaux et chez les mammifères semblent une fois de plus différentes. En effet, si les répercussions des conditions écologiques sur la défense de ressources d'intérêt pour les femelles apparaissent comme à l'origine de la monogamie sociale chez les oiseaux, les répercussions sur la distribution des femelles semblent plus probablement à l'origine de la monogamie sociale chez les mammifères.

2.2. Des monogamies sociales…

Il parait aujourd'hui clair que toutes les observations de la monogamie sociale ne résultent pas d'une origine commune mais ont évolué séparément dans différentes lignées et ce suivant des pressions de sélection variées. En particulier, si la nécessité des soins paternels parait une cause évolutive importante à la monogamie sociale chez les oiseaux, ce sont les conditions écologiques qui paraissent avoir conduit à la monogamie sociale chez nombre de mammifères.

De plus, bien que les contraintes pesant sur les mâles jouent un rôle important dans l'évolution de la monogamie sociale, les contraintes pesant sur les femelles et l'existence de conflits entre les sexes doivent désormais être considérées (Figure 2.2). Les femelles peuvent prendre une part active dans le maintien de la monogamie, par exemple en agressant leurs semblables (Slagsvold et Lifjeld 1994; Kokita 2002). Chez le moineau domestique, *Passer domesticus*, la monogamie sociale semble renforcée par le comportement agressif des femelles

envers les femelles pénétrant sur leur territoire. Les mâles restent alors monogames malgré le fait que leur succès reproducteur augmente avec le nombre de femelles et que des femelles et de nichoirs soient disponibles (Veiga 1992). De même, chez l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, les femelles défendent les nichoirs contre l'installation de femelles supplémentaires. Néanmoins, Sandell et Smith (1996) en augmentant la distance entre les nichoirs ont conduit plusieurs femelles à s'installer sur un même territoire. Des agressions entre femelles pour la défense du territoire ont également été mentionnées chez des mammifères socialement monogames comme le gibbon à mains blanches (Mitani 1984).

Bien que la monogamie sociale puisse émerger d'un intérêt commun aux deux sexes (Wiitenberg et Tilson 1980; Wickler et Seibt 1981; Brotherton et Komers 2003), dans nombre de cas, la monogamie sociale semble émerger d'un compromis entre les stratégies optimales de reproduction de chacun des deux sexes (Figure 2.2; Davies 1992; Reichard 2003). A ce titre, la monogamie sociale apparaît comme une structure sociale tout particulièrement propice aux conflits entre les sexes (Parker 1984; Davies 1989; Gowaty 1996), ces conflits d'intérêts pouvant être importants (Trivers 1972; Johnstone et Keller 2000). Par exemple, chez l'accenteur mouchet, les femelles atteignent un succès reproducteur maximal dans un système social polyandre et minimal dans un système social polygyne alors que l'inverse est observé chez les mâles (Davies 1992). Suivant les conditions écologiques et le degré de symétrie de la qualité des individus du couple, soit le mâle soit la femelle atteint sa stratégie de reproduction optimale et aussi bien la polyandrie que la monogamie ou la polygynie sont observées chez cette espèce (Davies 1989).

La généralité de tels conflits entre les stratégies de reproduction optimales des deux sexes est propice à des incohérences entre les systèmes de reproduction sociale et génétique chez les espèces socialement monogames (Petrie et Kempenaers 1998a; Petrie *et al.* 1998; Hasselquist et Sherman 2001).

Chapitre 3

… A la monogamie génétique

Sommaire

1. La monogamie génétique : fantasme ou réalité 28
1.1. L'avènement de la génétique moléculaire ou les illusions perdues 28
1.2. Quand l'exception devient la règle 29

2. Rôle de chacun des sexes dans la recherche de paternités hors-couple 42
2.1. Rôle des mâles dans la recherche de paternités hors-couple 42
2.2. Rôle des femelles dans la recherche de paternités hors-couple 43

3. Quelles fonctions pour les paternités hors-couple ? 47
3.1. Des bénéfices évidents pour les mâles 47
3.2. Mais quels bénéfices pour les femelles ? 47
3.2.1. Bénéfices matériels 48
3.3.2. Assurer la fertilisation 51
3.3.3. Obtenir la meilleur configuration génétique 55
3.3.3.1. Obtenir des « bons gènes » 58
3.3.3.2. Obtenir des « gènes compatibles » 62
3.3.3.3 « Bons gènes » versus « gènes compatibles 6970
3.3.3.4. Mécanismes d'obtention des « bons gènes » et des « gènes compatibles 72
3.3.4. Obtenir des gènes diversifiés 75

4. Quels coûts aux paternités hors-couple? 79
4.1. Des coûts communs aux mâles et aux femelles 80
4.2. Des coûts pour les femelles 81
4.2.1. Agression physique 81
4.2.2. Réduction des soins paternels 82
4.3. Des coûts pour les mâles 86
4.3.1. Apport de soins paternels à des jeunes étrangers 86
4.3.2. Préserver sa paternité 87

5. Quelles contraintes à l'obtention de paternités hors-couple? 91
5.1. Quelques contraintes proposées 92
5.1.1. Phylogénie 92
5.1.2. Densité de reproducteurs 93
5.1.3. Synchronie de la reproduction 96
5.1.4. Diversité génétique 100
5.2. Hiérarchisation des contraintes proposées 101

1. La monogamie génétique : fantasme ou réalité

1.1. L'avènement de la génétique moléculaire ou les illusions perdues

Comme en témoigne l'abondante littérature mentionnant l'existence de copulations hors-couple (revu par Møller *et* Birkhead 1993b), l'existence des paternités hors-couple fut pressentie dès lors que les biologistes du comportement s'intéressèrent aux espèces monogames. Néanmoins, l'intérêt porté aux paternités hors-couple est relativement récent et les premières études attestant de l'existence de ces paternités hors-couple ne datent pas de plus d'une vingtaine d'années. Ces études utilisèrent une grande variété d'outils méthodologiques parmi lesquels on peut citer le polymorphisme enzymatique (Gowaty *et* Karlin 1984), le polymorphisme de couleur du plumage (Birkhead *et al.* 1988b), ou encore une héritabilité différentielle de certains traits morphologiques en fonction du sexe du parent (Alatalo *et al.* 1984). Bien que ces méthodes permettent d'attester de la présence ou de l'absence des paternités hors-couple, elles ne permettent ni leur quantification, ni l'assignement d'un jeune à un père donné et ne peuvent être appliquées qu'à certaines espèces. Il fallut donc attendre l'avènement des techniques moléculaires basées sur l'ADN, qu'il s'agisse de l'utilisation d'empreintes génétiques obtenues à partir de minisatellites uni-locus ou pluri-loci ou encore de l'utilisation des microsatellites, pour obtenir une quantification des paternités hors-couple et une assignation des jeunes à un père donné.

Encart 3.1. Occurrence des paternités hors-couple chez les oiseaux et les mammifères socialement monogames

Critères de recherche

La base de données présentée ci-dessous a été obtenue par une recherche sur ISI Web of Knowledge en utilisant les mots clés "extra-pair paternity" et "extrapair paternity" et par une recherche systématique dans les journaux suivants avant le 1er février 2006 : American Naturalist, Animal Behaviour, Auk, Behaviour, Behavioral Ecology, Behavioural Ecology and Sociobiology, Condor, Ethology, Evolution, Hereditas, Ibis, Journal of Avian Biology, Journal of Heredity, Journal für Ornithologie, Molecular Ecology, Molecular Ecology Notes, Nature, Oikos, Proceedings of the Royal Society London Series B et Science. A notre connaissance, l'ensemble des études présentant des estimations du pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple et/ou du pourcentage de portées présentant au moins un jeune issus de paternités hors-couple et publiées dans la littérature de rang A avant le 1er février 2006 a donc été incluse dans cette base de données. Cette base de données a été compilée par espèces et par population. Ainsi, lorsque des estimations sont disponibles pour plusieurs populations d'une même espèce, les estimations sont fournies pour chacune de ces populations. Lorsque plusieurs estimations sont données pour une

même population, seules les estimations obtenues à partir de l'échantillon de taille maximale sont fournies.

Critères d'exclusion

Littérature

Seules les études publiées dans la littérature de rang A ont été considérées. Les estimations présentes dans des comptes-rendus de colloques, des thèses, des livres ou des journaux autres que des journaux de rang A ont été ignorées.

Méthodologie

Seules les études présentant de manière détaillée la méthodologie utilisée afin d'inclure ou d'exclure le père officiel ont été inclues. Pratiquement, seules les études utilisant des méthodes moléculaires basées sur l'ADN (empreintes génétiques minisatellites uni-locus ou pluri-loci et microsatellites) et ayant échantillonnées la mère et le père officiels ont été retenues. L'ensemble des études utilisant des allozymes, le polymorphisme du plumage ou encore l'héritabilité a été écarté.

Population

Seules les populations naturelles ont été considérées. Les populations captives qu'il s'agisse d'élevage ou de parc zoologique ont été écartées.

Si les individus d'une population naturelle ont fait l'objet de manipulations visant à modifier les taux de paternités hors-couple, si ces dernières étaient disponibles, seules les estimations obtenues à partir des individus "control" ont été retenues, dans le cas contraire, l'ensemble des estimations a été ignoré.

De même, si les estimations des taux de paternités ont été obtenues à partir de sous-échantillons de la population pour lesquels on s'attend à avoir des taux de paternités hors-couple plus élevés (*e.g.* mâles monogames *vs.* mâles polygynes), seules les études présentant les taux de paternités hors-couple pour l'ensemble de la population ont été retenues.

1.2. Quand l'exception devient la règle

Loin d'être un phénomène anecdotique, la présence de paternités hors-couple, semble au contraire être la règle chez les espèces socialement monogames. En effet, des paternités hors-couple ont été mises en évidence à travers l'ensemble du règne animal en partant des poissons jusqu'aux mammifères, en passant par les amphibiens, les reptiles ou encore les oiseaux. Par la suite, nous nous intéresserons essentiellement au cas des oiseaux et des mammifères : les oiseaux car il s'agit et de loin du groupe taxonomique ayant fait l'objet des recherches à la fois les plus nombreuses et les plus approfondies dans ce domaine et les mammifères car il s'agit du groupe taxonomique auquel appartient la marmotte alpine, *Marmota marmota.*

Table 3.1. Estimation, du pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple et du pourcentage de portées contenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple par espèce chez les oiseaux (a) et mammifères (b) socialement monogames. La taille d'échantillon qu'il s'agisse du nombre de jeunes ou du nombre de portées est également donnée. Le système d'appariement est défini comme suit : 1 monogamie avec vie en couple, 2 monogamie avec élevage coopératif. L'outil génétique employé est défini comme suit : 1 microsatellites, 2 empreintes génétiques. La situation géographique est également précisé: 1 île, 2 continent. Données manquantes (???).
(a)

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
Phasianidae	*Lagopus lagopus*	Lagopède des saules	256	9.3	38	13.2	1	4	2	Freeland *et al.* 1995
	Lagopus leucurus	Lagopède à queue blanche	45	6.7	15	20	1	2	2	Benson 2002
	Lagopus leucurus	Lagopède à queue blanche	13	0	3	0	1	2	2	Benson 2002
Anatidae	*Chen caerulescens*	Oie des neiges	80	5.0	23	13.0	1	4	2	Dunn *et al.* 1999
	Chen rossi	Oie de Ross	83	2.4	24	8.3	1	4	2	Dunn *et al.* 1999
	Branta leucopsis	Bernache nonnette	305	0.0	100	0.0	1	4	1	Choudhury *et al.* 1993
	Branta leucopsis	Bernache nonnette	137	0	63	0	1	4	1	Larsonn *et al.* 1995
	Hymenolaimus malacorhynchus	Canard bleu	14	0.0	10	0.0	1	4	1	Triggs *et al.* 1991
	Anas strepera	Canard chipeau	261	4.2	29	27.6	1	4	2	Peters *et al.* 2003
	Cygnus atratus	Cygne noir	332	15.1	85	37.7	1	2	2	Kraaijeveld *et al.* 2004
Picidae	*Melanerpes formicivorus*	Pic glandivore	423	0.0	141	0.0	2	4	2	Haydock *et al.* 2001
	Picoides borealis	Pic à face blanche	80	1.3	44	9.0	2	4	2	Haig *et al.* 1994
	Picoides major	Pic épeiche	161	0.0	36	0.0	1	4	2	Michalek et Winkler 2001
	Picoides medius	Pic mar	61	0.0	13	0.0	1	4	2	Michalek et Winkler 2001
	picoides tridactylus	Pic tridactyle	55	7.3	37	15.4	1	4	2	Pechacek *et al.* 2005
Dacelonidae	*Dacelo novaeguineae*	Martin-chasseur géant	140	0.0	62	0.0	2	4	2	Legge et Cockburn 2000
Strigidae	*Otus asio*	Petit-duc maculé	80	0.0	23	0.0	1	4	2	Lawless *et al.* 1997
	Athene noctua	Chevèche d'Athéna	53	0.0	16	0.0	1	4	2	Müller *et al.* 2001
Rallidae	*Gallinula chloropus*	Gallinule poule-d'eau	68	0.0	13	0.0	1	4	2	McRae et Burke 1996
	Porphyrio porphyrio	Pukeko	73	0.0	12	0.0	2	4	1	Jamieson *et al.* 1994
	Porphyrio hochstetteri	Takahe de Nouvelle-Zélande	27	0	11	0	1	3	1, 2	Lettink *et al.* 2002
Scolopacidae	*Calidris maritima*	Bécasseau violet	82	1.2	27	3.7	1	4	1	Pierce et Lifjeld 1998
	Calidris mauri	Bécasseau d'Alaska	61	6.6	25	8.0	1	4	2	Blomqvist *et al.* 2002a, Blomqvist *et al.* 2002b
	Actitis hypoleuca	Chevalier guignette	53	1.8	15	6.7	1	4	2	Blomqvist *et al.* a 02b
	Charadrius alexandrinus	Gravelot à collier inetrrompu	170	0.6	65	1.5	1	4	2	Blomqvist *et al.* a 02b
	Charadrius alexandrinus	Gravelot à collier inetrrompu	229	3.9	89	7.9	1	4	2	Küpper *et al.* 2004
	Charadrius hiaticula	Grand gravelot	50	0.0	21	0.0	1	4	2	Wallander *et al.* 2001

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Phalaropus tricolor	Phalrope de Wilson	43	0.0	15	0.0	1	4	2	Delehanty *et al.* 1998
Charadriidae	*Haematopus ostralegus*	Huitrier pie	65	1.5	26	3.9	1	4	1	Heg *et al.* 1993
	Charadrius morinellus	Pluvier guignard	44	4.6	22	9.1	1	4	2	Owens *et al.* 1995
	Charadrius semipalmatus	Gravelot semipalmé	85	4.7	24	4.2	1	4	2	Zharikov et Nol 2000
Laridae	*Catharacta antartica lonnbergi*	Labbe brun	45	0.0	16	0.0	1	4	???	Millar *et al.* 1994
	Catharacta maccormicki	Labbe de McCormick	14	7.0	13	7.7	1	3	1	Millar *et al.* 1997
	Larus occidentalis	Goéland d'Audubon	33	0.0	22	0.0	1	4	1	Gilbert *et al.* 1998
	Larus canus	Goéland cendré	55	3.6	24	8.3	1	4	2	Bukacinska *et al.* 1998
	Rissa tridactyla	Mouette tridactyle	119	0	86	0	1	2	2	Helfenstein *et al.* 2004
	Uria aalge	Guillmot de Troïl	77	7.8	77	7.8	1	4	1	Birkhead *et al.* 2001
Accipitridae	*Buteo galapagoensis*	Buse des Galapagos	22	0.0	10	0.0	2	4	1	Faaborg *et al.* 1995
Falconidae	*Falco columbarius*	Faucon émerillon	47	0.0	18	0.0	1	4	2	Warkentin *et al.* 1994
	Falco naumanni	Faucon crécerellette	87	3.5	26	3.9	1	4	2	Negro *et al.* 1996
	Falco naumanni	Faucon crécerellette	72	8.3	23	8.7	1	2	2	Alcaide *et al.* 2005
	Falco naumanni	Faucon crécerellette	24	4.2	8	12.5	1	2	2	Alcaide *et al.* 2005
	Alle alle	Mergule nain	26	0.0	13	0.0	1	2	1	Lifjeld *et al.* 2005
	Falco sparverius	Crécerelle d'Amérique	89	11.2	21	9.5	1	4	2	Villarroel *et al.* 1998
	Falco tinnunculus	Faucon crécerelle	319	1.9	75	2.7	1	4	2	Korpimaki *et al.* 1996
	Falco eleonorae	Faucon d'Eléonore	60	0.0	17	0.0	1	4	2	Swatschek *et al.* 1993
Phalacrocoracidae	*Phalacrocorax aristotelis*	Cormoran huppé	161	9.3	87	12.6	1	4	1	Graves *et al.* 1992, Graves *et al.* 1993
Ciconiidae	*Coragyps atratus*	Urubu noir	36	0.0	16	0.0	1	4	2	Decker *et al.* 1993
Fregatidae	*Fregata minor*	Frégate du Pacifique	92	1.1	92	1.1	1	3	1	Dearborn *et al.* 2001
Spheniscidae	*Spheniscus humboldti*	Manchot de Humblot	49	0.0	21	0.0	1	4	1	Schwartz *et al.* 1999
	Eudypes schlegeli	Manchot royal	26	3.8	13	7.7	1	4	1	Cassady St Clair *et al.* 1995
	Pygoscelis adeliae	Manchot Adélie	22	9.1	18	11.1	1	4	2	Hunter *et al.* 1995
	Pygoscelis antarctica	Manchot à jugulaire	76	0.0	38	0.0	1	4	1	Moreno *et al.* 2000
Gaviidae	*Gavia immer*	Plongeon imbrin	58	0.0	47	0.0	1	4	2	Piper *et al.* 1997
Procellariidae	*Fulmarus glacialis*	Fulmar boréal	28	0.0	28	0.0	1	4	1	Hunter *et al.* 1992
	Calonectris diomedea	Puffin cendré	46	0.0	29	0.0	1	4	1	Swatschek *et al.* 1994
	Puffinus tenuirostris	Puffin à bec grele	83	10.8	83	10.8	1	???	???	Austin et Parkin 1996

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Thalassoica antarctica	Pétrel Antartcique	41	7.0	41	7.0	1	4	2	Lorentsen *et al.* 2000
	Oceanodroma leucorhoa	Océanite culblanc	42	0.0	42	0.0	1	4	1	Mauck *et al.* 1995
	Oceanites oceanicus	Océanite de Wilson	63	0.0	63	0.0	1	4	1	Quillfeldt *et al.* 2001
	Phoebastria irrorata	Albatros des Galapagos	16	4.0	16	4.0	1	2	1	Huyvaert *et al.* 2000
Tyrannidae	*Sayornis phoebe*	Moucherolle phébi	76	11.8	20	20.0	1	4	2	Conrad *et al.* 1998b
	Empidonax minimus	Moucherolle tchébec	78	39	21	62	1	2	2	Tarof *et al.* 2005
Thamnophilidae	*Cercomacra tyrannina*	Grisin sombre	15	0.0	9	0.0	1	???	???	Fleischer *et al* . 1994
Maluridae	*Malurus cyaneus*	Mérion superbe	181	76	253	65.2	2	4	2	Mulder et al. 1994, Double et Cockburn 2000
Meliphagidae	*Manorina melanophrys*	Méliphage à sourcils noirs	24	4.2	13	7.7	2	4	2	Conrad *et al.* 1998a
	Manorina melanocephala	Méliphage bruyant	85	5.9	35	5.7	2	4	2	Põldmaa *et al* . 1995
	Notiomystis cincta	Méliphage hihi	34	35.2	10	80.0	1	3	1	Ewen *et al.* 1999
Pardalotidae	*Sericornis frontalis*	Séricorne à sourcils blancs	73	21.9	36	27.8	2	4	2	Whittingham et al. 1997, Whittingham et Dunn 1998
Eopsaltriidae	*Petroica australis*	Miro rubisole	62	0.0	37	0.0	1	3	1	Ardern *et al.* 1997
Laniidae	*Lanius bucephalus*	Pie-grièche bucéphale	99	10.1	24	16.7	1	4	1	Yamagishi *et al.* 1992
	Lanius collurio	Pie-grièche écorcheur	19	5.2	6	16.7	2	4	2	Fornasari *et al.* 1994
	Lanius ludovicianus	Pie-grièche migratrice	179	4	36	14	1	2	2	Etterson 2004
Vireonidae	*Vireo olivaceus*	Viréo à œil rouge	19	57.9	7	57.1	1	4	2	Morton *et al.* 1998
	Vireo solitarius	Viréo à œil rouge	37	2.7	16	6.3	1	4	2	Morton *et al.* 1998
Corvidae	*Aphelocoma coerulescens*	Geai à gorge blanche	139	0.0	.	.	2	4	2	Quinn *et al.* 1999
	Aphelocoma ultramarina	Geai du Mexique	142	1.4	52	4.0	2	2	???	Li et Brown 2000
	Corvus monedula	Choucas des tours	113	0.9	35	2.9	1	4	2	Henderson *et al.* 2000
	Corvus monedula	Choucas des tours	39	2.6	15	6.7	1	4	2	Liebers et Peter 1998
	Grallina cyanoleuca	Gralline pie	103	3.0	47	6.0	1	4	2	Hall et Magrath 2000
Muscicpidae	*Turdus grayi*	Merle fauve	37	37.8	19	52.6	1	4	2	Stutchbury *et al.* 1998
	Luscinia svecica	Gorgebleue à miroir	1568	26.3	305	49.5	1	2, 4	2	Krokene et al. 1996, Johnsen et al. 2001, Johnsen et Lifjeld 2003
	Luscinia svecica	Gorgebleue à miroir	162	41.9	36	63.8	1	5	2	Questiau *et al.* 1999

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Ficedula albicollis	Gobemouche à collier	459	15.5	79	32.9	1	2	1	Sheldon et Ellegren 1999
	Ficedula albicollis	Gobemouche à collier	165	24.2	27	51.9	1	2	2	Krist *et al.* 2005
	Ficedula hypoleuca	Gobemouvhe noir	135	4	27	15	1	4	2	Lifjeld *et al.* 1991
	Ficedula hypoleuca	Gobemouvhe noir	131	23.7	22	43	1	4	2	Gelter et Tegelström 1992
	Ficedula hypoleuca	Gobemouvhe noir	53	2	9	11.1	1	2	2	Ellegren *et al.* 1995
	Ficedula hypoleuca	Gobemouvhe noir	225	4.4	43	7	1	4	2	Ratti *et al.* 2001
	Oenanthe oenanthe	Traquet motteux	73	11	17	29	1	4	1	Currie *et al.* 199
	Sialia mexicana	Melebleu de l'Ouest	207	18.8	51	45.0	2	4	2	Dickinson et Akre 1998
	Sialia sialis	Melebleu de l'Est	83	8.4	21	23.8	1	4	2	Meek *et al.* 1994
	Sialia sialis	Melebleu de l'Est	54	7.4	14	14.3	1	4	2	MacDougall-Shackleton *et al.* 1996
Sturnidae	*Sturnus vulgaris*	Etourneau sansonnet	62	9.7	14	28.6	1		2	Pinxten *et al.* 1993
	Sturnus vulgaris	Etourneau sansonnet	92	8.7	22	31.8	1	4	2	Smith et Von Schantz 1993
	Sturnus vulgaris	Etourneau sansonnet	196	17	48	44	1	2	2	Loyau *et al.* 2005
Certhidae	*Camphylorhynchus griseus*	Troglodyte bicolore	222	2.3	99	.	2	4	2	Haydock *et al.* 1996
	Campylorhynchus nuchalis	Troglodyte rayé	69	1.5	22	4.6	2	4	2	Rabenold *et al.* 1990
	Troglodytes aedon	Troglodyte familier	790	8.4	146	26.7	1	4	2	Swartz Soukup et Thompson 1997
	Troglodytes aedon	Troglodyte familier	54	2	9	11	1	2	2	Brylawski et Whittingham 2004
	Thryothorus ludovicianus	Troglodyte de Caroline	84	0.0	23	0.0	1	4	2	Haggerty *et al* . 2001
Paridae	*Parus ater*	Mésange noire	158	25.3	20	75	1	4	2	Lubjuhn *et al.* 1999a
	Parus ater	Mésange noire	778	27	94	67	1	4	2	Dietrich *et al.* 2004a
	Parus ater	Mésange noire	3559	31.4	483	70.8	1	4	2	Schmoll et al. 2003, Dietrich et al. 2004a, Dietrich et al. 2004b
	Parus caeruleus	Mésange bleue	1960	10.9	219	40.2	1			Gullberg *et al.* 1992
	Parus caeruleus	Mésange bleue	175	13	28	46	1	4	2	Krokene et Lifjeld 2000
	Parus caeruleus	Mésange bleue	1443	12.2	165	41.8	1	4	2	Kempenaers 1997

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Parus caeruleus	Mésange bleue	466	7	47	36	1	4	1	Krokene et al. 1998, Krokene et Lifjeld 2000
	Parus caeruleus	Mésange bleue	288	25.3	50	68	1	2	1	Charmantier et Blondel 2003, Charmantier et al. 2004
	Parus caeruleus	Mésange bleue	839	16.1	97	53.6	1	2	2	Charmantier et Blondel 2003, Charmantier et al. 2004, Charmantier et Perret 2004
	Parus caeruleus	Mésange bleue	205	18.2	30	50	1	2	1	Charmantier *et al.* 2004
	Parus caeruleus	Mésange bleue	574	15	51	65	1	2	2	Delhey *et al.* 2003
	Parus cristatus	Mésange huppé	136	11.0	20	30.0	1	4	2	Lens *et al.* 1997
	Parus major	Mésange charbonnière	3665	7.3	477	31.0	1			Gullberg *et al.* 1992
	Parus major	Mésange charbonnière	516	3.5	82	8.5	1	4	1	Verboven et Mateman 1997
	Parus major	Mésange charbonnière	408	8	55	27	1	4	1	Krokene *et al.* 1998
	Parus major	Mésange charbonnière	2013	7.4	265	34	1	4	2	Lubjuhn et al. 1996, Lubjuhn et al. 1999b, Lubjuhn et al. 2001
	Parus major	Mésange charbonnière	681	8.5	78	40	1	4	2	Strohbach *et al.* 1998
	Parus montanus	Mésange boréale	112	0.9	24	4.2	1	4	2	Orell *et al.* 1997
	Panurus biarmicus	Panure à moustaches	187	14.4	44	29.5	1	4	2	Hoi et Hoi-Leitner 1997
	Parus atricapillus	Mésange à tete noire	359	8.9	58	29.3	1	4	2	Otter *et al.* 1998
Aegithalidae	*Psaltriparus minimus*	Mésange buissonière	59	0.0	10	0.0	2	4	2	Bruce *et al.* 1996
Hirundinidae	*Tachycineta albilinea*	Hirondelle des mangroves	97	15.5	31	25.8	1	4	2	Moore *et al.* 1999
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	281	48.8	54	88.9	1	2	2	Whittingham et Dunn 2001
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	299	51.1	49	73.5	1	2	2	Kempenaers et al. 1999
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	-	-	12	60	1	4	2	Dunn *et al.* 1994
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	67	55	13	85	1	2	1	Conrad *et al.* 2001
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	119	53	23	87	1	4	2	Dunn et al. 1994a, Dunn et al. 1994b

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Tachycineta bicolor	Hirondelle bicolore	341	46	72	64	1	4	2	Barber et al. 1996, Barber et al. 2005
	Hirundo rustica	Hirondelle rustique	214	29	52	52	1	3	2	Primmer et al. 1995, Saino et al. 1999
	Hirundo rustica	Hirondelle rustique	261	28	63	33.3	1	4	2	Møller et Tegelström 1997
	Hirundo rustica	Hirondelle rustique	391	31	86	50	1	2	2	Kleven *et al* . 2006
	Progne subis	Hirondelle noire	142	18.3	.	.	1	4	2	Wagner *et al.* 1996b
	Progne subis	Hirondelle noire	44	18	-	-	1	4	2	Morton *et al* . 1990
	Riparia riparia	Hirondelle de rivage	167	14.0	45	36.0	1	4	2	Alves et Bryant 1998
	Hirundo ariel	Hirondelle ariel	203	14.0	70	20.0	1	3	2	Magrath et Elgar 1997
	Delichon urbica	Hirondelle de fenêtre	73	19	20	35	1	4	2	Whittingham et Lifjeld 1995
	Delichon urbica	Hirondelle de fenêtre	135	18.6	39	33.3	1	4	2	Riley et al. 1995
Zosteropidae	*Zosterops lateralis*	Zostérops à dos gris	122	0.0	53	0.0	1	2	1	Robertson *et al.* 2001
Sylviidae	*Acrocephalus arundinaceus*	Rousserolle turdoïde	194	9.8	48	10.4	1	2,4	2	Leisler et Wink 2000, Leisler *et al.* 2000
	Acrocephalus arundinaceus	Rousserolle turdoïde	614	2.9	145	6.2	1	2	2	Hasselquist et al. 1996, Bjornstad et Lifjeld 1997, Arlt et al. 2004
	Acrocephalus palustris	Rousserolle verderolle	131	3.1	33	9.1	1	2,4	2	Leisler et Wink 2000
	Acrocephalus schoenobaenus	Phragmite des joncs	201	7.5	44	23	1	4	2	Langefors *et al.* 1998
	Acrocephalus schoenobaenus	Phragmite des joncs	123	8.4	29	34.4	1	4	2	Buchanan et Catchpole 2000
	Acrocephalus seychellensis	Fauvette des Seychelles	55	38	45	40.0	2	2	1	Richardson et al. 2001, Richardson et al. 2005
	Phylloscopus sibilatrix	Pouillot siffleur	56	0	13	0	1	3	2	Gyllensten *et al.* 1990
	Phylloscopus trochilus	Pouillot fitis	68	28	12	58	1	3	1	Fridolfsson *et al.* 1997
	Phylloscopus trochilus	Pouillot fitis	86	33	15	47	1	4	2	Hasselquist *et al.* 1995
	Phylloscopus trochilus	Pouillot fitis	120	0	19	0	1	3	2	Gyllensten *et al.* 1990
	Phylloscopus fuscatus	pouillot brun	195	45	46	59	1	3	2	Forstmeier et al. 2002, Forstmeier 2003
	Turdoides squamiceps	Cratérope écaillé	186	0.0	44	0.0	2	4	2	Lundy *et al.* 1998

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
Nectaridae	*Nectarinia osea*	Souimanga de Bouvier	88	23.0	25	36.0	1	4	2	Zilberman *et al.* 1999
Passeridae	*Passer domesticus*	Moineau domestique	171	7	54	9.3	1	4	2	Veiga et Boto 2000
	Passer domesticus	Moineau domestique	185	10.5	56	28.5	1	2	2	Griffith *et al.* 1999b
	Passer domesticus	Moineau domestique	305	1.3	112	3.6	1	2	1	Griffith *et al.* 1999b
	Passer domesticus	Moineau domestique	-	-	9	66.7	1	4	2	Vaclav *et al.* 2003
	Passer domesticus	Moineau domestique	109	10	25	28	1	4	2	Cordero *et al.* 1999b
	Passer domesticus	Moineau domestique	536	13.6	183	26.8	1	4	2	Wetton et Parkin 1991
	Petronia petronia	Moineua soulcie	181	32	42	57.1	1	4	2	Pilastro *et al.* 2002
	Anthus spinoletta	Accenteur alpin	1052	5.2	258	12.4	1	4	2	Reyer *et al.* 1997
	Taeniopygia guttata	Diamant mandarin	82	2.4	16	8.0	1	4	2	Birkhead *et al.* 1990
Remizidae	*Remiz pendulinus*	Rémiz penduline	201	6.9	52	17.3	1	4	2	Schleicher *et al.* 1997
Fringillidae	*Fringilla coelebs*	Pinson des arbres	47	17.0	13	23.1	1	4	2	Sheldon et Burke 1994
	Carpodacus mexicanus	Roselin familier	119	8.4	35	14.3	1	4	2	Hill *et al.* 1994
	Loxioides bailleui	Psittirostre palila	20	0.0	12	0.0	1	3	1	Fleischer *et al.* 1994
	Emberiza citrinella	Bruant jaune	123	37.4	32	68.8	1	4	2	Sundberg et Dixon 1996
	Emberiza schoeniclus	Bruant des roseaux	216	54.6	58	86.2	1	2	2	Dixon *et al.* 1994
	Emberiza schoeniclus	Bruant des roseaux	294	49.7	75	80	1	2	1	Bouwman *et al* . 2005
	Passerculus sandwichensis	Bruant des prés	145	47.6	43	65.1	1	4	1	Freeman-Gallant 1996, Freeman-Gallant *et al.* 2003
	Dendroica petechia	Paruline jaune	484	33.1	130	53.8	1	4	2	Yezerinac et Weatherhead 1997a, Yezerinac et Weatherhead 1997b, Yezerinac et al. 1999
	Dendroica petechia	Paruline jaune	53	13	12	25	1	4	2	Yezerinac *et al.* 1999
	Dendroica caerulescens	Paruline bleue	413	23.0	117	34.2	1	3	2	Chuang et al. 1999, Chuang-Dobbs et al. 2001, Webster et al. 2001
	Wilsonia citrina	Paruline à capuchon	356	26.7	119	35.3	1	4	2	Stutchbury *et al.* 1994, 1997
	Setophaga ruticilla	Paruline flamboyante	108	39.8	32	59.4	1	4	2	Perreault *et al.* 1997

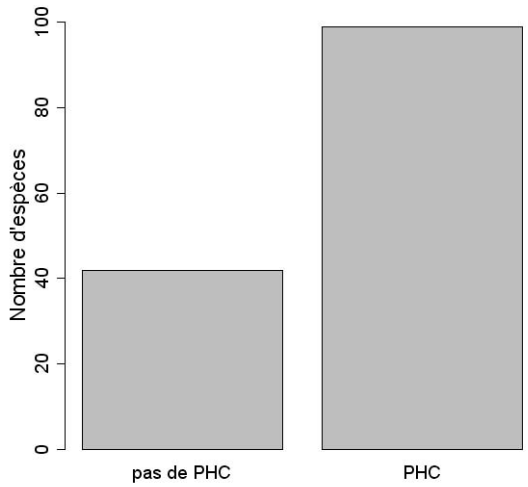
Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
	Geospiza scandens	Géospize des cactus	159	7.6	66	15.2	1	3	1	Petren *et al.* 1999
	Cardinalis cardinalis	Cardinal rouge	37	13.5	19	15.8	1	4	2	Ritchison *et al.* 1994
	Passerina cyanea	Passerin indigo	63	34.9	25	48.0	1	4	2	Westneat 1990
	Passerina caerulea	Guiraca bleue	55	52.7	20	70	1	2	2	Estep *et al.* 2005
	Agelaius phoeniceus	Carouge à épaulettes	-	-	67	46.3	1	4	2	Gibbs *et al.* 1990
	Agelaius phoeniceus	Carouge à épaulettes	487	25	146	42.5	1	4	2	Westneat 1993a,Westneat 1995
	Agelaius phoeniceus	Carouge à épaulettes	403	35	134	0.55	1	4	2	Gray 1997a,b
	Agelaius phoeniceus	Carouge à épaulettes	1479	40	537	55	1	3	2	Westneat et Mays 2005
	Agelaius phoeniceus	Carouge à épaulettes	546	25.1	174	-	1	4	2	Weatherhead *et al.* 1994
	Icterus galbula bullockii	Oriole à ailes blaches	202	32.0	48	46.0	1	3	2	Richardson et Burke 1999
	Carduelis tristis	Chardonneret jaune	70	14.3	15	26.7	1	4	2	Gissing *et al.* 1998
	Carduelis cannabina	Linotte mélodieuse	106	3.8	22	9.1	1	2	2	Bønløkke-Pedersen *et al.* 2002
	Geothlypis trichas	Paruline masquée	139	22.0	41	49.0	1	3	2	Thusius et al. 2001a, Thusius et al. 2001b
	Geothlypis trichas	Paruline masquée	153	20.3	46	45.7	1	2	2	Peterson et al. 2001
	Miliaria calandra	Bruant proyer	44	4.6	15	6.7	1	4	1	Hartley *et al.* 1993
	Serinus serinus	Serin cini	139	9.4	47	14.9	1	4	2	Hoi-Leitner *et al.* 1999
	Serinus canaria	Serin des Canaries	45	0.0	15	0.0	1	4	1	Voigt *et al.* 2003
Bombycillidae	*Phainopepla nitens*	Phénopèple luisant	29	0	15	0	1	4	2	Chu *et al* . 2002
	Phainopepla nitens	Phénopèple luisant	19	0	10	0	1	4	2	Chu *et al* . 2002
Emberizidae	*Melospiza melodia*	Bruant chanteur	38	10.5	10	30	1	2	2	Major et Barber 2004
Apodidae	*Apus apus*	Martinet noir	88	4.5	42	9.5	1	4	2	Martins *et al.* 2002
Psittacidae	*Cyanoliseus patagonus*	Conure de Patagonie	166	0	49	0	1	4	2	Masello *et al.* 2002
Tytonidae	*Tyto alba*	Effraie des clochers	211	0.0	54	1.9	1	4	2	Roulin *et al.* 2004
Bucerotidae	*Tockus monteiri*	Calao de Monteiro	135	0.0	38	0.0	1	4	2	Stanback *et al* . 2002

(b)

Famille	Espèce	Nom commun	Nbr. de jeunes	% de jeunes hors-couple	Nbr de portées	% de portées contenant des jeunes hors-couple	Système de reproduction	Méthode génétique	Situation géorgaphique	Référence
Primates	*Phaner furcifer*	Phaner à fourches	7	57.1	7	57.1	2	2	1	Schülke *et al.* 2004
	Cheirogaleus medius	Cheirogale à queue grasse	16	43.8	-	-	2	2	1	Fietz 1999a, Fietz 1999b, Fietz *et al.* 2000
	Hapalemur griseus	Hapalémur gris	59	8.7	-	-	1	2	1	Nievergelt *et al.* 2002
Rongeurs	*Microtus ochrogaster*	Campagnole americain des plaines	43	-	9	55.6	1	2	2	Solomon *et al.* 2004
	Peromyscus californicus	Souris de Californie	82	0	22	0	1	4	2	Ribble 1991
	Peromyscus polionotus	Peromysque de plage	-	-	147	10.2	2	?	?	Foltz
	Marmota marmota	Marmotte alpine	235	15.9	68	30.9	2	2	2	Goos a, *l.* 1998, Coha 2006
	Hypogeomys antimena	Rat sauteur géant de Malagascar	60	4.2	-	-	1	MHC	1	Sommer et Tichy 1999
Macropodes	*Petrogale assimilis*	Wallaby des rochers alliés	63	33	-	-	1	2	2	Spencer *et al.* 1998
Canidés	*Lycaon pictus*	Lycaon	29	10.3	11	18.2	2	2	2	Girman *et al.* 1997
	Canis simiensis	Loup d'Ethiopie	-	not 0	-	not 0	2	2	2	Sillero-Zubiri *et al.* 1996
	Urocyon littoralis	Renard d'île	16	25	-	-	1	2	1	Roemer *et al.* 2001
Ongulés	*Madoqua kirkii*	Dik-dik de Kirk	12	0		0	1	2	2	Brotherton *et al.* 1997
Chiroptères	*Rhinolophus sedulus*	Rinolophe laineux	1	0	1	0	1	4	1	Heller *et al.* 1993
Vivéridés	*Helogale parvula*	Mangouste naine	25	24	-	-	2	4	2	Keane *et al.* 1994
	Suricata suricatta	Suricatte	302	17	110	22.3	2	2	2	Griffin *et al.* 2003
Insectivores	*Crocidura russula*	Musaraigne musette	146	0	28	0	1	2	2	Bouteiller et Perrin 2000

Chez les oiseaux, les pourcentages de jeunes issus de paternités hors-couple et de portées comprenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple ont été estimés pour 161 espèces. Ces études confirment sans aucun doute la généralité de la présence de paternités hors-couple chez les espèces d'oiseaux socialement monogames, 77% des espèces présentent des paternités hors-couple (Figure 3.1.a). Les pourcentages moyens de jeunes issus de paternités hors-couple et de portées comprenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple atteignent respectivement 19,8% et 37,3%. Cependant, ces études indiquent principalement une grande variation du taux de paternités hors-couple en fonction des espèces, le pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple varie entre 0,6% pour le gravelot à collier interrompu, *Charadrius alexandrinus* et 76% pour le mérion superbe, *Malurus cyaneus* (Figure 3.1.b) et le pourcentage de portées comprenant au moins un jeune issu de paternités hors-couple varie entre 1,1% pour la frégate du Pacifique, *Fregata minor* et 87% pour l'hirondelle bicolore (Figure 3.1.c). Cette disparité, bien que moins importante, se retrouve entre populations d'une même espèce et, au sein d'une même population, entre différentes années. Ainsi, chez le moineau domestique, les pourcentages de jeunes issus de paternités hors-couple et de portées comprenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple varient respectivement entre 1,3% et 13,6% et entre 3,6% et 66,7% dans deux populations. Mais ces pourcentages varient également entre années, pour une même population et une même espèce. Ainsi, dans une population de gorgebleu à miroir, *Luscinia svecica*, les pourcentages de jeunes issus de paternités hors-couple et de portées comprenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple varient respectivement entre 7% et 33% et entre 8% et 76% au cours des dix années de suivi (Johnsen et Lifjeld 2003).

(a)



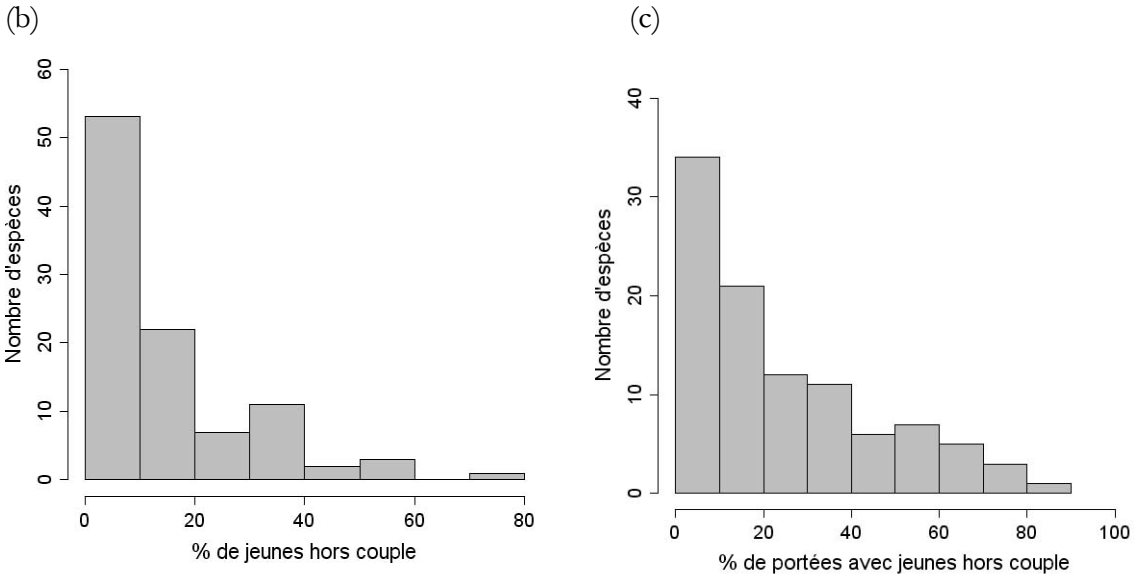


Figure 3.1. Répartition des espèces d'oiseaux socialement monogames en fonction de la présence ou de l'absence de paternité hors-couple (a), du pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple (b) et du pourcentage de portées comprenant un jeune issu de paternité hors-couple (c). Données encart 3.1.

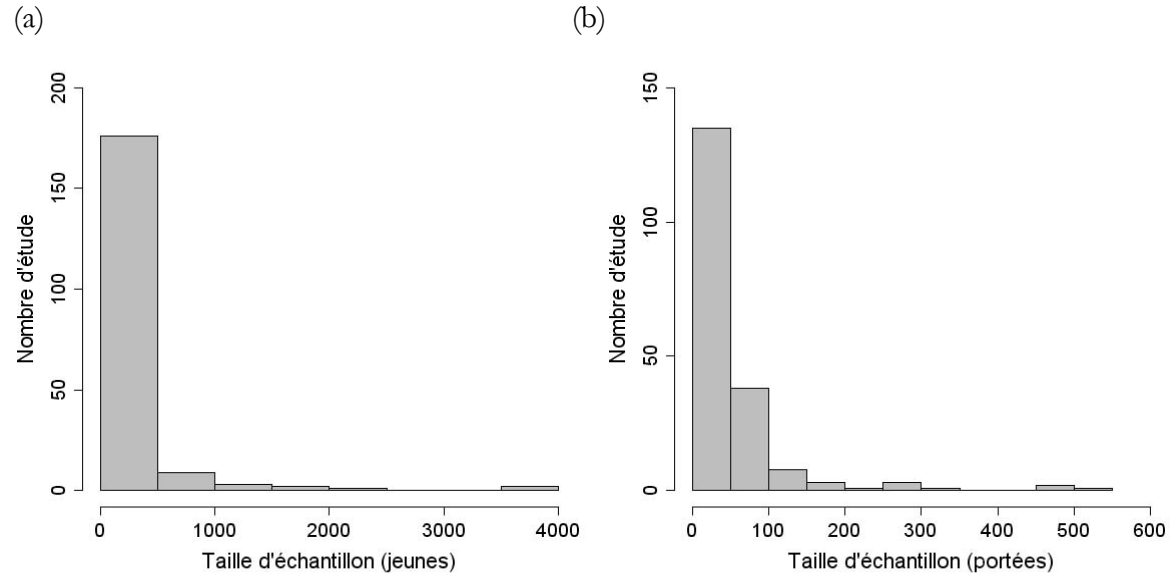


Figure 3.2. Répartition des espèces d'oiseaux socialement monogames en fonction de la taille de l'échantillon des jeunes (a) et des portées (b). Données encart 3.1.

Néanmoins, une quantification précise de ce phénomène reste hasardeuse. En effet, la taille des échantillons varie entre 13 et 3665 jeunes (Figure 3.2.a) et 3 et 537 portées (Figure 3.2.b) mais reste souvent faible : 59% des études présentent un échantillon de taille inférieure à 100 jeunes et 5% des études présentent un échantillon de taille inférieure à 30 portées. De fait, les intervalles de confiance autour des estimations des pourcentages de jeunes issus de paternités hors-couple (Figure 3.3.a) et de portées comprenant au moins un jeune issu de paternité hors-couple (Figure 3.3.b) peuvent être très importants. Ainsi, l'intervalle de confiance à 95% peut

s'étendre sur plus de 93% en ce qui concerne le pourcentage de jeunes hors-couple. De plus, l'incertitude autour des estimations présente une très forte hétérogénéité.

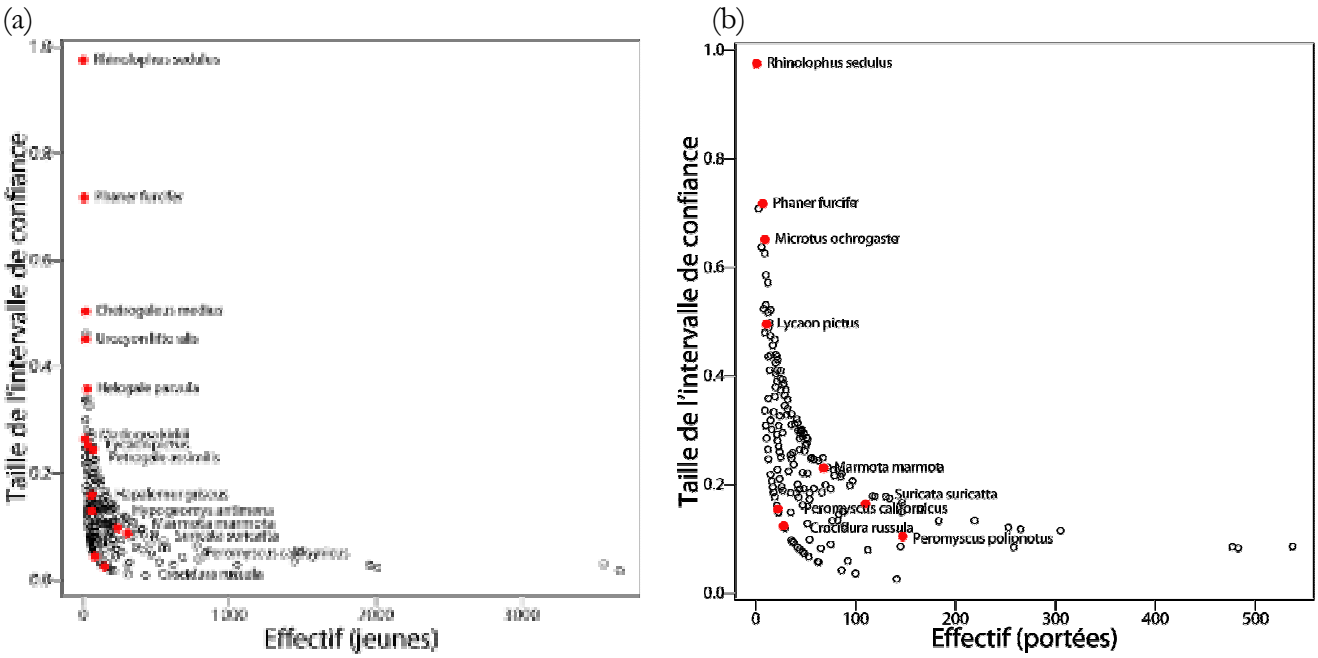


Figure 3.3. Intervalle de confiance à 95% en fonction de la taille d'échantillon utilisée pour évaluer le pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple (a) et le pourcentage de portées comprenant un jeune issu de paternité hors-couple (b) chez les espèces d'oiseaux (en noir) et de mammifères (en rouge) socialement monogames. Données encart 3.1.

Si ces constatations ne sont pas sans d'importantes implications en ce qui concernent les comparaisons entre années et entre populations au sein d'une même espèce, elles handicapent également sérieusement toutes études au niveau interspécifiques et peuvent fortement contribuer à l'incertitude quant aux causes des paternités hors-couple.

Chez les mammifères, les études concernant les paternités hors-couple restent encore anecdotiques. Deux explications peuvent être avancées. Premièrement, seuls 5% des mammifères sont socialement monogames ce qui impose une forte limitation quant aux espèces sur lesquelles de telles études peuvent être conduites. Deuxièmement, obtenir des échantillons d'ADN nécessite souvent la capture des individus ce qui peut se révéler complexe lorsqu'il s'agit de mammifères. Compte tenu de la rareté des données (Table 3.1), il est difficile de tirer des conclusions définitives. De plus, encore plus cruellement que chez les oiseaux, les études portant sur les mammifères souffrent de tailles d'échantillon largement insuffisantes pour obtenir des estimations fiables (Figure 3.3.a et 3.3.b). En effet, la taille des échantillons varie entre 1 et 302 jeunes et 1 et 147 portées : seules 3 sur 17 études présentent un échantillon de taille supérieure à 100 jeunes et 3 sur 17 études présentent un échantillon de taille supérieure à 30 portées (Table 3.1).

Néanmoins, il semblerait que les paternités hors-couple soient moins largement répandues chez les mammifères que chez les oiseaux socialement monogames. Ainsi, seul 12 sur 17 études portant sur les mammifères ont mis en évidence l'existence de paternités hors-couple. Plus précisément, il semblerait que monogamies sociale et génétique soient associées chez les espèces vivant en couple alors que des paternités hors-couple sont fréquentes chez les espèces vivant en famille élargie[1] (Table 3.1). Ainsi, chez deux espèces proches, aucun jeune issu de copulations hors-couple n'a été décelé chez la souris de Californie, *Peromyscus californicus*, qui vie en couple alors que 10,2% des portées contiennent des jeunes issus de copulations hors-couple chez *Perole* peromysque de plage, *Peromyscus polionatus*, qui vie en famille élargie.

2. Rôle de chacun des sexes dans la recherche de paternités hors-couple

Les études comportementales visant à préciser le rôle des mâles et des femelles dans la recherche de copulations hors-couple restent rares, compte tenu du nombre réduit des ces copulations (chez 55 espèces d'oiseaux socialement monogames, en moyenne, seules 4.5% des copulations observées sont des copulations hors-couple, Birkhead et Møller 1992), de la difficulté d'observer ces copulations et les comportements associés mais également de la difficulté à interpréter ces comportements (Hugues 1998). Par exemple, dans une population sauvage de chimpanzés, *Pan troglodytes verus*, environ 50% des jeunes ont pour père un mâle extérieur au groupe social, mais aucune copulations avec un mâle extérieur au groupe n'a été observée en 17 années de suivi (Gagneux *et al.* 1999). De même chez le phoque gris, *Halichoerujs grypus*, les pères de 50 à 70% des jeunes n'ont pu être identifiés à partir des observations comportementales (Willmer *et al.* 1999, 2000).

2.1. Rôle des mâles dans la recherche de paternités hors-couple

Chez les oiseaux, Birkhead et Møller (1992) indiquent que sur 34 espèces socialement monogames considérées, en moyenne 10.4% des mâles s'engagent dans des copulations hors-couple, ce pourcentage variant entre 0% et 93%. Aucune information similaire n'est à ce jour disponible chez les mammifères.

Les incursions de la part des mâles sont courantes (Table 3.2). Westneat et Stewart (2003) indiquent que des incursions sur le territoire de femelles fertiles sont reportées pour 39 espèces

[1] Par famille élargie est entendue toute structure sociale dans laquelle à un couple de reproducteur sont associés sur le long terme un ensemble d'individus apparentés ou non matures sexuellement.

sur 43 espèces pour lesquelles à la fois l'existence de paternités hors couples est prouvée et des observations comportementales ont été menées. Pour 30 de ces espèces, les mâles effectuant des incursions ont été observés s'engager dans des copulations hors-couple. De plus, chez 7 espèces pour lesquelles le gardiennage de la femelle a été expérimentalement réduit, toutes les copulations hors-couple observées résultaient d'une incursion de la part d'un mâle et aucune d'une incursion de la part d'une femelle (Björklund et Westman 1987; Björklund *et al.* 1992; Komdeur *et al.* 1999; Møller 1987b; Sundberg 1994; Westneat 1992). De plus, chez certaines espèces, les mâles effectuent des parades afin d'obtenir des copulations hors-couple (Table 3.2; Møller 1985; Birkhead *et al.* 1989). Chez les mammifères, aucune des espèces pour lesquelles l'existence de paternités hors-couple est reconnue (Table 3.1) n'a fait l'objet d'observations comportementales portant sur les copulations hors-couple. Néanmoins, chez le dik-dik de Kirk, espèce pour laquelle aucune paternité hors-couple n'a été décelée, des intrusions par les mâles suivies de copulations hors-couple sont reportées (Brotherton *et al.* 1997).

Les mâles joueraient donc un rôle particulièrement actif dans la recherche de copulations hors-couple. Cependant, une recherche active des copulations hors-couple par les femelles ne peut être éliminé dans aucune des espèces citées ci-dessus, le comportement des femelles pouvant être cryptique.

2.2. Rôle des femelles dans la recherche de paternités hors-couple

Chez les oiseaux, Birkhead et Møller (1992) indiquent que sur 44 espèces socialement monogames considérées, en moyenne 13.3% des femelles s'engagent dans des copulations hors-couple, ce pourcentage variant entre 0% et 96%. Aucune information similaire n'est à ce jour disponible chez les mammifères.

Chez les oiseaux (McKinney *et al.* 1983; McKinney et Evarts 1998; Gowaty et Buschhaus 1998) comme chez les mammifères (Smuts et Smuts 1993), les comportements des femelles lors des copulations peuvent être classés en deux catégories : résistance ou coopération. De rares observations, chez les espèces d'oiseaux socialement monogames et indiquent que certaines femelles solliciteraient les copulations hors-couple (Table 3.2), que d'autres femelles éviteraient les copulations hors-couple (Table 3.2) et que les copulations forcées seraient prédominantes (McKinney *et al.* 1983) : sur un échantillon de 104 espèces d'oiseaux : 32% présentent des copulations hors-couple non forcées et 78% présentent des copulations hors-couple forcées. Chez les mammifères, aucune copulation forcée n'est reportée chez les espèces socialement monogames (Smuts et Smuts 1993).

Néanmoins, si certaines copulations forcées conduisent à des blessures pouvant aller jusqu'à la mort de la femelle (McKinney et Evarts 1998) et ne peuvent décemment résulter d'une quelconque coopération des femelles, d'autres copulations forcées pourraient être un moyen pour les femelles de tester la qualité des mâles, au moins chez les oiseaux (McKinney *et al.* 1983; Gowaty et Buschhaus 1998; Wagner *et al.* 1996a). Si pour bon nombre d'étude, il est néanmoins difficile de distinguer de manière définitive manipulation et résignation de la part de la femelle (Wagner *et al.* 1996a), chez plusieurs espèces, les femelles manipulent clairement les mâles: les femelles encouragent les rencontres avec des mâles hors-couple et provoquent un comportement agressif de la part des mâles (Westneat *et al.* 1990; Hoi et Hoi-leitner 1997; Neudorf *et al.* 1997). Par exemple, chez la rousserolle verderolle, *Panurus biarmicus*, les femelles paradent près des groupes de mâles, les incitant à approcher. Puis, les femelles s'envolent provoquant une chasse agressive de la part des mâles. Elles s'accouplent alors avec le mâle le plus rapide (Hoi 1997; Hoi et Hoi-leitner 1997).

Enfin, les copulations forcées ne conduisent pas forcément à une fertilisation des femelles (Burley *et al.* 1996; Gray 1996; Pizzari et Birkhead 2000; Helfenstein *et al.* 2003 mais voir Adkins-Regan 1995). En effet, il est peu probable que des copulations forcées aboutissent à une fertilisation sans coopération de la part de la femelle car même dans le cas où la femelle accepte le transfert de sperme, elle dispose de nombreux moyens de s'en débarrasser par la suite, et ce particulièrement chez les espèces ne possédant pas d'organes d'intromission (Gowaty et Buschhaus 1998). Devant la rareté de telles observations et les interrogations quant à leur réelle fonction, il a été communément admis que les copulations hors-couple et les fertilisations résultantes étaient principalement sous le contrôle des femelles, et ce tout particulièrement chez les oiseaux qui ne possèdent pas d'organe sexuel de pénétration (Gowaty et Buschhaus 1998).

Les femelles peuvent également avoir un rôle actif dans la recherche de mâles hors-couple, et ce à deux niveaux. D'un part, elles peuvent attendre ou provoquer la visite de mâles hors-couple et se montrer active dans l'interaction avec ces derniers. D'autre part, elles peuvent se déplacer au-delà des zones habituellement utilisées vers des zones occupées par des mâles hors-couple. Ces deux types de comportement visant à obtenir des copulations hors-couple ont été observés chez les femelles.

Néanmoins, les observations conjointes de femelles recherchant des copulations hors-couple et obtenant des paternités hors-couple sont disponibles pour seulement 12 espèces d'oiseaux (Table 3.2). Généralement, le comportement actif de la femelle est limité à des incursions dans des territoires autres que celui du partenaire social. De plus, il est souvent difficile de rejeter toutes hypothèses alternatives quand au but de ces incursions. Par exemple, chez le

quiscale des marais, *Quiscalus major*, les femelles se rendent aux frontières du territoire de leur partenaire social afin d'amasser des matériaux nécessaires à la construction de leur nid. Parallèlement, des mâles voisins profitent de cette occasion pour approcher les femelles, tentent de s'accoupler avec elle (Poston 1997) et se révèlent responsables des paternités hors-couple (Poston *et al.* 1999). Il est alors difficile de conclure que ces déplacements résultent de la recherche de paternités hors-couple plus que de celle de matériaux pour le nid. Ce problème est particulièrement critique chez les mammifères. Si une étude portant sur le phaner à fourche, *Phaner furcifer,* montre une augmentation de la taille des déplacements des femelles durant la période de reproduction alors qu'aucune différence n'est observée chez les mâles (Schülke *et al.* 2004) et une autre étude portant sur le dik-dik de Kirk montre que les femelles pénètrent sur les territoires des mâles voisins plus souvent que les mâles (Brotherton *et al.* 1997), aucun lien direct avec les paternités hors-couple n'a été établi (l'existence de paternités hors-couple n'ayant pas été formellement démontrée chez cette espèce). Confirmer que les incursions représentent une tactique d'acquisition de partenaires hors-couple nécessite alors d'établir que les bénéfices principaux en terme de valeur adaptative obtenus par ces incursions résident dans les bénéfices obtenus par les paternités hors-couple.

Table 3.2. Espèce d'oiseaux pour lesquelles des observations indiquent que les paternités hors-couple résultent à la fois d'une stratégie mixte de la part des mâles et des femelles.

Espèce	Comportement hors-couple		Références
	Femelles	Mâles	
Chevalier guignette, *Actitis hypoleucos*	Incursions liées avec copulations hors-couple Chants Acceptation ou rejet des copulations hors-couple	Incursions Parades	Mee *et al.* 2004
Carouge à épaulettes, *Agelaius phoenicus*	Incursions	Incursions	Gray 1996, 1997b
Rougegorge familier, *Erithacus rubecula*	Chants de sollicitation pouvant attirer des mâles hors-couple Déplacements en bordure de territoire	Incursions liées aux chants de sollicitation Parades	Tobias et Seddon 2000 Tobias et Seddon 2002
Gobemouche noir, *Ficedula hypoleuca*	Sollicitations de copulations hors-couple	Incursions	Drevon et Slagsvold 2005
Pinson des arbres, *Fringilla coelebs*	Incursions Chants de sollicitation pouvant attirer des mâles hors-couple	Incursions Parades suivies de copulations hors-couple	Sheldon 1994b Sheldon et Burke 1994

Espèce	Comportement hors-couple		Références
	Femelles	Mâles	
Oriole du Nord, *Icterus galbula*	Sollicitations de copulations hors-couple	Incursions Copulations hors-couple forcées et non forcées	Edinger 1988 Flood 1985 Richardson et Burke 1999
Mérion superbe, *Malurus cyaneus*	Incursions	Incursions Parades	Double et Cockburn 2000 Dunn et Cockburn 1999 Green *et al.* 1995 Mulder 1997
Mésange à tête noire, *Parus atricapillus*	Incursions	Incursions	Otter *et al.* 1994, 1998 Smith 1988
Mésange bleue, *Parus caeruleus*	Incursions	Incursions	Kempenaers *et al.* 1992, 1997
Mésange charbonnière, *Parus major*	Incursions liées aux copulations hors-couple	Incursions	Strobach *et al.* 1998
Cormoran huppé, *Phalacrocorax aristotelis*	Incursions en réponse aux parades des mâles	Parades	Graves *et al.* 1992, 1993
Merlebleu de l'ouest, *Sialia mexicana*	Acceptation ou rejet des copulations hors-couple	Incursions liées aux copulations hors-couple	Dickinson et Leonard 1996
Etourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*	Initiation des copulations hors-couple	Parades	Eens et Pinxten 1990 Smith et von Shantz 1993
Hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor*	Incursions	Incursions Copulations hors-couple forcées et non forcées	Barber et Roberston 1999 Dunn *et al.* 1994a Kempenaers *et al.* 1999, 2001 Morrill et Robertson 1990 Venier *et al.* 1993
Guillemot de Troïl, *Uria aalge*	Sollicitations de copulations hors-couple	Incursions Copulations hors-couple forcées et non forcées	Birkhead *et al.* 1985, 2001 Hatchwell 1988
Paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*	Incursions par femelles fertiles Chants de sollicitation par les femelles fertiles pouvant attirer des mâles hors-couple	Incursions	Neudorf *et al.* 1997 Norris et Stutchbury 2001, 2002 Pitcher et Stutchbury 2000 Stutchbury 1998b Stutchbury *et al.* 1994, 1997

Même si aucune étude n'a définitivement rejeté toutes les hypothèses alternatives quant au but de ces incursions, certaines suggèrent fortement que leur rôle principal est la recherche de copulations hors-couple. Par exemple, chez le carouge à épaulettes, *Agelaius phoenicus* (Gray 1997b), le pinson des arbres, *Frigilla coelebs* (Sheldon 1994b), le mérion superbe (Double et Cockburn 2000, la mésange à tête noire, *Parus atricapillus* (Sheldon 1994a) et la mésange bleue,

Parus caeruleus (Kempenaers *et al.* 1992), les femelles font de brèves incursions sur les territoires autres que celui leur partenaires social, s'accouplent avec les mâles et reviennent immédiatement sur le territoire de leur partenaire social, rendant peu probable toute recherche autre que celle de copulations hors-couple.

Cependant le nombre de copulations observées est extrêmement faible (inférieures à 30 observations pour toutes les études mentionnées dans la Table 3.2) et seule une étude a établit un lien direct entre une femelle donnée, son incursion dans un territoire et la paternité de ses jeunes et, même dans ce cas, les copulations n'ont pu être observées (Double et Cockburn 2000).

Si chez certaines espèces l'existence d'une stratégie mixte de reproduction chez les femelles est aujourd'hui fortement suggérée, il parait un peu rapide de généraliser cette conclusion à l'ensemble des paternités hors-couple et des espèces, et ce bien que l'existence d'une stratégie mixte et d'un rôle actif dans la recherche des paternités hors-couple chez les femelles soit aujourd'hui communément admis (Wink et Dyrcz 1999; Westneat et Stewart 2003). Malgré les difficultés d'observations, des études comportementales supplémentaires liant précisément le rôle des femelles dans la recherche des copulations et les paternités hors-couple sont requises afin d'établir clairement le rôle des femelles.

3. Quelles fonctions pour les paternités hors-couple ?

3.1. Des bénéfices évidents pour les mâles

Le succès reproducteur des mâles est essentiellement contraint par le nombre de partenaires sexuels obtenus. Les mâles bénéficieraient donc à s'engager dans une tactique de reproduction mixte consistant à former un couple tout en recherchant des partenaires sexuels additionnels. Ils accroîtraient ainsi leur succès reproducteur en augmentant le nombre de leurs descendants sans pour autant augmenter leur investissement paternel (Trivers 1972). L'observation des copulations, tant chez les oiseaux que chez les mammifères, démontrent une recherche active des copulations hors-couple de la part des mâles et la participation active de mâles généralement associés socialement à une femelle préalablement (Westneat *et al.* 1990) L'obtention de paternités hors-couple résulterait donc d'une stratégie mixte de la part des mâles et non d'une stratégie alternative (Westneat *et al.* 1990). De plus, la large prévalence des paternités hors-couple (Table 3.1) confirme la généralité d'une telle tactique mixte de reproduction.

3.2. Mais quels bénéfices pour les femelles ?

Si les bénéfices potentiels obtenus grâce aux paternités hors-couple par les mâles paraissent évidents, il est nettement moins aisé de concevoir la valeur adaptative d'une telle tactique mixte de reproduction chez les femelles et ce même dans l'optique où les femelles rechercheraient activement des copulations hors-couple, leur succès de reproduction n'étant pas en premier lieu limité par le nombre de partenaires sexuels. Nombre d'hypothèses plausibles quant aux potentiels bénéfices obtenus par les femelles ont de fait été émises. Ces hypothèses se répartissent en deux grandes catégories : la première catégorie suppose l'obtention de bénéfices directs tels les bénéfices matériels alors que la seconde propose des bénéfices indirects tels les bénéfices génétiques (Reynolds 1996). La fertilisation ne conditionne pas forcément l'obtention des bénéfices directs, l'incertitude quant à la paternité est suffisante pour l'obtention de bénéfices directs, par contre elle est indispensable à l'obtention de bénéfices indirects (Gray 1997). Ces hypothèses font des prédictions très largement chevauchantes et ne sont pas mutuellement exclusives (Table 3.3). Si certaines ont fait l'objet de plus d'attention que d'autres, leur validité reste largement inexplorée.

3.2.1. Bénéfices matériels

Les deux principaux types de bénéfices matériels plausibles potentiellement obtenus par les femelles au travers des copulations hors-couple chez les oiseaux et les mammifères sont :

- l'obtention de ressources alimentaires ou autres que se soit de manière directe au travers de cadeaux nuptiaux de la part du mâle hors-couple ou de manière indirecte par la possibilité d'accéder aux ressources contrôlées par le mâle hors-couple;
- l'obtention de soins paternels de la part du mâle hors-couple (Wolf 1975; Burke *et al.* 1989; Colwell et Oring 1989).

Chez nombre d'espèces d'oiseaux, l'obtention de copulations dépend de parades nuptiales faisant intervenir un don de nourriture ou de matériaux de construction pour le nid de la part du mâle (Lack 1968). Ce type de parade n'a pas été mis en évidence chez les mammifères. De plus, que ce soit chez les oiseaux ou les mammifères, à ma connaissance, aucun don d'une quelconque ressource n'a été observé lors de copulations hors-couple et, sur 133 espèces de mammifères considérées pour lesquelles des paternités multiples ont été mises en évidence, les mâles procurent des ressources alimentaires aux jeunes pour seulement 2% d'entre elles (Wolff et Macdonald 2004). Bien qu'une étude portant sur le carouge à épaulettes montre une augmentation des possibilités de fourrager sur le territoire du mâle hors-couple (Gray 1997b), l'obtention de ressources par les copulations hors-couple semble donc marginale.

Table 3.3. Principales hypothèses concernant les potentiels bénéfices obtenus grâce aux paternités hors-couple ainsi que leurs prédictions majeures concernant la distribution des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple et les caractéristiques des jeunes du couple et des jeunes hors-couple.

Type de bénéfices	Que recherchent les femelles dans les paternités hors-couple	Prédictions						Références
		Mâles du couple		Mâles hors-couple		Jeunes		
		Distribution aléatoire des paternités hors-couple	Quels mâles du couple perdent le plus de paternités?	Distribution aléatoire des paternités hors-couple	Quels mâles ont plus de paternités hors-couple?	Différences entre jeunes du couple et jeunes hors-couple ?	Type de différences entre jeunes du couple et jeunes hors-couple ?	
Ressources	Obtenir des ressources (non génétiques) pour leurs jeunes, les femelles étant capables d'évaluer les ressources des mâles	Non	Peu de ressources	Non	Ressources	Non	Aucune	Wolf 1975 Burke *et al.* 1989 Colwell et Oring 1989
Fertilité 1	Se prémunir contre la stérilité de leur partenaire social, les femelles n'ayant aucun moyen d'évaluer la fertilité des mâles	Oui	Aléatoire	Non	Forte fertilité	Non	Aucune	Wetton et Parkin 1991
Fertilité 2	Se prémunir contre la stérilité de leur partenaire social, les femelles étant capables d'évaluer la fertilité des mâles grâce à leurs caractéristiques phénotypiques	Non	Faible fertilité	Non	Attractif	Non	Aucune	Sheldon 1994a
Bons gènes	Obtenir des "bons gènes" pour leurs jeunes, les femelles étant capables d'évaluer la qualité génétique des mâles grâce à leurs caractéristiques phénotypiques	Non	"gènes pauvres" Peu attractifs	Non	Viable, productif Attractif	Oui	Jeunes hors-couple plus forte valeur sélective	Møller 1998 Hamilton 1990 Westneat *et al.* 1990 Birkhead et Møller 1992
Compatibilité génétique	Augmenter la compatibilité génétique entre elle-même et leur partenaire social, les femelles étant capables d'évaluer leur compatibilité génétique avec les mâles grâce à leurs caractéristiques phénotypiques	Non	Génétiquement similaires	Non	Génétiquement dissimilaires	Oui	Jeunes hors-couple plus forte valeur sélective	Kempenaers *et al.* 1999 Tregenza et Wedell 2000
Diversité génétique	Augmenter la diversité génétique de leurs jeunes, les femelles n'ayant aucun moyen d'évaluer leur similarité génétique avec les mâles	Oui	Aléatoire	Oui	Aléatoire	Non	Aucune	Williams 1975 Westneat *et al.* 1990

Quant à l'obtention de soins paternels suite aux copulations hors-couple, il parait difficile que ce bénéfice ait conduit à l'évolution des paternités hors-couple chez les mammifères : la femelle étant généralement la seule à participer à l'élevage des jeunes. De plus, sur 133 espèces de mammifères considérées pour lesquelles des paternités multiples ont été mises en évidence, les mâles procurent des soins aux jeunes pour seulement 10% d'entre elles (Wolff et Macdonald 2004).

Chez les oiseaux, l'obtention de soins paternels suite aux copulations hors-couple semble dépendant de la structure sociale. Ce bénéfice semble extrêmement rare chez les espèces dont l'unité sociale est le couple. Chez les oiseaux, seule l'étude portant sur le carouge à épaulettes citée ci-dessus (Gray 1997b) indique la défense du nid contre les prédateurs par le mâle hors-couple (Gray 1997b). Quand aux mammifères, les paternités hors-couple sont quasi inexistantes chez les espèces vivant en couple (Table 3.1). Par contre, l'obtention de soins paternels suite aux copulations hors-couple pourrait être répandu chez les espèces dont l'unité sociale est la famille élargie et pour lesquelles l'élevage des jeunes se fait de manière coopérative. Chez les oiseaux, par exemple, chez les Jacanidae ou encore chez la talève sultane, *Porphyrio porphyrio*, la buse des Galapagos, *Buteo galapagoensis*, la gallinule de Tasmanie, *Gallinula mortierii*, les femelles s'accouplent avec tous les membres du groupe et tous les mâles aident à l'élevage des jeunes (Birkhead et Møller 1992): les soins paternels sont supposés exister, chez ces espèces, du fait de l'incertitude des mâles quant à leur paternité (Emlen 1978; Craig et Jamieson 1985). La prévalence des paternités hors-couple chez les mammifères vivant en famille élargie tendrait à indiquer l'existence de mécanismes similaires chez les mammifères. Et si aucune étude ne lie directement soins parentaux et copulations hors-couple chez les mammifères, ce n'est pas le cas chez les oiseaux. Chez l'accenteur mouchet, il a été montré que le taux de nourrissage des portées mixtes est supérieur à celui des portées ne comprenant que des jeunes du couple compte tenu du nourrissage effectué par le mâle hors-couple (Davies 1990). Enfin, une étude récente portant sur le geai du Mexique, *Aphelocoma ultramarina*, montre non pas une augmentation du taux de nourrissage total du fait de la participation du mâle hors-couple à l'élevage des jeunes mais une diminution de la part de nourrissage effectuée par la femelle engagée dans des copulations hors-couple (Li et Brown 2002).

Devant la rareté des faits empiriques, encore plus chez les mammifères que chez les oiseaux, il parait peu probable que l'obtention de ressources soit un bénéfice majeur des copulations hors-couple chez les espèces socialement monogames (Westneat *et al.* 1990; Birkhead et Møller 1992). Les faits empiriques concernant l'obtention de soins paternels sont plus contrastés. Là encore il parait peu probable que les soins paternels constituent un bénéfice

obtenu par les paternités hors-couple chez les mammifères. Par contre chez les oiseaux, il semblerait que la structure sociale puisse jouer un rôle important dans l'obtention ou non de soins paternels suite aux copulations hors-couple. S'il est peu probable que les femelles vivant en couple obtiennent des soins paternels supplémentaires suite aux copulations hors-couple, il est envisageable que les femelles vivant en famille élargie en bénéficient. De plus, l'acquisition de ressources par un mâle ainsi que sa propension à procurer des soins aux jeunes sont souvent liées sa qualité phénotypique et génétique (Møller et Thornhill 1998, Cordero et Eberhard 2003). Obtenir des copulations hors-couple uniquement en vue d'obtenir des bénéfices non-génétiques est donc peu probable puisque co-variants avec l'acquisition de bénéfices génétiques (Jennions et Petrie 2000)

3.2.2. Assurer la fertilisation

Il a été suggéré que les femelles pourraient chercher des copulations hors-couple afin d'assurer le transfert d'une quantité suffisante de spermatozoïde à la fertilisation de leurs ovules (Gibson et Jewell 1982; Wetton et Parkin 1991; Sheldon 1994a). Obtenir une quantité suffisante de sperme sera considérée ici comme un bénéfice génétique dans le sens où il s'agira d'acquérir ou non les gènes transportés par les spermatozoïdes.

Deux variantes de cette même hypothèse ont été proposées et conduisent à des prédictions partiellement différentes. Toutes deux nécessitent que le nombre de mâles stériles présents dans la population ne soit pas marginal. Et, toutes deux font les prédictions suivantes :

- une taille de couvée, ou de portée, identique que les couvées, ou portées, comportent ou non des jeunes hors-couple,
- une corrélation négative entre la proportion de jeunes hors-couple et la stérilité du mâle du couple,
- une valeur sélective identique entre les jeunes hors-couple et les jeunes du couple.

Par contre, la première variante (Gibson et Jewell 1982; Wetton et Parkin 1991) considère qu'aucun lien n'existe entre les caractéristiques phénotypiques d'un mâle et sa stérilité. Elle suppose donc que les femelles sont incapables de distinguer un mâle fertile d'un mâle stérile et, par conséquent, elle prédit :

- une fois les couvées ou portées entièrement hors-couple écartées, une répartition aléatoire des paternités hors-couple au sein des couvées ou portées,
- une répartition aléatoire des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple et, par conséquent, aucune différence génétique ou

phénotypique entre mâles cocufiés ou non et entre mâles du couple et mâles hors-couple.

La seconde variante (Trivers 1972; Sheldon 1994a) considère quant à elle qu'il existe un lien entre les caractéristiques phénotypiques d'un mâle, en particulier les caractéristiques sexuelles secondaires, et sa stérilité. Elle suppose alors que les femelles sont capables de reconnaître un mâle stérile d'un mâle fertile et, par conséquent, elle prédit :

- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des couvées ou portées,
- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple et, par conséquent, des différences dans les caractéristiques phénotypiques, en particulier au niveau des caractéristiques sexuelles secondaires, entre mâles cocufiés ou non et entre mâles du couple et mâles hors-couple.

Quelques études empiriques invoquent la première variante de cette hypothèse comme pouvant expliquer les patrons rencontrés (chez les oiseaux : moineau domestique, Wetton et Parkin 1991; pingouin torda, *Alca torda*, Wagner 1992b; carouge à épaulettes, Gray 1997a; hirondelle bicolore, Whittingham et Dunn 2001; mésange charbonnière, *Parus major*, mésange bleue, Krokene *et al.* 1998; chez les mammifères : chien de prairie de Gunnison, Hoogland 1998). Ainsi, Wetton et Parkin (1991) confirment, en se basant sur trois types de faits que, chez le moineau domestique, les femelles pourraient rechercher des paternités hors-couple afin d'assurer la fertilisation de leurs œufs en accord avec la première variante de cette hypothèse. Tout d'abord, les auteurs n'indiquent aucune différence dans la taille de ponte puis dans la taille des couvées à l'envol avec ou sans jeune hors-couple. De plus, ils établissent une corrélation négative entre proportion de jeunes hors-couple et succès d'éclosion et entre la présence d'œufs sans développement embryonnaire et la présence de jeunes hors-couple dans les couvées. Deuxièmement, ils montrent une répartition non aléatoire des jeunes hors-couple au sein des couvées avec un effectif de couvées présentant un grand nombre ou aucun jeune hors-couple plus important qu'attendu. Troisièmement, ils indiquent une absence de différences entre les caractéristiques (âge, expérience, divorce) des mâles cocufiés ou non.

Aucune étude empirique ne semble l'avoir corroborer la seconde variante de cette hypothèse. Certaines études indiquent une corrélation négative entre les caractéristiques phénotypiques secondaires et les paternités hors-couple (Delhey *et al.* 2003). D'autres études indiquent une corrélation positive entre les caractéristiques phénotypiques secondaires et des paramètres connus comme pouvant affecter la fertilité des mâles : par exemple, entre l'intensité des parades nuptiales et la mobilité des spermatozoïdes chez le grand tétras, *Tetrao urogallus*

(Mjelstad 1991) ou encore entre la centralité sur un lek et la quantité de spermatozoïdes dans les testicules chez le tétras à queue fine, *Tympanuchus phasianellus* (Tsuji *et al.* 1992). Une étude portant sur le mouton, *Ovis aries*, a tenté de faire le lien direct entre phénotype, stérilité et choix du partenaire par les femelles et conclue que l'attractivité d'un mâle pour les femelles ne dépend pas de sa fertilité, mesurée par le nombre et la mobilité de spermatozoïdes (Gibson et Jewell 1982).

De plus, si les femelles recherchent des paternités hors-couple afin d'assurer le transfert d'une quantité de sperme suffisant pour assurer la fertilisation de leurs œufs, une relation au niveau interspécifique entre stérilité et paternité hors-couple devrait exister. Or, une étude interspécifique portant sur 58 espèces d'oiseaux montre l'absence de lien entre succès à l'éclosion et taux de paternités hors-couple (Morrow *et al.* 2002), corroborant ainsi les résultats précédemment obtenus par Koenig (1982) et Møller et Ninni (1998).

Rares sont donc les tests empiriques corroborant cette hypothèse. Eneffet, si l'étude réalisée par Wetton et Parkin (1991) est un argument relativement convaincant en sa faveur, elle souffre néanmoins d'une faiblesse commune à toutes les études invoquant cette hypothèse comme à l'origine de l'évolution des paternités hors-couple : l'absence de données concernant directement la fertilité des mâles et les deux composantes de la valeur sélective des jeunes, soit leur survie et leur reproduction (Wetton et Parkin 1991; Wagner 1992b; Gray 1997a; Whittingham et Dunn 2001; Hoogland 1998; Krokene *et al.* 1998; Morrow *et al.* 2002).

En effet, cette hypothèse nécessite qu'une fraction non négligeable des mâles soit stérile. Or, il est attendu que les individus stériles soient fortement contre sélectionnés, et que, de ce fait, ils ne représentent qu'une part marginale des individus d'une population (Alcock *et al.* 1978). Les données concernant le taux de stérilité dans les populations sauvages sont limitées. Seules quelques anecdotes reportent des mâles totalement stériles chez des oiseaux sauvages (un mâle de faucon crécerelle, *Falco tinnunculus*, A. Village communication personnelle dans Birkhead et Møller 1992, deux mâles de mésange charbonnière, Krokene *et al.* 1998). Par contre de fortes variations de certains facteurs pouvant affecter le degré de fertilité des mâles sont régulièrement reportées, et ce aussi bien chez les oiseaux que chez les mammifères. Par exemple, le nombre de spermatozoïdes (Stratman et Self 1959; Fougner et Forsberg 1987; Farrell *et al.* 1993) et la mobilité des spermatozoïdes (Malo *et al.* 2005), deux facteurs conditionnant fortement le degré de fertilité des mâles, présentent une forte variabilité individuelle (Mjelstad 1991; Malo *et al.* 2005) et intra-individuelle (variation du nombre de spermatozoïdes pouvant aller jusqu'à 108% chez le crécerelle d'Amérique, *Falco sparverius* Bird et Laguë 1977). De plus, chez 58 espèces d'oiseaux, l'échec à l'éclosion est en moyenne de 12% et varie entre 0% et 39%, laissant à penser que le taux de mâles stériles pourrait être important (Morrow *et al.* 2002).

Néanmoins, un échec de l'éclosion peut résulter d'autres facteurs que d'un nombre insuffisant de spermatozoïdes. En effet, un nombre réduit de spermatozoïdes est suffisant pour féconder un œuf (Taneja et Gow 1961a, b dans Birkhead et Møller 1992).Les partenaires sociaux s'accouplent en général de nombreuses fois (Gibson et Jewell 1982; Birkhead et Møller 1992) : Gibson et Jewell (1982) indiquent ainsi que la probabilité de parturition dépend du nombre d'accouplements indépendamment du fait que ce soit avec le même mâle ou différents mâles chez le mouton. Chez 133 espèces de mammifères présentant des paternités multiples, la fréquence de copulations semble insuffisante pour conduire à une déplétion spermatique pour au moins 56% d'entre elles. De plus, les rares études qui se sont intéressées au développement des œufs chez les oiseaux montrent que la proportion d'œufs ne présentant pas de développement embryonnaire est faible (4 œufs sans développement embryonnaire sur 7 œufs non éclos chez le moineau domestique, Wetton et Parkin 1991, 19 œufs sur 43 chez l'hirondelle bicolore, Kempenaers *et al.* 1999, 1 œufs sur 29 chez l'hirondelle bicolore, Whittingham et Dunn 2001) et que même parmi les œufs présentant aucun développement embryonnaire, nombre d'entre eux peuvent avoir été inséminés (8 œufs inséminés sur 8 œufs sans développement embryonnaire chez l'hirondelle bicolore, Kempenaers *et al.* 1999).

De plus, non seulement le mâle mais la femelle ou encore la combinaison des deux peut conduire à l'absence d'insémination ou de fertilisation (Table 3.4). S'il est avéré que certains cas de stérilité résultent de facteurs environnementaux tels que le stress, le manque de nourriture ou encore l'infection par des pathogènes (Bronson 1989; Wallen et Schneider 2002), nombre de cas sont causés par des facteurs génétiques (Wildt *et al.* 1987; Roldan *et al.* 1998; Gomendio *et al.* 2000). Morrow *et al.* 2002 indiquent deux cause majeures pouvant conduire à de la stérilité que se soit par l'absence d'insémination, de fertilisation ou l'interruption du développement embryonnaire. Premièrement, la consanguinité, l'incompatibilité génétique ou encore la présence d'éléments génétiques égoïstes (revue par Zeh et Zeh 1996; Jennions et Petrie 2000; Tregenza et Wedell 2000) peuvent conduire à des incompatibilités génétiques responsables de la stérilité entre deux partenaires. Deuxièmement, un conflit entre les sexes pour la fertilisation aurait pu favoriser l'évolution de la polyspermie et de barrières contre la polyspermie et par conséquent résulter en des cas de stérilité (Birkhead *et al.* 1993; Eberhard 1996). En effet, sous l'hypothèse de l'existence d'une compétition spermatique, les mâles présentant des spermatozoïdes hautement compétitifs en terme de fertilisation pourrait être avantagé, alors que les femelles pourraient avoir avantages à sélectionner les spermatozoïdes. Plusieurs études empiriques montrent ainsi que la similarité génétique entre les partenaires est négativement corrélée avec le succès à l'éclosion (rousserolle turdoïde, *Acrocephalus arundinaceus*, Bensch *et al.* 1994; mésange bleue, Kempenaers *et al.* 1996).

En conclusion, l'incidence de la stérilité chez les mâles devrait être bien supérieure pour être responsable des paternités hors-couple (Westneat *et al.* 1990). De plus, aucune étude évoquant l'hypothèse d'assurance de la fertilité n'a pu éliminer définitivement l'existence d'autres bénéfices génétiques que ce soit l'obtention de bons gènes, de gènes compatibles ou encore de gènes divers, tous trois pouvant conduire à des patrons similaires à ceux observés. L'hypothèse d'assurance de la fertilité peut donc être interprétée comme un cas extrême de chacune de ces hypothèses (Devine 1984). Seule des expérimentations visant à casser les corrélations entre phénotype paternel, génotype paternel et fertilité permettraient de distinguer l'obtention d'une quantité suffisante de spermatozoïdes de tout autre bénéfice génétique, expérimentations inexistantes à l'heure actuelle.

Table 3.4. Principales causes proximales de stérilité.

Causes proximales	Résultats	Type	Sexe impliqué	Références
Expression à l'état homozygote d'allèles récessifs délétères	mort de l'embryon	génétique	femelle + mâle	Charlesworth et Charlesworth 1987 Thornill 1993
Forme diverses d'incompatibilité entre gamètes	mort de l'embryon	génétique	femelle + mâle	Zeh et Zeh 1996, 1997 Tregenza et Wedell 2000
Fertilisation polyspermique du nucleus de l'oeuf	mort de l'embryon	fertilisation inappropriée	femelle + mâle	Eberhard 1996 Rice et Holland 1997
Ovules déficients	mort de l'embryon	génétique/phénotypique	femelle	Partridge et Mangel 1999
Barrières contre les spermatozoïdes chez la femelle	absence de fertilisation	fertilisation inappropriée	femelle + mâle	Eberhard 1996 Rice et Holland 1997
Sperme avec une faible capacité de fertilisation	absence de fertilisation	génétique/phénotypique	mâle	Gemmell et Allendorf 2001
Soins parentaux inappropriés	mort de l'embryon	phénotypique	femelle + mâle	Webb 1987 Veiga 1992

3.2.3. Obtenir la meilleur configuration génétique

La qualité génétique est définie comme la contribution d'un allèle à la valeur sélective d'un individu : un individu présente une qualité génétique supérieure, relativement à un autre individu, lorsqu'il possède un allèle qui lui confère une valeur sélective supérieure à celle d'un individu ne possédant pas cet allèle. La valeur sélective d'un individu sera définie ici par le succès reproducteur à long terme (LRS) qui comprend à la fois la survie et le succès de reproduction:

LRS=$\sum l_x \times m_x$ avec l_x la survie jusqu'à l'age x et m_x le succès de reproduction jusqu'à l'age x, la somme étant fait sur l'ensemble de le durée de vie d'un individu (Stearns 1992).

La qualité génétique résulte à la fois des « bons gènes » et des « gènes compatibles » (Neff et Pitcher 2005):

- un « bon gène » est définit comme un allèle qui augmente la valeur sélective d'un individu indépendamment des caractéristiques du reste du génome. Au sein du génome, les « bons gènes » conduiront à des variations génétiques additives et seront soumis à une sélection directionnelle. Lohm *et al.* 2002, dans une étude sur le saumon atlantique, *Salmo salar*, illustrent parfaitement ce qu'est un « bon gène ». Les auteurs ont exposé des individus provenant de la même famille, mais différant par la combinaison de certains allèles du complexe majeur d'histocompatibilité à la bactérie *Aeromonas salmonicida*. Dans une première expérience, les frères et sœurs avaient pour génotypes, e/+, j/+ et e/j. Les individus j/+ présentèrent le taux de survie le plus faible alors que les individus e/+ et e/j présentèrent des taux de survie similaires. Dans une deuxième expériences, les frères et sœurs avaient pour génotypes, e/e, j/j et e/j. Les individus j/j présentèrent le taux de survie le plus faible alors que les individus e/e et e/j présentèrent des taux de survie similaires. Dans ce cas, la survie des individus ne dépend pas de leur hétérozygotie mais de la présence de l'allèle e qui augmente leur taux de survie de 49%. L'allèle e peut donc être considéré comme un « bon gène »
- un « gène compatible » : est définit comme un allèle qui augmente la valeur sélective d'un individu et ce en fonction des caractéristiques du reste du génome. Au sein du génome, les « gènes compatibles » conduiront à des variations génétiques non-additives et ne seront pas soumis à une sélection directionnelle, par contre les mécanismes permettant l'acquisition de « gènes compatibles » seront soumis à une sélection directionnelle. Un exemple de « gène compatible » est donné par Arkusch *et al.* 2002. Les auteurs ont obtenu par fertilisation *in vitro*, chez le saumon chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, des individus frères et sœurs homozygotes et hétérozygotes pour les gènes de class II du complexe majeur d'histocompatibilité. Ils ont ensuite exposé ces familles au virus IHVN. Ils montrent un avantage en terme de survie de 8.5% pour les hétérozygotes. L'hétérozygotie pour les gènes de class II peut donc être considérée comme un « gène compatible ».

La qualité génétique comprend donc à la fois les effets génétiques additifs et non-additifs.

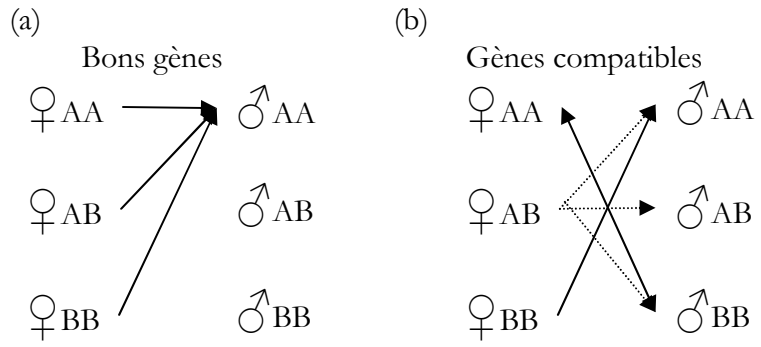


Figure 3.4. La qualité génétique résulte à la fois des « bons gènes » et des « gènes compatibles ». (a) Si l'allèle A est un « bon gène », toutes les femelles maximiseront la valeur sélective de leurs jeunes en se reproduisant avec le mâle AA, toutes choses étant égales par ailleurs. (b) Si les allèles A et B sont des « gènes compatibles », chaque femelle maximisera la valeur sélective de ses jeunes en se reproduisant avec un mâle différent présentant des « gènes compatibles », toutes choses étant égales par ailleurs.

Compte tenu de cette définition de la qualité génétique, une femelle n'obtiendra pas forcément des bénéfices génétiques - i.e. augmentation de la qualité génétiques des jeunes - en se reproduisant avec un mâle de grande qualité génétique, seule la part de « bons gènes » du génome étant héritable. Par exemple, les jeunes d'un mâle présentant de « bons gènes » devraient, en moyenne avoir une valeur sélective supérieure à ceux d'un mâle ne présentant pas de « bons gènes ». Les femelles obtiendront alors des bénéfices génétiques en se reproduisant avec un mâle de grande qualité génétique (Figure 3.4.a). Au contraire, la compatibilité génétique d'un jeune ne dépendant pas de la compatibilité génétique de chacun de ses parents mais de la compatibilité génétique entre ses parents, les jeunes d'un mâle présentant des « gènes compatibles » devraient avoir une valeur sélective équivalente à celle des jeunes d'un mâle ne présentant pas des « gènes compatibles ». Chaque femelle obtiendra alors des bénéfices génétiques en se reproduisant avec un mâle différent, indépendamment de la qualité génétique de ce dernier (Figure 3.4.b). En effet, chez les organismes sexués, le génotype des jeunes résulte de la combinaison entre les gamètes mâles et femelles. Les gains obtenus par une femelle en fonction d'un choix basés sur les « bons gènes » ou sur la compatibilité génétique dépendront des répercussions en terme de fitness des jeunes qu'aura la présence d'allèles particuliers indépendamment du reste du génome ou les combinaisons spécifiques des allèles maternels et paternels.

Cette dichotomie a conduit les auteurs à proposer deux hypothèses quant aux bénéfices recherchés par les femelles dans les paternités hors-couple. Tout d'abord, la recherche de « bons gènes » a été considérée et plus récemment celle de « gènes compatibles » (Zeh et Zeh 1996, 1997).

3.2.3.1. Obtenir des « bons gènes »

Les femelles pourraient s'engager dans des copulations hors-couple afin d'obtenir des « bons gènes » qui augmenteraient l'attractivité et/ou la viabilité de leurs jeunes. Dans ce cas, le choix de cocufier le partenaire social et le choix du partenaire hors-couple sont consistants d'une femelle à l'autre. Les prédictions suivantes peuvent être faites (Birkhead et Møller 1998) :

- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des couvées ou portées, avec certaines couvées ou portées présentant une large majorité ou aucune paternités hors-couple,
- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple avec des différences génétiques ou phénotypiques entre mâles cocufiés ou non et entre mâles du couple et mâles hors-couple,
- au sein des portées présentant des jeunes hors-couple, une valeur sélective supérieure des jeunes hors-couple par rapport aux jeunes du couple.

L'évolution d'un choix femelle pour de « bons gènes » est attendue théoriquement. Trois principaux types de modèles évolutifs prédisent l'évolution d'un choix femelle pour de « bons gènes » sous l'action d'une sélection indirecte pour des bénéfices génétiques qui augmentent la valeur sélective des jeunes, et cela même si des coûts, par exemple en terme de fécondité, sont imputés aux femelles qui exercent un choix (Andersson 1994; Møller 1994a; Johnstone 1995). Premièrement, le modèle de « l'emballement évolutif » (Fisher 1930) prédit que lorsqu'un trait mâle préféré atteint une fréquence seuil dans une population, ce trait est alors sexuellement sélectionné. Les femelles se reproduisant avec un mâle présentant ce trait produisent des fils non seulement attractifs car possédant le trait préféré mais qui possèdent également le gène de préférence des femelles pour ce trait. Dès lors une corrélation génétique entre le gène codant pour le trait préféré chez les mâles et le gène codant pour la préférence pour ce trait chez les femelles est établie. Cette corrélation génétique génère une boucle de rétroaction positive par laquelle la sélection sexuelle sélectionne indirectement le gène codant pour la préférence puisque la probabilité que ce gène soit présent est plus forte chez les mâles préférés. Le trait préféré est qualifié de « traits arbitraires » car il n'est pas forcément un indice de viabilité au départ. Néanmoins, ce type de trait doit évoluer condition-dépendant et donc être finalement indicateur de viabilité (Balmford et Read 1991). Deuxièmement, le modèle du « handicap » (Zahavi 1975; Hamilton et Zuk 1982; Cotton *et al.* 2004) indique que, si les femelles exercent une préférence pour un trait mâle avertissant de façon honnête sa viabilité (Johnstone 1995), trait préférer et préférence devraient évoluer conjointement, la préférence s'accroissant indirectement sous l'effet d'une sélection directionnelle pour la viabilité supérieure des jeunes issus de mâles préférés

(Pomiankowski et Isawa 1998). Troisièmement, le modèle de « séduction antagoniste » (Holland et Rice 1998) propose un processus similaire mais opérant dans le sens opposé à celui de « l'emballement évolutif ». Il suppose un biais sensoriel chez les femelles qui les conduiraient à sélectionner les mâles pour un trait qui augmenteraient l'attractivité et la compétitivité de ces derniers mais qui conduiraient les femelles à s'accoupler de manière sub-optimale. Une sélection agirait alors sur la résistance des femelles pour ce trait. Il en découlerait une évolution antagoniste conduisant à l'élaboration du trait mâle pour contrer l'augmentation de la résistance des femelles. Ce dernier modèle fait l'objet de débat en particulier quant à la validité de considérer la résistance des femelles à un trait comme différent d'une préférence (Getty 1999; Rice et Holland 1999).

Ces trois grands types de modèles ont des prédictions communes qui ont fait l'objet d'investigation permettant de les évaluer. Tout d'abord, tous prédisent une corrélation génétique entre le trait préféré des mâles et la préférence des femelles. L'existence d'une telle corrélation a été démontrée chez plusieurs espèces, parmi lesquelles peuvent être citées l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* (Bakker 1993), la mouche aux yeux pédonculés, *Cyrtodiopsis dalmanni* (Wilkinson et Reillo, 1994) ou encore le guppy, *Poecilia reticulata* (Houde 1994). Cette prédiction a de plus fait l'objet d'une revue par Jennions et Petrie (1997) et semble largement corroborée. Néanmoins, la force de la sélection indirecte pour un choix femelle visant à obtenir des bénéfices génétiques est supposée faible par rapport à la sélection directe pour un choix feme visant à maximiser la fécondité (Burt 1995; Kirkpatrick 1996; Kirkpatrick et Barton 1997).

Encart 3.2. Traits liés à la valeur sélective : Héritable ou non héritable, telle est la question ?

L'hypothèse selon laquelle les femelles exerceraient un choix visant à l'obtention de « bons gènes » qui augmenteraient la viabilité et/ou l'attractivité de leurs jeunes a souvent été considérée comme peu crédible car la valeur sélective d'un individu ne peut être héritée dans une population à l'équilibre (Williams 1975; Halliday 1978 mais voir Trivers 1985; Borgia 1987) et l'héritabilité des traits augmentant la valeur sélective est supposée diminuer rapidement du fait de la sélection directionnelle imposée par le choix femelles pour les traits élaborés des mâles.

Cependant, l'héritabilité (h^2) *sensu stricto* d'un trait est défini comme suit :

$$h^2=V_A/V_P$$

où V_A est la variabilité génétique additive du trait et V_P est la variabilité phénotypique total du trait comprenant entre autres V_E la variabilité du trait due à l'environnement. La réponse à la sélection d'un trait est donc non pas positivement liée à son héritabilité mais à sa variabilité génétique additive et, une fois standardisé par la valeur moyenne du trait, le coefficient de variation de la variabilité génétique additive d'un trait est considérée comme une variable clé lorsqu'il s'agit d'évaluer les possibilité d'évolution d'un trait (Houle 1992). L'importance accordée à l'héritabilité est donc injustifiée (Houle 1992).

Les traits d'histoire de vie (Houle *et al.* 1994, 1996) aussi bien que les traits sexuels (Iwasa et Pomiankowski 1991; Pomiankowski et Møller 1995; Rowe et Houle 1996, revue dans Roff

1997), tous fortement liés à la valeur sélective d'un individu, présentent une variabilité additive forte. Deux revues indiquent respectivement l'héritabilité de la viabilité (Møller et Alatalo 1999) et des traits sexuels secondaires (Alatalo *et al.* 1997).

Deuxièmement, le trait préféré des mâles et la préférence des femelles sont attendus comme héritables. Bien que l'héritabilité des traits sexuels secondaires soit supposée faible (*cf.* Encart 3.2) compte tenu d'une forte variance environnementale (Rowe et Houle 1996), les estimations de l'héritabilité des traits secondaires tendent à augmenter (Alatalo *et al.* 1997; Tregenza et Wedell 1997) et, des études sur des élevages et des expériences de sélection artificielle montrent que les traits sexuels secondaires sujets au choix femelle présentent des niveaux de variance génétique additive supérieurs à ceux des traits soumis à la sélection naturelle (revu par Pomianski et Møller 1995). Rowe et Houle (1996) estiment ainsi qu'il existe, en réponse à une sélection directionnelle linéaire, un faible potentiel de changement de 1% par génération pour les traits sexuels secondaires sujets au choix femelle.

Enfin, les traits préférés doivent être de réels indicateurs de la valeur sélective des mâles, et à ce titre sont handicapant (Johnstone 1995), et doivent être corrélé à la valeur sélective des jeunes produits. Bien que quelques études démontrent directement que des traits sexuels secondaires préférés par les femelles représentent un handicap pour leur possesseur (bois des cerfs, Ditchkoff *et al.* 2001b, plumage des oiseaux, Hill 2002), la plupart des auteurs se sont attachés à tester si les traits préférés chez les mâles étaient corrélés à la valeur sélective des jeunes. Quelques études ont tenté de lier les traits préférés chez les mâles à la viabilité, à la survie ou à des traits liés à ces deux dernières. Les résultats obtenus sont contrastés. Si certaines études montrent une corrélation positive relativement forte (*e.g.* Norris 1993; Petrie 1994; Moore 1994; Møller 1994b; Hasselquist *et al.* 1996; Sheldon *et al.* 1997a; Welch *et al.* 1998; Hoikkala *et al.* 1998), d'autres montrent une absence de corrélation, voir même une corrélation légèrement négative (*e.g.* Simmons 1987; Semlitsch 1994; Nicoletto 1995; Parri *et al.* 1997). Néanmoins, deux méta-analyse (Møller et Alatalo 1999; Jennions *et al.* 2001) montrent une relation positive significative (r=0.12) entre l'expression des traits sexuels secondaires et la survie des jeunes, vraisemblablement due à l'héritabilité de « bons gènes ». Par contre, l'existence d'une corrélation positive entre traits préférés chez les mâles et attractivité ou succès reproducteur des jeunes n'a guère reçu de considération (Hunt *et al.* 2004). Une étude portant sur le guppy indique que les variations de la taille des pères expliquent 42% des variations observées de la fécondité chez les filles. Malgré certaines lacunes, ces modèles sont globalement supportés et un choix femelle pour de « bons gènes » peut être attendu à la fois théoriquement et empiriquement. Mais quand est-il des femelles qui s'engagent dans des copulations hors-couple ?

Plusieurs faits supportent l'hypothèse selon laquelle les femelles pourraient chercher et obtenir des « bons gènes » pour leurs jeunes au travers des copulations puis des paternités hors-couple. Néanmoins, il est à signaler que les données disponibles ne concernent que les oiseaux (exception : Allied Rock Wallaby, *Petrogale assimilis*, Spencer *et al.* 1998). Tout d'abord, les taux de paternités hors-couple observés chez différentes espèces sont corrélés positivement avec leur dichromatisme sexuel (Møller et Birkhead 1994; Owens et Hartley 1998). Il semblerait donc que les femelles acquerraient préférentiellement des paternités hors-couple auprès de mâles ornementés ce qui auraient contribué à l'évolution du dichromatisme sexuel chez ces espèces. Les variations du taux de paternité hors-couple observé dans différentes populations d'oiseaux semblent aussi dépendantes de l'importance des bénéfices potentiellement obtenus par les femelles au travers de l'acquisition de « bons gènes ». Le taux de paternités hors-couple est ainsi plus important chez les espèces pour lesquelles les mâles les plus attractifs sont moins enclins à procurer des soins aux jeunes, et pour lesquelles les femelles sont donc face à un dilemme entre obtenir des soins pour leurs jeunes ou obtenir des « bons gènes » lors du choix du partenaire social, comparé aux espèces pour lesquelles l'inverse est observé, et où les femelles peuvent par conséquent obtenir des soins pour leurs jeunes et des « bons gènes » lors du choix du partenaire social (Møller et Thornhill 1998). Le taux de paternités hors-couple augmente également avec la variabilité génétique des populations (Petrie *et al.* 1998), en accord avec le fait que les potentiels bénéfices génétiques obtenus par les paternités hors-couple devraient être plus importants si les mâles diffèrent fortement quant à leurs caractéristiques génétiques (Petrie et Lipsitch 1994). Toujours au niveau interspécifique, il existe une corrélation positive entre le taux de paternités hors-couple et la taille du foie, indice du niveau d'exposition au parasitisme et aux maladies infectieuses: les femelles acquerrait donc préférentiellement des paternités hors-couple lorsque les gains potentiellement obtenus par l'acquisition de « bons gènes », en particulier l'acquisition de gènes augmentant l'immunocompétence des jeunes, sont importants (Møller 1997).

Le choix de cocufier le partenaire social comme celui du partenaire hors-couple semble par ailleurs consistant entre femelles chez plusieurs espèces et donc en accord avec une recherche de « bons gènes » par les femelles. Nombre d'études indiquent ainsi une propension des femelles à rechercher des copulations hors-couple dépendante de certaines caractéristiques de leur partenaire social ou encore à s'engager dans des copulations hors-couple avec des mâles présentant des caractéristiques bien particulières, par exemple les mâles en meilleure condition physique (Burley et Price 1991; Kempenaers *et al.* 1992; Hasselquist *et al.* 1996), les mâles arborant les traits sexuels secondaires les plus remarquables (Møller 1988; Burley et Price 1991; Houtman 1990), les mâles dominants ou plus âgés (Afton 1985; Frederick 1987a,b; Westneat 1987; Smith

1988; Bolinger et Gavin 1991; Gowaty et Bridges 1991). Si certaines études n'indiquent aucune corrélation entre les caractéristiques des mâles et le fait qu'ils soient préférentiellement cocufiés ou préférentiellement choisis comme partenaire hors-couple (Perreault *et al.* 1997; Strohbach *et al.* 1998), rares sont les études reportant une corrélation inverse (Lifjield *et al.* 1997). Une méta-analyse confirme le caractère général des corrélations positives entre les traits sexuels secondaires des mâles ou encore entre la survie des mâles et leur propension à sauvegarder leur paternité dans leur nid (Møller et Ninni 1998).

Cependant, la prédiction cruciale selon laquelle les jeunes issus de paternités hors-couple devraient avoir une valeur sélective supérieure à celle des jeunes issus du partenaire social, en particulier au sein d'une même portée, a reçu peu de considération. Quelques études présentent des résultas contrastés concernant les caractéristiques biométriques des jeunes hors-couple et des jeunes du couple : certaines indiquent des jeunes hors-couple plus grands, plus gros ou encore en meilleure condition physique, d'autres indiquent aucune différence, voir même des différences inverses de celles attendues (*cf.* Annexe 1). Le lien entre toutes ces mesures et la valeur sélective d'un individu est cependant difficile à évaluer. Certains auteurs se sont donc intéressés à la survie des jeunes. Néanmoins, là encore les résultats sont divergents : certaines études montrent une survie jusqu'à l'envol supérieur pour les jeunes hors-couple (Kempenaers *et al.* 1997; Charmantier *et al.* 2004) et d'autres ne mettent aucune différence en lumière (Krokene *et al.* 1998; Strohbach *et al.* 1998; Kempenaers *et al.* 1999; Lubjuhn *et al.* 1999; Whittingham *et* Dunn 2001; Schmoll *et al.* 2003; Kraaijeveld *et al.* 2004). De plus, seule la survie jusqu'à l'envol est généralement considérée et si la survie jusqu'à un an est parfois examinée, elle est toujours approximée par le recrutement local. Enfin, très rares sont les études qui ont comparées le succès reproducteur des jeunes ou des proxy de ce dernier. Schmoll *et al.* 2003 en considérant les caractéristiques de la première reproduction ne mettent en évidence aucune différence entre les jeunes du couple et les jeunes hors-couple. Rares sont donc les études démontrant l'obtention par les femelles d'un gain en terme de valeur sélective de leurs jeunes au travers des paternités hors-couple. Sans compter que même dans les quelques cas où les jeunes hors-couple présentent des performances supérieures à celles des jeunes du couple, il est difficile de certifier que cette différence est bien due à l'héritage des « bons gènes » possédés par le père, aucune corrélation entre les caractéristiques ou la valeur sélective des pères et les caractéristiques ou la valeur sélective des jeunes n'ayant été établie.

3.2.3.2. Obtenir des « gènes compatibles »

L'hypothèse des « bons gènes » implique que toutes les femelles d'une même population obtiennent des bénéfices en recherchant des paternités hors-couple auprès des mêmes mâles. Or,

les femelles pourraient s'engager dans des copulations hors-couple afin d'obtenir non pas des « bons gènes » mais des « gènes compatibles » qui augmenteraient la viabilité de leurs jeunes. (Trivers 1972; Zeh et Zeh 1996, 1997). Dans ce cas, le choix de cocufier le partenaire social et le choix du partenaire hors-couple diffèrent d'une femelle à l'autre : le choix ne se faisant non pas seulement en fonction du génotype du mâle mais en fonction de l'adéquation entre le génotype du mâle et celui de la femelle. Les prédictions suivantes peuvent être faites (Birkhead et Møller 1998) :

- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des couvées ou portées, avec certaines couvées ou portées présentant une large majorité ou aucune paternités hors-couple,
- une répartition non aléatoire des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple, avec des différences génétiques ou phénotypiques entre mâles cocufiés ou non et entre mâles du couple et mâles hors-couple dépendantes de l'adéquation de leurs caractéristiques génétiques ou phénotypiques avec celles de la femelle,
- au sein des portées présentant des jeunes hors-couple, une valeur sélective supérieure des jeunes hors-couple par rapport aux jeunes du couple.

L'hypothèse selon laquelle le partenaire génétique idéal pourrait différer d'un femelle à l'autre trouve sa justification dans la mise en évidence récente, et ce pour la très grande majorité des taxons, de l'existence de multiples sources d'incompatibilité entre partenaires sexuels potentiels, tels les antagonismes génétiques, les conflits intra- et inter-génomiques ou encore les interactions fœto-maternelles antagonistes (Table 3.5). Chez les Mammifères, entre 10% et 60% des embryons meurent, dont une grande majorité des suites d'une incompatibilité entre les génomes paternels et maternels (revue par Baker et Bellis 1995). Et, il a été démontré que la compatibilité des génomes des deux parents peut expliquer de 2 à 19% de variations de valeur sélective des jeunes (Johnsen *et al.* 2000; Wedekind *et al.* 2001; Penn *et al.* 2002).

Certains effets de la similarité génétique entre partenaires sexuels sont également reconnus sous le nom de dépression consanguine. En effet, la consanguinité peut diminuer la viabilité des jeunes en diminuant leur hétérozygotie, hétéozygotie qui peut être avantageuse par elle-même (Allendorf et Leary 1986; Mitton 1993; David 1998; Hansson 2002), en limitant l'expression d'allèles récessifs délétères ou encore les interactions épistatiques négatives entre les loci homozygotes (Olson *et al.* 1996b; Brown 1997). Bien que les études sur les effets de la

Table 3.5. Sources potentielles d'incompatibilité d'après Zeh et Zeh (1996, 1997), Jennions et Petrie (2000), Tregenza et Wedell (2000), Zeh et Zeh (2001).

Type d'incompatibilité	Conséquences proximales	Conséquences ultimes	Conséquences sur le choix	Exemples
Similarité génétique et apparentement entre partenaires				
Dominance Over-dominance	Expression d'allèles récessifs délétères Réduction de l'hétérozygotie	Diminution du nombre et de la valeur sélective des jeunes	Choix pour des mâles non apparentés	Anémie falciforme MHC
Conflit intra-génomique				
« Distorters » de ségrégation				
« Distorters » de ségrégation pré-zygotique - « Distorters » inhibiteurs - « Distorters » réplicateurs	Augmentent leur représentation proportionnelle dans les gamètes - Eliminent les gamètes portant des allèles différents - Augmentent les gamètes portant l'allèle concerné	Diminution de la production de sperme chez les mâles hétérozygotes Diminution de la valeur sélective chez les homozygotes des deux sexes	Choix de mâles ne possédant pas ce type d'allèle ou possédant des suppresseurs	*Cyrtodiopsis dalmanni* Choix fonction de la largeur de l'œil du mâle qui indique la présence d'un suppresseur *Mus musculus* Femelles hétérozygotes au locus-t s'accouplent préférentiellement avec des mâles de type sauvage pour éviter la production de jeunes t/t non viables
« Distorters » de ségrégation post-zygotique	Eliminent les zygotes ne portant pas l'allèle concerné	Diminution du nombre de jeunes	Choix de mâles homozygotes pour l'allèle létal par les femelles hétérozygotes pour cet allèle	*Mus musculus* Allèle Scat
Empreinte génomique				
	Expression différentielle des allèles en fonction du parent duquel ils sont hérités	Diminution du nombre de jeunes Diminution de la valeur sélective des jeunes	Choix des mâles dont les gènes empreints ne conduisent pas à des conflits avec les gènes empreints des femelles	*Mus musculus* Seule la copie paternel d'Igf2 est exprimée. Ce gène transcrit le facteur de croissance IGF-II qui augmente les transferts de nutriments vers le jeune. Au contraire, seule la copie maternelle de Igf2r est exprimée. Le produit transcrit de ce gène participe à la dégradation de IGF-II
Endosymbionte cellulaire				

	Agissent pour augmenter la proportion de femelles soit en tuant les embryons mâles soit en les féminisant Agissent pour augmenter la proportion de mâles soit en tuant les embryons femelles soit en les masculinisant	Réduction du nombre de jeunes Sex-ratio fortement biaisée en faveur d'un sexe	Choix des mâles possédant des gènes nucléaires qui limitent l'effet des endosymbiontes par les femelles infectées Choix des mâles sains par les femelles saines	*Drosophilla* spp. Bactérie du genre *spiroplasma*
Eléments transposables				
	Se répliquent indépendamment et s'insèrent dans le génome	Réduction de la valeur sélective des jeunes	Choix des mâles avec peu de transposons ou possédant des suppresseurs	*Drosophilla* spp. P, I,Hobo et mariner Femelle M+ mâles P => mutation, réarrangement chromosomique et stérilité des jeunes
Conflit inter-génomique				
Allèles sexuellement antagonistes	Déséquilibre entre les produits séminaux manipulateurs des mâles et la résistance des femelles	Réduction du nombre de jeunes Réduction de la survie des femelles		*Drosophilla melanogaster*
Allèles foeto-maternel antagonistes	Déséquilibre entre les embryons et les femelles	Réduction du nombre de jeunes Réduction de la valeur sélective des jeunes Réduction de la survie des femelles		

consanguinité dans les populations sauvages soient encore rares, certaines montrent que la consanguinité conduit à des avortements ou à des jeunes mort-nés ou non-viables (Stockley *et al.* 1993; Bensch *et al.* 1994; Keller *et al.* 1994; Jimenez *et al.* 1994; Olsson *et al.* 1996; Kempenaers *et al.* 1996) ou encore à une diminution du succès reproducteur (Charmentier *et al.* 2005). La similarité entre les génotypes paternels et maternels pourraient donc être un déterminant aussi important de la valeur sélective des jeunes et du choix femelle que l'héritage de gènes d'attractivité ou de viabilité. Zeh et Zeh (1996) suivis par Jennions et Petrie (2000) puis Tregenza et Wedell (2000) suggèrent donc que ces incompatibilités génétiques pourraient sélectionner un choix femelle basé sur l'adéquation entre les génotypes du mâle et de la femelle plutôt que pour un choix femelle basé sur le génotype du mâle uniquement. Zeh et Zeh (2001) indique même que la sélection pour un choix femelle basé sur la compatibilité entre les génotypes du mâle et de la femelle pourraient être encore plus forte chez les espèces vivipares car les sources d'incompatibilité seraient plus nombreuses chez ces espèces, compte tenu du fait que le développement de l'embryon dans la mère crée un environnement propice au développement de conflits génomiques supplémentaires qui ne peuvent exister chez les espèces ovipares.

Il parait donc probable qu'il existe des pressions de sélection en faveur d'un choix femelle pour des « gènes compatibles » et il semblerait que les femelles soient capables d'exercer un tel choix aussi bien au niveau pré-copulatoire qu'au niveau post-copulatoire. Au niveau pré-copulatoire, chez la mouche aux yeux pédonculés, les femelles choisissent les mâles différents au niveau d'une inversion chromosomique, ce qui augmente l'hétérozygotie de leurs jeunes (Gilburn *et al.* 1996). Chez la souris domestique, *Mus musculus* (Lenington *et al.* 1994) ou chez la mouche aux yeux pédonculés (Wilkinson *et al.* 1998), les femelles sont capables de différencier les mâles présentant des gènes qui affectent la ségrégation pré-zygotique de ceux qui n'en présentent pas. Les femelles chez la souris, le rat et l'humain, sont également capables de choisir des mâles présentant un haplotype du CMH différents du leur (Brown *et al.* 1989; Potts *et al.* 1991; Ober *et al.* 1997; Wedekind et Füri 1997). Par ailleurs, les femelles de nombreux taxa sont capables de reconnaître les individus qui leur sont apparentés et pourraient éviter de se reproduire avec ces derniers (Blouin et Blouin 1988; Pusey et Wolf 1996). Chez le bruant des prés, *Passerculus sandwichensi* (Freeman-Gallant *et al.* 2003) ou encore chez le moineau domestique (G. Sorci com. pers.), les partenaires sociaux présentent une similarité génétique moins importante que celle attendue sous l'hypothèse d'un appariement au hasard.

Malgré des exemples de choix pré-copulatoire, les mécanismes post-copulatoires (Jennions et Petrie 2000). Par exemple, chez la synascidie gélatineuse, *Diplosoma listerianum*, les spermatozoïdes proches du génotype de la femelle sont préférentiellement détruits par

phagocytose (Bishop 1996; Bishop *et al.* 1996) ou encore chez l'antéchinus agile, *Antechinus agilis*, la probabilité qu'une femelle soit fertilisée diminue avec l'augmentation de la similarité génétique entre le mâle et la femelle (Kraaijeveld-Smit *et al.* 2002). Chez plusieurs espèces, la multiplication des partenaires sexuels semblent conduire à une compétition spermatique ou a un choix femelle cryptique post-copulatoire permettant d'augmenter la compatibilité génétique entre les partenaires sexuels et, par la suite, la valeur sélective des jeunes. Ainsi, chez la vipère péliade, *Vipera berus*, les femelles augmentent la compatibilité génétique entre leur génome et celui de leur partenaire sexuel en multipliant les accouplements : une corrélation négative est mise en évidence entre le nombre d'accouplements et la proportion de jeunes mort-nés dans une petite population pour laquelle la consanguinité est supposée forte (Madsen *et al.* 1992) alors qu'aucune corrélation n'est mise en évidence dans une grande population Alpine (Capula et Luiselli 1994). De même, chez le lézard des souches, *Lacerta agilis*, la survie des jeunes jusqu'à un an est positivement corrélée au nombre de partenaires sexuels de la femelle (Olsson *et al.* 1994). Parallèlement, il a été démontré que, chez cette espèce, des jeunes présentant des malformations résultent d'accouplements entre individus génétiquement similaires (Olsson *et al.* 1996b) et que, lorsqu'une femelle est accouplée à plusieurs mâles, la proportion de jeunes, issus d'un mâle donné, diminue avec la similarité génétique entre ce dernier et la femelle (Olsson *et al.* 1996a,b). De plus, des études expérimentales, portant essentiellement sur des invertébrés, montrent que le nombre de jeunes à l'éclosion augmente lorsque les femelles sont accouplées avec plusieurs mâles. Par exemple, chez un pseudoscorpion, *Cordylochermes scorpioides*, le nombre de jeunes produits est dépendant de la compatibilité génétique entre partenaires sexuels : le nombre de jeunes augmente avec le nombre de partenaires sexuels de la femelle (Zeh 1997), mais pas avec le nombre d'accouplements (Zeh *et al.* 1998), et le nombre de jeunes produits diffère lorsqu'un même mâle se reproduit avec différentes femelles (Zeh 1997). Chez le grillon bimaculé, *Gryllus bimaculatus*, là encore le succès d'éclosion augmente non pas avec le nombre d'accouplements, mais avec le nombre de mâles avec lesquels la femelle est accouplée et le succès d' éclosion n'est pas répétable pour un même mâle accouplé avec différentes femelles (Tregenza et Wedell 1998). Similairement, chez la bruche, *Callosobruchus maculatus*, lorsque deux mâles sont accouplés avec différentes femelles, la proportion de paternités obtenue est constante si les femelles sont des sœurs mais variable si les femelles ne sont pas apparentées (Wilson 1997). Les femelles pourraient donc identifier les mâles présentant des caractéristiques génétiques compatibles avec leur propre génome et il est, par conséquent, envisageable que les femelles recherchent des paternités hors-couple afin d'obtenir des « gènes compatibles ».

Encore rares sont les études qui ont cherché à démontrer que les femelles rechercheraient des « gènes compatibles » lors des paternités hors-couple. Un des rares exemples concerne le moineau de Savannah. En effet, chez cette espèce, les femelles évitent de s'apparier avec un mâle génétiquement similaire au CMH et lorsqu'elles sont contraintes à le faire, la probabilité qu'elles s'engagent dans des copulations hors-couple augmente (Freeman-Gallant *et al.* 2003) Néanmoins, des preuves indirectes existent. Par exemple, chez le loup éthiopien, *Canis simensis*, les femelles pourraient s'engager dans des copulations hors-couple afin de réduire les risques de consanguinité. En effet, le loup éthiopien vit en famille élargie et, au sein d'une famille, seul le couple dominant se reproduit. Des contraintes fortes sur la dispersion peuvent conduire des individus fortement apparentés à se reproduire ensemble. Dans ce contexte, les femelles recherchent des copulations hors-couple auprès de mâles appartenant à d'autres groupes familiaux, et ce indépendamment de leur statut social, suggérant que ces copulations additionnelles n'ont pas pour but d'acquérir de « bons gènes » auprès de mâles de qualité supérieure (Sillero-Zubiri *et al.* 1996). Des patrons similaires sont rencontrés chez d'autres espèces de mammifères (*e.g.* maki cata, *Lemur cata* Sauther 1991). Chez le gobemouche noir, le taux de paternités hors-couple est plus élevé chez les couples présentant une faible similarité génétique (Rätti *et al.* 1995). Au contraire, chez la mésange bleue, les femelles obtiennent des paternités hors-couple préférentiellement auprès de mâles génétiquement différents (Foester *et al.* 2003).

De plus, les échecs à l'éclosion pourraient être dus non pas à la stérilité des mâles mais à des incompatibilités génétiques au sein du couple. Seuls des tests rigoureux permettront de trancher entre les différentes hypothèses proposées. Néanmoins, certains faits tendraient à accréditer l'hypothèse de l'incompatibilité génétique. En effet, rares sont les œufs n'ayant pas éclos pour cause d'absence de spermatozoïde ou même de fertilisation (Wetton et Parkin 1991; Birkhead *et al.* 1995; Kempenaers *et al.* 1999; Whittingham et Dunn 2001). De plus, chez la mésange bleue, Kempenaers *et al.* (1996) montrent que, si l'échec à l'éclosion est répétable d'une année à l'autre pour un couple donné, ce n'est pas le cas lorsque chacun des membres reforme un couple séparément. Il est donc peu probable que les échecs à l'éclosion résultent de la stérilité de l'un ou l'autre des membres du couple. Enfin, le succès à l'éclosion semble clairement lié à la similarité génétique entre partenaires sexuels chez certaines espèces comme la rousserolle turdoïde (Bensch *et al.* 1994) et la mésange bleue (Kempenaers *et al.* 1996). La plus grande probabilité d'observer des œufs non éclos dans les nichées comportant des jeunes hors-couple chez le moineau domestique (Wetton et Parkin 1991), la plus grande proportion d'œufs éclos dans les nichées comportant des jeunes hors-couple chez le carouge à épaulettes (Gray 1997a), ou encore la taille plus importante pour les portées comportant des jeunes hors-couple chez le chien

de prairie de Gunnison (Hoogland 1998) pourraient s'expliquer par une propension plus importante des femelles appariées à un mâle peu compatible génétiquement. Ces femelles soumises à un fort risque de produire des jeunes incompatibles pourraient rechercher plus activement des paternités hors-couple.

Une fois encore, il est a souligné que les tests visant à établir si les jeunes issus de paternités hors-couple ont une valeur sélective supérieure à celle des jeunes issus du partenaire social, en particulier au sein d'une même portée, sont rares. Sans compter que, comme précisé dans la section 3.2.3.1, aucun auteur ayant mis en évidence des performances supérieures chez les jeunes hors-couple n'a établi que ces performances accrues résultaient de « bons gènes » ou de « gènes compatibles ». Un des rares exemples démontrant une augmentation des performances des jeunes hors-couple par l'obtention de « gènes compatibles » a été proposé par Johnsen *et al.* (2000). Ces auteurs montrent que, chez le gorgebleue à miroir, l'intensité de la réponse inflammatoire, médiée par les lymphocytes T, à une injection de phytohémagglutinine est plus importante chez les jeunes hors-couple que chez leur demi-frères et sœurs issus du couple social. Ils démontrent par ailleurs que si 4% des variations dans l'intensité de cette réponse sont expliquées par l'identité du père et donc par de « bons gènes » hérités du père, 13% de ces variations sont expliquées par le statut du jeune (hors-couple, du couple) et donc par des « gènes compatibles ».

3.2.3.3 « Bons gènes » versus « gènes compatibles

Bien qu'indispensable à la compréhension du choix exercé par les femelles lors de l'obtention de paternités hors-couple, quantifier la part relative des bénéfices obtenus par les « bons gènes » et par les « gènes compatibles » reste un challenge. Wedekind *et al.* (2001) en accouplant de manière systématique un ensemble de femelles avec un ensemble de mâles selon un protocole bien particulier (North Carolina Design II) montrent ainsi que, chez une espèce de corégone (*Coregonus* sp.*)*, 3,5%, 19%, et 81% des variations de survie de jeunes sont respectivement dues aux « bons gènes », aux « gènes compatibles » et aux effets maternels.

Arnqvist et Nilsson (2000) indiquent que sur 122 études expérimentales portant sur des insectes, l'augmentation moyenne du succès reproducteur à long terme suite à des accouplements multiples varie entre 30% et 70%. Une premier type d'études expérimentales portant essentiellement sur des invertébrés (Table 3.6) montre qu'en s'accouplant plusieurs fois une femelle augmente substantiellement la valeur sélective de ses jeunes, mesurée par leur survie ou leur succès reproducteur : l'augmentation de valeur sélective des jeunes entre les femelles accouplées une unique fois et celles accouplées plusieurs fois peut aller jusqu'à 189%. Un

deuxième type d'étude consistant à accoupler des femelles avec un mâle préféré ou avec un mâle non préféré indique une augmentation de la valeur sélective des jeunes lorsque les femelles sont accouplées avec un mâle préféré. Par exemple, chez la souris domestique, *Mus musculus*, les jeunes issu d'un accouplement avec un partenaire préféré ont une probabilité de survie de 0,76 contre seulement 0,44 pour ceux issus d'un accouplement avec un partenaire non préféré (Drickamer *et al.* 2000, voir aussi Drickamer *et al.* 2003; Gowaty *et al.* 2003). Le même patron est observé chez des oiseaux. Par exemple, chez le canard colvert, *Anas platyrhynchos*, la viabilité des jeunes (pourcentage de jeunes survivant jusqu'à leur 45 jours et la productivité des femelles (moyenne du nombre de jeunes survivant jusqu'à leur 45 jours) augmentent significativement lorsque les femelles sont accouplées avec un mâle préféré par rapport aux femelles accouplées avec un mâle non-préféré (Bluhm et Gowaty 2004). Ou encore chez des poissons, tels le siphonostome atlantique, *Syngnhathus typhle*, chez lequel la probabilité de survie à une exposition à des prédateurs est de 0,68 pour les jeunes issus d'un accouplement avec un partenaire préféré contre 0,48 pour ceux issus d'un accouplement avec un partenaire non-préféré (Sandvik *et al.* 2000). Les bénéfices obtenus par les femelles par une augmentation de la qualité génétique de leurs jeunes sont donc loin d'être négligeables. Cependant, ces études ne permettent pas de faire la part entre l'augmentation de la qualité génétique due à l'obtention de « bons gènes » et celle due à l'obtention de « gènes compatibles ».

Table 3.6. Etude expérimentale contrastant différentes composantes de la valeur sélective des jeunes entre des femelles accouplées une fois ou plusieurs fois, repris de Neff et Pitcher (2005).

Espèce	Mesure de la valeur sélective	Différence entre accouplement simple et multiple (%)	Control des bénéfices indirects	Référence
Teleogryllus oceanicus	Succès à l'éclosion	15	Oui	Simmons 2001
Acarien des bulbes, *Rhizoglyphus robini*	Nombre de jeunes produits par les filles	29	Oui	Konior *et al.* 2001 Kozielska *et al.* 2004
Bourdon terrestre, *Bombus terrestris*	Nombre de jeunes		Oui	Baer et Schmid-Hempel 1999
	Mâles	95		
	Reines	NS		
Galea musteloides	Survie des jeunes	70	Non	Keil et Sachser 1998
Grillon replet, *Gryllodes sigillatus*	Survie des jeunes	NS	Non	Sakaluk *et al.* 2002
Ténébrion meunier, *Tenebrio molitor*	Succès à l'éclosion	NS	Oui	Worden et Parker 2001

Espèce	Mesure de la valeur sélective	Différence entre accouplement simple et multiple (%)	Control des bénéfices indirects	Référence
Grillon de Caroline, *Allonemobius socius*	Succès à l'éclosion	189	Oui	Fedorka et Mousseau 2002
Guppy, *Poecilia reticula*	Nombre de jeunes	73	Non	Evans et Magurran 2000
Cordylochernes scorpioides	Nombre de jeunes	32	Oui	Newcommer *et al.* 1999
Trilobium rouge de la farine,*Tribolium castaneum*	Nombre de jeunes produits par les fils	43	Non	Pai et Yan 2002
Litigosa ligitosa	Succès à l'éclosion	NS	Non	Watson 1998

Or, loin d'être exclusif, le choix femelle pourrait s'exercer à la fois en faveur des « bons gènes » et des « gènes compatibles » en fonction du contexte social, écologique et génétique (Qvarnström 2001). Et en effet, chez la souris, les femelles exercent un choix hiérarchisé. En effet, la fréquence de marquage, corrélée au niveau d'androgènes et au statut social, est un indicateur de « bons gènes » . L'odeur du marquage, corrélée aux caractéristiques génétiques du CMH, est un indicateur des « gènes compatibles ». Les femelles exercent un choix visant à réduire la similarité génétique au CMH seulement si les variations de la fréquence de marquage entre les mâles est réduite par rapport aux variations dans le degré de similarité génétique des mâles (Roberts et Gosling 2003).

Les données concernant l'importance relative des « bons gènes » et des « gènes compatibles » sont quasi inexistantes lorsqu'il s'agit d'espèces socialement monogames présentant des paternités hors-couple. Néanmoins, chez la mésange bleue, les femelles semblent exercer un choix soit pour des « bons gènes », soit pour des « gènes compatibles » et ce, en fonction du contexte social. En effet, les femelles choisissent leur partenaire social en fonction de leur chant (Kempenaers *et al.* 1992) ou encore de leur plumage (Andersson *et al.* 1998) : choix cohérent avec une recherche de « bons gènes ». Mais, compte tenu du fait que les jeunes hors-couple sont plus hétérozygotes que les jeunes du couple (Foerster *et al.* 2003), il semblerait qu'elles choisissent leur partenaire hors-couple en fonction du degré de similarité génétique, choix cohérent avec une recherche de « gènes compatibles ».

3.2.3.4. Mécanismes d'obtention des « bons gènes » et des « gènes compatibles

Trois mécanismes fondamentaux agissant à différents niveaux pourraient permettre aux femelles qui s'engagent dans des copulations hors-couple de biaiser les paternités en fonction des caractéristiques génétiques des mâles et pourraient ainsi conduire à l'augmentation de la qualité génétique des jeunes. Comme nous venons de le voir dans les sections 3.2.3.1 et 3.2.3.2, les femelles peuvent biaiser les paternités de leurs jeunes en faveur des mâles porteurs de « bons gènes » ou de « gènes compatibles » au niveau pré-copulatoire en exerçant un choix sur les partenaires sexuels. Si ce mécanisme est de loin celui qui a suscité le plus d'intérêt, il semblerait que les femelles puissent biaiser les paternités de leurs jeunes en faveur de certains mâles au niveau post-copulatoire, soit avant la fertilisation en utilisant différemment le sperme des différents partenaires sexuels, soit après la fertilisation en investissant différemment dans les jeunes issus de différents mâles (Neff et Pitcher 2005).

Concernant une utilisation différentielle du sperme, les femelles disposent de deux mécanismes. Elles peuvent soit favoriser la compétition spermatique, soit exercer un choix cryptique des spermatozoïdes (Birkhead et Møller 1998). La compétition spermatique est généralement vue comme un moyen d'obtenir de « bons gènes » (Madsen *et al.* 1992; Birkhead *et al.* 1993). Et plusieurs études viennent supporter cette idée. Chez certaines espèces de poissons (dard arc-en-ciel, *Etheostoma caeruleum* Fuller 1998), d'oiseaux (gobemouche noir Michl *et al.* 2002) et de mammifères (surmulot, *Rattus norvegicus* Pound et Cage 2004), les mâles pourraient ajuster la quantité de spermatozoïdes en fonction du risque de compétition spermatique et les femelles pourraient accepter une plus grande quantité de sperme de la part de certains mâles. Chez le scathophage du fumier, *Scathophaga stercoraria*, les mâles dont les jeunes présentent une survie plus importante (mesurée ici par la durée de développement) ont également une plus grande probabilité de féconder les œufs d'une femelle lorsque leur sperme est mis en compétition avec celui d'un autre mâle (Hosken *et al.* 2003). Evans *et al.* 2003, après insémination de femelles guppys avec le même nombre de spermatozoïdes provenant de deux mâles différents, montrent que la proportion de jeunes issus de chacun des mâles dépend de la surface orange de leur corps ; la surface orange pouvant être un indicateur de la viabilité des jeunes (Evans *et al.* 2004). Chez le gobemouche noir, Michl *et al.* 2002 confirment, en comptant le nombre de spermatozoïdes présents dans la membrane prévitelline des œufs, que les mâles de Gobemouche noir laissent cinq fois plus de spermatozoïdes lors d'une copulation hors-couple que lors d'une copulation avec leur partenaire social. De plus, les femelles pourraient limiter les copulations avec leur partenaire social durant la fin de leur période fertile (Michl *et al.* 2002). Or, les femelles de cette espèce s'engagent préférentiellement dans des copulations hors-couple lorsqu'elles sont socialement

appariées à un mâle possédant un patch frontal de surface inférieure à la moyenne, un caractère préféré dans le choix du partenaire social (Sheldon et Ellegren 1999; Sheldon *et al.* 1999b; Michl *et al.* 2002). En augmentant la compétition spermatique et en avantageant certains mâles lors de cette compétition, une femelle pourrait donc non seulement augmenter la viabilité de ses jeunes mais aussi leur succès reproducteur. En effet, certaines caractéristiques du sperme liées à sa compétitivité sont héritables (Radwan 1998; Ward 1998, 2000). Par exemple, chez le clarapède, *Rhizoglyphus robini*, le succès reproducteur des fils est positivement corrélé au succès reproducteur de leur père (Radwan 1996). Augmenter la compétition spermatique pourrait également permettre l'acquisition de gènes compatibles. Par exemple, un mâle porteur de « distorters » produisent jusqu'à 50% de spermatozoïdes en moins (Wu et Davies 1993). En favorisant la compétition spermatique, une femelle pourrait ainsi limiter les chances de fertilisation d'un spermatozoïde porteur du « distorter » et les conséquences sur la valeur sélective des jeunes (Haig et Bergestrom 1995).

Les femelles peuvent aussi exercer un choix cryptique des spermatozoïdes (revu par Eberhard 1996). Les femelles disposent de plusieurs mécanismes visant à choisir le spermatozoïde qui fertilisera ses ovules que ce soit des mécanismes physiques comme l'éjection du sperme des mâles subordonnés chez la poule, G*allus domesticus* (Pizzari et Birkhead 2000) ou de mécanismes physiologiques (revu par Eberhard 1996; Zeh et Zeh 1997). Ce mécanisme a cependant été évoqué préférentiellement dans le cadre d'un choix pour des « gènes compatibles » (Zeh et Zeh 1997). La sélection de certains spermatozoïdes peut se faire à plusieurs niveaux. Premièrement, le tractus génital des femelles contient nombre de leucocytes et d'anticorps (Birkhead *et al.* 1993) et, chez l'homme (Primakoff *et al.* 1990) ou encore chez la souris (Naz et Mehta 1989), certaines de ces cellules immunitaires semblent spécialisées dans la reconnaissance des spermatozoïdes. Ainsi, chez l'homme, seuls 300 sur les 40 à 1800 millions de spermatozoïdes inséminés arrivent au niveau du site de fertilisation (Austin 1995). Deuxièmement, l'ovule lui-même pourrait exercer une sélection sur les spermatozoïdes (Carré *et al.* 1991). Plusieurs auteurs ont observé, en cas de polyspermie, un délai à l'implantation de l'œuf durant lequel le pronucléus de l'œuf effectue des mouvements entre les différents spermatozoïdes et semble choisir le spermatozoïde comme une femelle choisirait un partenaire sexuel (Rülicke *et al.* 1998).

Enfin, même après la fertilisation, les femelles pourraient promouvoir la qualité génétique de leurs jeunes en réalisant un investissement différentiel favorisant les jeunes de bonne qualité génétique aux dépends de ceux de faible qualité (Burley 1986; Sheldon 2000). Les femelles d'onthophage taureau, *Onthophagus taurus*, allouent d'avantage de ressources aux jeunes issus de pères arborant de grandes cornes, qu'aux jeunes issus de pères arborant de petites cornes

(Kotiaho *et al.* 2003) : les mâles ayant de grandes cornes ont une valeur sélective plus grande (Hunt et Simmons 2000) et les jeunes issus de ces mâles sont donc supposés avoir une qualité génétique supérieure. De même, les femelles d'hirondelle rustique, *Hirundo rustica*, appariées à des mâles présentant une queue allongée expérimentalement et donc supposés de bonne qualité génétique pondent un plus grand nombre d'oeufs (De Lope et Møller 1993) ou encore les femelles de canard colvert augmentent la taille de leurs œufs lorsqu'elles sont appariés à des mâles attractifs (Cunningham et Russell 2000). Un cas extrême de ce type de choix post-fertilisation couramment rencontré chez les espèces vivipares est l'avortement spontané des embryons présentant une faible qualité génétique comme, par exemple, les embryons présentant des aberrations chromosomiques ou encore les embryons issus de gamètes présentant, au niveau du CMH soit une extrême similarité (Ober *et al.* 1998), soit une extrême dissimilitude (Beer *et al.* 1982).

Cependant, la très grande majorité des études portant sur les paternités hors-couple déterminent l'identité et les caractéristiques des mâles hors-couple à partir des analyses de paternités basées sur des données moléculaires. La recherche de copulations hors-couple n'a été l'objet d'un intérêt limité (voir section 2.2), réduisant notre compréhension du rôle des mécanismes pré-copulatoires dans l'obtention des paternités hors-couple. Quant au rôle des mécanismes post-copulatoires, il n'a pour le moment pas fait l'objet de réelles investigations compte tenu de la difficulté d'étudier ce type de mécanismes dans des populations sauvages. De fait, s'il semble que certaines femelles obtiennent des paternités hors-couple auprès de mâles présentant des caractéristiques génétiques bien particulières (voir sections 3.2.3.1 et 3.2.3.2), il est difficile d'évaluer la part de chacun de ces trois mécanismes dans le biais observé concernant les caractéristiques des mâles hors-couple.

3.2.4. Obtenir des gènes diversifiés

Certaines femelles semblent rechercher plus de partenaires que nécessaires dans la seule optique d'augmenter la qualité du mâle. Ainsi, chez l'hirondelle bicolore, 33% des jeunes hors-couple sont issus de portées comprenant entre trois et cinq pères sans qu'aucune caractéristique phénotypique des mâles ne présente de corrélation avec leur succès reproducteur (Lifjeld *et al.* 1993). De même, chez le phragmite aquatique, *Acrocephalus paludicola*, 50% des portées présentent entre trois et quatre pères (Schulze-Hagen *et al.* 1993).Ou encore, chez certains cichlidés du lac Malawi, il n'est pas rare qu'une femelle ait jusqu'à six partenaires sexuels différents pour un même événement de reproduction (Kellogg *et al.* 1995, 1998; Parker et Kornfield 1996). Cette multiplication du nombre de partenaires sexuels résulte d'un choix de la part de la femelle : la

tactique d'acquisition des partenaires est le lek et les mâles n'ont pas été observés s'engager dans des tactiques d'acquisition alternatives.

Les femelles pourraient donc chercher au travers des paternités hors-couple non pas à obtenir des bénéfices génétiques en cherchant des « bons gènes » ou des « gènes compatibles » mais plutôt en cherchant à diversifier les gènes obtenus. Si les femelles cherchent à augmenter la diversité génétique de leurs portées, les prédictions suivantes peuvent être faites (Westneat *et al.* 1990) :

- une répartition aléatoire des paternités hors-couple au sein des couvées ou portées, avec un majorité des couvées ou portées présentant des paternités hors-couple,
- des couvées ou portées issus de nombreux mâles,
- au sein des portées présentant des jeunes hors-couple, une proportion égale de jeunes issus de différents mâles,
- une répartition aléatoire des paternités hors-couple au sein des mâles du couple et au sein des mâles hors-couple et, par conséquent, aucune différence génétique ou phénotypique entre mâles cocufiés ou non et entre mâles du couple et mâles hors-couple.
- une variance de valeur sélective des jeunes réduite pour les jeunes issus de couvées ou de portées comprenant des jeunes hors-couple comparée à celle des jeunes issus de couvées ou de portées sans un jeune hors-couple.
- une moyenne géométrique de la valeur sélective des jeunes accrue pour les jeunes issus de couvées ou de portées comprenant des jeunes hors-couple comparée à celle des jeunes issus de couvées ou de portées sans jeunes hors-couple.

Dans un premier temps, cette hypothèse a rapidement été écartée compte tenu du fait qu'une grande diversité génétique est attendue même au sein des gamètes d'un unique mâle grâce à la méiose et à la recombinaison (e.g. Williams 1975; Birkhead et Møller 1992). Cependant, la diversité génétique des jeunes obtenus par reproduction avec deux mâles peut être plus de deux fois supérieure à celle obtenue par reproduction avec un seul mâle (Yasui 1998). Mais quels bénéfices une femelle peut-elle attendre d'une augmentation de la diversité génétique des ces jeunes ?

La diversité génétique peut être avantageuse par elle-même. En effet, elle pourrait conduire à une augmentation de la valeur sélective des jeunes par une diminution des interactions négatives, par exemple la compétition entre frères et soeurs, par une augmentation des interactions positives (Ridley 1993). Si des interactions positives résultent effectivement d'une augmentation de la diversité génétique comme l'atteste le fait que l'augmentation de la diversité

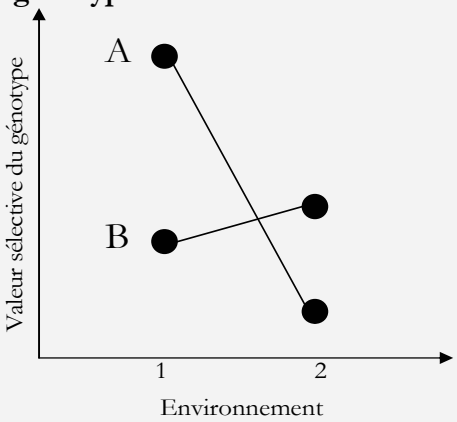
génétique contribue à réduire la présence de parasites dans les colonies de fourmis (Liersch et Schmid-Hempel 1998; Baer et Schmid-Hempel 1999), la réduction des interactions négatives, et plus particulièrement de la compétition, par une augmentation de la diversité génétique est fortement questionnée. En effet, pour qu'une diminution de la compétition soit attendue, trois conditions doivent être réunies : (*i*) les ressources doivent être limitées, (*ii*) les ressources nécessaires aux différents génotypes doivent être différentes, (*iii*) les différentes ressources nécessaires aux différents génotypes doivent être concomitantes. Les situations pour lesquelles ces trois conditions sont réunies paraissent donc restreintes. De plus, lors de la reproduction, une diminution de l'apparentement entre individus devraient théoriquement conduire à une augmentation de la compétition, les individus espérant un retour en terme de valeur sélective indirecte moins important au travers de la reproduction de leurs demi-frères et demi-sœurs qu'au travers de celle de leur frères et sœurs (Hamilton 1964; Trivers 1972; Parker 1984).

Augmenter la diversité des jeunes peut également être vue comme une tactique de la part de femelles visant à étaler les risques ou bet-hedging. Le bet-hedging sera défini ici comme une stratégie conduisant à une réduction de la variance de la valeur sélective individuelle au prix d'une diminution de sa moyenne (Gillespie 1974). En effet, l'hypothèse selon laquelle les femelles rechercheraient de meilleurs gènes, que ce soit des « bons gènes » ou des « gènes compatibles », pour leurs jeunes lors des paternités hors-couple nécessite que les femelles soient capables d'identifier le meilleur mâle que ce soit par des mécanismes pré- ou post-copulatoires. Néanmoins, les femelles peuvent être incapables de distinguer précisément la qualité des mâles (Johnstone 1994) ou encore, dans un environnement hétérogène et imprévisible, de prévoir ce que sera la qualité d'un mâle dans le futur (Loman *et al.* 1988). Les femelles auraient alors intérêt à se reproduire avec plusieurs mâles convenables (bet-hedging génétique, Watson 1991) ou avec des mâles très différents (bet-hedging environnemental, Kaplan et Cooper 1984). En effet, les pressions de sélection devraient avantager les femelles qui s'engagent dans des copulations hors-couple avec de nombreux mâles dans la mesure où la probabilité que certains jeunes survivent et se reproduisent à la génération suivante devrait être augmentée avec leur diversité génétique (Yasui 1998).

Encart 3.3. Valeur sélective, génétique et environnement

Il est important de garder à l'esprit que la **valeur sélective** d'un gène ou d'un génotype dépend :

- du **génotype**,
- de l'**environnement**,
- de l'**interaction entre génotype et environnement**.



Par exemple, le gène ou génotype A a une valeur sélective plus forte que le génotype B uniquement dans l'environnement 1. Les lignes n'étant pas parallèles, il existe une interaction entre génotype et environnement. Cette interaction génotype-environnement peut confondre les études sur la qualité génétique.

Si des modèles mathématiques indiquent qu'il est peu probable que le bet-hedging génétique ait pu conduire à l'évolution de la polyandrie (Yasui 1998, 2001), les autres volets de l'hypothèse de diversité génétique restent largement inexplorés aussi bien théoriquement qu'empiriquement. Quelques auteurs invoquent l'hypothèse selon laquelle les femelles s'engageraient dans des copulations hors-couple dans le but de diversifier leurs jeunes (e.g. Lifjeld *et al.* 1993), aucune étude empirique ne s'est intéressée, à ma connaissance, à tester cette hypothèse. Quelques études portant sur les paternités multiples indiquent des résultats en accord avec cette hypothèse. Par exemple, chez une araignée, *Linyphia litigiosa*, si un mâle doit combattre pour s'accoupler en premier avec une femelle, les mâles venant par la suite s'accouplent avec la femelle sans combattre (Watson 1991). Chez la poule, bien que les femelles préfèrent les mâles arborant une large crête, lorsque cinq occasions de s'accoupler leur sont offertes, elles s'accouplent toujours au moins une fois avec un mâle possédant une petite crête (Ligon et Zwartjes 1995). Cependant aucune de ces études n'offrent un test robuste. Aucune ne teste pour un effet interactif génotype-environnement sur la valeur sélective (Encart 3.3) et aucune ne teste directement pour une

variance inférieure et une moyenne géométrique supérieure de valeur sélective pour les portées comprenant des jeunes hors-couple comparées aux portées sans jeunes hors-couple.

4. Quels coûts aux paternités hors-couple?

Bien qu'un grand nombre de coûts ait été proposés comme résultant des comportements hors-couple, rares sont les études s'étant attachées à démontrer leur existence et à les quantifier (Petrie et Kempenaers 1998a; Ligon 1999). Les différents coûts proposés peuvent être classés en trois grandes catégories : *(i)* les coûts concernant à la fois les mâles et les femelles, liés à l'augmentation des activités sexuelles, *(ii)* les coûts concernant principalement les femelles, liés principalement aux représailles des mâles contre les femelles s'engageant dans des copulations hors-couple, *(iii)* les coûts concernant uniquement les mâles, liés principalement aux activités visant à limiter les activités hors-couple de leur partenaire social. Ces coûts pèsent sur chacune des trois composantes de l'effort reproducteur d'un individu (Table 3.7) : l'effort somatique visant à augmenter la survie, l'effort d'accouplement visant à augmenter la qualité des partenaires sexuels pour les femelles et leur nombre pour les mâles et anfin l'effort parental, visant à augmenter la valeur sélective des jeunes (Trivers 1972; Maynard Smith 1977; Magrath et Komdeur 2003).

Table 3.7. Principaux coûts des comportements hors-couple sur les différents composantes de l'effort reproducteur pour les mâles et les femelles, + : existence d'un coût.

Coûts potentiels	Composantes de l'effort reproducteur		
	Effort somatique	Effort d'accouplement	Effort parental
Sur l'effort reproducteur des mâles			
Recherche, évaluation et acquisition de partenaires additionnels	+		
Maladies sexuellement transmissibles	+		
Punition par le partenaire social	+		
Gardiennage des femelles		+	
Soins parentaux			
Dépendant de la paternité			
Indépendant de paternité		+	+

Coûts potentiels	Composantes de l'effort reproducteur		
	Effort somatique	Effort d'accouplement	Effort parental
Sur l'effort reproducteur des femelles			
Recherche, l'évaluation et l'acquisition de partenaires additionnels	+		
Maladies sexuellement transmissibles	+		
Punition par le partenaire social	+		
Gardiennage par les mâles	+		
Soins parentaux			
Dépendant de la paternité			+
Indépendant de paternité			

4.1. Des coûts communs aux mâles et aux femelles

Mâles et femelles, en s'engageant dans des copulations hors-couple, s'exposent à des coûts liés à l'augmentation de leurs activités sexuelles. A ce titre, les coûts classiquement attribués à la recherche, à l'évaluation et à l'acquisition d'un partenaire sexuel pèsent sur les individus (Birkhead et Møller 1992). Les cas extrêmes de la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster* (Rice 1996) ou d'un acarien, *Caloglyphus berlesei* (Radwan et Rysinska 1999) peuvent être mentionnés : chez ces deux espèces, le sperme contient des toxines qui, lorsque une femelle multiplie les accouplements, conduisent à diminuer sa survie et vont jusqu'à provoquer sa mort. Similairement, des coûts, jusqu'alors fortement négligés, liés à l'augmentation du nombre de contacts, en particulier du nombre de contacts sexuels, avec différents individus du sexe opposé pourraient peser sur les individus s'engageant dans des copulations hors-couple (Birkhead et Møller 1992).

En effet, bien qu'ayant rarement fait l'objet d'investigations, le transfert de sperme est souvent accompagné de diverses bactéries et de multiples virus. Les oiseaux pour lesquels les orifices anal et génital sont confondus apparaissent comme vulnérable face aux maladies sexuellement transmissibles. Westneat et Rambo (2000) indiquent que, sur 18 mâles de bruant nain, 11 présentait des bactéries dans leurs éjaculats, le spectre bactérien étant très différent d'un individu à l'autre. Chez les mammifères, les risques de transmission de pathogènes lors du transfert de sperme sont également importants: 20 à 99% des éjaculats contiennent des bactéries chez les humains (Eggert-Kruse *et al.* 1995), 75% chez les taureaux, *Bos bauvis* (Ibrahim *et al.*

1983), 63% chez les sangliers, *Sus scrofa* (Tamuli *et al.* 1984), 50% et plus chez les béliers (Mikolc 1990) et 90% chez les étalons, *Equus caballus* (Madsen et Christensen 1995).

La multiplication des partenaires sexuels contribue ainsi à l'augmentation des risques de transmission de maladies diverses et, en particulier, de maladies sexuellement transmissibles (Sheldon 1993). Poiani et Wilks (2000) montrent, par exemple, en comparant quatre espèces proches, deux espèces polygynes (mérion superbe et Serricorne à sourcils blancs, *Sericornis frontalis*) et deux espèces monogames (Méliphage à sourcils noirs, *Manorina melanophrys*, et Diamant à cinq couleurs, *Neochmia temporalis*) que les espèces polygynes présentent un taux élevé de bactéries de type Clamydia et Salmonella, de levures de type Candida mais aussi d'Orthomyxovirus et de Paramyxovirus comparées aux espèces monogames.

Bien que les conséquences de ces transferts de pathogènes lors de l'accouplement soient méconnues, Sheldon (1993) mentionne que leur virulence est variable, certains pouvant fortement affecter à la fois la survie et la fécondité des individus contaminés. Les coûts qui en découlent sont même supposés avoir conduit à l'évolution de comportements tels que le piquage du cloaque du partenaire sexuel avant copulation chez l'accenteur moucheté (Davies 1992), l'accenteur alpin (Nakamura 1990) et le moineau domestique (Møller 1987a) ou encore le nettoyage post-copulatoire qui diminue les risques de transmission de maladie sexuellement transmissibles chez le surmulot (Hart *et al.* 1987). Les coûts liés à la transmission de maladies sexuellement transmissibles sont même mentionnés par certains auteurs comme suffisamment importants pour avoir conduit à l'évolution de la monogamie génétique (Sheldon 1993; Loehle 1995; Poiani et Wilks 2000), notamment chez l'Homme (Immerman et Mackey 1997). Et plusieurs modèles mathématiques récents (Thrall *et al.* 1997; Thrall *et al.* 2000; Kokko *et al.* 2002; Boots et Knell 2002) indiquent que les risques de transmission de maladies sexuellement transmissibles peuvent conduire non seulement à la monogamie génétique mais à des taux de paternités hors-couple variables.

Enfin, si mâles et femelles sont concernés par ces coûts probablement loin d'être négligeables, une asymétrie des sexes quant aux risques de contamination et à la virulence des maladies sexuellement transmissibles est attendue compte tenu d'un temps de contact avec de potentiels pathogènes très largement supérieur pour les femelles que pour les mâles, en particulier chez les espèces ne possédant pas d'organe d'intromission (Sheldon 1993).

4.2. Des coûts pour les femelles

4.2.1. Agression physique

Les agressions physiques de la part du mâle social ou de potentiels mâles hors-couple sont proposées comme un coût important pesant sur les femelles qui cherchent ou s'engagent dans des copulations hors-couple (Westneat *et al.* 1990; Birkhead et Møller 1992; Clutton-Brock et Parker 1995). Des agressions des mâles sur les femelles sont reportées aussi bien chez les oiseaux (McKinney *et al.* 1983; Gowaty et Buschhaus 1998) que chez les mammifères (Smuts et Smuts 1993; Clutton-Brock et Parker 1995). Ces agressions peuvent prendre différentes formes telles que le gardiennage, la poursuite, l'agression physique ou encore les copulations forcées et semblent directement liées au risque d'avoir été cocufiés dans de nombreux cas. Par exemple, lorsqu'une femelle est retenue à l'écart de son partenaire social ou est mise en présence d'un potentiel mâle hors-couple à proximité de son partenaire social, ce dernier se montre agressif avec leur femelle et des copulations forcées sont observées (e.g. merlebleu azuré, *Sialia currucoide*s, Barash 1976; pigeon ramier, *Columba palumbus* , (Rissman 1983); merlebleu de l'Est, *Sialia sialis*, (Kempenaers *et al.* 1998), pie grièche à poitrine rose, *Lanius minor*, Valera *et al.* 2003). Birkhead et Biggins (1987) mentionnent même un couple de pie bavarde, *Pica pica*, ayant abandonné une nichée pour en refaire une autre immédiatement après que le mâle ait surpris sa femelle s'accouplant avec un autre mâle. Néanmoins, si les mâles se montrent agressifs, les femelles, au moins chez les oiseaux, peuvent également se montrer agressives envers leur partenaire social lorsqu'il s'engage dans des copulations hors-couple (Birkhead *et al.* 1985; Wagner 1991; Birkhead et Møller 1992). Les coûts mentionnés en résultant sont multiples et vont de la blessure jusqu'à la mort (McKinney *et al.* 1983; McKinney et Evarts 1998) en passant par une diminution du succès reproducteur que ce soit par diminution du nombre (Davies 1985) ou de la qualité des jeunes produits (Westneat *et al.* 1990) ou encore l'abandon du partenaire social (Ens *et al.* 1993). Loin d'être anecdotique, les coûts engendrés par ces agressions sont supposés suffisants pour contraindre les femelles à la monogamie génétique (Gowaty et Buschhaus 1998; Johnstone et Keller 2000). Cependant, la généralité et l'importance de tels coûts reste à déterminer. En effet, chez nombre d'espèces aucun comportement agressif de la part des mâles n'est mentionné, et ce même après avoir vu leur partenaire social s'accoupler avec un autre individu (Power et Doner 1980; Gowaty 1981; Frederick 1987b; Hatch 1987; Morton 1987; Westneat 1987).

4.2.2. Réduction des soins paternels

Une réduction des soins paternels est suggérée comme étant le coût principal auquel sont soumises les femelles s'engageant dans des copulations hors-couple (Birkhead et Møller 1992; Petrie et Kempenaers 1998a). En effet, les soins paternels étant généralement coûteux pour les mâles (voir section 4.3.1), il est attendu qu'ils réduisent leur contribution aux soins parentaux en

Table 3.8. Impact de la certitude quant à la paternité et les soins paternels après manipulation experimentale du degré de certitude chez différentes espèces d'oiseaux.

Espèce	Manipulation			Manipulation effectuée	Effet sur l'investissement paternel	Réduction du succès reproducteur lorsque le mâle est enlevé	Coût des soins parentaux pour le mâle	Références
	Caractère examiné	Modification de la paternité	Caractères examinés					
Hirondelle rustique, *Hirundo rustica*	Taux de copulation du mâle	?	Condition du mâle, date d'arrivée, taux de chant, parasites	Détention du mâle	Oui	8,3%	?	Møller 1988, 1991
Accenteur mouchet, *Prunella modularis (polyandrie)*	Taux de copulation du mâle	Paternité réduite	Statut du mâle	Détention du mâle	Oui	Oui	?	Davies *et al.* 1992
Etourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*	Temps passé avec la femelle	?	Appariement exclusif	Détention de la femelle	Oui	?	?	Wright et Cotton 1994
Gobemouche à collier, *Ficedula albicollis*	Moment de l'absence	Paternité réduite	Date d'éclosion, taille de ponte	Détention de la femelle Détention du mâle	Oui	Oui	coût	Sheldon *et al.* 1997b Sheldon et Ellegren 1998
Gobemouche noir, *Ficedula hypoleuca*	Temps passé avec la femelle	Paternité réduite	Appariement exclusif, date d'éclosion, qualité du mâle	Détention du mâle	Oui	34%	?	Lifjeld *et al.* 1998b Alatalo *et al.* 1982
Fou à pieds bleus, *Sula neboxii*	Temps passé avec la femelle	?	Taille du mâle, distance aux voisins	Détention du mâle	Oui	?	?	Osorio-Beristain et Drummond 2001
Hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor*	Temps passé avec la femelle	?	aucune	Détention du mâle	Oui/non	4,3%	?	Whittingham *et al.* 1993 Dunn et Hannon 1992
Hirondelle rustique, *Hirundo rustica*	Taux de copulation du mâle	?	Couple solitaire	Détention du mâle	Non	8,3%	?	Møller 1988b
Accenteur mouchet, *Prunella modularis monogamie)*	Taux de copulation du mâle	Paternité réduite	Appariement exclusif	Détention du mâle	Non	+	?	Davies *et al.* 1992
Merlebleu de l'Est, *Sialia sialis*	Temps passé avec la femelle	?	aucune	Détention de la femelle	Non	23,1%	?	Kempenaers *et al.* 1998 Gowaty 1996b
Merlebleu de l'Est, *Sialia sialis*	Taux de copulation	?	aucune	Détention du male	Non	23,1%	?	Mac Dougall-Shackleton et Robertson 1998 Gowaty 1996
Troglodyte familier, *Troglodytes aedon*	Taux de copulation01	?	aucune	Détention du male	Non	26.5	?	Brylawski et Whittingham 2004 Bart et Tornes 1989
Gobbi tacheté, *Pomatoschistus microps*	Présence de mâle sneaker	?	aucune	Présence ou absence de mâles sneaker	Non	Oui	?	Svensson *et al.* 1998
Perche soleil, *Lepomis gibbosus*	Présence de mâle sneaker	?	aucune	Présence ou absence de mâles sneaker	Non	Oui	coût	Rios-Cardenas et Webster 2005

réponse à une diminution de leur paternité. Or, les soins paternels contribuant en général de manière significative à l'augmentation de la survie des jeunes (Table 3.7, voir chapitre 2, section 2.1.1), leur réduction conduirait immanquablement à un coût en terme de succès reproducteur actuel pour les femelles concernées, ou encore à un coût en terme de survie et succès reproducteur futur dans le cas d'une compensation des femelles.

Des développements théoriques récents prédisent, à la condition qu'un mâle possède un indice fiable de sa paternité, une réduction importante des soins paternels fonction du taux de paternité (Whittingham *et al.* 1992, Westneat et Sherman 1993, Kokko 1999) et semblent confirmer l'existence d'un coût important aux paternités hors-couple pour les femelles. Des études observationnelles, portant à la fois sur des espèces d'oiseaux et de poissons, confirment l'existence d'une corrélation négative entre la quantité de soins paternels et de potentiels indicateurs de paternité. Le cas du carpet arlequin, *Lepomis macrochirus*, est, à cet égard, particulièrement fascinant (Neff et Gross 2001). Chez ce poisson, seul le mâle participe à l'élevage des jeunes cessant totalement de s'alimenter et pouvant perdre jusqu'à 10% de son poids pendant cette période Les mâles peuvent adopter deux tactiques de reproduction différentes : la première consiste à défendre un nid dans lequel pond la femelle, la seconde tactique ou tactique satellite consiste à fertiliser une partie des œufs pondus dans le nid d'un mâle territorial. Or, cette deuxième tactique est adoptée à la fois par des mâles ressemblant aux mâles territoriaux ou mâles satellites et par des mâles ressemblant aux femelles ou mâles tricheurs. Les mâles ajustent alors la quantité de soins aux jeunes en fonction du nombre d'intrusions sur leurs territoires par des mâles satellites. Mais lorsque, les œufs éclosent, les mâles procèdent à un réajustement de la quantité de soins, cette quantité étant alors corrélée non seulement au nombre d'intrusions de mâles satellites mais également au nombre d'intrusions de mâles tricheurs. Les mâles sont donc capables d'ajuster la quantité de soins paternels fournis, et ce en fonction des informations disponibles concernant leur paternité au cours des différentes phases de l'élevage des jeunes (Neff et Gross 2001). Des observations similaires sont reportées chez l'accenteur mouchet, l'accenteur alpin (Nakamura 1990) et la pie glandivore, *Melanerpes formicivorus* (Koenig 1990). Ainsi, chez l'accenteur moucher, dans le cas de trios, la quantité de soins paternels procurés par le mâle subordonné est proportionnelle au nombre de copulations obtenues avec la femelle (Burke *et al.* 1989; Davies 1992). D'autres études observationnelles confirment l'existence d'une corrélation négative entre la quantité de soins apportés par un mâle et son taux de paternité dans une nichée comme par exemples chez le bruant des roseaux, *Emberiza schoeniclus* (Dixon *et al.* 1994), la paruline bleue, *Dendroica caerulescens* (Chuang-Dobbs *et al.* 2001b), la mésange charbonnière (Lubjuhn *et al.* 1993) ou encore chez le gobemouche noir (Lifjeld *et al.* 1998a). De plus, des études

expérimentales visant à manipuler la certitude d'un mâle quant à sa paternité confirme la causalité d'un tel lien (Table 3.8).

Néanmoins, les coûts associés à une diminution des soins parentaux sont très variables d'une espèce à l'autre (revue par Westneat et Sargent 1996). Si chez certaines espèces les soins paternels pendant la période au nid sont capitaux pour la survie des jeunes (Pluvier kildir, *Charadrius vociferus*, Brunton 1988), chez d'autres espèces, leur impact est peu marqué (*e.g.* bruant chanteur, *Melospiza melodia*, Smith *et al.* 1982; bruant maritime, *Ammodramus maritimus*, Greenlaw et Post 1985; bruant des neiges, *Plectrophenax nivalis*, Lyon et Montgomerie 1985; Lagopède alpin, Martin et Cooke 1987; junco ardoisé, *Junco hyemalis*, Wolf *et al.* 1988). En fonction des espèces, le coût à s'engager dans des activités hors-couple associé à une réduction des soins paternels doit par conséquent être très variable. L'existence d'une corrélation négative entre le taux de paternités hors-couple et l'importance des soins paternels révélée par nombre d'études interspécifiques tend à confirmer cette hypothèse (Møller et Birkhead 1993a; Birkhead et Møller 1996; Schwagmeyer *et al.* 1999; Møller 2000; Møller et Cuervo 2000; Arnold et Owens 2002; Bennett et Owens 2002). L'étude réalisée par Arnlod et Owens (2002) est particulièrement intéressante. Ces auteurs ont établi un index de nécessité des soins paternels basé sur l'effet d'enlever un mâle sur la survie jusqu'à l'envol des jeunes et montrent une corrélation négative entre cet index et le taux de paternité. De plus, ces coûts peuvent également varier d'une femelle à l'autre en fonction de leur qualité intrinsèque mais également en fonction de l'environnement dans lequel elles se trouvent (hypothèse de la femelle contrainte, Gowaty 1996a). En augmentant, la quantité de nourriture disponible sur un territoire et donc potentiellement en diminuant le coût pour une femelle à voir les soins paternels diminués, la probabilité qu'une femelle obtiennent des paternités hors-couple augmente (e.g. serin cini, *Serinus serinus*, Hoi-leitner *et al.* 1999; moineau domestique, Vaclav *et al.* 2003).

De plus, d'autres développements théoriques prédisent, en faisant l'hypothèse qu'un mâle est incapable d'évaluer sa paternité, l'absence de lien entre soins paternels et taux de paternité (Maynard Smith 1978, Wittenberger 1979, Grafen 1980) et suggèrent donc une absence de coût pour les femelles, en terme de réduction des soins paternels, à s'engager dans des comportements hors-couple. Là encore nombre d'études observationnelles (*e.g.* goglu des prés, *Dolichonyx oryzivorus*, Gavin et Bollinger 1985; ibis blanc, *Eudocimus albus*, Frederick 1987b; hirondelle noire, *Progne subis*, Morton 1987; Wagner *et al.* 1996b; Passerin indigo, *Passerina cyanea*, Westneat 1988; pingouin torda, *Alca torda*, Wagner 1992a; hirondelle bicolore, Lifjield *et al.* 1993; Whittingham *et al.* 1993; carouge à épaulette, Weatherhead *et al.* 1994; Westneat 1995; paruline masquée, *Geothlypis trichas*, Peterson *et al.* 2001; bruant des roseaux, Bouwman *et al.* 2005) et

expérimentales (Table 3.8) soutiennent cette prédiction. Si des problèmes méthodologiques, peuvent être à l'origine de l'absence de relation entre soins paternels et paternité (Kempenaers et Sheldon 1997). L'absence d'un indice fiable quant à la paternité (Maynard Smith 1978) ou encore une variabilité dans le compromis reproduction actuelle *versus* reproduction future (*e.g.* taux de paternité identique d'un événement de reproduction à l'autre, Maynard Smith 1978, Grafen 1980; Westneat et Sherman 1993; coût des soins paternels nul en terme de reproduction future, Burke *et al.* 1989; Kokko 1999; Mauck *et al.* 1999; Wink et Drycz 1999; coût à réduire les soins trop importants en terme de suivie des jeunes, certains jeunes étant probablement les siens, Wolf *et al.* 1988; Whittingham et Robertson 1994) peuvent rendre caduque tout ajustement des soins paternels à la paternité et être à l'origine de tels résultats.

En conclusion, si chez certaines espèces, les mâles ajustent la quantité de soins paternels au taux de paternité, chez d'autres, les mâles apportent des soins aux jeunes indépendamment de leur paternité. De plus lorsqu'une réduction effective des soins paternels suite à l'engagement de la femelle dans des activités hors-couple est avérée, les coûts en résultant n'ont, pour l'heure, pas été quantifiés et pourraient se révéler extrêmement variables que ce soit entre espèces, entre populations mais également entre individus.

4.3. Des coûts pour les mâles

4.3.1. Apport de soins paternels à des jeunes étrangers

Les soins paternels sont généralement coûteux en terme de survie et de reproduction future (Clutton-Brock 1991). Chez la mésange boréale*, Parus montanus*, les mâles élevant des jeunes une année ont moins de chance de se reproduire l'année suivante, comparés à ceux n'en élevant pas (Ekman et Askenmo 1986). Ou encore, chez la mésange bleue, une augmentation artificielle de la taille de nichée diminue significativement la probabilité qu'un mâle produise une nichée l'année suivante (Nur 1984). Ils peuvent également être coûteux en terme de reproduction actuelle de par la contrainte qu'ils exercent sur la recherche de partenaires additionnels (Westneat *et al.* 1990; Birkhead et Møller 1992). Par exemple, chez la paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*, les mâles réduisent la distance parcourue lors de leur voyage hors du territoire, probablement à la recherche de partenaires hors-couple, pendant la phase de nourrissage des jeunes (Pitcher et Stutchbury 2000). Chez d'autres espèces, une fois libérés du poids des soins paternels, les mâles voient leurs activités hors-couple augmenter. Chez le mérion superbe, lorsque le mâle possède des subordonnés, il voit sa paternité dans son nid diminuer mais libéré du poids des soins parentaux et donc libre de chercher des partenaires sexuels additionnels, il augmente le nombre de paternités hors-couple (Green *et al.* 1995). Les mâles peuvent être également confrontés à un

compromis entre reproduction en couple et reproduction hors-couple. Ainsi, chez l'hirondelle ariel, h*irundo ariel*, la participation des mâles à l'incubation diminue avec la disponibilité de femelles fertiles et plus encore tôt le matin, heure où la plupart des copulations ont lieu (Magrath et Elgar 1997 contre exemple e.g. passerin indigo, Westneat 1988; paruline masquée, Peterson *et al.* 2001; hirondelle rustique, *Hirundo rustica*, Smith et Montgomerie 1992). Le même type de compromis est observé chez les poissons. Par exemple, chez le cichlidé arc-en-ciel, *Herotilapia multispinosa*, la probabilité qu'un mâle abandonne sa femelle sociale augmente avec un biais de la sex-ratio en faveur des femelles dans la population (Keenleyside 1983).

Comme, nous venons de le voir à la section précédente, les mâles ne procèdent pas systématiquement à un ajustement des soins paternels en fonction du taux de paternité de la nichée ou portée. Une des explications avancée est l'absence d'indice fiable et disponible concernant la paternité du mâle. Dans ce cas, apporter des soins à des jeunes qui ne sont pas les leurs représentent un possible coût en terme de succès reproducteur et de survie pour les mâles concernés. De plus, dans le cas d'un ajustement des soins paternels, la réponse idéale pour un mâle serait de nourrir uniquement ses jeunes au sein des portées ou des nichées (Lubjuhn *et al.* 1993; Westneat et Sherman 1993; Curio 1994). Or, il parait aujourd'hui bien établi que les mâles sont incapables de reconnaître leurs jeunes (Kempenaers et Sheldon 1996). En particulier, chez les oiseaux, les expériences consistant à échanger les nichées ou la présence de jeunes d'une autre espèce dans le nid sont des arguments forts en faveur de l'absence de reconnaissance des jeunes. En effet, chez l'accenteur mouchet (Burke *et al.* 1989), le carouge à épaulettes (Westneat *et al.* 1995) ou le bruant des roseaux (Bouwman *et al.* 2005), les mâles nourrissent indifféremment leurs jeunes et les jeunes hors-couple. Chez les mammifères, les mâles semblent également incapables de reconnaître leurs jeunes (revue chez les primates par Gouzoules et Gouzoules 1986; souris Elwood 1991).

La présence de jeunes issus de paternité hors-couple dans une nichée ou une portée pourrait donc avoir un coût pour les mâles, en particulier chez les espèces où aucun indice fiable de leur paternité n'est disponible. L'importance de ce coût reste néanmoins à déterminer.

4.3.2. Préserver sa paternité

Un autre coût résultant de la recherche par les femelles de paternités hors-couple est suggéré important pour les mâles : le coût lié au gardiennage de leur partenaire social (Birkhead et Møller 1992). En effet, des modèles théoriques récents indiquent que le gardiennage chez les mâles a pu évoluer en réponse à l'existence de paternités hors-couple (Fishman *et al.* 2002, 2003; Kokko et Morrell 2005). De nombreuses études expérimentales consistant à enlever le mâle

pendant une période plus ou moins longue démontre que lorsque le gardiennage est réduit, le taux de paternité s'en trouve également diminué. Chez le carouge à épaulettes, l'enlèvement du mâle, pendant seulement 1h, augmente significativement la probabilité d'observer des paternités hors-couple dans le nid du mâle enlevé si cet enlèvement a lieu près de la date de ponte (Westneat 1994). De même, chez le merlebleu de l'Est ou chez le traquet motteux, *Oenanthe oenanthe*, la probabilité d'observer des paternités hors-couple augmente chez les mâles enlevés respectivement pendant 48h (MacDougall-Shackleton *et al.* 1996) et 24h (Currie *et al.* 1999). Il est néanmoins difficile d'assurer que l'augmentation des paternités hors-couple dans ces études est liée à une diminution du gardiennage. En effet, le mâle étant enlevé, la femelle pourrait rechercher non pas des paternités hors-couple *per se* mais un nouveau partenaire social. Afin de distinguer entre ces deux alternatives, d'autres études ont procédé, non pas à l'enlèvement du mâle, mais à sa détention sur son territoire. Ces études confirment l'existence d'une corrélation négative entre intensité du gardiennage et paternités hors couple (merlebleu de l'Ouest, *Sialia mexicana*, Dickinson 1997; fauvette des Seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, Komdeur *et al.* 1999; troglodyte familier, Brylawski et Whittingham 2004). L'intérêt accordé à l'impact du gardiennage tant sur les mâles hors-couple que sur les femelles sociales rend l'étude portant sur le troglodyte familier particulièrement intéressante. En effet, l'absence de gardiennage affecte non seulement les potentiels mâles hors-couple, ces derniers augmentant le nombre d'intrusions sur le territoire du mâle détenu, mais également les femelles sociales, ces dernières diminuant la durée des visites extra-territoriales (Brylawski et Whittingham 2004). Plusieurs comportements laissent à penser que le gardiennage n'a pas seulement pour but d'empêcher les mâles d'approcher de la femelle, mais également d'empêcher les femelles de s'engager dans des copulations hors-couple (Lifjeld *et al.* 1994). Par exemple, le gardiennage consistant à chanter en duel (Sonnenschein et Reyer 1983; Smith 1994; Levin 1996) ou encore à rester proche de la femelle (Chuang-Dobbs *et al.* 2001a; Komdeur *et al.* 1999; Westneat 1994) mais surtout la multiplication des copulations entre partenaires sociaux (Birkhead et Møller 1992; Hunter *et al.* 1992) laissent à penser que le gardiennage à pour but premier de limiter les activités hors-couple des femelles.

Néanmoins, aux vues des études observationnelles, la relation entre intensité du gardiennage et paternités hors-couple est loin d'être évidente. Ainsi, aucune relation n'est mise en évidence chez le merlebleu de l'Est (Meek *et al.* 1994). Une relation positive est mise en évidence chez la mésange bleue (Kempenaers *et al.* 1992, 1995), le merlebleu de l'Est (Gowaty et Bridges 1991), le gorgebleue à miroir (Johnsen *et al.* 1998) ou encore l'hirondelle noire (Wagner *et al.* 1996). Une relation négative est mise en évidence chez l'accenteur mouchet (Burke *et al.* 1989), le carouge à épaulettes (Westneat 1993b), la fauvette des Seychelles (Komdeur *et al.* 1999), la

paruline bleue (Chuang-Dobbs *et al.* 2001a) ou encore le bruant nain (Marthinsen *et al.* 2005). Or, de possibles effets confondants tels, par exemple, la possibilité que les individus de mauvaise qualité aient un risque plus important d'être cocufié et donc gardent plus, sont négligés. Les modèles mathématiques, en faisant varier le degré de fidélité des femelles et le niveau d'efficacité du gardiennage prédisent l'ensemble des relations observées (Kokko et Morrell 2005). Le gardiennage pourrait donc être, chez nombre d'espèces, une stratégie de type « best of a bad job », les mâles gardant leur partenaire sociale sans pour autant que leur paternité en soit assurée (Gowaty et Bridges 1991; Kempenaers *et al.* 1995; Wagner *et al.* 1996a; Johnsen *et al.* 1998; Currie *et al.* 1999).

Or, bien que les études visant à quantifier le coût du gardiennage pour les mâles soient rares (Komdeur 2001), le gardiennage serait une stratégie coûteuse pour les mâles en terme de survie, de succès reproducteur immédiat comme de succès reproducteur à long terme (Wetneat *et al.* 1990; Birkhead et Møller 1992). Quelques rares exemples empiriques suggèrent l'existence d'un coût en terme d'effort somatique et donc potentiellement en terme de survie et de reproduction future. Le gardiennage chez les insectes (*e.g. Chrysochus cobaltinus*, Dickinson 1995), chez les oiseaux (*e.g.* merle noir, *Turdus merula*, Cuthill et MacDonald 1990), comme chez les mammifères (*e.g.* babouin, *Papio cynocephalus*, Alberts *et al.* 1996) impose une diminution des activités de fourragement et de nourrissage. Ainsi, chez l'hirondelle rustique (Møller 1987b), chez le pipit spioncelle, *Anthus spinoletta* (Askenmo *et al.* 1992) ou encore chez la fauvette des Seychelles (Komdeur 2001), une corrélation négative existe entre poids des individus et intensité de leur gardiennage. Et, chez le carouge à épaulettes, espèce chez laquelle le mâle arrête toute activité de gardiennage pour chercher de la nourriture (Westneat 1993b), une augmentation expérimentale de la quantité de nourriture disponible sur un territoire accroît les activités de gardiennage du mâle et diminue la probabilité d'observer des paternités hors-couple dans son nid (Westneat 1994).

D'autres études suggèrent l'existence d'un coût en terme de reproduction actuelle de par les contraintes que le gardiennage impose sur la recherche de partenaires sexuels additionnels. Les mâles seraient donc confrontés à un compromis entre assurer sa paternité au sein du couple et rechercher des partenaires sexuels additionnels comme le suggèrent la séparation temporelle des activités de gardiennage et de recherche de partenaires hors-couple (Table 3.9), mais également l'ajustement de l'intensité du gardiennage aux opportunités d'obtenir des partenaires hors-couple ou aux risques d'être cocufié. Par exemple, chez la rousserolle turdoïde, les mâles augmentent leurs activités de gardiennage si les opportunités d'obtenir des copulations hors-couple diminuent (Hasselquist et Bensch 1991). Chez la fauvette des Seychelles, les mâles accroissent leurs activités

de gardiennage si le risque d'être cocufié est rendu expérimentalement plus important par une augmentation de la densité (Komdeur 2001). De même, chez le guiraca bleu, *Passerina caerulea*, les mâles possédant un plumage moins attractif que leurs voisins, et donc soumis à un risque important d'être cocufié, gardent leur partenaire sociale plus intensément que les mâles possédant un plumage plus attractif que leurs voisins (Estep *et al.* 2005).

Table 3.9. Recherche des copulations hors-couple chez les mâles par rapport à la période de fertilité de la femelle chez différentes espèces d'oiseaux, repris de Birkhead et Møller (1992).

Espèce	Recherche des copulations hors-couple par les mâles par rapport à la période de fertilité de la femelle sociale			Références
	Avant	Pendant	Après	
Fuligule à tête noire, *Aythya affinis*		+	+	Afton 1985
Oiseaux d'eau		+		McKinney *et al.* 1983
Lagopède alpin, *Lagopus mutus*			+	Brodsky 1988
Pie bavarde, *Pica pica*			+	Buitron 1983
Troglodyte familier, *Troglodytes aedon*			+	Johnson et Kermott 1989
Traquet motteux, *Oenanthe oenanthe*			+	Carlson *et al.* 1985
Oriole du Nord, *Icterus galbula*		+		Edinger 1988
Passerin indigo, *Passerina cyanea*			+	Westneat 1988
Ibis blanc, *Eudocimus albus*			+	Frederick 1987a
Spatule blanche, *Platalea leucorodia*			+	Aguilera et Alvarez 1989
Oie des neiges, *Chen caerulescens*			+	Lank *et al.* 1989
Guillement de Troïl, *Uria aalge*		+		Birkhead *et al.* 1985
Guêpier à front blanc, *Merops bullockoides*		+	+	Emlen et Wrege 1986
Hirondelle de rivage, *Riparia riparia*	+		+	Beecher et Beecher 1979
Hirondelle noire, *Progne subis*	+ ?		+ ?	Morton 1987
Hirondelle rustique, *Hirundo rustica*			+	Møller 1985
Mérion superbe, *Malurus cyaneus*			+	Green *et al.* 1995
Hirondelle ariel, *Hirundo ariel*			+	Magrath et Elgar 1997
Diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*			+	Birkhead *et al.* 1988a

Le gardiennage apparaît donc comme une stratégie coûteuse pour les mâles aussi bien en terme d'effort somatique que d'effort de reproduction, contraignant ces derniers à des compromis entre ces différents efforts.

5. Quelles contraintes à l'obtention de paternités hors-couple?

L'ampleur des variations du taux de paternités hors-couple au sein d'une même population, entre populations d'une même espèce et entre espèces, a très vite conduit les biologistes à supposer qu'il existait des contraintes influant à la fois sur les bénéfices et les coûts résultant des paternités hors-couple. De très nombreuses contraintes ont été proposées dans la littérature (un échantillon non exhaustif est proposé dans la Table 3.10) et portent sur chacune des branches du triptyque effort somatique, effort d'accouplement et effort parental. Il est cependant important de garder à l'esprit que ces hypothèses ont été formulées essentiellement, si ce n'est uniquement, afin d'expliquer les variations observées chez les oiseaux et que les seuls tests réalisés l'ont été sur les oiseaux. Par la suite, seules les contraintes phylogénétiques, les contraintes liées à la densité de reproducteurs et à la synchronie de reproduction ainsi que les contraintes liées à la variabilité génétique seront discutées, ces contraintes étant parmi les plus étudiées et pouvant potentiellement s'appliquer aux mammifères,

Table 3.10. Facteurs pouvant potentiellement expliqués les variations interspécifiques des paternités hors-couple et pourcentage de variance expliquée par des analyses comparatives.

Facteur	% variance expliquée	Nombre d'espèces	Référence
Phylogénie	21	72	Westneat et Sherman 1997
	55	95	Arnold et Owens 2002
Densité de reproducteurs	NS	45-64	Westneat et Sherman 1997
	NS	140	Bennett et Owens 2002
	NS	34	Stutchbury 1998a
	NS		Wink et Dyrcz 1999
Synchronie de la reproduction	30	21	Stutchbury et Morton 1995
	NS	14	Westneat et Sherman 1997
	25	34	Stutchbury 1998b
			Weatheread et Yezerinac 1998
	NS	140	Bennett et Owens 2002
	NS	78	Spottiswoode et Møller 2004
Variabilité génétique	22	32	Petrie *et al.* 1998

Facteur	% variance expliquée	Nombre d'espèces	Référence
Soin paternel	S	52	Møller et Birkhead 1993a
			Møller et Birkhead 1995
	NS	72	Schwagmeyer *et al.* 1999
	26	31	Møller 2000
	25	86-112	Møller et Curevo 2000
	7	87	Arnold et Owens 2002
Valeur des soins paternels	30	31	Møller 2000
	22	29	Arnold et Owens 2002
Mortalité adulte	47	71	Wink et Dyrcz 1999
	25	54	Arnold et Owens 2002
Masse corporelle	S	32	Petrie *et al.* 1998
Divorce	35	20	Cezilly et Nager 1995
Structure sociale	26-12	40	Hasselquist et Sherman 2001
Dimorphisme sexuel			
Dichromatisme	9	56	Møller et Birkhead 1994
	49	73	Owens et Hartley 1998
	S	32	Petrie *et al.* 1998
	21	65	Garamszegi et Møller 2004
Taille	NS	71	Owens et Hartley 1998
Caractéristiques des mâles			
Brillance du plumage	11	56	Møller et Birkhead 1994
Chant	NS	65	Garamszegi et Møller 2004
Masse résiduelle des testicules	S	53	Møller et Briskie 1995
Longueur des spermatozoïdes	40	21	Briskie *et al.* 1997
Caractéristiques des portées			
Fécondité	NS	65	Garamszegi et Møller 2004
Taille de portée	10	60	Arnold et Owens 2002
	NS	65	Garamszegi et Møller 2003
Succès d'éclosion	NS	58	Morrow *et al.* 2002
Effectif	S	32	Petrie *et al.* 1998

5.1. Quelques contraintes proposées

5.1.1. Phylogénie

Chez les oiseaux, les paternités hors-couple ne sont pas réparties de façon aléatoire dans la phylogénie. Plus de 50% de la variation des taux de paternités hors-couple est observée entre familles ou entre ordres et non entre espèces phylogénétiquement proches (Griffith *et al.* 2002; Arnold et Owens 2002). Il semblerait donc que les variations observées au niveau interspécifique soient en grande majorité déterminée par l'histoire évolutive ancienne, et que par conséquent les études considérant seuls les facteurs contemporains soient vouées à l'échec (Arnold et Owens 2002; Bennett et Owens 2002).

5.1.2. Densité de reproducteurs

La densité, en accroissant la proximité entre les individus, affecte le comportement de ces derniers, en particulier les comportements liés à la reproduction. Ainsi, les interactions entre les sexes, qu'ils s'agissent de choix ou de compétition, sont sensibles au degré d'agrégation des individus du sexe limitant (Jarman 1974; Emlen et Oring 1977; Davies 1991). De fait, les copulations hors-couple, et par conséquent les paternités hors-couple, devraient être tout spécialement sensibles à la densité. Le fait que les copulations hors-couple soit plus fréquentes chez les espèces coloniales que chez les espèces où les nids sont dispersés semblait accréditée cette thèse (Møller et Birkhead 1993b). Mais, qu'en est-il réellement ? plus particulièrement, est-ce que ce qui est observé à partir des copulations peut-être étendu aux paternités?

Quatre types d'analyses ont été effectués afin de tester l'existence et la généralité d'un lien entre densité et taux de paternités hors-couple (généralement le pourcentage de jeunes issus de paternités hors-couple) : des analyses au niveau interspécifique, des analyses au niveau intraspécifique, soit par comparaison entre populations ou entre individus d'une même population soit par méta-analyses. Si la densité ne semble pouvoir expliquer, les variations du taux de paternités hors-couple observées au niveau interspécifique, les résultats, obtenus au niveau intraspécifique, sont nettement plus ambigus.

En effet, au niveau interspécifique, les quatre analyses comparatives effectuées concluent toutes à une absence de lien entre densité et taux de paternités hors-couple (Westneat et Sherman 1997; Wink et Dyrcz 1999; Stutchbury 1998a; Bennett et Owens 2002). Au niveau intraspécifique, les comparaisons entre populations d'une même espèce ne permettent pas de conclure quant à l'existence ou l'absence d'une relation ente densité et taux de paternités hors-couple : sur neuf espèces, une relation positive est mise en évidence chez quatre espèces, aucune relation n'est mise en évidence chez quatre espèces et une relation négative est mise en évidence chez une dernière espèce (Table 3.11). De plus, deux tests globaux, effectués par Westneat et Sherman (1997) et Stutchbury (1998c), et comparant, sur plusieurs espèces, la relation entre densité et paternités hors-couple, entre plusieurs populations d'une même espèce, montrent une absence de corrélation positive entre taux de paternités hors-couple et la densité entre populations d'une même espèce. Cependant, l'absence de relation statistique entre densité et taux de paternités hors-couple ne permet pas d'élimer définitivement l'existence d'une relation biologique. En effet, la portée de ces études est réduite par plusieurs faiblesses parmi lesquels peuvent être citées : (i) un manque de puissance du à des comparaisons souvent limitées à deux populations (quatre au maximum) ou à un nombre limité d'espèces pour les tests globaux (respectivement 29 et 34

espèces), (ii) l'absence de prise en compte de l'incertitude quand aux estimations du taux de paternités hors-couple, (iii) de faibles variations de densité entre les populations étudiées, (iv) l'absence de prise en compte de potentiels facteurs confondants.

Toujours au niveau intraspécifique, les comparaisons entre individus, au sein d'une même population, tendent à indiquer une relation positive entre densité et paternités hors-couple. En effet, même si les études corrélatives donnent des résultats variables, les études expérimentales confirment l'existence d'un lien causal entre densité et paternités hors-couple au niveau de la population. Sur 18 espèces, une corrélation positive est mise en évidence chez seulement sept d'entre elles, aucune corrélation n'est mis en évidence pour dix espèces, et une corrélation négative est mise en évidence pour une espèce (Table 3.11). De telles variations peuvent être expliquées par des différences dans la manière de quantifier la densité (nombre de voisin, distance au plus proche voisin, nombre de couples de reproducteurs par unité de surface) mais également par l'absence de prise en compte de possibles facteurs confondants. Bien qu'encore rares, deux études expérimentales, ayant consisté à faire varier la densité de couples reproducteurs en modifiant la densité de nichoirs, indiquent toutes deux une corrélation positive claire entre densité et paternités hors-couple au sein d'une population (Table 3.11). Enfin, une méta-analyse réalisée par Møller et Ninni (1998) indique qu'un taux de paternités hors-couple élevé chez les individus expérimentant une forte densité est généralisé chez les oiseaux, et ce en tenant compte des multiples facteurs confondants.

Table 3.11. Comparaison intraspécifique entre populations (a) et entre individus d'une même population (b) de l'effet de la densité sur le taux de paternités hors-couple chez différentes espèces d'oiseaux.

(a)	Espèce	Effet de la densité	Référence
	Carouge à épaulettes, *Agelaius phoenicus*	+	Gibbs *et al.* 1990
	Mésange bleue, *Parus caeruleus*	+	Krokene et Lifjeld 2000
	Paruline jaune, *Dendroica petechia*	+	Yezerinac *et al.* 1999
	Pouillot fitis, *Phylloscopus trochilus*	+	Gyllensten *et al.* 1990 Bjornstad *et* Lifjeld 1997 Fridolfsson *et al.* 1997
	Gobemouche noir, *Ficedula hypoleuca*	NS	Gelter et Tegelström 1992
	Hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor*	NS	Dunn *et al.* 1994b
	Miro rubisole, *Petroica australis*	NS	Ardern *et al.* 1997

(a) Espèce	Effet de la densité	Référence
Rousserole turdoïde, *Acrocephalus arundinaceus*	-	Hasselquist *et al.* 1995 Leisler *et al.* 2000

(b) Espèce	Effet de la densité	Référence
Etude corrélative		
Faucon crécerelle, *Falco tinnunculus*	+	Korpimäki *et al.* 1996
Mésange bleue, *Parus caeruleus*	+	Charmantier et Perret 2004
Oriole du Nord, *Icterus galbula bullockii*	+	Richardson et Burke 1999 Richardson et Burke 2001
Panure à moustaches, *Panurus biarmicus*	+	Hoi et Hoi-Leitner 1997
Rouselin familier, *Carpodacus mexicanus*	+	Hill *et al.* 1994
Rousserole turdoïde, *Acrocephalus arundinaceus*	+	Hasselquist *et al.* 1995
Rousserole turdoïde, *Acrocephalus shoenobaenus*	+	Langefors *et al.* 1998
Bruant jaune, *Emberiza citrinella*	NS	Sundberg *et* Dixon 1996
Hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor*	NS	Barber *et al.* 1996 Moore *et al.* 1999
Hirondelle rustique, *Hirundo rustica*	NS	Saino *et al.* 1999
Merle bleu de l'Est, *Sialia sialis*	NS	Meek *et al.* 1994
Mésange bleue, *Parus caeruleus*	NS	Krokene et Lifjeld 2000
Mésange charbonnière, *Parus major*	NS	Verboven et Mateman 1997 Tarof *et al.* 1998
Oie des neiges, *Chen caerulescens*	NS	Dunn *et al.* 1999
Paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*	NS	Tarof *et al.* 1998
Paruline bleue, *Dendroica caerulescens*	NS	Chuang *et al.* 1999
Paruline flamboyante, *Setophaga ruticilla*	NS	Perreault *et al.* 1997
Gobemouche noir, *Ficedula hypoleuca*	-	Rätti *et al.* 2001
Etude expérimentale		
Mésange bleue, *Parus caeruleus*	+	Charmantier et Perret 2004
Merlebleue de l'Est, *Sialia sialis*	+	Gowaty et Bridges 1991

En résumé, il semblerait que les conclusions quant à l'existence d'une relation positive entre densité et taux de paternités hors-couple varient fortement en fonction de l'échelle considérée. S'il est possible d'exclure l'existence d'une telle relation au niveau interspécifique, les conclusions au niveau intraspécifique, tant entre populations, qu'entre individus, sont moins tranchées. L'absence de relation au niveau interspécifique corrobore la prédiction, obtenue par les analyses phylogénétiques, selon laquelle la grande majorité des variations interspécifiques du taux de paternités hors-couple s'explique au niveau de branches phylogénétiques anciennes qui diffèrent généralement peu en termes de densité (Owens et Bennett 1997). Par contre, au niveau taxonomique inférieur qu'est l'espèce, si la possibilité d'une relation entre densité et paternités hors-couple entre populations requiert des études supplémentaires méthodologiquement plus robustes, l'existence d'une telle relation entre individus d'une même population est supportée. Si la preuve la plus robuste reste les résultats obtenus par méta-analyse (Møller et Ninni 1998), les quelques études expérimentales confirment l'existence d'un lien causal. Il semblerait donc, au moins à l'échelle de la population, la densité de reproducteur puisse contraindre les activités hors-couple des individus.

5.1.3. Synchronie de la reproduction

Le second facteur écologique classiquement invoqué comme pouvant expliquer les variations du taux de paternités hors-couple est la synchronie de la reproduction. La synchronie de reproduction est définie comme la variance autour de la date moyenne de ponte : la population est dite synchrone lorsque la variance est faible et asynchrone lorsque la variance est forte. Un possible effet de la synchronie de reproduction sur les paternités hors-couple est sûrement, et de loin, la potentielle contrainte qui a fait couler le plus d'encre comme l'atteste les nombreux échanges et discussions présentes dans la littérature (Weatherhead 1997; Stutchbury 1998a,c; Weatherhead et Yezerinac 1998). De nombreux débats émergent déjà quant au sens de la relation attendue entre synchronie et paternités hors-couple. Deux écoles s'affrontent (Møller et Ninni 1998; Schwagmeyer et Ketetterson 1999; Neudorf 2004). Premièrement, l'hypothèse de synchronie prédit une relation positive entre paternités hors-couple et synchronie (Stutchbury et Morton 1995; Stutchbury 1998a). Elle repose sur l'idée qu'une reproduction synchrone favoriserait le choix des femelles, en rendant disponible un grand nombre de mâles, et en permettant leur comparaison dans des conditions standardisées (Stutchbury et Morton 1995; Stutchbury 1998a,c) tout en diminuant la compétition entre mâles. Deuxièmement, l'hypothèse d'asynchronie prédit une relation négative entre paternités hors-couple et synchronie (Birkhead et Biggins 1987; Birkhead et Møller 1992). Elle repose sur l'idée qu'une reproduction asynchrone,

chez les espèces avec gardiennage des femelles, augmenterait le nombre de femelles disponibles pour la reproduction en dehors de la période où le mâle garde sa partenaire sociale et donc augmenterait donc la possibilité de paternités hors-couple (Birkhead et Biggins 1987; Birkhead et Møller 1992).

De même que pour la densité, quatre types d'analyses ont été effectués afin de tester l'existence et la généralité d'une relation entre synchronie et taux de paternités hors-couple : des analyses au niveau interspécifique, des analyses au niveau intraspécifique, soit par comparaison entre populations ou entre individus d'une même population, soit par méta-analyses.

Au niveau interspécifique, les résultats obtenus sont contrastés. En effet, si Stutchbury et Morton (1995) puis Stutchbury (1998a,c) montrent une corrélation positive entre synchronie et paternités hors-couple chez 21 espèces, puis chez 34 espèces, de passereaux, cette relation ne semble pas se généraliser lorsque d'autres groupes taxonomiques sont pris en compte (Westneat et Sherman 1997; Bennett et Owens 2002; Spottiswoode et Møller 2004). Comme suggéré par Weatherhead et Yezerinac 1998, une troisième variable corrélant avec la synchronie pourrait être à l'origine de la corrélation positive mise en évidence par Stutchbury et Morton (1995) puis Stutchbury (1998a,c). En particulier, une augmentation de la synchronie pourrait conduire à une augmentation des contraintes lors de l'installation des individus entraînant un découplage entre qualité du mâle et qualité du territoire. Les femelles, contraintes ainsi dans le choix de leur partenaire social, pourraient augmenter leur participation dans des paternités hors-couple. Cette hypothèse semble confirmée par la disparition de la relation positive entre synchronie et paternités hors-couple lorsque les espèces migratrices ne sont pas prises en compte (Spottiswoode et Møller 2004) : les espèces migratrices présentent probablement un découplage entre qualité du mâle et qualité du territoire du fait de la nécessité d'une installation rapide. Ce découplage pourrait augmenter d'autant plus que la saison de reproduction sera contrainte par les conditions écologiques (climat ou nourriture) et donc synchrone.

Au niveau intraspécifique, les comparaisons entre populations d'une même espèce semblent infirmer aussi bien l'hypothèse de synchronie que l'hypothèse d'asynchronie puisque, sur sept études, seule une reporte une relation positive significative, toutes les autres n'ayant mise en évidence aucune relation entre synchronie et paternités hors-couple (Table 3.12). Néanmoins, les mêmes problèmes méthodologiques que ceux rencontrés pour la densité (section 5.13) sont à signaler.

Toujours au niveau intraspécifique, les comparaisons entre individus au sien d'un même population donnent des résultats contrastés. En effet, là encore aucune relation entre synchronie et paternités hors-couple n'est mise en évidence pour la majorité des espèces (Table 3.12). De

plus, si l'on considère uniquement les espèces pour lesquelles une corrélation significative a été démontrée, presqu'autant d'espèces présentent une corrélation positive que négative (Table 3.12). Néanmoins, les études expérimentales et les méta-analyses rejetteraient l'hypothèse de synchronie au profit de l'hypothèse d'asynchronie. Les deux études expérimentales, ayant consisté à réduire ou à supprimer la première nichée et ainsi à initier une seconde nichée asynchrone, montrent, pour l'une, une absence de relation (ce qui peut s'expliquer par les très faibles taux de paternité hors-couple rencontrés dans la population étudiée) et, pour l'autre, une relation négative claire entre synchronie et paternité hors-couple (Table 3.12). De plus, deux méta-analyses, l'une portant sur 12 espèces (Møller et Ninni 1998) et l'autre étendue à 17 espèces (Spottiswoode et Møller 2004), indiquent la possible généralité d'une relation négative entre synchronie et taux de paternités hors-couple.

Table 3.12. Comparaison intraspécifique entre populations (a) et entre individus d'une même population (b) de l'effet de la synchronie sur le taux de paternités hors-couple chez différentes espèces d'oiseaux.

(a)	Espèce	Effet de la synchronie	Référence
	Paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*	+	Stutchbury *et al.* 1994
	Hirondelle bicolore, *Tachyneta bicolor*	NS	Dunn *et al.* 1994b
	Hirondelle des mangroves, *Tachycineta albilinea*	NS	Moore *et al.* 1999
	Mésange bleue, *Parus caeruleus*	NS	Kempenaers *et al.* 1997 Krokene et Lifleld 2000
	Moineau domestique, *Passer domesticus*	NS	Griffith *et al.* 1999a
	Phragmite des joncs, *Acrocephalus schoenobaenus*	NS	Langefors *et al.* 1998
	Serin cini, *Serinus serinus*	NS	Hoi-Leitner *et al.* 1999

(b)	Espèce	Effet de la synchronie	Référence
Etude corrélative			
	Merle fauve, *Turdus grayi*	+	Stutchbury *et al.* 1998
	Paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*	+	Stutchbury *et al.* 1997
	Paruline bleue, *Dendroica caerulescens*	+	Chuang *et al.* 1999
	Canard chipeau, *Anas strepera*	NS	Peters *et al.* 2003
	Carouge à épaulettes, *Agelaius phoeniceus*	NS	Weatherhead 1997
	Hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor*	NS	Moore *et al.* 1999

(b) Espèce	Effet de la synchronie	Référence
Etude corrélative		
Merle bleu de l'Est, *Sialia sialis*	NS	Meek *et al.* 1994
Mésange bleue, *Parus caeruleus*	NS	Kempenaers 1997 Krokene et Lifield 2000
Mésange charbonnière, *Parus major*	NS	Verboven *et* Mateman 1997
Oriole du Nord, *Icterus galbula bullockii*	NS	Richardson *et* Burke 1999
Paruline flamboyante, *Setophaga ruticilla*	NS	Perreault *et al.* 1997
Paruline jaune, *Dendroica petechia*	NS	Yezerinac *et* Weatherhead 1997 Yezerinac *et al.* 1999
Gravelot à collier interrompu, *Charadrius alexandrinus*	-	Küpper *et al.* 2004
Hirondelle rustique, *Hirundo rustica*	-	Saino *et al.* 1999
Mésange charbonnière, *Parus major*	-	Strohbach *et al.* 1998
Oie des neiges, *Chen caerulescens*	-	Dunn *et al.* 1999
Moucherolle phébi, *Sayornis phoebe*	-	Conrad *et al.* 1998
Etude expérimentale		
Mésange charbonnière, *Parus major*	NS	Verboven *et* Mateman 1997
Troglodyte familier, *Troglodytes aedon*	-	Johnson *et al.* 2002

En résumé, les arguments en faveur d'une relation entre synchronie et paternités hors-couple restent rares. Au niveau interspécifique, aucun argument ne permet de considérer les différences en termes de synchronie comme responsable des différences en termes de paternités hors-couple. La seule relation positive mise en évidence par Stutchbury et Morton (1995) et Stutchubury (1998a) parait d'une portée très limitée. En effet, elle concerne uniquement des passereaux, excepté la phylogénie (Stutchbury 1998a) aucun facteur confondant n'a été considéré. Enfin, un lien corrélatif n'implique pas forcément un lien de causalité. Au niveau intraspécifique, les comparaisons entre populations d'une même espèce ne supportent pas non plus l'existence d'un lien entre synchronie et paternités hors-couple. Par compte, au niveau individuel, une tendance semble se dégager en faveur d'une relation négative entre synchronie et paternités hors-couple. A ce titre, il semblerait intéressant de considérer non plus la synchronie telle que définie ci-dessus mais plutôt le sex-ratio opérationnel qui tient compte à la fois du nombre de femelles et du nombre de mâles disponibles pour la reproduction.

5.1.4. Diversité génétique

Devant l'absence de preuves claires et sans ambiguïté en faveur des deux hypothèses expliquant les variations du taux de paternités hors-couple par des facteurs écologiques, Petrie et Lipsitch (1994) proposèrent que ces variations aient pour origine non pas des facteurs écologiques mais des facteurs génétiques. En effet, s'appuyant sur un modèle de stratégies évolutivement stables, ces auteurs montrent que, sous l'hypothèse que les femelles aient un coût à s'accoupler avec plusieurs mâles (*e.g.* diminution des soins paternels), les femelles ont plus de chance de s'accoupler avec plusieurs mâles si leur qualité génétique présente une forte variance. Les auteurs concluent alors que le taux de paternités hors-couple pourrait être lié à la diversité génétique de la population considérée (Petrie et Lipsitch 1994; Petrie et Kempenaers 1998a). Afin de tester cette hypothèse, des comparaisons au niveau interspécifique et entre populations au niveau intraspécifique ont été effectuées.

Petrie *et al.* (1998) montrent, sur un échantillon de 32 espèces et en tenant compte de la phylogénie et d'autres possibles facteurs confondants comme le dichromatisme, la masse corporelle ou encore la taille d'échantillon, une corrélation positive entre la proportion d'allozymes polymorphique et le taux de paternités hors-couple: 22% de la variance est expliquée par la proportion d'allozymes polymorphiques. Ils confirment ainsi l'existence possible d'une relation entre taux de paternités hors-couple et diversité génétique au niveau interspécifique.

Au niveau intraspécifique, Petrie *et al.* (1998) ont également effectué une comparaison globale entre paires d'espèces phylogénétiquement proches (5 espèces) et entre paires de populations d'une même espèce (2 espèces). Cette comparaison indique une forte tendance chez les populations ayant une forte variabilité génétique (proportion d'allozymes polymorphiques) à présenter un taux de paternités hors-couple plus important que leur homologue ayant une faible variabilité génétique. La plupart des autres études intraspécifiques se sont basées sur le présupposé que, chez une même espèce, les populations insulaires présenteraient une diversité moindre comparées aux populations continentales : présupposé qui semble vérifié chez les oiseaux (Frankham 1997). Ainsi, à partir d'un échantillon de 74 populations de 54 espèces différentes, Griffith (2000) montre que les taux de paternités hors-couple sont significativement plus faibles pour les populations insulaires que pour les populations continentales. Cette relation reste vraie lorsque l'auteur compare une population insulaire et une population continentale chez six espèces pour lesquelles les données sont disponibles.

Il semblerait donc que la variabilité génétique puisse faire peser une contrainte importante sur les paternités hors-couple. Néanmoins, le nombre de tests reste encore limité. De plus, deux études, comparant chez une même espèce des populations insulaires et continentales (moineau

domestique, Griffith *et al.* 1999b; mésange bleue Krokene et Lifjield 2000), montrent aucune différence ni en terme de variabilité génétique, ni en terme de paternités hors-couple entre les deux types de populations. Ces deux études plaident en faveur d'une mesure systématique de la variabilité génétique afin d'établir fermement le lien entre variabilité génétique et paternités hors-couple et d'exclure l'existence de possibles facteurs confondants notamment écologiques pouvant expliquer les différences île-continent observées jusqu'ici.

5.2. Hiérarchisation des contraintes proposées

Une seule et unique contrainte parait incapable d'expliquer l'ensemble des variations du taux de paternités hors-couple observées. En particulier, il semble que rechercher une unique contrainte expliquant les variations observées aux différents niveaux, interspécifique, intraspécifique entre populations et intraspécifique au sein d'une population, soit illusoire (Griffith *et al.* 2002). A cet égard, la proposition d'une hiérarchisation des contraintes faite par Bennett et Owens (2002) est intéressante. Ainsi, si des différences fondamentales dans les traits d'histoire de vie des espèces, par exemple, la nécessité des soins paternels (Birkhead et Møller 1996; Møller 2000; Møller et Cuervo 2000) ou encore le taux de mortalité adulte (Mauck *et al.* 1999; Wink et Dyrcz 1999) seraient à l'origine des variations observées entre les différentes lignées phylogénétiques. Des contraintes écologiques telles la densité de reproducteurs, la synchronie de reproduction ou encore l'étendue des variations génétiques, seraient à l'origine des différences observées entre espèces proches et au sein d'une même espèce. Les contraintes liées aux coûts engendrés par les paternités hors-couple pourraient donc expliquer les variations du taux de paternités hors-couple entre lignées phylogénétiques. A des niveaux taxonomiques inférieurs, les contraintes pesant sur la possibilité d'adopter une tactique de reproduction alternative, notamment les contraintes sur la disponibilité et l'accessibilité de partenaires sexuels additionnels, et les contraintes pesant sur les bénéfices à en retirer pourraient expliquer les variations observées (Houtman 1992; Hasselquist *et al.* 1996; Kempenaers *et al.* 1996; Petrie *et* Kempenaers 1998b; Petrie *et al.* 1998; Griffith *et al.* 1999a,b; Griffith 2000; Møller 2000).

L'étude des contraintes portant sur les paternités hors-couple par une approche interspécifique parait avoir atteint ses limites (Westneat et Stewart 2003). Ce type d'approche est souvent confronté à des problèmes de corrélation entre les différents facteurs proposés, et permet difficilement de distinguer les facteurs causant les taux de paternités hors-couple observés de ceux en résultant. Les taux de paternités hors-couple résultent des interactions au niveau individuel entre, au minimum, trois individus : le mâle du couple, la femelle du couple et le mâle hors-couple (Westneat et Stewart 2003). Tout changement au niveau des traits d'histoire de vie,

au niveau social, écologique ou encore génétique peut potentiellement altérer les interactions entre ces trois individus et est, par conséquent, susceptible d'affecter le taux de paternités hors-couple. Le taux de paternités hors-couple peut donc être considéré comme un méta-trait. Des taux de paternités hors-couple proches peuvent alors résulter de processus divers et leur compréhension nécessite de faire la part de chaque facteur influençant les interactions entre les trois individus impliqués. Pour cela, une approche individuelle prenant en compte l'ensemble des bénéfices, coûts et contraintes liés aux paternités hors-couple pour ces trois individus est essentielle (Westneat et Stewart 2003).

PARTIE II

MATERIELS ET METHODES

Chapitre 1
La marmotte alpine

Sommaire

1. Organisation socio-spatiale 106

2. L'hibernation 107
   2.1. Acquérir des réserves énergétiques 108
   2.2. Une stratégie coûteuse 108
   2.3. Limiter les coûts 109

3. La dispersion natale 110

4. La reproduction 112
   4.1. Le système d'appariement 112
   4.2. Reproduction et élevage des jeunes 114
   4.3. L'infanticide 115

La marmotte alpine, rongeur de grande taille (environ 6 kg et 45 cm de long pour un individu adulte à l'entrée en hibernation) inféodé aux milieux montagnards situés entre 800 et 3200 m d'altitude. Les contraintes liées à ces milieux extrêmes ont profondément marqués le cycle de vie de la marmotte alpine, la période d'activité étant réduite à environ 165 jours et étant suivie par une période d'hibernation d'environ 200 jours (Figure 1.1). Ces contraintes ont également conduit à l'évolution de stratégies adaptatives particulières telles qu'un niveau de socialité élevée, une hibernation sociale et un système d'appariement social de type monogame (Allainé 2000). Ce chapitre sera donc consacré à la description des stratégies évolutives mises en place chez la marmotte alpine, la connaissance de ces stratégies participant à la compréhension des processus biologiques étudiés par la suite.

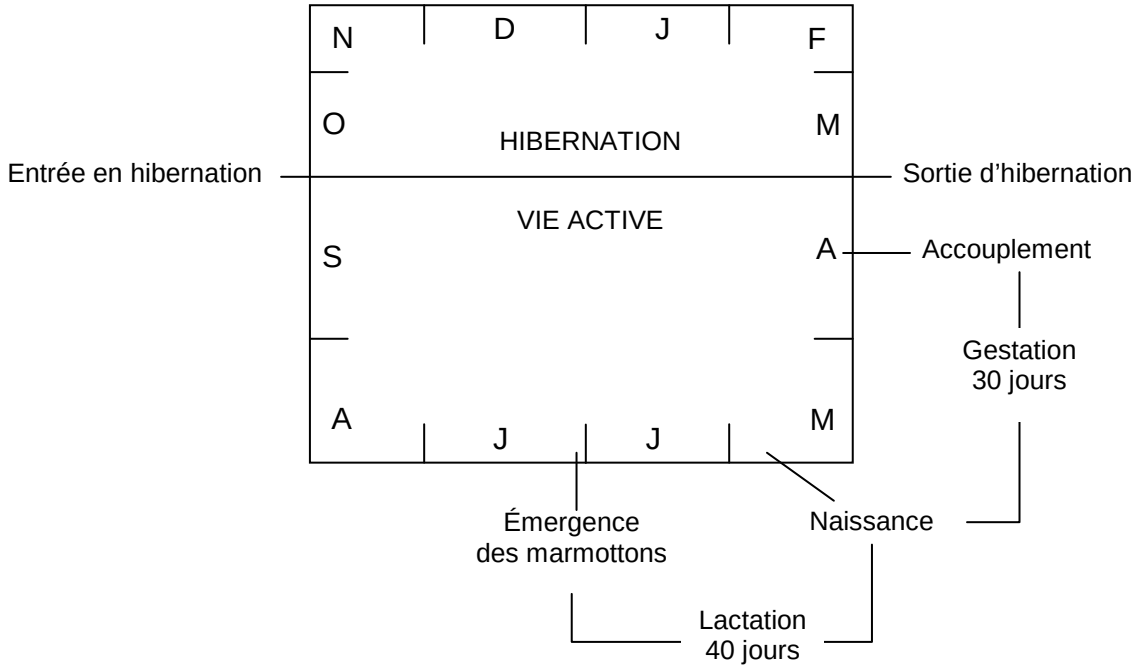


Figure 1.1. Cycle biologique de la marmotte alpine sur le site d'étude.

1. Organisation socio-spatiale

La structure sociale de la marmotte alpine s'articule autour du groupe familial. Un groupe familial typique est composé d'un couple dominant, d'un nombre variables d'adultes subordonnés des deux sexes (individus de deux ans et plus), de juvéniles et de marmottons (Perrin 1993; Perrin *et al.* 1993a). Bien que, généralement, les individus composant un groupe familial soient apparentés au moins à l'un des deux individus dominants (Perrin 1993; Perrin *et al.* 1993), certains individus peuvent ne présenter aucun lien d'apparentement avec les

individus dominants suite à un changement du couple de dominants ou encore, dans de rares cas, lorsque ces individus se sont intégrés à l'âge adulte dans un groupe familial préexistant (Giboulet 2000). Le couple de dominants peut être qualifié d'égalitaire, aucun sexe n'étant dominant sur l'autre. Les interactions entre individus sont nombreuses (Perrin 1993; Perrin *et al.* 1993). Les interactions amicales sont observées entre tous les individus d'un même groupe social, bien que la participation du mâle dominant soit inférieure. Les interactions agonistiques liées tant à la dominance qu'à la territorialité impliquent essentiellement des individus de même sexe.

Tous les individus d'un même groupe familial partagent un territoire commun comprenant un terrier principal et des terriers secondaires. Le terrier principal est constitué de plusieurs chambres reliées entre elles et à l'extérieur par plusieurs galeries. L'ensemble des individus d'un même groupe familial rejoint ce terrier durant les périodes d'inactivité, pour y passer la nuit et pour hiberner. Ce terrier est généralement utilisé pour la mise bas. Les terriers secondaires sont des excavations réduites, dépassant rarement deux mètres de profondeur et, possédant généralement une seule et unique sortie. Ces terriers servent principalement de refuge contre d'éventuels prédateurs. Bien que les individus subordonnés participent à la surveillance du territoire, ils semblent rarement en assurer la défense qui incombe dans sa totalité au couple de dominants (Arnold et Dittami 1997). Ainsi, si tous les individus adultes d'un groupe déposent des sécrétions odorantes sur les terriers principaux, la contribution du couple dominant est plus importante et le marquage olfactif en limite de territoire lui est réservé (Bel *et al.* 1995; Bel 1998).

⇨ La marmotte alpine peut donc être qualifiée d'espèce :

1) sociale,
2) territoriale.

2. L'hibernation

Les conditions climatiques hivernales extrêmes imposent d'importantes contraintes aux espèces vivant en milieu montagnard. Face à ces contraintes, la marmotte alpine a développé une stratégie adaptative originale : l'hibernation. Le succès de l'hibernation dépendant du bilan énergétique entre énergie disponible et coûts engendrés, la marmotte alpine présente donc des stratégies adaptatives visant, d'une part, à accumuler des réserves

énergétiques suffisantes et, d'autre part, à réduire les dépenses énergétiques liées à l'hibernation.

2.1. Acquérir des réserves énergétiques

L'énergie nécessaire à l'hibernation est stockée sous forme de graisses dans les tissus adipeux blancs essentiellement. Afin d'accroître la valeur énergétique de ces réserves (Geiser *et al.* 1990; Florant 1998), le régime alimentaire de la marmotte privilégie les aliments riches en acides gras polyinsaturés (dicotylédones, Fabacées plus particulièrement) (Gibault 1994). Ces réserves atteignent un tiers de la masse corporelle à l'entrée en hibernation (Körtner et Heldmaier 1995).

2.2. Une stratégie coûteuse

La phase d'hibernation d'environ 200 jours commencent typiquement au début du mois d'octobre et se terminent au début du mois d'avril (Figure 1.1). Cette durée peut varier d'une année et d'un site à l'autre en fonction de l'enneigement (Arnold 1990b) mais également d'un individu à l'autre, les mâles adultes émergeant plus tôt que les femelles et les juvéniles (Arnold 1988; Arnold 1993).

L'hibernation est caractérisée par de longues phases d'hypothermie entrecoupées de courtes phases d'euthermie (ou phase de réveil). Durant les phases d'hypothermie, la température corporelle moyenne de 38°C à 40°C pendant la période d'activité peut descendre jusqu'à un minimum de 5°C (Arnold 1988; Cochet 1996). Le rythme cardiaque passe de 180 à 200 battements par minute, durant la période d'activité, à seulement 28 à 38 battements par minute pendant l'hibernation, de même la fréquence respiratoire diminue de 60 inspirations par minute à 1 à 2 inspirations par minute (Couturier 1963). Le métabolisme est extrêmement réduit et se limite pour l'essentiel à la thermogenèse, le processus de thermorégulation reprenant quand la température corporelle descend en dessous de 5°C (Arnold 1988). Durant les phases d'euthermie, les animaux reviennent à des rythmes biologiques comparables à ceux de la période d'activité. Bien que représentant moins de 10% de l'hibernation, les phases d'euthermie sont responsables de 85 à 95% des dépenses énergétiques. En laboratoire, la durée et le nombre des phases d'euthermie varient considérablement : 9 à 15 réveils ont été observés pour une durée variant de 24 à 50h (Arnold 1988).

Les coûts énergétiques de l'hibernation dépendent donc de trois facteurs : la durée d'hibernation, le métabolisme pendant l'hypothermie et, de la fréquence et longueur des phases d'euthermie.

2.3. Limiter les coûts

Durant l'hibernation, l'ensemble des membres d'un groupe familial se rassemble dans une chambre du terrier tapissé de foin, l'hibernaculum. Le nombre d'individus présents dans l'hibernaculum varie donc de deux individus (un couple de dominants) à une vingtaine d'individus pour les groupes familiaux les plus importants (maximum observé sur la population de la Grande Sassière : 20 individus). Seuls les individus non intégrés à un groupe social hibernent seuls, encore que des regroupements de deux à trois individus marginaux aient été observés à plusieurs reprises sur le site de la Grande Sassière, regroupement prenant le plus souvent fin avec l'hibernation.

Ce phénomène dénommé hibernation sociale est interprétée comme une adaptation visant à réduire les coûts liés à l'hibernation. Elle permettrait *a priori* une diminution des dépenses énergétiques : l'inertie thermique est augmentée et la conductance thermique est diminuée, les animaux étant en contact les uns avec les autres. Concernant la marmotte alpine, il a été démontré *(i)* que la diminution de la température ambiante dans l'hibernaculum est inversement corrélée au nombre d'individus présents (Arnold *et al.* 1991), *(ii)* que, pour une température ambiante identique, un individu hibernant en groupe présente une température corporelle inférieure à celle d'un individu hibernant seul (Arnold 1993), *(iii)* que la fréquence des phases d'euthermie chez un individu hibernant en groupe est inférieure à celle d'un individu hibernant seul, *(iv)* et enfin que les phases d'euthermie sont synchronisées chez les individus hibernant en groupe (Arnold 1988; Arnold 1993). L'augmentation du nombre d'individus hibernant ensemble conduit donc à une réduction des coûts énergétiques grâce à une augmentation de la température ambiante, une diminution de la température corporelle et de la fréquence des phases d'euthermie. La diminution de ces coûts énergétiques se traduit par une réduction des pertes de masse (Arnold 1993) mais également par une augmentation de la probabilité de survie des marmottons (Arnold 1990b; Allainé *et al.* 2000; Grimm *et al.* 2003; Allainé et Theuriau 2004) comme des adultes (Arnold 1990b; Grimm *et al.* 2003) et donc, indirectement, par une augmentation du succès reproducteur des individus dominants.

Si la relation entre augmentation de la taille du groupe hibernant et réduction des coûts liés à l'hibernation est clairement établie, la composition du groupe hibernant en termes de classe d'âge et de sexe semble également avoir des répercussions importantes sur les coûts et les bénéfices de l'hibernation sociale. En effet, les marmottons, du fait de leur masse corporelle faible et de leur réserves de graisse moins importantes, présentent une inertie thermique réduite. De plus, durant les phases d'euthermie, les coûts associés à la

thermogenèse sont inégalement répartis. Les marmottons se réveillent pendant un laps de temps plus court, entrent en phase d'euthermie en dernier et en sortent en premier (Arnold 1988). Ils profitent ainsi passivement de l'énergie dépensée par les individus adultes, phénomène dénommé thermorégulation sociale. Les marmottons sont donc les individus pour lesquels l'hibernation est la plus coûteuse, tant du point de vue individuel, que du point de vue du groupe. En effet, si l'hibernation sociale est un facteur crucial de la survie des marmottons (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000), la présence de marmottons représente un coût non négligeable pour les individus plus âgés qui subissent des pertes de poids plus importantes (Arnold 1990b;1993). Au contraire, l'augmentation du nombre de mâles adultes hibernant semble bénéficier au groupe. Plus particulièrement, une corrélation positive entre nombre de mâles adultes et survie des marmottons est observée (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000; Allainé et Theuriau 2004).

- ⇨ L'importance des facteurs sociaux dans la réduction des coûts liés à l'hibernation a été clairement démontrée :
    1) l'économie d'énergie dépend de la taille du groupe,
    2) l'économie d'énergie dépend de la composition du groupe.
- ⇨ Les bénéfices obtenus par l'hibernation sociale ont été clairement identifiés :
    1) la survie juvénile est favorisée par l'hibernation sociale,
    2) la survie adulte est favorisée par l'hibernation sociale,
    3) le succès reproducteur des dominants est favorisé par l'hibernation sociale.

3. La dispersion natale

La dispersion natale peut être définie comme le déplacement permanent d'un organisme de son site de naissance vers un site où il s'installera et se reproduira (Howard 1960). Chez la marmotte alpine, la reproduction passant par l'acquisition du statut dominant, la dispersion natale a donc pour but premier l'acquisition de ce statut : ce statut peut être acquis soit lorsque la place du dominant est laissée vacante suite à la mort de ce dernier, soit par l'éviction de l'individu dominant. Suite à son éviction, un individu dominant ne parvient que dans de très rares cas à redevenir dominant dans un autre territoire et meurt dans 99% des cas (Arnold 1990a; Stephens *et al.* 2002).

Les études menées sur la population de marmotte alpine de Berchtesgaden, Allemagne (Arnold 1990a; Frey-Roos 1998; Stephens *et al.* 2002; Grimm *et al.* 2003) et sur notre site

d'étude (Magnolon 1999) montrent des patrons de dispersion semblables. Les deux sexes sont impliqués en proportion importante dans la dispersion natale : 91,5% des mâles et 80,0% des femelles s'engagent dans une phase de dispersion (Arnold 1993; Perrin 1993; Frey-Roos 1998; Magnolon 1999). Les subordonnées retardent leur dispersion au-delà de la maturité sexuelle (deux ans) et souvent jusqu'à trois, quatre et même cinq ans (Arnold 1990a;1993; Perrin 1993; Frey-Roos 1998; Magnolon 1999) : respectivement 21,3% (35/164 individus), 72,2% (91/126 individus), 48,4% (15/31 individus), et 91,7% (11/12 individus) des individus de deux, trois, quatre et cinq ans dispersent (Grimm *et al.* 2003).

Si 8,5% des mâles et 20,0% des femelles restent philopatriques et accèdent au statut de dominant en héritant leur territoire de naissance, 64,5% des mâles et 55,9% des femelles accèdent au statut de dominant : dans un territoire voisin (dans un rayon de 500 m de leur territoire de naissance) pour 25,6% des mâles et 21,1% des femelles et dans un territoire lointain pour 38,9% des mâles et 34,8% des femelles (Frey-Roos 1998; Stephens *et al.* 2002). Bien que la majorité des dispersants acquiert le statut de dominant sur un territoire proche de leur territoire de naissance, la dispersion natale peut conduire les individus loin de leur lieu de naissance : un suivi par radiopistage indique des distances de dispersion supérieures à 10 km (Arnold 1993; Stephens *et al.* 2002). Le rayon d'action potentiel des dispersants reste donc à ce jour inconnu, mais excède probablement une dizaine de kilomètres.

Le devenir des individus dispersants est incertain et contribue à faire de disperser une stratégie risquée (Frey-Roos 1998; Stephens *et al.* 2002). En effet, un individu dispersant voit sa probabilité de survie chuter en moyenne de 0,98 pour un mâle subordonné à 0,79 pour un mâle dispersant et de 0,97 pour une femelle subordonnée à 0,81 pour une femelle dispersante (Frey-Roos 1998; Stephens *et al.* 2002). Cette probabilité de survie décroît avec l'éloignement par rapport au territoire de naissance et, est quasi nulle pour un individu dispersant ne parvenant pas à s'établir sur un territoire durant la période d'activité et de fait hibernant seul (Arnold 1993; Stephens *et al.* 2002).

Malgré une similarité des patrons de dispersion chez les deux sexes, des différences sont à noter. Les mâles tendent à disperser en proportion plus importante que les femelles ($p = 0,10$, Arnold 1993). La proportion d'individus philopatriques est moins importante chez les mâles que chez les femelles (8,5% contre 20,0%). Les mâles dispersent plus tôt que les femelles (59,5% des mâles contre 31,5% des femelles dispersent à deux ans, $p < 0,05$, Magnolon 1999). Des différences entre les sexes ont également été établies quant aux causes de départ. Les mâles quittent leur groupe familial sous l'influence de facteurs endogènes, en particulier l'augmentation du niveau de testostérone circulante et voient leur probabilité de

disperser doubler lors de l'arrivée d'un nouveau mâle dominant, alors que des facteurs exogènes, en particulier la nature des interactions avec la femelle dominante, provoquent le départ des femelles : les femelles ont une probabilité de disperser quatre fois supérieure si le mâle dominant leur est apparenté (Magnolon 1999).

⇨ La dispersion chez la marmotte alpine :

1) est réduite à la dispersion natale,
2) est retardée au delà de la maturité sexuelle,
3) concerne la majorité des individus,
4) concerne les deux sexes,
5) conduit les individus à la dominance non loin de leur territoire de naissance,
6) peut être qualifiée de stratégie « grands risques/grands bénéfices ».

4. La reproduction

4.1. Le système d'appariement

Le système d'appariement social est la monogamie. De plus, la marmotte alpine peut être considérée comme une espèce despotique (sensu Vehrencamp 1983a) : seul le couple d'individus dominants se reproduit, une suppression quasi totale de la reproduction des subordonnés des deux sexes étant observée (Arnold et Dittami 1997; Hackländer *et al.* 2003).

Systèmes d'appariement social et génétique diffèrent cependant. Bien que quelques cas de polygynie aient été observés (un cas en quatorze ans de suivi sur la population de la Grande Sassière), le système d'appariement génétique alternatif à la monogamie est majoritairement la polyandrie. Arnold (1990a) fût le premier à mettre en évidence l'existence de paternité hors-couple chez la marmotte alpine. Néanmoins, si cette étude démontre clairement l'existence de paternités hors-couple, les marqueurs allozymes utilisés étant très peu variables (Preleuthner et Pinsker 1993), le taux de portées concernées par les paternités hors-couple de 5% ne peut nullement être regardé comme fiable. Ainsi, Arnold *et al.* (1994) en utilisant des DNA-fingerprinting indiquent que 43% des portées contenaient un jeune issu de paternités hors-couple et que 13% des jeunes étaient issus de ces paternités. Puis, Goossens *et al.* (1998a), en utilisant un jeu de six microsatellites, confirmèrent, sur la population de la

Grande Sassière, que 37% des portées contenaient un jeune issu de paternités hors-couple et que 19,4% des jeunes étaient issus de ces paternités.

Si l'existence de reproduction hors-couple, maternité et principalement paternité, est clairement démontrée, l'identité des individus s'engageant dans la reproduction hors-couple reste une question ouverte. Arnold (1990a) supposait une participation des subordonnés du groupe familial, en particulier des subordonnées apparentés au dominant de même sexe, à la reproduction au sein de ce groupe. Cette concession de reproduction de la part des individus dominants incitant les subordonnés à rester, et donc à participer à la thermorégulation sociale. En effet, subordonnés mâles comme subordonnées femelles sont fertiles comme l'indiquent, chez les mâles, les taux d'androgènes élevés (Arnold et Dittami 1997) et, chez les femelles, les taux d'oestradiol importants et occasionnellement le commencement de grossesses (Hackländer *et al.* 2003). Durant la période d'accouplement, le mâle dominant initie un plus grand nombre d'interactions agonistiques avec les subordonnés mâles, de même que, la femelle dominante avec les subordonnées femelles durant la période de gestation. Cette augmentation des interactions agonistiques conduit, chez les subordonnés des deux sexes, à une augmentation du taux de glucocorticoïdes et, par conséquent, à la suppression des fonctions reproductives (Arnold et Dittami 1997; Hackländer *et al.* 2003). Finalement, la compétition entre mâles dominants et subordonnés mâles et entre femelles dominantes et subordonnées femelles est d'autant plus forte que l'apparentement entre individus diminue : l'individu dominant attaque plus fréquemment les individus subordonnés de même sexe non apparentées alors que les comportements amicaux sont observés essentiellement entre l'individu dominant et ses fils ou ses filles (Arnold et Dittami 1997; Hackländer *et al.* 2003). Ces observations comportementales peuvent laisser penser que la suppression de la reproduction est principalement orienté vers les subordonnés non apparentés (Arnold et Dittami 1997). Néanmoins, à la Sassière, les marqueurs microsatellites indiquaient que seul 5,7% des portées et 2,2% des jeunes avaient pour père un subordonné mâle appartenant au groupe familial, subordonné mâle par ailleurs pas forcément apparenté au mâle dominant (Goossens *et al.* 1998a).

- ⇨ Chez la marmotte alpine, systèmes d'appariement social et génétique diffèrent:
    1) le système d'appariement social est la monogamie,
    2) le système d'appariement génétique varie : la polyandrie est le système d'appariement alternatif à la monogamie le plus fréquent.
- ⇨ La marmotte alpine peut être considérée comme une espèce despotique:
    1) le couple dominant monopolise la reproduction,

2) les subordonnées femelles voient leur reproduction supprimée,
3) les subordonnées mâles voient leur reproduction supprimée néanmoins cette suppression pourrait être plus ou moins totale en fonction de leur degré d'apparentement avec le mâle dominant.

4.2. Reproduction et élevage des jeunes

La reproduction est annuelle. Néanmoins, il n'est pas rare qu'une femelle saute une occasion de reproduction : seules 66% des femelles se reproduisent une année donnée (Arnold 1993). Le couple de dominants s'accouple dans les quinze premiers jours suivant la sortie d'hibernation. La période de réceptivité de la femelle serait limitée à 24h (une observation faite en jardin zoologique, Müller-Using 1957). La gestation dure une trentaine de jours et la femelle met bas vers la fin du mois de mai. Les nouveau-nés altriciaux restent dans le terrier où ils sont allaités pendant une quarantaine de jours. Les marmottons sevrés émergent alors du terrier. Les portées émergentes présentent de un à sept marmottons pour une moyenne de 4,11 ± 0,14 sur la population de la Grande Sassière (Allainé *et al.* 2000). Si le sex-ratio à l'échelle de la population est biaisé en faveur des mâles (0,578, IC 95% [0,511, 0,643], Allainé *et al.* 2000), il existe également un biais à l'échelle de la portée . Dans la population de la Grande Sassière, les portées nées en absence de subordonnés mâles présentent un sex-ratio biaisé en faveur des mâles (0,66, IC 95% [0,52 ;0,80]) alors que les portées nées en présence de subordonnés mâles présentent un sex-ratio équilibré (0,49, IC 95% [0,35 ; 0,63]) ; pour une même mère, les portées nées en absence de subordonnés mâles présentent un sex-ratio biaisé en faveur des mâles (0,65, IC 95% [0,54 ;0,74]) alors que les portées nées en présence de subordonnés mâles présentent un sex-ratio équilibré (0,46, IC 95% [0,35 ; 0,57]) (Allainé 2004).

Bien qu'en dehors de la femelle dominante, les autres membres du groupe familial ne participent pas directement aux soins parentaux, la marmotte alpine peut être considérée comme une espèce se reproduisant en coopération (Blumstein et Armitage 1999). En effet, la dispersion est retardée au-delà de la maturité sexuelle, les individus subordonnés matures sexuellement voient leur reproduction , et les individus subordonnés aident au succès d'élevage des jeunes au travers de leur participation à la surveillance du territoire, mais également, au travers de l'hibernation sociale. L'élevage coopératif des jeunes pourrait expliquer le biais de sex-ratio à l'émergence en faveur des mâles, la survie juvénile augmentant avec la présence de subordonnés mâles mais pas avec la présence de subordonnées femelles (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004).

⇨ Chez la marmotte alpine :

1) la reproduction se fait en coopération,
2) le sex-ratio à l'émergence biaisé en faveur des mâles est conforme à l'hypothèse de remboursement par les subordonnés.

4.3. L'infanticide

L'infanticide est loin d'être un événement exceptionnel chez la marmotte alpine. Ainsi, depuis 1990, sept infanticides ont été répertoriés sur le site de la Grande Sassière. Ces infanticides ont tous été perpétrés par un mâle suite à l'éviction du mâle dominant et à sa prise de contrôle du territoire (Perrin *et al.* 1994; Coulon *et al.* 1995; Hackländer et Arnold 1999). Ce taux d'infanticide est probablement sous-estimé. En effet, si seuls les infanticides sur des marmottons ayant émergé peuvent être mis en évidence avec certitude, il est extrêmement rare de voir émerger une portée, lorsqu'un mâle prend possession d'un territoire tôt au cours de la période d'activité, laissant penser à un infanticide dans le terrier de naissance ou à un blocage de la reproduction (Hackländer et Arnold 1999).

Bien que de nombreuses hypothèses aient été évoquées quant à la valeur adaptative d'un tel comportement, l'hypothèse de la sélection sexuelle semble la plus probable chez la marmotte alpine. Cette hypothèse indique que l'infanticide serait un moyen, pour le nouveau mâle dominant, d'assurer sa reproduction future. Si, l'induction rapide d'un nouvel oestrus ne peut être invoquée chez la marmotte alpine, l'oestrus étant annuel et ayant lieu tôt au printemps, le mâle pourrait néanmoins limiter l'investissement maternel futur et préserver ainsi le potentiel reproducteur futur de la femelle (Coulon *et al.* 1995; Hackländer et Arnold 1999).

⇨ Chez la marmotte alpine, l'infanticide:

1) est une pratique courante,
2) est perpétré uniquement par les mâles.

Chapitre 2
Le site d'étude

Sommaire

1. La Réserve Naturelle de la Grande Sassière.....118

2. La zone d'étude.....120

1. La Réserve Naturelle de la Grande Sassière

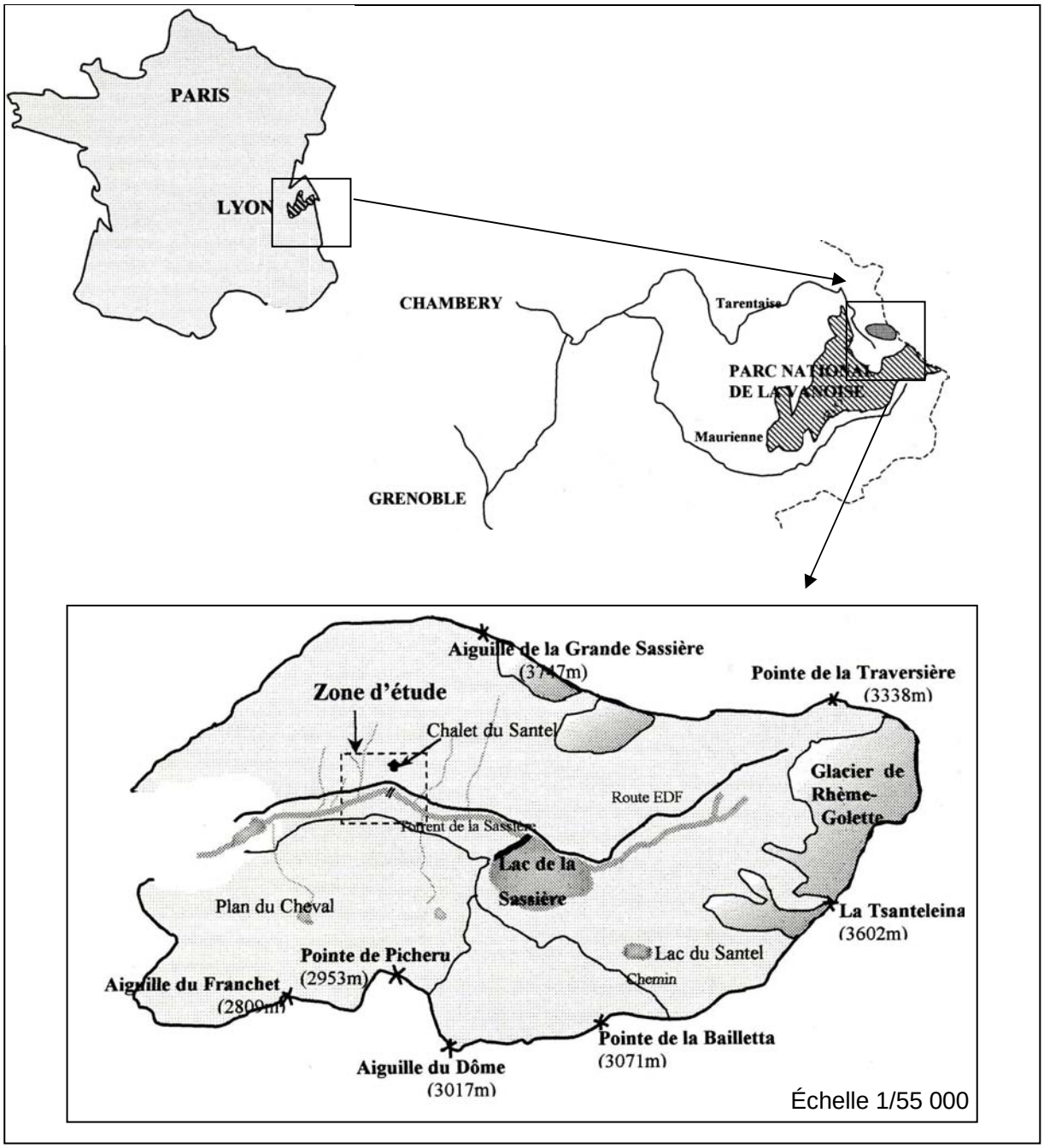


Figure 2.1. Localisation géographique du site d'étude.

La Réserve Naturelle de la Grande Sassière (45°29'N, 6°58'E) est gérée par le Parc National de la Vanoise. Elle est située dans la vallée de la Haute Tarentaise, sur la commune de Tignes (Savoie). Délimité par l'aiguille de la Grande Sassière au nord (3747 m), la Tsanteleina à l'est (3602m) et les pointes de Picheru (2953 m) et de la Bailletta (3701 m) au sud, ce vallon, orienté est-ouest, s'étage entre 1850 et 3747 m d'altitude et s'ouvre à l'ouest sur le lac de barrage de Tignes (Figure 2.1).

Le climat présente toutes les caractéristiques du climat alpin : températures moyennes basses, grandes amplitudes thermiques quotidiennes et annuelles, précipitations importantes. Entre 1990 et 1998, les températures relevées à la station météorologique de Tignes 1800 m indiquaient une température moyenne annuelle de 2,3°C. Les moyennes mensuelles variaient de -4,5°C en février à 11,3°C en août (Figure 2.2.a). L'amplitude moyenne des températures journalières était de 8,3°C (minimum : 1,2°C, maximum : 18,1°C). Entre 1991 et 1996, les précipitations moyennes atteignaient 1130 mm par an (minimum : 739 mm par an, maximum : 1649 mm par an). La saisonnalité est marquée (Figure 2.2.b), la majorité des précipitations tombant sous forme de neige (121 mm en moyenne au mois de décembre).

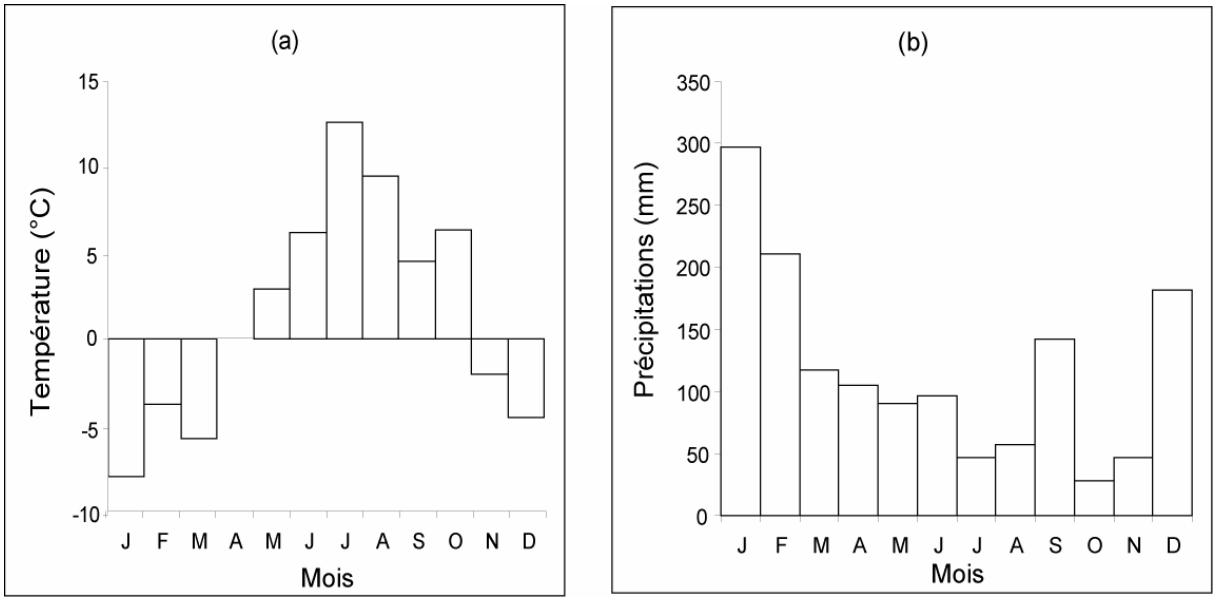


Figure 2.2. Evolution des températures mensuelles (a) et des précipitations mensuelles (b) au cours de l'année 1995 pour la station de Tignes 1800 m.

Les différences d'altitude et d'exposition conduisent à une végétation fortement diversifiée comprenant des communautés végétales de types subalpines, alpines, et nivales (Gensac 1974a). La réserve est considérée comme particulièrement riche et recèle de nombreuses espèces végétales rarement rencontrées en France (Gensac 1974b).

La faune comprend de nombreuses espèces emblématiques des Alpes tels le chamois, *Rupicapra rupicapra,* ou encore le bouquetin, *Ibex ibex,* mais également des prédateurs de la marmotte alpine tels que le renard roux, *Vulpes vulpes,* et l'aigle royal, *Aquila chrysaetos*. Bien que le pacage des moutons n'ait plus cours au sein de la réserve, un pâturage bovin subsiste dans la partie basse du vallon.

Les marmottes occupent le vallon, des altitudes les plus basses jusqu'à plus de 3000 m sur les versants exposés sud. La population de ce vallon ne constitue pas une population isolée, mais fait probablement partie d'un ensemble plus vaste comprenant l'aval de la réserve et les vallons contigus au sud, à l'est et au nord.

2. La zone d'étude

La zone d'étude se situe dans la partie ouest de la Réserve de la Grande Sassière à une altitude de 2350 m et s'étend sur environ 40 ha autour du chalet du Santel (Figure 2.3). Elle est parcourue par quatre torrents : deux torrents, l'un coulant d'est en ouest et l'autre du nord au sud, divisent la zone d'étude, deux autres torrents, coulant du nord au sud, limitent la zone d'étude.

Figure 2.3. Zone d'étude.

Elle est caractérisée par une végétation typique de l'étage alpin, composée essentiellement de pelouses alpines plus ou moins rocailleuses, à l'exception d'une zone humide dans le fond de vallée, de plusieurs zones de laves torrentielles et d'un ancien reposoir près du chalet du Santel. Les ressources alimentaires disponibles pour les herbivores sont

réduites, les marmottes pouvant rentrer en compétition pour ces ressources avec les ongulés sauvages présents sur la zone, mais également avec les bovins pâturant dans la partie ouest de la zone d'étude, de fin mai à fin septembre.

Une forte pression anthropique, liée aux touristes se déplaçant sur la piste parcourant le fond du vallon, est à signaler durant les mois d'été. Paradoxalement, cette situation pourrait être avantageuse : les marmottes compensent le dérangement en décalant leurs périodes d'activités et les prédateurs évitent la zone.

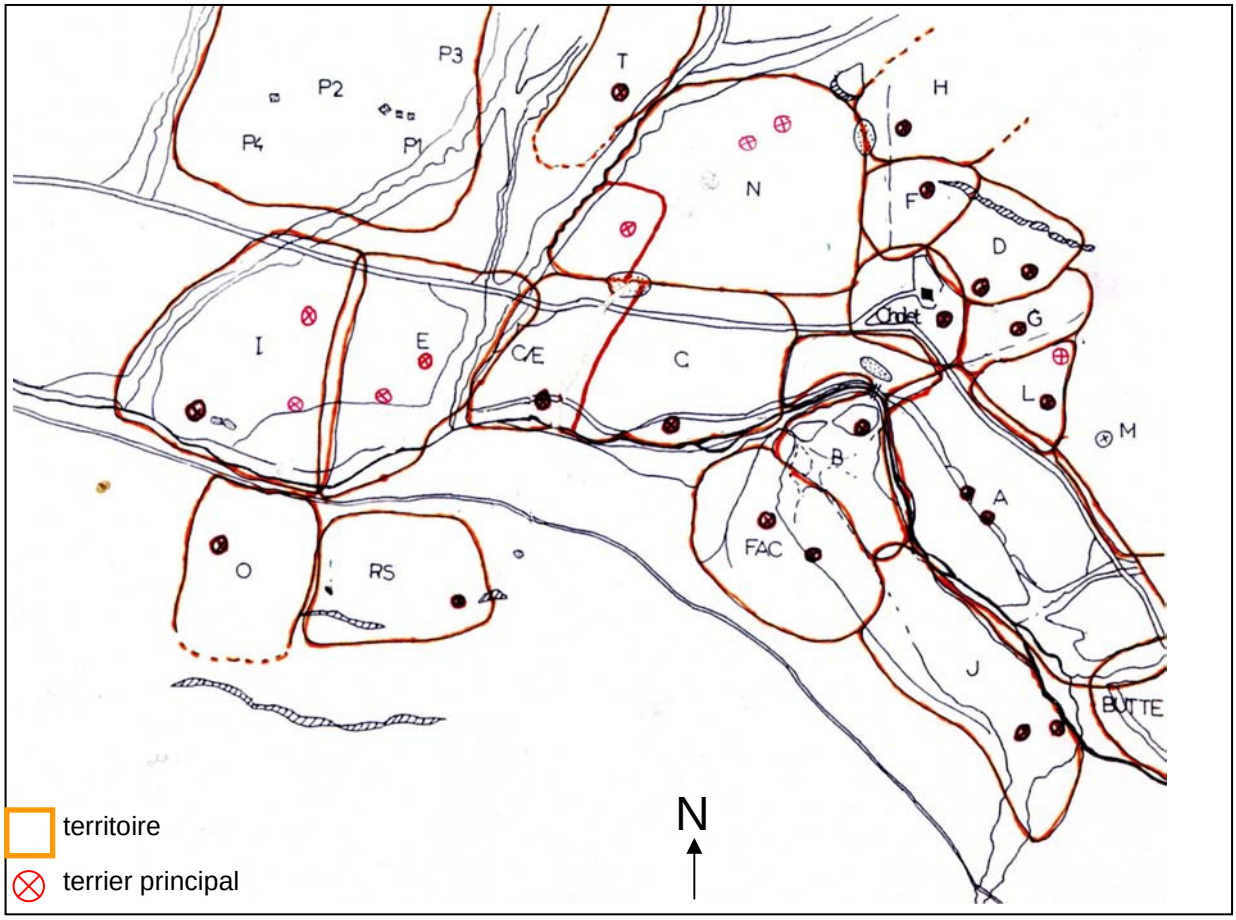


Figure 2.4. Cartographie des groupes familiaux étudiés.

Depuis 1990, 26 groupes familiaux sont étudiés, 17 groupes font l'objet d'un suivi intensif (Figure 2.4). Ils se répartissent selon trois expositions au soleil : adret, ubac et fond de valée. L'adret, exposé sud, correspond aux premières pentes sous l'aiguille de la Grande Sassière, le fond de vallée correspond aux replats situés entre la piste et le torrent situés en fond de vallée, enfin l'ubac correspond au versant nord du dôme de Picheru. L'ubac est enneigé plus tardivement, ce qui conduit à un retard de la croissance des plantes et, à un décalage du cycle biologique des marmottes.

La cartographie des territoires ainsi que la composition des groupes familiaux sont précisément connues et remises à jour en permanence. Les groupes familiaux occupent des territoires contigus voir même parfois légèrement chevauchants. La surface moyenne d'un territoire est de 2,5 ± 0,53 ha (minimum : 1 ha en adret, maximum : 4 ha en ubac) (Perrin 1993). La population semble avoir atteint la saturation spatiale : seuls trois nouveaux territoires ont été créés par fractionnement de territoires préexistants entre 1990 et 2005.

Chapitre 3

Les méthodes de suivi

Sommaire

1. Le protocole de capture-marquage-recapture....124
1.1. La capture....124
1.1.1. La capture avec pièges....124
1.1.2. La capture à la main....125
1.2. Le marquage....126
1.2.1. Les marques pérennes....126
1.2.2. Les marques visuelles....126
1.3. Les mesures biométriques et les prélèvements....127

2. Le protocole d'observations....128

3. Les analyses génétiques....128
3.1. Les microsatellites....129
3.1.1. Définition....130
3.1.2. Protocole standard avant 1997....130
3.1.3. Protocole standard entre 1997 et 2002....131
3.1.4. Protocole standard après 2002....133
3.1.5. Fiabilité des méthodes employées....134
3.1.6. Propriétés des microsatellites utilisés....135
3.2. Les analyses de paternité....137
3.2.1. Procédure d'exclusion....137
3.2.2. Fiabilité de la méthode employée....137

Le suivi de la population a commencé en 1990. Il allie, à un protocole de capture marquage recapture, un protocole d'observation. Bien que le suivi ait lieu chaque année, la durée en est variable : de moins de 3 mois en 1990 et 1991, il s'est allongé jusqu'à 5 mois (ensemble de la période d'activité) entre 1995 et 2000, pour être limité par les autorités du Parc de la Vanoise, à 45 jours depuis 2001. Le suivi est particulièrement intense durant la période de reproduction soit de l'accouplement à la mi-avril jusqu'à la fin de l'émergence des marmottons à la mi-juillet.

1. Le protocole de capture-marquage-recapture

1.1. La capture

Parmi les nombreuses techniques de capture testées, deux, alliant efficacité et stress minimal pour les individus, ont été retenues. Il s'agit de la capture à l'aide de pièges et de la capture à la main réservée aux marmottons.

1.1.1. La capture avec pièges

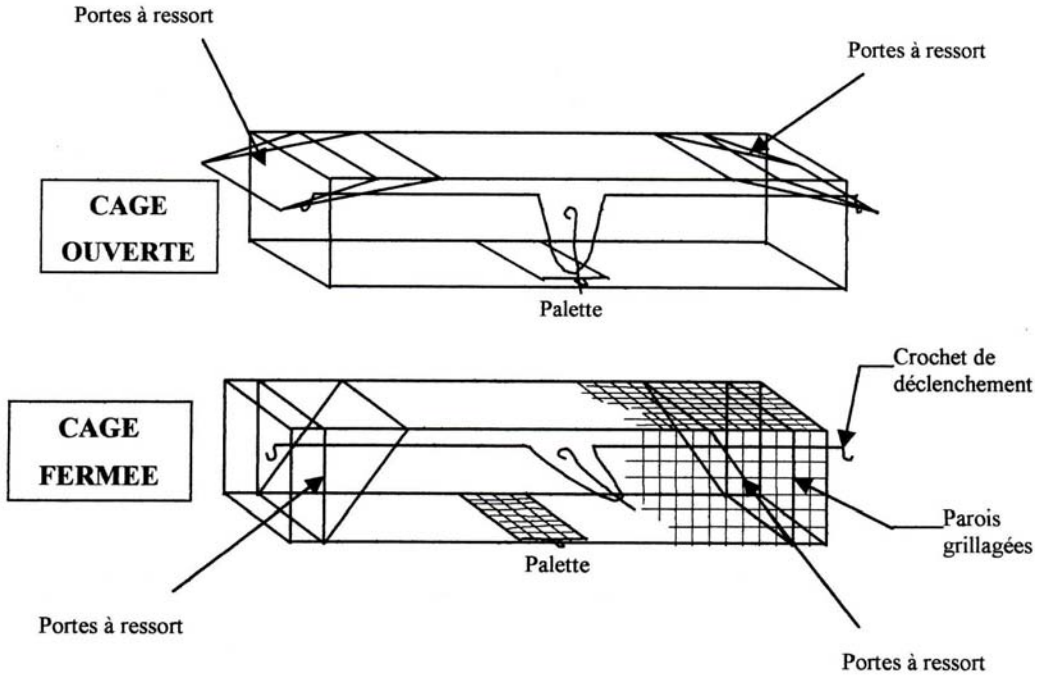


Figure 3.1. Plan des pièges-boîtes employés.

Les captures sont réalisées avec des pièges inspirés des pièges-boîtes (Tomahawk Live Trap Compagny, Wisconsin, USA). Il s'agit de pièges grillagés (1 m x 25 cm x 25 cm) dont le corps rectangulaire présente à chaque extrémité un tandem porte-contreporte relié à une unique palette déclencheur située au sol, au centre du piège (Figure 3.1). Les pièges sont appâtés avec du pissenlit placé sur la palette déclencheur et l'animal, en appuyant sur la palette, provoque la fermeture des portes.

Deux méthodes peuvent alors être employées : la capture volontaire et la capture forcée. La capture volontaire consiste à placer les pièges sur les terriers principaux et les sentes fréquemment empruntées (Figure 3.2), puis à faire appel à la gourmandise et/ou à la « bonne volonté » des individus. Cette méthode est de loin la plus utilisée. Malheureusement, son efficacité diminue au cours de la saison d'activité, les captures étant quasiment nulles en septembre.

La capture forcée consiste à effrayer les individus afin qu'ils se réfugient dans les terriers, puis à bloquer la plupart des sorties et à encastrer les pièges dans les sorties restantes. Cette technique souffre de deux inconvénients majeurs. Premièrement, elle est à la fois lourde à mettre en œuvre et relativement invasive. Deuxièmement, les individus ont fortement tendance à préférer creuser de nouvelles sorties plutôt qu'à entrer dans un piège. Cette technique est donc surtout utilisée en fin de saison. Une fois armés, les pièges sont relevés toutes les demi-heures.

Figure 3.2 : Piège en fonctionnement.

1.1.2. La capture à la main

La capture à la main est réservée aux marmottons. Elle consiste à réaliser un affût sur le terrier de naissance et à saisir à la main tous marmottons émergeant. Cette technique rapide et extrêmement efficace (jusqu'à une dizaine de marmottons capturés par jour) permet de cibler les marmottons capturés et ainsi de capturer les portées complètes dans un laps de temps réduit. Néanmoins, elle est efficace uniquement sur des marmottons encore « naïfs », c'est-à-dire dans les quelques jours qui suivent leur première sortie à l'air libre, lorsqu'ils sont encore inféodés à leur terrier de naissance.

1.2. Le marquage

Marques pérennes, mais non observables à distance, et marques visuelles, à durée de vie variable, ont été utilisées (Figure 3.3.d et 3.3.e).

1.2.1. Les marques pérennes

Les marques pérennes sont apposées systématiquement à la première capture. Deux types de marques complémentaires ont été utilisés :

- des transpondeurs (marque TIRIS™ avant 1994, puis TROVAN™) sont injectés sous l'épiderme entre les omoplates (Figure 3.3.a). Chaque transpondeur porte un code alphanumérique unique de 16 caractères maximum. Il s'agit de puces électroniques passives dont la lecture se fait par réflexion à l'aide d'un émetteur-lecteur placé à moins de 30 cm de l'individu. Leur lecture nécessite donc la recapture de l'individu.
- des bagues auriculaires métalliques numérotées (bagues à poisson) sont placées sur l'oreille droite des individus femelles et sur l'oreille gauche des individus mâles (Figure 3.3.b). Ces marques peuvent être lues à l'aide d'une longue vue si l'individu se trouve à une distance inférieure à 20 mètres. Leur lecture nécessite donc la recapture de l'individu dans la plupart des cas. La durée de vie moyenne de ces marques est supérieure à deux ans.

1.2.2. Les marques visuelles

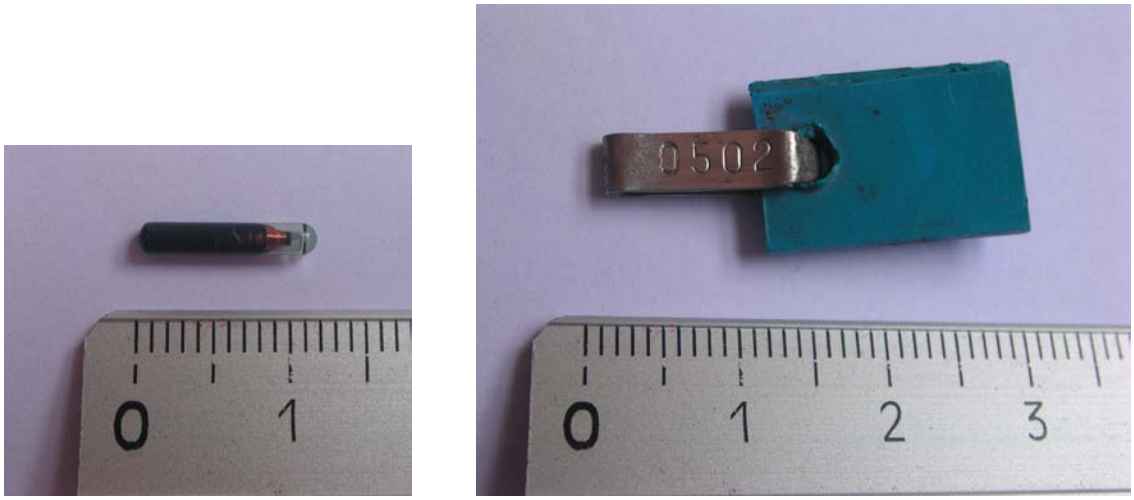
Deux types de marques visuelles ont également été utilisés mais aucune n'est malheureusement pérenne :

- la teinture consiste à teindre à l'aide de teinture ammoniaquée noire ou rousse (L'Oréal) soit une partie du corps, soit un symbole individualisé. Extrêmement

efficace pour la reconnaissance visuelle, sa durée de vie n'excède pas 4 mois, la teinture disparaissant avec la mue au mois de juillet.

- les marques auriculaires colorées consistent à fixer à l'aide d'une bague métallique, sur l'oreille gauche des individus femelles et sur l'oreille droite des individus mâles, une pièce de plastique colorée (Figure 3.3.c). Bien visible, leur durée de vie varie fortement d'un individu à l'autre (moins d'une saison à plusieurs années).

(a) (b)



(c) (d)

Figure 3.3. Marques pérennes et visuelles utilisées : (a) transpondeur, (b) marque auriculaire métallique et colorée, (c) un individu avec une marque auriculaire métallique, (d) un individu avec une marque auriculaire colorée.

1.3. Les mesures biométriques et les prélèvements

Une fois capturés, les individus sont anesthésiés par une injection en intramusculaire de Zolétil^{TM} 100 à raison de 0,1 ml.kg^{-1} à 0,2 ml.kg^{-1}.

Une fois anesthésiés, les individus sont sexés, pesés avec un peson de pêche, puis plusieurs variables biométriques sont mesurées. Parmi ces variables biométriques, on peut

citer la longueur totale (tête et corps sans la queue) mesurée à l'aide d'un mètre ruban, la longueur des pattes antérieures et postérieures, la longueur de la mandibule, la largeur de la tête au niveau des zygomatiques et la largeur du bassin, toutes mesurées avec un pied à coulisse.

Divers prélèvements sont alors réalisés (prise de sang, sécrétions odorantes) et, en particulier, des prélèvements d'ADN nécessaires aux analyses génétiques. Deux techniques ont été utilisées. Jusqu'en 1996, seuls des poils étaient prélevés. Par la suite, aux prélèvements de poils, se sont ajoutés des prélèvements d'épiderme, réalisés par biopsie et conservés dans de l'alcool pur.

2. Le protocole d'observations

Afin de connaître la structure socio-spatiale de chacun des groupes familiaux étudiés, le territoire et la composition des groupes familiaux ainsi que le statut social de chaque individu est déterminé chaque année. De plus, un effort particulier est réalisé quant au suivi des événements de reproduction, et permet de déterminer la date d'émergence des marmottons ainsi que le taille des portées.

Toutes les observations sont réalisés à l'aide de jumelles (8x40 et 10x50) et de longues-vues (Kowa avec zoom x11-x33, puis Optolyth TBS 65 avec zoom x20-x60) à une distance comprise entre 80 et 200 m en fonction des contraintes topographiques. Chaque groupe est observé, au minimum, une heure par jour avec un minimum de 30 heures par an. Les cessions d'une heure sont réparties aléatoirement durant la période d'activité des marmottes, soit entre 8:00 et 12:00, le matin, et 5:00 et 9:00, l'après-midi. Ces observations permettent de déterminer le territoire occupé par chacun des groupes, mais également de déterminer, à partir de la taille des individus, le nombre de jeunes d'un an, le nombre d'individus de deux ans et le nombre d'adultes de chaque sexe, et enfin d'identifier, à partir des comportements de marquage et d'agression, les individus dominants.

Les observations sont intensifiées durant la période d'émergence des marmottons (fin juin-debut juillet) afin de déterminer avec précision la date d'émergence et la taille de chacune des portées.

3. Les analyses génétiques

3.1. Les microsatellites

Des marqueurs VNTR[1] microsatellites ont été utilisés. Au cinq loci, SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SS-Bibl31, mis au point par Klinkitch (1993), ont été ajoutés cinq loci, MS6, MS45, MS47, MS53, MS56, mis au point par Hanslik et Kruckenhauser (2000), et quatre loci, Ma001, Ma018, Ma066, Ma091, mis au point par Da Silva *et al.* (2003) (Table 3.1). Le nombre de microsatellites utilisés a augmenté au cours de l'étude suite à la mise au point de nouvelles amorces. Le protocole a subi des mises au point suite à la prise en compte de ces nouveaux microsatellites, mais également suite au changement de laboratoire (les analyses génétiques ayant été réalisées au laboratoire Biologie des Populations d'Altitude, puis, depuis 2002, au laboratoire Biométrie et Biologie Evolutive). Le protocole final comprend 12 loci, SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl-20, SS-Bibl31, MS6, MS45, MS47, MS53, MS56, Ma018, Ma091. Le locus SS-Bibl25 a été éliminé à cause de la présence avérée d'allèles nuls. Les loci Ma001 et Ma066, peu polymorphes, ont été éliminés par souci d'efficacité et d'économie.

Table 3.1 : Caractéristiques des microsatellites utilisés.

Nom	Séquence	Séquence des amorces (5'→ 3')	Taille des allèles (pb)	Nombre d'allèles
SS-Bibl1	$(CA)_{19}$	CTGAAGCAGCCATCCAGTA TGGTGTTGCCATTGTTCT	100-114	7
SS-Bibl4	$(CA)_{14}$	CCTAGGTTCAGTCTTCAACACA TGGTGTTGCCATTGTTCT	175-193	6
SS-Bibl20	$(GA)_{26}$	ATGGTCATGGAAGGGAAG GGCATCTTCACAGTTGATCT	138-150	6
SS-Bibl18	$(CA)_{20}$	ATTCTCTAGTCGTTAACAAGAATC CACCAGTGAAACTACATACAGTG	206-220	5
SS-Bibl25	$(CA)_{16}$	CTCATGACTATGGCAGCC AGAACCTTGATTTAGCAGTAG	145-155	5
SS-Bibl31	$(CA)_{21}$	TTACACCTTCTCTGGCTCC TCTGAGCGGATTGTCTTTAT	167-173	4
MS6	$(TG)_{16}$	CTGATGGGGTTAAGATTGCC CCCCACTGACCCACCTCC	142-158	5
MS45	$(TG)_{13}$	CTGTCTCTTTGTCCCTGCC CTCCTTACCATCATCTTTCCG	109-113	3
MS47	$(TG)_{8}$	CCTGATGTAGTCAGTCAG TGTGGGAAATGGCACATC	178-198	7
MS53	$(TG)_{17}$	ATTGAGGAGCAGCATCTAGG TCAGGGAAAGGCAGACCTG	135-145	3
MS56	$(CA)_{14}$	CAGACTCCCACCAGTGACC CCTGATCTATGTAGGTTCCAT	107-113	3
Ma001	$(CA)_{15}C_4(CA)_6$	AGGGGAACAGAACCAAAAGG GTTTCTTCCAGGGACAAAGCACCATC	306-310	3

Nom	Séquence	Séquence des amorces (5'→ 3')	Taille des allèles (pb)	Nombre d'allèles
Ma018	$(CA)_{21}$	CATTTAGACGCACATTTTG GGGATGGAGAATGAGGAAG	274-283	2
Ma066	$(CA)_{14}$	AATATGTTAAGGCAGTTCTAGC GTTTCTTCCTGATATGGAAAGATGATGT	234-244	2
Ma091	$(CA)_{20}$	CCTGTGTGAGTCCTGGAGTC AGCCATTTAGGTTACATCTGC	163-182	7

3.1.1. Définition

Les marqueurs VNTR microsatellites sont des séquences de nucléotides dont le motif, combinaison de 2 à 6 paires de base, est répété de manière contiguë. Ces marqueurs neutres sont hérités de façon stable selon les lois de l'hérédité mendélienne. De plus, ces marqueurs étant codominants, le génotype de chaque individu est connu.

La variabilité de tels marqueurs provient du nombre de répétitions du motif. Le génotype de chaque individu à chaque locus est étudié indépendamment. Chaque locus est amplifié par PCR[1] grâce à des amorces spécifiques des régions encadrant ce locus. Le génotype pour ce locus est déterminé par migration, par électrophorèse sur gel de polyacrylamide, des produits PCR. La taille de chacun des deux allèles peut alors être mesurée à la paire de base près de manière fiable.

3.1.2. Protocole standard avant 1997

Six microsatellites, SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SS-Bibl31, ont été utilisés.

Extraction

Pour chaque individu, 10 poils prélevés comportant un bulbe pileux sont sélectionnés, coupés 10 mm au-dessus des bulbes et placés dans 400 µl d'une suspension de 5% de Chelex-100 (Bio-Rad) à base d'eau ultra pure. 7µl de protéinase K est ajouté. Les échantillons sont ensuite incubés en étuve à 56°C pendant 5 à 6 heures, puis chauffés à 100°C pendant 8 minutes. Les extraits sont stockés au congélateur jusqu'à amplification.

Amplification

Chacune des six amplifications (une par microsatellite) est réalisée dans un volume réactionnel de 25 µl composé de 10 mM de Tris-HCl (pH 9,0), 200 mM de $(HH_4)_2SO_4$, 50 µM de chaque dNTP, 1,5 mM de $MgCl_2$, 5 ng de SAB, 0,1 unité d'Amplitaq® Gold DNA polymerase (Applied Biosystems), 0,5 µM d'amorce fluorescente pour les amorces marquées

avec le fluorochrome 6-FAM ou 0,75 µM pour les amorces marquées avec le fluorochrome TET ou 1 µM pour les amorces marquées avec le fluorochrome HEX, une concentration identique d'amorces non fluorescente, et 5 µl d'extrait d'ADN. La PCR est alors réalisée sur une machine Perkin Elmer Gene Amp PCR System 9600. Le cycle PCR consiste en une phase de dénaturation initiale de 10 minutes à 95°C, suivie de 50 cycles comprenant une phase de dénaturation de 15 secondes à 95°C, une phase d'hybridation de 15 secondes à 55°C et une phase d'élongation de 30 secondes à 72°C.

Typage

Les produits PCR sont déposés sur un gel Long Ranger (FMC) à 6%. L'utilisation de marqueurs fluorescents couplée à un séquenceur automatique de type ABI PRISM™ 377 (Applied Biosystems) permet de combiner trois jeux d'amorces par piste sur les gels. Les deux combinaisons utilisées sont : SS-Bibl1 + SS-Bibl25 + SS-Bibl31 et SS-Bibl4 + SS-Bibl8 + SS-Bibl20. La migration est réalisée pendant 2h30 à 2670 volts avec pour standard de taille GS350 Tamra. Tous les gels sont finalement analysés à l'aide des logiciels Gene Scan 2.0 et Genotyper 1.1 (Applied Biosystems).

3.1.3. Protocole standard entre 1997 et 2002

Les cinq microsatellites, SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl-20, SS-Bibl31, cités précédemment ont été utilisés et les trois microsatellites, MS45, MS47, MS53, puis les quatre microsatellites, Ma001, Ma018, Ma066, Ma091, ont été ajoutés.

Extraction

L'extraction d'ADN est réalisée au moyen du "Dneasy 96 tissu kit", qui permet de traiter dans le même temps deux plaques de 96 échantillons.

Les tissus sont tout d'abord coupés de manière à n'en conserver que 25 µg par échantillon. Ces tissus sont ensuite lysés par ajout de tampon et de protéinase K et incubés à 55°C durant 5 ou 6 heures. Le tampon AL/E est alors ajouté, les lysats obtenus transférés sur les plaques du Dneasy 96, puis centrifugés pendant 10 minutes. Durant cette opération l'ADN s'accroche sur les membranes des tubes, les produits de réactions enzymatiques étant éliminés au cours de deux lavages successifs (tampon AW1 puis tampon AW2). Enfin, l'ADN pur est dilué dans un tampon AE. On obtient environ 200 µl d'ADN en solution par échantillon. Les extraits sont alors stockés au congélateur jusqu'à amplification.

Amplification

Chacune des douze amplifications (une par microsatellite) est réalisée dans un volume réactionnel de 12 µl composé de 1X de tampon Taq (conforme aux spécifications du fabricant, Applied Biosystems), 0,1 mM de chaque dNTP, 2,5 mM de $MgCl_2$ (excepté pour MS47, Ma018, Ma091 : 2 mM $MgCl_2$) ; 0,6 unité d'Amplitaq® Gold DNA polymerase (Applied Biosystems), 0,4 µM de chaque amorce (une marqué avec un fluorochrome, Genset Oligo) pour SS-Bibl1, SS-Bibl18, MS53, Ma001, Ma018, Ma066 et Ma091 ou 0,8 µM de chaque amorce pour SS-Bibl20, SS-Bibl31, MS45 et MS47 ou 0,6 µM pour SS-Bibl4 et 2 µl d'extrait d'ADN. La PCR est alors réalisée sur une machine Gene Amp PCR System 2400 (Applied Biosystems). Le cycle PCR consiste en une phase de dénaturation initiale de 10 minutes à 95°C, suivie de 10 cycles commençant à 65°C pour Ma001, Ma018, 60°C pour Ma091, à 55°C pour Ma066 et terminant à une température de 10°C inférieure, puis 40 cycles (35 cycles pour Ma001, Ma018, Ma066, Ma091, 45 cycles pour SS-Bibl4, MS53) comprenant une phase de dénaturation de 15 secondes à 95°C, une phase d'hybridation de 15 secondes à 55°C (45°C pour Ma066, 50°C pour Ma091) et une phase d'élongation de 30 secondes à 72°C, et enfin une phase de 7 min à 72°C pour assurer l'extension complète.

Typage

Les produits PCR sont déposés sur un gel Long Ranger (Fric) à 5%. L'utilisation de marqueurs fluorescents (6-FAM pour les loci SS-Bibl1 SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl31, Ma066, HEX pour les loci SS-Bibl4, MS45, Ma018, et TET pour les loci MS47, MS53, Ma001, Ma091) couplée à un séquenceur automatique de type ABI PRISM™ 377 (Applied Biosystems) permet de combiner les amorces en deux jeux, chacun déposé sur une piste du gel. Les deux combinaisons utilisées sont : SS-Bibl1 + SS-Bibl18 + SS-Bibl20 + SS-bibl31 + MS53 + Ma091 et SS-Bibl4 + MS45 + MS47 + Ma001 + Ma018 + Ma066. La migration est réalisée pendant 3h à 2670 volts avec pour standard de taille ROX 350. Tous les gels sont finalement analysés à l'aide des logiciels Gene Scan 2.0 et Genotyper 2.0 (Applied Biosystem).

3.1.4. Protocole standard après 2002

Les dix microsatellites SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl-20, SS-Bibl31, MS45, MS47, MS53, Ma001, Ma091 ont été utilisés, et les microsatellites MS6 et MS56 ont été ajoutés.

Extraction

Pour chaque individu, 2,5 mm^3 de tissus sont découpés puis placés dans 1 ml d'une suspension de 5% de Chelex-100 (Bio-Rad) à base d'eau ultra pure. 14 µl de protéinase K ($20mg.l^{-1}$) sont ajoutés. Une fois vortexé, les échantillons sont alors placés au bain-marie à 56°C pendant 45 min, puis au bain-marie à sec à 94°C pendant 10 minutes. Les extraits sont alors centrifuger pendant trois minutes. Le surnageant est prélevé et stocké au congélateur jusqu'à amplification.

Amplification

Chacune des douze amplifications (une par microsatellite) est réalisée dans un volume réactionnel de 12 µl composé de 1X de tampon Taq (conforme au spécifications du fabricant, Invitrogen), 0,1 mM de chaque dNTP , 2,5 mM de $MgCl_2$ (excepté pour MS6, MS56 : 1,5 mM $MgCl_2$) ; 0,6 unité d'Euro Blue DNA polymerase (Invitrogen) (excepté pour MS6, MS56 : 0,5 mM d'Euro Blue DNA polymerase, Invitrogen) , 0,2 µM de chaque amorce pour MS6 et MS56 ou 0,4 µM de chaque amorce pour SS-Bibl1, SS-Bibl8, MS53, Ma001 et Ma091 ou 0,8 µM de chaque amorce pour SS-Bibl4, SS-Bibl20, SS-Bibl31, MS45 et MS47, une amorce étant marque avec un fluorochrome (Proligo) et 2 µl d'extrait d'ADN. La PCR est alors réalisée sur une machine PTC-100™ (MJ Research) ou une machine TGradient (Whatman Biometra). Le cycle PCR consiste en une phase de dénaturation initiale de 10 minutes à 95°C, suivie de 10 cycles commençant à 65°C pour Ma001, à 60°C pour Ma091, à 55°C pour Ma066 et terminant à une température de 10°C inférieure, puis 40 cycles (35 cycles pour Ma001, Ma091, 45 cycles pour SS-Bibl4, MS47, MS53) comprenant une phase de dénaturation de 15 secondes à 95°C, une phase d'hybridation de 15 secondes à 55°C (50°C pour Ma091) et une phase d'élongation de 30 secondes à 72°C, et enfin une phase de 7 min à 72°C pour assurer l'extension complète.

Typage

Les produits PCR sont déposés sur un gel Long Ranger (Fric) à 5%. L'utilisation de marqueurs fluorescents (6-FAM pour les loci SS-Bibl1 SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl31, MS6,

MS56, HEX pour les loci SS-Bibl4, MS45, et NED pour les loci MS47, MS53, Ma001, Ma091) couplée à un séquenceur automatique de type ABI PRISMTM 377 (Amersham Biosciences) permet de combiner les amorces en deux jeux, chacun déposé sur une piste du gel. Les deux combinaisons utilisées sont : SS-Bibl1 + SS-Bibl18 + SS-Bibl20 + MS45 + Ma001 + Ma091 et SS-Bibl4 + SS-bibl31 + MS47 + MS53 + MS6 + MS56. La migration est réalisée pendant 3h à 2670 volts avec pour standard de taille ROX 350. Tous les gels sont finalement analysés à l'aide du logiciel Megabace Genetic Profiler 1.5 (Amersham Biosciences).

3.1.5. Fiabilité des méthodes employées

Trois sources d'erreur de typage, associées aux microsatellites et causées par des problèmes d'amplification au cours de la PCR, sont aujourd'hui clairement identifiées. Il s'agit de l'existence d'allèles nuls, de faux homozygotes et de faux allèles. Les allèles nuls correspondent à des allèles non amplifiés durant la PCR suite à une mutation dans les séquences amorces. Les faux homozygotes résultent de l'amplification préférentielle d'un allèle. Enfin, les faux allèles apparaissent lorsque la PCR produit un allèle de taille différente de celle attendue. Faux homozygotes et faux allèles sont généralement causés par une quantité d'ADN insuffisante.

Goossens *et al.* (1998b) ont mis au point un protocole visant à quantifier puis limiter de tels biais. Ce protocole a consisté à tirer au hasard 50 individus parmi l'ensemble des échantillons disponibles, à réaliser sept extraits d'ADN à partir de un, trois et dix poils, à amplifier le locus SS-Bibl1 pour chacun de ces 21 extraits, et à typer chacun des 21 produits PCR ainsi obtenus pour chaque individu en suivant le protocole décrit en 3.3.1.2. Cette méthode permet de connaître avec certitude ($p > 0{,}999999$ d'après Taberlet *et al.* 1996) le génotype réel de chaque individu puis de quantifier l'occurrence de faux homozygotes et de faux allèles. Ces analyses ont permis de conclure à une fiabilité du typage de 99,71% pour des extraits d'ADN obtenus à partir de dix poils (Table 3.2).

L'utilisation par la suite d'extraits d'ADN fortement concentrés, obtenus à partir de tissu, a contribué à augmenter encore la fiabilité de l'information obtenue : 5% des individus ont subit l'ensemble du protocole décrit en 3.3.1.3 deux fois et aucune discordance entre les deux génotypes ainsi obtenus n'a été répertoriée.

Bien que la possibilité d'erreur de typage ne puisse être totalement éliminée, nous sommes confiants sur le fait que ces erreurs restent exceptionnelles et sur le fait qu'elles ne puissent nullement biaiser significativement les résultats obtenus par la suite.

Table 3.2. Quantité d'ADN et pourcentage d'erreurs obtenu au locus SS-Bibl1 en utilisant un poil, trois poils et dix poils pour 50 individus (35 individus hétérozygotes et 15 individus homozygotes) tirés au hasard dans l'échantillon disponible (repris de Goossens *et al.* 1998b).

		% d'erreur	
	1 poil	3 poils	10 poils
Quantité d'ADN (ng)	0,91	2,73	9,10
Type d'erreur			
PCR avec de faux homozygotes	35	12	1
% sur 245 PCR	14,29%	4,90%	0.41%
PCR avec de faux allèles	14	5	0
% sur 350 PCR	4,00%	1,43%	0,00%
Total des erreurs	49	17	1
% sur 350 PCR	14,00%	4,86%	0,29%

3.1.6. Propriétés des microsatellites utilisés

Seules les propriétés des microsatellites utilisés par la suite sont décrites ici, les analyses génétiques concernant le protocole mis en place durant ma thèse étant encore en cours. A l'heure actuelle, 253 individus sont typés pour cinq microsatellites: SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl31, SS-Bibl20, 148 individus sont typés pour trois microsatellites supplémentaires: MS45, MS47, MS53, et 98 individus sont typés pour quatre microsatellites de plus: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091.

Les propriétés des microsatellites, obtenus sur tous les individus typés avec le logiciel CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998; Slate *et al.* 2000b), sont présentés dans la table 2.3. Des tests, réalisés avec le logiciel GENEPOP 3.3 (Raymond et Rousset 1995), et visant à vérifier l'état d'équilibre d'Hardy-Weinberg et l'absence de déséquilibre gamétique ont été conduits sur l'ensemble des individus dominants. Seuls les individus dominants ont été utilisé afin d'éliminer les biais dus à la structuration en famille de la population étudiée, tous les individus dominants étant regroupés afin d'assurer une taille d'échantillon appropriée (N = 69 pour SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl31, N = 31 pour MS45, MS47, MS53, N = 11 pour Ma001, Ma018, Ma066, Ma091). Ces tests ont permis d'établir que tous les loci utilisés sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg ($p > 0,05$) et d'écarter l'existence de déséquilibre gamétique entre les loci utilisés ($p > 0,05$).

Table 3.3. Propriétés des 12 microsatellites utilisés. Contenu d'information polymorphique (CIP): probabilité de polymorphisme à un locus, calculé à partir du nombre d'allèles et de leur fréquence respective dans la population.

Locus	SS-Bibl1		SS-Bibl4		SS-Bibl18		SS-Bibl20		SS-Bibl31		MS45		MS47		MS53		Ma001		Ma018		Ma066		Ma091	
	allèle	Freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq	allèle	freq
	100	0,151	175	0,112	138	0,014	206	0,012	167	0,456	109	0,376	178	0,033	135	0,144	306	0,107	296	0,199	235	0,587	163	0,117
	102	0,192	179	0,002	142	0,004	208	0,225	169	0,312	111	0,565	182	0,184	143	0,465	308	0,612	298	0,801	245	0,413	171	0,148
	104	0,001	187	0,001	144	0,349	216	0,383	171	0,191	113	0,060	184	0,208	145	0,390	310	0,280					173	0,046
	106	0,496	189	0,168	146	0,135	218	0,289	173	0,041			186	0,190									176	0,194
	108	0,001	191	0,687	148	0,370	220	0,091					188	0,357									178	0,367
	112	0,122	193	0,029	150	0,128							190	0,022									180	0,010
	114	0,036											192	0,006									182	0,117
Nbr d'allèles	7		6		6		5		4		3		7		3		3		2		2		7	
Nbr d'individus typés	499		496		499		499		499		246		245		246		98		98		98		98	
CIP	0.637		0.445		0.655		0.658		0.593		0.432		0.720		0.529		0.465		0.268		0.367		0.746	

3.2. Les analyses de paternité

3.2.1. Procédure d'exclusion

Tout d'abord, le génotype de chacun des jeunes d'une même portée est comparé avec le génotype de la femelle dominante. Dans tous les cas, la maternité de la femelle a été confirmée. Ensuite, la femelle dominante étant considérée comme la mère de la portée, le génotype du mâle dominant est alors utilisé afin de confirmer ou de rejeter sa paternité. Si aucune incompatibilité allélique n'est décelée entre le génotype du mâle dominant et le marmotton, la paternité du mâle dominant est confirmée et le marmotton est considéré comme jeune intra-paire. A partir du moment où une incompatibilité allélique est mise en évidence entre le génotype du mâle dominant et le marmotton, la paternité du mâle dominant est rejetée et le marmotton est considéré comme jeune hors-couple. Le génotype de chaque jeune hors-couple est alors comparé au génotype de tous les mâles sexuellement matures présents dans la population. Deux types de jeunes hors-couple peuvent ainsi être distingués : un jeune hors-couple intra-groupe possède un génotype compatible avec celui d'un subordonné mâle du groupe familial alors qu'un jeune hors-couple extra-groupe possède un génotype incompatible avec celui de chacun des subordonnés mâles du groupe. Le père réel d'un jeune extra-pair extra-groupe peut donc être identifié comme inconnu. Enfin, une portée comprenant uniquement des jeunes intra-paires est qualifiée de portée intra-paire, celle comprenant uniquement des jeunes hors-couple est qualifiée de portée hors-couple et celle comprenant à la fois des jeunes intra-paires et hors-couple est qualifiée de portée mixte.

3.2.2. Fiabilité de la méthode employée

Tout d'abord, la probabilité moyenne d'exclusion, définie comme la probabilité d'exclure un mâle choisi au hasard comme père d'un jeune également choisi au hasard connaissant le génotype du jeune et de sa mère, varie entre 0,93 pour les individus typés à cinq loci et 0,99 pour les individus typés à douze loci (Table 3.4). Cette probabilité moyenne d'exclusion très élevée garantie que la probabilité de faussement déclarer un jeune comme intra-paire alors qu'il est hors-couple est marginale (0,07 pour un individu typé à cinq loci et >0,01 pour un individu typé à douze loci).

Table 3.4. Probabilité moyenne d'exclure un mâle choisi au hasard comme père d'un jeune également choisi au hasard connaissant le génotype du jeune et de la mère pour chacun des 12 loci et pour chacune des combinaisons de loci utilisés.

Locus	Probabilité moyenne d'exclusion
SS-Bibl1	0,447
SS-Bibl4	0,272
SS-Bibl8	0,457
SS-Bibl20	0,457
SS-Bibl31	0,385
MS45	0,249
MS47	0,536
MS53	0,319
Ma001	0,273
Ma018	0,134
Ma066	0,184
Ma091	0,577

Combinaison de loci	Probabilité moyenne d'exclusion
Individus typés pour 5 loci SS-Bibl1 + SS-Bibl4 + SS-Bibl8 + SS-Bibl20 + SS-Bibl31	0,926
Individus typés pour 8 loci SS-Bibl1 + SS-Bibl4 + SS-Bibl8 + SS-Bibl20 + SS-Bibl31 + MS45 + MS47 + MS53	0,979
Individus typés pour 12 loci SS-Bibl1 + SS-Bibl4 + SS-Bibl8 + SS-Bibl20 + SS-Bibl31 + MS45 + MS47 + MS53+ Ma001 + Ma018 + Ma066 + Ma091	0,995
Tous les individus	0,986

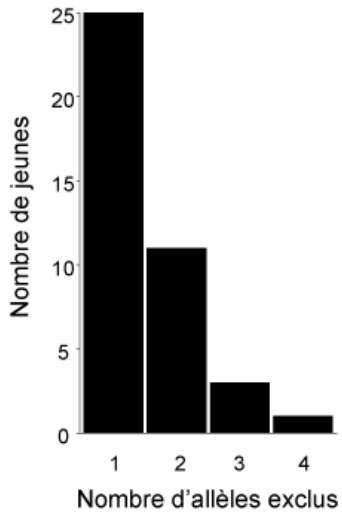


Figure 3.4 Distribution du nombre d'allèles permettant de définir un jeune comme hors-couple.

Ensuite, même si la majorité des exclusions de paternité est basée seulement sur une incompatibilité allélique entre le marmotton et le mâle dominant (Figure 3.4), nous pouvons être confiants sur le fait que la probabilité de faussement déclarer un jeune comme exta-paire alors qu'il est intra-paire est également marginale. En effet, la procédure de génotypage est fiable (section 3.3.1.5) et la probabilité d'une erreur de génotypage due soit à la présence d'allèle nul ou de faux allèles n'excède pas 0,003. Le fait qu'aucune femelle dominante n'ait été

exclue comme mère de ses jeunes supposés (235 couples mère-jeune), confirme que la présence d'allèle nul peut être rejetée comme explication des incompatibilités alléliques observées. De plus, même si la présence d'un nouvel allèle suite à une mutation peut conduire à une incompatibilité allèlique entre un jeune et son père réel, le taux moyen de mutation des loci microsatellites est estimé à $1.67x10^{-4}$ par génération chez la marmotte alpine (Rassmann *et al.* 1994) et ne peut en aucun cas expliquer le grand nombre de jeune hors-couple rencontré dans notre étude (Partie III, Chapitre 2). En effet, compte tenu du nombre de marmottons typés et du nombre de loci pour lesquels ils ont été typés, 0,5 jeunes sont attendus avoir été faussement identifiés comme hors-couple suite à une mutation.

PARTIE III

RESULTATS

Chapitre 1

Genetic diversity-fitness correlation revealed by microsatellite analyses in European alpine marmots (*Marmota marmota*)

Sommaire

1. Introduction 145

2. Materials and methods 147
   2.1. Study site and population 147
   2.2. Juvenile survival 148
   2.3. Non-genetic terms 148
      2.3.1. Cohort (categorical variable, two levels) 148
      2.3.2. Territory quality (categorical variable, two levels) 149
      2.3.3. Body condition (continuous variable) 149
      2.3.4. Sex (categorical variable, two levels) 149
      2.3.5. Helpers (categorical variable, two levels) 150
   2.4. Molecular markers and genetic terms 150
   2.5. Statistical modelling of survival 151
   2.6. Underlying mechanisms of GDFC 152

3. Results 152
   3.1. Preliminary analyses 152
   3.2. Modelling juvenile survival 153
   3.3. Underlying mechanisms of GDFC 154

4. Discussion 156
   4.1. Non-genetic factors 156
   4.2. Occurrence of a GDFC 157
   4.3. Underlying mechanisms of GDFC 157
   4.4. Conclusion 158

A. Da Silva, G. Luikart, N.G. Yoccoz, A. Cohas & D. Allainé (2005) Genetic-fitness correlation revealed by microsatellite analyses in European alpine marmots (*Marmota marmota*). Conservation genetics, 7: 371-382.

Abstract

The relationship between individual genetic diversity and fitness-related traits are poorly understood in the wild. The availability of highly polymorphic molecular markers, such as microsatellites, has made research on this subject more feasible. We used three microsatellite-based measures of genetic diversity, individual heterozygosity H, mean d^2 and mean d^2outbreeding to test for a relationship between individual genetic diversity and important fitness trait, juvenile survival, in a population of alpine marmots (*Marmota marmota*), after controlling for the effects of ecological, social and physiological parameters that potentially influence juvenile survival in marmots. Analyses were conducted on 158 juveniles, and revealed a positive association between juvenile survival and genetic diversity measured by mean H. No association was found with mean d^2 and with mean d^2outbreeding. This suggests a fitness disadvantage to less heterozygous juveniles. The genetic diversity-fitness correlation (GDFC) was somewhat stronger during years with poor environmental conditions (*i.e.* wet summers). The stressful environmental conditions of this high mountain population might enhance inbreeding depression and make this association between genetic diversity and fitness detectable. Moreover the mating system, allowing extra pair copulation by occasional immigrants, as well as close inbreeding, favours a wide range of individual genetic diversity (mean H ranges from 0.125 to 1), which also may have facilitated the detection of the GDFC. The results further suggest that the observed GDFC is likely to be explained by the 'local effect' hypothesis rather than by the 'general effect' hypothesis.

Keywords

heterozygosity, inbreeding, juvenile survival, *Marmota marmota*, microsatellites

1. Introduction

The relationship between individual genetic variability and fitness, or more often fitness-related traits, has long been of interest to evolutionary and conservation biologists (Allendorf and Leary 1986; Houle 1989; Lacy 1993; Mitton 1993; David 1998; Hansson and Westerberg 2002; Coltman and Slate 2003). Because of the difficulty of obtaining pedigrees in the wild, studies commonly use molecular markers to measure multilocus heterozygosity, in order to infer individual inbreeding coefficients. This approach examining the association between marker heterozygosity and fitness traits is sometimes termed genetic diversity–fitness correlation (GDFC) approach. The strength of GDFCs in the wild is still debated. Studies reporting negative results exist (Rowe and Beebee 2001; Duarte *et al.* 2003) and may be underrepresented because of publication bias in favour of positive results. On the other hand, many recent studies report a correlation between heterozygosity at neutral microsatellite markers and individual fitness-related traits such as survival (Coltman *et al.* 1998; Coulson *et al.* 1998, 1999; Rossiter *et al.* 2001; Markert *et al.* 2004), reproductive success and recruitment (Slate *et al.* 2000a; Hoglund *et al.* 2002; Foerster *et al.* 2003; Hansson *et al.* 2001, 2004; Hoffman *et al.* 2004; Markert *et al.* 2004; Seddon *et al.* 2004), and disease resistance (Coltman *et al.* 1999). In a meta-analysis, Coltman and Slate (2003) found that positive associations between neutral marker heterozygosity and traits or components of individual fitness were common but weak.

In addition to the controversy over the strength or existence of GDFCs, the underlying mechanisms causing GDFCs are also still debated. Three hypotheses currently prevail (Hansson and Westerberg 2002): first, under the direct effect hypothesis, selection acts directly on the markers to induce GDFC; because microsatellites are thought to be selectively neutral (Queller *et al.* 1993; Jarne and Lagoda 1996; but see Kashi and Soller 1999) GDFCs detected by microsatellites are unlikely caused by direct effects. Second, in partially inbred populations, multilocus heterozygosity (MLH) at marker loci might reflect variation in the individual inbreeding coefficient (Weir and Cockerham 1973). Under this general effect hypothesis (Weir and Cockerham 1973; David 1998), a GDFC is generated as a result of effects of homozygosity at loci distributed genomewide (Hansson and Westerberg 2002; Slate *et al.* 2004). Third, MLH at marker loci may reflect heterozygosity at overdominant or dominant fitness trait loci in linkage disequilibrium (LD) with them (Hansson and Westerberg 2002; Slate et al. 2004). Under this local effect hypothesis (Hill and Robertson 1968; Otah 1971; David 1998), a GDFC can arise because heterozygosity will tend to be the same both at marker and at fitness loci in the local chromosomal vicinity (Slate *et al.* 2004).

Until recently, GDFCs were mostly attributed to inbreeding depression effects (*i.e.* the general effect hypothesis). Balloux *et al.* (2004) and Slate *et al.* (2004) revealed that molecular metrics are often only weakly correlated with individual inbreeding coefficients (*f*), suggesting that correlations between MLH and fitness might require a new interpretation (Pemberton 2004). If multilocus heterozygosity shows limited power to detect variance in inbreeding, the most parsimonious explanation for studies reporting GDFC would be the local effect hypothesis rather than the general effect hypothesis (Balloux *et al.* 2004; Slate *et al.* 2004), unless the population shows particular patterns (such as strong inbreeding, for example through selfing or strong population structure and/or high levels of polygyny) (Balloux et al. 2004). Recently, substantial linkage disequilibrium has been found in vertebrates (Reich et al. 2001; McRae *et al.* 2002), and the local effect hypothesis has received some support as in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* (Hansson *et al.* 2001, 2004). Analyses were conducted with dyads of full siblings of which only one individual survived to adult age. This ensured that each member of a pair had the same *f*, and allowed to exclude the general effect hypothesis. Hansson *et al.* (2001, 2004) thus revealed that recruited individuals showed significantly higher MLH than their non recruited siblings.

This study has two aims. First, we investigate GDFC in the alpine marmot, *Marmota marmota*, using the classical measure of heterozygosity (H), and measures introduced by Coulson *et al.* (1998, 1999) (d^2 and d^2outbreeding). GDFC remains difficult to investigate in the wild, and few studies have considered ecological variables in their analysis. However, there is some evidence that GDFC may be related to the harshness of the environment (Danzmann *et al.* 1988; Dudash 1990; Borsa *et al.* 1992; Audo and Diehl 1995; Meagher et al. 1997; Crnokrak and Roof 1999; Lesbarrères *et al.* 2005). In this context, the alpine marmot is particularly interesting because populations occur in high alpine meadows, and must cope with a harsh climate and occasionally stressful conditions. Moreover, the mating system of alpine marmots is socially monogamous, but extra pair paternity (EPP) occurs frequently (in about 33% of litters, Goossens *et al.* 1998a). Extra pair males often come from other groups or populations, which could increase genetic diversity among individuals, and hence the power to detect GDFC. Then, we tested the prediction that a GDFC would be detected in our population, particularly during stressful years. For that, we investigated for the relationship between juvenile survival, a major fitness-related trait in this species (Farand *et al.* 2002) and individual genetic diversity after controlling for the effects of ecological, social and physiological parameters assumed to potentially influence juvenile survival. Hence, the conclusions reached here will have practical use, and particularly for the management of fragmented population or endangered other marmot species, such as *Marmota vancouverensis* or

M. menzbieri, that are relatively more difficult to study.

Second, we investigate more specifically the underlying mechanism of GDFC in our population. We tested the local effect hypothesis using the same approach as Hansson *et al.* (2001, 2004): in alpine marmots, litters of 3–6 juveniles are common, it is then possible to compare surviving and not surviving full-sibs, and to check if survivors have higher genetic diversity. We also tested the general effect hypothesis using Balloux *et al.*'s analytical approach (2004), based on the principle that if average heterozygosity reflects *f*, then the heterozygosity of loci within an individual should be correlated.

2. Materials and methods

2.1. Study site and population

The study site is in La Sassière Nature Reserve, in the eastern part of the Vanoise National Park in the French Alps. The elevation is about 2300 m and the climate is typical of high alpine areas. From 1990 to 2004, alpine marmots were caught from the beginning of April to the end of July during a minimum of 45 days a year. Marmots were trapped using two-door, live-capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis* and placed near the entrance of the main burrow of each group allowing captured individuals to be assigned to a family group. Once caught, individuals were tranquillised with Zolétil 100 (0.1 $ml.kg^{-1}$) and individually marked with a numbered ear tag and a transponder (model ID100, Trovan™, Germany) injected under the skin of the neck for permanent individual recognition. Each individual trapped was sexed, aged, weighed, and measured for morphological variables such as body length. From 1992 to 1997, hairs were collected, and since 1998, tissue biopsies were used for genetic analyses.

The composition of 20 family groups was assessed from capture-recapture data on 607 trapped individuals from 1992 to 2002, and from intensive observations from April to July with 10-50X binoculars and 20-60X telescopes from a distance of 80-200 m. Each group was observed on average 1 h per day for a minimum of 30 h per year. For each group, the number of yearlings, 2-year-olds and adult individuals of each sex and their social status were recorded. Individuals were classified as yearlings, 2-year-olds or adult individuals from their size. The sex was determined from ano-genital distance. Each year, we recorded the date and the litter size at emergence. Virtually all emerged juveniles were trapped within three days after emergence (Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004). Despite social monogamy of *Marmota marmota*, extra pair copulations (EPC) occurred, and approximately 20% of juveniles would be born from EPC (Goossens *et al.* 1998a). Males implicated in EPC are from other groups or other populations.

Indeed, the population studied is not isolated, and exchanges of individuals occur between neighbouring populations (Goossens *et al.* 2001).

2.2. Juvenile survival

Juvenile survival (*i.e.* survival from birth to 1 year) was determined as the proportion of juveniles still present as yearlings in the family group, the spring one year after birth. Juvenile survival was estimated from field observations and from capture-recapture data. The number of yearlings is a reliable indicator of juvenile survival because dispersal does not occur before 2-years-old, except in very rare cases (Arnold 1990a; Perrin *et al.* 1993). Trapping effort was important and the mean recapture rate of yearlings was 0.92 (Farand *et al.* 2002). Non-recaptured yearlings were sometimes identified from visual observation and from counts of number of yearling alive in the family group. Juveniles that were known to have been killed following territory take-overs by new males and those of unknown fate were not included in the analyses.

2.3. Non-genetic terms

To examine GDFC, it might be necessary to correct for potential confounding non-genetic factors. Non-genetic factors may include both environmental and individual characteristics. Because the deleterious effects of homozygosity may be more apparent under stressful conditions (Danzmann *et al.* 1988; Dudash 1990; Borsa *et al.* 1992; Audo and Diehl 1995; Meagher *et al.* 1997; Crnokrak and Roof 1999; Lesbarrères *et al.* 2005), we considered two environmental factors: the cohort and the territory quality. We considered two individual characteristics: the sex and the body condition, and a social factor: the presence of helpers.

2.3.1. Cohort (categorical variable, two levels)

Cohorts from 1991 to 2000 were considered. Farand *et al.* (2002) showed that the only environmental factor to which juvenile survival seemed to be sensitive was summer rainfall. Wet summers induce stressful climatic conditions because juveniles spend less time feeding and thus gaining weight. We have used "Météo France" data (France weather service), on daily readings of precipitation at the Tignes station (elevation, 1800 m high), the nearest station to our study site (7 km to the reserve). Because precipitation increases with altitude (Ozenda 1985), data from Tignes station underestimated precipitation at our study site. However the Tignes station is in the same valley system as the study site and therefore accurately reflects annual weather variability. We separated years into two groups ('good' years and 'bad' years), based on summer precipitation. The median (2.8 $mm.day^{-1}$ over the period July-September) was used to determine the two

groups: good=dry years (1990, 1991, 1992, 1993, 1995 and 1997), with a mean summer rainfall lower than the median, and bad=wet years (1994, 1996, 1998, 1999 and 2000), with a mean summer rainfall greater than the median. Using cohort as a categorical covariate helped investigating interactions with genetic variables.

2.3.2. Territory quality (categorical variable, two levels)

The quality of each territory was estimated from the date of snowmelt because early snow melt favoured early access to food resources (Bibikov 1996; Schwartz *et al.* 1998). During two years, photographs of each territory were regularly taken during May and June. Territories were then ranked according to the date at which 20% of the surface territory was accessible (no more covered by snow), and also, 50%, 75%, and 100%. For each territory, the ranks for the four percentages were summed, and the sum was used as a proxy of territory quality. Again, to keep large sample size, the 19 territories were divided into two groups: "high quality" territories (12 territories) and "poor quality" territories (7 territories). Territories of high quality had a sum lower than 40, whereas those of low quality had a sum from 55 to 84.

2.3.3. Body condition (continuous variable)

The juvenile body condition was the residual of the multiple regression of juvenile body mass on body size, age, sex and litter size. Body condition thus corresponded to body mass corrected for (i) structural size effect, and (ii) the difference in date of capture among individuals, and (iii) sexual dimorphism (Allainé *et al.* 1998), and (iv) the trade-off between size and number of juveniles (Allainé *et al.* 1998). Body size was the body length from head to tail. Age was determined from the date of emergence from the natal burrow. A positive residual indicated a juvenile in relatively good condition whereas a negative residual indicated a juvenile in relatively poor condition.

2.3.4. Sex (categorical variable, two levels)

Because the alpine marmot is primarily monogamous (Goossens *et al.* 1998a), the juvenile survival is expected to be independent of the sex of individuals (see also analyses of Farand *et al.* 2002). Indeed, many studies on mammals found a correlation between sexual dimorphism and sexual bias in survival. The sex investigating more energy in development (generally males) would suffer higher mortality, (Clutton-Brock *et al.* 1982; Loison 1995; Jorgenson *et al.* 1997; Van Horne *et al.* 1997). Consequently, a sexual bias in survival should be preferentially found in polygynous species in which sexual dimorphism is important (Promislow 1992).

2.3.5. Helpers (categorical variable, two levels)

The presence of helpers (subordinate males) in the hibernaculum was found to be an important factor for juvenile winter survival, probably because they actively warm juveniles (Arnold 1993) and facilitate thermoregulation (Allainé *et al.* 2000; Allainé and Theuriau 2004). For a given year, each group was encoded by 1 (helpers presence) or by 0 (helpers absence).

2.4. Molecular markers and genetic terms

We typed 187 individuals (101 males and 86 females) at up to 9 microsatellites: SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SSBibl31 (Klinkicht 1993) and MS45, MS47, MS53 (Hanslik and Kruckenhauser 2000). PCR amplification conditions in *Marmota marmota* are described, for SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SS-Bibl31 in Goossens *et al.* (1998a) and for MS45, MS47, MS53 in Hanslik and Kruckenhauser (2000). Amplified fragments were loaded on 5% Long Ranger polyacrylamide gel and electrophoresis was run for three hours on an automated sequencer ABI 377^{TM} (Applied Biosystems). Microsatellite patterns were examined with Genotyper v2.0 (Applied Biosystem).

Tests for deviation from Hardy–Weinberg proportions and linkage disequilibrium between markers were implemented using GENEPOP v3.3 (Raymond and Rousset 1995). Tests were performed using all dominant adults (to avoid bias due to family group structure) and on all cohorts gathered (to ensure adequate sample size). The analyses of SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SS-Bibl31, were conducted on 69 dominant adults (cohorts from 1992 to 2000); whereas analyses of MS45, MS47 and MS53 were conducted on 31 dominant adults (cohorts from 1997 to 2000), because these markers are only recently used in our population (*i.e.* less individuals are typed with them and older DNAs were no more available).

Three metrics of genome-wide diversity were used:

- H: mean individual heterozygosity. Individual heterozygosity is classically measured by the proportion of heterozygous loci.

In addition, we used two measures derived from mean d^2, i.e. the squared difference in number of repeat units between the two alleles of an individual at a microsatellite locus, averaged over all loci at which the individual was scored (Coulson *et al.* 1998):

- LD=$\log_{10}$ (mean d^2+1).
- LDO=$\log_{10}$ (mean d^2outbreeding+1) where mean d^2outbreeding is the mean d^2 score excluding homozygous loci (Coulson *et al.* 1999).

The distributions of mean d^2 and mean d^2outbreeding were right-skewed. Consequently and following Coltman *et al.* (1998) the logarithmic transformation was used to improve the spread of

the variables.

Assuming that microsatellites evolve under the stepwise mutation model (SMM) (Valdes *et al.* 1993), mean d^2 and mean d^2outbreeding provide a measure of the genetic distance between parental gamete genomes and appear particularly sensitive to outbreeding (Coulson *et al.* 1998, 1999). The fit of each locus distribution to expected distribution under three different mutation models, the SMM, the IAM (infinite allele model) and an intermediate two-phase model (TPM) was tested using the program BOTTLENECK (Cornuet and Luikart 1996). These analyses provide a test statistic, the Wilcoxon sign-rank test, for the probability that an observed allele distribution with a given heterozygosity (gene diversity) was generated under each of the three mutation models (SMM, IAM, TPM). Individuals were typed with approximately the same number of microsatellites (see Results). Hence, no standardisation transformation was necessary for measures of genetic diversity.

2.5. Statistical modelling of survival

We used generalized linear mixed models with the penalized quasi-likelihood (PQL) procedure (Breslow and Clayton 1993) and a binomial error to examine the terms that affected juvenile survival. GLMMs were appropriate for these analyses because data were not independent (McCullagh and Nelder 1989). Indeed, mothers may have several litters of one to seven juveniles, so we used litters nested within mothers as random terms (Steele and Hogg 2003).

(i) The significance of the genetic terms was first tested by fitting each genetic term separately and without non-genetic factors, into the model. Identically the significance of nongenetic terms was tested by fitting them separately and without genetic terms into the model.

(ii) Then the significance of genetic terms was assessed after taking into account potential effects of non-genetic factors on juvenile survival. In this approach, we selected a non-genetic minimal model as described by Coltman *et al.* (2001): All of the non-genetic terms were fitted into the model. The non-genetic full model was then reduced by removing each non-significant terms. Following reduction, the resulting model consisted of only significant term (the non-genetic minimal model). In order to test for an association between genetic diversity and juvenile survival after having corrected for non-genetic variables, genetic terms were fitted separately in the non-genetic minimal model. Interactions in the non-genetic model and between genetic and non-genetic terms (that remained in the non-genetic minimal model) were also assessed.

The significance of explanatory fixed (nongenetic and genetic) terms was assessed by their Wald statistics which are distributed as a χ^2.We used R 1.8.0 (Ihaka and Gentleman 1996) for all

analyses.

2.6. Underlying mechanisms of GDFC

To test for the local effect hypothesis we used the approach described by Hansson *et al.* (2001, 2004) applied to great reed warblers. Dyads of siblings marmots of which only one individual survived to one year were selected. Siblings within dyads were confirmed to have the same genetic parents (all litters with EPP - presence of mismatch with the social father - were excluded). We tested the differences in H, LD and LDO between siblings within dyads with two-tailed (non-parametric) Wilcoxon signed-rank test because the number of dyads was small.

To test for the general effect hypothesis, we randomly divided our sample of loci into two groups and asked whether the heterozygosity (H) of the first group across individuals was correlated with the heterozygosity (H) of the second group, as recommended by Balloux *et al.* (2004). Then by resampling the data we repeated the procedure many times to obtain a mean and a standard error for the correlation. All of the possible combinations with the eight microsatellites used were realised.

3. Results

3.1. Preliminary analyses

Analyses were performed on 158 juveniles (85 males and 73 females), because survival or identity of mother was undetermined for 29 juveniles in the initial sample of 187 individuals. About 54 litters bred by 27 mothers were considered. The sample size for each variable was 158, except for body condition (151 juveniles) and for the 'helpers presence' (140 juveniles). Mean juvenile survival rate was 0.705 and the range across years was 0.55 to 0.95.

Microsatellite analyses revealed that one locus, SS-Bibl25, deviated significantly from Hardy-Weinberg proportions (deficit of heterozygotes, P=0.0015, see Table 1.1); perhaps due to non amplifying (null) allele. Further analyses, conducted with all typed juveniles, revealed that at this locus, mean heterozygosity was only 0.094 (SE=0.023, n=101) for males, and 0.622 (SE=0.404, n=86) for females. This locus was therefore excluded from all analyses. Hence analyses were conducted with eight microsatellites. A total of 66% of juveniles were successfully typed on 8 microsatellites and 34% on 7 microsatellites.

There was no evidence for allelic disequilibrium between any loci ($p>0.05$ for all pairs of loci). Mean H was 0.54±0.035, and ranged from 0.125 to 1; mean d^2 was 1.1026±0.133 and ranged from 0.3 to 1.9, and mean d^2outbreeding was 1.365±0.112 and ranged from 0.7 to 2.1.

Tests of mutation model (BOTTLENECK analyses) showed that the distribution of the 8 microsatellites included into the analyses did not depart from the distribution expected under the SMM model (p=0.25, n=158). On the contrary it departed from distribution expected under the two other models (IAM: p=0.0039, n=158, TPM: p=0.004, n=158).

Table 1.1. Polymorphism characteristics of microsatellite loci used to type juvenile marmots.

Locus name	Na	Size range (bp)	Ho	He	HWE	Mean d^2
SS-Bibl11	6	100–114	0.61	0.65	0.10	26.12
SS-Bibl14	6	175–193	0.51	0.52	0.67	45.75
SS-Bibl18	6	138–150	0.68	0.71	0.06	11.46
SS-Bibl20	5	206–220	0.29	0.29	0.99	28.21
SS-Bibl25	5	145–155	0.41	0.62	0.0015	1.82
SS-Bibl131	4	167–173	0.25	0.32	0.14	5.29
MS45	3	109–113	0.52	0.59	0.54	2.25
MS47	7	178–190	0.68	0.74	0.07	11.81
MS53	3	135–145	0.52	0.61	0.09	15.28

PCR amplification conditions in *Marmota marmota* are described, for SS-Bibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl25, SS-Bibl31 in Goossens *et al.* (1998a) and for MS45, MS47, MS53 in Hanslik and Kruckenhauser (2000). Na: number of alleles; Ho: observed Heterozygosity; He: unbiased expected heterozygosity (Nei 1978); HWE: significance level of deviation in expected genotype frequencies from Hardy-Weinberg expectation calculated by Fisher's exact test (Raymond and Rousset 1995).

3.2. Modelling juvenile survival

When considered separately, sex (χ^2=1.22, p=0.27), nor territory quality (χ^2=0.11, p=0.73), nor juvenile body condition (χ^2=0.44, p=0.50) affected juvenile survival. The cohort significantly affected juvenile survival (χ^2=7.97, p=0.0086). In particular, juvenile survival was higher during dry years ('good' years, mean survival=0.88) than during wet years ('bad' years, mean survival=0.62). The presence of helpers affected juvenile survival (χ^2=5.45, p=0.02); mean juvenile survival appeared to be higher when helpers were present (0.76 vs. 0.59). However, when all the non-genetic terms were considered together, the "cohort" was the only non-genetic term significantly associated with juvenile survival (Table 2). The "cohort" was consequently the unique factor included into the minimal non-genetic model.

Genetic factors were also considered separately and alone. In this case, H showed a positive association with juvenile survival (χ^2=5.04, p=0.026), whereas no significant association was

found with LD (χ^2=2.57, p=0.11), and with LDO (χ^2=1.32, p=0.25).

To assess the influence of genetic factors after taking into account the effect of non-genetic terms, we built three models by adding each of the three genetic terms (H, LD and LDO) separately into the non-genetic minimal model (i.e. with the factor "cohort"). H affected juvenile survival significantly (χ^2=5.74, p=0.018). This disadvantage to homozygous individuals was stronger during bad "years", with an interaction between the "cohort" and H (χ^2=3.31, p=0.036, one-tailed test). No association appeared between LD and juvenile survival or between LDO and juvenile survival (Table 1.2).

Table 1.2. Generalised linear mixed model of juvenile survival.

Model terms	Wald statistic (χ^2)	Coefficient (SE)	p-value	Direction of associations
Non-genetic terms				
Cohort	7.97	2.29 (±0.814) df=27	0.0086	Better survival during 'good' years
Sex	1.40	0.44 (±0.373) df=99	0.23	
Territory quality	0.006	0.07 (±0.970) df=27	0.93	
Birth weight	0.60	0.0026 (±0.003) df=96	0.44	
Helpers	2.11	0.93 (±0.64) df=23	0.15	
Genetic terms				
H	5.74	2.90 (±1.212) df=99	0.018	Disadvantage to homozygotes
LD	2.55	0.909 (±0.585) df=99	0.10	
LDO	1.04	0.657 (±0.642) df=99	0.31	

Sample Size=158. The significance of each genetic and non-genetic term is assessed taking into account for the factor "cohort".

3.3. Underlying mechanisms of GDFC

We tested if one particular locus significantly influenced our results. We fitted, separately, d^2 and H values based on each individual locus, and mean d^2 and H scores calculated by omitting a single locus, in the selected non-genetic model (Table 1.3). Significant associations were found between survival and H values of MS45 (p=0.017, χ^2 =5.838), SS-Bibl20 (p=0.034, χ^2=4.615) and SS-Bibl131 (p=0.019, χ^2=5.666). However, when MS45, SS-Bibl20 and SS-Bibl131, were excluded (each one separately), P-values were less than 0.10 (with H scores respectively: without MS45, p=0.078, χ^2=3.158; without SS-Bibl20 p=0.002, χ^2=9.826; and without SS-Bibl131, p=0.089, χ^2=2.933). Moreover, when MS45, SS-Bibl20 and SS-Bibl131 were all excluded at the same time, the P-value for H score was still less than 0.1 (p=0.075, χ^2=3.12). These results indicated that these three loci (and particularly MS45 and SSBibl131) have certainly a

predominant influence on our results but, globally most or all the loci seemed to play a role in the final result. When omitting the other loci (one at a time), association between H and juvenile survival was always significant (Table 1.3). Analyses with d^2 revealed that when the d^2 value was based on each individual locus, a significant association appeared with MS45 (p=0.003, χ^2=9.264), and when we excluded loci one by one no association was found significant.

We were able to define 17 dyads of juveniles after having excluded litters with EPP and litters where all juveniles died or survived. Surviving individuals showed not significantly higher H (p=0.57, n=17) nor LD (p=0.85, n=17) nor LDO (p=0.89, n=17) than their non surviving siblings.

The correlation between H based on one half of the genetic markers and H based on the other half on the 8 microsatellites used was calculated 35 times by resampling the data (all combinations were considered). The mean correlation coefficient was 0.081 (95% CI=0.070-0.091).

Table 1.3. An evaluation of the influence of individual loci on the model of the relationship between heterozygosity, mean $d^2$and juvenile survival.

Locus name	H: loci considered one by one		d^2: loci considered one by one	
	p-value	Wald Statistic (χ^2)	p-value	Wald Statistic (χ^2)
MS45	0.0179	5.838	0.003	9.264
MS47	0.311	1.038	0.742	0.108
MS53	0.201	1.659	0.306	1.055
SS-Bibl11	0.098	2.777	0.889	0.019
SS-Bibl14	0.117	2.495	0.164	1.960
SS-Bibl18	0.484	0.493	0.405	0.699
SS-Bibl20	0.034	4.615	0.957	0.003
SS-Bibl131	0.019	5.666	0.613	0.257
MS45	0.078	3.158	0.556	0.348
MS47	0.034	4.574	0.521	0.415
MS53	0.028	4.951	0.367	0.819
SS-Bibl11	0.038	4.383	0.446	0.584
SS-Bibl14	0.036	4.488	0.501	0.455
SS-Bibl18	0.003	9.150	0.488	0.483
SS-Bibl20	0.002	9.826	0.516	0.423
SS-Bibl131	0.089	2.933	0.563	0.335

In the first part of the table we fitted, separately, d^2 and H values based on each individual locus. In the second part, mean d^2 and H scores were calculated by omitting a single locus. The significance of each genetic term is assessed taking into account for the factor "cohort" (i.e. fitted in the non-genetic minimal model). Sample Size=158.

4. Discussion

We tested for a relationship between individual genetic diversity and fitness in alpine marmots, when non-genetic (ecological, social and physiological) confounding effects were taken into account. Fitness was measured by juvenile survival, an important component of in this species (Farand *et al.* 2002).

4.1. Non-genetic factors

The survival of juveniles was not affected by their sex. This result was expected for a primarily monogamous species without sexual dimorphism in size (Promislow 1992).

Surprisingly, the "body condition" did not affect juvenile survival. One possible explanation is that body condition measured a few days after weaning reflected more maternal condition than the critical body condition just before hibernation (Armitage *et al.* 1976). Another possibility is that body condition is weakly related to survival (Allainé *et al.* 1998; Wood and Armitage 2002) probably because of the importance of social thermoregulation (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000). The best way to address this question would be to weigh juveniles just before hibernation, when they are unfortunately particularly difficult to trap.

Territory quality was evaluated by the date of snow melt and, consequently, of access to food which influences fat reserves (Bibikov 1996; Schwartz *et al.* 1998). Contrary to our expectation, territory quality did not affect juvenile survival. It is possible that food quality (polyunsaturated fatty acids, Geiser and Kenagy 1987; Florant *et al.* 1993) rather than access to food should be used to measure territory quality of alpine marmots (Mysterud *et al.* 2001).

The presence of helpers in family groups was shown to affect juvenile survival during winter (Allainé *et al.* 2000; Allainé and Theuriau 2004). In the present study, survival was considered over the first year of life (i.e. including survival during winter and summer). The effect of 'helpers presence' was significant when considered alone but no longer when considered with the 'cohort' effect. Likely, our dataset was not large enough to highlight an interaction between 'helpers presence' and 'cohort' effects. Indeed, the effect of the presence of helpers was decisive during stressful environmental conditions: during 'bad' years (mean survival was 0.52 in absence of helpers and 0.71 in presence of helpers), but not during good years (mean survival was 0.87 in

absence of helpers and 0.90 in presence of helpers).

As expected (Farand *et al.* 2002), juvenile survival was significantly associated with the "cohort", which includes climatic conditions (rainfalls). Juvenile survival was lower during wet summers, probably because of reduced efficiency in thermoregulation and access to food (juveniles stay within burrows during rainfalls).

4.2. Occurrence of a GDFC

Recent studies have suggested that ideal conditions to reveal GDFC require hundred or thousands individuals and more than 10 loci (Slate and Pemberton 2002; Coltman and Slate 2003). In spite of a relatively small sample size (n=158), and after controlling for the effect of non-genetic terms, our results revealed a GDFC when genetic diversity was measured by H. Hence our results suggest a disadvantage to homozygous individuals, particularly during stressful conditions (Danzmann *et al.* 1988; Dudash 1990; Borsa *et al.* 1992; Audo and Diehl 1995; Meagher *et al.* 1997; Crnokrak and Roof 1999; Lesbarrères *et al.* 2005). Several pro-cesses may enhance the range of individual genetic variability (H ranges from 0.125 to 1) making possible the detection of a GDFC in our population. First, virtually subordinates can disperse over long distances (greater than 13 km, Arnold 1993; Rassman *et al.* 1994). Consequently, mates may be from genetically differentiated populations. Second, some subordinates are philopatric and get dominance in their natal territory. Thus, some mates may be closely related (*e.g.* a dominant male can be replaced by his son, who will consequently mate with his mother). Finally, immigrant males implicated in EPC could have genotypes fairly distinct from local genotypes (Goossens *et al.* 1998a).

No association was found with LD and LDO. In recent studies, d^2 measures appeared less correlated with fitness than H measures (Hedrick *et al.* 2001; Slate and Pemberton 2002), and theoretical results (Tsitrone *et al.* 2001; Goudet and Keller 2002) have postulated that conditions where fitness should be more closely related with d^2 than with H are limited and remain to be clearly identified (admixture for example). Such conditions seem not to be met in our study where only H was associated with juvenile survival.

4.3. Underlying mechanisms of GDFC

Analyses of the individual contribution of each locus revealed that MS45 and SS-Bibl131 had a strong influence on the results. We can hypothesize that these loci are located near genes and reflect mainly the heterozygosity of these genes through linkage disequilibrium (Hill and Robertson 1968; Otah 1971; David 1998), which remains to be confirmed. However the GDFC

we found cannot be fully explained by these two microsatellites, and seems to be affected by most or all microsatellites. To better test the local hypothesis, we considered dyads of siblings (and hence showing the same *f*), as suggested by Hansson *et al.* (2001; 2004). Surviving juveniles were not more heterozygous than their dead counterparts. Thus, the local hypothesis is poorly supported. However, we were able to consider only 17 dyads, and our results may have suffered from a lack of statistical power. Finally to test the general hypothesis we investigated whether heterozygosity (H) at half of the loci was correlated with heterozygosity at the other half, as recommended by Balloux *et al.* (2004). The heterozygosity-heterozygosity correlation found in the data was significantly different from zero, indicating a possible genome wide effect (Pemberton 2004), but remained low (mean =0.081). We then conclude that the general effect, if it occurred in our population, is limited. It seems likely that the underlying mechanism of the observed GDFC is linkage disequilibrium as suggested by recent studies (Balloux *et al.* 2004; Hansson *et al.* 2004b; Pemberton 2004; Slate *et al.* 2004), rather than inbreeding depression. However, further analyses with more dyads are required to clearly test the two hypotheses.

4.4. Conclusion

This study provides evidence for a positive influence of genetic diversity on juvenile survival in the European Alpine marmot, *Marmota marmota*. These results have been obtained after controlling genetic analyses for ecological variables such as results could have very practical management implications and could be generalised to other marmot species. We suggest that genetic factors should be considered, along with non-genetic factors, in the management of fragmented or endangered species such as *Marmota vancouverensis* or *M. menzbieri,* two species that are relatively difficult to study. Moreover, considering our species, EPC with males from adjacent populations could have major impact on the population by increasing offspring heterozygosity and fitness and then by reducing potential effects of inbreeding (mating between relatives). Management of alpine marmots should consider monitoring and maintaining connectivity among populations.

Chapitre 2

Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice

Sommaire

1. Introduction....161

2. Materials and methods....162
   2.1. Study site and field methods....163
   2.2. Paternity analysis....163
   2.3. Individual genetic diversity and pairwise relatedness....166
   2.4. Characteristics of dominant pairs....166
   2.5. Modelling extra-pair paternity....167
   2.6. Comparison between pair and extra-pair mates....167

3. Results....168
   3.1. Genetic paternity analysis....168
   3.2. Characteristics of dominant pairs....168
   3.3. Modelling extra-pair paternity....169
   3.4. Who sired EPY?....170
   3.5. Comparison between pair and extra-pair mates....170

4. Discussion....170
   4.1. Genetic mating system....170
   4.2. Social setting and EPP....171
   4.3. Female mate choice and EPP....173

5. Addendum....175
   5.1. Materials and Methods....175
   5.2. Results....175
   5.3. Discussion....177
      5.3.1. Male-male competition: a determinant of opportunities for EPC....177
      5.3.2. Female mate choice: another determinant of EPC....178

A. Cohas, N. G. Yoccoz, A. Da Silva, B. Goossens, D. Allainé (2006) Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice. Behavioral Ecology and Sociobiology 59, 597-605

Abstract

Extra-pair paternity (EPP) can be influenced by both social setting and female mate choice. If evidence suggests that females try to obtain extra-pair copulations (EPCs) in order to gain genetic benefits when mated to a homozygous and/or to a related male, females may not be able to choose freely among extra-pair mates (EPMs) as the social mate may constrain female access to EPMs. In this study, we investigated, first, how EPP depended on social setting and specifically on the number of subordinate males in the family group in a highly social and monogamous mammal, the alpine marmot. Second, we investigated how EPP depended on female mate choice for genetic benefits measured as male mate-heterozygosity and within-pair relatedness. Our results reveal, first, that EPP depended on the social setting, increasing with the number of subordinate males. Second, EPPs were related to relatedness between mates. Third, EPMs were found to be more heterozygous than within-pair males. Thus, social setting may constrain female choice by limiting opportunities for EPC. However, after accounting for social confounding factors, female choice for genetic benefits may be a mechanism driving EPP in monogamous species.

Keywords

constrained-female hypothesis, heterozygosity, mating system, microsatellite, relatedness, inbreeding, good genes

1. Introduction

The occurrence of extra-pair paternities (EPPs) among monogamous species is well documented (for a review, see Griffith *et al.* 2002) and has led to a distinction between social and genetic mating systems (Birkhead *et al.* 1987). owever, the pattern and the evolutionary causes of EPP are still under investigation (Jennions and Petrie 2000; Zeh and Zeh 2001; Griffith *et al.* 2002), especially for mammalian species (Wolff and Macdonald 2004).

For EPP to occur, females should have opportunities for extra-pair copulations (EPCs). In highly social and monogamous species, social setting can greatly influence these opportunities. Indeed, the availability of extra-pair mates (EPMs) may depend on the ability of the dominant male to monopolize breeding (Gowaty 1996a; Westneat and Stewart 2003). Dominant males may monopolize breeding by controlling their female partner through mate guarding and/or by driving away potential EPMs (Johnsen *et al.* 1998; Hoi Leitner *et al.* 1999). Since such potential EPMs are subordinate males, dominant males must expend more effort to monopolize breeding as the number of subordinates increases (Shellman Reeve and Reeve 2000). Thus, when the number of subordinates present in the social group increases, the dominant's control over within-group and extra-group males as well as mate guarding decrease. Consequently, females may get free access to EPMs, and EPP occurrence is expected to increase (Peters *et al.* 2001; Richardson and Burke 2001; Double and Cockburn 2003).

If the opportunity for EPC exists, females may seek EPC whenever two assumptions are fulfilled (Slagsvold and Dale 1994; Jennions and Petrie 2000). First, the choice of the social mate must have been constrained, leading to the necessity for the female to adjust the quality of its partner. Second, an EPM of sufficiently higher quality than the pair mate must be available. Field studies indicate that females then can actively seek EPC (Westneat and Stewart 2003 for a review), and there is considerable evidence that they do so for genetic benefits (*e.g.* Kempenaers *et al.* 1997; Richardson *et al.* 2001; Foerster *et al.* 2003). Three main genetic benefits have been proposed:

(a) Female preference for good genes. A female may seek EPC when mated to a male of poor quality, and EPMs should exhibit phenotypic characteristics signalling the possession of good genes.

(b) Female preference for genetic compatibility (Zeh and Zeh 1996; Brown 1997). Assuming that heterozygosity at key or at many loci correlates with survival (*e.g.* Coulson *et al.* 1998; Marshall and Spalton 2000; Slate *et al.* 2000a; Foerster *et al.* 2003) and with traits favoured in mate choice (Brown 1997; Ditchkoff *et al.* 2001a; Hansson and Westerberg 2002), females may choose dissimilar EPMs to promote offspring heterozygosity (Brown 1997; Foerster *et al.* 2003).

However, females may be unable to assess genetic similarity and may base their choice on average male heterozygosity, a feature that enhances the likelihood of producing competitive heterozygous offspring (Brown 1997).

(c) Female preference for genetic diversity (Williams 1975). In an unpredictable environment, females may benefit from producing genetically different offspring.

Under the latter two hypotheses, we expect that females are more likely to seek EPC when mated to a homozygous and/or to a related male, two features that reduce the likelihood of producing competitive and diverse offspring (Brown 1997).

In this paper, we investigated how EPP depended on the social setting (i.e. number of subordinate males) and on female choice (i.e. male characteristics) in a highly social and monogamous mammal: the alpine marmot *Marmota marmota*. Alpine marmots live in family groups composed of a dominant pair, subordinates, yearlings and juveniles of the year, and all family members share a common home range and hibernate together (Arnold 1990b; Perrin *et al.* 1993; Allainé 2000). Only one litter is raised in the family group during a given year. The alpine marmot is particularly appropriate for our purpose because -although socially monogamous- EPP is known to occur (Arnold 1990a; Goossens *et al.* 1998a). Indeed, although dominant females monopolize reproduction (Goossens *et al.* 1998a) through physiological suppression of subordinate reproduction (Hacklander *et al.* 2003), dominant males are unable to monopolize breeding, and EPP occurs in about one third of litters (Goossens *et al.* 1998a). Finally, heterozygosity at the set of microsatellites studied positively correlates with juvenile survival, especially under harsh conditions (Da Silva *et al.* 2005).

Here, we first re-examined the genetic mating system of the alpine marmot using 12 polymorphic microsatellite loci. Second, we investigated whether the number of subordinate males within the family groups was a determinant of EPP. Third, we analysed the pattern of EPM choice. Because no correlation was found between male characteristics and the probability of being cuckolded (Goossens *et al.* 1998a), we hypothesised that females did not seek EPC for good genes, and tested the predictions that (a) EPP should be more frequent when the within-pair male is homozygous and/or related to the female and (b) extra-pair fathers should be more heterozygous and/or less related to the female. Fourth, we investigated whether subordinate males -either related or not related to the dominants- sired extra-pair young.

2. Materials and methods

2.1. Study site and field methods

The study site was located at 2,350 m a.s.l. in La Grande Sassière Nature Reserve, Vanoise National Park (French Alps, 45°29'N, 6°59'E). It covered 40 ha of open meadows characterized by alpine vegetation.

From 1990 to 2002, alpine marmots were caught from the beginning of April to the end of July for a minimum of 45 days a year. Marmots were trapped using two-door, live capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis* and placed near the entrance of the main burrow of each group, allowing captured individuals to be assigned to family groups. Once caught, individuals were tranquillized with Zolétil 100 (0.1 ml kg^{-1}) and individually marked. All individuals received a numbered ear tag and a transponder (model ID100, Trovan, Germany) for permanent individual recognition. In addition, a piece of coloured plastic was attached to one ear and the fur was dyed for rapid identification in the field. For genetic parentage analysis, hair samples (before 1998) and skin biopsies made using a biopsy punch (after 1998) were collected on all trapped individuals.

The composition of 20 family groups was assessed from capture-recapture data and from intensive observations with 10×50 binoculars and 20×60 telescopes from a distance of 80-200 m, depending on the topography. On average, each group was observed 1 h/day for a minimum of 30 h/year. One-hour sessions were randomly distributed during periods of activity, from 8.00 a.m. to 12.00 a.m. and from 5.00 p.m. to 9.00 p.m. For each group, the number of yearlings, 2-year-olds and adult individuals of each sex and their social status were recorded. Individuals were classified as yearlings, 2-year-olds or adult individuals from their size. Finally, scent-marking behaviour (Bel *et al.* 1999) and aggressive interactions allowed us to identify dominant individuals. The date and the size of litters emerging from the natal burrow were carefully monitored from additional daily observations.

2.2. Paternity analysis

Details of the DNA microsatellite characteristics and methods are given in Goossens *et al.* (1998a), Hanslik and Kruckenhauser (2000) and Da Silva *et al.* (2003) and are only briefly presented here. Two hundred and fifty three individuals were typed at five microsatellite loci: SSBibl1, SS-Bibl4, SS-Bibl18, SS-Bibl20, SS-Bibl31 (Klinkitch 1993); 148 individuals trapped more recently were typed for the original five, plus three additional microsatellite loci: MS45, MS47, MS53 (Hanslik and Kruckenhauser 2000); and the last 98 individuals trapped after 2000 were typed for the previous eight and four more loci: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091 (Da Silva *et al.* 2003). The characteristics of the microsatellites (Table 2.1) were obtained for all typed

Table 2.1. Characteristics of the 12 microsatellites used in the parentage analyses. Polymorphic information content: probability of polymorphism at a locus, calculated from the number of alleles and their respective allele frequencies in the population. Average exclusion probability: probability of excluding a randomly chosen candidate parent from parentage of an arbitrary offspring, given the offspring and mother genotypes.

Locus	SS-Bib111		SS-Bib14		SS-Bib18		SS-Bib120		SS-Bib131		MS45		MS47		MS53		Ma001		Ma018		Ma066		Ma091		Across all loci			
	allele	Freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	allele	freq	**Individuals typed for 5 loci**	**Individuals typed for 8 loci**	**Individuals typed for 12 loci**	**All individuals**
	100	0.151	175	0.112	138	0.014	206	0.012	167	0.456	109	0.376	178	0.033	135	0.144	306	0.107	296	0.199	235	0.587	163	0.117				
	102	0.192	179	0.002	142	0.004	208	0.225	169	0.312	111	0.565	182	0.184	143	0.465	308	0.612	298	0.801	245	0.413	171	0.148				
	104	0.001	187	0.001	144	0.349	216	0.383	171	0.191	113	0.060	184	0.208	145	0.390	310	0.280					173	0.046				
	106	0.496	189	0.168	146	0.135	218	0.289	173	0.041			186	0.190									176	0.194				
	108	0.001	191	0.687	148	0.370	220	0.091					188	0.357									178	0.367				
	112	0.122	193	0.029	150	0.128							190	0.022									180	0.010				
	114	0.036											192	0.006									182	0.117				
Nbr of alleles	7		6		6		5		4		3		7		3		3		2		2		7		**5.60**	**4.38**	**4.08**	**4.58**
Nbr of individuals typed	499		496		499		499		499		246		245		246		98		98		98		98		**499**	**246**	**98**	**499**
Polymorphic information content	0.637		0.445		0.655		0.658		0.593		0.432		0.720		0.529		0.465		0.268		0.367		0.746		**0.598**	**0.571**	**0.530**	**0.544**
Average exclusion probability	0.447		0.272		0.457		0.457		0.385		0.249		0.536		0.319		0.273		0.134		0.184		0.577		**0.926**	**0.979**	**0.995**	**0.996**

individuals with CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998; Slate *et al.* 2000b). Tests of Hardy-Weinberg equilibrium and of linkage disequilibrium were performed using GENEPOP 3.3 (Raymond and Rousset 1995) on dominant adults to avoid bias due to family structure and on all cohorts pooled to ensure adequate sample size (N=69 for SS-Bibl8, SS-Bibl4, SS-Bibl31, SS-Bibl20 and SS-Bibl11; N=31 for MS45, MS47 and MS53; N=11 for Ma001, Ma018, Ma066 and Ma091). They neither departed from Hardy-Weinberg equilibrium (all ps>0.05) nor showed linkage disequilibrium (all ps>0.05).

Genotyping allowed us to confirm maternity by the dominant female in each case and then to test if the dominant male was the sire. If no allelic incompatibility was observed between the genotype of a young and that of the dominant male, the young was assigned to the dominant male and was considered a within-pair young (WPY). For 16 litters (representing 28 young), some of the young could also be assigned to a subordinate male. However, since all young of the litter can be assigned to the dominant male, we considered these young as WPY for the sake of parsimony. We excluded the dominant as the father, and we considered the young as extra-pair young (EPY) if at least one allelic incompatibility was recorded. The EPY genotype was then compared to the genotype of all sexually mature males of the population. We then distinguished two types of EPY. A within-group EPY had a genotype compatible with the genotype of a subordinate male in the group. An extragroup EPY had a genotype incompatible with those of all subordinate males of the family group. Consequently, the true father of an extra-group EPY may be identified or unknown. Litters composed only of WPY were recorded as within-pair litters, those composed only of EPY were extrapair litters, and those containing both WPY and EPY were mixed litters.

Although many exclusions of paternity were based only on one difference between the genotype of the young considered and its potential father (Fig. 2.1), we can be confident in paternity assignments for several reasons. We were sure not to misclassify a young as within-pair when it was a true EPY because the average probability of excluding a male as the father given that the mother was known was high, varying from 0.926 when considering individuals typed at five loci to 0.995 for individuals typed at 12 loci (Table 2.1). We can also be confident that we did not misclassify a young as extra-pair when it was in fact a true WPY. Indeed, we can discard the possibility of genotype error, as genotyping individuals using DNA extracted from hair has been proven to give highly reliable and repeatable genetic profile for this species, with genotyping error due to null allele and false allele occurring at a rate below 0.002% (Goossens *et al.* 1998b). The absence of null alleles was further confirmed by the fact that none of the dominant females was excluded as the mother of its putative offspring (235 mother–offspring pairs). Finally, even if the

occurrence of a novel allele may also result from mutation processes, the microsatellite loci average mutation rate, estimated to be 1.67×10^{-4} per generation in M. marmota (Rassmann *et al.* 1994), cannot explain the high number of EPY observed in our study (Table 2.2). Indeed, given the number of offspring typed and the number of loci for which they were typed, only 0.5 offspring would be expected to result from mutation.

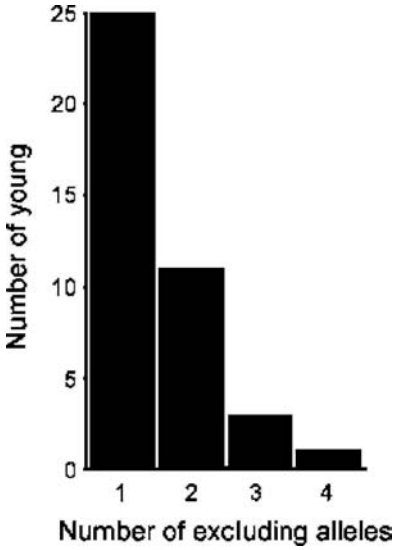


Figure 2.1. Distribution of the number of EPY alleles that did not match the genotype of the putative father.

2.3. Individual genetic diversity and pairwise relatedness

Since not all individuals were typed for the same number of loci, we used standardized individual heterozygosity (SH) measured as the proportion of heterozygous loci divided by mean heterozygosity of typed loci (Coltman *et al.* 1999). We used IDENTIX 1.0 software (Belkhir *et al.* 2002) to compute three estimators of relatedness: Queller and Goodnight's estimator (Rqg, Queller and Goodnight 1989), Lynch and Ritland's estimator (Rlr, Lynch and Ritland 1999) and Identity (I, Belkhir *et al.* 2002). We present only results with Queller and Goodnight's estimator because estimates of the three estimators were very close (Rqg vs I: r = 0.94, Rqg vs Rlr: r = 0.89 Rlr vs I: r = 0.81) and the results found with the two other estimators were similar.

2.4. Characteristics of dominant pairs

We calculated and compared the relatedness of all possible pairs in the population (excluding two-year-old individuals because they rarely reproduced -one case out of 224 in 12 years) to the relatedness of the observed dominant pairs. The same individuals occurred in different pairs, and therefore, pairs could not be assumed to be independent. We therefore

bootstrapped the males within years 2,000 times. We used the repetitions of a given male between years since turnover of individuals between years was high and possible pairs differed greatly between years. Bootstrapping males instead of males within years gave similar results. We then compared the mean relatedness of observed dominant pairs and of possible pairs obtained from each bootstrap sample.

We used linear mixed models to compare heterozygosity between dominant and potentially reproductive males (Pinheiro and Bates 2000). Heterozygosity was the response variable; year, type of individual (dominant or potentially reproductive) and their interaction were fixed terms; and the individual was the random factor since some individuals were present in several years. Heterozygosity was log-transformed to satisfy the assumption of homogeneity of variance.

2.5. Modelling extra-pair paternity

We investigated the effect of fixed terms on the occurrence of EPP. To account for repeated measures (17 pairs were present for 2–5 years in the dataset), we used generalized estimating equations (GEE) (Diggle *et al.* 2002). This procedure is likely to be more robust (as compared to generalized mixed models) because it makes broad hypotheses about data structure, and is particularly adapted to departures from normality and small sample sizes within clusters (Carlin *et al.* 2001). Thus, we used GEE (Liang and Zeger 1986; Zeger and Liang 1986) with the pair as the clustering factor. We chose an exchangeable correlation matrix specifying the same correlation between all observations of a same cluster (Horton and Lipsitz 1999). We used GEE with the same link and variance function as in a logistic regression (i.e. logit link and variance given by a binomial distribution) to examine the effects of the number of subordinate males in the family group, within-pair relatedness, male-mate standardized heterozygosity and their interactions on the occurrence of EPP. The significance of fixed terms was assessed using the robust z statistics of parameter estimates (Diggle *et al.* 2002).

2.6. Comparison between pair and extra-pair mates

We were able to identify nine EPMs. This allowed us to investigate whether subordinate males sired EPYand to test whether cuckolded males were more homozygous and/or more related to their females than EPMs. For this, we considered all cases where at least one EPY had been identified and both parents and EPM were known. As the sample was very small (N=9), we used non-parametric Wilcoxon paired and binomial tests.

All statistical analyses were performed using R 1.8.1 software and the gee library (R Development Core Team 2003). Unless otherwise stated, all tests were two-tailed, the level of significance was set to 0.05, and parameter estimates are given ±SE.

3. Results

3.1. Genetic paternity analysis

Thirty-six (15.9±2.3%) of the 235 offspring were extrapair, and 21 (30.9±5.6%) litters contained at least one EPY (Table 2.2). The mean number of EPY in these litters was 1.71±1.31, with 47.6±10.9%, 33.3±10.3% and 19.1±8.6% of the litters containing one, two and three EPY respectively. The number of EPY per litter was not randomly distributed (*i.e.* did not follow a Poisson distribution) either among all litters (Kolmogorov–Smirnov test: χ^2=9.56, df =3, p=0.02) or among litters containing at least one EPY (Kolmogorov–Smirnov test: χ^2=51.86, df =2, p<0.001).

No litters were fathered by more than two males. Among the 21 litters containing EPY, 18 (85.7±7.6%) were fathered by two males, one of which was always the dominant male (Table 2.2). The three (14.3±7.6%) remaining litters were exclusively fathered by an extra-pair male. Nevertheless, the three totally cuckolded dominant males sired young in other years.

Table 2.2. Distribution of the different kinds of offspring among the different types of litters.

		WPY	EPY		Total
			WG-EPY	EG-EPY	
Young from	Within pair	161 (47)	-	-	161 (47)
	Mixed litter	38 (18)	4 (2)	25 (16)	67 (18)
	Extra pair litter	-	6 (2)	1 (1)	7 (3)
Total		199 (65)	10 (4)	26 (17)	235 (68)

WPY: within-pair young. EPY: extra-pair young. WG-EPY: within-group extra-pair young. EG-EPY: extra-group extra-pair young. Numbers of litters are given in brackets.

3.2. Characteristics of dominant pairs

The mean genetic relatedness between partners within dominant pairs (0.214, CI 95% [0.212; 0.216]) was significantly higher than between possible partners in all possible pairs (0.009, CI 95% [0.008; 0.010]), the difference in relatedness between dominant pairs and possible pairs

obtained from bootstraps being 0.205 (CI 95% [0.203;0.207]). The mean heterozygosity of dominant males (1.29±0.37) did not differ (χ^2=422.56, df =414, p=0.35) from the heterozygosity of other reproductive males in the population (1.06±0.35).

3.3. Modelling extra-pair paternity

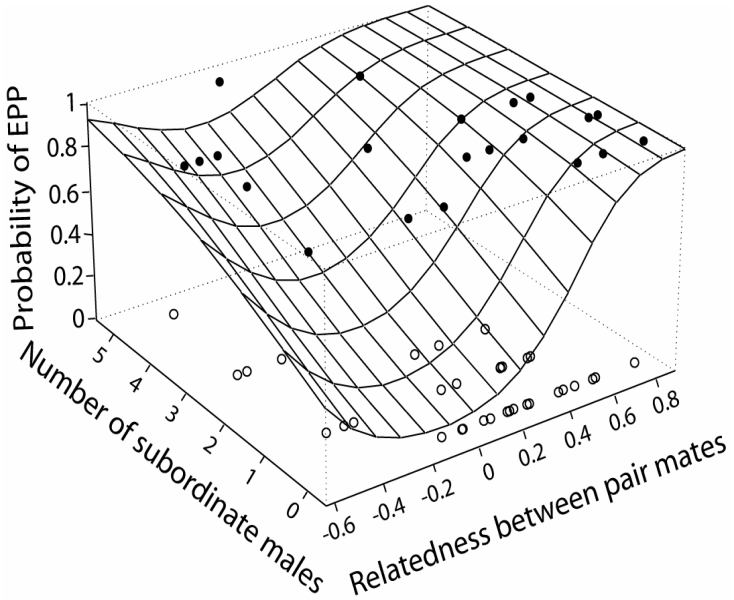


Figure 2.2. Occurrence of EPP as a function of both the number of adult subordinate males present in the family group and relatedness between the pair mates. The black circles represent observed data greater than predicted values, the open circles represent observed data lower than predicted values, the surface represents the fitted model.

Only families in which both parents and all offspring were known and typed were considered. Thus, the dataset included 322 individuals (87 adults and 235 offspring born to 68 litters, Table 2.2). The occurrence of EPP increased with the number of subordinate males in the family group; no EPP occurred when subordinate males were absent from the group, while nearly all males were cuckolded when more than four subordinate males were present. The occurrence of EPP depended on a quadratic effect of relatedness with the sexual partner. Consequently, EPP were frequent when relatedness was either very high or very low and reached a minimum when relatedness equalled to zero (Table 2.3, Fig. 2). The occurrence of EPP did not depend on male heterozygosity (Table 2.3).

Table 2.3. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the occurrence of EPP.

	Coefficients	Standard error of coefficients	p-value
Number of subordinate males	0.534	0.260	0.039*
Male heterozygosity	-1.345	1.079	0.213
Relatedness of pair	1.841	2.705	0.496
(Relatedness of pair)^2	7.175	2.316	0.002*

*significant values at the 0.05 level

3.4. Who sired EPY?

No male from a neighbouring group, regardless of social status, was identified as an EPM. Of the nine identified EPMs, six were subordinate group-members and three were transient individuals. Subordinate EPMs were not related to the dominant female or the dominant male, except in one case in which the brother of the dominant male sired several offspring. Among the 36 EPY from complete families, 10 (27.8±7.5%) were born to withingroup EPMs and 26 (72.2±7.5%) were inferred to be born to extra-group EPMs. Four (19.0±8.6%) of the 21 litters containing at least one EPY were fathered by a withingroup subordinate male, and 17 (81.0±8.6%) were fathered by a transient individual (Table 2.2).

3.5. Comparison between pair and extra-pair mates

The nine EPMs we identified were not less closely related to the female than the within-pair males (EPM median= -0.19 vs within-pair mate [WPM] median=0.04, z=0.24, N=9, p=0.81; binomial test: $n_{successes}$=3, N=9, p=0.51), nor were they more likely to be optimally related to the female (with a relatedness close to 0) than the pair-male (absolute value of the difference between the pair and 0: EPM median=0.27 vs WPM median=0.41, z=0.24, N=9, p=0.81; binomial test: $n_{successes}$=4, N=9, p=1). However, EPMs were more heterozygous than WPMs (EPM median=1.35 vs WPM median=0.67, z=2.55, N=9, p=0.01; binomial test: $n_{successes}$= 9, N=9, p=0.004).

4. Discussion

4.1. Genetic mating system

Our results are consistent with Goossens *et al.* (1998a) and confirm that the genetic mating system of the alpine marmot clearly departs from that expected in a monogamous social system. Although monogamy predominates, polyandry is not rare and EPP often occurs (30.9±5.6% of litters contained EPY, and 15.9±2.3% of young were EPY).

4.2. Social setting and EPP

Among monogamous mammals, social setting and particularly the presence of subordinate males may determine the rate of EPP. Indeed, EPP is rare among species living in solitary pairs (*Peromyscus californicus*, Ribble 1991; *Rhinolophus sedulus*, Heller *et al.* 1993; *Madoqua kirkii*, Brotherton *et al.* 1997; *Hypogeomys antimena*, Sommer and Tichy 1999; for a counter-example, *Proteles cristatus*, Richardson 1987) but frequent among species living in extended families (*Peromyscus polionatus*, Foltz 1981; *Canis simensis*, Sillero-Zubiri *et al.* 1996; *Lycaon pictus*, Girman *et al.* 1997; *Cheirogaleus medius*, Fietz *et al.* 2000).

Our results confirm that social setting influences EPP in the alpine marmot. Specifically, in our study, EPP rarely occurred when few subordinate males were present.
However, as the number of subordinates increased, EPP occurrence increased (see also Arnold *et al.* 1994). Dominant males may reduce EPP occurrence by preventing female access to EPMs (Peters *et al.* 2001; Richardson *et al.* 2001; Double and Cockburn 2003). Preventing access to EPMs can be achieved through both direct control of potential EPMs (i.e. its own subordinates, dominant or subordinate males of neighbouring groups, and transient individuals, Slagsvold and Dale 1994) and mate guarding (Johnsen *et al.* 1998; Hoi Leitner *et al.* 1999; Shellman Reeve and Reeve 2000).

In alpine marmots, the dominant male exerts some control of subordinates reproduction by suppressing their reproductive functions through aggressive behaviour (Arnold and Dittami 1997). We can therefore tentatively conclude that as the number of competitors within a family increases, dominant males have to expend more effort to monopolize breeding (Shellman Reeve and Reeve 2000) and that consequently, the probability that a subordinate reproduces increases. However, subordinate males rarely sired EPY in this study -only 5.9±2.8% of litters and 4.3±1.3% of young were fathered by a subordinate male of the cuckolded dominant (see also Arnold 1990a, Arnold *et al.* 1994, Goossens *et al.* 1998a)—and EPP was mainly due to extragroup males. We therefore suggest that as the number of subordinate males increased, dominant males expended more time and energy keeping control over subordinates and consequently lost control over males from outside the family and/or became unable to guard their mate (mate guarding being costly, Komdeur 2001; Matsubara 2003; Plaistow *et al.* 2003). This hypothesis is all the

more plausible because subordinate males only seldom participate in the defence of the territory in alpine marmots (Arnold and Dittami 1997). Males from outside the family may therefore not encounter any greater difficulty entering a territory as the number of subordinate males increases. Dominants and subordinates of neighbouring groups were never identified as EPMs, confirming the control of subordinates by dominants. Because we trapped virtually all the dominants of the study site, we can reasonably conclude that dominant males do not engage in EPC. Dominant males likely face a trade-off between ensuring paternity and territory defence within their own family and seeking EPCs. It seems that seeking EPC and being dominant are mutually exclusive strategies. Transient individuals therefore appear to be the best candidates to sire EPY, as suggested by Arnold *et al.* (1994). In agreement with this hypothesis, transients sired 11.6±2% of young in no less than 25±5.2% of litters.

In the alpine marmot, the presence of subordinate males during hibernation increases survival of both offspring (Arnold 1990b; Allainé *et al.* 2000; Grimm *et al.* 2003; Allainé and Theuriau 2004) and dominants through social thermoregulation (Arnold 1990b). The presence of subordinate males thus increases the fitness of the dominant male (usually the father of the offspring). Because subordinate males only warm related offspring (Arnold 1993), Arnold and Dittami (1997) concluded that subordinates related to the dominant male should preferentially benefit from staying incentive (reproduction through EPC, Emlen 1982). Surprisingly, among the few subordinate males that sired EPY within their family group, only one was related to the dominant male, the others being unrelated to either the dominant male and/or the dominant female. Three hypotheses may explain this pattern. First, subordinate dispersal entails high costs (Arnold 1993; Frey-Roos 1998) that are enhanced by the high density of our study population. Even if dominants have an interest in keeping subordinate males within the group, the strength of ecological constraints may allow reproductive concession to be null for all subordinates (Verhencamp 1983b). Second, if dominant males have a complete control of reproduction (optimal skew models), reproduction of related subordinates should be more heavily suppressed than for unrelated males (Kokko and Johnstone 1999; Reeve and Emlen 2000). Third, reproductive concessions made by dominant males may contradict female mate choice, leading to the absence of reproduction of the dominant female with subordinate males.

Nevertheless, participation of subordinate males to EPP may have been underestimated. Indeed, when the dominant male and a subordinate male could both be assigned as the father of a young, we assigned preferentially the young to the dominant male in our paternity analysis. Consequently, we may have slightly underestimated both the level of EPP and the participation

of subordinates, especially those highly related to the dominant male and thus sharing many alleles with him (brothers and sons).

4.3. Female mate choice and EPP

Thus, when social setting allows EPCs, females may engage in such copulations whenever two assumptions are fulfilled. First, the choice of the social mate must have been constrained, leading to the necessity for the female to adjust the quality of its partner through EPP (Slagsvold and Dale 1994; Jennions and Petrie 2000). Second, an EPM of sufficiently higher quality than the pair mate must be available (Shellman Reeve and Reeve 2000).

In the alpine marmot, female choice is likely to be constrained. Indeed, as in other territorial species where social status determines access to reproduction (*e.g.* Calf *et al.* 2003), female alpine marmots compete over territories rather than mates and mate with any male reaching dominance, even at the cost of their reproduction (infanticide as Bruce effect being common in alpine marmots; Coulon *et al.* 1995; Hacklander and Arnold 1999). Because subordinates become dominant in their natal territories or in the immediate neighbourhood in 22 and 53% of territories, respectively, (Frey-Roos 1998), relatedness between pair mates and heterozygosity of pair males may result more from dispersal pattern and determinism of dominance than from female choice. Thus, engaging in EPC could be a way for female alpine marmots to adjust the quality of the sexual partner.

Contrary to our prediction, EPP did not increase linearly with social mate heterozygosity or with relatedness between pair mates. Rather, our results suggest that female alpine marmots may engage in EPC to choose an EPM with an intermediate level of genetic similarity, allowing her to produce young having an optimal inbreeding/outbreeding level. Similar findings have been reported for pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* (Rätti *et al.* 1995). Thus, females avoid the adverse effects of inbreeding (Ralls *et al.* 1986, Blouin and Blouin 1988), but also avoid excessive outbreeding to keep locally adapted combinations of genes (Price andWaser 1979, Shields 1983). Evidence of inbreeding avoidance are numerous in alpine marmots. In our study population, testosterone levels of subordinate males decreased with dominant female relatedness but not with dominant male relatedness (Magnolon 1999), a pattern related to inbreeding avoidance also found in *Microtus ochrogaster* (Carter *et al.* 1986) and *Peromyscus leucopus* (Wolff 1992). Further, dispersion rates of subordinate females increased when they were related to the dominant male (Magnolon 1999). Finally, only one case involving a mother -son pair has been observed in 12 years of study, implying that incestuous mating is avoided.

The fact that females may engage in EPC to avoid inbreeding reconciles the expectation of Arnold and Dittami (1997), *i.e.* that sons of the dominant male are the best EPM candidates because their reproductive functions are not suppressed, with our results showing that the few subordinate males that sired EPY were not the sons of the dominant male. Indeed, whether dominant males conceded reproduction to their sons or not, dominant females may avoid mating with sons of the dominant male if they are relatives. Since subordinate males of a family group have a high probability of being the sons of the dominant female, due to the low turnover of females (mean residency 5.48±3.41 years, unpublished data), avoidance of mating with close relatives could greatly reduce the probability of subordinate males to be involved in EPP. Female choice for inbreeding avoidance may thus be an alternative explanation for the low percentage of subordinates and the high percentage of transient individuals that sired EPY, reconciling the observed pattern with the observation of Arnold and Dittami (1997) that reproductive inhibition by the dominant male is mainly directed towards non-sons.

Even if few subordinate males not related to the dominant female and a majority of transient individuals probably originating from distant populations sired EPY, the relatedness of EPM to the female was no closer to the optimal level than the relatedness of WPM. However EPMs were significantly more heterozygous than WPMs. It is possible that the comparison was done with a small sample, not representative of the social status of EPMs. Indeed, in this sample, 66.7 and 33.3% of individuals were subordinates and transient individuals, respectively, compared to 1.9 and 98.1% among all EPMs. Clearly, more data are needed to compare both the heterozygosity of EPMs and WPMs and the relatedness of EPMs and WPMs to the dominant female.

In conclusion, EPP did not occur (a) when the availability of a high-quality EPM was constrained either directly by mate control or indirectly by dominant male control of males of higher quality (*i.e.* in groups with few subordinate males and when the female was already paired to an optimally related male) and (b) when the necessity for EPP did not exist (i.e. when the female was already paired to an optimally related male). Therefore, female choice may interact with dominant male control of reproduction to drive EPP. We suggest that the social setting, particularly the number of subordinate males within alpine marmot family groups, constrains opportunities for EPC not by limiting the control of subordinates but by reducing the ability of the dominant male to control his mate and extragroup males. Further, we suggest that seeking EPC may be a mean by which female marmots can adjust the quality of their sexual partner and that female alpine marmots likely search for genetic benefits. However, to fully accept this genetic

quality hypothesis and to further assess the relative importance of relatedness and heterozygosity in female mate choice, a comparison of EPMs vs WPMs, which accounts for potential confounding social factors, is required. Finally, following the advice of Westneat and Stewart (2003), we advocate intensive behavioural field observations to determine the extent to which males can control female sexual activities and the extent to which females solicit EPC.

5. Addendum

5.1. Materials and Methods

We investigated the effect of fixed terms on the intensity (number and proportion of EPY within litters) of EPP. To account for repeated measures (17 pairs were present for two to five years in the dataset), we used generalized estimating equations (GEE) (Diggle *et al.* 2002). with the pair as the clustering factor. We chose an exchangeable correlation matrix specifying the same correlation between all observations of a same cluster (Horton and Lipsitz 1999).

In a first model, we used GEE with the same link and variance function as in a logistic regression (i.e logit link and variance given by a binomial distribution) to examine the effects of the number of subordinate males in the family group, pair-mates relatedness, male-mate standardized heterozygosity, and their interactions on the occurrence of EPY.

In two additional models, we also examined the fixed terms that respectively affected the proportion of EPY (logit link and variance given by a binomial distribution) and the number of EPY per litter (logarithm link and variance given by a Gamma distribution to account for the overdispersion, see Results, Venables and Ripley 2002). The fixed terms were the same as in the first model, plus litter size. The significance of fixed terms was assessed using the robust z statistics of parameter estimates (Diggle *et al.* 2002).

5.2. Results

Only families in which both parents and all offspring were known and typed were considered. Thus, the dataset included 322 individuals (87 adults and 235 offspring born to 68 litters, Table 2.2). The occurrence of EPP increased with the number of subordinate males in the family group. The effect of relatedness with the sexual partner on occurrence of EPP was not linear but quadratic, occurrence of EPP being high when relatedness was either very high or very low and decreasing with intermediate relatedness until reaching a minimum for a relatedness equal to zero (Table 2.3, Figure 2.2). The occurrence of EPP did not depend primarily on male

heterozygosity (Table 2.2) but slightly tended to be very low whatever the male heterozygosity when few subordinate males were present and tended to increase only among less heterozygous males when the number of subordinate males increased (Table 2.4).

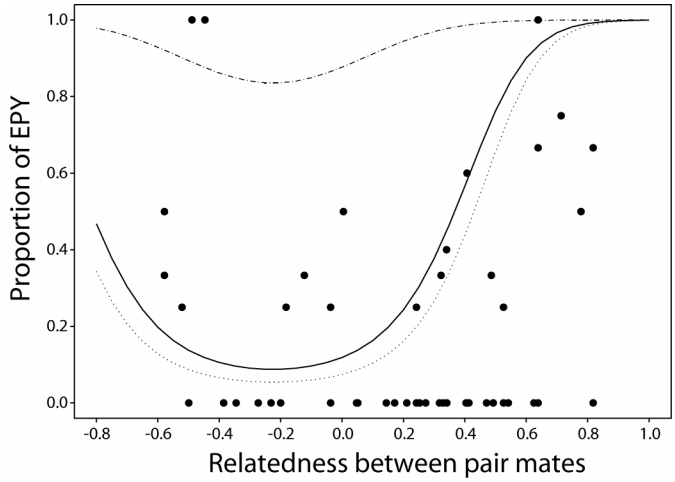


Figure 2.3. Proportion of EPY per litter as a function of the relatedness between pair mates. The black circles represent observed data, the solid, dotted and dashed lines represent respectively the fitted model for the mean value of male heterozygosity and of number of adult subordinate males in the family group, for the maximum value of male heterozygosity and the minimum value of the number of adult subordinate males in the family group, for the minimum value of male heterozygosity and the maximum value of the number of adult subordinate males in the family group.

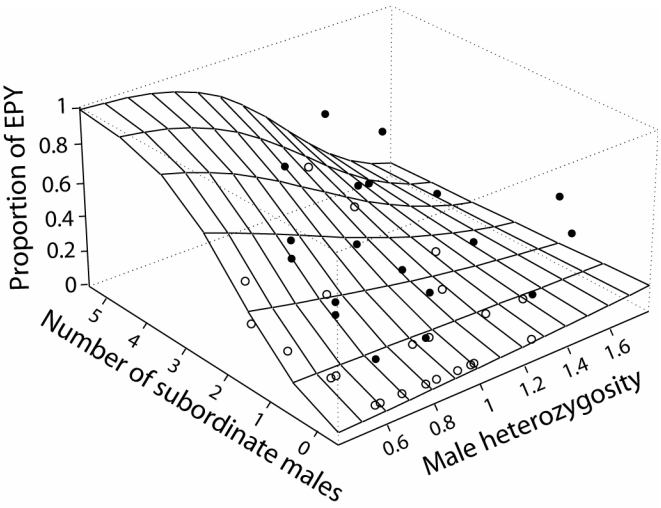


Figure 2.4. Proportion of EPY per litter as a function of male heterozygosity and of the number of adult subordinate males present in the family group. The black circles represent observed data lower than predicted values, the open circles represent observed data greater than predicted values, the surface represents the fitted model for the mean value of relatedness between pair mates.

Both the proportion of EPY and the number of EPY per litter followed again a quadratic relation with the relatedness with the sexual partner (Table 2.4, Figure 2.3). They also both

depended on an interaction between the number of subordinate males in the family group and dominant male heterozygosity (Table 2.4, Figure 2.4). Again, both the proportion and the number of EPY increased firstly with the number of subordinate males in the family group. But, both the proportion and the number of EPY were low whatever the male heterozygosity when few subordinate males were present, and increased only among less heterozygous males when the number of subordinate males increased. The litter size affected neither the proportion of EPY nor the number of EPY in a litter (Table 2.4).

Table 2.4. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the occurrence of EPP, the proportion of EPY per litter and the number of EPY per litter. Significant values at the 0.05 level label with an asterisk.

	Coefficients	**Standard error coefficients**	**p-value**
Occurrence of EPP (presence/absence)			
Model showing the interaction of number of subordinate males and male heterozygosity			
Number of subordinate males	1.948	1.183	0.099
Male heterozygosity	0.489	1.525	0.748
Relatedness of pair	2.790	2.963	0.346
(Relatedness of pair)^2	6.962	2.240	0.002*
Number of subordinate males x Male heterozygosity	-1.163	0.862	0.177
Proportion of EPY per litter			
Number of subordinate males	1.963	0.821	0.017*
Male heterozygosity	0.724	1.075	0.500
Relatedness of pair	3.111	2.108	0.140
(Relatedness of pair)^2	6.344	1.719	0.000*
Litter size	-0.373	0.247	0.131
Number of subordinate males x Male heterozygosity	-1.276	0.627	0.042*
Number of EPY per litter			
Number of subordinate males	1.357	0.499	0.006*
Male heterozygosity	0.514	0.781	0.510
Relatedness of pair	2.223	1.604	0.166
(Relatedness of pair)^2	4.684	1.265	0.000*
Litter size	0.052	0.153	0.732
Number of subordinate males x Male heterozygosity	-0.870	0.394	0.027*

5.3. Discussion

5.3.1. Male-male competition: a determinant of opportunities for EPC

The ability of a male to monopolize breeding may depend on its heterozygosity as suggested by interactions between the number of subordinate males and the heterozygozity of the dominant male on the occurrence of EPP, the proportion and the number of EPY. However, these interactions can also be explained in terms of female mate choice.

5.3.2. Female mate choice: another determinant of EPC

Female alpine marmots may engage in EPC to choose an EPM more heterozygous than their WPM mates. Indeed, the occurrence of EPP tended to depend on an interaction between the number of subordinate males within the family group and pair male heterozygosity. If this pattern was only a slight trend when considering the occurrence of EPP, it becomes clearly significant when considering both the proportion and the number of EPY. Because the proportion and the number of EPY should express female choice more closely than occurrence of EPP, we suggest that females invest all the more in the production of EPY that the probability to find a better extra-pair males than their pair males is high. Moreover, extra-pair mates (EPM) were significantly more heterozygous than within-pair mates (WPM). Thus, when the constraints bearing on female choice are relieved, females tend to express a choice for highly heterozygous mates as predicted by the "good-genes-as-heterozygosity" hypothesis (Brown 1997).

Chapitre 3

Are extra-pair young genetically different from within-pair young in alpine marmot, *Marmota marmota*?

Sommaire

1. Introduction 181

2. Materials and methods 183
2.1. Study site and field methods 183
2.2. Genetic analysis 183
2.3. Paternity analysis 184
2.4. Statistical analyses 184
2.4.1. Offspring heterozygosity 185
2.4.2. Offspring inbreeding 186
2.4.3. Offspring rarity 187
2.4.4. Genetic diversity within the litter 187

3. Results 189
3.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics 189
3.2. Comparison of EPY and WPY 191

4. Discussion 193
4.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring characteristics 194
4.2. Comparison of EPY and WPY genetic characteristics 194
4.3. Conclusion 196

A. Cohas, N.G. Yoccoz and D. Allainé. Are extra-pair young genetically different from within-pair young in alpine marmot, *Marmota marmota*. Soumis

Abstract

Assuming that a male's genetic characteristics affect those of his offspring, extra-pair copulation has been hypothesized to increase heterozygosity of the progeny – the 'genetic compatibility' hypothesis – and the genetic diversity within litters – the 'genetic diversity' hypothesis. We tested these two hypotheses in the alpine marmot (*Marmota marmota*), a socially monogamous mammal showing a high rate of extra-pair paternity. In a first step, we tested the assumption that a male's genetic characteristics (heterozygosity and genetic similarity to the female) affect those of his offspring. Genetic similarity between parents influenced offspring heterozygosity, offspring genetic similarity to their mother, and litter genetic diversity. The father's heterozygosity also influenced litter genetic diversity but did not affect offspring heterozygosity. Hence, heterozygosity seems not to be heritable in the alpine marmot. In a second step, we compared genetic characteristics of extra-pair young (EPY) and within-pair young (WPY). EPY were less genetically similar to their mother but not more heterozygous than WPY. EPY siblings were also less genetically similar than their WPY half-siblings. Finally, the presence of EPY promoted genetic diversity within the litter. Thus, our data support both the 'genetic compatibility and the 'genetic diversity' hypotheses. We discuss further investigations needed to determine the primary causes of EPP in this species.

Keywords

genetic similarity, heterozygosity, diversity, compatibility hypothesis, mate choice

1. Introduction

In socially monogamous species, males are expected to increase their reproductive success by adopting a mixed reproductive tactic consisting in establishing pair bonds with a social partner while seeking extra-pair copulations (EPC) with other females (Trivers 1972). Conversely, females, which invest much more in their offspring than males, are expected to be selective for the (genetic) quality of their mate (Trivers 1972). However, females constrained to mate with low quality males should also adopt a mixed reproductive tactic. That is, they should seek EPC with males of higher quality than their social partner. Such a tactic is expected to produce offspring of higher quality (Trivers 1972). In the last two decades, an increasing number of studies has reported the occurrence of EPC in socially monogamous species (Møller and Birkhead 1993b; Birkhead and Møller 1995; Griffith *et al.* 2002 for reviews) and evidence that females actively take part in EPC is accumulating (Westneat *et al.* 1990; Westneat and Stewart 2003 for review). These observations suggest that females may obtain benefits, and it is increasingly accepted that some of these benefits are genetic (Birkehead and Møller 1992; Zeh and Zeh 1996; 1997; Jennions and Petrie 2000; Tregenza and Wedell 2000; Griffith *et al.* 2002).

However, the nature of genetic benefits accruing to females remains unclear and Brown (1997) suggested that empiricists should now shift their focus from asking whether females select males for their genetic quality to determining the nature of that genetic quality. Whether the main genetic benefits are good genes, compatible genes or diverse genes is currently debated (Mays and Hill 2004; Neff and Pitcher 2005). Under the 'good genes' hypothesis, females may gain superior genes that confer higher viability and/or attractiveness to their offspring. Under this hypothesis, females are expected to mate with an absolute best male exhibiting an indicator of good genes. Under the 'compatibility' hypothesis (Brown 1997; Zeh and Zeh 1996, 1997), females may gain superior combinations of alleles (overdominance) that increase vigor, viability and/or attractiveness of the progeny (Allendorf and Leary 1986; Mitton 1993 for reviews). By maximizing genome-wide heterozygosity of offspring, females also avoid the cost of inbreeding (reduced offspring performance and genetic load of deleterious recessive alleles, Pusey and Wolf 1996; Keller and Waller 2002). Females may raise offspring heterozygosity by mating (i) with dissimilar males, (ii) with heterozygous males (assuming some heritability of heterozygosity, Mitton 1993), (iii) with males having rare alleles (Farr 1980; Masters *et al.* 2003). Under the 'genetic diversity' hypothesis (Williams 1975), females may gain higher genetic diversification of their litters. Genetic diversity may reduce sibling competition (Loman *et al.* 1988; Ridley 1993), or may buffer against environmental uncertainty (genetic bet-hedging, Yasui 1998). Studies show

that genetic diversity enhances viability of the colony (Liersch and Schmid-Hempel 1998) or hatching success (Tregenza and Wedell 1998) in insects. Hence, females are expected to mate with males dissimilar both to themselves and to their social partner.

These three hypotheses are non-exclusive. They all assume that female's choice affects the genetic characteristics of their offspring and make the following predictions regarding the genetic characteristics of extra-pair young (EPY) and within-pair young (WPY) half-siblings:
(i) under the good genes hypothesis: EPY should possess better genes than WPY,
(ii) under the compatibility hypothesis: EPP should promote genetic diversity at the level of the individual. Thus, EPY should be more heterozygous than WPY, and/or EPY should be less genetically similar to their mother than WPY and/or EPY should possess more rare alleles than WPY,
(iii) under the genetic diversity hypothesis: EPP should promote genetic diversity at the level of the litter.

The aim of this study was to investigate how EPPs affect the genetic characteristics of offspring in the alpine marmot *Marmota marmota*. The alpine marmot is an excellent model for such a purpose because it is a socially monogamous mammal with a high frequency of EPP: 31% of litters contain EPY and 16% of juveniles are born to extra-pair father (Goossens *et al.* 1998a; Cohas *et al.* 2006). The basic social unit is a family group of 2-20 individuals, composed of a territorial dominant breeding pair, mature subordinates of 2-4 years, yearlings, and juveniles (Perrin *et al.* 1993). Although sexually mature, subordinate females are reproductively suppressed (Arnold 1990a,b; Goossens *et al.* 1996) and subordinate males rarely sire extra-pair young (Arnold 1990a; Goossens *et al.* 1998a). EPP seems mainly to concern transient males (Cohas *et al.* 2006). EPP is infrequent in the absence of subordinate males in the family group and occurs particularly when the social partners are genetically similar, whereas EPP is almost systematic when subordinates are present in the family group (Cohas *et al.* 2006). This suggests that (i) resident males are able to prevent EPC in the absence of competitors in the family group, (ii) that females play an active role in EPC (because the genetic similarity of the social partner is not an absolute attribute of the male determining his ability to prevent EPC), and (iii) that extra-pair males were less genetically similar to the female than the social male although Cohas *et al.* (2006) were unable to test for this. Instead, Cohas *et al.* (2006) found some evidence that extra-pair fathers are more heterozygous than the social partner.

Given these previous results, we assumed that extra-pair mates (EPM) are more heterozygous and/or less genetically similar to the females than their social mates. We

investigated how these assumed extra-pair mate characteristics affected the genetic characteristics (heterozygosity, genetic similarity, possession of rare alleles) of the offspring, and the genetic diversity of the litter. We then tested two non-exclusive evolutionary causes of extra-pair paternity: the 'compatibility' and the 'genetic diversity' hypotheses. To test the genetic compatibility hypothesis, we investigated whether EPY were more heterozygous than WPY (prediction 1), and whether EPY were less genetically similar to their mother than WPY (prediction 2); we also investigated whether EPY had more rare alleles than EPY (prediction 3). To test the genetic diversity hypothesis, we investigated whether EPY promoted genetic diversity within the litter (prediction 4).

2. Materials and methods

2.1. Study site and field methods

The study site is located in La Grande Sassière Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59E). The elevation is about 2300 m a.s.l. and the climate is typical of alpine areas (*e.g.* permanent snow cover from November to May). From 1990 to 2002, alpine marmots were caught from the beginning of April to the end of July. Marmots were trapped using two-door, live-capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis* . Traps were placed near the entrance of the main burrow of each group to allow captured individuals to be assigned to a family group. Once trapped, individuals were tranquillised with Zolétil 100, and then individually marked with a numbered ear tag and a transponder (Trovan(TM), Germany) injected under the skin. Trapped individuals were sexed using ano-genital distance, aged from their size, weighed, and measured for morphological variables. In addition, hairs were collected from 1992 to 1997, and tissue biopsies thereafter for genetic analyses.

The composition of 20 family groups was assessed from capture-recapture data on 607 trapped individuals, and from intensive observation from April to July with 10-50X binoculars and 20-60X telescopes from a distance of 80-200 m. For each group, the number of yearlings, two-year-olds and adult individuals of each sex and their social status were recorded. Each year, we recorded the date and the litter size at emergence. Virtually all emerged juveniles were trapped within 3 days after emergence (Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004).

2.2. Genetic analysis

Because new microsatellite markers were developed during the 12 years of this study, all individuals were not typed at the same number of loci. Hence, 253 individuals were typed at 5 microsatellite loci: SS-Bib14, SS-Bib18, SS-Bib120, SS-Bib111, SS-Bib131 (Klinkitch 1993), 148 individuals were typed at 3 additional microsatellite loci: MS45, MS47, MS53 (Hanslik and Kruckenhauser 2000), and 96 individuals were typed at 4 more loci: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091 (Da Silva *et al.* 2003). In the subset of parents and their offspring considered in the subsequent analyses, 135 were typed at 5 loci, 86 were typed at 8 loci and 51 were typed at 12 loci. Details on microsatellite methods and characteristics can be found in Goossens *et al.* (1998a), Hanslik and Kruckenhauser (2000) and Da Silva *et al.* (2003).

Tests of Hardy-Weinberg equilibrium and of linkage disequilibrium were performed in GENEPOP v3.3 (Raymond and Rousset 1995) on dominant adults to avoid bias due to family structure and on all cohorts gathered to ensure adequate sample size (N = 69 for SS-Bib14, SS-Bib111, SS-Bib18, SS-Bib120 and SS-Bib131, N = 31 for MS45, MS47 and MS53, N = 11 for Ma001, Ma018, Ma066 and Ma091). We found no evidence for departure from Hardy-Weinberg equilibrium for any of the loci (all $p > 0.05$) nor from gametic linkage equilibrium among any of the loci (all $p > 0.05$).

2.3. Paternity analysis

The genotypes of each young and of the dominant pair were used to check maternity of the dominant female (always verified in our study) and then, paternity of the dominant male. We defined a young as within-pair young (WPY) if its genotype matched the dominant male's genotype and as extra-pair young (EPY) if it did not. Hereafter, litters composed only of WPY are called within-pair litters (WPL) and those containing both WPY and EPY are called mixed litters.

Even if many paternity exclusions were based on only one difference between the genotype of the young considered and its potential father (22 offspring), we can be confident in our results since we can discard the possibility of both false exclusion and false inclusion of a young since average exclusion probability was high for all loci (0.94 to 0.99) and genotyping errors were unlikely (below 0,002%) (see Goossens *et al.* 1998b; Cohas *et al.* 2006 for discussion of these problems).

2.4. Statistical analyses

We used linear mixed models and generalized linear mixed models specifying father within mother as the grouping levels to account for non-independence of the data (25 mothers

repeated 3 to 21 times with 51 fathers repeated 1 to 15 times). Non-identified fathers of EPY were considered as the same individual for a given litter and as different individuals for different litters. We included predictor variables and their interactions in all models. The effects of the predictor variables were estimated by maximizing the restricted log-likelihood method (REML) for linear mixed models and the penalized quasi-likelihood method (PQL) for generalized linear mixed models. The use of random factors in a generalised linear model (i.e. a generalised linear mixed model fitted using penalised quasi-likelihood methods) allows for overdispersion as the random factors will add extra sources of variation to the binomial variance. We then assessed the significance of the predictor variables effects and their interactions with other variables included in the model (partial test).

To test the effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics we limited the analyses to WPY because genotypes of both parents were needed.

To compare the genetic characteristics of WPY and EPY, we limited the analyses to mixed litters. Indeed, since both females paired with an attractive pair mate and females paired with an unattractive male but lacking EPC opportunities produced WPL, some variability in WPY genetic characteristics may arise: females mated to attractive males are expected to have high quality offspring while those constrained in their mate choice are expected to have low quality offspring (Sheldon and Ellegren 1996). To avoid such possible confounding effects and to be sure that any differences between EPY and WPY can be attributed to differential paternal genetic contribution, we limited the comparison to maternal half-siblings only.

All the statistical analyses were performed using R 2.0.0 software (R development core team 2003), linear mixed models were fitted using the function lme in the library nlme (Pinheiro and Bates, 2002) and the generalized mixed models were fitted using the function glmmPQL in the library MASS (Venables and Ripley 2002). Unless otherwise stated, all tests are two-tailed, the level of significance set to 0.05 and parameter estimates are given with ± 95%C.I..

2.4.1. Offspring heterozygosity

Heterozygosity was measured by standardized heterozygosity H (Coltman *et al.* 1999), mean d^2 (Coulson *et al.* 1998) and internal relatedness IR (Amos *et al.* 2001a). Only the results dealing with standardized heterozygosity are presented since the results found with the two other estimators were similar. Since all individuals were not typed for the same number of loci, we checked for the 96 individuals typed for 12 loci that standardized heterozygosity obtained from 5, 8 and 12 loci were highly correlated (H12 vs H5: r=0.81, t = 8.7059, df = 96, p-value < 0.001; H8 vs H5: r= 0.88, t = 12.1893, df = 96, p-value < 0.001; H12 vs H8: r= 0.94, t = 20.2117, df = 96,

p-value < 0.001). Moreover, analyses were also performed over the subset of individuals typed for 8 and 12 loci. Since the results were similar, we only present the results obtained over all individuals.

We ran a linear mixed model to investigate how heterozygosity of each parent and their genetic similarity affected the heterozygosity of the offspring (Table 3.1). We ran a linear mixed model to compare EPY and WPY heterozygosity (Table 3.2).

Table 3.1. Methods used and results obtained concerning the effects of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics. WPY: within-pair young.

Response variables	Predictive variables	Grouping factors	Data	Models	Effect
offspring heterozygosity	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	linear mixed	no
	maternal heterozygosity				no
	parents' genetic similarity				negative
offspring rarity (presence/absence)	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	generalized linear mixed, binomial response, logit link	no
	maternal heterozygosity				no
	parents' genetic similarity				no
offspring rarity (offspring presenting rare alleles)	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	linear mixed	no
	maternal heterozygosity				no
	parents' genetic similarity				no
offspring-mother genetic similarity	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	linear mixed	no
	maternal heterozygosity				no
	parents' genetic similarity				positive
expected litter diversity	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	linear mixed	positive
	maternal heterozygosity				positive
	parents' genetic similarity				negative
siblings genetic similarity	paternal heterozygosity	father within mother	WPY	linear mixed on boostrapped datasets	negative
	maternal heterozygosity				negative
	parents' genetic similarity				positive

2.4.2. Offspring inbreeding

The pedigrees of juveniles were unknown, so we used genetic similarity between parents to estimate the coefficient of individual inbreeding. However, because extra-pair fathers were rarely identified, we used genetic similarity between the mother and her offspring as a proxy of the genetic similarity between parents. Indeed, the genetic similarity between a mother and her offspring is assumed to increase with the genetic similarity between the parents (see" Results" for the test of this assumption). Three estimators of genetic similarity were considered: Queller and Goodnight's estimator (Rqg, Queller and Goodnight 1989), Lynch and Ritland's estimator, (Rlr, Lynch and Ritland 1999) and Identix (I, Belkhir *et al.* 2002). We used IDENTIX 1.0 software (Belkhir *et al.* 2002) to calculate all three estimators.

We ran a linear mixed model to check that the genetic similarity between parents affected the genetic similarity between a mother and her offspring (Table 3.1). We also investigated

whether the heterozygosity of each parent affected the genetic similarity between a mother and her offspring (Table 3.1). We present only the results from Queller and Goodnight's estimator because estimates of the three genetic similarity estimators were highly correlated (Rqg -. I: r = 0.94, Rqg - Rlr: r = 0.89 Rlr - I: r = 0.81) and the results found with the two other genetic similarity estimators were similar. We ran a linear mixed model to compare EPY and WPY genetic similarity to their mother (Table 3.2).

2.4.3. Offspring rarity

To quantify rarity of the genotype, following the method used by Masters *et al.* (2003), we computed the genetic similarity between an offspring and a hypothetical genotype comprising the most common allele(s) found in the population at each locus (Queller and Goodnight 1989). We considered as rare all alleles with frequencies lower than 0.05, all other alleles of a given locus being treated as a single allele in the hypothetical genotype. We discarded the loci MS53, Ma001, Ma018, and Ma066 since none of their alleles had a frequency below 0.05.

Rarity departed markedly from normality (Kolmogorov-Smirnov test $D = 0.367$, $p < 0.001$) because of the high frequency of individuals carrying no rare alleles. Thus, we first considered two classes of offspring rarity: offspring carrying rare alleles (rarity less than one), and offspring carrying no rare alleles (rarity equal to one). We then ran a generalized linear mixed model with a logit link and a binomial variance with rarity encoded as presence/absence as the response variable and heterozygosity of each parent and their genetic similarity as the predictor variables (Table 3.1). Second, we considered only individuals having rare alleles (rarity less than one). We then ran a linear mixed model with rarity as the response variable and maternal heterozygosity, paternal heterozygosity and genetic similarity between parents as the predictor variables (Table 3.1).

To test the prediction that EPY carry more rare alleles, we proceeded in the same way. First, we ran a generalized linear mixed model specifying a logit link and a binomial variance to investigate whether the type of offspring (EPY *vs* WPY) affected their rarity (encoded as presence/absence) (Table 3.2). Second, we ran a linear mixed model over individuals carrying rare alleles with rarity as the response variable and the type of offspring as the predictor variable (Table 3.2).

All three genetic similarity estimators were considered. Since the results were similar, only the results with Queller and Goodnight's estimator are presented.

2.4.4. Genetic diversity within the litter

Litter genetic diversity was assessed as the variance of the genetic distance between offspring within a litter:

$$\frac{1}{n}\sum_{ij}\left(d_{ij}-\mu\right)^2$$

where n is litter size, d_{ij} is the genetic distance between offspring j and offspring i, and μ is the mean genetic distance over all offspring pairs. Genetic distance between two offspring was the sum of allelic differences over all loci. Allelic difference was rated 1 if the two offspring did not share any allele for the considered locus, 0.5 if the two offspring shared only one allele and 0 if the two offspring shared both alleles.

To test how parental genetic characteristics affected the litter genetic diversity, we ran a linear model with expected litter genetic diversity for each pair of parents as the response variable and maternal heterozygosity, paternal heterozygosity and genetic similarity between parents and their interactions as predictor variables (Table 3.1). Expected litter genetic diversity for each pair of parents was defined as the mean of genetic litter diversity given a litter size of four. The distribution of genetic diversity is obtained, for each pair, by calculating, over the five loci typed for all individuals, the genetic litter diversity of 10,000 simulated litters of four offspring (mean litter size of the studied population). Offspring genotypes were derived from the genotypes of the mother and the father. Litter genetic diversity was square root transformed to obtain a symmetrical distribution.

Since we expected that EPPs increase litter genetic diversity, we compared the mean of the litter genetic diversity distribution to the observed litter genetic diversity for each mixed litter with a paired t test (Table 3.2). To obtain the mean of the litter genetic diversity distribution, we used the same procedure as the one described above with the following modifications. From the genotypes of the mother and the within-pair father, we derived x possible offspring genotypes, with x corresponding to the size of the litter considered and we considered all typed loci since we used pairwise comparisons. The same analysis conducted over the five loci common to all individuals gave the same results.

In addition, if EPCs promote genetic diversity within litters, the genetic similarity between siblings should also be affected. We tested whether parental genetic characteristics affected the genetic similarity between siblings (Table 3.1). Since a given individual occurred in different siblings pairs, WPY- sibling pairs are not independent. We thus bootstrapped offspring 5000 times to provide independent replicates. We then ran the linear model on all bootstrapped datasets with genetic similarity between siblings as the response variable and maternal

heterozygosity, paternal heterozygosity and genetic similarity between parents as the predictor variables (Table 3.1).

We then tested the hypothesis that the genetic similarity among EPY-siblings should be lower than among their WPY half-siblings. Again sibling pairs cannot be assumed independent due to the repeated presence of individuals in different sibling pairs (EPY-EPY or WPY-WPY pairs). We thus bootstrapped offspring 5,000 times, keeping the sample size of EPY and WPY as observed. We then ran the linear model on all bootstrapped datasets with genetic similarity between siblings as the response variable and the type of offspring pair (EPY-EPY or WPY-WPY) (Table 3.2) as the predictor variable.

.

3. Results

We considered only litters where potential parents and all offspring were known and typed (N = 63). Forty-six were WPL comprising 156 offspring and 17 were mixed litters comprising 63 offspring (36 WPY and 27 EPY).

3.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics

Offspring heterozygosity and offspring genetic similarity to the mother depended neither on maternal heterozygosity nor on paternal heterozygosity while both depended on genetic similarity between parents (Table 3.3): offspring heterozygosity increased with decreasing genetic similarity between parents and thus, as assumed, offspring genetic similarity to the mother increased with genetic similarity between parents. Offspring rarity did not depend on the genetic characteristics considered (Table 3.3). Expected litter genetic diversity increased with both maternal and paternal heterozygosity and decreased with genetic similarity between parents (Table 3.4). Offspring genetic similarity to their siblings decreased with both maternal and paternal heterozygosity, and increased with genetic similarity between parents (Table 3.3).

Table 3.2. Methods used and results obtained concerning the effects of type of offspring on offspring genetic characteristics. EPY: extra-pair young, WPY: within-pair young, ML: mixed litter, WPL: within-pair litter.

Hypotheses	Predictions	Response variables	Predictive variables	Grouping factors	Data	Models	Results	Conclusions
Compatibility	heterozygosity (1) EPY>WPY	offspring heterozygosity	young type (EPY *vs* WPY)	father within mother	ML	linear mixed	EPY=WPY	partial support
	inbreeding (2) EPY<WPY	offspring-mother genetic similarity	young type (EPY *vs* WPY)	father within mother	ML	linear mixed	EPY<WPY	
	rare alleles (3) EPY>WPY	offspring rarity (presence/absence)	young type (EPY *vs* WPY)	father within mother	ML	generalized mixed, binomial response, logit link	EPY=WPY	
		offspring rarity (offspring with rare alleles)	young type (EPY *vs* WPY)	father within mother	ML	linear mixed	EPY=WPY	
Genetic diversity	litter diversity (4) ML>WPL	observed litter genetic diversity			ML	pairwise comparison: observed *vs* expected litter genetic diversity without EPP	ML>WPL	support
	siblings diversity (4) EPY-EPY>WPY-WPY	siblings genetic similarity	pair type (EPY-EPY *vs* WPY-WPY)		ML	linear mixed on bootstrapped datasets	EPY-EPY>WPY-WPY	

Table 3.3. Effect of parental genetic characteristics on offspring genetic characteristics obtained from mixed models with each offspring genetic characteristics as the response variable and the parental genetic characteristics (maternal heterozygosity, paternal heterozygosity and genetic similarity between parents) as the fixed variables and father within mother as the random variables. Linear mixed models were used for offspring heterozygosity, offspring rarity for individuals presenting rare alleles, offspring genetic similarity to the mother and offspring genetic similarity to siblings. Generalized linear mixed models were used for offspring presence/absence of rare alleles. Slopes (± 95%C.I.) are given. Significant factor at a level of 0.05 were bold and marked with an asterisk.

Genotype characteristics	β	t	p
Heterozygosity			
Maternal heterozygosity	-0.025 ± 0.210	0.233	<0.818*
Paternal heterozygosity	-0.023 ± 0.172	0.266	<0.796*
Parents'genetic similarity	**-0.406 ± 0.137**	**5.802**	**<0.001***
Rarity			
Presence/absence of rare alleles			
Maternal heterozygosity	+0.526 ± 3.119	0.331	0.745
Paternal heterozygosity	-1.194 ± 3.309	0.708	0.506
Parents'genetic similarity	+0.056 ± 2.581	0.042	0.968
Rarity for individuals presenting rare alleles			
Maternal heterozygosity	-0.011 ± 0.544	0.032	0.975
Paternal heterozygosity	-0.232 ± 0.698	0.837	0.424
Parents'genetic similarity	-0.117 ± 0.448	0.513	>0.620*
Genetic similarity to the mother			
Maternal heterozygosity	-0.046 ± 0.119	0.756	<0.457*
Paternal heterozygosity	-0.039 ± 0.096	0.790	<0.450*
Parents'genetic similarity	**-0.241 ± 0.078**	**6.033**	**<0.001***
Expected litter diversity			
Maternal heterozygosity	**-0.451 ± 0.265**	**3.340**	**<0.003***
Paternal heterozygosity	**-0.518 ± 0.207**	**4.911**	**<0.001***
Parents'genetic similarity	**-0.298 ± 0.165**	**3.538**	**<0.006***
Siblings' genetic similarity (from bootstrap)			
Maternal heterozygosity	**-0.092 ± 0.054**		**<0.001***
Paternal heterozygosity	**-0.096 ± 0.047**		**<0.001***
Parents'genetic similarity	**0.241 ± 0.066**		**<0.001***

3.2. Comparison of EPY and WPY

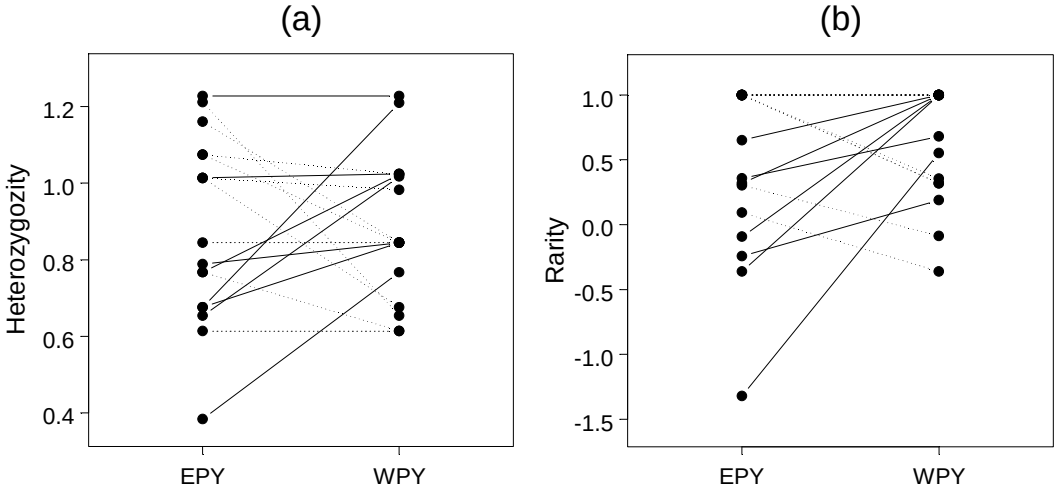
Predictions 1 and 3 were not supported (Table 3.2): EPY were neither more heterozygous nor carried more rare alleles than WPY (Table 3.4, Figure 3.1.a, Figure 3.1.b).

Prediction 2 was supported (Table 3.2): as expected, EPY were less genetically similar to the mother than WPY (Table 3.4, Figure 3.1.c).

Prediction 4 was also supported (Table 3.2): litter genetic diversity increased (t = 3.201, df = 16, p-value = 0.006, Figure 3.2) in litters with EPY (mean difference between observed litter genetic diversity and mean of expected litter genetic diversity = 0.202 ± 0.134). Moreover, EPY were less genetically similar to their siblings than WPY (Table 3.4, Figure 3.1.d).

Table 3.4. Comparison of the genotype characteristics of within-pair young (WPY) and extra-pair young (EPY). Mean values (± 95%C.I.) and slopes (± 95%C.I.) are given. Significant factor at a level of 0.05 were bold and marked with an asterisk.

Genotype characteristics	WPY	EPY	β	t	p
Heterozygosity	0.936 ± 0.520	0.879 ± 0.625	0.018 ± 0.070	0.502	0.621
Rarity	0.593 ± 0.963	0.510 ± 0.980	0.378 ± 1.216	0.610	0.549
Rarity Individuals presenting rare alleles	-0.047 ± 0.752	-0.203 ± 0.950	0.068 ± 0.1533	0.866	0.397
Genetic similarity to the mother	**0.560 ± 0.306**	**0.520 ± 0.289**	**0.032 ± 0.027**	**2.371**	**0.028***
Siblings' genetic similarity (from bootstrap)			**0.085 ± 0.083**		**0.036***



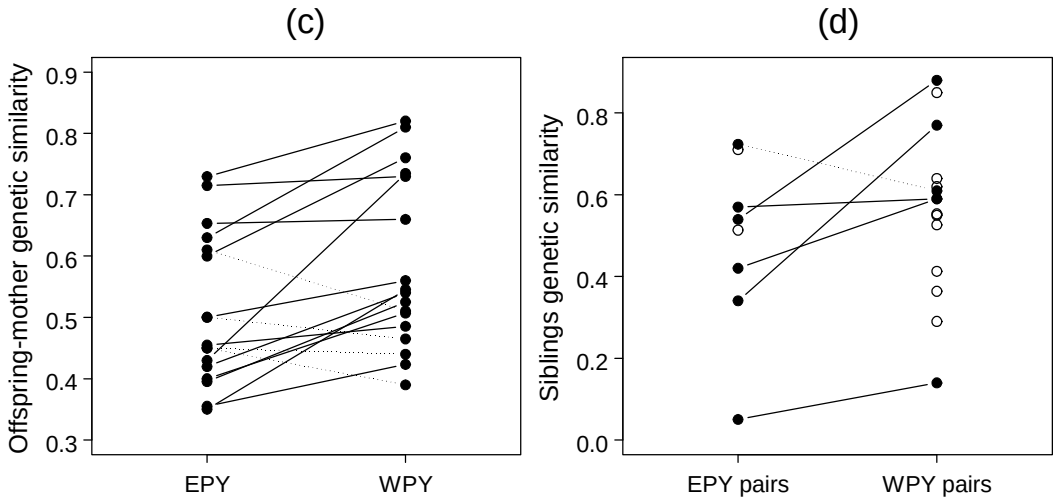


Figure 3.1. Offspring heterozygosity (a), offspring rarity (b), offspring genetic similarity to the mother (c) and offspring genetic similarity to their siblings (d) as a function of the type of offspring (WPY: within-pair young, EPY: extra-pair young) for each litter. (a)(b)(c) The black circles represent the means of observed data for each litter; (d) the black circles represent litters with both EPY pairs and WPY pairs, the open circles represent litters with only EPY pairs or WPY pairs; (a)(b)(c)(d) the lines join WPY and EPY of a given litter with dotted lines joining EPY means higher than WPY means and solid lines joining EPY means lower than WPY means.

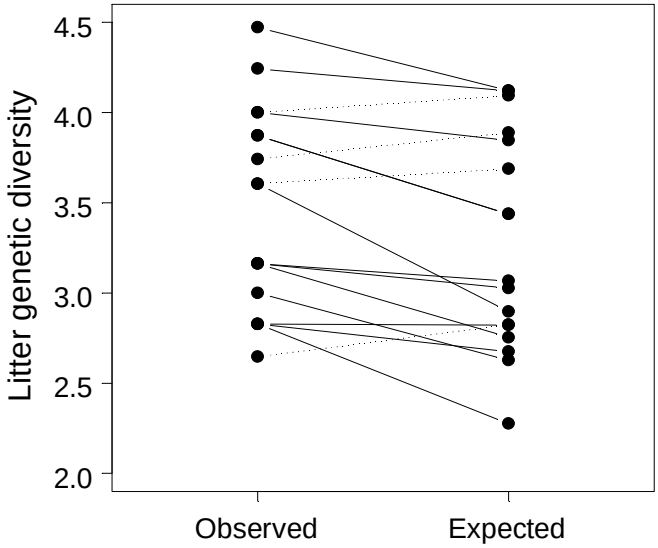


Figure 3.2. Observed litter genetic diversity compared to the mean of expected litter genetic diversity for each mixed litter. The lines join observed and mean expected litter genetic diversity for a given litter with dotted lines joining observed litter genetic diversity lower than mean of expected litter genetic diversity and solid lines joining observed litter genetic diversity higher than mean of expected litter genetic diversity.

4. Discussion

4.1. Effect of parental genetic characteristics on offspring characteristics

The 'compatibility' hypothesis suggests that females should not mate preferentially with an absolute best male in the population but rather with a male possessing alleles that complement her own genetic makeup (Brown 1997; Zeh and Zeh 1996, 1997; Tregenza and Wedell 2000). Some recent studies examining the adaptive value of extra-pair mating support this 'genetic compatibility' hypothesis by revealing that EPP occurs whenever social mates are homozygous and/or genetically similar to the female (Blomqvist *et al.* 2002; Eimes *et al.* 2005; Cohas *et al.* 2006 but see Keller *et al.* 2002; Schmoll *et al.* 2005). These studies thus suggest that EPM are more heterozygous and/or more dissimilar to the female than the corresponding WPM. Indeed, recent studies explicitly contrasting EPM and WPM genetic characteristics report that EPM were more dissimilar to the female (Amos *et al.* 2001b; Landry *et al.* 2001; Masters *et al.* 2003) or more heterozygous (Aparicio *et al.* 2001) than WPM. EPM are supposed to be genetically dissimilar to the female as they often come from distant groups or are transient individuals, (Dunn *et al.* 1994a; Otter *et al.* 1998; Leisler *et al.* 2000; Amos *et al.* 2001b; Foerster *et al.* 2003).

These studies implicitly assume that mating with dissimilar and/or heterozygous EPM enhances offspring heterozygosity and thus reduces inbreeding depression (Hansson and Westerberg 2002; David 1998). However, evidence that mate characteristics affect the genetic characteristics of offspring is still scarce (but see Amos *et al.* 2001b; Marshall *et al.* 2003). Our results confirm that mating with a dissimilar male enhanced offspring heterozygosity and decreased mother-offspring genetic similarity, but also decreased siblings' genetic similarity and promoted genetic diversity within litters. Thus, obtaining EPP from dissimilar EPM may increase offspring's heterozygosity, as expected under the 'compatibility' hypothesis, but may also increase the genetic diversity of litters, as expected under the 'genetic diversity within litters' hypothesis (Loman *et al.* 1988; Yasui 1998). Our results also indicate that the paternal (and maternal too) heterozygosity affected siblings' genetic similarity and the genetic diversity of litters, but did not affect offspring heterozygosity and offspring rarity. Thus, contrary to an often made assumption (Mitton 1993), we did not find that heterozygous fathers (parents) produced heterozygous offspring, suggesting that heterozygosity is not a heritable characteristic in the alpine marmot. Thus, obtaining EPP from heterozygous EPM may not produce heterozygous offspring, as expected under the 'compatibility' hypothesis, but may instead produce genetically diverse litters, as expected under the 'genetic diversity within litters' hypothesis.

4.2. Comparison of EPY and WPY genetic characteristics

From the results we found concerning the effect of mate characteristics on offspring genetic characteristics, we can make the following predictions. (1) Under the 'compatibility' hypothesis, EPY should be more heterozygous and less genetically similar to their mother (expected only if females mate with genetically dissimilar EPM), but should not possess more rare alleles (unexpected whatever the genetic characteristics of the EPM: heterozygosity or genetic dissimilarity), than WPY. (2) Under the 'genetic diversity' hypothesis, EPY should be less genetically similar to their siblings than WPY (expected whether females mate with heterozygous or genetically dissimilar EPM), and mixed litters should be more diverse than expected without EPP (expected whether females mate with heterozygous or genetically dissimilar EPM).

The comparison between EPY and WPY half-siblings confirmed that EPY did not possess more rare alleles than their WPY counterparts and that EPY-mother genetic similarity was lower than WPY-mother genetic similarity. But, contrary to our expectations, EPY were not more heterozygous than their WPY counterparts. At first glance, this raises a contradiction: EPY are less inbred (as indicated by genetic similarity estimators) but not more heterozygous (as indicated by measures of heterozygosity) than WPY. However, although a negative correlation is expected in theory between inbreeding and heterozygosity, empirical illustrations of such a correlation are ambiguous. For example, Hansson *et al.* (2001) showed, over 50 dyads of great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*), that siblings with the same inbreeding coefficients differ in their heterozygosity at five microsatellite loci. Similarly, Hedrick *et al.* (2001) demonstrated that microsatellite measures of heterozygosity did not correlate with inbreeding coefficient in a population of wolves (*Canis lupus*) of known pedigree. Hence one plausible explanation of the apparent contradiction we observed is that we measured heterozygosity over too few microsatellite loci to accurately express genome-wide heterozygosity (Slate and Pemberton 2002). Indeed, simulations showed that the conditions under which inbreeding and multilocus heterozygosity correlate are tremendously restricted. So, inferring inbreeding from multilocus heterozygosity is likely to fail even when very large numbers of individuals are typed (Balloux *et al.* 2004, Slate *et al.* 2004). This is why genetic similarity estimators may be preferred to assess inbreeding instead of heterozygosity (Van de Casteele *et al.* 2001; Rousset 2002; Blouin 2003). It is therefore possible that females seek EPC to reduce inbreeding and thus to increase offspring heterozygosity, at many or at specific loci, but we failed to measure correctly offspring heterozygosity. In this case, our results may fully support the 'compatibility' hypothesis.

The comparison between expected genetic diversity with and without EPP confirms that mixed litters were more diverse than expected without EPP. Moreover, the comparison of EPY and WPY half-siblings confirms that the genetic similarity was lower between EPY siblings than

between their WPY half-siblings. These results indicate that EPP promotes genetic diversity not only because mixed litters presented two fathers instead of one, but also because EPY siblings present more genetic diversity than their WPY half-siblings Hence, our results support also the 'genetic diversity' hypothesis.

These two hypotheses are not mutually exclusive and it is possible that alpine marmot females search for both compatible genes and genetic diversity within litters. However, Yasui (1998) showed that genetic bet-hedging was unlikely to favour the evolution of EPP. It is therefore possible that genetic diversity is not a primary cause of EPP in the alpine marmot but only a by-product of a choice for compatible genes through mating with dissimilar EPM. Indeed, our results strongly suggest that mating with dissimilar EPM simultaneously increases offspring heterozygosity and promotes genetic diversity within litters. Finally, we cannot discard the possibility that alpine marmot females search for good genes (or good sperm, Madsen *et al.* 1992).

4.3. Conclusion

To determine the primary cause of EPC in the alpine marmot, further investigations are still needed in three main directions. First, EPC behaviour should be carefully examined. Indeed, the comparison of successful and unsuccessful EPCs may help in understanding the function of EPP. Second, the characteristics of EPM should be identified. Indeed, if extra-pair mate heterozygosity is an important cue in female choice, then the 'genetic diversity' hypothesis becomes the most likely evolutionary cause of EPC in the alpine marmot. To our knowledge, when compared, EPM were not consistently more heterozygous than WPM (*Acrocephalus sechellensis* Richardson *et al.* 2005 but see *Troglodytes aedon* Masters *et al.* 2003) nor they were more dissimilar to the female than WPM (*Acrocephalus arundinaceus* Bensch *et al.* 1994; *Troglodytes aedon* Masters *et al.* 2003 but see *Parus Caeruleus* Kempenaers *et al.* 1997; *Emberiza schoeniclus* Kleven and Lifjeld 2005). Third, future studies should accurately assess the fitness benefits provided to alpine marmot females by the presence of EPY (Yasui 1998). Our prediction is that if the primary evolutionary cause of EPC is the 'compatibility' hypothesis, EPY should be more heterozygous and should outperform WPY as found in the bluethroat *Luscinia svecica* (Johnsen *et al.* 2000) or in the blue tit *Parus caeruleus* (Kempenaers *et al.* 1997). Alternatively, if the primary evolutionary cause of EPC is the 'genetic diversity' hypothesis, EPY should not perform better than WPY in an absolute sense, but survival within mixed litters should be higher than within pair litters. Although well documented in insects (Fuchs and Schade 1994; Oldroyd *et al.* 1997; Baer and Schmid-Hempel 1999), this pattern is less clear in vertebrate species. Some studies showed that overall survival of mixed litters was higher than survival of within-pair litters but none have

controlled for a higher survival of EPY (*Lacerta agilis* Olsson *et al.* 1994; *Vipera berus* Madsen *et al.* 1992; *Cynomys gunnisoni* Hoogland 1998) and the pattern seems inconsistent (*Passer domesticus* Strohbach *et al.* 1998; *Crinia georgiana* Byrne and Roberts 2000).

Chapitre 4

Male attractiveness and presence of helpers as evolutionary causes of sex-ratio adjustment in monogamous alpine marmots (*Marmota marmota*)

Sommaire

1. Introduction 201

2. Materials and methods 202
2.1. Study site and field methods 202
2.2. Genetic analyses 203
2.3. Statistical analysis 203

3. Results 204

4. Discussion 207
4.1. Male attractiveness and sex-ratio adjustment 207
4.2. Helpers and male attractiveness: How females cope with two evolutionary forces acting on sex-ratio adjustment? 208
4.3. Conclusion 209

A. Cohas, N.G. Yoccoz, E. Largo and D. Allainé. Male attractiveness and presences of helpers as evolutionary causes of sex-ratio adjustment in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*). Soumis

Abstract

Sex allocation theory predicts that females mated to attractive males should produce male biased litters since male offspring would receive a relatively greater advantage from inheritance of their father characteristics than would their female siblings. Thus, following both sex allocation theory and genetic benefits models of female mate choice, we could expect *(i)* that females mated to attractive males produce male biased litter and (ii) that litter sex-ratio is all the more male biased that the proportion of extra-pair young increases. Moreover, in cooperatively breeding species, offspring sex-ratio should be biased toward the helping sex when helpers are absent. However, the combined effect of male attractiveness and helpers presence has never been investigated. For the first time in mammals, we found a positive effect of male attractiveness and of extra-pair paternity on litter sex-ratio at emergence. Moreover, we found an negative effect of helpers presence after accounting for the male attractiveness effect. Thus, female alpine marmots are nonetheless able to adjust litter sex-ratio but also to trade between several evolutionary constraints to reach an optimal sex-ratio.

Keywords

heterozygosity, sex allocation theory, sexual selection, maternal investment, sexy sons

1. Introduction

Sex-ratio has long been considered as a by-product of a random mendelian segregation of sex chromosome at meiosis (Williams 1979), but evidence of adaptive manipulations of sex-ratio in birds and mammals (Hardy 1997; Hewison and Gaillard 1999; West and Sheldon 2002) has brought out the idea that sex-ratio results both from genetic constraints and from parental strategies shaped by selective forces (Trivers and Willard 1973; Charnov 1982). Consequently, sex-allocation theory predicts that, when fitness return of sons and daughters differed in response to some variable, it would be adaptive for parents to bias their investment toward the most profitable sex in response to that variable (Trivers and Willard 1973; Charnov 1982). West and Sheldon (2002) identify two such variables: mate attractiveness and, in cooperatively breeding species, presence of helpers.

Mate attractiveness: in species where some males are more attractive to females than others, thereby achieving higher reproductive success, and where male attractiveness has genetic basis, females mated to attractive males should produce male biased litters as male offspring would inherit a relatively greater advantage from their father's characteristics than would their female siblings (Charnov 1982; Burley 1981, 1986). This prediction is largely supported in birds (forehead patch, Ficedula albicollis, Ellegren *et al.* 1996; body size and breast stripe, Parus major, Köelliker *et al.* 1999; ultraviolet colour, Parus caeruleus, Sheldon *et al.* 1999a; Griffith *et al.* 2003; tail length, Hirundo rustica, Saino *et al.* 2002; tarsus length, Parus varius, Yamaguchi *et al.* 2004; but see testosterone levels, Junco hyemalis, Grindstaff *et al.* 2001; viability, Parus caeruleus, Leech *et al.* 2001; social rank, Poecile atricapilla, Ramsay *et al.* 2003), and a recent meta-analysis emphasized that mate attractiveness had a significant effect on brood sex-ratio variation (West and Sheldon 2002).

Monogamous species where extra-pair paternities (EPP) occur provide a suitable model to test this prediction. Indeed, as expected from genetic benefit models of female mate choice (genetic diversity, Williams 1975; genetic compatibility, Zeh and Zeh 1996; inbreeding avoidance, Sillero-Zubiri *et al.* 1996; good genes, Brown 1997), it has been evidenced that EPP is a way for females to modify their mate choice (Lenington 1983; Graves *et al.* 1993; Gray 1997a; Kempenaers *et al.* 1997; Richardson *et al.* 2001; Foerster *et al.* 2003). In particular, EPP could be a way for females to be fertilized by higher attractive extra-pair males (EPM) than their within-pair males (WPM). Then, offspring sired by an EPM are expected to be male more frequently than those of the WPM. Empirical tests of this prediction are scarce and gave ambiguous results (*Parus caeruleus*, Kempenaers *et al.* 1997, but see *Ficedula albicollis*, Sheldon and Ellegren 1996; *Acrocephalus*

arundinaceus, Westerdahl *et al.* 1997; *Parus caeruleus*, Leech *et al.* 2001; *Petrochelidon ariel*, Magrath *et al.* 2002). To our knowledge, the effects of mate attractiveness and of EPP on sex-ratio have never been investigated in mammals.

Presence of helpers: in cooperatively breeding species where offspring of previous years help in raising young, offspring sex-ratio should be biased toward the helping sex when helpers are absent (Gowaty and Lennartz 1985; Pen and Weissing 2000). Empirical evidence in support of this prediction is found both in birds (*Picoides borealis*, Gowaty and Lennartz 1985; *Dacelo novaeguineae*, Legge *et al.* 2001; *Phoeniculus purpureus*, Ligon and Ligon 1990; *Acrocephamus sechellensis*, Komdeur *et al.* 1997; *Manorina melanophrys*, Ewen *et al.* 2003) and in mammals (*Lycaon pictus*, Creel *et al.* 1998, *Marmota marmota*, Allainé 2004). However, the combined effect of male attractiveness and presence of helpers on sex-ratio adjustment has never been investigated neither in birds nor in mammals.

The alpine marmot is particularly appropriate for such an investigation. It is a cooperatively breeding species (Blumstein and Armitage 1999, Allainé 2000) that lives in family groups composed of a dominant pair, subordinates, yearlings, and juveniles sharing a common home range (Arnold 1990a; Allainé 2000). Male subordinates are considered as helpers because, by warming juveniles during hibernation (Arnold 1990b), they increased juvenile survival (Arnold 1993, Allainé *et al.* 2000). The prediction that litter sex-ratio is adjusted according to the presence of helpers was validated since female alpine marmots produce an excess of sons in absence of helpers but switch to the production of litters with unbiased sex-ratio in presence of helpers (Allainé 2004). Although socially monogamous, EPP occurs in 31% of litters and results in 16% extra-pair young (EPY) (Goossens *et al.* 1998a). Heterozygosity may be a good proxy of male attractiveness because less heterozygous WPM are cuckolded more frequently than highly heterozygous WPM and EPM are more heterozygous than the corresponding WPM (Cohas *et al.* submitted).

The aim of this study is twofold. We tested the prediction that litter sex-ratio is adjusted according to male attractiveness. We expect a positive correlation between male heterozygosity and litter sex-ratio and between the proportion of EPY and litter sex-ratio. We investigated how male attractiveness and presence of helpers affect litter sex ratio when considered together.

2. Materials and methods

2.1. Study site and field methods

The study site is located in La Grande Sassière Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59E). From 1990 to 2002, marmots were permanently marked with numbered ear tags and transponders (see Cohas *et al. submitted* for details on marking protocol). All trapped individuals were sexed, measured for several biometrical traits and hair samples (from 1998 onward) or skin biopsies (after 1998) were collected for genetic parentage analyses. Intensive visual observations (see Cohas *et al. submitted* for details on observation protocol) of 20 family groups allowed identification of dominants, subordinates and yearlings of both sexes and reproductive events. Offspring emergence from the natal burrow and litter size were carefully monitored from intensive field observations. Offspring were trapped as soon as possible (generally within three days after emergence) and sexed. We recorded sex-ratio at emergence (about weaning) as the proportion of males within a litter.

2.2. Genetic analyses

253 individuals were typed at 5 microsatellite loci: SS-Bib18, SS-Bib14, SS-Bib131, SS-Bib120, SS-Bib111 (Klinkitch 1993), 148 individuals were typed for 3 additional microsatellite loci: MS45, MS47, MS53 (Hanslik and Kruckenhauser 2000), and 96 individuals were typed for 4 more loci: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091 (Da Silva *et al.* 2003). Details on microsatellite methods can be found in Goossens *et al.* (1998a), Hanslik and Kruckenhauser (2000) and Da Silva *et al.* (2003). Details on microsatellite characteristics and parentage analysis can be found in Cohas *et al.* (*submitted*). Since not all individuals were typed for the same number of loci, we used standardised individual heterozygosity (Coltman *et al.* 1999).

The genotypes of each young and of the dominant pair were used to check maternity of the dominant female (always verified in our study) and then, paternity of the dominant male. We defined a young as within-pair young (WPY) if its genotype matched dominant male genotype and as extra-pair young (EPY) if it did not. Within-pair litters (WPL) contained WPY only while mixed litters (ML) contained both WPY and EPY.

2.3. Statistical analysis

We considered only litters where potential parents and all offspring were known and typed (N = 63). Forty-six were WPL accounting for 156 offspring (71 females, 85 males) and 17 were ML representing 36 WPY (19 females, 17 males) and 27 EPY (10 females, 17 males). Thirty of the 46 WPL representing 105 offspring (52 females, 53 males) and 15 of the ML representing 32 WPY (16 females, 16 males) and 24 EPY (10 females, 14 males) were born in presence of helpers.

We accounted for non-independency of the data (25 mothers repeated one to six times) and for non-normality of the response variable, by using Generalized Estimating Equations (GEE) (Diggle *et al.* 2002), with mother as the clustering factor and an exchangeable correlation matrix (Horton and Lipsitz 1999). We used a logit link function with number of males as the response variable and litter size as the binomial denominator to investigate the effect of explicative variables on sex-ratio at emergence. We included litter size, a potential variable acting on sex-ratio, in all models.

First, we tested for an effect of male heterozygosity (proxy of male attractiveness) and presence of helpers on WPL sex-ratio. Then, we investigated for a potential effect of EPP on litter sex-ratio by building three additional models. *(i)* To be consistent with previous studies (Sheldon and Ellegren 1996; Kempenaers *et al.* 1997; Westerdahl *et al.* 1997; Leech *et al.* 2001; Magrath *et al.* 2002), we studied the effect of litter type (WPL and ML) on sex-ratio including only litters with helpers since helpers were lacking for only two out of 17 ML precluding a reliable estimation of the helpers effect. *(ii)* Following Sheldon and Ellegren (1996) as regards to potential confounding factors leading to no difference in sex-ratio between WPL and ML, we investigated the effect of EPY proportion on ML sex-ratio. (iii) We tested if EPY were preferentially males within ML. We thus divided ML into their WPY and EPY fraction and we tested for an effect of litter fraction on sex-ratio with a GEE. We also compared the arc-sine transformed sex-ratio of the EPY and WPY fractions of each litter with a paired t-test (Sokal et Rholf 1995). We ran these last analyses on both the 15 ML with helpers and the overall 17 ML but, since they gave quantitatively similar results, we presented only the results on all ML.

We assessed the significance of fixed terms for WPL and ML and their respective second order interactions only for WPL since the small sample size of ML did not permit estimation of interactions using the robust z statistics of parameter estimates with other factors known to affect the response variable being included in the model (partial test) (Diggle *et al.* 2002).

The statistical analyses were performed using R 1.9.1 software and the gee library (R development core team, 2003). Unless otherwise stated, all tests are two-tailed, the level of significance set to 0.05 and all parameter estimates are given ± s.e.

3. Results

Overall litter sex-ratio at emergence ranged between 0 and 1 (0.555 ± 0.034) and varied between 0 and 1 (0.557 ± 0.040) for WPL and between 0 and 0.75 (0.549 ± 0.063) for ML. If we considered only litters born in presence of helpers, litter sex-ratio ranged between 0 and 1 (0.528

± 0.039) but varied between 0 and 1 (0.519 ± 0.049) for WPL and between 0 and 0.75 (0.544 ± 0.066) for ML. If we considered WPL born in absence of helpers, litter sex-ratio ranges between 0 and 1 (0.627 ± 0.068).

Table 4.1. Generalized estimation equation models showing the effects of terms on the litter sex-ratio.

	Coefficients ± standard error	p-value
(a) Sex-ratio of within-pair		
Litter size	*-0.145 ± 0.051*	*0.004*
Male heterozygosity	*1.034 ± 0.408*	*0.011*
Presence of helpers	*-0.557 ± 0.273*	*0.041*
(b) Sex-ratio of litters with		
Litter size	*-0.267 ± 0.116*	*0.021*
Litter type	0.109 ± 0.336	0.745
(c) Sex-ratio of mixed litters		
Litter size	-0.211 ± 0.153	0.168
Extra-pair young proportion	*1.878 ± 2.572*	*0.010*
(d) Sex-ratio within mixed		
Litter size	-0.278 ± 0.163	0.087
Fraction type	-0.738 ± 0.570	0.098*

* one-tailed test

Male attractiveness: Once taking into account the negative effect of litter size (1 to 7 offspring), a positive effect of male heterozygosity on WPL sex-ratio was evidenced (Table 4.1; Figure 1) in agreement with the prediction that male attractiveness lead to male-biased litters.

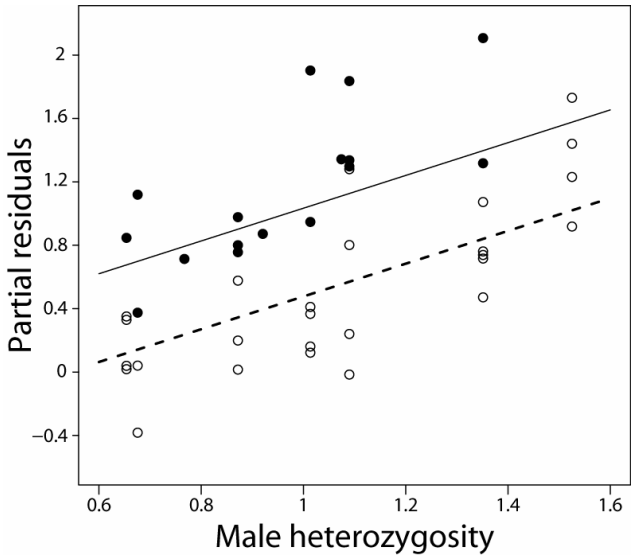


Figure 4.1. Partial residuals corrected for the effect of litter size as a function of male heterozygosity and presence of helpers. The open and black circles represent the partial residuals corrected for the effect of litter size for families with and without helpers respectively. The dashed and solid lines represent the fitted model for families with and without helpers respectively.

EPP: Once we accounted for the negative effect of litter size (1 to 7 offspring, Table 4.1.b), no significant difference in litter sex-ratio was evidenced between WPL and ML (Table 4.1.b). For ML, no effect of litter size (3 to 5 offspring) was detected but, as predicted, we found a significant increase of sex-ratio with the proportion of EPY within litter (Table 4.1c; Figure 4.2). Moreover, 71% (12 out of 17 ML) of the ML presented a higher sex-ratio in the EPY part than in its WPY counterpart (one sided sign test: $p = 0.072$). And, within a ML, EPY tended to be male more often than their WPY siblings (EPY sex-ratio: 0.62 ± 0.09, WPY sex-ratio: 0.44 ± 0.08, Table 4.1.d, trend confirmed by a one sided paired t test: $t = 1.45$, $df = 16$, $p = 0.083$).

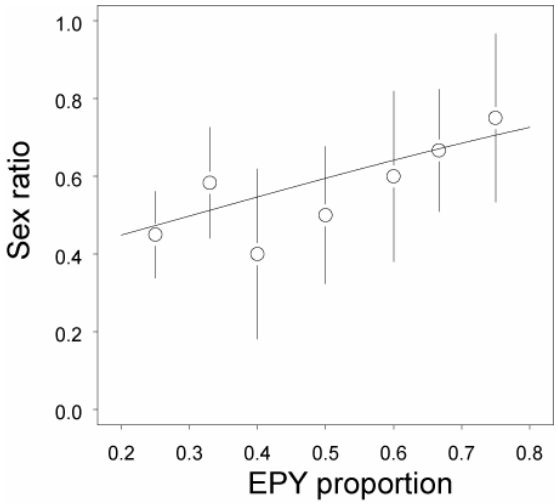


Figure 4.2. Sex-ratio of mixed litters as a function of the proportion of extra-pair young within litter. The open circles represent the observed data ± s.e., the line represents the fitted model.

Helpers and male attractiveness: We found a negative effect of helpers after taking into account the positive effect of male heterozygosity on WPL sex-ratio (Table 4.1; Figure 4.1). Moreover, if the mean sex-ratio of WPL and ML with helpers did not differ, ML with a low proportion of EPY (less than 0.344) showed a lower sex-ratio than the average sex-ratio of WPL while the reverse occurred for ML with a higher proportion of EPY (greater than 0.344).

4. Discussion

4.1. Male attractiveness and sex-ratio adjustment

Sex allocation theory applied to male attractiveness predicts that females mated to attractive males should produce male biased litters in species *(i)* where some males are more attractive to females than others and *(ii)* where male attractiveness has genetic basis (Charnov 1982; Burley 1981, 1986). Hence, males presumably show greater variation in reproductive success than females. So, sons of high-quality males may inherit some critical father traits that may be more beneficial to their subsequent survival or reproductive success than to daughters ones (Weatherhead and Robertson 1979; West and Sheldon 2002). In alpine marmots, these prerequisites should be fulfilled. First, although socially monogamous, variance in reproductive success may be higher in males than in females since males obtain reproduction through EPP (Birkhead and Møller 1992; Kempenaers *et al.* 1997), 16% of young being EPY (Goossens *et al.* 1998a; Cohas *et al.* 2006). Second, male heterozygosity may be a cue of both reproductive success and viability. Indeed, less heterozygous dominant male are more likely to be cuckolded than highly heterozygous ones and highly heterozygous males are more likely to gain EPP (Cohas *et al. submitted*). Moreover, highly heterozygous individuals enjoy higher survival to their first hibernation than low heterozygous ones (Da Silva *et al.* 2006). Third, even if heterozygosity is not expected to be directly heritable, we could expect some consequences of father heterozygosity on offspring characteristics (Mays and Hill 2004). Consequently, we found a positive effect of male attractiveness, measured by heterozygosity, on litter sex-ratio at emergence. This result confirms that male attractiveness plays a significant role in sex-ratio adjustment. Although this result was clearly established in birds species (West and Sheldon 2002), this is the first evidence in mammals.

Increasing evidence suggests that EPP could be a way for females to be fertilized by EPM more attractive than their WPM (Lenington 1983; Kempenaers *et al.* 1992; Graves *et al.* 1993; Gray 1997a; Kempenaers *et al.* 1997; Richardson and Burke 2001; Foerster *et al.* 2003). In alpine

marmots, this pattern of female mate choice holds: *(i)* EPM are more heterozygous than WPM, *(ii)* the lower WPM heterozygosity, the higher the probability of being cuckolded, *(iii)* the lower WPM heterozygosity, the higher the proportion of EPY (Cohas *et al. submitted*).Then, within a litter, EPY are expected to be male more frequently than WPY. This prediction is partly supported in our study. Sex-ratio did not differ between ML and WPL (see also Sheldon and Ellegren 1996; Kempenaers *et al.* 1997; Westerdahl *et al.* 1997; Leech *et al.* 2001; Magrath *et al.* 2002) but sex-ratio increased with EPY proportion within ML. This result is not surprising as females mated to attractive males are expected to bias offspring sex-ratio towards males but are not expected to pursue EPP (Sheldon and Ellegren 1996). However, EPY only tended to be male more often than WPY. In the literature, all studies (Sheldon and Ellegren 1996; Westerdahl *et al.* 1997; Leech *et al.* 2001) but one (Kempenaers *et al.* 1997) revealed no trend for EPY to be more likely males than their WPY siblings. Two hypotheses could account for this result. *(i)* In mammals, sex-ratio adjustment seems to occur at or near implantation (Cameron 2004) and data on captive marmots suggest that sex-ratio bias is already present at birth (Allainé *et al.* 2000). Then, despite the fact that it would be advantageous for females to bias the sex of EPY in favour of males, mechanisms may not be sufficiently finely tuned to target specific sperm or blastocysts (Sheldon and Ellegren 1996). *(ii)* The statistical power of our analysis is limited ($\beta = 0.52$). Indeed, although the magnitude of the effect is about the same as in Kempenaers *et al.* (1997), our sample size (17 ML) is smaller than Kempenaers *et al.*'s one (60 ML). Interestingly, all studies that failed to reveal a difference in EPY and WPY sex-ratio had sample size (19ML, Sheldon and Ellegren 1996; 9 ML, Westerdahl *et al.* 1997; 41 ML, Leech *et al.* 2001) lower than the threshold ($N = 55$) needed to reject the null hypothesis with 90% certainty at $p=0.05$ for a one tailed test with $t = 1.41$.

4.2. Helpers and male attractiveness: How females cope with two evolutionary forces acting on sex-ratio adjustment?

In cooperative breeders, a clear prediction about sex-ratio adjustment can be made at the individual level: females should bias the offspring sex-ratio towards the helping sex when helpers are lacking (Gowaty and Lennartz 1985; Pen and Weissing 2000; West and Sheldon 2002). In marmots, the helping sex is male: males provide breeders with immediate fitness benefits by increasing offspring survival during hibernation while females, by doing the contrary, provide breeders with immediate fitness costs (Arnold 1993; Allainé and Theuriau 2004). Then, as expected, we found a positive effect of the helpers absence on litter sex-ratio. We thus confirmed that females without helpers produce male-biased litter (Allainé 2004) to reach an optimal

number of helpers (Allainé and Theuriau 2004) while females with helpers produce balanced sex-ratio (Allainé 2004). This result supports previous results on both cooperatively breeding birds (West and Sheldon 2002) and mammals *(Lycaon pictus*, Creel *et al.* 1998), and confirms previous results from same population (Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004; Allainé and Theuriau 2004).

Moreover, female alpine marmots biased offspring sex-ratio in an additive way according to the two variables identified by West and Sheldon (2002): presence of helpers and male attractiveness (heterozygosity). Thus, females seem able to adjust litter sex-ratio as a function of several evolutionary constraints (see also Komdeur *et al.* 1997): the expected direct fitness benefits from increase survival of offspring in presence of helpers and the expected indirect fitness benefits from higher reproductive success of offspring born to highly attractive males.

Disentangling the role of helpers and EPP may be difficult in marmots since EPP occured mainly (15 out of 17 litters) in families with helpers. However, among ML born in presence of helpers, the sex-ratio of litters with a small proportion of EPY (<0.33) was below the average whereas the sex-ratio of litters with a greater proportion of EPY was systematically above the average. Thus, we expect females to trade between the two evolutionary constraints that are the necessity not to overproduce male offspring in presence of helpers and to produce EPY male with high reproductive prospects.

4.3. Conclusion

Sex-ratio adjustment in vertebrates remains widely controversial (Hewison and Gaillard 1999; Brown 2001; West and Sheldon 2002; Cameron 2004) although empirical evidences accumulate. Today, a unifying framework rather than a concentration of studies on specific factors of sex-ratio adjustment is needed to explain variation in the extent to which different species, or even different populations of a given species, adjust their offspring sex-ratio. Since the benefits of sex-ratio adjustment will depend heavily on fitness gains expected from shifting offspring sex-ratio, which in turn will be driven by the form and strength of selection involved, studies on the fitness prospects expected from different categories of offspring, males versus females or EPY versus WPY of each sex, however difficult, represent a potential powerful way of reconciling a priori controversial findings.

Chapitre 5

Are extra-pair young better than within-pair young? A test in alpine marmots

Sommaire

1. Introduction 213

2. Materials and Methods 214

2.1. Study site and field methods 214
2.2. Genetic and paternity analyses 215
2.2.1. Genetic analyses 215
2.2.2. Paternity analyses 215
2.3. Capture-Mark-Recapture analyses 216

3. Results 219

3.1. First step: Goodness of fit test 220
3.2. Second step: Selection of the global model 220
3.3. Third step: Influence of the type of offspring on survival and access to dominant status 222

4. Discussion 225

A. Cohas, C. Bonenfant, J-M. Gaillard, and D. Allainé. Are extra-pair young better than within-pair young? A test in alpine marmots. Soumis.

Abstract

1. In socially monogamous species, it has been argued that females often seek extra-pair copulation to gain genetic benefits (good or compatible genes). Testing this 'genetic quality' hypothesis requires comparing the performance of extra-pair young (EPY) and within-pair young (WPY). Such tests are still scarce because of high data requirements, and the results so far published on birds are contradictory.
2. To test the 'genetic quality' hypothesis we used multistate capture-recapture models to compare age-specific survival and access to dominance between EPY and WPY in the alpine marmot (*Marmota marmota*), a socially monogamous mammal showing high level of extra-pair paternity.
3. When compared to WPY, apparent survival of EPY was higher by 15%, 10% and 30%, for juveniles, yearlings, and two years old individuals, respectively. Survival at older ages did not differ between WPY and EPY.
4. Apparent survival corresponded to true survival for yearlings and juveniles because dispersal does not occur before 2 years of age in marmots. For older individuals, apparent survival corresponded to a mixture of survival and dispersal. The 30% increase in two years old EPY apparent survival is likely to reflect mostly a delayed dispersal of EPY compared to WPY.
5. When compared to WPY, EPY probability to access dominance was the same for two years old individuals but was increased by 368% for individuals older than two years.
6. Moreover, since EPY dispersed later than WPY, females may benefit, directly, through the helping behaviour of EPY subordinates and, indirectly, since older individuals increase their chance of becoming dominant, especially in distant territories.
7. Both survival and reproductive performances were higher in EPY than in WPY. The advantages of adopting such a mixed mating tactic are likely to be high for females. Thus, obtaining genetic benefits, either good genes or compatible genes, is a likely evolutionary force driving extra-pair paternity in alpine marmots.

Keywords

multiple paternity, survival, reproductive success, capture-recapture, multistate model

1. Introduction

Extra-pair paternity (EPP) is a common reproductive tactic spreading over socially monogamous species of the whole animal kingdom (Birkhead and Møller 1998). The benefits of adopting such a mixed tactic are straightforward for males, since by fertilizing extra-pair females, males increase their reproductive success by fathering additional offspring at the expense of parental care provided by within-pair males (Trivers 1972). However, the occurrence of this mixed tactic is more puzzling when it comes to females since their reproductive success is not constrained by the number of sexual male partners (Trivers 1972). Nevertheless, extensive behavioural observations reveal that extra-pair copulation (EPC) is often actively elicited by females (Westneat *et al.* 1990; Westneat and Stewart 2003), suggesting that females obtain fitness benefits by adopting this mixed tactic. Yet, since increasing the quantity of offspring is unlikely to drive EPP in female vertebrates (but see the fertility insurance hypothesis, Sheldon 1994a), increasing the offspring quality is an appealing alternative which can confer an adaptive value of EPP (Birkhead and Møller 1992; Zeh and Zeh 1996, 1997; Jennions and Petrie 2000; Tregenza and Wedell 2000; Griffith *et al.* 2002).

Hypotheses arguing for an adaptive value of EPP through an increased quality of offspring can be classified in two groups. A first group of hypotheses argue that EPP benefits females by increasing the quality of the litter either through direct benefits, like nuptial gift, resource provisioning and defence of the offspring (Wolf 1975; Burke *et al.* 1989; Colwell and Oring 1989), or through genetic benefits, like an increased genetic diversity (Williams 1975). According to this 'genetic bet-hedging' hypothesis, the value of the whole litter is enhanced by the occurrence of EPP because it increases the genetic diversity of offspring and thus reduces the probability of reproductive failure in unpredictable environment (Watson 1991) while extra-pair young (EPY) are not more fitted than within-pair young (WPY). A second group of hypotheses argue that EPP benefits females by increasing the quality of EPY compared to WPY by obtaining genetic benefits, like good genes, viability and/or attractiveness (Hamilton 1990), or by obtaining compatible genes (Zeh and Zeh 1996, 1997). Under this 'genetic quality' hypothesis, EPY should thus have an overall better quality than WPY (Griffith *et al.* 2002) because they inherit good genes (Hamilton 1990) or compatible genes (Zeh and Zeh 1996, 1997).

All these hypotheses made predictions on the occurrence of EPP among females and males and on offspring characteristics (Griffith *et al.* 2002; Mays and Hill 2004). To examine the possible adaptive value of EPP, many authors investigated (i) the influence of male phenotypic (Dunn *et al.* 1994a; Friedl and Klump 2002; Hansson and Westerberg 2002) and genetic (Blomqvist *et al.* 2002; Freeman-Callant *et al.* 2003; Eimes *et al.* 2005) characteristics over the

occurrence of, or (ii) the phenotypic (Hasselquist *et al.* 1996; Forstmeier *et al.* 2002; Foerster *et al.* 2003) and genetic (Foerster *et al.* 2003) differences between within-pair males and extra-pair males, or (iii) the phenotypic (Strohbach *et al.* 1998; Whittingham and Dunn 2001; Schmoll *et al.* 2003) and genetic (Foerster *et al.* 2003) differences between WPY and EPY. However, the fitness benefit that the presence of EPY provides to females has seldom been investigated. Owing to the difficulty of monitoring individuals throughout their lifetime, few investigators have compared survival and reproductive success between EPY and WPY (but see Schmoll *et al.* 2003), and such investigations have generally been limited to juvenile survival of birds (Krokene *et al.* 1998; Strohbach *et al.* 1998; Kempenaers *et al.* 1997; 1999; Lubjuhn *et al.* 1999; Whittingham and Dunn 2001; Charmantier *et al.* 2004; Kraaijeveld *et al.* 2004).

The alpine marmot appears as an especially suitable model to investigate the adaptive value of the EPP reproductive tactic. Indeed, up to 31% of litters in the socially monogamous alpine marmot have been shown to contain EPY, and 16% of juveniles were born from extra-pair fathers (Goossens *et al.* 1998a, Cohas *et al.* 2006). The basic social unit is a family group of 2-20 individuals, composed of a territorial dominant breeding pair, sexually mature subordinates of at least two years of age, yearlings, and juveniles (Perrin *et al.* 1993). EPP is virtually inexistent in absence of subordinate males within the family group, and preferentially occurs when the social partners are related. To the opposite, EPP is almost systematically reported when subordinates are present in the family group (Cohas *et al.* 2006). In this latter case, the reproduction of sexually mature subordinate females is suppressed (Arnold 1990b; Goossens *et al.* 1998a), and subordinate males seldom sire extra-pair young (Arnold 1990, Goossens *et al.* 1998a). In marmots, EPP seems mainly performed by transient males (Cohas *et al.* 2006).

We aimed here to assess the potential benefits of EPY for alpine marmot females. We tested a central prediction of the 'genetic quality' hypothesis (common to both the 'good genes' and the 'compatibility' hypotheses) stating that EPY should perform better than WPY. We thus compared survival and the access to dominance between EPY and WPY. It has been previously reported that dominance is required for reproduction in marmots (Arnold and Dittami 1997; King and Allainé 2002; Hacklander *et al.* 2003).

2. Materials and Methods

2.1. Study site and field methods

The study site is located in La Grande Sassière Nature Reserve (French Alps, 45°29'N, 6°59E). From 1990 to 2002, alpine marmots were caught from the beginning of April to the end

of July. Marmots were trapped using two-doors, live-capture traps baited with dandelion *Taraxacum densleonis*. Traps were placed near the entrance of the main burrow of each group allowing the assignment of captured individuals to a given family group. Once trapped, individuals were tranquillised with Zolétil 100 and individually marked with a numbered ear tag and a transponder (Trovan(TM), Germany) injected under the skin for permanent individual identification. Trapped individuals were sexed using ano-genital distance, aged from their size before three years old, and their social status was recorded. Animals were classified according to four age classes: juveniles (from 0 to 1 year of age), yearlings (from 1 to 2 years of age), two year-olds (from 2 years to 3 years of age) and adults (from 3 years of age). Virtually all emerged juveniles were captured within three days following emergence (Allainé 2004; Allainé *et al.* 2000).

2.2. Genetic and paternity analyses

2.2.1. Genetic analyses

For genetic analyses, hairs were collected from 1992 to 1997, and tissue biopsies thereafter from all trapped individuals. From this sample, 253 individuals were typed at 5 microsatellite loci: SS-Bib14, SS-Bib18, SS-Bib120, SS-Bib111, SS-Bib131 (Klinkitch 1993), 148 individuals were typed for 3 additional microsatellite loci: MS45, MS47, MS53 (Hanslik and Kruckenhauser 2000), and 96 individuals were typed for 4 more loci: Ma001, Ma018, Ma066, Ma091 (Da Silva *et al.* 2003). Details on microsatellite characteristics and methods can be found in Goossens *et al.* (1998a,b), Hanslik and Kruckenhauser (2000), Da Silva *et al.* (2003), and Cohas *et al.* (2006).

Tests of Hardy-Weinberg equilibrium and of linkage disequilibrium were performed using GENEPOP v3.3 (Raymond and Rousset 1995) on dominant adults only to avoid bias due to family structure and on all cohorts gathered to ensure adequate sample size (N = 69 for SS-Bib14, SS-Bib111, SS-Bib18, SS-Bib120 and SS-Bib131, N = 31 for MS45, MS47 and MS53, N = 11 for Ma001, Ma018, Ma066 and Ma091). They revealed neither departure from Hardy-Weinberg equilibrium for any of the loci (all $p > 0.05$) nor gametic linkage disequilibrium among any of the loci (all $p > 0.05$).

2.2.2. Paternity analyses

The genotypes of each young and of the dominant pair were used to check maternity of the dominant female (always verified in our study) and then, paternity of the dominant male. We defined a young as within-pair young if its genotype matched with the dominant male genotype and as extra-pair young if not. Even if many paternity exclusions were based only on one

difference between the genotype of the young considered and its potential father, we can be confident in our results since we can discard the possibility of both false exclusion and false inclusion of a young (Goossens *et al.* 1998b; Cohas *et al.* 2006).

2.3. Capture-Mark-Recapture analyses

Only individuals captured between 1992 and 2002 were considered in these analyses because individuals trapped before 1992 were not genotyped. Moreover, we discarded all individuals of unknown paternity status and all individuals born in families without helpers since EPY did not occur in these families (Cohas *et al.* 2006), and we knew from previous studies that the presence of helpers significantly increases juvenile survival (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004; Allainé and Theuriau 2004). After exclusion, our dataset consisted of 506 encounters on 220 individuals from which 45 (accounting for 119 encounters) were EPY and 175 (accounting for 387 encounters) were WPY. The data thus are recapture histories. Typical recapture histories are for examples:

- 11110000000 for an individual marked as young at capture occasion 1 and recaptured as subordinate at capture occasions 2, 3 and 4 and never after,
- 00111220220 for an individual marked as young at capture occasions 3 and recaptured as subordinate at capture occasions 4, 5 and as dominant at capture occasions 6, 7, 9, 10.

We used multistate capture-recapture model (MS-CR, Lebreton and Pradel 2002) as recapture probability of individuals is much lower than 1 (a marked individual known to be present in the population might not be captured on a particular occasion, Farand *et al.* 2002) to investigate the pattern of both marmot survival rate and social state transition. Indeed, by taking advantage of MS-CR, we could account for the social state of an individual (*s* for subordinate state *vs D* for dominant subordinate state), and estimate both the probability of survival for subordinate and dominant individuals and the probability of an individual to change from subordinate state to dominant state.

Table 5.1. Abbreviations used in models labelling

Abbreviations	***Meanings***
p	capture probability
Φ	survival probability
1-Φ	mortality probability (encompass both mortality and dispersal probabilities for individuals older then two years old)
Ψ	state transition conditional to survival probability
Subscript	
age	age as a four modalities categorical variable
age1	age from 0 to 1 year
age2	age from 1 to 2 years
age3	age from 2 to 3 years
age4	age from 3 to 4 years
agex-y	age from agex to agey
agex,y	agex and agey
sex	Sex
t	Time
type	young type WPY (within-pair young) or EPY (extra-pair young)
*	interactive effect
+	additive effect
Superscript	
s	subordinate status
D	dominant status

A MS-CR model can be expressed as a transition matrix and associated vectors of survival and capture probabilities (Nichols *et al.* 1994) as follows:

$$\begin{bmatrix} \Psi^{ss} & 1-\Psi^{ss} \\ 1-\Psi^{DD} & \Psi^{DD} \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} \Phi^{s} \\ \Phi^{D} \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} p^{s} \\ p^{D} \end{bmatrix}_t$$

where capture (p), apparent survival (Φ),and state transition conditional to survival (Ψ) probabilities are defined as : p_t^a, the probability that an individual alive and present in state *a* in year *t* is captured during that time laps, Φ_t^a, the probability that an individual in state *a* in year *t* survives and does not permanently emigrate from the study area until year *t+1* and Ψ_t^{ab}, the probability that an individual in state *a* in year *t* is in state *b* in year *t+1*, given that it survived

from year *t* to *t+1*, where year *t* begins at time of marking and therefore extends from capture cession to capture cession

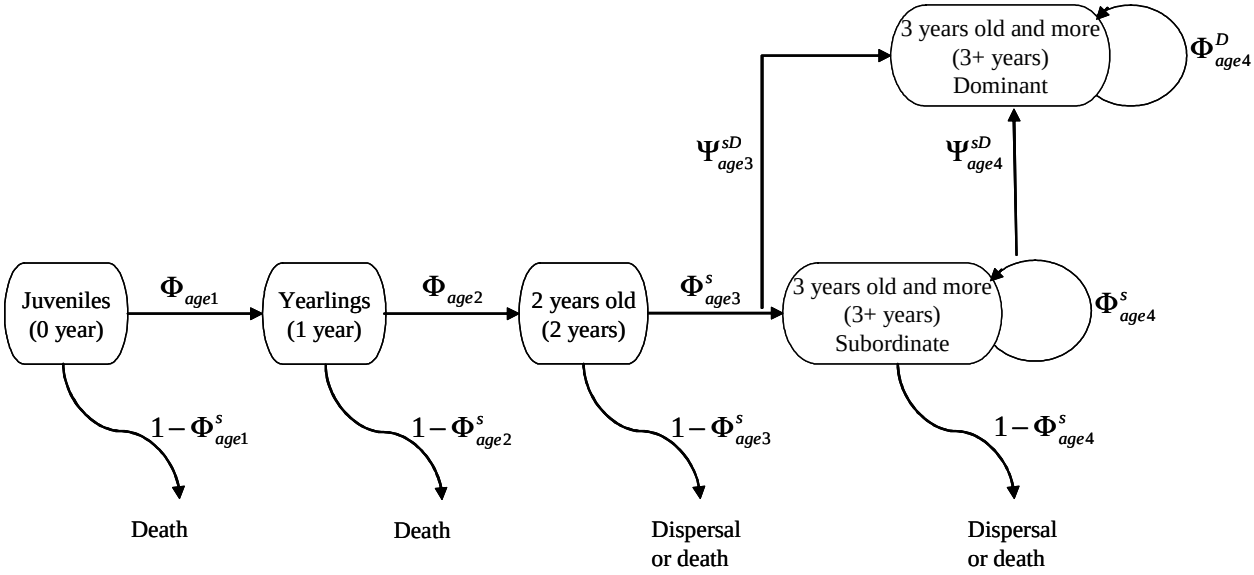


Figure 5.1. Life cycle of alpine marmot. Four age classes are represented. Each arrow represents the transition from one class to another with associated the probability of this event with Φ representing survival probability and Ψ representing state transition probability. For alpine marmots older than two years old, Φ represents apparent survival thus 1- Φ encompasses both survival and dispersal and Ψ is conditional to Φ.

In our study population, marmots were never identified as dominant before three years old (personal observations, Arnold 1993; Farand *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2002; Grimm *et al.* 2003) and so, the transition between social states only concerned adult individuals (Figure 5.1). Consequently, for individuals younger than two years old, the model simplifies to:

$$[\Phi^{s}]_t[p^{s}]_t$$

Dominants never went back to subordinate status (personal observations, Arnold 1993; Farand *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2002; Grimm *et al.* 2003) then, for individuals of two years old or more, we fixed state transition probabilities from dominant to subordinate at zero ($\Psi^{Ds}=1-\Psi^{DD}=0$). This procedure *de facto* constrained state transition probabilities from dominant to dominant to 1 ($\Psi^{DD}=1$). Thus, we had only one state transition probability to estimate, the probability of staying subordinate (Ψ^{ss}). And, for individuals of two years old or more, the model can be expressed as

$$\begin{bmatrix} \Psi^{ss} & 1-\Psi^{ss} \\ 0 & 1 \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} \Phi^{s} \\ \Phi^{D} \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} p^{s} \\ p^{D} \end{bmatrix}_t$$

Data analyses were drawn following three steps as advocated by Lebreton *et al.* (1992). In

the first step, we tested whether a global model compatible with our biological knowledge fitted our data with regard to the "3i hypothesis" (Burnham *et al.* 1987). This is the Goodness-Of-Fit (GOF) stage performed with U-CARE software (Choquet *et al.* 2004).

The second step was to select the most parsimonious model from our global model which did not encompass the offspring type effect. Following Tavecchia (2000)'s advices, we reduced the number of parameters of the global model by considering *a priori* biological hypotheses based both on our field experience and literature (Arnold 1993; Farand *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2002; Grimm *et al.* 2003; Allainé 2004). We thus considered age, time and sex effect and their interactions on all capture, survival and state transition probabilities. Consequently, the most general model was denoted $p^{s}_{age*t*sex}\Phi^{s}_{age*t*sex}\Psi^{ss}_{age3-4*t*sex}, p^{D}_{age*t*sex}\Phi^{D}_{age*t*sex}\Psi^{sD}_{age3-4*t*sex}$. The subscript *age* stands for age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults. The subscript *sex* stands for sex, *t* stands for time. Finally, the subscript * indicates interactive effects. Superscripts *s* and *D* respectively stand for subordinate and dominant states (Table 5.1). We did not consider the litter size since the juvenile survival is independent of this factor in our population (Allainé *et al.* 2000). Moreover, no difference in litter size was observed between litters with and without EPY (mean litter size ± standard error = 3.22 ± 1.31 *vs* 3.24 ± 1.32, t = 0.07, df = 66, p = 0.95). To limit formal tests, the model selection procedure followed the parsimony principle using the Akaike's Information Criterion (AIC, see Johnson and Omland 2004) corrected for small sample size (AICc, Burnham *et al.* 1995): the lower the AICc value, the more parsimonious the model (Burnham and Anderson 1998).

The third step was to test the 'offspring type' effect, by comparing the most parsimonious global model with neighbouring ones containing this effect. Thus, we incorporated the variable 'offspring type' (WPY *vs* EPY) and all its age specific effects both on survival and on transition. In addition to the use of the AICc value, the level of significance of offspring type was investigated using log-likelihood ratio tests (LRT) between nested models. All LRT were one-tailed according to the 'genetic quality' hypotheses (i. e., we expected EPY to have both higher survival and higher probability to become dominant than WPY). We finally computed maximum-likelihood estimates and standard errors of model parameters.

All models were fitted with the generalized logit link function, using M-SURGE 1.7.1 (Choquet *et al.* 2004). All estimates are given as mean □ standard error.

3. Results

3.1. First step: Goodness of fit test

Because of the particular constrains set on the transition parameters (the dominant state is an absorbing state), we first performed the GOF tests of our model as a single state model. We found the overall GOF test to be not significant (χ^2=35.92, df=28, P=0.144), suggesting that the full time-dependent model ($p_t \Phi_t$ or Cormack-Jolly-Seber model) adequately fitted our data (Burnham et al. 1987). However, among the three components of the overall test (test3.Sr, test3.Sm and test2.Ct), the test2.Ct test was the only significant one (z=2.17, P= 0.029), revealing a potential trap-happiness problem in the sampling protocol (Choquet *et al.* 2005). In fact, catching young marmots (juveniles and yearlings) is a far more profitable task than adult catching as they are easier to capture and their age is exactly know at this stages. Hence we put a stronger effort in catching juveniles than older marmots (89.5% are first-caught as juveniles in our dataset), which bears the consequence of an artificial increase in the capture probability of juveniles compared to yearlings or adults. When removing the first capture in our data and re-conducting the GOF test, we still had a non-significant overall test (χ^2=19.75, df=25, P=0.755) but trap-happiness vanished (z=-1.39, P=0.162). Clearly, the trap-happiness problem was an age-effect consequence on the probability of recapture, a problem that we accounted for by modelling an age- and time-dependent recapture as a basic "umbrella model" (see results). When performing a multi-state GOF (Pradel *et al.* 2003), we found qualitatively similar results with no evidence for a lack of fit when considering the overall GOF-test (fit to $p_t^s \Phi_t^s \Psi_t^{ss}, p_t^D \Phi_t^D \Psi_t^{sD}$ or Jolly-Move model: χ^2=42.62, df=37, P=0.096). As for the single-state GOF, the test3G.Sr was rejected (χ^2=22.79, df=25, P=0.032) but was no longer significant when the first capture was removed (test3G.Sr: χ^2=13.55, df=23, P=0.939; overall fit to the Jolly-Move model: χ^2=22.79, df=35, P=0.944), emphasising the need for an age-specific structure in our model.

3.2. Second step: Selection of the global model

For capture probability, the model with the lowest AICc included age-dependent capture probability where adult capture probability depended on social status (Table 5.2.a). This model competes strongly (AICc-weight 0.44 *vs* 0.27) with the model including an additive effect of sex (Table 5.2.a).

Once recapture was adequately modelled, we then addressed the factors of variation in survival probability. The model with the lowest AICc included effect of both age and status of adults on survival (Table 5.2.b). This model was twice better supported than the two next and

equally supported models which included in addition between-sex differences of survival in an interactive and an additive way, respectively (Table 5.2.b).

Table 5.2. Model selection based on AICc for the five best capture models (a), survival models (b), and state transition models (c) nested in the most global model $p^{s}_{age*t*sex}\Phi^{s}_{age*t*sex}\Psi^{ss}_{age3-4*t*sex}, p^{D}_{age*t*sex}\Phi^{D}_{age*t*sex}\Psi^{sD}_{age3-4*t*sex}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, sex and t stand respectively for age, sex and time, with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the subscript * indicates interactive effects, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states.

(a) Capture model		Deviance	NP	AIC_c	AIC_c-weight
B	p^{s}_{age}, p^{D}	894.29	12	919.79	0.440
p2	$p^{s}_{age+sex}, p^{D}_{sex}$	893.01	13	920.77	0.270
p3	p_{age}	898.62	11	921.89	0.154
p4	$p^{s}_{age+t}\, p^{D}_{t}$	876.91	21	923.58	0.066
p5	$p^{s}_{age+t+sex}, p^{D}_{t+sex}$	876.10	22	925.24	0.029

(b) Survival model		Deviance	NP	AIC_c	AIC_c-weight
B	$\Phi^{s}_{age}\Phi^{D}$	894.29	12	919.79	0.529
Φ2	$\Phi^{s}_{age*sex}\Phi^{D}_{sex}$	891.37	14	921.42	0.234
Φ3	$\Phi^{s}_{age+sex}\Phi^{D}_{sex}$	893.89	13	921.65	0.209
Φ4	$\Phi^{s}_{age+t}\Phi^{D}_{t}$	884.31	21	930.98	0.025
Φ5	$\Phi^{s}_{age+t+sex}\Phi^{D}_{t+sex}$	884.22	22	933.36	0.002

(c) State transition model		Deviance	NP	AIC_c	AIC_c-weight
B	$\Psi^{ss}_{age3-4}, \Psi^{sD}_{age3-4}$	894.29	12	919.79	0.675
Ψ2	$\Psi^{ss}_{age3-4+sex}\Psi^{sD}_{sex}$	894.29	13	922.05	0.218
Ψ3	$\Psi^{ss}_{age3-4*sex}\Psi^{sD}_{sex}$	893.55	14	923.60	0.101
Ψ4	$\Psi^{ss}_{age3-4+t}\Psi^{sD}_{t}$	885.93	20	930.15	0.004
Ψ5	$\Psi^{ss}_{age3-4+sex+t}\Psi^{sD}_{sex+t}$	885.89	21	932.55	0.001

AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample bias.
NP: number of estimated parameters.

We finally assessed the influence of factors on transition from subordinate to dominant status. The model with the lowest AICc included age-dependent transition probabilities (Table 5.2.c). This model was three times better supported than the next model which included in addition additive effects of sex (Table 5.2.c).

Consequently, we retained the model named *B* which presented age-dependent and state-dependent capture and survival probabilities, and age-dependent transition probabilities (Table 5.3). Recapture probability decreased with age from 0.886±0.036 for juveniles to 0.380±0.144 for subordinate individuals older than three years (Table 5.3) and markedly depended on social status (0.751±0.069 *vs* 0.380±0.144 for dominants *vs* subordinates, respectively, Table 5.3). Apparent survival corresponded to true survival for juveniles and yearlings since natal dispersal does not occur prior to two years of age, and for dominant adults since breeding dispersal does not occur in our study. Survival increased with age from 0.720±0.038 for juveniles to 0.857±0.054 for dominant adults. For subordinates individuals, apparent survival probability was lowered to 0.503±0.080 for two years old individuals and to 0.571±0.101 for individuals of three years old and older (Table 5.3). Finally, we found that overall transition probabilities from subordinate to dominant status were low, and decreased from 0.280±0.068 for two years old to 0.153±0.079 for older individuals (Table 5.3).

Table 5.3. Estimates of capture, survival and state transition probabilities obtained for the most parsimonious global model p^{s}_{age}, p^{D}, Φ^{s}_{age}, Φ^{D}, $\Psi^{ss}_{age3-4}, \Psi^{sD}_{age3-4}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscript age stands respectively for age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e.

Age	p	**Φ**	Age	**Ψ**
0	0.886±0.036	0.720±0.038		
1	0.664±0.071	0.804±0.077		
2	0.688±0.094	0.503±0.080	2 subordinate to dominant	0.280±0.068
3+ subordinate	0.380±0.144	0.571±0.101	3+ subordinate to dominant	0.153±0.079
3+ dominant	0.751±0.069	0.857±0.054		

3.3. Third step: Influence of the type of offspring on survival and access to dominant status

We used the model *B* as the starting point, and we investigated the influence of being

EPY or WPY on survival and transition (*i.e.* access to dominance) probability.

Two models including effects of offspring type had lower AICc than the model *B*. These models received twice more support than the model *B* (Table 5.4.a). One model included an additive effect of the type of offspring on yearling and juvenile survival, while the second model also included offspring type effects on survival of two year-olds (Table 5.4.a). As expected from the 'genetic quality' hypotheses, the EPY survival was higher than that of WPY up to three years of age, and was then equal thereafter. Survival probabilities were 0.803±0.053 versus from 0.698±0.041 for EPY and WPY juveniles, respectively, and 0.605±0.097 versus 0.466±0.083 for two year-olds EPY and WPY, respectively (Table 5.5, Figure 5.2). Estimates for older individuals, whether subordinates or dominants, were the same as those obtained for the best global model *B* (Tables 5.4.a and 5.5).

Table 5.4. Test of the effect of offspring type on survival probabilities (a) and on state transition probabilities (b) with the most global model considered being p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{age*type}\Phi^{D}_{type}$, $\Psi^{ss}_{age3-4*type}\Psi^{sD}_{age3-4*type}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Model selection was based on AICc and LRT.

(a) Survival model		Deviance	NP	AIC_c	AIC_c-weight	LRT
$B_{\Phi_{type}}$	$\Phi^{s}_{[age1-3+type]+age4}\Phi^{D}$	890.78	13	918.55	0.236	*B vs* $B_{\Phi_{type}}$ χ^2=3.51 df=1 p=0.03
Φ_{type1}	$\Phi^{s}_{[age1-2+type]+age3+age4}\Phi^{D}$	891.05	13	918.82	0.206	*B vs* Φ_{type1} χ^2=3.23 df=1 p=0.04
B	$\Phi^{s}_{age}\Phi^{D}$	894.29	12	919.79	0.126	
Φ_{type2}	$\Phi^{s}_{age1+age2+age3+age4+type}\Phi^{D}$	892.89	13	920.65	0.082	*B vs* Φ_{type2} χ^2=1.40 df=1 p=0.12
Φ_{type3}	$\Phi^{s}_{[age1-2]*type+age3+age4}\Phi^{D}$	890.70	14	920.75	0.078	*B vs* Φ_{type3} χ^2=3.58 df=2 p=0.09

(b) State transition model		Deviance	NP	AIC_c	AIC_c-weight	LRT
$B_{\Phi\Psi_{type}}$	$\Psi^{ss}_{age3+[age4+type]}, \Psi^{sD}_{age3+[age4+type]}$	888.34	14	918.43	0.323	$B_{\Phi_{type}}$ *vs* $B_{\Phi\Psi_{type}}$ χ^2=2.44 df=1 p=0.06
$B_{\Phi_{type}}$	$\Psi^{ss}_{age3-4}, \Psi^{sD}_{age3-4}$	890.78	13	918.55	0.236	
Ψ_{type2}	$\Psi^{ss}_{age3-4*type}, \Psi^{sD}_{age3-4*type}$	887.65	15	920.00	0.147	$B_{\Phi_{type}}$ *vs* Ψ_{type2} χ^2=3.13 df=2 p=0.11
Ψ_{type3}	$\Psi^{ss}_{[age3+type]+age4}, \Psi^{sD}_{[age3+type]+age4}$	890.25	14	920.30	0.127	$B_{\Phi_{type}}$ *vs* Ψ_{type3} χ^2=0.53 df=1 p=0.24
Ψ_{type4}	$\Psi^{ss}_{age3-4+type}, \Psi^{sD}_{age3-4+type}$	890.76	14	920.81	0.098	$B_{\Phi_{type}}$ *vs* Ψ_{type4} χ^2=0.02 df=1 p=0.45

AICc: Akaike's information criterion corrected for small sample bias.

NP: number of estimated parameters.
LRT: One tailed log-likelihood ratio tests.

Table 5.5. Estimates of capture, survival and sate transition probabilities obtained for the best model containing the offspring type effect on both survival and state transition probabilities p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{[age1-3+type]+age4}\Phi^{D}$, $\Psi^{ss}_{age3+[age4+type]}, \Psi^{sD}_{age3+[age4+type]}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e.

Age	p	Φ for EPY	Φ for WPY	Age	Ψ for EPY	Ψ for WPY
0	0.884±0.036	0.803±0.053	0.698±0.041			
1	0.661±0.072	0.870±0.068	0.791±0.085			
2	0.689±0.094	0.605±0.097	0.466±0.083	2 subordinate to dominant	0.277±0.068	
3+ subordinate	0.413±0.150	0.555±0.100		3+ subordinate to dominant	0.459±0.296	0.098±0.070
3+ dominant	0.749±0.069	0.856±0.054				

Only one model, $B_{\square\square type}$, including the effect of the type of offspring on the probability of transition from subordinate to dominant status was slightly better supported than the model $B_{\square type}$ (Table 5.4.b). This model included age dependent effects and an additive effect of the type of offspring on the probability to become dominant for three years old and older individuals. In support of the 'genetic quality' hypotheses, EPY tended to have a higher probability to access to dominant status than WPY (0.459±0.296 *vs* 0.098±0.070, Table 5.5, Figure 5.2) for individuals aged of 3 years or more.

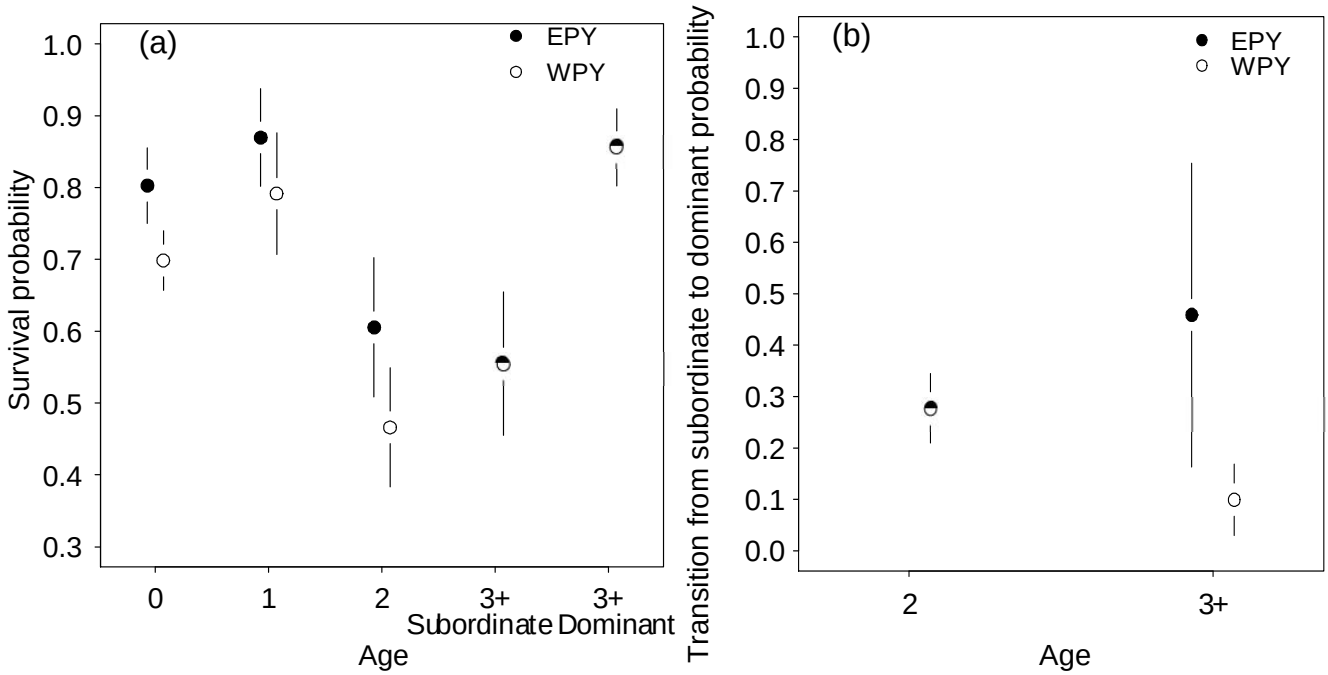


Figure 5.2. Estimates of survival probability, Φ (a) and of sate transition from subordinate to dominant probability, (b) showing the effect of young type obtained for model p^{s}_{age}, p^{D}, $\Phi^{s}_{[age1-3+type]+age4}\Phi^{D}$, $\Psi^{ss}_{age3+[age4+type]}, \Psi^{sD}_{age3+[age4+type]}$ where p, Φ, Ψ stand respectively for capture, survival and state transition probability, the subscripts age, and type stand respectively for age and type with age taken as a four modalities categorical variable with respectively 1, 2, 3 and 4 standing for juveniles, yearlings, 2 years of age, and adults, the superscripts s and D respectively stand for subordinate and dominant states. Estimates are given ±s.e.

4. Discussion

A crucial test of the 'genetic quality' hypothesis is the comparison between EPY and WPY performance. Indeed, if females engage in EPP to produce EPY of higher genetic quality than WPY (i.e. possessing good – survival or attractiveness – or compatible genes), EPY are expected to perform better than WPY (Neff and Pitcher 2005). The nine studies (Krokene *et al.* 1998; Strohbach *et al.* 1998; Kempenaers *et al.* 1997; 1999; Lubjuhn *et al.* 1999; Whittingham and Dunn 2001; Schmoll *et al.* 2003; Charmantier *et al.* 2004; Kraaijeveld *et al.* 2004) we found about the relative performance of EPY and WPY were all focused on birds and provided contradictory results. In only two studies, a higher performance was reported for EPY involving a higher fledging survival (four populations, Kempenaers *et al.* 1997; Charmantier *et al.* 2004), and higher local recruitment (one population, Charmantier *et al.* 2004) of *Parus caeruleus*. The difference in fledging survival was 31% in one population (Kempenaers *et al.* 1997), but only 6% in another one (Charmantier *et al.* 2004). Our results on alpine marmots showed much larger differences

between EPY and WPY. We found indeed that EPY clearly out-performed WPY as predicted by the 'genetic quality' hypothesis. Specifically, EPY better survived during the critical period between birth and sexual maturity, but this difference vanished once adulthood was reached. EPY also had access to dominance more often than WPY. Based on our estimates, fitness benefits for mothers are likely to be important because the EPY survival relative to WPY is higher by 10% to 30% depending on the age class, and the EPY are about fourfold more likely to access dominance at two years of age than WPY.

The high proportion of negative results previously reported in bird is surprising because lots of studies have suggested that females should benefit from choosing mates according to their genetic quality (see Møller and Alatalo 1999; Jennions and Petrie 2000 for reviews). Moreover, many studies have reported differences of morphological traits, age or survival between within-pair and extra-pair males (Hasselquist *et al.* 1996; Johnsen *et al.* 2000; Foerster *et al.* 2003). If these traits honestly signal holders of good genes that are heritable to some extent (see Møller and Alatalo 1999 for review), we can reasonably expect EPY to have a selective advantage over WPY.

Both methodological and biological reasons might explain the high proportion of negative results so far reported. In most studies, sample sizes were quite small (e. g., only 11 broods in Krokene *et al.*'s study,1998), so that the statistical power to detect small genetic quality effects (e. g., only a 6% difference in fledging survival in Charmantier *et al.*'s study, 2004) is low. Moreover, a capture or resighting rate of less than 1 has not been accounted for in previous studies, possibly leading to biased estimates of age-specific survival (Nichols 1992). Likewise, a possible effect of EPP on survival is easier to detect when measured during a critical period of the life cycle. When survival from birth to fledging is as high as 90% as it was in some bird studies (Strohbach *et al.* 1998; Whittingham and Dunn 2001; Schmoll *et al.* 2003), any advantage for EPY is almost impossible to detect.

We accounted for these pitfalls in the present analysis of alpine marmots by comparing performance between EPY and WPY based on a large sample size analysed using capture-recapture methods. Our analyses thus allowed us to get unbiased estimates of survival when capture rates are less than 1 (Nichols 1992). Moreover, survival of marmots before sexual maturity is low and variable over time (Farand *et al.* 2002), so that this period (i. e., the two first years of life) can be considered as critical (Stephens *et al.* 2002; Grimm *et al.* 2003; *Marmota flaviventris*, Oli and Armitage 2004). In our case, the performance of EPY and WPY was measured by survival and dominance access. In alpine marmots, 85% and 100% of young are born to dominant males and to dominant females, respectively (Cohas *et al.* 2006). Consequently, the dominance access is a good proxy of reproductive performance for both sexes. Our results

clearly indicate that seeking for genetic benefits (good or compatible genes) is a likely and potentially strong evolutionary force driving EPP in alpine marmot.

These benefits can even be strengthened by the dispersal pattern exhibited by EPY. The apparent survival of EPY relative to WPY was twice higher for two years-old individuals than for juveniles and yearlings. While apparent survival corresponds to true survival for pre-dispersing yearlings and juveniles, it includes a mixture of survival and dispersal for older individuals. Considering that adult survival in the long-lived marmots should have the highest elasticity to population growth (Gaillard *et al.* 2000), and that the variability of the most influential fitness components is buffered against (Pfister 1998, Gaillard and Yoccoz 2003), the observed difference of survival between EPY and WPY should decrease with increasing age. The highest difference of apparent survival at two years of age between EPY and WPY is thus likely to be mostly due to a lower dispersal rate by EPY. Delayed dispersal of EPY compared to WPY may confer a twofold advantage for mothers. First, EPY, especially males, can act as helpers for a longer period and, consequently, substantially increase survival of the following litters (Arnold 1993; Allainé *et al.* 2000; Allainé 2004; Allainé and Theuriau 2004). Second, by postponing dispersal, EPY may gain mass and reach full-size before dispersal, and consequently may increase their chance to access dominance and subsequently reproduce (King and Allainé 2002), especially away from their natal territory (Stephens *et al.* 2002, Grimm *et al.* 2003). EPY may thus have more chance to access dominance than WPY both on natal territories (Table 5) and on distant territories. Whether EPY are more likely than WPY to disperse and recruit in distant populations has not been investigated up to now. Recruitment performance of EPY and WPY have been usually compared only at a local scale (Kempenaers *et al.* 1997, Krokene *et al.* 1998, Strohbach *et al.* 1998, Lubjuhn *et al.* 1999, Schmoll *et al.* 2003, Charmantier et al. 2004), based only on a small fraction of the population because of low recruitment rates (between 1.7% and 17%,, Charmantier *et al.* 2004 and Kempenaers *et al.* 1997, respectively). Dispersal may thus be a possible confounding factor leading to negative results reported in previous studies.

The differences in offspring performance we report here are unlikely to be due to other factors than genetic ones. Although we did not compare cross-fostered young, maternal as well as environmental effects are unlikely to have produced the observed results because (i) most females raised EPY and WPY born from both mixed and within-pair litters, and (ii) EPP paternity occurrence was independent on year or territory quality in alpine marmots (*unpublished data*). However, although unlikely, a differential maternal investment in EPY and WPY (already reported in two bird species; Gil *et al.* 1999; Cunningham and Russell 2001) cannot be totally ruled out.

From previous work on alpine marmots (Cohas *et al.* 2006), five lines of evidence led us to predict that EPY are better than WPY: (*i*) EPP occurrence positively depended on the pair male relatedness with the female, (*ii*) the nine identified extra-pair males were all more heterozygous than the corresponding within-pair male, (*iii*) although a difference in relatedness between the few identified extra-pair males and the within-pair males was not demonstrated, extra-pair males were preferentially transient individuals originated from distant family groups and, subsequently, likely to be less genetically related to the female than the pair male, (*iv*) EPY were less related to their mother and likely more heterozygous than their half siblings WPY (Cohas *et al. unpublished data*), and (*v*) heterozygous juveniles better survived to their first year than homozygous ones (Da Silva *et al.* 2006).

In summary, EPY perform better than WPY in alpine marmots, clearly supporting the 'genetic quality' hypothesis in a mammalian species. Female alpine marmots are thus likely to engage in extra-pair copulation in order to obtain genetic benefits. Benefits females get by adopting such a mixed strategy are high because both survival and access to reproduction are markedly higher for EPY than for WPY. These findings provide a straightforward hint that EPP is adaptive, at least in some species. Further long-term studies involving a lifetime monitoring of identified individuals are required to assess the fitness of offspring, and ultimately the fitness pays-off of females adopting a mixed reproductive tactic.

PARTIE IV

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Chapitre 1

Les bénéfices génétiques en question

Sommaire

1. Des bénéfices génétiques pour les femelles ? 232
1.1. Des résultats peu tranchés 232
1.2. Des difficultés méthodologiques 236

2. Des bénéfices génétiques pour les femelles peut-être mais supérieurs aux coûts ? 241

3. Au delà d'une tactique de reproduction femelle : les paternité hors-couple, un jeu aux multiples joueurs 243

1. Des bénéfices génétiques pour les femelles ?

1.1. Des résultats peu tranchés

La littérature concernant les bénéfices génétiques obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple porte essentiellement, si ce n'est uniquement, sur le groupe taxonomique oiseau. Elle reste extrêmement controversée et aucun consensus général ne semble se dégager (Arnqvist et Kirkpatrick 2005, Annexe 1).

Encart 4.1. Tests des différentes hypothèses concernant de potentiels bénéfices génétiques obtenus par les femelles via les paternités hors-couple

Critères de recherche

La base de données présentée en annexe a été obtenue par une recherche sur ISI Web of Knowledge en utilisant les mots clés "extra-pair paternity" et "extrapair paternity" et par une recherche systématique dans les journaux suivants avant le 1er février 2006 : American Naturalist, Animal Behaviour, Auk, Behaviour, Behavioral Ecology, Behavioural Ecology et Sociobiology, Condor, Ethology, Evolution, Hereditas, Ibis, Journal of Avian Biology, Journal of Heredity, Journal für Ornithologie, Molecular Ecology, Molecular Ecology Notes, Nature, Oikos, Proceedings of the Royal Society of London Series B et Science.

Critères d'exclusion

Littérature

Seules les études publiées dans la littérature de rang A ont été considérées. Les estimations présentes dans des comptes-rendus de colloques, des thèses, des livres ou des journaux autres que des journaux de rang A ont été ignorées.

Population

Seules les populations naturelles ont été considérées. Les populations captives qu'il s'agisse d'élevage ou de parc zoologique ont été écartées. De plus, si les individus d'une population naturelle ont fait l'objet de manipulations, les études concernées ont été écartées.

L'ensemble des études conservées sont présentées en Annexe 1.

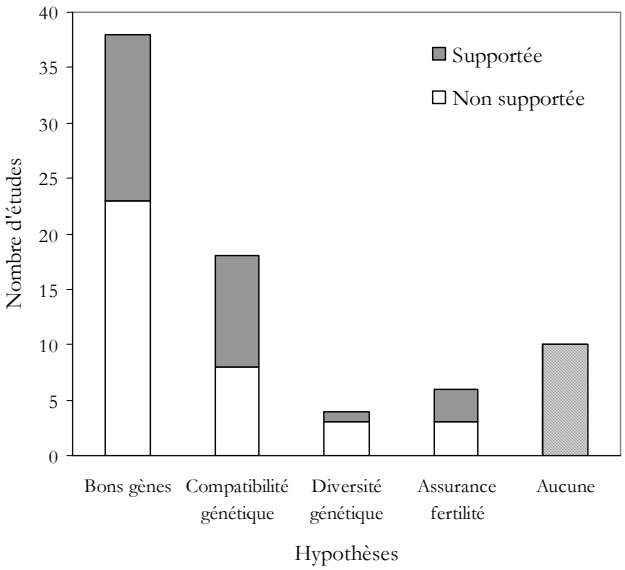


Figure 1.1. Répartition des différentes études concernant les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple en fonction de l'hypothèse testée et du résultat obtenu.

Chez les oiseaux, 76 études réalisées sur 53 populations (*cf.* Encart 4.1) se sont attachées à évaluer si les femelles obtenaient des bénéfices génétiques grâce aux paternités hors-couple (Figure 1.1). Sur ces 76 études, seules 66 indiquent clairement la ou les hypothèses considérées et seules 29 (soit 44%) supportent effectivement l'une ou l'autre des hypothèses. Si statuer sur l'obtention de bénéfices génétiques par les femelles grâce aux paternités hors-couple est risqué, statuer sur la nature de ces bénéfices génétiques est plus qu'hasardeux. Les quatre hypothèses proposées dans la littérature, soit l'hypothèse des bons gènes, l'hypothèse de la compatibilité génétique, l'hypothèse de la diversité génétique et l'hypothèse d'assurance de la fertilité, ont fait l'objet d'une attention très inégale donnant lieu respectivement à 38, 18, 4 et 6 études (Figure 1.1). Sans compter que, bien que ces hypothèses ne soient pas mutuellement exclusives, rares sont les études ayant considérées plus d'une seule d'entre elles (Table 1.1) : les quatre hypothèses ont été testées pour une seule population (Charmantier *et al.* 2004). Compte tenu du nombre réduit d'études concernant les hypothèses de diversité génétique et d'assurance de la fertilité, il est difficile d'arriver à une quelconque conclusion. En ce qui concerne les deux hypothèses restantes, malgré un intérêt plus récent, l'hypothèse de la compatibilité génétique semble mieux soutenue que l'hypothèse des bon gènes : 10 études sur 18 (soit 56%) supportent l'hypothèse de la compatibilité génétique contre 15 études sur 23 (soit 39%) en faveur de l'hypothèse des bons gènes (Figure 1.1).

Table 1.1. Répartition des différentes hypothèses concernant les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple dans différentes études. Trois études n'apparaissent pas dans cette table, une testant les quatre hypothèses, deux testant trois hypothèses, omettant respectivement l'hypothèse de la compatibilité génétique et l'hypothèse de l'assurance de la fertilité.

	Bons gènes	Compatibilité génétique	Diversité génétique	Assurance fertilité
Bons gènes	23	8	0	3
Compatibilité génétique		7	0	0
Diversité génétique			1	0
Assurance fertilité				0

Chez les mammifères, bien que pour quelques espèces les paternités hors-couple aient été quantifiées (*cf.* Partie I, Table 3.1), l'existence de potentiels bénéfices génétiques pour les femelles n'a fait l'objet d'aucune investigation, ce qui rend impossible toute généralisation et toute comparaison avec les oiseaux. La marmotte alpine, est donc à ma connaissance, l'unique mammifère socialement monogame chez lequel cette question a été abordée. Chez cette espèce, il semblerait que les femelles obtiennent des bénéfices génétiques grâce aux paternités hors-couple. En effet, il apparaît que les paternités hors-couple résultent en des performances accrues des jeunes hors-couple : leur probabilité de survie ainsi que leur probabilité d'accéder à la dominance, et donc au statut de reproducteur sont supérieures à celles des jeunes du couple. Or, survie et accès au statut de reproducteur sont de bons proxys de la valeur sélective des individus. Par ailleurs, une augmentation des performances des jeunes hors-couple par l'obtention de bénéfices directs parait difficile chez la marmotte alpine : les mâles hors-couple sont pour 72% des mâles transients ne faisant que traverser le site. Il semblerait donc que les femelles obtiennent bien des bénéfices génétiques grâce aux paternités hors-couple chez la marmotte alpine. Ces bénéfices génétiques pourraient même être substantiels puisque la survie apparente est de 15%, 10% et 30% supérieure chez les jeunes hors-couple respectivement de l'année, de un an et de deux ans et que la probabilité d'accéder à la dominance est de 368% supérieure chez les jeunes hors-couple à l'age adulte. Par contre, sur les trois hypothèses abordées concernant la nature des potentiels bénéfices génétiques obtenus par les femelles, soit l'hypothèse des bons gènes, de la compatibilité génétique et de la diversité génétique, il est difficile d'écarter définitivement l'une ou l'autre et il est même envisageable que les femelles obtiennent différents types de bénéfices génétiques (Table 1.2).

Table 1.2. Prédictions de l'hypothèse des bons gènes, de l'hypothèse de la compatibilité génétique et de l'hypothèse de la diversité génétique et résultats obtenus chez la marmotte alpine. Apparaissent en gris les prédictions n'ayant pas fait l'objet d'un test et en gras les prédictions supportées par les résultats.

	Mâles du couple		Mâles hors-couple		Portées		Jeunes	
	Distribution aléatoire des paternités hors-couple	Quels mâles perdent le plus de paternités ?	Distribution aléatoire des paternités hors-couple	Quels mâles ont le plus de paternités hors-couple	Différences entre portées du couple et portées mixtes ?	Type de différences entre portées du couple et portées mixtes ?	Différences entre jeunes du couple et jeunes hors-couple ?	Type de différences entre jeunes du couple et jeunes hors-couple ?
Prédictions								
Bons gènes	**Non**	**« Gènes pauvres »**	**Non**	**« Bons gènes »**	Non	Aucune	**Oui**	**Jeunes hors-couple plus forte valeur sélective**
Compatibilité génétique	**Non**	**Génétiquement similaires**	**Non**	**Génétiquement dissimilaires**	Non	Aucune	**Oui**	**Jeunes hors-couple plus forte valeur sélective**
Diversité génétique	**Oui**	**Systématique**	Oui	Systématique	Oui	Performances supérieures des portées mixtes	Non	Aucune
Résultats								
	Non/Oui	1) Si peu de mâles subordonnés dans le groupe Mâles non cocufiés ≠ cocufiés - Mâles cocufiés avec similarité et dissimilarité extrême avec la femelle 2) Si beaucoup de mâles subordonnés dans le groupe - systématique 3) A nombre de mâles subordonnés égal Mâles non cocufiés > cocufiés - hétérozygotie	Non	Mâles hors-couple> couple - hétérozygotie Mâles hors-couple =/> couple ? - similarité génétique avec la femelle = - mâles hors-couple = transients => distants géographiquement et distants génétiquement ?	Oui	Portées mixtes> Portées du couple - Diversité génétique - Sex-ratio	Oui	Jeunes hors-couple > couple : - Survie entre 0 et 1 an - Survie apparente entre 1 et 3 ans - Accès à la dominance après 3 ans Jeunes hors-couple= couple - hétérozygotie - sexe (tendance plus mâle ???) Jeunes hors-couple< couple -similarité génétique avec leur mère - similarité génétique avec leurs frères et soeurs

1.2. Des difficultés méthodologiques

La plupart de la littérature concernant de potentiels bénéfices génétiques associés aux paternités hors-couple est basée sur des résultats purement corrélationnels qui ne permettent pas ou difficilement des conclusions fermes sur le fait que les femelles gagnent ou non des bénéfices génétiques substantiels par les paternités hors-couple. Evaluer les bénéfices indirects dans des conditions naturelles reste indéniablement un challenge (Kirkpatrick et Barton 1997; Møller et Jennions 2001) compte tenu de la difficulté à quantifier les variations dans le choix femelle (Kirkpatrick 1996) ainsi que la magnitude de l'héritabilité de la valeur sélective et sa covariance avec les traits phénotypiques choisis par les femelles (Arnqvist et Kirkpatrick 2005). Néanmoins, des tests plus approfondis et rigoureux permettrait certainement d'écarter ou non l'existence de bénéfices génétiques pour les femelles comme cause à l'évolution des paternités hors-couple.

Table 1.3. Combinaison des tests effectués par les différentes études portant sur les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple.

	Comparaison des mâles non cocufiés *vs* cocufiés	Comparaison des mâles du couple *vs* hors-couple	Comparaison des portées du couple vs mixtes	Comparaison des jeunes du couple vs hors-couple	Nombre d'études
	X				13
		X			1
			X		1
	X	X			9
		X		X	2
	X	X	X		1
	X	X		X	4
	X		X	X	2
		X	X	X	1
	X	X	X	X	5
Nombre d'études	34	23	10	14	

A l'heure actuelle, les conclusions quant à l'existence de bénéfices génétiques pour les femelles reposent sur des tests partiels. En effet, les études dans ce domaine ne considèrent généralement que quelques aspects (Table 1.3) des quatre aspects – comparaison des mâles cocufiés et non cocufiés, comparaison des mâles du couple et des mâles hors-couple, comparaison des portées du couple et des portées mixtes, comparaison des jeunes du couple et des jeunes hors-couple – jugés nécessaires à un test rigoureux des quatre hypothèses prédisant l'acquisition de bénéfices génétiques par les femelles grâce aux paternités hors-couple (Griffith *et al.* 2002).

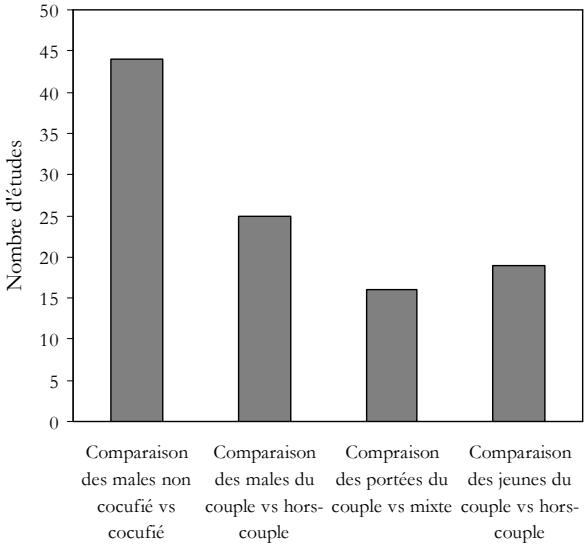


Figure 1.2. Répartition des tests effectués par les différentes études portant sur les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles grâce aux paternités hors-couple.

La plupart des conclusions reposent sur la comparaison des caractéristiques morphologiques, sexuelles secondaires et génétiques des mâles cocufiés et des mâles non cocufiés ainsi que des mâles du couple et des mâles hors-couple (Figure 1.2, Table 1.4.a et 1.4.b). La comparaison des mâles cocufiés ou non souffre du fait que des contraintes sociales ou encore écologiques peuvent peser sur la femelle et la contraindre à rester fidèle au mâle du couple, et ce indépendamment des caractéristiques du mâle du couple. La marmotte alpine en est un exemple frappant. Le nombre de mâles subordonnés présent dans le groupe étant un déterminant fort de la possibilité pour une femelle de cocufier un mâle, l'ignorance de ce facteur obscurcit totalement la relation entre caractéristiques génétiques du mâle du couple et probabilité d'être cocufié. Or, les facteurs sociaux ou écologiques pouvant influencer les paternités hors-couple sont mal connus et leur impact potentiel est très largement ignoré dans les études portant sur les bénéfices génétiques potentiellement obtenus par les femelles.

La comparaison de des caractéristiques morphologiques, sexuelles secondaires et génétiques entre mâles du couple et mâles hors-couple (Table 1.4.b) permet d'éliminer nombres de facteurs confondants. Néanmoins, elle ne permet pas, au même titre que la comparaison des mâles cocufiés ou non, de faire la distinction entre les deux hypothèses alternatives que sont l'existence d'un choix femelle ou l'existence d'un compétitivité supérieure de certaines mâles, lorsqu'une différence entre les caractéristiques des mâles du couple et des mâles hors-couple et/ou entre les mâles cocufiés ou non est mise en évidence (Sheldon 1994a) (sauf dans le cas d'une différence en terme de compatibilité génétique avec la femelle, cette caractéristique n'étant pas une caractéristique absolue d'un mâle mais une caractéristique relative à la femelle

Table 1.4. Caractères et performances utilisées dans la comparaison des mâles non cocufiés et cocufiés (a), des mâles du couple et hors-couple (b) et des jeunes du couple et hors-couple (c).

(a)	Mesures morphologiques	Caractères sexuels secondaires	Caractéristiques génétiques	Survie	Succès reproducteur	Nombre d'études
	X					6
		X				10
			X			9
	X	X				8
	X		X			3
	X			X		2
		X	X			2
			X	X		1
	X	X		X		1
	X		X	X		1
Nombre d'études	21	21	16	5	0	

(b)	Mesures morphologiques	Caractères sexuels secondaires	Caractéristiques génétiques	Survie	Succès reproducteur	Nombre d'études
		X				4
			X			7
	X	X				4
	X		X			3
	X			X		1
	X	X	X			2
	X	X		X	X	1
Nombre d'études	11	11	12	2	1	

(c)	Mesures morpho--logiques	Caractères sexuels secondaires	Caractéristiques génétiques	Survie	Succès reproducteur	Sex ratio	Sexe	Nombre d'études
	X							1
			X					3
					X			2
						X		1
	X		X					1
	X			X				6
				X	X			1
				X			X	1
						X	X	1
	X			X			X	1
Nombre d'études	9	0	4	9	3	2	3	

considérée). Chez la marmotte alpine, si la probabilité qu'un mâle du couple soit cocufié ne dépend pas de son hétérozygotie lorsque le nombre de mâles subordonnés présents dans le groupe est faible, la probabilité qu'un mâle du couple soit cocufié tend à augmenter plus rapidement chez les mâles peu hétérozygotes avec l'augmentation du nombre de mâles subordonnés que chez les mâles très hétérozygotes. Si cette tendance peut être expliquée par un

choix femelle pour les mâles hétérozygotes, elle peut également résulter d'une capacité plus importante des mâles hétérozygotes à défendre leur paternité. Une compétitivité supérieure des mâles hétérozygotes pourrait également expliquer l'incohérence entre le fait que les mâles du couple cocufiés présentent des similarités génétiques extrêmes avec leur femelle alors que les mâles hors-couple ne présentent pas une similarité génétique intermédiaire comparée à celle existant entre la femelle et le mâle du couple qu'ils ont cocufiés alors qu'ils présentent une hétérozygotie supérieure à ce dernier. En effet, alors que l'échantillon total des mâles hors-couple est composé de 72% de transients contre 28% de mâles subordonnés, l'échantillon utilisé pour comparer les caractéristiques des mâles hors-couple avec celles des mâles du couple qu'ils ont cocufiés comporte 33% de transients contre 67% de mâles subordonnés. Ils est donc possible que cet échantillon corresponde non pas à des mâles choisis par la femelle mais à des mâles présentant une compétitivité supérieure leur permettant d'accéder à des paternités hors-couple. A l'heure actuelle aucune étude n'a explicitement testé si les différences entre mâles cocufiés ou non ainsi qu'entre mâles du couple et mâles hors-couple trouve son origine dans un choix de la part des femelles ou dans une compétitivité accrue de certains mâles. Or, si les deux composantes de la sélection sexuelle, que sont le choix femelle et la compétition entre mâles, ont traditionnellement été vues comme complémentaires et sont généralement pensées comme agissant selon un processus de renforcement mutuel (Wiley et Poston 1996), les interactions entre la compétition entre mâles et le choix femelle sont peu connues (Qvarnström et Forsgren 1998) et l'étude des conflits sexuels montre que la compétition entre mâles ne favorise pas forcément le choix femelle (Moore et Moore 1999; Moore *et al.* 2001). La compétition peut affecter le choix femelle en agissant à trois niveaux : la détection du partenaire, l'évaluation du partenaire et le résultat de l'accouplement (Table 1.5). La compétition entre mâles peut alors se révéler profitable pour les femelles chez certaines espèces (Candolin 1999, 2000, Doutrelant et McGregor 2000, Berglund et Rosenqvist 2001, Ophir et Galef 2003) et néfaste chez d'autres (Howard *et al.* 1997, Kangas et Lindström 2001). Les mâles peuvent ainsi augmenter leurs opportunités de s'accoupler par la compétition même si cela engendre des coûts en terme de valeur sélective pour les femelles (Reale *et al.* 1996; Holland et Rice 1999; Sih *et al.* 2002). L'existence de différences entre les mâles cocufiés ou non ainsi qu'entre les mâles du couple et les mâles hors-couple ne présage donc pas forcément de gains en termes de bénéfices indirectes par les femelles.

Table 1.5. Mécanismes par lesquels la compétition entre mâles peut affecter le choix femelle. Repris de Wong et Candolin (2005).

Niveaux auxquels la compétition entre mâles peut influencer le choix femelle
Avant l'accouplement
1. Détection du partenaire
Compétition influençant combien et quels partenaires sont détectés
2. Evaluation du partenaire
Compétition influençant la capacité à évaluer les partenaires détectés
3. Choix du partenaire
Compétition influençant la possibilité de s'accoupler avec le partenaire préféré
Après l'accouplement
Compétition entre les spermatozoïdes pour la fertilisation
Effets de la compétition entre mâles sur le choix femelle
Compétition qui facilite le choix
1. Compétition facilitant la détection des partenaires de bonne qualité
2. Compétition facilitant la détection des différences de qualité entre les partenaires (augmentation de l'honnêteté du signal ou facilitation de l'évaluation des indices de qualité)
3. Compétition empêchant les partenaires de mauvaise qualité de s'accoupler
Compétition qui limite le choix
1. Compétition augmentant les rencontres avec des partenaires de mauvaise qualité
2. Compétition limitant l'évaluation des partenaires (interruption des parades, parades, limitation de l'évaluation des indices de qualité
3. Compétition augmentant le succès d'accouplement des partenaires non-préférés (copulations forcées, interruption des copulations avec les partenaires préférés)

Enfin, le test crucial, et seul test direct, quant à l'obtention ou non de bénéfices génétiques par les femelles grâce aux paternités hors-couple, que représente la comparaison des jeunes du couple et hors-couple est très largement négligé (Figure 1.2, Table 1.3). De plus, lorsqu'il est pris en compte les mesures utilisées sont souvent très éloignées d'une réelle mesure de la valeur sélective des jeunes (Hunt *et al.* 2004). Seules neuf études comparent la survie des jeunes du couple et des jeunes hors-couple et trois études s'intéressent à des proxys du succès reproducteur (Table 1.4.c).

Des études expérimentales portant sur le choix femelle et ses conséquences sur la valeur sélective des jeunes dans le cadre des paternités hors-couple sont indéniablement nécessaires. Néanmoins, si ces études permettront d'estimer la possibilité d'un mécanisme, elles ne présageront en aucun cas de sa réalisation en milieu naturel. Par exemple, un choix femelle sur les caractéristiques du complexe majeur d'histocompatibilité apparaît bien établi en milieu contrôlé (Potts *et al.* 1991; Penn et Potts 1998) mais, en milieu naturel, la résultats sont plus qu'équivoques : certaines reportant une corrélation entre choix femelle et caractéristiques du complexe majeur d'histocompatibilité des mâles (Bonneaud *et al.* 2006) alors que d'autres non (Paterson et Pemberton 1997; Hedrick et Black 1997). Il apparaît donc nécessaire de persévérer,

parallèlement à des études expérimentales, dans la voie corrélative et ce, avec une rigueur accrue. La combinaison de ces deux approches offrirait la possibilité non seulement d'établir si oui ou non les femelles peuvent acquérir des bénéfices génétiques grâce aux paternités hors-couple et par quels mécanismes, mais également d'établir dans quelles conditions des bénéfices génétiques sont effectivement obtenus par les femelles.

2. Des bénéfices génétiques pour les femelles peut-être mais supérieurs aux coûts ?

Pour qu'un comportement évolue et se maintienne, il est nécessaire que les bénéfices engendrés par ce dernier soient supérieurs aux coûts. Or, l'obtention de bénéfices génétiques par les femelles grâce aux paternités hors-couple est toujours sujette à débat et leur quantification reste quasi-inexistante (*cf.* paragraphe 1). Quant aux coûts que les paternités hors-couple pourraient engendrés chez les femelles, ils ont jusqu'alors été fortement négligés. En ce sens, la question de l'évolution des paternités hors-couple rentre indéniablement dans le contexte plus large de l'évolution du choix femelle (Mead et Arnold 2004) et de la question récurrente suivante : Quelle est l'intensité des pressions de sélection indirecte sur le choix femelle et peut-elle contrebalancer les pressions de sélection directe pesant sur ce choix?

Néanmoins, une étude récente réalisée par Arnqvist et Kirkpatrick (2005) a cherché à évaluer les forces relatives de la sélection indirecte (par l'obtention de bénéfices génétiques) et directe (par la diminution des soins paternels). Pour cela, les auteurs ont calculé, chez plusieurs espèces de passereaux, grâce à des méthodes de génétique quantitative, des approximations des forces de sélection indirecte et directe. En comparant, chez six espèces, la croissance, la survie, le recrutement ou encore le succès reproducteur des jeunes du couple et des jeunes hors-couple issus de portées mixtes, les auteurs obtiennent un gradient positif de sélection indirecte de 0.015 [IC :-0.064; 0.094], pas significativement différent de zéro. Il semblerait donc que si des forces de sélection indirecte poussent les femelles à obtenir des paternités hors-couple, elles soient inexistantes ou très faibles. Il est intéressant de remarquer que leur magnitude est équivalente aux forces de sélection indirecte pesant sur le choix femelle (Kirkpatrick et Barton 1997; Møller et Alatalo 1999; Møller et Jennions 2001). Par contre, en mesurant, chez douze espèces, la diminution des soins parentaux consécutive à la présence de paternités hors-couple, un gradient négatif de sélection directe significativement différent de zéro est obtenu : un gradient de sélection de -0.14 [IC :-0.25;-0.04] est obtenu si sont comparés différents mâles présentant différents taux de paternités hors-couple pour un même événement de reproduction et un

gradient de sélection de -0.43 [IC :-0.83;-0.02] est obtenu si sont comparés différents événements de reproduction présentant différents taux de paternités hors-couple chez un même mâle (mesure supposée plus fiable, Kempenaers et Sheldon 1997; Sheldon 2002). Les auteurs concluent donc que les forces négatives de sélection directe sont au moins dix fois supérieures aux forces positives de sélection indirecte et que la seule sélection indirecte a peu de chance d'être à l'origine du maintien des comportements hors-couple.

Bien que ces résultats puissent être discutés puisque *(i)* seuls certains bénéfices et coûts des paternités hors-couple sont considérés, *(ii)* seuls des proxy plus ou moins éloignés de l'impact réel des paternités hors-couple sur la valeur sélective des femelles sont utilisés, *(iii)* aucun des gradients de sélection directe et indirecte n'a été mesuré dans une même population, ces résultats sont corroborés par deux études portant sur le choix femelle en milieu naturel et montrant, par l'utilisation de la génétique quantitative, un impact négligeable des bénéfices indirects sur ce choix (Hadfield *et al.* 2006; Qvarnström *et al.* 2006).

La généralisation de ces résultats aux mammifères, et plus précisément à la marmotte alpine, est sujette à caution. En effet, les contraintes ayant imposé la monogamie sociale chez les mammifères et les oiseaux apparaissent différentes (*cf.* Partie I, Chapitre 2). Par conséquent, les coûts engendrés par les paternités hors-couple le sont probablement également. En particulier, rares sont les espèces de mammifères chez lesquelles les mâles contribuent aux soins aux jeunes. Chez la marmotte alpine, seules les femelles semblent participer directement à l'élevage des jeunes. Par contre, mâles et femelles participent à la défense du territoire, la perte du territoire par le mâle ou par la femelle conduisant généralement à la mort des jeunes par infanticide (nos données non publiées). Il est cependant difficile de considérer ce comportement comme un soin aux jeunes, la perte du territoire conduisant, avant tout, l'individu évincé à une mort certaine. Chez les mammifères, les coûts liés à la perte des soins paternels sont donc certainement négligeables voir inexistants. Cette hypothèse semble renforcée par l'exemple du carouge à épaulettes, oiseau chez lequel la contribution des mâles à l'élevage des jeunes est réduite et dont la suppression de l'échantillon utilisé par Arnqvist et Kirkpatrick (2005) augmente l'homogénéité de ce dernier.

Cependant, ces résultats ont le mérite indéniable de rappeler que l'existence de copulations, puis de paternités hors-couple, ne peut être comprise en terme de sélection sur les femelles seulement. En effet, l'hypothèse selon laquelle les paternités hors-couple peuvent ne pas être adaptative pour les femelles mais refléter un conflit sexuel du à une sélection forte chez les mâles pour obtenir des copulations hors-couple ne doit pas être négligée (Westneat et Stewart 2003;

Arnqvist et Kirkpatrick 2005). L'origine et le maintien des copulations et paternités hors-couple en tant que tactique femelle reste donc une question ouverte.

3. Au delà d'une tactique de reproduction femelle : les paternité hors-couple, un jeu aux multiples joueurs

La femelle étant indéniablement l'élément central des paternités hors-couple, toutes les attentions ont été portées sur les variations du comportement reproductif des femelles et sur les répercussions sur leur valeur sélective. Cette focalisation sur les femelles a abouti pour l'heure à la conclusion selon laquelle les paternités hors-couple résulteraient d'une stratégie mixte de la part des femelles et, par conséquent, à l'idée que seule l'existence de bénéfices en terme de valeur sélective pour les femelles peut conférer une valeur adaptative aux paternités hors-couple (Griffith *et al.* 2003; Petrie et Kempenaers 1998). Or, la diversité des traits comportementaux et morphologiques associés avec les paternités hors-couple soulignent l'importance des interactions entre la femelle, le mâle du couple et le mâle hors-couple.

Par exemple, la fréquence des paternités hors-couple varie entre 25 et 35% et les comportements associés diffèrent entre diverses populations de carouge à épaulettes (Gray 1996; Westneat 1993a; Weatherhead et Boag 1995) : les mâles initient les copulations hors-couple dans les populations de l'Est des Etats-Unis (Westneat 1993a) alors que se sont les femelles dans les populations de l'Ouest (Gray 1996). Comprendre l'existence des paternités hors-couple et les larges variations observées nécessite, dans un premier temps, de s'intéresser non plus seulement aux bénéfices et coûts pesant sur les femelles mais également à ceux pesant sur les mâles du couple et hors-couple. Dans un deuxième temps, il parait essentiel de déterminer les facteurs influençant les interactions entre les trois joueurs que sont la femelle, le mâle du couple et le mâle hors-couple. En effet, les conflits générés par les paternités hors-couple, aussi bien entre les sexes qu'au sein d'un sexe, sont nombreux et peuvent très largement influencer les coûts et bénéfices pour chacun des joueurs. Des conflits peuvent émerger aussi bien entre les femelles et les mâles du couple, entre les femelles et les mâles hors-couple, qu'entre les mâles du couple et les mâles hors-couple (Westneat et Stewart 2003).

Le conflit émergeant si les mâles obtiennent un retour en valeur sélective supérieur en protégeant leur paternité au sein du couple qu'en cherchant des paternités hors-couple alors que les femelles obtiennent un retour en valeur sélective plus important par l'acquisition de paternités hors-couple en est une illustration. Des comportements tels que la défense d'un territoire ou encore la défense du partenaire social peuvent alors émerger chez les mâles et contraindre les femelles dans leur recherche de paternités hors-couple. Par exemple, chez la marmotte alpine, aucun mâle dominant n'est responsable de paternités hors-couple. Les mâles dominant semblent

donc avoir intérêt à protéger leur paternité plutôt qu'à rechercher des paternités hors-couple. En effet, la recherche de paternités hors-couple par les mâles dominants est probablement très coûteuse chez cette espèce car elle nécessite de quitter son territoire et, est donc associée à un risque important de perdre ce dernier ce qui se traduit en général par la mort de l'individu. L'effet d'un tel conflit sur les rapports coûts/bénéfices associés aux paternités hors-couple chez chacun des sexes peut largement influencer les paternités hors-couple.

Dans ce cadre, plus les caractéristiques du mâle du couple seront éloignées du mâle idéal, plus le conflit entre la femelle et le mâle du couple sera aigu et, par conséquent, plus les bénéfices de la femelle à échapper au control du mâle et à obtenir des paternités hors-couple seront importants. Par exemple, chez la marmotte alpine, les femelles appariées avec des mâles de forte similarité ou de forte dissimilitude génétique présentent un taux de paternités hors-couple plus important que les femelles appariées à des mâles de similarité génétique intermédiaire. La similarité génétique n'étant pas une caractéristique absolue des individus mais une caractéristique relative à la femelle à laquelle ils sont appariés, l'hypothèse d'une capacité plus grande de ces mâles à défendre leur paternité, et donc d'un coût plus important pour les femelles à échapper à leur control peut être éliminée. Il est probable que chez de nombreuses espèces, le choix du partenaire puissent être contraint (renne, *Rangifer tarandus*, Hirotani 1994; Scathophage stercoraire, *Scatophaga stercoraria*, Borgia 1981). En particulier, chez les espèces territoriales, il est possible que le choix du partenaire social dépende des caractéristiques du territoire que le mâle possède plus que des caractéristiques du mâle lui-même (troglodyte familier, Eckerle et Thompson 2006).

Mais, si les paternités hors-couple dépendent des bénéfices apportés par un partenaire hors-couple, elles dépendent également du coût à l'obtenir. Ainsi, chez la marmotte alpine, la présence de paternités hors-couple dépend du nombre de subordonnés présents dans le groupe. L'augmentation de la compétition entre les mâles dominants et les mâles subordonnés augmenterait le coût pour les mâles à défendre leur territoire et/ou leur femelle. Les femelles pourraient alors voir les coûts à rechercher et obtenir des mâles hors-couple diminuer avec l'augmentation du nombre de subordonnés, les contraintes imposées par le control du mâle dominant diminuant. La négligence des coûts à obtenir un mâle hors-couple, potentiellement variables d'une femelle à l'autre, peut obscurcir la relation entre caractéristiques des mâles du couple et probabilité d'être cocufié. Cette négligence pourrait expliquer l'absence de corrélation, trouvée chez de nombreuses espèces, entre les caractéristiques morphologiques et génétiques des mâles du couple et leur probabilité d'être cocufiés.

En fonction du rapport coûts/bénéfices pour chacun des sexes, et non pas uniquement pour les femelles, des paternités hors-couple seront observées ou non. Si les caractéristiques du

mâle du couple et du mâle hors-couple peuvent jouer un rôle important dans l'issue des conflits entre mâles et femelles ainsi qu'entre mâles, d'autres facteurs tels les caractéristiques de la femelle (hypothèse de la femelle contrainte, Gowaty 1996a), les facteurs sociaux ou encore les facteurs écologiques comme les caractéristiques de l'habitat (complexité, Sherman et Morton 1988; densité, Mays 2001) peuvent également avoir un impact important. Un intérêt non plus porté uniquement sur les femelles mais également sur les mâles ainsi que sur les interactions entre mâles et femelles permettront certainement une meilleure appréhension des paternités hors-couple. L'intégration d'études comportementales aux analyses génétiques et à la théorie des jeux pourrait ouvrir une voie décisive dans la compréhension de la valeur adaptative des paternités hors-couple.

Chapitre 2

Et la sélection sexuelle ?

Sommaire

1. Une nouvelle vision de la sélection sexuelle chez les espèces socialement monogames..248

2. Potentiel de sélection sexuelle et paternités hors-couple.....249

3. Du potentiel à l'intensité de la sélection sexuelle… 253
3.1. Des limitations quant à la mesure de la variance du succès reproducteur.....253
3.2. Des limitations quant à la mesure de la sélection sexuelle utilisée.....256

1. Une nouvelle vision de la sélection sexuelle chez les espèces socialement monogames

L'un des enjeux majeurs de l'étude des paternités hors-couple est une meilleure compréhension de la sélection sexuelle, et ce tout particulièrement chez les espèces socialement monogames. En effet, les individus sont supposés soumis à des pressions de sélection sexuelle dès lors qu'il existe une compétition soit pour l'obtention d'un plus grand nombre de partenaires sexuels, soit pour l'obtention de partenaires sexuels de plus grande qualité (Williams 1975; Arnold et Wade 1984; Andersson 1994). L'intensité de ces pressions de sélection est supposée fortement conditionnée à la variance du succès reproducteur et donc à la variance du nombre de partenaires sexuels (Wade 1979, Figure 2.1). Or, jusqu'à récemment, le nombre de partenaires sexuels par occasion de reproduction était supposé varier entre zéro et un chez les espèces socialement monogames. De fait, la sélection sexuelle était supposée faible chez ces espèces comparées aux espèces socialement polygynes. Cette supposition semblait confirmée par l'observation d'un dimorphisme sexuel marqué chez les espèces polygynes (Clutton-Brock 1989; Thornhill et Alcock 1983). Néanmoins, l'existence d'un dimorphisme sexuel de coloration du plumage aussi important chez les oiseaux socialement monogames que polygynes (Møller 1986) laisse à penser que l'intensité de la sélection sexuelle pourrait être plus grande qu'attendue chez les espèces socialement monogames (Mock et Fujioka 1990; Andersson 1994).

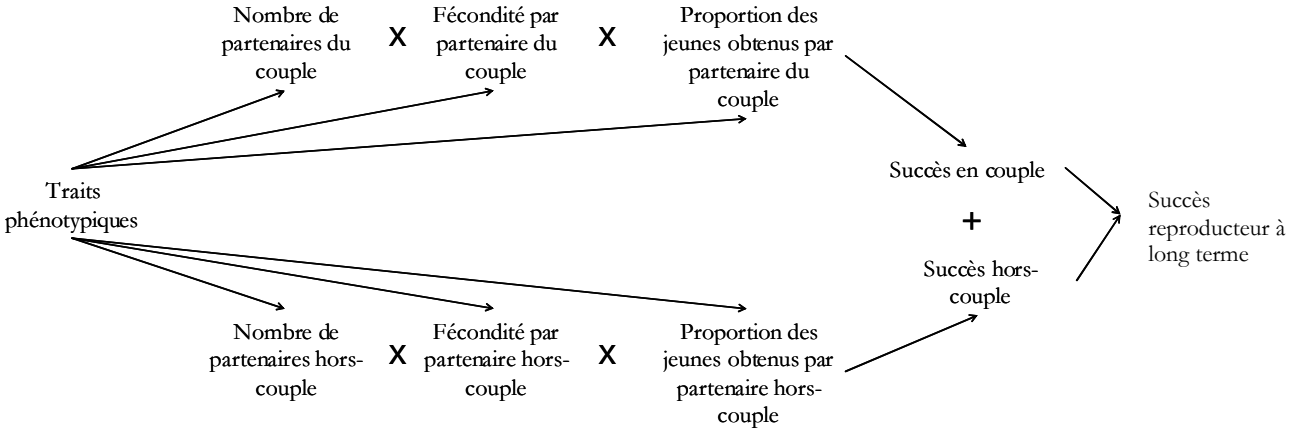


Figure 2.1. Composantes du succès reproducteur à long terme d'un individu.

Si la structure sociale impose indéniablement des contraintes fortes sur le succès reproducteur des individus, seul le système d'appariement génétique détermine effectivement leur succès reproducteur, et est donc le déterminant primordial de l'intensité de la sélection sexuelle à laquelle sont soumises les espèces (Hughes 1998). Jusqu'alors, chez les espèces socialement

monogames, il était considéré que les mécanismes pouvant conduire à des pressions de sélection sexuelle étaient limités à l'existence d'un choix sur la qualité du partenaire social (Mock et Fujioka 1990). Les variations du succès reproducteur des mâles étaient alors considérées comme restreintes aux variations causées par les différences de statut reproducteur des mâles (Kirkpatrick *et al.* 1990; Yezerinac *et al.* 1995; Webster *et al.* 2001), de la qualité des femelles (Darwin 1971; Burley 1986; Kirkpatrick *et al.* 1990), ou encore du moment de la reproduction, en particulier de la synchronie entre la naissance des jeunes et les ressources disponibles pour un élevage réussi (Roff 1992; Stearns 1992). Or, la généralité de l'existence des paternités hors-couple chez les espèces socialement monogames indique une nouvelle source de variance possible du succès reproducteur des individus. Si les individus attractifs obtiennent préférentiellement des paternités hors-couple, un second mécanisme pouvant conduire à augmenter les pressions de sélection sexuelle pesant sur les individus est à considérer (Mock et Fujioka 1990). Il parait alors capital pour une meilleure appréhension de la sélection sexuelle chez les espèces socialement monogames de considérer le patron de reproduction sans et avec les paternités hors-couple, et ce sur l'ensemble de la durée de vie des individus (Figure 2.1).

2. Potentiel de sélection sexuelle et paternités hors-couple

Les paternités hors-couple pouvant potentiellement augmenter le potentiel de sélection sexuelle chez les espèces monogames, plusieurs études portant sur différentes espèces d'oiseaux socialement monogames ont chercher à quantifier leur impact. Pour cela, une unique méthode, proposée par Arnold et Wade (1984), a invariablement été utilisée. Elle consiste à utiliser, comme mesure du potentiel de sélection sexuelle, la variance standardisée du succès reproducteur des mâles :

$$I = \frac{\mathrm{var}(T)}{\overline{T}^2}$$

où I= variance standardisée succès reproducteur des mâles,
T= succès reproducteur des mâles.

La variance standardisée du succès reproducteur des mâles est alors calculée en tenant compte du succès reproducteur apparent (Is,app), c'est à dire en considérant l'absence de paternités hors-couple et donc que l'ensemble des jeunes élevés par un mâle sont les siens puis en considérant le succès reproducteur réel (Is) c'est à dire en tenant compte des paternités hors-couple. L'impact des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle est ensuite mesuré par le ratio de la variance standardisée du succès reproducteur obtenue avec le succès reproducteur réel sur la

variance standardisée du succès reproducteur obtenue avec le succès reproducteur apparent (Is/Is, app).

Table 2.1. Effet des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle chez les oiseaux. Is,app= variance standardisée du succès apparent de fertilisation (suppose l'absence de paternités hors-couple et donc que tous les jeunes nés pour un couple donné soient issus du mâle du couple), Is= variance standardisée du succès réalisé de fertilisation (Les données sont ordonnées en fonction du pourcentage de jeunes hors-couple assignés).

Espèce	Is, app	Is	Is/Is,app	% jeunes hors-couple	% jeunes hors-couple assignés	Références
Hirondelle de fenêtre *Delichon urbica*	0.06	0.31	5.2	19	100	Whittingham et Lifjeld 1995
Hirondelle rustique d'Amerique du Nord *Hirundo rustica erythrogaster*	0.067	0.533	8	31	100	Kleven *et al.* 2006
Gorgebleue à miroir *Luscinia s. svecica*	0.08	0.37	4.63	29	100	Johnsen *et al.* 2001
Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*	0.997	1.02	1.02	3.1	100	Hasselquist *et al.* 1995
Carouge à épaulettes *Agelaius phoeniceus*	0.25	0.39	1.6	28	93	Gibbs *et al.* 1990
Bruant des prés *Passerculus sandwichensis*	0.27	0.48	1.8	47	92.3	Freeman-Gallant *et al.* 2005
Troglodyte familier *Troglodytes aedon*	0.18	0.22	1.2	10	88	Whittingham et Dunn 2005
Paruline masquée *Geothlypis trichas*	0.28	0.48	1.7	26	83	Whittingham et Dunn 2005
Carouge à épaulettes *Agelaius phoenicus*	0.67	0.73	1.1	26	78.5	Weatherhead et Boag 1997
Mésange bleue *Parus caeruleus*	0.16	0.27	1.7	11	72.3	Kempenaers *et al.* 1992
Paruline bleue *Dendroica caerulescens*	0.49	0.71	1.4	21	62.3	Webster *et al.* 2001
Carouge à épaulettes *Agelaius phoenicus*	1.02	1.21	1.2	24	60.0	Westneat 1993a
Junco ardoisé *Junco hyemalis*	0.55	0.72	1.3	28	54.7	Ketterson *et al.* 1997
Paruline à capuchon *Wilsonia citrina*	0.18	0.46	2.6	27	54.7	Stutchbury *et al.* 1997
Gobemouche à collier *Ficedula albicollis*	0.03	0.14	4.7	16	53.8	Sheldon et Ellegren 1999
Hirondelle noire *Progne subis*	0.05	0.33	6.6	19	53.8	Wagner *et al.* 1996b
Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	0.09	0.99	11	52	65	Kempenaers *et al.* 2001
Mésange à tête noire *Poecile atricapillus*	0.04	0.1	2.5	9	46.9	Otter *et al.* 1998
Oriole du Nord *Icterus galbula*	0.07	0.17	2.4	32	44.6	Richardson et Burke 2001
Paruline jaune *Dendroica petechia*	0.04	0.53	13.3	37	35.4	Yezerinac *et al.* 1995

Table 2.2. Effet des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle et sur les différentes composantes de la variance du succès reproducteur des mâles chez les oiseaux. Is,app= variance standardisée du succès apparent de fertilisation (suppose l'absence de paternités hors-couple et donc que tous les jeunes nés pour un couple donné soient issus du mâle du couple), Is= variance standardisée du succès réalisé de fertilisation, M : monogame, P : polygyne, Cov : covariance, O : Oui, N : non.

Espèce	% jeunes hors-couple	% jeunes hors-couple assignés	Is,app	Is	Is/Is,app	% de la variance totale			Système d'appariement	Dimorphisme sexuel	Références
						en couple	hors-couple	Cov			
Paruline masquée *Geothlypis trichas*	26	83	0.28	0.48	1.7	57.7	20.8	21.5	M	O	Whittingham et Dunn 2005
Troglodyte familier *Troglodytes aedon*	10	88	0.18	0.22	1.2	97.3	10.4	-7.7	P	N	Whittingham et Dunn 2005
Carouge à épaulettes *Agelaius phoenicus*	25	60	0.34	0.49	1.4	69.3	9.7	20.1	P	O	Westneat 1993, Webster *et al.* 1995
Paruline bleue *Dendroica caerulescens*	21	70	0.49	0.71	1.4	76.6	13.9	9.3	M	O	Webster *et al.* 2001
Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	52	65	0.09	0.99	11	36	38.1	25.8	M	N	Kempenaers *et al.* 2001
Hirondelle de fenêtre *Delichon urbica*	19	100	0.06	0.31	5.2	41.5	56.6	1.9	M	N	Whittngham et Lifjeld 1995

Chez chacune des 19 espèces pour lesquelles ce type d'investigations a été conduit, la prise en compte des paternités hors-couple dans la variance standardisée du succès reproducteur contribue à son augmentation (Table 2.1 et 2.2). Si ,chez certaines espèces, l'impact des paternités hors-couple sur la variance standardisée du succès reproducteur est presque négligeable, chez d'autres espèces, il est plus que substantiel (Table 2.1). Par exemple, chez le carouge à épaulettes, la variance standardisée du succès reproducteur n'est multipliée que par 1,1 par la prise en compte des paternités hors-couple (Weatherhead et Boag 1995), par contre elle est multipliée par 13,3 chez la paruline jaune (Yezerinac *et al.* 1995). De plus, si aucune corrélation n'existe entre le pourcentage de jeunes hors-couple et la variance standardisée du succès reproducteur réel (ρ=0.31, N=20, p=0.18), l'impact des paternités hors-couple sur la variance standardisée du succès reproducteur tend à être positivement influencée par le pourcentage de jeunes hors-couple (ρ=0.42, N=20, p=0.067, Figure 2.2). Il semblerait donc que le pourcentage de jeunes hors-couple ne soit pas un bon indicateur du potentiel de sélection sexuelle. Par contre, il pourrait être un bon indice de l'impact des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle. Néanmoins, la comparaison des valeurs de l'indice I obtenues pour différentes espèces reste sujette à caution (Downhower *et al.* 1987).

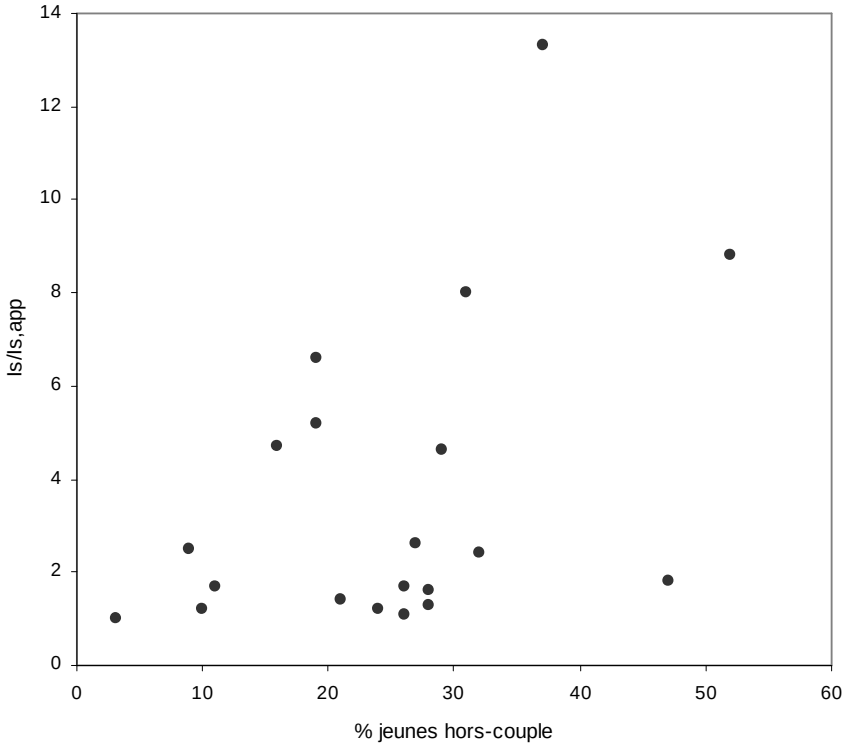


Figure 2.2. Relation entre la contribution des paternités hors-couple au potentiel de sélection sexuelle (Is/Is,app) et le pourcentages de jeune hors-couple.

Chez les six espèces, pour lesquelles le pourcentage de variance totale du succès reproducteur du aux paternités en couple et hors-couple est disponible, des patrons extrêmement

différents semble se dégager (Table 2.2). Premièrement, le pourcentage de variance du succès reproducteur expliqué par les paternités hors-couple est très variable (Table 2.2). Il reste généralement inférieur au pourcentage de variance du succès reproducteur expliqué par les paternités en couple (Table 2.2). Cependant, il semble plus important chez les espèces strictement socialement monogames comparées aux espèces facultativement polygynes, le pourcentage de variance du succès reproducteur expliqué par les paternités hors-couple pouvant être légèrement supérieur à celui expliqué par les paternités en couple chez certaines espèces strictement monogames comme l'hirondelle bicolore ou l'hirondelle de fenêtre (Table 2.2). Deuxièmement, l'étude de la covariance entre succès reproducteur en couple et hors-couple montre que si chez certaines espèce cette dernière est positive, indiquant que ce sont les mêmes mâles qui présentent des succès reproducteur en couple et hors-couple importants, chez d'autres espèces, cette covariance est nulle voir négative, indiquant que ce sont des mâles différents qui présentent des succès reproducteur en couple et hors-couple importants. Or, ces patrons ne sont pas sans conséquence sur les pressions de sélection sexuelle pesant effectivement sur les individus des différentes espèces considérées (*cf.* paragraphe 3.2).

3. Du potentiel à l'intensité de la sélection sexuelle…

Hors le fait que les études précédentes (Tables 2.1 et 2.2) ne portent que sur la classe des Oiseaux, leurs résultats et les conclusions en découlant sont difficilement généralisables et discutables à bien des égards compte tenu de l'ensemble de biais aussi bien méthodologiques que théoriques dont elles souffrent. Par la suite, les limitations liées à la difficulté d'obtenir des échantillons de taille et de qualité suffisante pour mesurer le succès reproducteur avec précision ne seront pas abordées.

3.1. Des limitations quant à la mesure de la variance du succès reproducteur

Tout d'abord, l'indice I utilisé dans l'ensemble des études cherchant à évaluer l'impact des paternités hors-couple sur le potentiel de sélection sexuelle est particulièrement sensible aux erreurs d'échantillonnage (Downhower *et al.* 1987). Or, le succès reproducteur hors-couple des mâles est particulièrement difficile à évaluer (Webster et Westneat 1998; Ligon 1999). Compte tenu de la puissance de résolution des marqueurs génétiques utilisés, il est souvent difficile d'identifier sans ambiguïté le père d'un jeune hors-couple. De plus, chaque site d'étude ayant des frontières géographiques bien définies, certains mâles hors-couple non-résidents du site

échappent à l'échantillonnage, de même que certains jeunes hors-couple produits hors du site d'étude par des mâles résidents. Ainsi, sur les 20 études présentées dans la table 2.1, seules neuf d'entre elles sont parvenues à assigner plus de 75% des jeunes et seules quatre sont parvenues à assigner la totalité des jeunes hors-couple. Or, lorsque certains jeunes hors-couple ne sont pas assignés, le succès reproducteur moyen s'en trouve généralement augmenté (la proportion de jeunes hors-couple dans une couvée étant généralement inférieure à celle des jeunes du couple) et la variance standardisé du succès reproducteur également. En effet, le pourcentage de jeunes hors-couple assigné est fortement négativement corrélé à la contribution des paternités hors-couple à l'augmentation de l'indice I (si l'on supprime les espèces pour lesquelles 100% des jeunes ont été assigné, ρ=-0.56, N=16, p=0.025, Figure 2.3). L'absence d'assignation de certains jeunes hors-couple pourrait donc contribuer fortement à une surestimation de la variance du succès reproducteur induite par les paternités hors-couple.

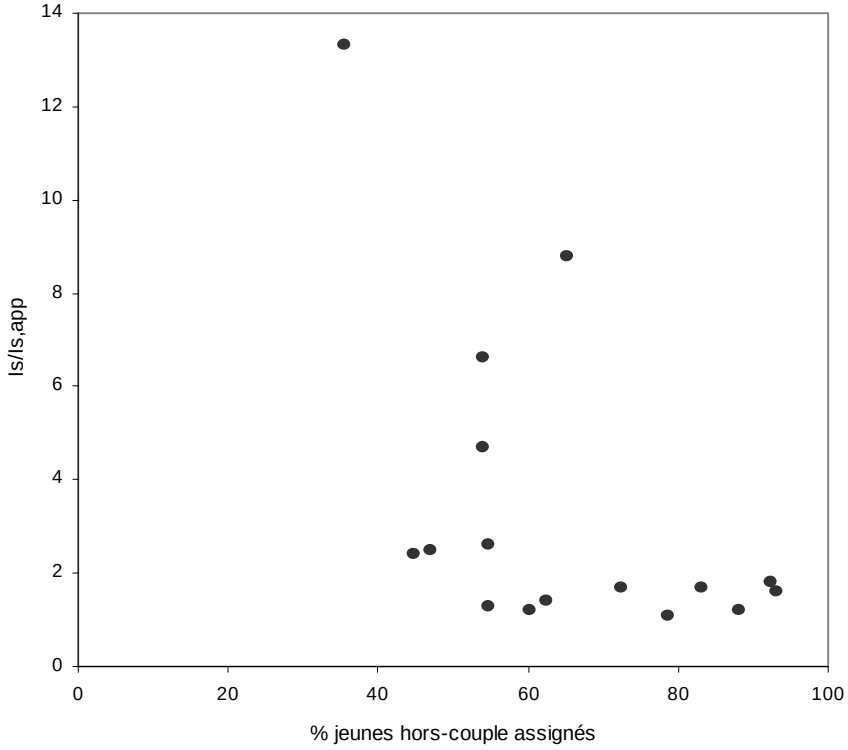


Figure 2.3. Relation entre la contribution des paternités hors-couple au potentiel de sélection sexuelle (Is/Is,app) et le pourcentages de jeune hors-couple assignés.

De plus, une probabilité de capture variable des différents types de mâles peut contribuer également à surestimer la variance du succès reproducteur due aux paternités hors-couple. En effet, il est généralement plus facile d'identifier certains types de mâles hors-couple. En particulier il est plus facile de mettre en évidence qu'un mâle territorial voisin est le père de jeunes hors-couple plutôt qu'un mâle sans territoire ou de passage. Or, l'exemple de la marmotte alpine (*cf.* Partie II, Chapitre 2) ou encore de l'hirondelle bicolore (Kempenaers *et al.* 2001) tendent tous

deux à prouver que les mâles non territoriaux pourraient être responsable, si ce n'est de la majorité, d'une fraction non négligeable des paternités hors-couple chez certaines espèces.

Enfin, l'indice I est généralement calculé en prenant en compte non pas le succès reproducteur à long terme mais le succès reproducteur annuel. Or, le succès reproducteur d'un individu dépend de sa longévité plus que d'aucun autre trait d'histoire de vie et ce d'autant plus que la durée de vie de l'espèce considérée augmente (Clutton-Brock 1988; Newton 1989). Et, même si bon nombre d'espèces présentées dans les tables 2.1 et 2.2 sont des passereaux présentant une durée de vie relativement courte, elle est souvent loin de se limiter à un an. Par exemple, chez la mésange bleue, si la majorité des individus vivent entre un et deux ans, certains individus vivent au moins jusqu'à sept ans (Bart Kempenaers comm. pers.). Sans compter qu'il semblerait que chez les oiseaux au moins, la proportion de jeunes hors-couple dans un nid soit assez généralement dépendante de l'âge du mâle (Møller et Ninni 1998). Il est donc parfaitement envisageable que monopoliser la reproduction ou non de la femelle du couple ainsi qu'obtenir ou non des paternités hors-couple puissent être des tactiques de reproduction age-dépendantes. Si l'on s'en réfère à l'exemple de la marmotte alpine, bien qu'une incertitude importante existe du fait qu'une large proportion de jeunes hors-couple n'ait pu être assignée, il est possible que seuls les jeunes mâles recherchent des paternités hors-couple. En effet, aucun des jeunes hors-couple n'a pu être assigné à un mâle dominant, quelques jeunes hors-couple ont pu être assignés à des mâles subordonnés non apparentés à la femelle dominante et la grande majorité des jeunes hors-couple semble avoir été produite par de jeunes mâles au cours de leur dispersion. Les mâles jeunes n'ayant pas encore acquis de territoires pourraient donc s'engager dans une stratégie alternative consistant à rechercher des paternités hors-couple. Quel impact cela peut-il avoir sur l'indice I ? Si l'on s'intéresse à l'échelle de l'année, une diminution du potentiel de sélection sexuelle devrait être observée : un nombre plus important de mâles accédant à la reproduction (Mock et Fujioka 1990). Par contre si l'on s'intéresse à une échelle plus longue, deux situations peuvent être envisagées. Si les jeunes mâles responsables des paternités hors-couple deviennent préférentiellement des mâles dominants, une augmentation du potentiel de sélection devrait être observée. A l'inverse une diminution du potentiel de sélection sexuelle devrait être observé si les jeunes mâles responsables des paternités hors-couple et les mâles devenant dominants sont des individus différents. En effet, lorsque se reproduire en couple et hors-couple sont des stratégies alternatives mutuellement exclusives, une augmentation du potentiel de sélection sexuelle par les paternités hors-couple est loin d'être évidente (Webster *et al.* 1995; Delhey *et al.* 2003). Cette assertion semble confirmée par l'exemple du gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, chez lequel Jones *et al.* (2001) montrent une diminution du potentiel de sélection sexuelle due aux paternités

multiples. En modélisant l'impact sur le potentiel de sélection sexuelle de différentes tactiques de reproduction, ces mêmes auteurs démontrent que, si les mâles possédant des nids sont également responsables des paternités multiples, le potentiel de sélection sexuelle augmente mais qu'à l'inverse, si les mâles ne possédant pas de nids sont responsables des paternités multiples, le potentiel de sélection sexuelle diminue (Jones *et al.* 2001) . Il est donc probable qu'en considérant le succès reproducteur annuel et non pas le succès reproducteur à long terme, notre vision de l'impact des paternités hors-couple sur la variance du succès reproducteur aussi bien que sur le potentiel de sélection sexuelle soit faussée.

3.2. Des limitations quant à la mesure de la sélection sexuelle utilisée

L'indice I comme proxy de la sélection sexuelle souffrent de plusieurs limites. En effet, il n'offre aucune indication quant aux pressions de sélection sexuelle auxquelles les individus ont été soumis dans le passé et auxquelles il sont réellement soumis dans le présent. En effet, il est important de garder à l'esprit qu'il ne mesure non pas l'intensité des pressions de sélection sexuelle auxquelles sont soumis les individus mais l'intensité potentielle des pressions de sélection sexuelle auxquelles pourraient être soumis les individus. Par exemple, Sutherland (1985) démontre que le potentiel de sélection sexuelle peut augmenter du fait du hasard seulement, et non pas à cause d'une compétition entre mâles ou d'un choix du partenaire de la part des femelles. Obtenir des informations quant aux pressions de sélection sexuelle réellement à l'œuvre nécessite donc de s'intéresser aux mécanismes d'acquisition des partenaires (Figure 2.4). Il est indispensable de démontrer une sélection directionnelle que ce soit par une compétition entre les mâles et/ou par un choix des femelles, de certains caractères héritables des mâles, en particulier des caractères sexuels secondaires. De plus, il est nécessaire de démontrer l'impact du succès en couple et hors-couple sur cette sélection (Delhey *et al.* 2003).

Or, l'existence d'une sélection directionnelle portant sur certaines caractéristiques des mâles et renforcée par les paternités hors-couple semble loin d'être généralisée (*cf.* Chapitre 1, paragraphe 3.2.3.1). En effet, rares sont les études qui montrent clairement un accès préférentiel de certains mâles aux paternités hors-couple (Dunn et Cockburn 1999) ou relient un accès préférentiel aux paternités hors-couple avec des caractéristiques particulières des mâles (longueur des filets chez l'hirondelle rustique, Saino *et al.* 1997; couleur du marquage chez le diamant mandarin, Burley *et al.* 1996). Encore plus rares sont les études qui montrent effectivement que certains mâles présentant des caractéristiques particulières ont un succès reproducteur aussi bien en couple qu'hors-couple supérieur à celui des mâles ne possédant pas ces caractéristiques (Saino

et al. 1997; Sheldon et Ellegren 1999). A l'inverse, nombreuses sont les études qui reportent des échanges de paternité entre mâles ou encore des mâles participant aux paternités hors-couple différents de ceux participant aux paternités en couple (Kempenaers *et al.* 1992; Yezerinac *et al.* 1995; Whittingham et Lifjeld 1995). Une étude récente réalisée par Delhey *et al.* (2003) montre même que le succès en couple et hors-couple pourraient être influencé différemment pas un même caractère sexuel secondaire, les mâles présentant une coloration fortement biaisée vers l'ultra-violet maximisant leur succès reproducteur en couple alors que les mâles présentant une coloration faiblement biaisée en ultra-violet maximiseraient leur succès reproducteur hors-couple. Si, chez certaines espèces, paternités en couple et hors-couple pourraient aboutir à une sélection directionnelle sur certaines caractéristiques des mâles, chez d'autres, elle pourraient aboutir à des pressions de sélection antagonistes.

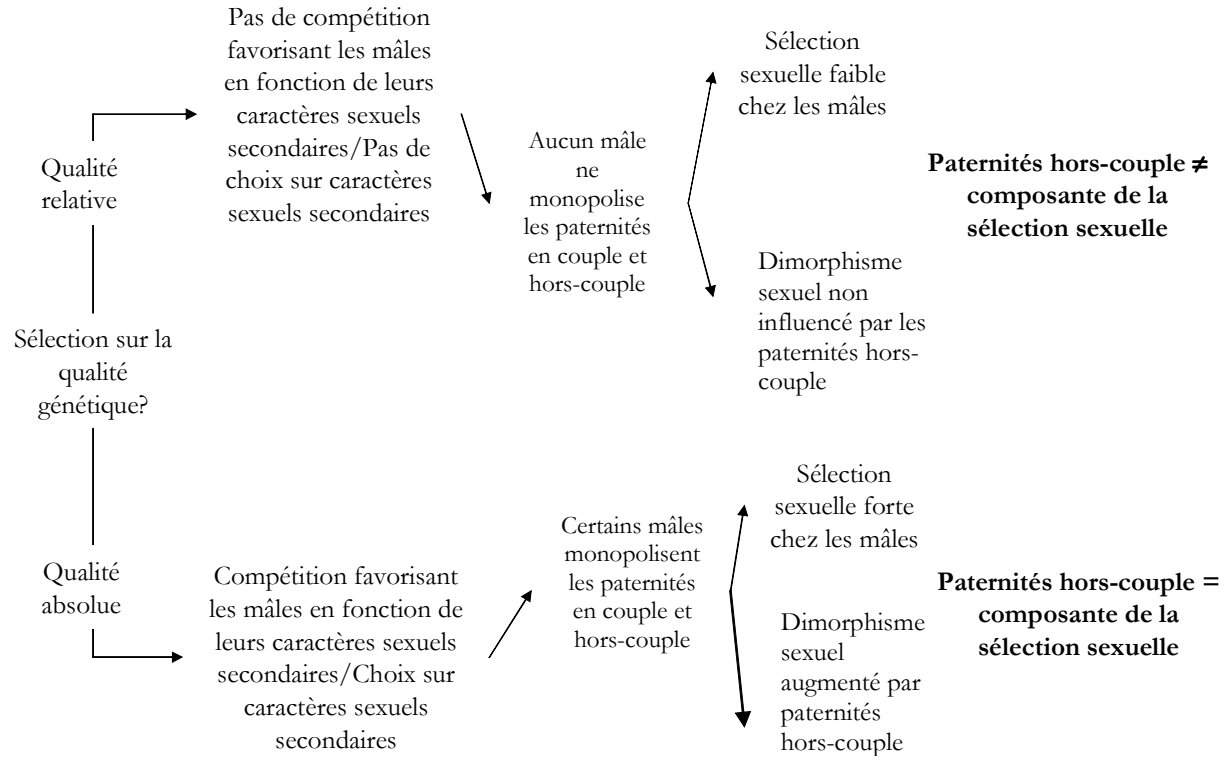


Figure 2.4. Mécanismes déterminant l'importance des paternités hors-couple dans la sélection sexuelle.

En conclusion, si ignorer les paternités hors-couple dans la quantification des pressions de sélection sexuelle peut conduire à une image erronée des processus en jeu et ce particulièrement chez les espèces socialement monogames, s'intéresser uniquement au taux de paternité hors-couple ou encore au potentiel de sélection sexuelle parait largement insuffisant pour comprendre les mécanismes en jeu et évaluer l'intensité de la sélection sexuelle à laquelle sont soumis les individus. Une quantification et une compréhension détaillée des pressions de sélection sexuelle auxquelles sont soumis les individus requiert une description détaillée du

système d'appariement génétique, une attention toute particulière doit également être apportée au succès reproducteur des mâles participant aux différentes tactiques possibles et à leurs caractéristiques aussi bien phénotypiques que génétiques.

BIBLIOGRAPHIE

- A -

Adkins-Regan E (1995) Predictors of fertilization in the Japanese Quail, *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour* **50**, 1405-1415.

Afton AD (1985) Forced copulation as a reproductive strategy of male lesser scaup: A field-test of some predictions. *Behaviour* **92**, 146-167.

Aguilera E, Alvarez F (1989) Copulations and mate guarding of the Spoonbill *(Platalea leucorodia*). *Behaviour* **110**, 1-22.

Alatalo RV, Gustafsson L, Lundberg A (1984) High-frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers. *Oikos* **42**, 41-47.

Alatalo RV, Lundberg A, Stahlbrandt K (1982) Why do pied flycatcher females mate with already-mated males? *Animal Behaviour* **30**, 585-593.

Alatalo RV, Mappes J, Elgar MA (1997) Heritabilities and paradigm shifts. *Nature* **385**, 402-403.

Alberts SC, Altmann J, Wilson ML (1996) Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour* **51**, 1269-1277.

Alcaide M, Negro JJ, Serrano D, Tella JL, Rodriguez C (2005) Extra-pair paternity in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*: A re-evaluation using microsatellite markers. *Ibis* **147**, 608-611.

Alcock J (1978) Male mate-locating behavior in some bees and wasps of Arizona - (Hymenoptera-Anthophoridae, Pompilidae, Sphecidae, Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* **54**, 215-225.

Allainé D (2000) Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: Evidence and hypotheses. *Behavioural Processes* **51**, 21-34.

Allainé D (2004) Sex ratio variation in the cooperatively breeding alpine marmot *Marmota marmota*. *Behavioral Ecology* **15**, 997-1002.

Allainé D, Brondex F, Graziani L, Coulon J, Till Bottraud I (2000) Male-biased sex ratio in litters of alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behavioral Ecology* **11**, 507-514.

Allainé D, Graziani L, Coulon J (1998) Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots *Marmota marmota*. *Oecologia* **113**, 370-376.

Allainé D, Theuriau F (2004) Is there an optimal number of helpers in alpine marmot family groups? *Behavioral Ecology* ***15***, 916-924.

Allendorf FW, Leary RF (1986) Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In: Soulé ME (ed) Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp 56-76

Altmann J (1990) Primate males go where the females are. *Animal Behaviour* **39**, 193-195.

Alves MAS, Bryant DM (1998) Brood parasitism in the sand martin, *Riparia riparia*: Evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine. *Animal Behaviour* **56**, 1323-1331.

Amos W, Wilmer JW, Fullard K, Burg TM, Croxall JP, Bloch D, Coulson TN (2001a) The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 2021-2027.

Amos W, Wilmer JW, Kokko H (2001b) Do female grey seals select genetically diverse mates? *Animal Behaviour* **62**, 157-164.

Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton

Andersson S, Ornborg J, Andersson MB (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 445-450.

Aparicio JM, Cordero PJ, Veiga JP (2001) A test of the hypothesis of mate choice based on heterozygosity in the Spotless Starling. *Animal Behaviour* **62**, 1001-1006.

Ardern SL, Ma W, Ewen JG, Armstrong DP, Lambert DM (1997) Social and sexual monogamy in translocated New Zealand Robin populations detected using minisatellite DNA. *Auk* **114**, 120-126.

Arkush KD, Giese AR, Mendonca HL, McBride AM, Marty GD, Hedrick PW (2002) Resistance to three pathogens in the endangered winter-run chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): Effects of inbreeding and major histocompatibility complex genotypes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 966-975.

Arlt D, Hansson B, Bensch S, Von Schantz T, Hasselquist D (2004) Breeding synchrony does not affect extra-pair paternity in great reed warblers. *Behaviour* **141**, 863-880.

Armitage KB, Downhower JF, Svendsen GE (1976) Seasonal-changes in weights of marmots. *American Midland Naturalist* **96**, 36-51.

Arnold KE, Owens IPF (2002) Extra-pair paternity and egg dumping in birds: Life history, parental care and the risk of retaliation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 1263-1269.

Arnold SJ, Duvall D (1994) Animal mating systems: A synthesis based on selection theory. *American Naturalist* **143**, 317-348.

Arnold SJ, Wade MJ (1984) On the measurement of natural and sexual selection - Theory. *Evolution* **38**, 709-719.

Arnold W (1988) Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* **158**, 151-156.

Arnold W (1990a) The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 229-237.

Arnold W (1990b) The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 239-246.

Arnold W (1993) Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **86**, 79-93.

Arnold W, Dittami JP (1997) Reproductive suppression in male alpine marmots. *Animal Behaviour* **53**, 53-66.

Arnold W, Heldmaier G, Ortmann S, Pohl H, Ruf T, Steinlechner S (1991) Ambient-temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Thermal Biology* **16**, 223-226.

Arnold W, Klinkitch M, Tautz D (1994) Molecular analysis of the mating system of alpine marmots (*Marmota marmota*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **87**, 27.

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. *American Naturalist* **165**, S26-S37.

Arnqvist G, Nilsson T (2000) The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* **60**, 145-164.

Askenmo C, Neergaard R, Arvidsson BL (1992) Prelaying time budgets in rock pipits: Priority rules of males and females. *Animal Behaviour* **44**, 957-965.

Audo MC, Diehl WJ (1995) Effect of quantity and quality of environmental-stress on multilocus heterozygosity growth relationships in *Eisenia fetida* (*Annelida*, *Oligochaeta*). *Heredity* **75**, 98-105.

Austin JJ, Parkin DT (1996) Low frequency of extra-pair paternity in two colonies of the socially monogamous short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. *Molecular Ecology* **5**, 145-150.

- B -

Baer B, Schmid-Hempel P (1999) Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature* **397**, 151-154.

Baker RR, Bellis MA (1995) Human sperm competition: Copulation, masturbation and infidelity. Chapman and Hall, London

Bakker TCM (1993) Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* **363**, 255-257.

Balloux F (2004) Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Molecular Ecology* **13**, 3021-3031.

Balmford A, Read AF (1991) Testing alternative models of sexual selection through female choice. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 274-276.

Barash DP (1976) Male response to apparent female adultery in Mountain Bluebird (*Sialia currucoides*): Evolutionary interpretation. *American Naturalist* **110**, 1097-1101.

Barber CA, Edwards MJ, Robertson RJ (2005) A test of the genetic compatibility hypothesis with tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Canadian Journal of Zoology* **83**, 955-961.

Barber CA, Robertson RJ (1999) Floater males engage in extrapair copulations with resident female tree swallows. *Auk* **116**, 264-269.

Barber CA, Robertson RJ, Boag PT (1996) The high frequency of extra-pair paternity in tree swallows is not an artifact of nestboxes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 425-430.

Barlow GW (1984) Patterns of monogamy among teleost fishes. *Archiv für Fischeiwissenschaft* **35**, 75-123.

Barlow GW (1988) Monogamy in relation to ressources. In: Slobodchikoff CN (ed) The ecology of social behaviour. Academic Press, London

Bart J, Tornes A (1989) Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**, 109-116.

Beecher MD, Beecher IM (1979) Sociobiology of bank swallows: Reproductive strategy of the male. *Science* **205**, 1282-1285.

Beer DJ, Dinarello CA, Rosenwasser LJ, Rocklin RE (1982) Human monocyte-derived soluble product(s) has an accessory function in the generation of histamine-induced and concanavalin-a-induced suppressor T-cells. *Journal of Clinical Investigation* **70**, 393-400.

Bel M-C (1998) Le marquage jugal chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota* Linné 1758): Aspects éco-éthologiques et étude du système de communication chimique. In. Université Claude Bernard, Lyon

Bel M-C, Coulon J, Sreng L, Allainé D, Bagneres AG, Clément JL (1999) Social signals involved in scent-marking behavior by cheek-rubbing in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Chemical Ecology* **25**, 2267-2283.

Bel M-C, Porteret C, Coulon J (1995) Scent deposition by cheek rubbing in the Alpine Marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 2065-2071.

Belkhir K, Castric V, Bonhomme F (2002) IDENTIX, a software to test for relatedness in a population using permutation methods. *Molecular Ecology Notes* **2**, 611-614.

Bennett PM, Owens IPF (2002) Evolutionary ecology of birds: Life histories, mating systems, and extinction. In. Oxford University Press, Oxford

Bensch S, Hasselquist D, von Schantz T (1994) Genetic similarity between parents predicts hatching failure: Nonincestuous inbreeding in the Great Reed Warbler? *Evolution* **48**, 317-326.

Benson DP (2002) Low extra-pair paternity in White-Tailed Ptarmigan. *Condor* **104**, 192-197.

Berglund A, Rosenqvist G (2001) Male pipefish prefer ornamented females. *Animal Behaviour* **61**, 345-350.

Berteaux D, Bety J, Rengifo E, Bergeron J-M (1999) Multiple paternity in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*): Investigating the role of the female. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 283-291.

Bibikov DI (1996) Taille, cycle annuel, et adapatation à l'"été court" des marmottes (*Marmota*). In: Le Berre M, Ramousse R, Le Guelte L (eds) Biodiversité chez les marmottes. International Marmot Network, Moscou-Lyon, pp 141-148

Bird DM, Lague PC (1977) Semen production of American Kestrel. *Canadian Journal of Zoology* **55**, 1351-1358.

Birkhead TR, Atkin L, Møller AP (1987) Copulation behaviour of birds. *Behaviour* **101**, 101-133.

Birkhead TR, Biggins JD (1987) Reproductive synchrony and extra-pair copulation in birds. *Ethology* **74**, 320-334.

Birkhead TR, Burke TA, Zann R, Hunter FM, Krupa AP (1990) Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 315-324.

Birkhead TR, Clarkson K, Zann R (1988a) Extra-pair courtship, copulation and mate guarding in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* **36**, 1853-1855.

Birkhead TR, Hatchwell BJ, Lindner R, Blomqvist D, Pellatt JE, Griffiths R, Lifjeld JT (2001) Extra-pair paternity in the Common Murre. *Condor* **103**, 158-162.

Birkhead TR, Hunter FM, Pellatt JE (1989) Sperm competition in the Zebra Finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* **38**, 935-950.

Birkhead TR, Johnson SD, Nettleship DN (1985) Extra-pair matings and mate guarding in the Common Murre *Uria aalge*. *Animal Behaviour* **33**, 608-619.

Birkhead TR, Møller AP (1992) Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. Academic Press, London

Birkhead TR, Møller AP (1993) Female control of paternity. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 100-104.

Birkhead TR, Møller AP (1995) Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds. *Animal Behaviour* **49**, 843-848.

Birkhead TR, Møller AP (1996) Monogamy and sperm competition in birds. In: Black JM (ed) Partnerships in birds: The study of monogamy. Oxford University Press, Oxford

Birkhead TR, Møller AP (1998) Sperm competition and sexual selection. Academic Press, London

Birkhead TR, Møller AP, Sutherland WJ (1993) Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs. *Journal of Theoretical Biology* **161**, 51-60.

Birkhead TR, Pellatt JE, Hunter FM (1988b) Extra-pair copulation and sperm competition in the Zebra Finch. *Nature* **334**, 60-62.

Birkhead TR, Veiga JP, Fletcher F (1995) Sperm competition and unhatched eggs in the House Sparrow. *Journal of Avian Biology* **26**, 343-345.

Bishop JDD, Jones CS, Noble LR (1996) Female control of paternity in the internally fertilizing compound ascidian *Diplosoma listerianum* .2. Investigation of male mating success using RAPD markers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 401-407.

Björklund M, Møller AP, Sundberg J, Westman B (1992) Female great tits, *Parus major*, avoid extra-pair copulation attempts. *Animal Behaviour* **43**, 691-693.

Björklund M, Westman B (1983) Extra-pair copulations in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): A removal experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **13**, 271-275.

Bjornstad G, Lifjeld JT (1997) High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology* **28**, 319-324.

Blomqvist D, Andersson MB, Kupper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Szekely T, Wallander J, Kempenaers B (2002a) Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* **419**, 613-615.

Blomqvist D, Kempenaers B, Lanctot RB, Sandercock BK (2002b) Genetic parentage and mate guarding in the Arctic-breeding Western Sandpiper. *Auk* **119**, 228-233.

Blouin MS (2003) DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 503-511.

Blouin SF, Blouin MS (1988) Inbreeding avoidance behaviors. *Trends in Ecology and Evolution* **3**, 230-233.

Bluhm CK, Gowaty PA (2004) Social constraints on female mate preferences in mallards, *Anas platyrhynchos*, decrease offspring viability and mother productivity. *Animal Behaviour* **68**, 977-983.

Blumstein DT, Armitage KB (1999) Cooperative breeding in marmots. *Oikos* **84**, 369-382.

Bollinger EK, Gavin TA (1991) Patterns of extra-pair fertilizations in bobolinks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 1-7.

Bønløkke-Pedersen J, Drachmann J, Frydenberg J, Boomsma JJ (2002) Rare extra-pair fertilizations in the semi-colonially breeding linnet *Carduelis cannabina*. *Journal of Avian Biology* **33**, 203-206.

Bonneaud C, Chastel O, Federici P, Westerdahl H, Sorci G (2006) Complex Mhc-based mate choice in a wild passerine. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B Biological Sciences* **273**, 1111-1116.

Boots M, Knell RJ (2002) The evolution of risky behaviour in the presence of a sexually transmitted disease. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 585-589.

Borgia G (1981) Mate selection in the fly *Scatophaga stercoraria* - Female choice in a male-controlled system. *Animal Behaviour* **29**, 71-80.

Borgia G (1985) Bower destruction and sexual competition in the Satin Bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **18**, 91-100.

Borgia G (1987) A critical review of sexual selection models. In: Bradbury JW, Andersson MB (eds) Sexual selection: Testing the alternatives. Wiley, New york, pp 55-66

Borsa P, Jousselin Y, Delay B (1992) Relationships between allozymic heterozygosity, body size, and survival to natural anoxic stress in the Palourde *Ruditapes decussatus* L (*Bivalvia, Veneridae*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **155**, 169-181.

Bouteiller C, Perrin N (2000) Individual reproductive success and effective population size in the Greater White-Toothed Shrew *Crocidura russula*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 701-705.

Bouwman KM, Lessells CM, Komdeur J (2005) Male reed buntings do not adjust parental effort in relation to extrapair paternity. *Behavioral Ecology* **16**, 499-506.

Breslow NE, Clayton DG (1993) Approximate inference in generalized linear mixed models. *Journal of the American Statistical Association* **88**, 9-25.

Briskie JV, Montgomerie RD, Birkhead TR (1997) The evolution of sperm size in birds. *Evolution* **51**, 937-945.

Brodsky LM (1988) Mating tactics of male Rock Ptarmigan, *Lagopus mutus*: A conditional mating strategy. *Animal Behaviour* **36**, 335-342.

Bronson RA, Cooper GW, Rosenfeld DL (1986) Factors affecting the population of the female reproductive-Tract by spermatozoa - Their diagnosis and treatment. *Seminars in Reproductive Endocrinology* **4**, 371-381.

Brotherton PNM, Komers PE (2003) Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. In: Reichard UH, Boesch C (eds) Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals. Cambridge University Press, Cambridge, pp 42-58

Brotherton PNM, Pemberton JM, Komers PE, Malarky G (1997) Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 675-681.

Brotherton PNM, Rhodes A (1996) Monogamy without biparental care in a Dwarf Antelope. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 23-29.

Brown GR (2001) Sex-biased investment in nonhuman primates: Can Trivers and Willard's theory be tested? *Animal Behaviour* **61**, 683-694.

Brown JL (1997) A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology* **8**, 60-65.

Brown RE, Roser B, Singh PB (1989) Class-I and Class-II regions of the major histocompatibility complex both contribute to individual odors in congenic inbred strains of rats. *Behavior Genetics* **19**, 658-674.

Bruce JP, Quinn JS, Sloane SA, White BN (1996) DNA fingerprinting reveals monogamy in the Bushtit, a cooperatively breeding species. *Auk* **113**, 511-516.

Brunton DH (1988) Energy-expenditure in reproductive effort of male and female killdeer (*Charadrius vociferus*). *Auk* **105**, 553-564.

Brylawski AMZ, Whittingham LA (2004) An experimental study of mate guarding and paternity in house wrens. *Animal Behaviour* **68**, 1417-1424.

Buchanan KL, Catchpole CK (2000) Extra-pair paternity in the socially monogamous Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* as revealed by multilocus DNA fingerprinting. *Ibis* **142**, 12-20.

Buitron D (1983) Extra-pair courtship in black-billed magpies. *Animal Behaviour* **31**, 211-220.

Bukacinska M, Bukacinski D, Epplen JT, Sauer KP, Lubjuhn T (1998) Low frequency of extra-pair paternity in common gulls (*Larus canus*) as revealed by DNA fingerprinting. *Journal of Ornithology* **139**, 413-420.

Burke TA, Davies NB, Bruford NW, Hatchwell BJ (1989) Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* **338**, 249-251.

Burley NT (1981) Sex-ratio manipulation and selection for attactiveness. *Science* **211**, 721-722.

Burley NT (1986) Sex-ratio manipulation in color-banded populations of zebra finches. *Evolution* **40**, 1191-1206.

Burley NT, Johnson K (2002) The evolution of avian parental care. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **357**, 241-250.

Burley NT, Parker PG, Lundy K (1996) Sexual selection and extrapair fertilization in a socially monogamous passerine, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology* **7**, 218-226.

Burley NT, Price DK (1991) Extra-pair copulation and attractiveness in zebra finches. In: Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici III, Christchurch, New Zealand, pp 1367-1372

Burnham KP, Anderson DJ, White GC, Brownie C, Pollock KH (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture, vol 5, Bethesda

Burnham KP, Anderson DR (1998) Model selection and inference, 2 edn. Springer, New York

Burnham KP, White GC, Anderson DR (1995) Model selection strategy in the analysis of capture-recapture data. *Biometrics* **51**, 888-898.

Burt A (1995) Perspective: The Evolution of Fitness. *Evolution* **49**, 1-8.

Byrne PG, Roberts JD (2000) Does multiple paternity improve fitness of the frog *Crinia georgiana*? *Evolution* **54**, 968-973.

- C -

Calf KM, Downs CT, Cherry MI (2003) Territoriality and breeding success in the Cape Sugarbird (*Promerops cafer*). *Emu* **103**, 29-35.

Cameron EZ (2004) Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: Evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **271**, 1723-1728.

Candolin U (1999) Male-male competition facilitates female choice in sticklebacks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 785-789.

Candolin U (2000) Increased signalling effort when survival prospects decrease: male-male competition ensures honesty. *Animal Behaviour* **60**, 417-422.

Capula M, Luiselli L (1994) Can female adders multiply? *Nature* **369**, 528.

Carlin JB, Wolfe R, Brown CH, Gelman A (2001) A case study on the choice, interpretation and checking of multilevel models for longitudinal binary outcomes. *Biostatistics* **2**, 397-416.

Carlson AA, Hillstrøm L, Moreno J (1985) Mate guarding in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ornis Scandinavica* **16**, 113-120.

Carré D, Rouvière C, Sardet C (1991) In vitro fertilization in ctenophores: Sperm entry, mitosis, and the establishment of bibilateral symmetry in *Beroe ovata*. *Developpemental biology* **147**, 381-391.

Carter CS, Getz LL, Cohen-Parsons M (1986) Relationships between social organisation and behavioural endocrinology in a monogamous mammal. *Advances in the study of behavior* **16**, 109-145.

Cassady St Clair C, Waas JR, St Clair RC, Boag PT (1995) Unfit mothers: Maternal infanticide in royal penguins. *Animal Behaviour* **50**, 1177-1185.

Cézilly F, Nager RG (1995) Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **262**, 7-12.

Chapman T, Partridge L (1996) Sexual conflict as fuel for evolution. *Nature* **381**, 189-190.

Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 237-268.

Charmantier A, Blondel J (2003) A contrast in extra-pair paternity levels on mainland and island populations of Mediterranean blue tits. *Ethology* **109**, 351-363.

Charmantier A, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM (2004) Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology* **35**, 524-532.

Charmantier A, Perret P (2004) Manipulation of nest-box density affects extra-pair paternity in a population of blue tits (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**, 360-365.

Charnov EL (1982) The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton

Charpentier M, Peignot P, Hossaert-McKey M, Gimenez O, Setchell JM, Wickings EJ (2005) Constraints on control: Factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behavioral Ecology* **16**, 614-623.

Chivers DJ (1974) The Siamang in Malaya: A field study of a primate in a tropical forest. In: Kuhn H, Luckett CR, Noback CR, Schultz AH, Starck D, Szalay FS (eds) Contributions to Primatology, vol 4. Karger, Basel, pp 1-335

Choquet R, Reboulet AM, Pradel R, Gimenez O, Lebreton J-D (2003) U-Care user's guide, Version 2.0. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier.

Choquet R, Reboulet AM, Pradel R, Gimenez O, Lebreton J-D (2004) M-SURGE: New software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* **27**, 207-215.

Choudhury S, Jones CS, Black JM, Prop J (1993) Adoption of young and intraspecific nest parasitism in Barnacle Geese. *Condor* **95**, 860-868.

Chu M, Koenig WD, Godinez A, McIntosh CE, Fleischer RC (2002) Social and genetic monogamy in territorial and loosely colonial populations of Phainopepla (*Phainopepla nitens*). *Auk* **119**, 770-777.

Chuang-Dobbs HC, Webster MS, Holmes RT (1999) Extrapair paternity and local synchrony in the Black-Throated Blue Warbler. *Auk* **116**, 726-736.

Chuang-Dobbs HC, Webster MS, Holmes RT (2001a) The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. *Behavioral Ecology* **12**, 541-546.

Chuang-Dobbs HC, Webster MS, Holmes RT (2001b) Paternity and parental care in the Black-Throated Blue Warbler, *Dendroica caerulescens*. *Animal Behaviour* **62**, 83-92.

Clutton-Brock TH (1988) Reproductive sucess. University of Chicago Press, Chicago

Clutton-Brock TH (1989) Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **236**, 339-372.

Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton

Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) Red Deer: Behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago

Clutton-Brock TH, Parker GA (1992) Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology* **67**, 437-456.

Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. *Nature* **373**, 209-216.

Clutton-Brock TH, Vincent ACJ (1991) Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* **351**, 58-60.

Cochet N (1996) Lipolyse et acides gras dans deux dépots adipeux blancs au cours du cycle saisonnier de la Marmotte Alpine (*Marmota marmota*). In. Université Claude Bernard, Lyon

Cohas A, Yoccoz NG, Da Silva A, Goossens B, Allainé D (2006) Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): The roles of social setting and female mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 597-605.

Coltman DW, Bowen WD, Wright JM (1998) Birth weight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 803-809.

Coltman DW, Pilkington JG, Smith JA, Pemberton JM (1999) Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living island population. *Evolution* **53**, 1259-1267.

Coltman DW, Slate J (2003) Microsatellite measures of inbreeding: A meta-analysis. *Evolution* **57**, 971-983.

Coltman DW, Wilson K, Pilkington JG, Stear MJ, Pemberton JM (2001) A microsatellite polymorphism in the gamma interferon gene is associated with resistance to gastrointestinal nematodes in a naturally-parasitized population of Soay sheep. *Parasitology* **122**, 571-582.

Colwell MA, Oring LW (1989) Extra-pair mating in the Spotted Sandpiper: A female mate acquisition tactic. *Animal Behaviour* **38**, 675-684.

Conrad KF, Clarke MF, Robertson RJ, Boag PT (1998a) Paternity and the relatedness of helpers in the cooperatively breeding bell miner. *Condor* **100**, 343-349.

Conrad KF, Johnston PV, Crossman C, Kempenaers B, Robertson RJ, Wheelwright NT, Boag PT (2001) High levels of extra-pair paternity in an isolated, low-density, island population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Molecular Ecology* **10**, 1301-1308.

Conrad KF, Robertson RJ, Boag PT (1998b) Frequency of extrapair young increases in second broods of Eastern phoebes. *Auk* **115**, 497-502.

Cordero PJ, Wetton JH, Parkin DT (1999a) Extra-pair paternity and male badge size in the House Sparrow. *Journal of Avian Biology* **30**, 97-102.

Cordero PJ, Wetton JH, Parkin DT (1999b) Within-clutch patterns of egg viability and paternity in the House Sparrow. *Journal of Avian Biology* **30**, 103-107.

Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* **144**, 2001-2014.

Cotton S, Fowler K, Pomiankowski A (2004) Condition dependence of sexual ornament size and variation in the Stalk-Eyed Fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (Diptera : Diopsidae). *Evolution* **58**, 1038-1046.

Coulon J, Graziani L, Allainé D, Bel M-C, Pouderoux S (1995) Infanticide in the Alpine Marmot (*Marmota marmota*). *Ethology, Ecology and Evolution* **7**, 191-194.

Coulson TN, Albon SD, Slate J, Pemberton JM (1999) Microsatellite loci reveal sex-dependent responses to inbreeding and outbreeding in red deer calves. *Evolution* **53**, 1951-1960.

Coulson TN, Pemberton JM, Albon SD, Beaumont M, Marshall TC, Slate J, Guinness FE, Clutton-Brock TH (1998) Microsatellites reveal heterosis in Red Deer. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 489-495.

Couturier MAJ (1963) Contribution à l'étude du sommeil hibernal chez la marmotte des Alpes, *Marmota m. marmota* L. 1758. *Mammalia* **27**, 455-482.

Craig JL, Jamieson IG (1985) The relationship between presumed gamete contribution and parental investment in a communally breeding bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 207-211.

Creel SR, Creel NM, Monfort SL (1998) Birth order, estrogens and sex-ratio adaptation in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal Reproduction Science* **53**, 315-320.

Crnokrak P, Roff DA (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity* **83**, 260-270.

Cunningham EJA, Russell AF (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the Mallard. *Nature* **404**, 74-77.

Cunningham EJA, Russell AF (2001) Differential allocation and 'good genes': Comment from Cunningham and Russell. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 21.

Currie DR, Burke TA, Whitney RL, Thompson DBA (1998) Male and female behaviour and extra-pair paternity in the Wheatear. *Animal Behaviour* **55**, 689-703.

Currie DR, Krupa AP, Burke TA, Thompson DBA (1999) The effect of experimental male removals on extrapair paternity in the Wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Animal Behaviour* **57**, 145-152.

Cuthill IC, MacDonald W (1990) Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the Blackbird *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**, 209-216.

- D -

Da Silva A, Luikart G, Allainé D, Gautier P, Taberlet P, Pompanon F (2003) Isolation and characterization of microsatellites in European alpine marmots (*Marmota marmota*). *Molecular Ecology Notes* **3**, 189-190.

Da Silva A, Luikart G, Yoccoz NG, Cohas A, Allainé D (2006) Genetic diversity-fitness correlation revealed by microsatellite analyses in European alpine marmots (*Marmota marmota*). *Conservation Genetics* **7**, 371-382.

Dale J (1995) Problems with pair-wise comparisons: Does certainty of paternity covary with paternal care? *Animal Behaviour* **49**, 519-521.

Daly M, Wilson ML (1985) Child-abuse and other risks of not living with both parents. *Ethology and Sociobiology* **6**, 197-210.

Danzmann RG, Ferguson MM, Allendorf FW (1988) Heterozygosity and components of fitness in a strain of Rainbow-Trout. *Biological Journal of the Linnean Society* **33**, 285-304.

Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. Random House, New York

David P (1998) Heterozygosity-fitness correlations: New perspectives on old problems. *Heredity* **80**, 531-537.

Davies NB (1985) Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Animal Behaviour* **33**, 628-648.

Davies NB (1989) Sexual selection and the polygamy threshold. *Animal Behaviour* **38**, 226-234.

Davies NB (1991) Mating systems. In: Krebs JR, Davies NB (eds) Behavioral Ecology: An evolutionary approach, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 263-294

Davies NB (1992) Dunnock behaviour and social evolution. Oxford University Press, Oxford

Davies NB, Hatchwell BJ, Robson T, Burke TA (1992) Paternity and parental effort in dunnocks *Prunella modularis*: How good are male chick-feeding rules. *Animal Behaviour* **43**, 729-745.

Dearborn DC, Anders AD, Parker PG (2001) Sexual dimorphism, extrapair fertilizations, and operational sex ratio in great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behavioral Ecology* **12**, 746-752.

Decker MD, Parker PG, Minchella DJ, Rabenold KN (1993) Monogamy in black vultures: Genetic evidence from DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology* **4**, 29-35.

Delehanty DJ, Fleischer RC, Colwell MA, Oring LW (1998) Sex-role reversal and the absence of extra-pair fertilization in Wilson's phalaropes. *Animal Behaviour* **55**, 995-1002.

Delhey K, Johnsen A, Peters A, Andersson S, Kempenaers B (2003) Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, 2057-2063.

Delope F, Møller AP (1993) Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* **47**, 1152-1160.

Devine MC (1984) Potential for sperm competition in reptiles: Behavioural and physiological consequences. In: Smith RL (ed) Sperm competition and the evolution of animal mating systems, vol 509-521. Academic Press, London

Dickinson JL (1995) Trade-offs between postcopulatory riding and mate location in the Blue Milkweed Beetle. *Behavioral Ecology* **6**, 280-286.

Dickinson JL (1997) Male detention affects extra-pair copulation frequency and pair behaviour in western bluebirds. *Animal Behaviour* **53**, 561-571.

Dickinson JL, Akre JJ (1998) Extrapair paternity, inclusive fitness, and within-group benefits of helping in Western bluebirds. *Molecular Ecology* **7**, 95-105.

Dickinson JL, Leonard ML (1996) Mate attendance and copulatory behaviour in Western bluebirds: Evidence of mate guarding. *Animal Behaviour* **52**, 981-992.

Dietrich V, Schmoll T, Winkel W, Epplen JT, Lubjuhn T (2004a) Cuckoldry and recapture probability of adult males are not related in the socially monogamous coal tit (*Parus ater*). *Journal of Ornithology* **145**, 327-333.

Dietrich V, Schmoll T, Winkel W, Epplen JT, Lubjuhn T (2004b) Pair identity: An important factor concerning variation in extra-pair paternity in the coal tit (*Parus ater*). *Behaviour* **141**, 817-835.

Diggle PJ, Heagerty PJ, Liang KY, Zeger SL (2002) Analysis of longitudinal data, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford

Ditchkoff SS, Lochmiller RL, Masters RE, Hoofer SR, van den Bussche RA (2001a) Major-histocompatibility-complex-associated variation in secondary sexual traits of White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*): Evidence for good-genes advertisement. *Evolution* **55**, 616-625.

Ditchkoff SS, Lochmiller RL, Masters RE, Starry WR, Leslie DM (2001b) Does fluctuating asymmetry of antlers in White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) fellow patterns predicted for sexually selected traits? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 891-898.

Dixon A, Ross DJ, O'Malley SLC, Burke TA (1994) Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the Reed Bunting. *Nature* **371**, 698-700.

Double MC, Cockburn A (2000) Pre-dawn infidelity: Females control extra-pair mating in superb fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 465-470.

Double MC, Cockburn A (2003) Subordinate superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*) parasitize the reproductive success of attractive dominant males. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, 379-384.

Doutrelant C, McGregor PK (2000) Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour* **137**, 1655-1669.

Downhower JF, Blumer LS, Brown L (1987) Opportunity for selection - An appropriate measure for evaluating variation in the potential for selection. *Evolution* **41**, 1395-1400.

Drevon T, Slagsvold T (2005) When and from whom do female pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) solicit copulations. *Behaviour* **142**, 1059-1076.

Drickamer LC, Gowaty PA, Holmes CM (2000) Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour* **59**, 371-378.

Drickamer LC, Gowaty PA, Wagner DM (2003) Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. *Animal Behaviour* **65**, 105-114.

Duarte LC, Bouteiller C, Fontanillas P, Petit E, Perrin N (2003) Inbreeding in the Greater White-Toothed Shrew, *Crocidura russula*. *Evolution* **57**, 638-645.

Dudash MR (1990) Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L (*Gentianaceae*): A comparison in 3 environments. *Evolution* **44**, 1129-1139.

Dunbar RIM (1984) The ecology of monogamy. *New Scientist* **1419**, 12-15.

Dunbar RIM, Dunbar EP (1980) Pairbond in Klipspringer. *Animal Behaviour* **28**, 219-229.

Dunn PO, Afton AD, Gloutney ML, Alisauskas RT (1999) Forced copulation results in few extrapair fertilizations in Ross's and Lesser Snow Geese. *Animal Behaviour* **57**, 1071-1081.

Dunn PO, Cockburn A (1999) Extrapair mate choice and honest signaling in cooperatively breeding superb fairy-wrens. *Evolution* **53**, 938-946.

Dunn PO, Hannon SJ (1992) Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in tree swallows. *Auk* **109**, 488-499.

Dunn PO, Robertson RJ, Michaud-Freeman D, Boag PT (1994a) Extra-pair paternity in tree swallows: Why do females mate with more than one male? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 273-281.

Dunn PO, Whittingham LA, Lifjeld JT, Robertson RJ, Boag PT (1994b) Effects of breeding density, synchrony, and experience on extrapair paternity in tree swallows. *Behavioral Ecology* **5**, 123-129.

- E -

Eberhard WG (1996) Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton

Eckerle KP, Thompson CF (2006) Mate choice in house wrens: Nest cavities trump male characteristics. *Behaviour* **143**, 253-271.

Edinger BB (1988) Extra-pair courtship and copulation attempts in Northern orioles. *Condor* **90**, 546-554.

Eens M, Pinxten R (1990) Extra-pair courtship in the Starling *Sturnus Vulgaris*. *Ibis* **132**, 618-619.

Eggertkruse W, Probst S, Rohr G, Aufenanger J, Runnebaum B (1995) Screening for subclinical inflammation in ejaculates. *Fertility and Sterility* **64**, 1012-1022.

Eimes JA, Parker PG, Brown JL, Brown ER (2005) Extrapair fertilization and genetic similarity of social mates in the Mexican Jay. *Behavioral Ecology* **16**, 456-460.

Ekman J, Askenmo C (1986) Reproductive cost, age-specific survival and a comparison of the reproductive strategy in 2 european tits (Genus *Parus*). *Evolution* **40**, 159-168.

Ellegren H, Gustafsson L, Sheldon BC (1996) Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**, 11723-11728.

Ellegren H, Lifjeld JT, Slagsvold T, Primmer CR (1995) Handicapped males and extrapair paternity in pied flycatchers: A study using microsatellite markers. *Molecular Ecology* **4**, 739-744.

Elwood RW (1991) Ethical implications of studies on infanticide and maternal aggression in rodents. *Animal Behaviour* **42**, 841-849.

Emlen ST (1978) Cooperative bredding. In: Krebs JR, Davies NB (eds) Behavioral Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, pp 217-230

Emlen ST (1982) The evolution of helping: II. The role of behavioural conflict. *American Naturalist* **119**, 40-53.

Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.

Emlen ST, Wrege PH (1986) Forced copulations and intra-specific parasitism: 2. Costs of social living in the White-Fronted Bee-Eater. *Ethology* **71**, 2-29.

Ens BJ, Safriel UN, Harris MP (1993) Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: Incompatibility or choosing the better option. *Animal Behaviour* **45**, 1199-1217.

Estep LK, Mays HL, Keyser AJ, Ballentine B, Hill GE (2005) Effects of breeding density and plumage coloration on mate guarding and cuckoldry in blue grosbeaks (*Passerina caerulea*). *Canadian Journal of Zoology* **83**, 1143-1148.

Etterson MA (2004) Parentage in an Oklahoma population of loggerhead shrikes assessed using nuclear microsatellites. *Condor* **106**, 401-404.

Evans JP, Kelley J, Bisazza A, Finazzo E, Pilastro A (2004) Sire attractiveness influences offspring performance in guppies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **271**, 2035-2042.

Evans JP, Magurran AE (2000) Multiple benefits of multiple mating in guppies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 10074-10076.

Evans JP, Zane L, Francescato S, Pilastro A (2003) Directional postcopulatory sexual selection revealed by artificial insemination. *Nature* **421**, 360-363.

Evans RM (1990) The relationship between parental input and investment. *Animal Behaviour* **39**, 797-798.

Ewen JG, Armstrong DP (2000) Male provisioning is negatively correlated with attempted extrapair copulation frequency in the Stitchbird (or Hihi). *Animal Behaviour* **60**, 429-433.

Ewen JG, Armstrong DP, Lambert DM (1999) Floater males gain reproductive success through extrapair fertilizations in the Stitchbird. *Animal Behaviour* **58**, 321-328.

Ewen JG, Crozier RH, Cassey P, Jones DA, Robertson RJ, Clarke MF (2002) Facultative control of offspring sex in the cooperatively breeding bell miner, *Manorina melanophrys*. *Behavioral Ecology* **14**, 157-164.

- F -

Faaborg J, Parker PG, DeLay L, de Vries TJ, Bednarz JC, Paz SM, Naranjo J, Waite TA (1995) Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos Hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 83-90.

Farand E, Allainé D, Coulon J (2002) Variation in survival rates for the Alpine Marmot (*Marmota marmota*): Effects of sex, age, year, and climatic factors. *Canadian Journal of Zoology* **80**, 342-349.

Farr JA (1980) Social-behavior patterns as determinants of reproductive success in the Guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces, Poeciliidae): An experimental-study of the effects of intermale competition, female choice, and sexual selection. *Behaviour* **74**, 38-91.

Farrell PB, Foote RH, Simkin ME, Clegg ED, Wall RJ (1993) Relationship of semen quality, number of sperm inseminated, and fertility in rabbits. *Journal of Andrology* **14**, 464-471.

Fedorka KM, Mousseau TA (2002) Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. *Animal Behaviour* **64**, 361-367.

Fietz J (1999a) Demography and floating males in a population of *Cheirogaleus medius*. In: Rakotosamimanana B, Rasaminanana H, Ganzhorn JU (eds) New directions in lemur studies. Kluwer Academic/Plenum, New York, pp 159-172

Fietz J (1999b) Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: The case of the Fat-Tailed Dwarf Lemur, *Cheirogaleus medius*. *Ethology* **105**, 255-272.

Fietz J, Zischler H, Schwiegk C, Tomiuk J, Dausmann KH, Ganzhorn JU (2000) High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 8-17.

Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection. Clarendon, Oxford

Fishman MA, Stone L (2002) Fertility assurance through extrapair fertilization, and male parental effort. *Bulletin of Mathematical Biology* **64**, 809-823.

Fishman MA, Stone L, Lotem A (2003) Fertility assurance through extrapair fertilizations and male paternity defense. *Journal of Theoretical Biology* **221**, 103-114.

Fleischer RC, Tarr CL, Pratt TK (1994) Genetic structure and mating system in the Palila, an endangered Hawaiian honeycreeper, as assessed by DNA-fingerprinting. *Molecular Ecology* **3**, 383-392.

Flood NJ (1985) Incidences of polygyny and extrapair copulation in the Northern Oriole. *Auk* **102**, 410-413.

Florant GL (1998) Lipid metabolism in hibernators: The importance of essential fatty acids. *American Zoologist* **38**, 331-340.

Florant GL, Hester L, Ameenuddin S, Rintoul DA (1993) The effect of a low essential fatty-acid diet on hibernation in marmots. *American Journal of Physiology* **264**, R747-R753.

Foerster K, Delhey K, Johnsen A, Lifjeld JT, Kempenaers B (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* **425**, 714-717.

Foltz DW (1981) Genetic-evidence for long-term monogamy in a small rodent, *Peromyscus Polionotus*. *American Naturalist* **117**, 665-675.

Fornasari L, Bottoni L, Sacchi N, Massa R (1994) Home range overlapping and sociosexual relationships in the Red-Backed Shrike *Lanius Collurio*. *Ethology, Ecology and Evolution* **6**, 169-177.

Forstmeier W (2002) Factors contributing to male mating success in the polygynous dusky warbler (*Phylloscopus fuscatus*). *Behaviour* **139**, 1361-1381.

Forstmeier W (2003) Extra-pair paternity in the Dusky Warbler, *Phylloscopus fuscatus*: A test of the 'constrained female hypothesis'. *Behaviour* **140**, 1117-1134.

Forstmeier W, Kempenaers B, Meyer A, Leisler B (2002) A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 1479-1485.

Fougner JA, Forsberg M (1987) Effect of different sperm numbers on fertility after artificial-insemination of foxes. *Acta Veterinaria Scandinavica* **28**, 403-407.

Frankham R (1997) Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* **78**, 311-327.

Frederick PC (1987a) Extrapair copulations in the mating system of White Ibis (*Eudocimus albus*). *Behaviour* **100**, 170-201.

Frederick PC (1987b) Responses of male white ibises to their mates extra-pair copulations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 223-228.

Freed LA (1987) The long-term pair bond of tropical house wrens: Advantage or constraint. *American Naturalist* **130**, 507-525.

Freeland JR, Hannon SJ, Dobush G, Boag PT (1995) Extra-pair paternity in willow ptarmigan broods: Measuring costs of polygyny to males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 349-355.

Freeman-Gallant CR (1996) DNA fingerprinting reveals remale preference for male parental care in Savannah sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 157-160.

Freeman-Gallant CR, Meguerdichian M, Wheelwright NT, Sollecito SV (2003) Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Molecular Ecology* **12**, 3077-3083.

Freeman-Gallant CR, Wheelwright NT, Meiklejohn KE, States SL, Sollecito SV (2005) Little effect of extrapair paternity on the opportunity for sexual selection in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Evolution* **59**, 422-430.

Frey-Roos F (1998) Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). In: Marburg. Philipps University, Germany

Fridolfsson A-K, Gyllensten UB, Jakobsson S (1997) Microsatellite markers for paternity testing in the Willow Warbler *Phylloscopus Trochilus*: High frequency of extra-pair young in an island population. *Hereditas* **126**, 127-132.

Friedl TWP, Klump GM (2002) Extrapair paternity in the Red Bishop (*Euplectes orix*): Is there evidence for the good-genes hypothesis? *Behaviour* **139**, 777-800.

Fuchs S, Schade V (1994) Lower performance in honeybee colonies of uniform paternity. *Apidologie* **25**, 155-168.

Fuller RC (1998) Sperm competition affects male behaviour and sperm output in the Rainbow Darter. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 2365.

- G -

Gagneux P, Boesch C, Woodruff DS (1999) Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Animal Behaviour* **57**, 19-32.

Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toigo C (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 367-393.

Gaillard J-M, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* **84**, 3294-3306.

Garamszegi LZ, Møller AP (2004) Extrapair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology* **15**, 508-519.

Geffen E, Macdonald DW (1992) Small size and monogamy: Spatial-organization of Blanford foxes, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour* **44**, 1123-1130.

Geiser F, Hiebert SM, Kenagy GJ (1990) Torpor bout duration during the hibernation season of 2 sciurid rodents: Interrelations with temperature and metabolism. *Physiological Zoology* **63**, 489-503.

Geiser F, Kenagy GJ (1987) Polyunsaturated lipid diet lengthens torpor and reduces body-temperature in a hibernator. *American Journal of Physiology* **252**, R897-R901.

Gelter HP, Tegelström H (1992) High frequency of extra-pair paternity in Swedish pied flycatchers revealed by allozyme electrophoresis and DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**, 1-7.

Gemmell NJ, Allendorf FW (2001) Mitochondrial mutations may decrease population viability. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 115-117.

Gensac P (1974a) Carte de la végétation de la réserve de la Grande Sassière. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise* **5**, 77-104.

Gensac P (1974b) Catalogue des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise* **4**, 1-232.

Getty T (1999) Chase-away sexual selection as noisy reliable signaling. *Evolution* **53**, 299-302.

Getz LL, Hofmann JE, Carter CS (1987) Mating system and population fluctuations of the Prairie Vole, *Microtus ochrogaster*. *American Zoologist* **27**, 909-920.

Gibault C (1994) Plasticité du comportement et régime alimentaire de la Marmotte Alpine (*Marmota marmota*) sous différentes pressions anthropiques. In. Université Paul Sabatier, Toulouse

Gibbs HL, Weatherhead PJ, Boag PT, White BN, Tabak LM, Hoysak DJ (1990) Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science* **250**, 1394-1397.

Giboulet O (2000) Processus de colonisation et de sélection de l'habitat chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota* L. 1758). In. Université Claude Bernard, Lyon

Gibson RM, Jewell PA (1982) Semen quality, female choice and multiple mating in domestic sheep: A test of Trivers sexual competence hypothesis. *Behaviour* **80**, 9-31.

Gil D, Graves J, Hazon N, Wells A (1999) Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* **286**, 126-8.

Gilbert L, Burke TA, Krupa A (1998) No evidence for extra-pair paternity in the Western Gull. *Molecular Ecology* **7**, 1549-1552.

Gilburn AS, Crean CS, Day TH (1996) Sexual selection in natural populations of seaweed flies: Variation in the offspring fitness of females carrying different inversion karyotypes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 249-256.

Gillespie JH (1974) Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics* **76**, 601-606.

Girman DJ, Mills MGL, Geffen E, Wayne RK (1997) A molecular genetic analysis of social structure, dispersal and interpack relationships of the African Wild Dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 187-198.

Gissing GJ, Crease TJ, Middleton ALA (1998) Extrapair paternity associated with renesting in the American Goldfinch. *Auk* **115**, 230-234.

Gomendio M, Cassinello J, Roldan ERS (2000) A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding: fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 875-882.

Goossens B, Chikhi L, Taberlet P, Waits LP, Allainé D (2001) Microsatellite analysis of genetic variation among and within alpine marmot populations in the French Alps. *Molecular Ecology* **10**, 41-52.

Goossens B, Coulon J, Allainé D, Graziani L, Bel M-C, Taberlet P (1996) Immigration of a pregnant female in an alpine marmot family group: Behavioural and genetic data. *Comptes Rendus De l'Academie Des Sciences Serie III-Sciences De La Vie* **319**, 241-246.

Goossens B, Graziani L, Waits LP, Farand E, Magnolon S, Coulon J, Bel M-C, Taberlet P, Allainé D (1998a) Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 281-288.

Goossens B, Waits LP, Taberlet P (1998b) Plucked hair samples as a source of DNA: Reliability of dinucleotide microsatellite genotyping. *Molecular Ecology* **7**, 1237-1241.

Goudet J, Keller LF (2002) The correlation between inbreeding and fitness: Does allele size matter? *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 201-202.

Gouzoules H, Gouzoules S (1986) Kinship. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Struhsaker TT, Wrangham RW (eds) Primate societies. University of Chicago Press, Chicago, pp 299-305

Gowaty PA (1981) Aggression of breeding Eastern bluebirds (*Sialia sialis*) toward their mates and models of intraspecific and interspecific intruders. *Animal Behaviour* **29**, 1013-1027.

Gowaty PA (1985) Sex ratios of nestling and fledging red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) favor males. *American Naturalist* **126**, 347-353.

Gowaty PA (1996a) Battles of the sexes and origins of monogamy. In: Black JM (ed) Partnerships in Birds: Partnerships in Birds: The Study of Monogamy. Oxford University Press, Oxford, pp 21-52

Gowaty PA (1996b) Multiple mating by females selects for males that stay: Another hypothesis for social monogamy in passerine birds. *Animal Behaviour* **51**, 482-484.

Gowaty PA, Bridges WC (1991) Behavioral, demographic, and environmental correlates of extrapair fertilizations in Eastern bluebirds, *Sialia sialis*. *Behavioral Ecology* **2**, 339-350.

Gowaty PA, Buschhaus N (1998) Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: Female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy. *American Zoologist* **38**, 207-225.

Gowaty PA, Drickamer LC, Schmid Holmes S (2003) Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour* **65**, 95-103.

Gowaty PA, Karlin AA (1984) Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous Eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **15**, 91-95.

Grafen A (1980) Opportunity cost, benefit and degree of relatedness. *Animal Behaviour* **28**, 967-968.

Graves J, Hay RT, Scallan M, Rowe S (1992) Extra-pair paternity in the Shag, *Phalacrocorax Aristotelis* as determined by DNA fingerprinting. *Journal of Zoology* **226**, 399-408.

Graves J, Ortega-Ruano J, Slater PJB (1993) Extra-pair copulations and paternity in shags: Do females choose better males? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **253**, 3-7.

Gray EM (1996) Female control of offspring paternity in a Western population of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 267-278.

Gray EM (1997a) Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour* **53**, 605-623.

Gray EM (1997b) Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour* **53**, 625-639.

Gray J (2003) Les hommes viennent de Mars, les femmes viennent de Vénus. J'ai Lu

Green DJ, Cockburn A, Hall ML, Osmond H, Dunn PO (1995) Increased opportunities for cuckoldry may be why dominant male fairy-wrens tolerate helpers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **262**, 297-303.

Greenlaw JS, Post W (1985) Evolution of monogamy in seaside sparrows, *Ammodramus maritimus*: Tests of hypotheses. *Animal Behaviour* **33**, 373-383.

Griffin AS, Pemberton JM, Brotherton PNM, McIlrath G, Gaynor D, Kansky R, O'Riain J, Clutton-Brock TH (2003) A genetic analysis of breeding success in the cooperative meerkat (*Suricata suricatta*). *Behavioral Ecology* **14**, 472-480.

Griffith SC (2000) High fidelity on islands: A comparative study of extrapair paternity in passerine birds. *Behavioral Ecology* **11**, 265-273.

Griffith SC, Montgomerie RD (2003) Why do birds engage in extra-pair copulation? *Nature* **422**, 833.

Griffith SC, Ornborg J, Russell AF, Andersson S, Sheldon BC (2003) Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the Blue Tit. *Journal of Evolutionary Biology* **16**, 1045-1054.

Griffith SC, Owens IPF, Burke TA (1999a) Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 765.

Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA (2002) Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* **11**, 2195-2212.

Griffith SC, Stewart IRK, Dawson DA, Owens IPF, Burke TA (1999b) Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the House Sparrow (*Passer domesticus*): Is there an 'island effect'? *Biological Journal of the Linnean Society* **68**, 303-316.

Grimm V, Dorndorf N, Frey-Roos F, Wissel C, Wyszomirski T, Arnold W (2003) Modelling the role of social behavior in the persistence of the Alpine Marmot *Marmota marmota*. *Oikos* **102**, 124-136.

Grindstaff JL, Buerkle CA, Casto JM, Nolan VJ, Ketterson ED (2001) Offspring sex ratio is unrelated to male attractiveness in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**, 312-316.

Gubernick DJ (1994) Biparental care and male-female relations in mammals. In: Parmigiani S, vom Saal F (eds) Infanticide and parental care. Harwood Academic Press, London, pp 427-463

Gubernick DJ, Teferi T (2000) Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 147-150.

Gullberg A, Tegelström H, Gelter HP (1992) DNA fingerprinting reveals multiple paternity in families of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*). *Hereditas* **117**, 103-108.

Gwynne DT, Simmons LW (1990) Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature* **346**, 172-174.

Gyllensten UB, Jakobsson S, Temrin H (1990) No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers. *Nature* **343**, 168-170.

- H -

Hackländer K, Arnold W (1999) Male-caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Behavioral Ecology* **10**, 592-597.

Hackländer K, Mostl E, Arnold W (2003) Reproductive suppression in female alpine marmots, *Marmota marmota*. *Animal Behaviour* **65**, 1133-1140.

Hadfield JD, Burgess MD, Lord A, Phillimore AB, Clegg SM, Owens IPF (2006) Direct versus indirect sexual selection: genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **273**, 1347-1353.

Haggerty TM, Morton ES, Fleischer RC (2001) Genetic monogamy in Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *Auk* **118**, 215-219.

Haig D, Bergstrom CT (1995) Multiple mating, sperm competition and meiotic drive. *Journal of Evolutionary Biology* **8**, 265-282.

Haig SM, Walters JR, Plissner JH (1994) Genetic evidence for monogamy in the cooperatively breeding red-cockaded woodpecker. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**, 295-303.

Hall ML, Magrath RD (2000) Duetting and mate-guarding in Australian magpie-larks (*Grallina cyanoleuca*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**, 180-187.

Halliday TR (1978) Sexual selection and mate choice. In: Krebs JR, Davies NB (eds) Behavioral ecology: An evolutionary approach. Blackwell, Oxford, pp 180-213

Hamilton WD (1964) Teh genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 17-52.

Hamilton WD (1990) Mate choice near and far. *American Zoologist* **30**, 341-352.

Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* **218**, 384-387.

Hannon SJ (1983) Spacing and breeding density of Willow Ptarmigan in response to an experimental alteration of sex-ratio. *Journal of Animal Ecology* **52**, 807-820.

Hannon SJ, Dobush G (1997) Pairing status of male willow ptarmigan: Is polygyny costly to males? *Animal Behaviour* **53**, 369-380.

Hannon SJ, Martin K (1992) Monogamy in Willow Ptarmigan: Is male vigilance important for reproductive success and survival of females. *Animal Behaviour* **43**, 747-757.

Hanslik S, Kruckenhauser L (2000) Microsatellite loci for two European sciurid species (*Marmota marmota*, *Spermophilus citellus*). *Molecular Ecology* **9**, 2163-2165.

Hansson B, Bensch S, Hasselquist D, Åkesson M (2001) Microsatellite diversity predicts recruitment of sibling great reed warblers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 1287-1291.

Hansson B, Hasselquist D, Bensch S (2004a) Do female great reed warblers seek extra-pair fertilizations to avoid inbreeding? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **271**, S290-S292.

Hansson B, Westerberg L (2002) On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* **11**, 2467-2474.

Hansson B, Westerdahl H, Hasselquist D, Åkesson M, Bensch S (2004b) Does linkage disequilibrium generate heterozygosity-fitness correlation in great reed warblers? *Evolution* **58**, 870-879.

Hardy ICW (1997) Possible factors influencing vertebrate sex ratios: An introductory overview. *Applied Animal Behaviour Science* **51**, 217-241.

Hart BL, Korinek E, Brennan P (1987) Postcopulatory genital grooming in male rats: Prevention of sexually transmitted infections. *Physiology and Behavior* **41**, 321-325.

Hartley IR, Shepherd M, Robson T, Burke TA (1993) Reproductive success of polygynous male corn buntings (*Miliaria calandra*) as confirmed by DNA-fingerprinting. *Behavioral Ecology* **4**, 310-317.

Hasselquist D (1998) Polygyny in great reed warblers: A long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology* **79**, 2376-2390.

Hasselquist D, Bensch S (1991) Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**, 187-193.

Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T (1995) Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus Arundinaceus*. *Behavioral Ecology* **6**, 27-38.

Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T (1996) Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. *Nature* **381**, 229-232.

Hasselquist D, Sherman PW (2001) Social mating systems and extrapair fertilizations in passerine birds. *Behavioral Ecology* **12**, 457-466.

Hatch SA (1987) Copulation and mate guarding in the Northern Fulmar. *Auk* **104**, 450-461.

Hatchwell BJ (1988) Intraspecific variation in extra-pair copulation and mate defense in common guillemots *Uria aalge*. *Behaviour* **107**, 157-185.

Haydock J, Koenig WD, Stanback MT (2001) Shared parentage and incest avoidance in the cooperatively breeding acorn woodpecker. *Molecular Ecology* **10**, 1515-1525.

Haydock J, Parker PG, Rabenold KN (1996) Extra-pair paternity uncommon in the cooperatively breeding bicolored wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 1-16.

Hedrick PW, Black FL (1997) HLA and mate selection: No evidence in South Amerindians. *American Journal of Human Genetics* **61**, 505-511.

Hedrick PW, Fredrickson R, Ellegren H (2001) Evaluation of d^2, a microsatellite measure of inbreeding and outbreeding, in wolves with a known pedigree. *Evolution* **55**, 1256-1260.

Heg D, Ens BJ, Burke TA, Jenkins L, Kruijt JP (1993) Why does the typically monogamous oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* **126**, 247-289.

Helfenstein F, Tirard C, Danchin E, Wagner RH (2004) Low frequency of extra-pair paternity and high frequency of adoption in black-legged kittiwakes. *Condor* **106**, 149-155.

Helfenstein F, Wagner RH, Danchin E (2003) Sexual conflict over sperm ejection in monogamous pairs of kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 370-376.

Heller KG, Achmann R, Witt K (1993) Monogamy in the bat *Rhinolophus sedulus*? *Zeitschrift für Säugetierkunde* **58**, 376-377.

Henderson IG, Hart PJB, Burke TA (2000) Strict monogamy in a semi-colonial passerine: The Jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology* **31**, 177-182.

Hewison AMJ, Gaillard J-M (1999) Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willlard model and sex-biaised maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 229-234.

Hill GE (2002) A red bird in a brown bag: The function and evolution of ornemental plumage coloration in the House Finch. Oxford University Press, New York

Hill GE, Montgomerie RD, Roeder CM, Boag PT (1994) Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: Implications for sexual selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 193-199.

Hill WG, Robertson A (1968) Linkage disequilibrium in finite populations. *Theortical Population Biology* **38**, 226-239.

Hirotani A (1994) Dominance rank, copulatory-behavior and estimated reproductive success in male reindeer. *Animal Behaviour* **48**, 929-936.

Hoffman JI, Boyd IL, Amos W (2004) Exploring the relationship between parental relatedness and male reproductive success in the Antarctic Fur Seal *Arctocephalus gazella*. *Evolution* **58**, 2087-2099.

Höglund J, Piertney SB, Alatalo RV, Lindell J, Lundberg A, Rintamäski PT (2002) Inbreeding depression and male fitness in black grouse. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 711-715.

Hoi H, Hoi-Leitner M (1997) An alternative route to coloniality in the Bearded Tit: Females pursue extra-pair fertilizations. *Behavioral Ecology* **8**, 113-119.

Hoikkala A, Aspi J, Suvanto L (1998) Male courtship song frequency as an indicator of male genetic quality in an insect species, *Drosophila montana*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 503-508.

Hoi-Leitner M, Hoi H, Romero-Pujante M, Valera F (1999) Female extra-pair behaviour and environmental quality in the Serin (*Serinus serinus*): A test of the 'constrained female hypothesis'. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 1021-1026.

Holland B, Rice WR (1998) Perspective: Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* **52**, 1-7.

Holland B, Rice WR (1999) Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**, 5083-5088.

Hoogland JL (1998) Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? *Animal Behaviour* **55**, 351-359.

Horton NJ, Lipsitz SR (1999) Review of software to fit generalized estimating equation regression models. *The American Statistician* **53**, 160-169.

Hosken DJ, Garner TWJ, Tregenza TF, Wedell N, Ward PI (2003) Superior sperm competitors sire higher-quality young. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, 1933-1938.

Houde AE (1994) Effect of artificial selection on male color patterns on mating preference of female guppies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **256**, 125-130.

Houle D (1989) Allozyme-associated heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **123**, 789-801.

Houle D (1992) Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* **130**, 195-204.

Houle D, Hughes KA, Hoffmaster DK, Ihara J, Assimacopoulos S, Canada D, Charlesworth B (1994) The effects of spontaneous mutation on quantitative traits. I. Variances and covariances of life history traits. *Genetics* **138**, 773-785.

Houle D, Morikawa B, Lynch M (1996) Comparing mutational variabilities. *Genetics* **143**, 1467-1483.

Houtman AM (1992) Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **249**, 3-6.

Howard RD, Moorman RS, Whiteman HH (1997) Differential effects of mate competition and mate choice on eastern tiger salamanders. *Animal Behaviour* **53**, 1345-1356.

Howard WE (1960) Innate and environmental dispersal of vertebrates. *American Midland Naturalist* **63**,

Hughes CR (1998) Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: A revolution results. *Ecology* **79**, 383-399.

Hunt J, Bussiere LF, Jennions MD, Brooks R (2004) What is genetic quality? *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 329-333.

Hunt J, Simmons LW (2000) Maternal and paternal effects on offspring phenotype in the Dung Beetle *Onthophagus taurus*. *Evolution* **54**, 936-941.

Hunter FM, Burke TA, Watts SE (1992) Frequent copulation as a method of paternity assurance in the Northern Fulmar. *Animal Behaviour* **44**, 149-156.

Hunter FM, Miller GD, Davis LS (1995) Mate switching and copulation behavior in the Adelie Penguin. *Behaviour* **132**, 691-707.

Huyvaert KP, Anderson DJ, Jones TC, Duan WR, Parker PG (2000) Extra-pair paternity in waved albatrosses. *Molecular Ecology* **9**, 1415-1419.

- I -

Ibrahim MAR, Rahman HA, Toth BL, Abdin M (1983) Effect of season and bacterial-contamination on semen quality, freezability, and fertility of Hungarian simmental artificial-insemination bulls. *Acta Veterinaria Hungarica* **31**, 81-85.

Ihaka R, Gentleman R (1996) R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**, 299-341.

Immerman RS, Mackey WC (1997) Establishing a link between cultural evolution and sexually transmitted diseases. *Genetic Social and General Psychology Monographs* **123**, 441-459.

Iwasa Y, Pomiankowski A (1991) The evolution of costly mate preferences .II. The handicap principle. *Evolution* **45**, 1431-1442.

- J -

Jamieson IG, Quinn JS, Rose PA, White BN (1994) Shared paternity among non-relatives is a result of an egalitarian mating system in a communally breeding bird, the Pukeko. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **257**, 271-277.

Jarman P (1974) Social-organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**, 215-267.

Jarne P, Lagoda JL (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 424-429.

Jennions MD, Møller AP, Petrie M (2001) Sexually selected traits and adult survival: A meta-analysis. *Quarterly Review of Biology* **76**, 3-36.

Jennions MD, Petrie M (1997) Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **72**, 283-327.

Jennions MD, Petrie M (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **75**, 21-64.

Jiménez JA, Hughes KA, Alaks G, Graham L, Lacy RC (1994) An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science* **266**, 271-273.

Johnsen A, Andersen V, Sunding C, Lifjeld JT (2000) Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature* **406**, 296-299.

Johnsen A, Lifjeld JT (2003) Ecological constraints on extra-pair paternity in the Bluethroat. *Oecologia* **136**, 476-483.

Johnsen A, Lifjeld JT, Andersson S, Ornborg J, Amundsen T (2001) Male characteristics and fertilisation success in bluethroats. *Behaviour* **138**, 1371-1390.

Johnsen A, Lifjeld JT, Rohde PA, Primmer CR, Ellegren H (1998) Sexual conflict over fertilizations: Female bluethroats escape male paternity guards. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 401-408.

Johnson LS, Hicks BG, Masters BS (2002) Increased cuckoldry as a cost of breeding late for male house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behavioral Ecology* **13**, 670-675.

Johnson LS, Kermott LH (1989) Territorial intrusions in the House Wren *Troglodytes aedon*: Evidence for the sperm competition hypothesis. *Ornis Scandinavica* **20**, 89-92.

Johnstone RA (1994) Female preference for symmetrical males as a by-product of selection for mate recognition. *Nature* **372**, 172-175.

Johnstone RA (1995) Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: Reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **70**, 1-65.

Johnstone RA, Keller LF (2000) How males can gain by harming their mates: Sexual conflict, seminal toxins, and the cost of mating. *American Naturalist* **156**, 368-377.

Jones AG, Walker D, Kvarnemo C, Lindstrom K, Avise JC (2001) How cuckoldry can decrease the opportunity for sexual selection: Data and theory from a genetic parentage analysis of the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**, 9151-9156.

Jorgenson JT, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M, Wishart WD (1997) Effects of age, sex, disease, and density on survival of Bighorn Sheep. *Ecology* **78**, 1019-1032.

- K -

Kangas N, Lindstrom K (2001) Male interactions and female mate choice in the Sand Goby, *Pomatoschistus minutus*. *Animal Behaviour* **61**, 425-430.

Kaplan RH, Cooper WS (1984) The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the adaptive coin-flipping principle. *American Naturalist* **123**, 393-410.

Kashi Y, Soller M (1992) Functional roles of microsatellites and minisatellites. In: Goldstein DB, Schlötterer C (eds) Microsatellites evolution and applications. Oxford University Press, New York, pp 10-23

Keane B, Waser PM, Creel SR, Creel NM, Elliott LF, Minchella DJ (1994) Subordinate reproduction in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* **47**, 65-75.

Keenleyside MHA (1983) Mate desertion in relation to adult sex-ratio in the biparental cichlid fish *Herotilapia multispinosa*. *Animal Behaviour* **31**, 683-688.

Keil A, Sachser N (1998) Reproductive benefits from female promiscuous mating in a small mammal. *Ethology* **104**, 897-903.

Keller LF, Arcese P, Smith JNM, Hochachka WM, Stearns SC (1994) Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* **372**, 356-357.

Keller LF, Grant PR, Grant BR, Petren K (2002) Environmental conditions affect the magnitude of inbreeding depression in survival of Darwin's finches. *Evolution* **56**, 1229-1239.

Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 230-241.

Kellogg KA, Markert JA, Stauffer JR, Jr., Kocher TD (1998) Intraspecific brood mixing and reduced polyandry in a maternal mouth-brooding cichlid. *Behavioral Ecology* **9**, 309-312.

Kellogg KA, Markert JA, Stauffer JR, Kocher TD (1995) Microsatellite variation demonstrates multiple paternity in lekking cichlid fishes from lake Malawi, Africa. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **260**, 79-84.

Kempenaers B (1997) Does reproductive synchrony limit male opportunities or enhance female choice for extra-pair paternity? *Behaviour* **134**, 551-562.

Kempenaers B, Adriaensen F, van Noordwijk AJ, Dhondt AA (1996) Genetic similarity, inbreeding and hatching failure in blue tits: Are unhatched eggs infertile? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 179-185.

Kempenaers B, Congdon B, Boag PT, Robertson RJ (1999) Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: Evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology* **10**, 304-311.

Kempenaers B, Everding S, Bishop C, Boag PT, Robertson RJ (2001) Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 251-259.

Kempenaers B, Lanctot RB, Robertson RJ (1998) Certainty of paternity and paternal investment in Eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour* **55**, 845-860.

Kempenaers B, Sheldon BC (1996) Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? *Animal Behaviour* **51**, 1165-1173.

Kempenaers B, Sheldon BC (1997) Studying paternity and paternal care: Pitfalls and problems. *Animal Behaviour* **53**, 423-427.

Kempenaers B, Verheyen GR, Dhondt AA (1995) Mate guarding and copulation behavior in monogamous and polygynous blue tits - Do males follow a best-of-a-bad-job strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 33-42.

Kempenaers B, Verheyen GR, Dhondt AA (1997) Extrapair paternity in the Blue Tit (*Parus caeruleus*): Female choice, male charateristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* **8**, 481-492.

Kempenaers B, Verheyen GR, van den Broeck M, Burke TA, van Broeckhoven C, Dhondt AA (1992) Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the Blue Tit. *Nature* **357**, 494-496.

King WJ, Allainé D (2002) Social, maternal, and environmental influences on reproductive success in female alpine marmots (*Marmota marmota*). *Canadian Journal of Zoology* **80**, 2137-2143.

Kirkpatrick M (1996) Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution* **50**, 2125-2140.

Kirkpatrick M, Barton NH (1997) The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**, 1282-1286.

Kirkpatrick M, Price T, Arnold SJ (1990) The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution* **44**, 180-193.

Kishimoto R, Kawamichi T (1996) Territoriality and monogamous pairs in a solitary ungulate, the Japanese Serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour* **52**, 673-682.

Kleiman DG (1977) Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology* **52**, 39-69.

Kleiman DG, Malcolm JR (1981) The evolution of male paternal investment in mammals. In: Gubernick DJ, Klopfer PH (eds) Paternal care in mammals. Plenum Press, New York, pp 347-387

Kleven O, Jacobsen F, Izadnegahdar R, Robertson RJ, Lifjeld JT (2006) Male tail streamer length predicts fertilization success in the North American Barn Swallow (*Hirundo rustica erythrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 412-418.

Kleven O, Lifjeld JT (2004) Extrapair paternity and offspring immunocompetence in the Reed Bunting, *Emberiza schoeniclus*. *Animal Behaviour* **68**, 283-289.

Kleven O, Lifjeld JT (2005) No evidence for increased offspring heterozygosity from extrapair mating in the Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus*). *Behavioral Ecology* **16**, 561-565.

Klinkitch M (1993) Untersuchugen zum paarungssystem des Alpenmurmeltiers, *Marmota M. marmota* mittels DNA fingerprinting. In. University of Munich, Germany

Koelliker M, Heeb P, Werner I, Mateman AC, Lessells CM, Richner H (1999) Offspring sex ratio is related to male body size in the Great Tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology* **10**, 68-72.

Koenig WD (1982) Ecological and social-factors affecting hatchability of eggs. *Auk* **99**, 526-536.

Koenig WD (1990) Opportunity of parentage and nest destruction in polygynandrous acorn woodpeckers, *Melanerpes formicivorus*. *Behavioral Ecology* **1**, 55-61.

Kokita T (2002) The role of female behavior in maintaining monogamy of a coral-reef filefish. *Ethology* **108**, 157-168.

Kokko H (1999) Cuckoldry and the stability of biparental care. *Ecology Letters* **2**, 247-255.

Kokko H, Johnstone RA (1999) Social queuing in animal societies: A dynamic model of reproductive skew. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 571-578.

Kokko H, Morrell LJ (2005) Mate guarding, male attractiveness, and paternity under social monogamy. *Behavioral Ecology* **16**, 724-731.

Kokko H, Ranta E, Ruxton G, Lundberg P (2002) Sexually transmitted disease and the evolution of mating systems. *Evolution* **56**, 1091-1100.

Komdeur J (1999) Explicit experimental evidence for the role of mate guarding in minimizing loss of paternity in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 2075-2081.

Komdeur J (2001) Mate guarding in the Seychelles Warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 2103-2111.

Komdeur J, Daan S, Tinbergen J, Mateman C (1997) Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* **385**, 522-525.

Komers PE, Brotherton PNM (1997) Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1261-1270.

Konior M, Radwan J, Kolodziejczyk M (2001) Polyandry increases offspring fecundity in the Bulb Mite. *Evolution* **55**, 1893-1896.

Korpimaki E, Lahti K, May CA, Parkin DT, Powell GB, Tolonen P, Wetton JH (1996) Copulatory behaviour and paternity determined by DNA fingerprinting in kestrels: Effects of cyclic food abundance. *Animal Behaviour* **51**, 945-955.

Körtner G, Heldmaier G (1995) Body-weight cycles and energy-balance in the Alpine Marmot (*Marmota marmota*). *Physiological Zoology* **68**, 149-163.

Kotiaho JS, Simmons LW, Hunt J, Tomkins JL (2003) Males influence maternal effects that promote sexual selection: A quantitative genetic experiment with dung beetles *Onthophagus taurus*. *American Naturalist* **161**, 852-859.

Kozielska M, Krzeminska A, Radwan J (2004) Good genes and the maternal effects of polyandry on offspring reproductive success in the Bulb Mite. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **271**, 165-170.

Kraaijeveld K, Carew PJ, Billing T, Adcock GJ, Mulder RA (2004) Extra-pair paternity does not result in differential sexual selection in the mutually ornamented black swan (*Cygnus atratus*). *Molecular Ecology* **13**, 1625-1633.

Kraaijeveld-Smit F, Ward S, Temple-Smith P (2002) Multiple paternity in a field population of a small carnivorous marsupial, the Agile Antechinus, *Antechinus agilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**, 84-91.

Krist M, Nadvornik P, Uvírová L, Bureš S (2005) Paternity covaries with laying and hatching order in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 6-11.

Krokene C, Anthonisen K, Lifjeld JT, Amundsen T (1996) Paternity and paternity assurance behaviour in the Bluethroat, *Luscinia s. svecica*. *Animal Behaviour* **52**, 405-417.

Krokene C, Lifjeld JT (2000) Variation in the frequency of extra-pair paternity in birds: A comparison of an island and a mainland population of blue tits. *Behaviour* **137**, 1317-1330.

Krokene C, Rigstad K, Dale M, Lifjeld JT (1998) The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: Good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology* **9**, 649-656.

Küpper C, Kis J, Kosztolanyi A, Szekely T, Cuthill IC, Blomqvist D (2004) Genetic mating system and timing of extra-pair fertilizations in the Kentish Plover. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**, 32-39.

- L -

Lack D (1968) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London

Lacy RC (1993) Impacts of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: Implications for conservation. *Perspectives in Biology and Medicine* **36**, 480-496.

Landry C, Garant D, Duchesne P, Bernatchez L (2001) 'Good genes as heterozygosity': The major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 1279-1285.

Langefors A, Hasselquist D, von Schantz T (1998) Extra-pair fertilizations in the Sedge Warbler. *Journal of Avian Biology* **29**, 134-144.

Lank DB, Cooch EG, Rockwell RF, Cooke F (1989) Environmental and demographic correlates of intraspecific nest parasitism in Lesser Snow Geese *Chen caerulescens caerulescens*. *Journal of Animal Ecology* **58**, 29-45.

Larsson K, Tegelström H, Forslund P (1995) Intraspecific nest parasitism and adoption of young in the Barnacle Goose - Effects on survival and reproductive performance. *Animal Behaviour* **50**, 1349-1360.

Lawless SG, Ritchison G, Klatt PH, Westneat DF (1997) The mating strategies of Eastern screech-owls: A genetic analysis. *Condor* **99**, 213-217.

Lebreton J-D (2002) Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* **29**, 353-369.

Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* **62**, 67-118.

Leech DI, Hartley IR, Stewart IRK, Griffith SC, Burke TA (2001) No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology* **12**, 674-680.

Legge S, Cockburn A (2000) Social and mating system of cooperatively breeding laughing kookaburras (*Dacelo novaeguineae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**, 220-229.

Legge S, Heinsohn R, Double MC, Griffiths R, Cockburn A (2001) Complex sex allocation in the Laughing Kookaburra. *Behavioral Ecology* **12**, 524-533.

Leisler B, Beier J, Staudter H, Wink M (2000) Variation in extra-pair paternity in the polygynous great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal für Ornithologie* **141**, 77-84.

Leisler B, Wink M (2000) Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (*Aves Sylviidae*) with different mating systems (*A. palustris, A. arundinaceus, A. paludicola*). *Ethology, Ecology and Evolution* **12**, 237-249.

Lenington S (1983) Social preferences for partners carrying "good genes" in wild house mice. *Animal Behaviour* **31**, 325-333.

Lenington S, Coopersmith CB, Erhart M (1994) Female preference and variability among T-haplotypes in wild house mice. *American Naturalist* **143**, 766-784.

Lens L, van Dongen S, van den Broeck M, van Broeckhoven C, Dhondt AA (1997) Why female crested tits copulate repeatedly with the same partner: Evidence for the mate assessment hypothesis. *Behavioral Ecology* **8**, 87-91.

Lesbarreres D, Primmer SR, Laurila A, Merila J (2005) Environmental and population dependency of genetic variability-fitness correlations in *Rana temporaria*. *Molecular Ecology* **14**, 311-323.

Lettink M, Jamieson IG, Millar CD, Lambert DM (2002) Mating system and genetic variation in the endangered New Zealand takahe. *Conservation Genetics* **3**, 427-434.

Levin RN (1996) Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren,*Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiments. *Animal Behaviour* **52**, 1093-1106.

Li SH, Brown JL (2000) High frequency of extrapair fertilization in a plural breeding bird, the Mexican Jay, revealed by DNA microsatellites. *Animal Behaviour* **60**, 867-877.

Li SH, Brown JL (2002) Reduction of maternal care: A new benefit of multiple mating? *Behavioral Ecology* **13**, 87-93.

Liang KY, Zeger SL (1986) Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* **73**, 13-22.

Liebers D, Peter H-U (1998) Intraspecific interactions in jackdaws *Corvus monedula*: A field study combined with parentage analysis. *Ardea* **86**, 221-235.

Liersch S, Schmid-Hempel P (1998) Genetic variation within social insect colonies reduces parasite load. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 221-225.

Lifjeld JT, Anthonisen K, Blomqvist D, Johnsen A, Krokene C, Rigstad K (1998a) Studying the influence of paternity on paternal effort: A comment on Kempenaers and Sheldon. *Animal Behaviour* **55**, 235-238.

Lifjeld JT, Dunn PO, Robertson RJ, Boag PT (1993) Extra-pair paternity in monogamous tree swallows. *Animal Behaviour* **45**, 213-229.

Lifjeld JT, Dunn PO, Westneat DF (1994) Sexual selection by sperm competition in birds: Male-male competition or female choice. *Journal of Avian Biology* **25**, 244-250.

Lifjeld JT, Harding AMA, Mehlum F, Oigarden T (2005) No evidence of extra-pair paternity in the Little Auk *Alle alle*. *Journal of Avian Biology* **36**, 484-487.

Lifjeld JT, Slagsvold T, Dale S, Ellegren H (1997) A sexually selected paradox in the Pied Flycatcher: Attractive males are cuckolded. *Auk* **114**, 112-115.

Lifjeld JT, Slagsvold T, Ellegren H (1998b) Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Animal Behaviour* **55**, 319-329.

Lifjeld JT, Slagsvold T, Lampe HM (1991) Low frequency of extra-pair paternity in pied flycatchers revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 95-101.

Ligon JD (1999) The evolution of avian breeding systems. Oxford University Press, Oxford

Ligon JD, Ligon SH (1990) Female-biaised sex ratio at hatching in the Green Woodhoopoe. *Auk* **107**, 765-771.

Ligon JD, Zwartjes PW (1995) Female red junglefowl choose to mate with multiple males. *Animal Behaviour* **49**, 127-135.

Loehle C (1995) Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecology* **76**, 326-335.

Lohm J, Grahn M, Langefors A, Andersen A, Storset A, von Schantz T (2002) Experimental evidence for major histocompatibility complex-allele-specific resistance to a bacterial infection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 2029-2033.

Loison A (1995) Approche intra- et interspécifiques de la dynamique des populations: L'exemple du chamois. In. Université de Lyon

Loman J, Madsen T, Hakansson T (1988) Increased fitness from multiple matings, and genetic heterogeneity: A model of possible mechanism. *Oikos* **52**, 69-72.

Lorentsen S-H, Amundsen T, Anthonisen K, Lifjeld JT (2000) Molecular evidence for extrapair paternity and female-female pairs in Antarctic petrels. *Auk* **117**, 1042-1047.

Lott (1991) Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge

Loyau A, Moureau B, Richard M, Christe P, Heeb P, Sorci G (2005) Cross-amplification of polymorphic microsatellites reveals extra-pair paternity and brood parasitism in *Sturnus vulgaris*. *Molecular Ecology Notes* **5**, 135-139.

Lubjuhn T, Brun J, Gerken T, Epplen JT (2001) Inconsistent pattern of extra-pair paternity in first and second broods of the Great Tit *Parus major*. *Ardea* **89**, 69-73.

Lubjuhn T, Curio E, Muth SC, Brün J, Epplen JT (1993) Influence of extra-pair paternity on parental care in great tits *Parus major*. In: Pena SDJ, Chakraborty JT, Epplen JT, Jeffreys AJ (eds) DNA fingerptinting: State of science. Birkaüser, Basel, pp 379-385

Lubjuhn T, Epplen C, Epplen JT (1996) Multilocus fingerprinting and single locus analyses in the Great Tit for paternity determination. *Electrophoresis* **17**, 1555-1558.

Lubjuhn T, Gerken T, Brun J, Epplen JT (1999a) High frequency of extra-pair paternity in the Coal Tit. *Journal of Avian Biology* **30**, 229-233.

Lubjuhn T, Strohbach S, Brun J, Gerken T, Epplen JT (1999b) Extra-pair paternity in great tits (*Parus major*): A long term study. *Behaviour* **136**, 1157-1172.

Lundy KJ, Parker PG, Zahavi A (1998) Reproduction by subordinates in cooperatively breeding Arabian babblers is uncommon but predictable. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 173-180.

Lynch M, Ritland K (1999) Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics* **152**, 1753-1766.

Lyon BE, Montgomerie RD (1985) Incubation feeding in snow buntings: Female manipulation or indirect male parental care? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 279-284.

- M -

MacCullagh P, Nedler JA (1989) Generalized linear models, 2nd edn. Chapman and Hall, London

MacDougall-Shackleton EA, Robertson RJ (1998) Confidence of paternity and paternal care by Eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* **9**, 201-205.

MacDougall-Shackleton EA, Robertson RJ, Boag PT (1996) Temporary male removal increases extra-pair paternity in Eastern bluebirds. *Animal Behaviour* **52**, 1177-1183.

MacKinney F, Derrickson SR, Mineau P (1983) Forced copulation in waterfowl. *Behaviour* **86**, 250-294.

MacKinney F, Evarts S (1998) Sexual coercion in waterfowl and other birds. In: Parker GA, Burley NT (eds) Avian reproductive tactics: Female and male perspectives. American Ornithologists' Union, Washington, pp 163-195

MacRae AF, MacEwan JC, Dodds KG, Wilson T, Crawford AM, Slate J (2002) Linkage disequilibrium in Domestic Sheep. *Genetics* **160**, 1113-1122.

MacRae SB, Burke TA (1996) Intraspecific brood parasitism in the Moorhen: Parentage and parasite-host relationships determined by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 115-129.

Madsen M, Christensen P (1995) Bacterial-flora of semen collected from Danish warmblood stallions by artificial vagina. *Acta Veterinaria Scandinavica* **36**, 1-7.

Madsen T, Shine R, Loman J, Hakansson T (1992) Why do female adders copulate so frequently? *Nature* **355**, 440-441.

Magnolon S (1999) Dispersion natale chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota*). Modalités et effets de quelques facteurs proximaux. In. Université de Tours, Tours, pp 160

Magrath MJL, Elgar MA (1997) Paternal care declines with increased opportunity for extra-pair matings in fairy martins. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1731-1736.

Magrath MJL, Green DJ, Komdeur J (2002) Sex allocation in the sexually monomorphic fairy martin. *Journal of Avian Biology* **33**, 260-268.

Magrath MJL, Komdeur J (2003) Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 424-430.

Major DL, Barber CA (2004) Extra-pair paternity in first and second broods of Eastern song sparrows. *Journal of Field Ornithology* **75**, 152-156.

Malo AF, Garde JJ, Soler AJ, Garcia AJ, Gomendio M, Roldan ERS (2005) Male fertility in natural populations of Red Deer is determined by sperm velocity and the proportion of normal spermatozoa. *Biology of Reproduction* **72**, 822-829.

Markert JA, Grant PR, Grant BR, Keller LF, Coombs JL, Petren K (2004) Neutral locus heterozygosity, inbreeding, and survival in Darwin's ground finches (*Geospiza fortis* and *G-scandens*). *Heredity* **92**, 306-315.

Marlowe F (2000) Paternal investment and the human mating system. *Behavioural Processes* **51**, 45-61.

Marshall RC (2003) Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, S248-S250.

Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* **7**, 639-655.

Marshall TC, Spalton JA (2000) Simultaneous inbreeding and outbreeding depression in reintroduced Arabian oryx. *Animal Conservation* **3**, 241-248.

Marthinsen G, Kleven O, Brenna E, Lifjeld JT (2005) Part-time mate guarding affects paternity in male reed buntings (*Emberiza schoeniclus*). *Ethology* **111**, 397-409.

Martin K, Cooke F (1987) Bi-parental care in Willow Ptarmigan: A luxury. *Animal Behaviour* **35**, 369-379.

Martins TLF, Blakey JK, Wright JM (2002) Low incidence of extra-pair paternity in the colonially nesting common swift *Apus apus*. *Journal of Avian Biology* **33**, 441-446.

Masello JF, Sramkova A, Quillfeldt P, Epplen JT, Lubjuhn T (2002) Genetic monogamy in burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology* **33**, 99-103.

Masters BS, Hicks BG, Erb LA (2003) Genotype and extra-pair paternity in the house wren: A rare-male effect? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, 1393-1397.

Matsubara M (2003) Costs of mate guarding and opportunistic mating among wild male Japanese macaques. *International Journal of Primatology* **24**, 1057-1075.

Mauck RA, Marschall EA, Parker PG (1999) Adult survival and imperfect assessment of parentage: Effects on male parenting decisions. *American Naturalist* **154**, 99-109.

Mauck RA, Waite TA, Parker PG (1995) Monogamy in Leach's Storm Petrel: DNA-fingerprinting evidence. *Auk* **112**, 473-482.

Maynard Smith J (1977) Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour* **25**, 1-9.

Maynard Smith J (1978) The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge

Mays HL (2001) Sexual conflict and constraints on female mating tactis in a monogamous passerine, the yellow-breasted chat. In. University of Kentucky, Lexington, pp 103

Mays HL, Hill GE (2004) Choosing mates: Good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 554-559.

Mead LS, Arnold SJ (2004) Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 264-271.

Mee A, Whitfield DP, Thompson DBA, Burke TA (2004) Extrapair paternity in the Common Sandpiper, *Actitis hypoleucos*, revealed by DNA fingerprinting. *Animal Behaviour* **67**, 333-342.

Meek SB, Robertson RJ, Boag PT (1994) Extrapair paternity and intraspecific brood parasitism in Eastern bluebirds revealed by DNA-fingerprinting. *Auk* **111**, 739-744.

Mendoza SP, Mason WA (1986) Parental division-of-labor and differentiation of attachments in a monogamous primate (*Callicebus moloch*). *Animal Behaviour* **34**, 1336-1347.

Michalek KG, Winkler H (2001) Parental care and parentage in monogamous great spotted woodpeckers (*Picoides major*) and middle spotted woodpeckers (*Picoides medius*). *Behaviour* **138**, 1259-1285.

Michl G, Török J, Griffith SC, Sheldon BC (2002) Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**, 5466-5470.

Mikolc DJ (1990) Remarks on the diagnosis of bacterial genital infections in rams. *Magy. Allatorv. Lapja* **45**, 9-14.

Millar CD, Anthony I, Lambert DM, Stapleton PM, Bergmann CC, Bellamy AR, Young EC (1994) Patterns of reproductive success retermined by DNA-fingerprinting in a communally breeding Oceanic bird. *Biological Journal of the Linnean Society* **52**, 31-48.

Millar CD, Lambert DM, Young EC (1997) Minisatellite DNA detects sex, parentage, and adoption in the South Polar Skua. *Journal of Heredity* **88**, 235-238.

Mitani JC (1984) The behavioral regulation of monogamy in gibbons (*Hylobates muelleri*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **15**, 225-229.

Mitton JB (1993) Theory an data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. In: Thornhill R (ed) The natural history of inbreeding and outbreeding: Theoritical and empirical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, pp 17-41

Mjelstad H (1991) Displaying intensity and sperm quality in the Capercaillie, *Tetrao urogallus*. *Fauna Norvegica Seria C Cinclus* **14**, 93-94.

Mock DW, Masahiro F (1990) Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* **5**, 39-43.

Moehlman PD (1989) Intraspecific variation in canid social systems. In: Gittleman JL (ed) Carnivore behavior, ecology, and evolution. Chapman and Hall, London, pp 143-163

Møller AP (1985) Mixed reproductive strategy and mate guarding in a semi-colonial passerine, the Swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 401-408.

Møller AP (1986) Mating systems among European passerines: A review. *Ibis* **128**, 234-250.

Møller AP (1987a) House Sparrow, *Passer domesticus*, communal displays. *Animal Behaviour* **35**, 203-210.

Møller AP (1987b) Mate guarding in the Swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 119-123.

Møller AP (1988a) Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* **332**, 640-642.

Møller AP (1988b) Paternity and paternal care in the Swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* **36**, 996-1005.

Møller AP (1991) Defense of offspring by male swallows, *Hirundo rustica*, in relation to participation in extra-pair copulations by their mates. *Animal Behaviour* **42**, 261-267.

Møller AP (1994a) Repeatability of female choice in a monogamous swallow. *Animal Behaviour* **47**, 643-648.

Møller AP (1994b) Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. *Evolution* **48**, 658-670.

Møller AP (1997) Immune defence, extra-pair paternity, and sexual selection in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 561-566.

Møller AP (2000) Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioral Ecology* **11**, 161-168.

Møller AP, Alatalo RV (1999) Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 85-91.

Møller AP, Birkhead TR (1993a) Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**, 261-268.

Møller AP, Birkhead TR (1993b) Cuckoldry and sociality: A comparative study of birds. *American Naturalist* **142**, 118-140.

Møller AP, Birkhead TR (1994) The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution* **48**, 1089-1100.

Møller AP, Birkhead TR (1995) Certainty of paternity and paternal care in birds: A reply to Dale. *Animal Behaviour* **49**, 522-523.

Møller AP, Briskie JV (1995) Extra-pair paternity, sperm competition and the evolution of testis size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**, 357-365.

Møller AP, Brohede J, Cuervo JJ, de Lope F, Primmer CR (2003) Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology* **14**, 707-712.

Møller AP, Cuervo JJ (2000) The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology* **11**, 472-485.

Møller AP, Jennions MD (2001) How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* **88**, 401-415.

Møller AP, Ninni P (1998) Sperm competition and sexual selection: A meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 345-358.

Møller AP, Saino N, Taramino G, Galeotti P, Ferrario S (1998) Paternity and multiple signaling: Effects of a secondary sexual character and song on paternity in the Barn Swallow. *American Naturalist* **151**, 236-242.

Møller AP, Tegelström H (1997) Extra-pair paternity and tail ornamentation in the Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 353-360.

Moore AJ (1994) Genetic evidence for the "good genes" process of sexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 235-241.

Moore AJ, Gowaty PA, Wallin WG, Moore PJ (2001) Sexual conflict and the evolution of female mate choice and male social dominance. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 517-523.

Moore AJ, Moore PJ (1999) Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **266**, 711-716.

Moore OR, Stutchbury BJM, Quinn JS (1999) Extrapair mating system of an asynchronously breeding tropical songbird: The Mangrove Swallow. *Auk* **116**, 1039-1046.

Moreno J, Boto L, Fargallo JA, de Leon A, Potti J (2000) Absence of extra-pair fertilisations in the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica*. *Journal of Avian Biology* **31**, 580-583.

Morrill SB, Robertson RJ (1990) Occurrence of extra-pair copulation in the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**, 291-296.

Morrow EH, Arnqvist G, Pitcher TE (2002) The evolution of infertility: Does hatching rate in birds coevolve with female polyandry? *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 702-709.

Morton ES (1987) Variation in mate guarding intensity by male purple martins. *Behaviour* **101**, 211-224.

Morton ES, Forman L, Braun M (1990) Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins. *Auk* **107**, 275-283.

Morton ES, Stutchbury BJM, Howlett JS, Piper WH (1998) Genetic monogamy in blue-headed vireos and a comparison with a sympatric vireo with extrapair paternity. *Behavioral Ecology* **9**, 515-524.

Mulder Borgeroff M (1990) Kipsigis women's preferences for wealthy men: Evidence for female choice in mammals? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 255-264.

Mulder RA (1997) Extra-group courtship displays and other reproductive tactics of superb fairy-wrens. *Australian Journal of Zoology* **45**, 131-143.

Mulder RA, Dunn PO, Cockburn A, Lazenby-Cohen KA, Howell MJ (1994) Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **255**, 223-229.

Müller W, Epplen JT, Lubjuhn T (2001) Genetic paternity analyses in little owls (*Athene noctua*): Does the high rate of paternal care select against extra-pair young? *Journal of Ornithology* **142**, 195-203.

Müller-Using D (1957) Die paarungsbiologie des murmeltieres. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **3**, 24-28.

Mysterud A, Stenseth NC, Yoccoz NG, Langvatn R, Steinheim G (2001) Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* **410**, 1096-1099.

- N -

Nakamura M (1990) Cloacal protuberance and copulatory-behavior of the Alpine Accentor (*Prunella collaris*). *Auk* **107**, 284-295.

Naz RK, Mehta K (1989) Cell-mediated immune responses to sperm antigens: Effects on mouse sperm and embryos. *Biology of Reproduction* **41**, 533-542.

Neff BD, Gross MR (2001) Dynamic adjustment of parental care in response to perceived paternity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 1559-1565.

Neff BD, Pitcher TE (2005) Genetic quality and sexual selection: An integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* **14**, 19-38.

Negro JJ, Villarroel M, Tella JL, Kuhnlein U, Hiraldo F, Donazar JA, Bird DM (1996) DNA fingerprinting reveals a low incidence of extra-pair fertilizations in the Lesser Kestrel. *Animal Behaviour* **51**, 935-943.

Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**, 583-590.

Neudorf DLH (2004) Extrapair paternity in birds: Understanding variation among species. *Auk* **121**, 302-307.

Neudorf DLH, Stutchbury BJM, Piper WH (1997) Covert extra-territorial behavior of female hooded warblers. *Behavioral Ecology* **8**, 595-600.

Newcomer SD, Zeh JA, Zeh DW (1999) Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**, 10236-10241.

Newton I (1989) Lifetime reproduction in birds. Academic Press, New York

Nicoletto PF (1995) Offspring quality and female choice in the Guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* **49**, 377-387.

Nievergelt CM, Mutschler T, Feistner ATC, Woodruff DS (2002) Social system of the Alaotran Gentle Lemur (*Hapalemur griseus alaotrensis*): Genetic characterization of group composition and mating system. *American Journal of Primatology* **57**, 157-176.

Norris DR, Stutchbury BJM (2001) Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology* **15**, 729-736.

Norris DR, Stutchbury BJM (2002) Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Auk* **119**, 872-872.

Norris K (1993) Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits *Parus major*. *Nature* **362**, 537-539.

Nur N (1984) Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): Costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia* **65**, 125-137.

- O -

Ober C, Hyslop T, Elias S, Weitkamp LR, Hauck WW (1998) Human leukocyte antigen matching and fetal loss: Results of a 10 year prospective study. *Human Reproduction* **13**, 33-38.

Ober C, Weitkamp LR, Cox N, Dytch H, Kostyu D, Elias S (1997) HLA and mate choice in humans. *American Journal of Human Genetics* **61**, 497-504.

Oldroyd BP, Clifton MJ, Wongsiri S, Rinderer TE, Sylvester HA, Crozier RH (1997) Polyandry in the genus *Apis*, particularly *Apis andreniformis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 17-26.

Oli MK, Armitage KB (2004) Yellow-bellied marmot population dynamics: Demographic mechanisms of growth and decline. *Ecology* **85**, 2446-2455.

Olsson M, Gullberg A, Tegelström H (1996a) Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the Sand Lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology* **9**, 229-242.

Olsson M, Gullberg A, Tegelström H, Madsen T, Shine R (1994) Can female adders multiply. *Nature* **369**, 528.

Olsson M, Shine R, Madsen T, Gullberg A, Tegelström H (1996b) Sperm selection by females. *Nature* **383**, 585.

Ophir AG, Galef BG (2003) Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. *Animal Behaviour* **66**, 399-407.

Orell M, Rytkonen S, Launonen V, Welling P, Koivula K, Kumpulainen K, Bachmann L (1997) Low frequency extra-pair paternity in the Willow Tit *Parus montanus* as revealed by DNA fingerprinting. *Ibis* **139**, 562-566.

Orians GH (1969) On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* **103**, 589-603.

Osorio-Beristain M, Drummond H (2001) Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology* **12**, 16-21.

Otah T (1971) Associative overdominance caused by linked detrimental mutations. *Genetical Research* **5**, 299-341.

Otter KA, Ratcliffe LM, Boag PT (1994) Extra-pair paternity in the Black-Capped Chickadee. *Condor* **96**, 218-222.

Otter KA, Ratcliffe LM, Michaud D, Boag PT (1998) Do female black-capped chickadees prefer high-ranking males as extra-pair partners? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 25-36.

Owens IPF, Bennett PM (1997) Variation in mating system among birds: Ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1103-1110.

Owens IPF, Dixon A, Burke TA, Thompson DBA (1995) Strategic paternity assurance in the sex-role reversed Eurasian dotterel (*Charadrius Morinellus*): Behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology* **6**, 14-21.

Owens IPF, Hartley IR (1998) Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 397-407.

Ozenda P (1985) La végétation de la chaine alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris

- P -

Pai AT, Yan GY (2002) Polyandry produces sexy sons at the cost of daughters in red flour beetles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **269**, 361-368.

Parker A, Kornfield I (1996) Polygynandry in *Pseudotropheus zebra*, a cichlid fish from Lake Malawi. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 345-352.

Parker GA (1984) Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: Smith RL (ed) Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, London

Parri S, Alatalo RV, Kotiaho JS, Mappes J (1997) Female choice for male drumming in the Wolf Spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Animal Behaviour* **53**, 305-312.

Partridge L, Mangel M (1999) Messages from mortality: The evolution of death rates in the old. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 438-442.

Paterson S, Pemberton JM (1997) No evidence for major histocompatibility complex-dependent mating patterns in a free-living ruminant population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1813-1819.

Pechacek P, Michalek KG, Winkler H, Blomqvist D (2005) Monogamy with exceptions: Social and genetic mating system in a bird species with high paternal investment. *Behaviour* **142**, 1093-1114.

Pemberton JM (2004) Measuring inbreeding depression in the wild: The old ways are the best. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 613-615.

Pen I, Weissing FJ (2000) Sex-ratio optimization with helpers at the nest. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 539-543.

Penn D, Potts W (1998) How do major histocompatibility complex genes influence odor and mating preferences? In: Advances in Immunology, Vol 69, vol 69, pp 411-436

Penn DJ, Damjanovich K, Potts WK (2002) MHC heterozygosity confers a selective advantage against multiple-strain infections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**, 11260-11264.

Perreault S, Lemon RE, Kuhnlein U (1997) Patterns and correlates of extrapair paternity in American redstarts (*Setophaga ruticilla*). *Behavioral Ecology* **8**, 612-621.

Perrin C (1993) Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota* Linné 1758). In. Université Denis Diderot, Paris

Perrin C, Allainé D, Le Berre M (1993) Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine Marmot *Marmota marmota*: Preliminary results. *Ethology* **93**, 21-30.

Perrin C, Allainé D, Le Berre M (1994) Intrusion de mâles et possibilités d'infanticide chez la Marmotte Alpine. *Mammalia* **58**, 150-153.

Peters A, Astheimer LB, Cockburn A (2001) The annual testosterone profile in cooperatively breeding superb fairy-wrens, *Malurus cyaneus*, reflects their extreme infidelity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**, 519-527.

Peters JL, Brewer GL, Bowe LM (2003) Extrapair paternity and breeding synchrony in gadwalls (*Anas strepera*) in north Dakota. *Auk* **120**, 883-888.

Peterson KA, Thusius KJ, Whittingham LA, Dunn PO (2001) Allocation of male parental care in relation to paternity within and among broods of the Common Yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Ethology* **107**, 573-586.

Petit LJ (1991) Experimentally induced polygyny in a monogamous bird species: Prothonotary warblers and the polygyny threshold. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 177-187.

Petren K, Grant BR, Grant PR (1999) Low extrapair paternity in the Cactus Finch (*Geospiza scandens*). *Auk* **116**, 252-256.

Petrie M (1994) Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* **371**, 598-599.

Petrie M, Doums C, Møller AP (1998) The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**, 9390-9395.

Petrie M, Kempenaers B (1998a) Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 52-58.

Petrie M, Kempenaers B (1998b) Extra-pair paternity in birds: 'Good-genes' and something else - Reply. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 280-281.

Petrie M, Lipsitch M (1994) Avian polygyny is most likely in populations with high variability in heritable male fitness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **256**, 275-280.

Pfister CA (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**, 213-218.

Pierce EP, Lifjeld JT (1998) High paternity without paternity-assurance behavior in the Purple Sandpiper, a species with high paternal investment. *Auk* **115**, 602-612.

Pilastro A, Griggio M, Biddau L, Mingozzi T (2002) Extrapair paternity as a cost of polygyny in the Rock Sparrow: Behavioural and genetic evidence of the 'trade-off' hypothesis. *Animal Behaviour* **63**, 967-974.

Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-effects models in S and S-plus. Springer, New York

Pinxten R, Hanotte O, Eens M, Verheyen RF, Dhondt AA, Burke TA (1993) Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the European Starling, *Sturnus Vulgaris*: Evidence from DNA fingerprinting. *Animal Behaviour* **45**, 795-809.

Piper WH, Evers DC, Meyer MW, Tischler KB, Kaplan JD, Fleischer RC (1997) Genetic monogamy in the Common Loon (*Gavia immer*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 25-31.

Pitcher TE, Stutchbury BJM (2000) Extraterritorial forays and male parental care in hooded warblers. *Animal Behaviour* **59**, 1261-1269.

Pizzari T, Birkhead TR (2000) Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature* **405**, 787-789.

Plaistow SJ, Bollache L, Cézilly F (2003) Energetically costly precopulatory mate guarding in the amphipod *Gammarus pulex*: Causes and consequences. *Animal Behaviour* **65**, 683-691.

Poiani A, Wilks C (2000) Sexually transmitted diseases: A possible cost of promiscuity in birds? *Auk* **117**, 1061-1065.

Põldmaa T, Montgomerie RD, Boag PT (1995) Mating system of the cooperatively breeding noisy miner *Manorina melanocephala*, as revealed by DNA profiling. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 137-143.

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**, 5106-5111.

Pomiankowski A, Møller AP (1995) A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **260**, 21-29.

Poston JP (1997) Mate choice and competition for mates in the Boat-Tailed Grackle. *Animal Behaviour* **54**, 525-534.

Poston JP, Wiley RH, Westneat DF (1999) Male rank, female breeding synchrony, and patterns of paternity in the Boat-Tailed Grackle. *Behavioral Ecology* **10**, 444-451.

Potts WK, Manning CJ, Wakeland EK (1991) Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* **352**, 619-621.

Pound N, Gage MJG (2004) Prudent sperm allocation in Norway rats, *Rattus norvegicus*: A mammalian model of adaptive ejaculate adjustment. *Animal Behaviour* **68**, 819-823.

Power HW, Doner CGP (1980) Experiments on cuckoldry in the Mountain Bluebird. *American Naturalist* **116**, 689-704.

Pradel R, Wintrebert CMA, Gimenez O (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* **59**, 43-53.

Preleuthner M, Pinsker W (1993) Depauperated gene pools in *Marmota M. marmota* are caused by an ancient bottle neck: Electrophoretic analysis of wild populations from Austria and Switzerland. *Acta Theriologica* **38**, 121-139.

Price MV, Waser NM (1979) Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* **277**, 294-297.

Primakoff P, Lathrop W, Bronson R (1990) Identification of human sperm surface glycoproteins recognized by autoantisera from immune infertile men, women, and vasectomized men. *Biology of Reproduction* **42**, 929-942.

Primmer CR, Møller AP, Ellegren H (1995) Resolving genetic-relationships with microsatellite markers A parentage testing system for the Swallow *Hirundo Rustica*. *Molecular Ecology* **4**, 493-498.

Promislow DEL (1992) Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **247**, 203-210.

Pruett-Jones S, Pruett-Jones M (1994) Sexual competition and courtship disruptions: Why do male bowerbirds destroy each others bowers. *Animal Behaviour* **47**, 607-620.

Pusey AE, Wolf M (1996) Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 201-206.

Queller DC (1997) Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1555-1557.

- Q -

Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* **43**, 258-275.

Queller DC, Strassmann JE, Hughes CR (1993) Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 285-&.

Questiau S, Eybert M-C, Taberlet P (1999) Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal extra-pair parentage in a bird species: the Bluethroat (*Luscinia svecica*). *Molecular Ecology* **8**, 1331-1339.

Quillfeldt P, Schmoll T, Peter H-U, Epplen JT, Lubjuhn T (2001) Genetic monogamy in Wilson's Storm Petrel. *Auk* **118**, 242-248.

Quinn JS, Woolfenden GE, Fitzpatrick JW, White BN (1999) Multi-locus DNA fingerprinting supports genetic monogamy in Florida scrub-jays. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 1-10.

Qvarnström A (2001) Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 5-7.

Qvarnström A, Brommer JE, Gustafsson L (2006) Testing the genetics underlying the co-evolution of mate choice and ornament in the wild. *Nature* **441**, 84-86.

Qvarnstrom A, Forsgren E (1998) Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 498-501.

- R -

R development core team (2003) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rabenold PP, Rabenold KN, Piper WH, Haydock J, Zack SW (1990) Shared paternity revealed by genetic analysis in cooperatively breeding tropical wrens. *Nature* **348**, 538-540.

Radwan J (1998) Heritability of sperm competition success in the Bulb Mite, *Rhizoglyphus robini*. *Journal of Evolutionary Biology* **11**, 321-327.

Radwan J, Rysinska M (1999) Effect of mating frequency on female fitness in *Caloglyphus berlesei* (Astigmata: Acaridae). *Experimental and Applied Acarology* **23**, 399-409.

Ralls K, Harvey PH, Lyles AM (1986) Inbreeding in natural populations of birds and mammals. In: Soulé ME (ed) Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp 35-56

Ramsay SM, Mennill DJ, Otter KA, Ratcliffe LM, Boag PT (2003) Sex allocation in black-capped chickadees *Poecile atricapilla*. *Journal of Avian Biology* **34**, 134-139.

Rassmann K, Arnold W, Tautz D (1994) Low genetic variability in a natural alpine marmot population (*Marmota marmota*, Sciuridae) revealed by DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* **3**, 347-353.

Rätti O, Hovi M, Lundberg A, Tegelström H, Alatalo RV (1995) Extra-pair paternity and male characteristics in the Pied Flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 419-425.

Rätti O, Lundberg A, Tegelström H, Alatalo RV (2001) No evidence for effects of breeding density and male removal on extrapair paternity in the Pied Flycatcher. *Auk* **118**, 147-155.

Raymond M, Rousset R (1995) GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**, 248-249.

Reale D, Bousses P, Chapuis JL (1996) Female-biased mortality induced by male sexual harassment in a feral sheep population. *Canadian Journal of Zoology* **74**, 1812-1818.

Reeve HK, Emlen ST (2000) Reproductive skew and group size: An N-person staying incentive model. *Behavioral Ecology* **11**, 640-647.

Reich DE, Cargill M, Bolk S, Ireland J, Sabeti PC, Richter DJ, Lavery T, Kouyoumjian R, Farhadian SF, Ward R, Lander E (2001) Linkage disequilibrium in the human genome. *Nature* **411**, 199-204.

Rendell WB, Robertson RJ (1994) Defense of extra nest-sites by a cavity-nesting bird, the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*. *Ardea* **82**, 273-285.

Reudink MW, Mech SG, Curry RL (2006) Extrapair paternity and mate choice in a chickadee hybrid zone. *Behavioral Ecology* **17**, 56-62.

Reyer HU, Bollmann K, Schlapfer AR, Schymainda A, Klecack G (1997) Ecological determinants of extrapair fertilizations and egg dumping in alpine water pipits (*Anthus spinoletta*). *Behavioral Ecology* **8**, 534-543.

Reynolds JD (1996) Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 68-72.

Ribble DO (1991) The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 161-166.

Ribble DO (2003) The evolution of social and reproductive monogamy in *Peromyscus*: Evidence from *Peromyscus californicus* (the California Mouse). In: Reichard UH, Boesch C (eds) Monogamy: Mating strategies and Partnerships in birds, humans and other mammals. Cambridge University Press, Cambridge, pp 81-92

Rice WR (1996) Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* **381**, 232-234.

Rice WR, Holland B (1997) The enemies within: Intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 1-10.

Rice WR, Holland B (1999) Reply to comments on the chase-away model of sexual selection. *Evolution* **53**, 302-306.

Richardson DSP, Burke TA (1999) Extra-pair paternity in relation to male age in Bullock's orioles. *Molecular Ecology* **8**, 2115-2126.

Richardson DSP, Burke TA (2001) Extrapair paternity and variance in reproductive success related to breeding density in Bullock's orioles. *Animal Behaviour* **62**, 519-525.

Richardson DSP, Jury FL, Blaakmeer K, Komdeur J, Burke TA (2001) Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: The Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Molecular Ecology* **10**, 2263-2273.

Richardson DSP, Komdeur J, Burke TA, von Schantz T (2005) MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles Warbler. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **272**, 759-767.

Richardson PRK (1987) Aardwolf mating system: Overt cuckoldry in an apparently monogamous mammal. *South African Journal of Science* **83**, 405-410.

Ridley M (1993) Clutch size and mating frequency in parasitic *Hymenoptera*. *American Naturalist* **142**, 893-910.

Riley HT, Bryant DM, Carter RE, Parkin DT (1995) Extra-pair fertilizations and paternity defense in house martins, *Delichon Urbica*. *Animal Behaviour* **49**, 495-509.

Rios-Cardenas O, Webster AS (2005) Paternity and paternal effort in the Pumpkinseed Sunfish. *Behavioral Ecology* **16**, 914-921.

Rissman EF (1983) Detection of cuckoldry in ring doves. *Animal Behaviour* **31**, 449-456.

Ritchison G, Klatt PH, Westneat DF (1994) Mate guarding and extra-pair paternity in Northern cardinals. *Condor* **96**, 1055-1063.

Roberts SC, Gosling LM (2003) Genetic similarity and quality interact in mate choice decisions by female mice. *Nature Genetics* **35**, 103-106.

Robertson BC, Degnan SM, Kikkawa J, Moritz CC (2001) Genetic monogamy in the absence of paternity guards: The Capricorn Silvereye, *Zosterops lateralis chlorocephalus*, on Heron Island. *Behavioral Ecology* **12**, 666-673.

Roemer GW, Smith DA, Garcelon DK, Wayne RK (2001) The behavioural ecology of the Island Fox (*Urocyon littoralis*). *Journal of Zoology* **255**, 1-14.

Roff DA (1992) The evolution of life histories, theory and analyses. Chapman and Hall, New york

Roff DA (1997) Evolutionary quantitative genetics. Capman and Hall, New York

Roldan ERS, Cassinello J, Abaigar T, Gomendio M (1998) Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 243-248.

Rossiter SJ, Jones G, Ransome RD, Barratt EM (2001) Outbreeding increases offspring survival in wild greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **268**, 1055-1061.

Roulin A, Muller W, Sasvari L, Dijkstra C, Ducrest AL, Riols C, Wink M, Lubjuhn T (2004) Extra-pair paternity, testes size and testosterone level in relation to colour polymorphism in the Barn Owl *Tyto alba*. *Journal of Avian Biology* **35**, 492-500.

Rousset F (2002) Inbreeding and relatedness coefficients: What do we measure? *Heredity* **88**, 371-380.

Rowe G, Beebee TJC (2001) Fitness and microsatellite diversity estimates were not correlated in two outbred anuran populations. *Heredity* **87**, 558-565.

Rowe L, Houle D (1996) The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 1415-1421.

Rülicke T, Chapuisat M, Homberger FR, Macas E, Wedekind C (1998) MHC-genotype of progeny influenced by parental infection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 711-716.

- S -

Saino N, Ambrosini R, Martinelli R, Calza S, Møller AP, Pilastro A (2002) Offspring sexual dimorphism and sex-allocation in relation to parental age and paternal ornamentation in the Barn Swallow. *Molecular Ecology* **11**, 1533-1544.

Saino N, Primmer CR, Ellegren H, Møller AP (1997) An experimental study of paternity and tail ornamentation in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution* **51**, 562-570.

Saino N, Primmer CR, Ellegren H, Møller AP (1999) Breeding synchrony and paternity in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 211-218.

Sakaluk SK, Schaus JM, Eggert AK, Snedden WA, Brady PL (2002) Polyandry and fitness of offspring reared under varying nutritional stress in decorated crickets. *Evolution* **56**, 1999-2007.

Sandell MI, Smith HG (1996) Already mated females constrain male mating success in the European starling. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 743-747.

Sandvik M, Rosenqvist G, Berglund A (2000) Male and female mate choice affects offspring quality in a sex-role-reversed pipefish. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 2151-2155.

Sauther ML (1991) Reproductive-behavior of free-ranging lemur catta at Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* **84**, 463-477.

Schleicher B, Hoi H, Valera F, HoiLeitner M (1997) The importance of different paternity guards in the polygynandrous penduline tit (*Remiz pendulinus*). *Behaviour* **134**, 941-959.

Schmoll T, Dietrich V, Winkel W, Epplen JT, Lubjuhn T (2003) Long-term fitness consequences of female extra-pair matings in a socially monogamous passerine. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **270**, 259-264.

Schmoll T, Quellmalz A, Dietrich V, Winkel W, Epplen JT, Lubjuhn T (2005) Genetic similarity between pair mates is not related to extrapair paternity in the socially monogamous coal tit. *Animal Behaviour* **69**, 1013-1022.

Schülke O, Kappeler PM, Zischler H (2004) Small testes size despite high extra-pair paternity in the pair-living nocturnal primate *Phaner furcifer*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 293-301.

Schulze-Hagen K, Swatschek I, Dyrcz A, Wink M (1993) Multiple paternity in broods of aquatic warblers *Acrocephalus paludicola*: First results of a DNA-fingerprinting study. *Journal für Ornithologie* **134**, 145-154.

Schwagmeyer PL, Ketterson ED (1999) Breeding synchrony and EPF rates: The key to a can of worms? *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 47-48.

Schwagmeyer PL, St Clair RC, Moodie JD, Lamey TC, Schnell GD, Moodie MN (1999) Species differences in male parental care in birds: A reexamination of correlates with paternity. *Auk* **116**, 487-503.

Schwartz MK, Boness DJ, Schaeff CM, Majluf P, Perry EA, Fleischer RC (1999) Female-solicited extrapair matings in Humboldt penguins fail to produce extrapair fertilizations. *Behavioral Ecology* **10**, 242-250.

Schwartz OA, Armitage KB, van Vuren D (1998) A 32-year demography of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Zoology* **246**, 337-346.

Seddon N, Amos W, Mulder RA, Tobias JA (2004) Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **271**, 1823-1829.

Semlitsch RD (1994) Evolutionary consequences of non-random mating: Do large males increase offspring fitness in the anuran *Bufo bufo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**, 19-24.

Sheldon BC (1993) Sexually-transmitted disease in birds: Occurrence and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **339**, 491-497.

Sheldon BC (1994a) Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **257**, 25-30.

Sheldon BC (1994b) Sperm competition in the Chaffinch: The role of the female. *Animal Behaviour* **47**, 163-173.

Sheldon BC (2000) Differential allocation: Tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 397-402.

Sheldon BC (2002) Relating paternity to paternal care. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **357**, 341-350.

Sheldon BC, Andersson S, Griffith SC, Ornborg J, Sendecka J (1999a) Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* **402**, 874-877.

Sheldon BC, Burke TA (1994) Copulation behavior and paternity in the Chaffinch. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**, 149-156.

Sheldon BC, Davidson P, Lindgren G (1999b) Mate replacement in experimentally widowed collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): Determinants and outcomes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **46**, 141-148.

Sheldon BC, Ellegren H (1996) Offspring sex and paternity in the Collared Flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 1017-1021.

Sheldon BC, Ellegren H (1998) Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **265**, 1737-1742.

Sheldon BC, Ellegren H (1999) Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour* **57**, 285-298.

Sheldon BC, Merila J, Qvarnström A, Gustafsson L, Ellegren H (1997a) Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 297-302.

Sheldon BC, Rasanen K, Dias PC (1997b) Certainty of paternity and paternal effort in the Collared Flycatcher. *Behavioral Ecology* **8**, 421-428.

Shellman-Reeve JS, Reeve HK (2000) Extra-pair paternity as the result of reproductive transactions between paired mates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 2543-2546.

Sherman PW, Morton ML (1988) Extra-pair fertilizations in mountain white-crowned sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**, 413-420.

Shields WM (1983) Optimal inbreeding and the evolution of phylopatry. In: Swingland IR, Greenwood PJ (eds) The ecology of animal movement. Clarendon Press, Oxford, pp 132-159

Shuster SM, Wade MJ (2003) Mating systems and strategies. Princeton University Press, Princeton

Sih A, Lauer M, Krupa JJ (2002) Path analysis and the relative importance of male-female conflict, female choice and male-male competition in water striders. *Animal Behaviour* **63**, 1079-1089.

Sillero-Zubiri C, Gottelli D, Macdonald DW (1996) Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 331-340.

Simmons LW (1987) Female choice contributes to offspring fitness in the Field Cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 313-321.

Simmons LW (2001) The evolution of polyandry: An examination of the genetic incompatibility and good-sperm hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology* **14**, 585-594.

Slagsvold T, Dale S (1994) Why do female pied flycatchers mate with already mated males: Deception or restricted mate sampling? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**, 239-235.

Slagsvold T, Lifjeld JT (1994) Polygyny in birds: The role of competition between females for male parental care. *American Naturalist* **143**, 59-94.

Slate J, Dodds KG, Veenvliet BA, Glass BC, Broad TE, McEwan JC (2004) Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: Theoretical expectations and empirical data. *Heredity* **93**, 255-265.

Slate J, Kruuk LEB, Marshall TC, Pemberton JM, Clutton-Brock TH (2000a) Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of Red Deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 1657-1662.

Slate J, Marshall TC, Pemberton JM (2000b) A retrospective assessment of the accuracy of the paternity inference program Cervus. *Molecular Ecology* **9**, 801-808.

Slate J, Pemberton JM (2002) Comparing molecular measures for detecting inbreeding depression. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 20-31.

Smith HG, Montgomerie RD (1992) Male incubation in barn swallow: The influence of nest temperature and sexual selection. *Condor* **94**, 750-759.

Smith HG, von Schantz T (1993) Extra-pair paternity in the European Starling: The effect of polygyny. *Condor* **95**, 1006-1015.

Smith JNM, Yomtov Y, Moses RA (1982) Polygyny, male parental care, and sex ratio in song sparrows: An experimental-study. *Auk* **99**, 555-564.

Smith SM (1988) Extra-pair copulations in black-capped chickadees: The role of the female. *Behaviour* **107**, 15-23.

Smith WJ (1994) Animal duets: Forcing a mate to be attentive. *Journal of Theoretical Biology* **166**, 221-223.

Smuts BB, Smuts RW (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.

Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. Freeman, New York

Solomon NG, Keane B, Knoch LR, Hogan PJ (2004) Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1667-1671.

Sommer S, Tichy H (1999) Major histocompatibility complex (MHC) class II polymorphism and paternity in the monogamous *Hypogeomys antimena*, the endangered, largest endemic Malagasy rodent. *Molecular Ecology* **8**, 1259-1272.

Sonnenschein E, Reyer HU (1983) Mate-guarding and other functions of antiphonal duets in the Slate-Colored Boubou (*Laniarius funebris*). *Journal of Comparative Ethology* **63**, 112-140.

Spencer PBS, Horsup AB, Marsh HD (1998) Enhancement of reproductive success through mate choice in a social rock-wallaby, *Petrogale assimilis* (Macropodidae) as revealed by microsatellite markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 1-9.

Spottiswoode C, Møller AP (2004) Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology* **15**, 41-57.

Stanback MT, Richardson DS, Boix-Hinzen C, Mendelsohn J (2002) Genetic monogamy in Monteiro's Hornbill, *Tockus monteiri*. *Animal Behaviour* **63**, 787-793.

Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford

Steele BM, Hogg JT (2003) Measuring individual quality in conservation and behavior. In: Festa-Bianchet M, Apollonio M (eds) Animal behavior and wildlife conservation. Island Press, Washington, pp 243-271

Stephens PA, Frey-Roos F, Arnold W, Sutherland WJ (2002) Model complexity and population predictions: The Alpine Marmot as a case study. *Journal of Animal Ecology* **71**, 343-361.

Sterling EJ, Richard AF (1995) Social organization in the Aye-Aye (*Daubentoria madagacsariensis*) and the peceived distinctiveness of nocturnal primates. In: Alterman L, Doyle GMK (eds) Creatures of the dark. Plenum Press, New York, pp 439-451

Stratman FW, Self HL (1959) A comparison of natural mating with artificial insemination and the influence of volume and sperm numbers on conception rate and fertility levels in sows. *Journal of Animal Science* **18**, 1556-1557.

Strohbach S, Curio E, Bathen A, Epplen JT, Lubjuhn T (1998) Extrapair paternity in the Great Tit (*Parus major*): A test of the "good genes" hypothesis. *Behavioral Ecology* **9**, 388-396.

Stutchbury BJM (1998a) Breeding synchrony best explains variation in extra-pair mating system among avian species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 221-222.

Stutchbury BJM (1998b) Extra-pair mating effort of male hooded warblers, *Wilsonia citrina*. *Animal Behaviour* **55**, 553-561.

Stutchbury BJM (1998c) Female mate choice of extra-pair males: Breeding synchrony is important. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 213-215.

Stutchbury BJM, Morton ES (1995) The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour* **132**, 675-690.

Stutchbury BJM, Morton ES, Piper WH (1998) Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Journal of Avian Biology* **29**, 72-78.

Stutchbury BJM, Piper WH, Neudorf DLH, Tarof SA, Rhymer JM, Fuller G, Fleischer RC (1997) Correlates of extra-pair fertilization success in hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 119-126.

Stutchbury BJM, Rhymer JM, Morton ES (1994) Extrapair paternity in hooded warblers. *Behavioral Ecology* **5**, 384-392.

Sun L (2003) Monogamy correlates, socioecological factors, and mating systems in beavers. In: Reichard UH, Boesch C (eds) Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals. Cambridge University Press, Cambridge, pp 138-146

Sundberg J (1994) Paternity guarding in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*: A detention experiment. *Journal of Avian Biology* **25**, 135-141.

Sundberg J, Dixon A (1996) Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour* **52**, 113-122.

Sutherland WJ (1985) Chance can produce a sex difference in variance in mating success and explain Bateman's data. *Animal Behaviour* **33**, 1349-1352.

Svensson O, Magnhagen C, Forsgren E, Kvarnemo C (1998) Parental behaviour in relation to the occurrence of sneaking in the Common Goby. *Animal Behaviour* **56**, 175-179.

Swartz Soukup S, Thompson CF (1997) Social mating system affects the frequency of extra-pair paternity in house wrens. *Animal Behaviour* **54**, 1089-1105.

Swatschek I, Ristow D, Scharlau W, Wink C, Wink M (1993) Populationsgenetik und Vaterschaftsanalyse beim Eleonorenfalken (*Falco eleonorae*). *Journal of Ornithology* **134**, 137-143.

Swatschek I, Ristow D, Wink M (1994) Mate fidelity and parentage in Cory Shearwater *Calonectris Diomedea*: Field studies and DNA-fingerprinting. *Molecular Ecology* **3**, 259-262.

- T -

Taber AB, Macdonald DW (1992) Spatial-Organization and Monogamy in the Mara *Dolichotis Patagonum*. *Journal of Zoology* **227**, 417-438.

Taberlet P, Griffin S, Goossens B, Questiau S, Manceau V, Escaravage N, Waits LP, Bouvet J (1996) Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research* **24**, 3189-3194.

Tamuli MK, Sharma DK, Rajkonwar CK (1984) Studies on the microbial-flora of boar semen. *Indian Veterinary Journal* **61**, 858-861.

Tarof SA, Ratcliffe LM, Kasumovic MM, Boag PT (2005) Are least flycatcher (*Empidonax minimus*) clusters hidden leks? *Behavioral Ecology* **16**, 207-217.

Tarof SA, Stutchbury BJM, Piper WH, Fleischer RC (1998) Does breeding density covary with extra-pair fertilizations in hooded warblers? *Journal of Avian Biology* **29**, 145-154.

Tarvin KA, Webster MS, Tuttle EM, Pruett-Jones S (2005) Genetic similarity of social mates predicts the level of extrapair paternity in splendid fairy-wrens. *Animal Behaviour* **70**, 945-955.

Tavecchia G (2000) Potentialité et limites des analyses de recapture et reprise en biologie des populations: Une approche empirique. In. Univesité de Montpellier, Montpellier

Temrin H, Arak A (1989) Polyterritoriality and deception in passerine birds. *Trends in Ecology and Evolution* **4**, 106-109.

Thomas JA, Birney EC (1979) Parental care and mating system of the Prairie Vole, *Microtus ochrogaster*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **5**, 171-186.

Thornhill N (1993) Thee natural history of inbreeding and outbreeding. The University of Chicago Press, Chicago

Thornill R, Alcock J (1983) The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge

Thrall PH, Antonovics J, Bever JD (1997) Sexual transmission of disease and host mating systems: Within-season reproductive success. *American Naturalist* **149**, 485-506.

Thrall PH, Antonovics J, Dobson AP (2000) Sexually transmitted diseases in polygynous mating systems: Prevalence and impact on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **267**, 1555-1563.

Thusius KJ, Dunn PO, Peterson KA, Whittingham LA (2001a) Extrapair paternity is influenced by breeding synchrony and density in the Common Yellowthroat. *Behavioral Ecology* **12**, 633-639.

Thusius KJ, Peterson KA, Dunn PO, Whittingham LA (2001b) Male mask size is correlated with mating success in the Common Yellowthroat. *Animal Behaviour* **62**, 435-446.

Tobias JA, Seddon N (2000) Territoriality as a paternity guard in the European Robin, *Erithacus rubecula*. *Animal Behaviour* **60**, 165-173.

Tobias JA, Seddon N (2002) Female begging in European robins: Do neighbors eavesdrop for extrapair copulations? *Behavioral Ecology* **13**, 637-642.

Travis SE, Slobodchikoff CN, Kefan P (1996) Social assemblages and mating relationships in prairie dogs: A DNA fingerprint analysis. *Behavioral Ecology* **7**, 95-100.

Travis SE, Slobodchikoff CN, Keim P (1995) Ecological and demographic effects on intraspecific Variation in the social system of prairie dogs. *Ecology* **76**, 1794-1803.

Tregenza TF (1998) Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Evolution* **52**, 1726-1730.

Tregenza TF, Wedell N (2000) Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Molecular Ecology* **9**, 1013-1027.

Triggs S, Williams M, Marshall SD, Chambers G (1991) Genetic relationships within a population of Blue Duck *Hymenolaimus malacorhynchos*. *Wildfowl* **42**, 87-93.

Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) Sexual selection and the descent of Man. Aldline, Chicago

Trivers RL (1985) Social evolution. Benjamin/Cummings, Menlo Park

Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* **173**, 90-92.

Tsitrone A, Rousset F, David P (2001) Heterosis, marker mutational processes and population inbreeding history. *Genetics* **159**, 1845-1859.

Tsuji LJS, Kozlovic DR, Sokolowski MB (1992) Territorial position in sharp-tailed grouse leks: The probability of fertilization. *Condor* **94**, 1030-1031.

Tuttle EM, Pruett-Jones S, Webster MS (1996) Cloacal protuberances and extreme sperm production in Australian fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 1359-1364.

- U -

Uller T, Eklöf J, Andersson S (2005) Female egg investment in relation to male sexual traits and the potential for transgenerational effects in sexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**, 584-590.

- V -

Vaclav R, Hoi H, Blomqvist D (2002) Badge size, paternity assurance behaviours and paternity losses in male house sparrows. *Journal of Avian Biology* **33**, 315-318.

Vaclav R, Hoi H, Blomqvist D (2003) Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* **14**, 730-735.

Valdes AM, Slatkin M, Freimer NB (1993) Allele frequencies at microsatellite loci: The stepwise mutation model revisited. *Genetics* **133**, 737-749.

Valera F, Hoi H, Kristin A (2003) Male shrikes punish unfaithful females. *Behavioral Ecology* **14**, 403-408.

van de Casteele T, Galbusera P, Matthysen E (2001) A comparison of microsatellite-based pairwise relatedness estimators. *Molecular Ecology* **10**, 1539-1549.

van Horne B, Olson GS, Schooley RL, Corn JG, Burnham KP (1997) Effects of drought and prolonged winter on Townsend's ground squirrel demography in shrubsteppe habitats. *Ecological Monographs* **67**, 295-315.

van Schaik CP, Dunbar RIM (1990) The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour* **115**, 30-62.

van Schaik CP, van Hooff J (1983) On the ultimate causes of primate social-systems. *Behaviour* **85**, 91-117.

van Schaik CP, van Hooff J (1996) Toward an understanding of the Orangutan's social system. In: McGrew WC, Marchandt L, Nishida T (eds) Great ape societies. Cambridge University Press, Cambridge

Veiga JP (1992) Why are house sparrows predominantly monogamous? A test of hypotheses. *Animal Behaviour* **43**, 361-370.

Veiga JP, Boto L (2000) Low frequency of extra-pair fertilisations in house sparrows breeding at high density. *Journal of Avian Biology* **31**, 237-244.

Venables WN, Ripley BD (2002) Modern applied statistics with S. Springer, New York

Venier LA, Dunn PO, Lifjeld JT, Robertson RJ (1993) Behavioural patterns of extra-pair copulation in tree swallows. *Animal Behaviour* **45**, 412-415.

Verboven N, Mateman AC (1997) Low frequency of extra-pair fertilizations in the Great Tit *Parus major* revealed by DNA fingerprinting. *Journal of Avian Biology* **28**, 231-239.

Verhencamp SL (1983a) A model for the evolution of despotic *versus* egalitarian societies. *Animal Behaviour* **31**, 667-682.

Verhencamp SL (1983b) Optimal degree of skew in reproductive societies. *American Zoologist* **23**, 327-335.

Vernier LA, Dunn PO, Lifjeld JT, Robertson BC (1993) Behavioural patterns of extra-pair copulation in tree swallows. *Animal Behaviour* **45**, 412-415.

Villarroel M, Bird DM, Kuhnlein U (1998) Copulatory behaviour and paternity in the American Kestrel: The adaptive significance of frequent copulations. *Animal Behaviour* **56**, 289-299.

Voigt C, Leitner S, Gahr M (2003) Mate fidelity in a population of island canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran archipelago. *Journal für Ornithologie* **144**, 86-92.

- W -

Wade MJ (1979) Sexual selection and variance in reproductive success. *American Naturalist* **114**, 742-747.

Wagner RH (1991) Evidence that female razorbills control extra-pair copulations. *Behaviour* **118**, 157-169.

Wagner RH (1992a) Confidence of paternity and parental effort in razorbills. *Auk* **109**, 556-562.

Wagner RH (1992b) The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills: How do females benefit? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 455-464.

Wagner RH, Schug MD, Morton ES (1996a) Condition-dependent control of paternity by female purple martins: Implications for coloniality. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 379-389.

Wagner RH, Schug MD, Morton ES (1996b) Confidence of paternity, actual paternity and parental effort by purple martins. *Animal Behaviour* **52**, 123-132.

Wallander J, Blomqvist D, Lifjeld JT (2001) Genetic and social monogamy: Does it occur without mate guarding in the Ringed Plover? *Ethology* **107**, 561-572.

Wallen K, Schneider JE (2000) Reproduction in context. MIT Press, Cambridge

Ward PI (1998) A possible explanation for cryptic female choice in the Yellow Dung Fly, *Scathophaga stercoraria* (L.). *Ethology* **104**, 97-110.

Ward PI (2000) Sperm length is heritable and sex-linked in the Yellow Dung Fly (*Scathophaga stercoraria*). *Journal of Zoology* **251**, 349-353.

Warkentin IG, Curzon AD, Carter RE, Wetton JH, James PC, Oliphant LW, Parkin DT (1994) No evidence for extrapair fertilizations in the Merlin revealed by DNA-fingerprinting. *Molecular Ecology* **3**, 229-234.

Watson PJ (1991) Multiple paternity as genetic bet-hedging in female Sierra dome spiders, *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Animal Behaviour* **41**, 343-360.

Watson PJ (1998) Multi-male mating and female choice increase offspring growth in the spider *Neriene litigiosa* (Linyphiidae). *Animal Behaviour* **55**, 387-403.

Weatherhead PJ (1997) Breeding synchrony and extra-pair mating in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 151-158.

Weatherhead PJ, Boag PT (1995) Pair and extra-pair mating success relative to male quality in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 81-91.

Weatherhead PJ, Boag PT (1997) Genetic estimates of annual and lifetime reproductive success in male red-winged blackbirds. *Ecology* **78**, 884-896.

Weatherhead PJ, Montgomerie RD, Gibbs HL, Boag PT (1994) The cost of extra-pair fertilizations to female red-winged blackbirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **258**, 315-320.

Weatherhead PJ, Robertson RJ (1979) Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". *American Naturalist* **113**, 201-208.

Weatherhead PJ, Yezerinac SM (1998) Breeding synchrony and extra-pair mating in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**, 217-219.

Webb DR (1987) Thermal tolerance of avian embryos: A review. *Condor* **89**, 874-898.

Webster MS, Chuang-Dobbs HC, Holmes RT (2001) Microsatellite identification of extrapair sires in a socially monogamous warbler. *Behavioral Ecology* **12**, 439-446.

Webster MS, Pruett-Jones S, Westneat DF, Arnold SJ (1995) Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution* **49**, 1147-1157.

Webster MS, Westneat DF (1998) The use of molecular markers to study kinship in birds: Techniques and questions. In: DeSalle R, Schierwater B (eds) Molecular approaches to ecology and evolution. Birkh*user, Boston, pp 7-35

Wedekind C, Füri S (1997) Body odour in men and women: Do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1471-1479.

Wedekind C, Muller R, Spicher H (2001) Potential genetic benefits of mate selection in whitefish. *Journal of Evolutionary Biology* **14**, 980-986.

Weir BS, Cockerham CC (1973) Mixed self and random mating at 2 loci. *Genetical Research* **21**, 247-262.

Welch AM, Semlitsch RD, Gerhardt HC (1998) Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* **280**, 1928-1930.

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

Westerdahl H, Bensch S, Hansson B, Hasselquist D, von Schantz T (1997) Sex ratio variation among broods of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Molecular Ecology* **6**, 543-548.

Westneat D, Clark A, Rambo K, Westneat DF (1995) Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 349-356.

Westneat DF (1987) Extra-pair copulations in a predominantly monogamous bird: Observations of behavior. *Animal Behaviour* **35**, 865-876.

Westneat DF (1988) Male parental care and extrapair copulations in the Indigo Bunting. *Auk* **105**, 149-160.

Westneat DF (1990) Genetic parentage in the Indigo Bunting: A study using DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 67-76.

Westneat DF (1992) Do female red-winged blackbirds engage in a mixed mating strategy. *Ethology* **92**, 7-28.

Westneat DF (1993a) Polygyny and extrapair fertilizations in Eastern red-winged blackbirds (*Agelaius Phoeniceus*). *Behavioral Ecology* **4**, 49-60.

Westneat DF (1993b) Temporal patterns of within-pair copulations, male mate-guarding, and extra-pair events in Eastern red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* **124**, 267-290.

Westneat DF (1994) To guard mates or go forage: Conflicting demands affect the paternity of male red-winged blackbirds. *American Naturalist* **144**, 343-354.

Westneat DF (1995) Paternity and paternal behavior in the Red-Winged Blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour* **49**, 21-35.

Westneat DF, Mays HL (2005) Tests of spatial and temporal factors influencing extra-pair paternity in red-winged blackbirds. *Molecular Ecology* **14**, 2155-2167.

Westneat DF, Rambo TB (2000) Copulation exposes female red-winged blackbirds to bacteria in male semen. *Journal of Avian Biology* **31**, 1-7.

Westneat DF, Sargent RC (1996) Sex and parenting: The effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 87-91.

Westneat DF, Sherman PW (1993) Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* **4**, 66-77.

Westneat DF, Sherman PW (1997) Density and extra-pair fertilizations in birds: A comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 205-215.

Westneat DF, Sherman PW, Morton ML (1990) The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology* **7**, 331-369.

Westneat DF, Stewart IRK (2003) Extra-pair paternity in birds: Causes, correlates and conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics* **34**, 365-396.

Wetton JH, Parkin DT (1991) An association between fertility and cuckoldry in the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **245**, 227-233.

Whittingham LA, Dunn PO (1998) Male parental effort and paternity in a variable mating system. *Animal Behaviour* **55**, 629-640.

Whittingham LA, Dunn PO (2001) Survival of extrapair and within-pair young in tree swallows. *Behavioral Ecology* **12**, 496-500.

Whittingham LA, Dunn PO (2005) Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behavioral Ecology* **16**, 138-144.

Whittingham LA, Dunn PO, Magrath RD (1997) Relatedness, polyandry and extra-group paternity in the cooperatively-breeding white-browed scrubwren (*Sericornis frontalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 261-270.

Whittingham LA, Dunn PO, Robertson RJ (1993) Confidence of paternity and male parental care: An experimental-study in tree swallows. *Animal Behaviour* **46**, 139-147.

Whittingham LA, Lifjeld JT (1995) Extra-pair fertilizations increase the opportunity for sexual selection in the monogamous house martin *Delichon urbica*. *Journal of Avian Biology* **26**, 283-288.

Whittingham LA, Robertson RJ (1994) Food availability, parental care and male mating success in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Animal Ecology* **63**, 139-150.

Whittingham LA, Taylor PD, Robertson RJ (1992) Confidence of paternity and male parental care. *American Naturalist* **139**, 1115-1125.

Wickler W, Seibt U (1981) Monogamy in crustacea and man. *Journal of Comparative Ethology* **57**, 215-234.

Wickler W, Seibt U (1983) Monogamy: An ambiguous concept. In: Bateson P (ed) Mate choice. Cambridge University Press, Cambridge, pp 33-52

Wildt DE, Bush M, Goodrowe KL, Packer C, Pusey AE, Brown JL, Joslin P, O'Brien SJ (1987) Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. *Nature* **329**, 328-331.

Wiley RH, Poston J (1996) Perspective: Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution* **50**, 1371-1381.

Wilkinson GS, Kahler H, Baker RH (1998) Evolution of female mating preferences in stalk-eyed flies. *Behavioral Ecology* **9**, 525-533.

Wilkinson GS, Reillo PR (1994) Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a stalk-eyed fly. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **255**, 1-6.

Williams GC (1975) Sex and Evolution. Princeton University Press, Princeton

Williams GC (1979) The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **205**, 567-580.

Williams TD (1996) Mate fidelity in penguins. In: Black JM (ed) Partnerships in Birds: The Study of Monogamy. Oxford University Press, Oxford, pp 268-285

Wilmer JW, Allen PJ, Pomeroy PP, Twiss SD, Amos W (1999) Where have all the fathers gone? An extensive microsatellite analysis of paternity in the Grey Seal (*Halichoerus grypus*). *Molecular Ecology* **8**, 1417-1429.

Wilmer JW, Overall AJ, Pomeroy PP, Twiss SD, Amos W (2000) Patterns of paternal relatedness in British grey seal colonies. *Molecular Ecology* **9**, 283-292.

Wilson N, Tubman SC, Eady PE, Robertson GW (1997) Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 1491-1495.

Wilsson K (1971) Observations and experiments on ethology of the European Beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* **8**, 115-226.

Wink M, Dyrcz A (1999) Mating systems in birds: A review of molecular studies. *Acta Ornithologica* **34**, 91-109.

Wittenberger JF (1979) The evolution of mating systems in birds and mammals. In: Marler P, Vandberger JG (eds) Handbook of behavioral neurobiology, vol 3. Plenum Press, New York, pp 271-349

Wittenberger JF, Tilson RL (1980) The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 50-68.

Wolf LL (1975) 'Prostitution' behaviour in a tropical hummingbird. *Condor* **77**, 140-144.

Wolf LL, Ketterson ED, Nolan V (1988) Paternal influence on growth and survival of dark-eyed Junco young: Do parental males benefit? *Animal Behaviour* **36**, 1601-1618.

Wolff JO (1992) Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature* **359**, 409-410.

Wolff JO, Macdonald DW (2004) Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 127-134.

Wong BBM, Candolin U (2005) How is female mate choice affected by male competition? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **80**, 559-571.

Woodroffe R, Vincent ACJ (1994) Mothers little helpers: Patterns of male care in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* **9**, 294-297.

Woods BC, Armitage KB (2003) Effect of food supplementation on juvenile growth and survival in *Marmota flaviventris*. *Journal of Mammalogy* **84**, 903-914.

Worden BD, Parker PG (2001) Polyandry in grain beetles, *Tenebrio molitor*, leads to greater reproductive success: Material or genetic benefits? *Behavioral Ecology* **12**, 761-767.

Wright JM, Cotton PA (1994) Experimentally-induced sex-differences in parental care: An effect of certainty of paternity. *Animal Behaviour* **47**, 1311-1322.

Wright P (1990) Patterns of paternal care in primates. *International Journal of Primatology* **11**, 89-102.

Wu CI, Davis AW (1993) Evolution of postmating reproductive isolation: The composite nature of Haldane rule and its genetic bases. *American Naturalist* **142**, 187-212.

Wynne-Edwards KE (1987) Evidence for obligate monogamy in the Djungarian Hamster, *Phodopus campbelli*: Pup survival under different parenting conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**, 427-437.

- Y -

Yamagishi S, Nishiumi I, Shimoda C (1992) Extrapair fertilization in monogamous bull-headed shrikes revealed by DNA fingerprinting. *Auk* **109**, 711-721.

Yamaguchi N, Kawano KK, Eguchi K, Yahara T (2004) Facultative sex ratio adjustment in response to male tarsus length in the Varied Tit *Parus varius*. *Ibis* **146**, 108-113.

Yasui Y (1998) The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 246-250.

Yasui Y (2001) Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecological Research* **16**, 605-616.

Yezerinac SM, Gibbs HL, Briskie JV, Whittam R, Montgomerie RD (1999) Extrapair paternity in a far Northern population of yellow warblers *Dendroica petechia*. *Journal of Avian Biology* **30**, 234-237.

Yezerinac SM, Weatherhead PJ (1997a) Extra-pair mating, male plumage coloration and sexual selection in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 527-532.

Yezerinac SM, Weatherhead PJ (1997b) Reproductive synchrony and extra-pair mating strategy in a socially monogamous bird, *Dendroica petechia*. *Animal Behaviour* **54**, 1393-1403.

Yezerinac SM, Weatherhead PJ, Boag PT (1995) Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 179-188.

- Z -

Zahavi A (1975) Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**, 205-214.

Zeger SL, Liang KY (1986) Longitudinal data analysis for discrete and continuous outcomes. *Biometrics* **42**, 121-130.

Zeh JA (1997) Polyandry and enhanced reproductive success in the harlequin-beetle-riding pseudoscorpion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 111-118.

Zeh JA, Newcomer SD, Zeh DW (1998) Polyandrous females discriminate against previous mates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**, 13732-13736.

Zeh JA, Zeh DW (1996) The evolution of polyandry: I. Intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **263**, 1711-1717.

Zeh JA, Zeh DW (1997) The evolution of polyandry: II. Post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **264**, 69-75.

Zeh JA, Zeh DW (2001) Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Animal Behaviour* **61**, 1051-1063.

Zharikov Y, Nol E (2000) Copulation behavior, mate guarding, and paternity in the Semipalmated Plover. *Condor* **102**, 231-235.

Zilberman R, Moav B, Yomtov Y (1999) Extra-pair paternity in the socially monogamous orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea osea*). *Israel Journal of Zoology* **45**, 407-421.

.

ANNEXES

ANNEXE 1

Revue des études corrélatives en milieu naturel ayant cherché à démontrer l'acquisition de bénéfices indirects par les femelles grâce aux paternités hors-couple

Référence	Espèce	Population	Hypothèses testées	Hypothèses supportées	Distribution des jeunes hors-couple	Richesse des males hors-couple voisins	Caractéristiques des males: non cocufié *vs* cocufié			Caractéristiques des males:male du couple *vs* male hors-couple			Caractéristiques des portées: du couple *vs* mixte			Caractéristiques des jeunes: JDC *vs* JHC		
							Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test
Hasselquist *et al.* 1996	Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*	Lake Kvismaren, Suède (59°10'N, 15°25'E)	Bons gènes	oui		(100%)				Taille du répertoire	N=10	S						
												MHC>MC: 10/10, p=0.002						
										Longueur du tarse	N=10	NS						
Hasselquist *et al.* 1998	Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*	Lake Kvismaren, Suède (59°10'N, 15°25'E)	Assurance fertilité	non			Succès d'éclosion	N=48	NS				Succès d'éclosion	N=83	NS			
			Compatibilité génétique	non														
Hansson *et al.* 2004 [a]	Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*	Lake Kvismaren, Suède (59°10'N, 15°25'E)	Compatibilité génétique	non			Similarité génétique	N=246	NS	Similarité génétique	N=18	NS						
Richardson *et al.* 2005	Fauvette des Seychelles *Acrocephalus sechellensis*	Cousin Island	Compatibilité génétique	non			Similarité génétique	N=82	NS	Similarité génétique	N=29	NS						
			Bons gènes	oui			Diversité génétique	N=82	S	Diversité génétique	N=29	S						
									b=-0.56+0.24, p=0.02			MC=3.52+1.06 *rs* MHC=4.11+1.47, p=0.05						
Buchanan et Catchpole 2000	Phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*	Wraysbury Lakes, Royaume-Uni	Bons gènes	non	Pas au hasard		Taille répertoire	N=19	NS				Succès d'éclosion	N=28	NS			
							Parade	N=20	NS				Succès à l'envol	N=28	NS			
Langefors *et al.* 1998	Phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*	Lake Kvismaren, Suède (59°10'N, 15°25'E)	Bons gènes	oui			Masse corporelle	N=38	NS	Masse corporelle		NS						
			Compatibilité génétique	non			Longueur de l'aile	N=40	NS	Longueur de l'aile		NS						
										Similarité génétique	N=9	NS						
Blomqvist *et al.* 2002 [a]	Chevalier guignette *Actitis hypoleucos*	Tuzla, Turquie (36°43'N, 35°03'E)	Compatibilité génétique	oui			Similarité génétique	N=50	S p=0.00019									
Weatherhead et Boag 1995	Carouge à épaulettes *Agelaius phoenicus*	Queen's University biological station, Canada (44°34'N, 76°20'W)	Bons gènes	partiel			Taille corporelle	N=57	NS									
							Taille des épaulettes	N=57	NS									
							Couleur des épaulettes	N=57	NS									
							Survie	N=57	S p=0.001									
Reyer *et al.* 1997	Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*	Dischma valley, Suisse	-				Taille corporelle	N=258	NS				Succès d'éclosion	N=300	NS			
							Condition corporelle	N=258	NS				Succès à l'envol	N=300	NS			
							Survie	N=258	NS p=0.095									
Eimes *et al.* 2005	Tzai du Mexique *Aphelocoma ramarina*	Portal, Arizona, USA (31°88'N, 109°20'W)	Compatibilité génétique	oui			Similarité génétique		S p<0.005									
Blomqvist *et al.* 2002 [a]	Bécasseau d'Alaska *Calidris mauri*	Nome, Alaska, USA (64°20'N, 164°56'W)	Compatibilité génétique	oui			Similarité génétique	130	S p=0.0047									
Hill *et al.* 1994	Rosselin familier *Carpodacus mexicanus*	Ann Harbor, Michigan, USA	Bons gènes	non			Longueur de l'aile	N=30	NS									
							Brillance du plumage	N=31	NS									
Blomqvist *et al.* 2002 [a]	Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus*	Sävean, Suède (57°47'N, 12°19'E)	Compatibilité génétique	oui			Similarité génétique	N=30	S p=0.014									
Kraaijeveld *et al.* 2004	Cygne noir *Cygnus atratus*	Lake Wendouree, Victoria, Australie (37°33'S, 143°49'E)	-				Similarité génétique	N=65	NS	Similarité génétique	N=30	NS				Masse corporelle	N=28	NS
																Survie (8 mois)	N=23	NS
Webster *et al.* 2001	Paruline bleue *Dendroica caerulescens*	West Thornton, New Hampshire, USA	-							Masse corporelle	N=18	NS						
										Longueur du tarse	N=25	NS						
										Longueur de l'aile	N=23	NS						
										Taille du patch de l'aile	N=18	NS						
Yezerinac et Weatherhead 1997	Paruline jaune *Dendroica petechia*	Chaffey's Locks, Ontario, Canada (44°34'N, 76°20'W)	Bons gènes	partiel			Taille corporelle	N=86	S	Taille corporelle	N=20	NS						
									r(prop JDC)=0.72, p=0.03									
							Plumage	N=86	NS	Plumage	N=26	NS						
Sundberg et Dixon 1996	Bruant jaune *Emberiza citrinella*	Uppsala, Suède (59°54'N, 17°32'E)	Bons gènes			pas forcément voisins	Couleur		NS	Longueur du tarse	N=12	NS						
										Couleur	N=12	S p=0.013						
Kleven et Lifjeld 2005	Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*	Ovre Heimdalen, Norvège (61°25'N, 8°52'E)	Bons gènes comme hétérozygotie	non			Similarité génétique	N=53	NS	Similarité génétique	N=21	NS	Succès d'éclosion	N=46	NS	Hétérozygotie	N=147	NS
			Compatibilité génétique	non			Hétérozygotie	N=53	NS	Hétérozygotie	N=21	NS						
Kleven et Lifjeld 2004	Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*	Ovre Heimdalen, Norvège (61°25'N, 8°52'E)	Bons gènes comme hétérozygotie	non												Masse corporelle	N=87	NS
			Compatibilité génétique	non												Condition physique	N=87	NS
																Croissance	N=87	NS
																Immunocompétence	N=87	NS
Sheldon et Ellegren 1996	Gobemouche à collier *Ficedula albicollis*	Gotland, Suède	Bons gènes													Sexe	N=22	NS
																Sex ratio	N=19	NS
Sheldon et Ellegren 1999	Gobemouche à collier *Ficedula albicollis*	Gotland, Suède								Surface du patch	N=12	NS						
										Largeur du patch	N=12	S, p=0.003						
										Patch de l'aile	N=12	NS						
Lifjeld *et al.* 1997	Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*	Ovre Heimdalen, Norvège (61°25'N, 8°52'E)	Bons gènes	oui			Couleur	N=35	NS									
Thusius *et al.* 2001	Paruline masquée *Geothlypis trichas*	Saukville, Wisconsin, USA (43°23'N, 88°23'W)	Bons gènes				Condition corporelle	N=35	NS	Condition corporelle		NS						
							Taille du masque	N=35	NS	Taille du masque		S						
												MHC>MC: 9%, p=0.035						
							Chant prénuptiale	N=35	NS	Chant prénuptiale		NS p=0.1						

Référence	Espèce	Population	Hypothèses testées	Hypothèses supportées	Distribution des jeunes hors-couple	Identité des mâles hors-couple	Caractéristiques des males: non cocufié *vs* cocufié			Caractéristiques des males:male du couple *vs* male hors-couple			Caractéristiques des portées: du couple *vs* mixte			Caractéristiques des jeunes: JDC *vs* JHC		
							Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test
Kleven *et al.* 2006	Hirondelle rustique d'Amérique du Nord *Hirundo rustica erythrogaster*	Queen's University biological station, Ontario, Canada (44°34'N, 76°19'W)	Bons gènes	partiel			Longueur des filets		NS	Longueur des filets	N=43	S MHC=90.2+1 vs MC=87.1+1.1, p=0.02						
Moller *et al.* 2003	Hirondelle rustique *Hirundo rustica*	Badajoz, Espagne (38°50'N, 6°59'W)	Bons gènes	oui			Condition corporelle Longueur des filets		S p=0.016 NS p=0.0768									
Moller et Tegelström 1997	Hirondelle rustique *Hirundo rustica*	Kraghede, Danemark (57°12'N, 10°00'E)	Bons gènes	oui	Pas au hasard		Masse corporelle Longueur de l'aile Longueur du tarse Longueur de la queue	N=47 N=47 N=47 N=47	NS NS S p=0.047 S cocu=100.7+1.9 *vs* non cocu=111.7+1.2, p<0.001								
Moller *et al.* 1998	Hirondelle rustique *Hirundo rustica*	Milan, Italie	Bons gènes	oui			Longueur de la queue Chant		S b=0.019+0.008, p=0.023 S b=0.076+0.032, p=0.026									
Johnsen *et al.* 2001	Gorge bleu à miroir *Luscinia s. svecica*	Ovre Heimdalen, Norvège (61°25'N, 8°52'E)	Bons gènes Compatibilité génétique	partiel non	Pas au hasard		Largeur de l'aile Condition corporelle Chroma UV chroma Brillance Teinte Bande du poitrail	N=118 N=118 N=42 N=42 N=42 N=42 N=67	NS NS p=0.07 S p=0.0018 NS p=0.055 NS NS S p=0.005	Longueur Condition corporelle Couleur Bande du poitrail	N=49 N=55 N=26 N=17	NS NS NS NS						
Krokene *et al.* 1996	Gorge bleu à miroir *Luscinia s. svecica*	Ovre Heimdalen, Norvège (61°25'N, 8°52'E)	-		Pas au hasard		Masse corporelle Longueur du tarse Longueur de l'aile Chant	N=31 N=31 N=31 N=8	NS NS NS NS									
Tarvin *et al.* 2005	Mérion splendide *Malurus splendens*	Australie	Compatibilité génétique	partiel						Similarité génétique	N=108	NS				Consanguinité	N=52	NS
Currie *et al.* 1998	Traquet motteux *Oenanthe oenanthe*	Bardsey Island, Royaume-Uni (52°46'N, 4°47'W)	Bons gènes	non			Masse corporelle Condition corporelle Longueur du tarse	N=17 N=17 N=17	NS NS NS				Taille de portée Succès d'éclosion Succès à l'envol	N=17 N=17 N=17	S DC: 5.4+0.28 M: 6.4+0.25 NS NS			
Hoi et Hoi-Leitner 1997	Panure à moustache *Panurus biarmicus*	Lake Neusiedl, Autriche (47°56'N, 16°45'E)	-	Bons gènes			Barbe	N=32	S r(prop JHC)=-0.54, p=0.004									
Dietrich *et al.* 2004$_b$	Mésange noire *Parus ater*	Lingen, Allemagne (52°27'N, 7°15'E)	Bons gènes	non			Probabilité de recapture	N=94	NS									
Schmoll *et al.* 2005	Mésange noire *Parus ater*	Lingen, Allemagne (52°27'N, 7°15'E)	Bons gènes	non												Masse corporelle Recrutement local Succès reproducteur (femelle) Succès reproducteur(male)	N=655 N=2126 N=761 N=601	NS NS NS NS
Schmoll *et al.* 2003	Mésange noire *Parus ater*	Lingen, Allemagne (52°27'N, 7°15'E)	Bons gènes	non												Survie (envol) Recrutement local Succès reproducteur Probabilité d'être cocufié	N=7 N=44 N=8 N=32	NS NS NS NS
Schmoll *et al.* 2005	Mésange noire *Parus ater*	Lingen, Allemagne (52°27'N, 7°15'E)	Compatibilité génétique	non			Similarité génétique	N=202	NS	Similarité génétique	N=63	NS						
Charmantier *et al.* 2004	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Rouvière, France (43°40'N, 3°40'E) Pirio, Corse (42°31'N, 8°46'E) Muro, Corse (42°33'N, 8°55'E)	Bons gènes Compatibilité génétique Diversité génétique Assurance de la fertilité	partiel non non non	Pas au hasard Au hasard Pas au hasard		Masse corporelle Condition corporelle Longueur du tarse Longueur de l'aile Similarité génétique Hétérozygotie	N=177 N=177 N=177 N=177 N=177 N=117	NS NS NS NS NS NS	Masse corporelle Condition corporelle Longueur du tarse Longueur de l'aile Similarité génétique	N=61 N=61 N=61 N=61 N=61	NS NS NS NS NS				Masse corporelle Condition physique Longueur du tarse Survie (envol) Recrutement local Hématocrite	N=1332 N=1332 N=1332 N=1332 N=1332	NS NS NS S JDC=0.9+ 0.01 *vs* JHC=0.95+0.01, p=0.03 NS NS
Foerster *et al.* 2003	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Viennese Forest, Austria (48°13'N, 16°20'E)	Bons gènes Compatibilité génétique	non oui		voisins, non voisins (28%)				Longueur du tarse Similarité génétique Hétérozygotie	N=73 N=61 N=73	S MC=17.10+0.06 *vs* MHC=17.32+0.05, p=0.009 NS NS				Hétérozygotie	N=385	S p=0.032

Référence	Espèce	Population	Hypothèses testées	Hypothèses supportées	Distribution des jeunes hors-couple	Identité des males hors-couple	Caractéristiques des males: non cocufié *vs* cocufié			Caractéristiques des males:male du couple *vs* male hors-couple			Caractéristiques des portées: du couple *vs* mixte			Caractéristiques des jeunes: JDC *vs* JHC		
							Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test
Kempenaers *et al.* 1997	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Antwerp, Belgique (51°15'N, 4°28'E)	Bons gènes	oui	Pas au hasard	voisins	Longueur du tarse	N=25	NS	Longueur du tarse	N=35	S				Masse corporelle	N=205	NS
							Longueur de l'aile	N=25	NS			MC=14.62+0.53 vs MHC=15.01+0.51, p<0.01				Longueur du tarse	N=205	NS
										Longueur de l'aile	N=32	NS						
							Chant	N=25	S	Condition corporelle	N=18	S				Survie (envol)	N=205	S
									non cocu=1.8+0.2 *vs* cocu=1.3+0.5, p<0.05			MC=0.024+0.038 *vs* MHC= 0.033+0.053, p<0.005						JDC=61+28 *vs* JHC=80+36, p=0.046
							Chant (2)	N=25	NS	Chant		S				Suivie locale (1 an)	N=71	NS
							Survie	N=25	S			MC=1.29+0.23 *vs* MHC1.77+0.25, p<0.05				Sexe	N=57	NS
										Chant (2)		S						
												MC=2.35+0.75 vs MHC=3.77+1.18, p<0.05						
Kempenaers *et al.* 1992	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Antwerp, Belgique (51°15'N, 4°28'E)	Bons gènes	oui	Pas au hasard		Longueur du tarse	N=31	S non cocu=15.7+0.2 *vs* cocu=15.1+0.2, p<0.05									
							Longueur de l'aile	N=31	NS									
							Survie	N=32	S non cocu=0.62 *vs* cocu=0, p=0.0006									
Krokene *et al.* 1998	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Jomfrulan, Norvège (58°52'N, 9°36'E)	Assurance fertilité	oui	Au hasard		Masse corporelle	N=41	NS				Succès d'éclosion		NS	Masse corporelle		NS
			Bons gènes	non			Longueur du tarse	N=35	NS							Longueur du tarse		NS
							Longueur de l'aile	N=41	NS									
																Recrutement local	N=47	NS
							Durée de vie	N=40	NS									
Leech *et al.* 2001	Mésange bleue *Parus caeruleus*	Lancashire, Royaume-Uni	-		Pas au hasard								Sex ratio		NS	Sex ratio		NS
Krokene *et al.* 1998	Mésange charbonnière *Parus major*	Jomfrulan, Norvège (58°52'N, 9°36'E)	Assurance fertilité	oui	Au hasard		Longueur du tarse	N=45	NS ρ=0.1				Succès d'éclosion		NS	Masse corporelle		NS
			Bons gènes	non			Longueur de l'aile	N=52	NS							Longueur du tarse		NS
							Masse corporelle	N=52	NS									
							Largeur du poitrail	N=39	NS							Recrutement local	N=55	NS
							Durée de vie	N=54	NS									
Strohbach *et al.* 1998	Mésange charbonnière *Parus major*	Wuppertal-Gronenberg, Allemagne	Bons gènes	non		voisin (87%)	Longueur de l'aile		NS	Longueur de l'aile	N=15	NS	Masse corporelle		NS	Recrutement local	N=261	NS
							Longueur du tarse		NS	Longueur du tarse	N=15	NS	Succès d'éclosion		NS			
													Succès à l'envol		NS			
							largeur bande poitrail		NS	largeur bande poitrail	N=14	NS						
										Nbr de jeunes produits	N=15	S ρ=0.002						
										Survie	N=18	NS						
										Recrutement local	N=15	NS						
Verboven et Mateman 1997	Mésange charbonnière *Parus major*	Dutch Waden sea, Pays-Bas (53°17'N, 5°03'E)					Longueur de l'aile		S cocu=55+0.47 *vs* non cocu=56.8+0.24, ρ=0.042							Masse corporelle	N=	NS
							Longueur du tarse		NS, ρ=0.057							Survie	N=	S ρ=0.013
Lubjuhn *et al.* 1999$_b$	Mésange charbonnière *Parus major*	Bahrdof, Allemagne	Bons gènes	non	Pas au hasard		Survie		NS				Succès au recrutement	N=1563	NS	Survie (1 an)	N=510	ρ=1
Freeman-Gallant *et al.* 1997	Bruant des prés *Passerculus sandwichensis*	Kent Island, New Brunswick, Canada (44°35N, 66°46'W)	-				Condition corporelle		NS ρ=0.079									
Freeman-Gallant *et al.* 2003	Bruant des prés *Passerculus sandwichensis*	Kent Island, New Brunswick, Canada (44°35N, 66°46'W)	Compatibilité génétique	oui			Taille corporelle		NS									
							Condition corporelle		NS									
							Similarité génétique (CMH)		S ρ=0.0065									
Cordero *et al.* 1999$_a$	Moineau domestique *Passer domesticus*	Brackenhurst, Royaume-Uni Cab, Espagne	Bons gènes	non			Taille du badge		NS									
Wetton et Parkin 1991	Moineau domestique *Passer domesticus*	Nottingham, Royaume-Uni	Bons gènes	non	Pas au hasard								Succès d'éclosion		NS			
			Diversité génétique	non									Succès à l'envol		NS			
			Assurance fertilité	oui									Taille de nichée		f(proportion de JHC)			
													Succès d'éclosion		f(proportion de JHC)			
Vaclav *et al.* 2002	Moineau domestique *Passer domesticus*	Schönbrunn Zoo, Vienne, Autriche	Bons gènes				Taille du badge	N=16	S ρ=0.031 relation quadratique: - de paternités hors couple pour une taille intermédiaire									
Estep *et al.* 2005	Cardinal bleu *Passerina caerulea*	Lee County, Alabama, USA	-	Bons gènes			Couleur	N=19	S ρ=0.008									
Forstmeier *et al.* 2002	Pouillot brun *Phylloscopus fuscatus*	Russian Far Forest, Russie (59°51'N, 154°14'E)	Bons gènes	oui		voisins (59%)				Taille du répertoire	N=7	NS						
										Taux de syllabe résiduel	N=7	NS						
										Performance résiduelle	N=7	S ρ=0.006						
										Performance totale	N=11	S ρ=0.026						
Otter *et al.* 1998	Mésange à tête noire *Poecile atricapillus*	Lake Opinicon, Ontario, Canada (44°33'N, 76°20'W)	Bons gènes	non		voisins (76%)	Statut social	N=30	NS									

Référence	Espèce	Population	Hypothèses testées	Hypothèses supportées	Distribution des jeunes hors-couple	Identité des mâles hors-couple	Caractéristiques des males: non cocufié *vs* cocufié			Caractéristiques des males:male du couple *vs* male hors-couple			Caractéristiques des portées: du couple *vs* mixte			Caractéristiques des jeunes: JDC *vs* JHC		
							Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test	Traits	Effectif	Test
Reudink *et al.* 2005	Mésange à tête noire *Poecile atricapillus*	Nodel Forest, Pennsylvania, USA (40°17'N, 75°58'W)	Compatibilité génétique Bons gènes	non partiel			Hybridation	N=90	NS p=0.079	Hybridation	N=26	S MC=0.485+0.008 *vs* MHC= 0.461+0.008, p=0.006	Succès d'éclosion		NS	Hybridation	N=477	NS
							Plumage	N=90	S p=0.003									
							Similarité génétique	N=90	NS									
Pilastro *et al.* 2002	Moineau soulci *Petronia petronia*	-	Diversité génétique	non			Taille du badge	N=39	NS									
Perreault *et al.* 1997	Paruline flamboyante *Setophaga ruticilla*	St-Andrews, New Brunswock, Canada (45°04'N, 67°02'W)	Bons gènes	oui	Pas au hasard	voisins (70%)	Taille du collier	N=26	NS									
Barber *et al.* 2005	Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	Portland, Ontario, Canada (44°52'N, 76°12'W)	Compatibilité génétique	partiel			Similarité génétique	N=72	NS p=0.059 (proportion JHC), p=0.85 (présence/absence JHC)									
Dunn *et al.* 1994a	Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	Chaffeys Locks, Ontario, Canada (44°34'N, 76°2'W)	Bons gènes Diversité génétique	non oui		voisins (21%), non voisins, transients	Masse corporelle	N=23	NS				Succès d'éclosion	N=23	NS			
							Longueur du tarse	N=22	NS				Succès à l'envol	N=23	NS			
							Longueur de l'aile	N=13	NS									
							Longueur du sternum	N=20	NS									
							Longueur des plumes de la queue (1)	N=21	NS p=0.06									
							Longueur des plumes de la queue(2)	N=21	S p=0.01									
							Longueur des plumes de la queue(3)	N=21	NS									
							Asymétrie de la queue	N=21	NS									
							Longueur du bec	N=20	S p=0.03									
							Largeur du bec	N=19	NS									
							Chant	N=7	NS									
							Nombre de trous de mites	N=23	NS									
							Nombre de mites	N=23	NS									
Kempenaers *et al.* 1999	Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	Chaffeys Locks, Ontario, Canada (44°34'N, 76°2'W)	Compatibilité génétique Diversité génétique Bons gènes	oui oui non		voisins (21%), non voisins, transients	Masse corporelle	N=39	NS	Masse corporelle	N=7	NS	Succès d'éclosion		NS	Survie	N=195	NS
							Longueur du tarse	N=47	NS	Longueur du tarse	N=9	NS	Succès à l'envol	N=49	NS	Longueur du tarse	N=23	NS
							longueur de l'aile	N=48	NS	Longueur de l'aile	N=12	NS				Longueur de l'aile	N=23	NS
																Masse corporelle	N=24	NS
							Longueur de la queue	N=45	NS	Longueur de la queue	N=8	NS						
							Longueur du bec	N=46	NS									
							Volume CP	N=44	NS	Volume CP	N=10	S MC=246.2+119.8 *vs* MHC=387+108.7, p=0.03						
							Parasites	N=48	NS	Parasites	N=12	NS						
Kempenaers *et al.* 2001	Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	Chaffeys Locks, Ontario, Canada (44°34'N, 76°2'W)	-			voisins (47%), non voisins (6%), transients (13%)				Masse corporelle	N=9	S MC=19.9+1.4 *vs* MHC=21.9+0.7, p=0.003						
										Condition corporelle	N=9	S MC=-1.4+1.49 *vs* MHC=0.21+0.79, p=0.024						
										Longueur du tarse	N=9	NS						
										Longueur de l'aile	N=11	NS						
										Parasites	N=9	S MC=57+39 *vs* MHC=20+9, p≤0.05						
Whittingham et Dunn 2001	Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*	Saukville, Wisconsin, USA (43°23'N, 88°01'W)	Bons gènes Assurance fertilité	non non	Pas au hasard								Succès d'éclosion		NS	Survie (envol)	N=43	NS
																Sexe	N=31	NS
Masters *et al.* 2003	Troglodyte familier *Troglodytes aedon*	Wyoming, USA	Bons gènes comme hétérozygotie	non						Hétérozygotie	N=20	NS						
			Compatibilité génétique	oui						Présence d'allèle rare	N=20	S MC=0.16+0.09 *vs* MHC=-0.14+0.07, p=0.014						
										Similarité génétique	N=20	NS p=0.08						
Martine-Vivaldi *et al.* 2002	Uppe fasciée *Upupa epops*		Bons gènes	non			Chant	N=15	NS									
Stutchbury *et al.* 1997	Paruline à capuchon *Wilsonia citrina*	Pennsylavie, USA (41°N, 79°W)	Bons gènes	non		voisin (22%)	Masse corporelle	N=57	NS	Masse corporelle	N=22	NS						
							Longueur du tarse	N=58	NS	Longueur du tarse	N=22	NS						
							Longueur de l'aile	N=57	NS	Longueur de l'aile	N=22	NS						
										Retour		NS						