

POLYMORPHISME ET PERFORMANCES AU COMBAT CHEZ
LES MÂLES DE LUCANE CERF-VOLANT (*LUCANUS CERVUS*)F. LAGARDE^{1, 2}, J. CORBIN², C. GOUJON² & M. POISBLEAU³

SUMMARY. — *Differences in fighting behaviour between male morphs of the stag beetle Lucanus cervus.* — Non linear scaling relationships between extravagant characters and adult body size in numerous males of insects, particularly beetles, suggest that heterogeneous selection contexts shape differently the males according to their final body size and that behavioural tactics also depend on body size. We investigate the relationships between fighting behaviour and body size in the European Stag beetle *Lucanus cervus* using an experimental approach. In 5 experimental boxes, 10 different males were observed during 120 minutes and all male/male aggressive interactions were noted. Body size explained a large part of the linear hierarchy we detected during the experimental trials. Our results suggest the existence of a threshold body size determining the occurrence of exacerbated aggressive behaviour. The outcome of a male-male contest depends strongly on the body size difference between the two rivals. If the aggressor is the largest of the two males, he wins certainly the contest but the outcome of the contest becomes uncertain if the aggressor is the smallest of the two males. Therefore, in our population, the threshold body size of aggressivity corresponds to the size at which an animal has a high probability to fight with a smaller sufferer and then, to win the contest.

RÉSUMÉ. — Chez de nombreuses espèces d'insectes en général et de coléoptères en particulier, les mâles présentent des caractères sexuels secondaires exubérants, liés à la taille corporelle des animaux par des relations allométriques complexes, non linéaires. Ces dernières sont responsables d'un polymorphisme chez les mâles et suggèrent l'existence de pressions de sélection variables, fonctions de la taille adulte et soutenues par des stratégies comportementales dépendantes aussi de la taille. Dans ce travail, nous nous sommes intéressés aux relations existant entre les comportements agressifs et la taille corporelle du Lucane cerf-volant *Lucanus cervus* en développant une approche expérimentale. Cinq groupes de 10 mâles chacun ont été observés pendant 120 minutes et toutes les interactions agressives entre mâles ont été notées. La taille corporelle explique une large part de la hiérarchie linéaire détectée pendant la procédure expérimentale. Nos résultats suggèrent l'existence d'une taille corporelle seuil au delà de laquelle l'agressivité des mâles devient exacerbée. L'issue d'un combat entre mâles dépend fortement de la différence de taille entre les deux rivaux. Si l'agresseur est plus grand que l'agressé, le combat se solde très généralement en sa faveur alors que si l'agresseur est plus petit que l'agressé, l'issue du combat devient incertaine. Ainsi, au sein de notre population d'étude, la taille seuil d'agressivité correspond à la taille à partir de laquelle un animal présente une grande probabilité de rencontrer un animal plus petit que lui et de sortir vainqueur d'un combat.

¹ Contact pour correspondance : CEBC CNRS, carrefour de la Canauderie, F-79360 Villiers-en-Bois.
Tél. : 05 49 09 78 40. E-mail : lagarde@cebc.cnrs.fr

² Deux Sèvres Nature Environnement, 12, rue Joseph Cugnot, F-79000 Niort.

³ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, carrefour de la Canauderie, F-79360 Villiers-en-Bois.

L'étude du dimorphisme sexuel offre d'excellentes opportunités pour comprendre quels sont les mécanismes de sélection à l'origine de la structure corporelle des organismes (Darwin, 1871 ; Andersson, 1994). Ainsi, les différences de taille entre mâles et femelles, le développement de caractères extravagants au sein d'un sexe (*e.g.*, armement, couleurs brillantes, etc.), ou des différences plus subtiles d'organisation (*e.g.*, chémo-récepteurs ou structure cérébrale) ont été analysés au sein de nombreux taxons d'un point de vue évolutif (Butler, 1967 ; Breedlove, 1992 ; Andersson, 1994 ; Konishi, 1994 ; Jacobs, 1996 ; Wilkinson *et al.*, 1998). Les études inter- et intra-spécifiques permettent d'évaluer l'influence respective des différentes forces de sélection à l'origine du dimorphisme sexuel (sélection sexuelle, sélection pour la fécondité et divergence de niches ; Darwin, 1871 ; Arnold, 1983, 1994 ; Arnold & Wade, 1984 ; Shine, 1989, 1990 ; Bonnet *et al.*, 2000).

Chez de nombreuses espèces d'insectes sexuellement dimorphes, les mâles présentent des morphologies extraordinaires généralement reliées à des mécanismes de sélection sexuelle (Darwin, 1871 ; Emlen & Nijhout, 2000). Au moment de la reproduction, les mâles présentant les caractères sexuels secondaires les plus développés sont avantagés dans les confrontations directes avec les autres mâles (mécanismes de sélection intra-sexuelle) et/ou sont préférés par les femelles (mécanismes de sélection inter-sexuelle). Ces différents modes de sélection sexuelle peuvent d'ailleurs avoir des effets synergiques ou antagonistes sur l'évolution des caractères sexuels secondaires des insectes (Bonduriansky & Rowe, 2003). Cependant, ces espèces sont souvent caractérisées par des populations de mâles polymorphes, présentant de fortes variations de taille et de structure corporelle (Paulian, 1935 ; Emlen, 2000 ; Emlen & Nijhout, 2000 ; Palestini *et al.*, 2000 ; Tatsuta *et al.*, 2001). On y trouve à la fois des individus de petite taille, présentant une structure corporelle relativement « normale », et des individus de très grande taille avec des caractères sexuels secondaires exacerbés. Ces variations de morphologie au sein des populations sont souvent accompagnées de relations allométriques non linéaires (logistiques, sigmoïdales ou avec point de rupture) entre la taille corporelle et des structures corporelles particulières (caractères sexuels secondaires) (Eberhard & Gutierrez, 1991 ; Emlen & Nijhout, 2000). Elles s'accompagnent généralement de variations parallèles dans les stratégies de reproduction (stratégies de reproduction alternatives) (Crespi, 1988 ; Eberhard, 1982 ; Brown & Barton, 1986 ; Siva Jothy, 1987 ; Emlen, 1997a ; Moczek & Emlen, 2000). D'un point de vue ultime (Mayr, 1961), elles témoignent d'un contexte de sélection hétérogène, favorisant des stratégies de reproduction et des plans corporels optimaux dépendant de la taille adulte (Emlen & Nijhout, 2000). D'un point de vue proximal (Mayr, 1961), les variations de taille observées entre adultes résultent de différences dans les conditions de développement larvaire (Chapman, 1982 ; Blanckenhorn, 1991 ; Emlen, 1994 ; Iguchi, 1998 ; Imasheva *et al.*, 1999) et les variations dans la morphologie des mâles traduisent le fait qu'au moment de la métamorphose, la quantité d'énergie allouée au développement des différents traits phénotypiques dépend de la taille adulte finale (Eberhard, 1982 ; Emlen, 1994, 1996 ; Stern *et al.*, 1999).

Chez les Lucanidae, les mandibules très développées sont reliées à la taille corporelle par des relations allométriques complexes (Huxley, 1931 ; Clark, 1977 ; Eberhard & Gutierrez, 1991 ; Knell *et al.*, 2004) et sont utilisées comme armes lors des conflits entre mâles (Darwin, 1871 ; Arrow, 1951 ; Mathieu, 1969 ; Otte & Stayman, 1979).

L'objectif de ce travail est de décrire les relations existant entre taille, structure corporelle et comportement d'agressivité chez les mâles de Lucane cerf-volant européen *Lucanus cervus*. Nous supposons que, si les mandibules sont reliées à la taille corporelle par une relation allométrique complexe, non linéaire, l'agressivité des mâles devrait être reliée à la taille corporelle par une relation aussi complexe. Dans ce but, nous avons à répondre à plusieurs questions :

1. Quelle sont les caractéristiques biométriques de la population étudiée et les relations allométriques précises reliant la taille des mandibules et la taille corporelle ?
2. Quelle est la relation entre l'agressivité des mâles et leur taille et structure corporelle ?
3. Quelle est la relation entre le succès des mâles au combat et leur taille et structure corporelle ?

MATÉRIEL ET MÉTHODE

ESPÈCE ÉTUDIÉE ET ZONE D'ÉTUDE

Les Lucanidae (Coleoptera) forment une famille de coléoptères xylophages ou sapro-xylophages comportant plus de 1 300 espèces réparties sur tous les continents. Cette famille est représentée en Europe par 17 espèces (Paulian, 1941 ; Baraud, 1993). Le Lucane cerf-volant *Lucanus cervus* est le plus gros coléoptère d'Europe, cantonné aux milieux forestiers tempérés décidus. Les larves se développent pendant deux à cinq années consécutives dans le bois mort. La période d'activité adulte, estivale, est de courte durée et présente de fortes variations entre les localités.

Notre zone d'étude se situe en forêt de Chizé (46°07'30"N, 00°20'30"W), dans l'ouest de la France. Il s'agit d'un massif forestier de 5 000 ha, constitué de peuplements décidus dominés par *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*. Dans le massif de Chizé, les adultes de Lucane sont observés de juin à septembre (obs. pers.).

MESURES

Les animaux vivants utilisés au cours des expérimentations ont été mesurés au moment de leur capture à l'aide d'un pied à coulisse électronique (précision $\pm 0,01$ mm). Comme la largeur maximale du thorax est fortement corrélée à la longueur totale de l'animal ($R^2 = 0,84$; $F_{1,51} = 269$; $p < 0,001$) et plus facile à mesurer sur le terrain, nous avons utilisé ce caractère biométrique comme un estimateur de la taille corporelle des animaux manipulés. Afin de caractériser les relations allométriques précises entre la taille corporelle et la taille des mandibules des mâles, nous avons mesuré les nombreux individus trouvés morts sur le terrain, restes de prédation. La taille corporelle est estimée par la largeur du thorax pour pouvoir comparer les résultats avec ceux obtenus chez les animaux mesurés vivants. La taille des mandibules est mesurée de la base de la mandibule, extraite de la tête, à son extrémité apicale. Toutes les mensurations ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse électronique (précision $\pm 0,01$ mm). La répétabilité des mesures a été estimée en mesurant les variations obtenues entre deux séries de mesures réalisées sur un échantillon de 30 individus différents, mesurés chaque fois dans un ordre aléatoire. Les variations obtenues sont inférieures à 5 % en ce qui concerne la largeur du thorax et la longueur des mandibules.

COMPORTEMENT D'AGRESSIVITÉ

Nous avons analysé l'effet de la taille corporelle sur les performances au combat des mâles de Lucane cerf-volant. Cinquante mâles ont été capturés, mesurés et marqués individuellement par un numéro inscrit sur le thorax à l'aide de Typex. Ces mâles ont été regroupés aléatoirement par dix dans des bacs plastiques de 500 mm \times 400 mm. Des observations focales (Altmann, 1974) de 40 minutes ont été réalisées, entre 21 h 30 et 22 h 30, ce qui correspond à la période d'activité maximale des animaux sur le terrain (von Übersax, 2001 ; obs. pers.). Ces expérimentations ont été reconduites trois soirées consécutives pour chaque groupe expérimental (durée totale d'observation : 120 minutes par groupe). Toutes les interactions entre mâles ont été notées. Les individus ont été isolés entre chaque séance d'observation dans des bacs individuels garnis de terre et de débris végétaux leur fournissant des abris. Cette procédure expérimentale reproduit approximativement la situation naturelle : les femelles réceptives sont souvent observées entourées de plusieurs mâles compétiteurs (jusqu'à plusieurs dizaines) entrant en conflits violents (Darwin, 1871 ; Arrow, 1951 ; Mathieu, 1969 ; Otte & Stayman, 1979 ; von Übersax, 2001 ; obs. pers.). Lors de chaque séance d'observation, nous avons noté qui initie le conflit, et qui gagne le combat. Nous avons considéré que le perdant était le mâle qui s'échappait ou celui qui avait été saisi entre les mandibules de l'adversaire et rejeté au loin. Nous avons ainsi enregistré 1 239 interactions entre les différents mâles. Lors de chaque combat, un score a été attribué à l'agresseur : + 1 si ce dernier gagnait le combat, - 1 s'il perdait le combat, 0 si l'issue du combat demeurait incertaine (e.g les deux protagonistes s'en allant chacun de leur côté). Nous avons ainsi calculé un score moyen au combat pour chaque dyade observée (agresseur et agressé).

Nous avons testé la linéarité de la hiérarchie entre les mâles au sein des cinq groupes expérimentaux en utilisant le logiciel MatMan. Ce programme permet de déterminer la hiérarchie de dominance dans chaque groupe et d'évaluer la robustesse ainsi que la significativité de la linéarité dans les relations de dominance observées. Dans une hiérarchie linéaire, un individu domine tous les autres, le second domine tous les individus sauf le premier et ainsi de suite. Le programme calcule l'indice de linéarité de Landau (h), l'indice h' (indice de linéarité corrigé pour les relations inconnues), le coefficient Kendall de linéarité (K) et une série de paramètres descriptifs additionnels.

L'indice de linéarité de Landau (h) par matrice carrée est calculé selon la formule suivante :

$$h = \frac{12}{N^3 - N} \sum_{i=1}^N (S_i - \frac{1}{2}(N-1))^2$$

où N est la taille du groupe observé (ici 10) et S_i est le nombre d'individus dominés par l'individu i (Landau, 1951 ; Martin & Bateson, 1993). Lorsque toutes les relations entre individus d'un groupe ne sont pas connues, le degré de linéarité est donné par l'indice h' :

$$h' = h + \frac{6u}{(N^3 - N)}$$

où h est la valeur de l'indice de Landau « h » calculé pour une matrice de dominance dans laquelle la valeur 1/2 a été assignée pour les dyades inconnues (Appleby, 1983), u étant le nombre de dyades inconnues, et N le nombre d'individus. La valeur attendue de ces deux indices de linéarité est égale à $3/(N + 1)$ dans une situation où il n'y a pas de dominance. Le nombre maximum, attendu et observé de triades circulaires peut être aussi utilisé pour juger de la significativité de la linéarité dans la matrice. Le nombre observé de triades est comparé au nombre attendu de triades

par un test de Chi-carré, partant de l'hypothèse nulle selon laquelle les relations de dominance entre individus sont complètement aléatoires. Plus le nombre de triades circulaires est faible et plus forte est la linéarité. Afin d'estimer la significativité statistique du degré de linéarité h' (aussi bien que du degré de non linéarité $1 - h'$) dans la matrice de dominance, un test de randomisation en deux étapes a été réalisé (de Vries, 1995). Si une hiérarchie de type linéaire est détectée, la matrice de dominance est alors réorganisée après 10 000 randomisations dans l'ordre des animaux afin de refléter au mieux la structure sociale observée dans le groupe. Un rang est alors attribué à chaque individu (1 pour le dernier individu dans l'ordre hiérarchique et 10 pour le premier).

De plus, un indice d'agressivité a été calculé au sein de chaque groupe pour chaque individu. Il est égal au nombre de combats initiés par un individu donné sur le nombre total de combats observés dans le groupe au cours des 120 minutes d'observations (3×40 minutes). De la même façon, un indice de sensibilité à l'agression a été calculé. Il est égal au nombre d'attaques essayées par un individu sur le nombre total d'attaques observées dans le groupe au cours des 120 minutes d'observations.

ANALYSES STATISTIQUES

Les distributions des classes de largeur de thorax et de longueur des mandibules au sein de la population étudiée ont été analysées en les comparant à une distribution théorique normale à l'aide du test de χ^2 . La relation allométrique entre la largeur du thorax et la longueur des mandibules a été modélisée à l'aide d'une régression sigmoïdale de type :

$$y = y_0 + \frac{a}{\left[1 + e^{-\frac{(x-x_0)}{b}} \right]^c}$$

avec y_0 = valeur minimale de y , x_0 = valeur minimale de x , a = valeur maximale de y moins valeur minimale de y .

Afin d'analyser les relations entre la taille corporelle et la hiérarchie de dominance, nous avons réalisé des tests de corrélation de Spearman. Les relations entre la taille corporelle, l'indice d'agression et l'indice de sensibilité à l'agression ont été analysées à l'aide de corrélation de Pearson. La largeur de thorax a toujours été utilisée comme estimateur de la taille corporelle. Afin de tester l'éventualité d'un changement de pente dans la régression reliant la largeur du thorax à l'indice d'agression, un modèle additionnel a été utilisé :

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 (X - X^0) D \quad (1)$$

dans lequel X et Y sont respectivement la largeur du thorax et l'indice d'agression ; X^0 est le point de rupture proposé ; D est égal à 0 si $X < X^0$, $D = 1$ dans les autres cas ; β_1 est le coefficient de régression. Afin de déterminer quel est le point de rupture qui donne les meilleurs résultats, 22 valeurs différentes de X^0 (différents points de rupture possibles) ont été introduites successivement dans (1), et un R^2 a été calculé pour chaque modèle ainsi testé. Les valeurs successives de X^0 testées sont incrémentées de 0,5 en 0,5 mm et couvrent la totalité de la gamme de largeur de thorax rencontrées dans notre population d'étude (de 9 à 19 mm). Les variations des valeurs de R^2 ajustées en fonction des différents points de rupture testés ont été modélisées à l'aide d'une régression polynomiale d'ordre cinq ; la valeur de X^0 (point de rupture) donnant la valeur maximale de R^2 ajusté a été déterminé visuellement (Eberhard & Gutierrez, 1991).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel STATISTICA 5.1.

RÉSULTATS

POLYMORPHISME DES MÂLES ET RELATIONS ALLOMÉTRIQUES

Dans la population étudiée, la distribution des tailles corporelles (la largeur de thorax étant prise comme un estimateur de la taille) s'écarte de la normalité ($\chi^2 = 25,64$, d.d.l. = 4, $p < 0,001$) ainsi que la distribution des tailles de mandibules ($\chi^2 = 64,32$, d.d.l. = 7, $p < 0,001$) (Fig. 1).

Le modèle de régression sigmoïdale utilisé :

$$y = 4,938 + \frac{25,164}{\left[1 + e^{-\frac{(x-17,533)}{0,293}} \right]^{0,0756}}$$

explique 90 % de la variance observée ($R^2 = 0,90$) dans la relation existant entre largeur de thorax et longueur des mandibules.

PERFORMANCES AU COMBAT

Une simple inspection graphique de nos résultats montre une nette relation entre la taille corporelle et l'indice d'agression (Fig. 2). Le modèle de régression linéaire explique 31 % de la variance observée ($F_{1,48} = 23,65$, $R^2 = 0,31$, $p < 0,001$) alors que le modèle avec point de rupture à 13,80 mm de largeur de thorax explique 46 % de la variance observée ($R^2 = 0,46$).

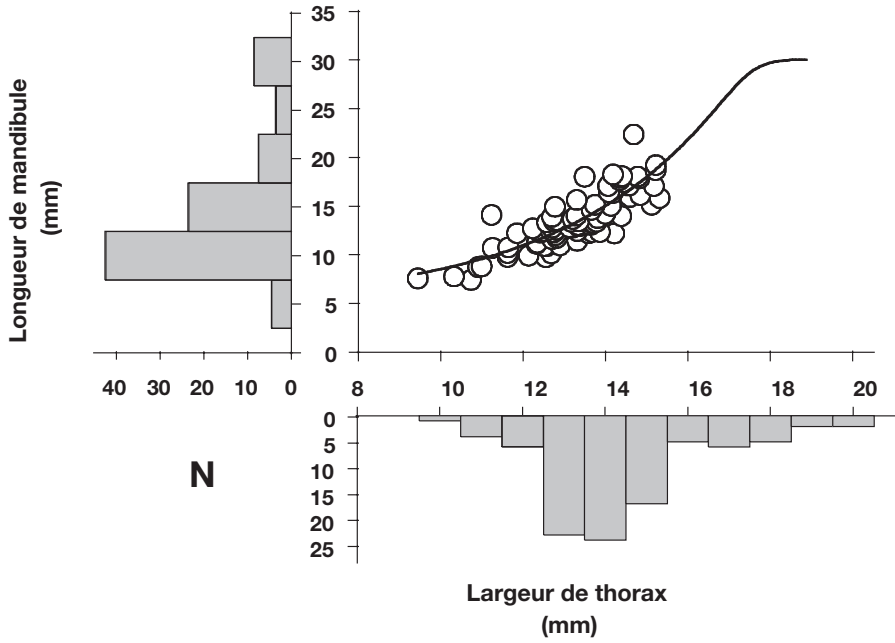


Figure 1. — Distribution des tailles de thorax et de mandibules et relation allométrique entre ces deux caractères au sein de la population de mâles de *Lucanus cervus* dans le massif de Chizé. Sur les histogrammes, les axes « N » représentent le nombre d'individus observés par classe de taille. L'effectif total est de 93 individus.

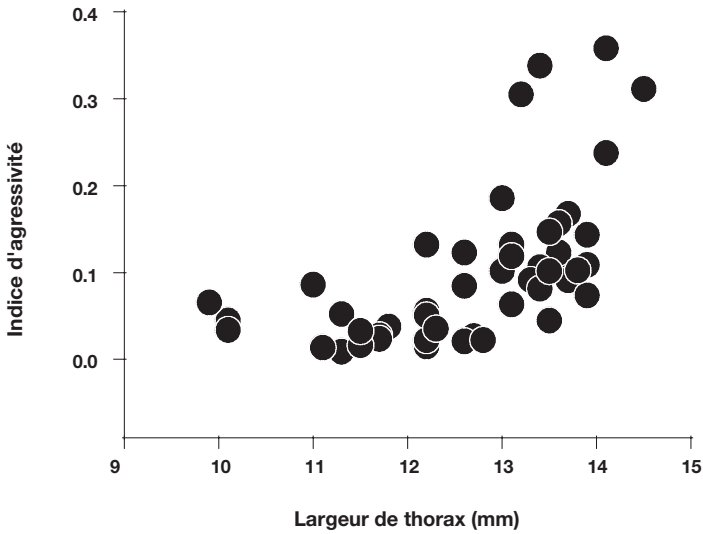


Figure 2. — Relation entre la largeur du thorax et l'indice d'agressivité chez les mâles de *Lucanus cervus*.

Il n'y a pas de relation significative entre la taille corporelle (largeur du thorax) et l'indice de sensibilité à l'agression ($R^2 = 0,00005$, $F_{1,48} = 0,0022$, $p = 0,96$) (Fig. 3).

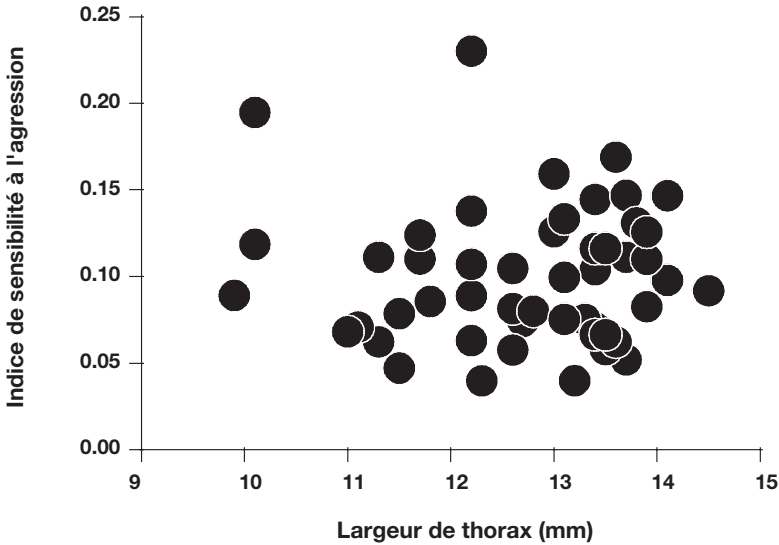


Figure 3. — Relation entre la largeur du thorax et l'indice de sensibilité à l'agression chez les mâles de *Lucanus cervus*.

Une hiérarchie linéaire forte a été détectée dans chaque bac expérimental sauf un (Tableau I), et la taille corporelle explique une large part de la hiérarchie observée (R de Spearman = 0,69, $p < 0,001$, $n = 40$) (Fig. 4). L'issue d'un combat dépend fortement de la différence de taille entre l'agresseur et l'agressé (R Spearman = 0,38, $p < 0,001$) (Fig. 5). Si l'agresseur présente un thorax plus large de 1 mm ou plus par rapport à l'agressé, le combat se solde en sa faveur. Quand la différence de taille entre agresseur et agressé diminue ou même s'inverse, le score moyen au combat diminue lui aussi et l'incertitude dans l'issue du combat augmente (représenté ici par l'écart-type autour du score moyen au combat).

TABLEAU I

Résultats des analyses de dominance hiérarchique obtenues par observations comportementales de 5 groupes expérimentaux de 10 mâles de *Lucanus cervus* chacun. Les cinq groupes expérimentaux ont été observés pendant 120 minutes au total et l'ensemble des interactions entre individus ont été notées

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5
Largeur moyenne du thorax (mm)	12,54	13,01	13,04	12,42	12,53
Ecart type	1,1	0,87	0,97	1,14	1,47
Valeurs extrêmes	10,10-13,70	11,30-14,10	11,70-14,50	10,10-13,50	9,90-14,10
Taille de la matrice	200	226	281	188	166
Indice de linéarité de Landau (h)	0,64	0,34	0,76	0,67	0,71
Indice de linéarité h'	0,67	0,35	0,78	0,68	0,76
Valeur attendue de h ou h'	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27
Nombre maximum de triades circulaires	40	40	40	40	40
Nombre attendu de triades circulaires	30	30	30	30	30
Nombre observé de triades circulaires	15	27	10	14	12
Coefficient de linéarité de Kendall (K)	0,63	0,32	0,75	0,65	0,7
χ^2 (degrés de liberté)	41 (20)	24,33 (20)	47,67 (20)	42,33 (20)	44,67 (20)
P	0,005	0,260	0,001	0,002	0,002

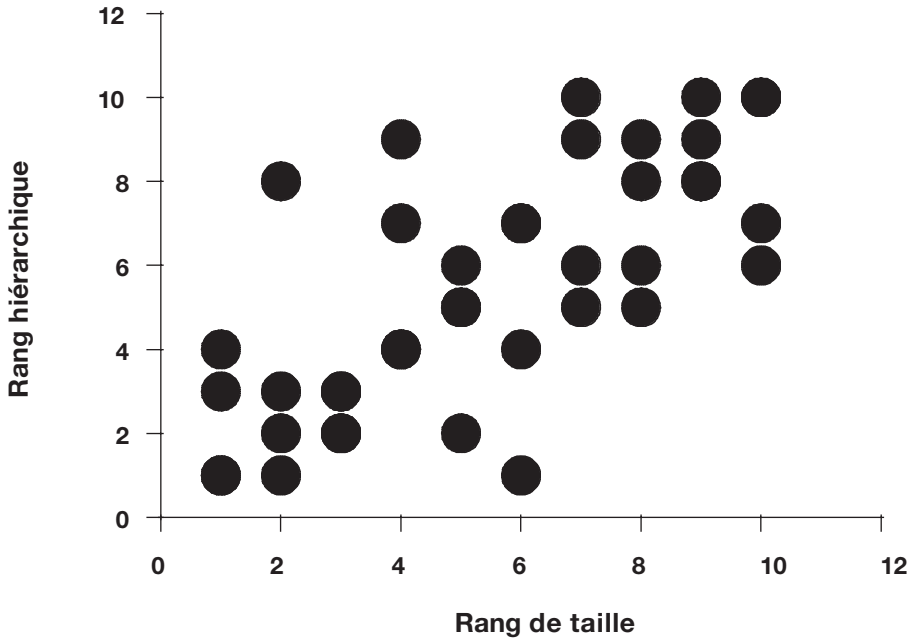


Figure 4. — Relation entre la largeur de thorax et le rang de dominance observé chez les mâles de *Lucanus cervus*.

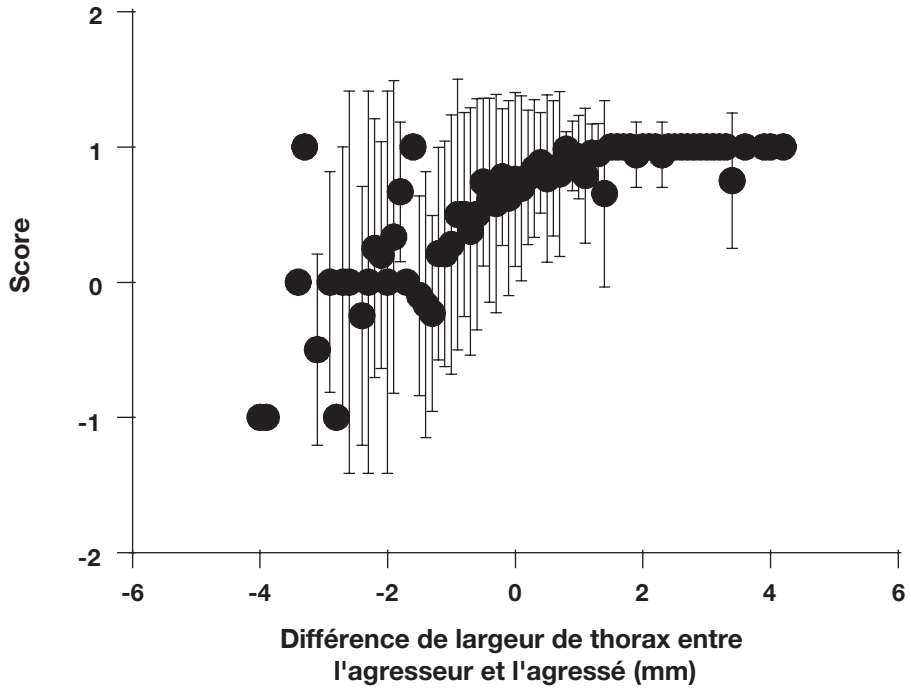


Figure 5. — Relation entre la différence de taille entre mâle attaquant et mâle attaqué et le score moyen au combat chez *Lucanus cervus*. Les scores moyens représentés par des points sont assortis de leurs écarts types, représentés par des barres verticales.

DISCUSSION

ALLOMÉTRIE

Dans notre population d'étude, les mâles de Lucane cerf-volant *Lucanus cervus* montrent de grandes variations dans la taille et la structure corporelle. Les distributions des tailles corporelles et des mandibules, en s'écartant de la normalité, témoignent du polymorphisme des mâles de *Lucanus cervus*, polymorphisme résultant d'une relation allométrique de type sigmoïdal entre la taille corporelle et la longueur des mandibules (Eberhard & Gutierrez, 1991 ; cette étude). Ainsi, au sein de notre population, lorsque l'on s'intéresse à des mâles présentant des tailles corporelles croissantes, on passe progressivement de mâles de type « *minor* » à taille corporelle et à mandibules modérées, majoritaires dans notre population, à des mâles de type « *major* » à grande taille corporelle et à mandibules exacerbées (Huxley, 1931 ; Paulian, 1935) (Fig. 1). Les fortes variations de taille corporelle au sein des populations de Lucanes semblent fortement dépendre des conditions trophiques présidant lors du développement larvaire (Hayashi, 1987), comme cela a été montré chez de nombreux insectes (Emlen, 1994, 1997a ; Arnqvist & Thornhill, 1998 ; Moczek & Emlen, 1999).

TAILLE ET SUCCÈS AU COMBAT

Notre étude fournit les premières données quantitatives relatives à l'effet de la taille corporelle sur l'efficacité au combat du Lucane cerf-volant *Lucanus cervus*. Au sein de 4 groupes expérimentaux sur 5, une hiérarchie de type linéaire a été détectée. Le groupe expérimental au sein duquel la hiérarchie linéaire ne paraît pas significative correspond au groupe montrant la plus faible variance dans les tailles corporelles des individus en présence (Tableau I) et au sein duquel l'individu le plus grand paraissait en mauvais état. Il est mort le jour suivant la dernière expérimentation. Le rang hiérarchique d'un individu au sein d'un groupe dépend en partie de sa taille car l'issue d'un combat est conditionnée par la différence de taille entre agresseur et agressé. Si l'agresseur est plus grand que l'agressé, il gagne certainement le combat. Par contre, si l'agresseur est plus petit que l'agressé, il ne perd pas forcément le combat mais l'issue de ce dernier demeure incertaine. Ainsi, comme chez d'autres insectes (Bukhardt & de la Motte, 1988 ; Bennet & Hoffmann, 1998 ; David *et al.*, 1998 ; Panhuis & Wilkinson, 1999), la taille corporelle et/ou le développement des caractères sexuels secondaires déterminent fortement la compétitivité des mâles à travers des mécanismes de sélection sexuelle. La procédure expérimentale utilisée ne permet certes pas de séparer les effets respectifs de ces deux paramètres biométriques, mais permet d'analyser une situation expérimentale se rapprochant fortement des contextes de compétition observés sur le terrain. Une femelle réceptive peut en effet souvent être observée entourée de plusieurs mâles en compétition (jusqu'à plusieurs dizaines, von Uebersax, 2001 ; obs.pers.).

STRATÉGIES DE REPRODUCTION ALTERNATIVES ET COMPROMIS DE DÉVELOPPEMENT

Si l'issue des combats dépend fortement de la différence de taille entre agresseur et agressé, il est remarquable que l'intensité des comportements agressifs des mâles dépende fortement de leur taille. En effet les mâles présentant une largeur de thorax supérieure à 13,8 mm sont très agressifs et initient couramment des combats alors que les mâles présentant une taille inférieure attaquent rarement d'autres mâles. Compte tenu de la distribution des tailles au sein de notre population d'étude, au delà de ce seuil de taille corporelle, un « agresseur » présente une probabilité supérieure ou égale à 0,75 de rencontrer un individu plus petit que lui, et donc de gagner le combat. Ainsi le comportement développé par les mâles de *Lucanus cervus* au moment de la reproduction dépend fortement de leur taille corporelle.

Chez de nombreuses espèces d'insectes présentant un fort polymorphisme, les différents « types » de mâles développent des stratégies de reproduction alternatives (Eberhardt, 1979, 1982 ; Brown & Siegfried, 1983 ; Brown & Bartalon, 1986 ; Siva Jothy, 1987 ; Crespi, 1988 ; Cook, 1990 ; Hazel *et al.*, 1990 ; Rasmussen, 1994 ; Emlen, 1997b ; Moczek & Emlen, 1999, 2000 ; Emlen & Nijhout, 2000). Par exemple, chez les *Onthophagus*, les mâles de grande taille présentant des ornements céphaliques exacerbés « gardent » les terriers occupés par les femelles pour tenter de s'en réserver l'exclusivité. Les mâles de

petite taille, quant à eux, forent des galeries latérales pour rejoindre les femelles réceptives en déjouant cette surveillance.

En ce qui concerne *Lucanus cervus*, si les mâles de grande taille (et à grandes mandibules) optimisent leur succès reproducteur via une plus grande efficacité dans les combats, il est possible que la stratégie alternative développée par les mâles de petite taille mise sur une plus grande mobilité en vol. En effet, l'élaboration de structures corporelles exubérantes, caractéristique des individus de grande taille, nécessite un investissement énergétique important (Emlen, 2001 ; Knell *et al.*, 2004), susceptible de limiter l'énergie allouée au développement de structures morphologiques voisines (Nijhout & Emlen, 1998 ; Emlen, 2001). Chez les Lucanidae, il a été ainsi montré qu'un compromis existe entre croissance mandibulaire et développement des ailes (Kawano, 1997).

PERSPECTIVES

Pour tester cette dernière hypothèse, nous devons maintenant aborder les relations existantes entre la taille corporelle et les stratégies d'utilisation de l'espace et la mobilité chez le Lucane cerf-volant. D'autre part, il est nécessaire d'étudier l'efficacité avec laquelle les différents types de mâles accèdent aux femelles, qu'ils développent une stratégie misant sur la combativité ou une stratégie misant sur la mobilité. Enfin il pourrait être particulièrement fructueux d'examiner, parallèlement aux fortes variations géographiques que montre cette espèce au niveau de la taille corporelle, les variations géographiques qu'elle est susceptible de présenter au niveau des relations allométriques entre taille corporelle et taille des mandibules et des stratégies de reproduction associées. En effet, les coûts et bénéfices que présentent des stratégies comportementales alternatives (efficacité au combat *vs* mobilité) sont susceptibles de varier fortement en fonction du contexte environnemental (densité de population, structure de l'habitat, conditions de développement larvaire, etc.) et en fonction des fréquences de distribution des tailles corporelles et des différents types morphologiques au sein des populations étudiées.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier particulièrement la Région Poitou-Charentes qui nous a apporté le soutien financier pour cette étude, ainsi que, chaleureusement, les nombreux membres de l'association Deux-Sèvres Nature Environnement pour leur participation active à ce projet. Merci aussi à Hervé Fritz, chercheur au CEBC CNRS de Chizé, pour son aide en ce qui concerne les analyses statistiques.

RÉFÉRENCES

- ALTMANN, J. (1974). — Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour*, 49 : 227-267.
- APPLEBY, M.C. (1983). — The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.*, 31 : 600-608.
- ANDERSSON, M. (1994). — *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- ARNOLD, S.J. (1983). — Sexual selection : the interface of theory and empiricism. Pp. 67-107, in : P. Bateson (ed.). *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- ARNOLD, S.J. (1994). — Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals ? *Am. Nat.*, 144 : S1-S12.
- ARNOLD, S.J. & WADE, M.J. (1984). — On the measurement of natural and sexual selection theory. *Evolution*, 38 : 709-719.
- ARNQVIST, G.R. & THORNHILL, R. (1998). — Evolution of animal genitalia : patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in water strider (Heteroptera : Gerridae : Insecta). *Genet. Res.*, 71 : 193-212.
- ARROW, G.H. (1951). — *Horned beetles*. Junk, The Hague.
- BARAUD, J. (1993). — Les coléoptères Lucanoidea de l'Europe et du Nord de l'Afrique. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, 62 : 42-64.
- BENNET, D.M. & HOFFMANN, A.A. (1998). — Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *J. Anim. Ecol.*, 67 : 580-591.
- BLANCKENHORN, R.E. (1991). — Life history differences in adjacent water strider populations : phenotypic plasticity or heritage responses to stream temperature ? *Evolution*, 45 : 1520-1525.

- BONDURIANSKY, R. & ROWE, L. (2003). — Interactions among mechanisms of sexual selection on male body size and head shape in a sexually dimorphic fly. *Evolution*, 57 : 2046-2053.
- BONNET, X., NAULLEAU, G., SHINE, R. & LOURDAIS, O. (2000). — Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female *Vipera aspis*. *Oikos*, 89 : 509-518.
- BREEDLOVE, S.M. (1992). — Sexual dimorphism in the vertebrate nervous system. *J. Neurosci.*, 12 : 4133-4142.
- BROWN, L. & SIEGFRIED, B.D. (1983). — Effects of male horn size on courtship activity in the forked fungus beetle, *Bolithotherus cornutus* (Coleoptera : Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76 : 253-255.
- BROWN, L. & BARTALON, J. (1986). — Behavioral correlates of male morphology in a horned beetle. *Am. Nat.*, 127 : 565-570.
- BURKHARDT, D. & DE LA MOTTE, I. (1988). — Big antlers are favoured : female choice in stalk-eyed flies (Diptera, Insecta), field collected harems and laboratory experiments. *J. Comp. Physiol. A*, 162 : 649-652.
- BUTLER, C.G. (1967). — A sex attractant acting as an aphrodisiac in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Proc. Roy. Entomol. Soc. A*, 42 : 71-76.
- CHAPMAN, R.F. (1982). — *The insects : Structure and function*. Hodder & Soughton, London.
- CLARK, J.T. (1977). — Aspects of variation in Stag Beetle *Lucanus cervus* (L.) (Coleoptera : Lucanidae). *Syst. Entomol.*, 2 : 9-16.
- COOK, D.F. (1990). — Differences in courtship, mating and postcopulatory behaviour between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera : Scarabaeidae). *Anim. Behav.*, 40 : 428-436.
- CRESPI, B.J. (1988). — Adaptation, compromise and constraint : the development, morphometrics, and behavioural basis of a fighter-flier polymorphism in male *Holothrips karni* (Insecta : Thysanoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23 : 93-104.
- DARWIN, C. (1871). — *The descent of Man, and Selection in relation to sex*. Murray, London.
- DAVID, P., HINGLE, A., GREIG, D., RUTHERFORD, A., POMIANKOWSKI, A. & FOWLER, K. (1998). — Male sexual ornament size but not asymmetry reflects condition in stalk-eyed flies. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 265 : 2211-2216.
- DE VRIES, H. (1995). — An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.*, 50 : 1375-1389.
- EBERHARD, W.G. (1979). — The functions of horns in *Podischnus agenor* Dynastidae and other beetles. Pp 231-258, in : M. S. Blum & N.A. Blum (eds). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, New York.
- EBERHARD, W.G. (1982). — Beetle horn dimorphism : making the best of a bad lot. *Am. Nat.*, 199 : 420-426.
- EBERHARD, W.G. & GUTIERREZ, E.E. (1991). — Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution*, 45 : 18-28.
- EMLÉN, D.J. (1994). — Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera Scarabaeidae). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 256 : 131-136.
- EMLÉN, D.J. (1996). — Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera Scarabaeidae). *Evolution*, 50 : 1219-1230.
- EMLÉN, D.J. (1997a). — Alternative reproductive tactics and male dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera Scarabaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41 : 335-341.
- EMLÉN, D.J. (1997b). — Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera Scarabaeidae). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 264 : 567-574.
- EMLÉN, D.J. (2000). — Integrating development with evolution : a case study with beetle horns. *BioScience*, 50 : 403-418.
- EMLÉN, D.J. (2001). — Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, 291 : 1534-1536.
- EMLÉN, D.J. & NIJHOUT, F. (2000). — The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 45 : 661-708.
- HAYASHI, N. (1987). — *The Lucanidae. The insects of Japan. Series 8*. Bun-ichi Sogo, Tokyo.
- HAZEL, W.N., SMOCK, R. & JOHNSON, M.D. (1990). — A polygenic model for the evolution and maintenance of conditional strategies. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 242 : 181-187.
- HUXLEY, J.S. (1931). — Relative growth of mandibles in stag-beetles (Lucanidae). *J. Linn. Soc. London Zool.*, 37 : 675-703.
- IGUCHI, Y. (1998). — Horn dimorphism of *Allomyrina dichotoma septentrionalis* (Coleoptera : Scarabaeidae) affected by larval nutrition. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 91 : 845-847.
- IMASHEVA, A.G., BOSENKO, D.V. & BUDLI, O.A. (1999). — Variation in morphological traits of *Drosophila melanogaster* (fruit fly) under nutritional stress. *Heredity*, 82 : 187-192.
- JACOBS, L.F. (1996). — Sexual selection and the brain. *Trends Ecol. Evol.*, 11 : 83-86.
- KAWANO, K. (1997). — Cost of evolving exaggerated mandibles in stag beetles (Coleoptera : Lucanidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90 : 453-461.
- KNELL, R.J., POMFRET, J.C. & TOMKINS, J.L. (2004). — The limits of elaboration : curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetle. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271 : 523-528.
- KONISHI, M. (1994). — An outline of recent advances in birdsong neurobiology. *Brain Behav. Evol.*, 44 : 279-285.
- LANDAU, H.G. (1951). — On dominance relations and the structure of animal societies : II Some effects of possible social factors. *Bull. Math. Biophys.*, 13 : 245-262.
- MARTIN, P. & BATESON, P. (1993). — *Measuring behaviour : An introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge.

- MATHIEU, J.M. (1969). — Mating behavior of five species of Lucanidae (Coleoptera : Insecta). *Can. Entomol.*, 101 : 1054-1062.
- MAYR, E. (1961). — Cause and effect in biology. *Science*, 134 : 1501-1506.
- MOCZEK, A.P & EMLÉN, D.J. (1999). — Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera Scarabaeidae). *J. Evol. Biol.*, 12 : 27-37.
- MOCZEK, A.P & EMLÉN, D.J. (2000). — Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus* : do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes ? *Anim. Behav.*, 59 : 459-466.
- NIJHOUT, H.F & EMLÉN, D.J. (1998). — Competition among body parts in the development and evolution of insects morphology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95 : 3685-3689.
- OTTE, D. & STAYMAN, K.M. (1979). — Beetle horns : some patterns in functional morphology, in : M. S. Blum & N.A. Blum (eds). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, New York.
- PALESTRINI, C., ROLANDO, A. & LAIOLO, P. (2000). — Allometric relationships and character evolution in *Onthophagus taurus* (Coleoptera Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 78 : 1199-1206.
- PANHUIS, T.M. & WILKINSON, G.S. (1999). — Exaggerated male eye span influences contest outcome in stalk-eyed flies (Diopsidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46 : 221-227.
- PAULIAN, R. (1935). — Le polymorphisme des mâles de coléoptères, in G. Teissier (ed.). *Actualités scientifiques et industrielles. Exposés de biométrie et de statistique biologique*. 255. Hermann & Cie, Paris.
- PAULIAN, R. (1941). — *Coléoptères Scarabéides*. Faune de France 38. P. de Beauchamp & L. Chopard (eds), Lechevalier, Paris.
- RASMUSSEN, J.L. (1994). — The influence of horn and body size on the reproductive behavior of the horned rainbow scarab beetle *Phanaeus difformis* (Coleoptera : Scarabaeidae). *J. Insect Behav.*, 7 : 67-82.
- SHINE, R. (1989). — Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism : a review of the evidence. *Q. Rev. Bio.*, 64 : 419-461.
- SHINE, R. (1990). — Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *Am. Nat.*, 135 : 278-283.
- SIVA-JOTHY, M.T. (1987). — Mate securing tactics and the cost of fighting in the japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). *J. Ethol.*, 5 : 165-172.
- STERN, D.L & EMLÉN, D.J. (1999). — The developmental basis for allometry in insects. *Development*, 126 : 1091-1101.
- TATSUTA, H., MIZOTA, K. & AKIMOTO, S.I. (2001). — Allometric patterns of heads and genitalia in the Stag Beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera : Lucanidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 94 : 462-466.
- VON UEBERSAX, E.S. (2001). — *Studien zur Biologie und Phänologie des Hirschkäfers im Raum Basel*. Inauguraldissertation. Thèse 3ème cycle, Université de Bâle.
- WILKINSON, G.S, KAHLER, H., BAKER, R.H. (1998). — Evolution of female mating preferences in stalk-eyed flies. *Behav. Ecol.*, 5 : 525-533.

