

SELECTION SEXUELLE ET DOMINANCE CHEZ LE RAT-TAUPE NU

TABLE DES MATIERES

Introduction	1
La Reine	2
Statut	2
Succession	4
Les mâles reproducteurs	5
Sélection intrasexuelle/intersexuelle	5
Influence de la parenté lors du choix reproductif	6
Conclusion	7
Discussion	7
Annexes	9
Références	11



Image 1: Heterocephalus glaber (Bromham et Harvey, 1996)

INTRODUCTION

Le rat-taupe nu, aussi appelé *Heterocephalus glaber* ou Hétérocéphale, est, contrairement à ce que son nom indique, ni une taupe, ni un rat. Il s'agit d'un rongeur vivant en colonies allant de moins de 10 à plus de 290 individus (Braude, 2000) dans des réseaux de terriers dans les régions semi-arides d'Afrique de l'Est. Le rat-taupe nu fait partie du même sous-ordre que le Chinchilla ou les Porcs-épics mais possède des caractéristiques qui le placent à part de tous les autres mammifères. Parmi celles-ci on peut noter une immunité génétique contre les cancers, une haute tolérance à l'hypoxie, une longévité de plus de 30 ans en captivité, une quasi-cécité et des incisives extérieures à leur bouche pour n'en citer que quelques-unes.

Malgré ce pedigree impressionnant, le sujet abordé ici concerne la structure sociale de ses groupes d'individus, Le rat taupe chauve étant un des deux mammifères connus vivant en eusocialité. L'eusocialité est le système d'organisation social des abeilles et des fourmis, ce qui rend d'autant plus surprenant l'apparition de ce système chez un mammifère. Les caractéristiques principales de ce système sont la division des rôles dans la colonie, la division des individus en une caste reproductrice et une caste non-reproductrice, un soin collectif aux jeunes et une grande cohésion de groupe.

Nous nous intéresserons donc ici à la problématique suivante : quelles sont les mécanismes de sélection sexuelle propres à cette espèce et comment ces mécanismes sont-ils reflétés dans la hiérarchie de dominance ?

Nous commencerons par nous examiner le rôle de la reine, puis celui des mâles reproducteurs.

LA REINE

1. Statut

La reine de la colonie est la seule femelle sexuellement active de la colonie (Jarvis 1981, 1991), et se reproduit généralement avec 1, 2 et parfois 3 mâles (Jarvis, 1991), c'est donc un exemple de Polyandrie. C'est la femelle la plus haute dans la hiérarchie de la colonie et généralement l'individu le plus haut dans la hiérarchie, mâles et femelles confondus (Clarke et Faulkes, 1997). C'est aussi



Image 2 : rats-taupes nu, Reine au centre (Jarvis et Sherman, 2002)

généralement l'individu le plus âgée, le plus massif et le plus agressif de la colonie (voir partie 1 figures 1 et 2). Les marqueurs physiologiques, comme le taux de testostérone (voir partie 1 figure 2) et l'agressivité, représentée ici en nombre d'agression physiques légères initiées par les individus, indiquent sans ambivalence le statut dominant de la Reine. Les agressions physiques sont généralement dirigées envers des membres hauts dans la hiérarchie (mâles et femelles confondus). Les signes de dominance physique sont aussi ressentis lors de croisement dans les tunnels, où la Reine piétinera les individus arrivant en sens contraire ou les poussera à rebrousser chemin (Clarke et Faulkes 1997).

La disparité entre les niveaux d'agression de la Reine et ceux des autres membres de la colonie a donné lieu à deux principales théories, qui sont celles de la réduction de la menace et celle du conflit d'intérêt.

La première stipule que ces agressions à répétitions seraient pour la Reine un moyen de se prévenir des tentatives de renversement de la part des autres femelles dominantes, en plus de les empêcher de devenir sexuellement actives (Faulkes & Abbott 1996).

La deuxième théorie propose une explication se basant sur l'investissement parental. En effet les membres non-reproductifs de la colonie auraient besoin d'incitations supplémentaire pour subvenir aux besoins des petits de la Reine. N'étant pas les géniteurs de ceux-ci, ils n'auraient, d'après la théorie de l'investissement parental, que peu d'intérêt à s'occuper d'eux. L'agressivité de la Reine servirait donc de boost de motivation ou de réprimande en cas de paresse (Reeve, 1992). Un contre-argument de cette théorie serait que, dû au fort taux de reproduction endogamique, tous les membres de la colonie soient à un niveau de parenté équivalent à des cousins ou plus proches.

Son statut reproductif est indiqué par son taux de progestérone, qui, prélevé des urines de la Reine dans le cadre de l'étude de Clarke et Faulkes de 1997, était ponctué de pics, indiquant un cycle ovulatoire (voir partie 1 figure 4). Le taux de progestérone des femelles non-reproductives dans chacune des 3 colonies captives observées étaient quasi-indétectables, indiquant une absence de cycle ovulatoire. Ces femelles ne sont pas physiquement stériles, mais sexuellement réprimées par la Reine (Jarvis, 1981). Cette répression passe par l'agressivité de la Reine et par les hormones et phéromones contenues dans l'urine de la Reine, dans laquelle tous les individus se roulent afin de distinguer les membres des non-membres (Jarvis, 1981). Ce rituel assure donc par la même occasion le monopole sexuel de la Reine.

De récentes études (Medger et al, 2018) ont prouvées un lien entre répression sexuelle et niveau de prolactine chez les membres non-reproducteurs. L'hyperprolactinémie serait la cause de la répression sexuelle des membres non-reproductifs.

Dans la nature, chaque portée de petits est d'en moyenne 11,4 avec une déviation standard de 6,2 (Sherman et al., 1999) et une femelle peut être enceinte d'une portée tous les 76 à 84 jours (Lacey et Sherman, 1991). Le succès reproductif d'une femelle restant Reine pendant plusieurs années est donc très important, renforçant la proposition selon laquelle la Reine est la femelle de plus haut statut. En effet, d'un point de vue évolutif, le passage du plus grand nombre de gènes possible à la génération suivante et donc l'accès au statut de Reine devient un but en soit, entraînant une féroce compétition. Cette compétition est accentuée par l'énorme écart en termes de succès reproductif entre la Reine et les autres femelles de la colonie.

2. Succession

Comme vu précédemment, la position de Reine est à haut statut et a toutes les raisons d'être stratégiquement convoitée par les autres femelles de la colonie. Le problème de la succession se pose donc. Cette succession peu avoir lieu lors d'une mort naturelle de la Reine, mais la Reine vie rarement assez longtemps pour mourir de causes naturelles.

Elle est souvent tuée par une femelle haute dans la hiérarchie, âgée et ayant un taux de progestérone élevée en vue d'une activation de la fonction sexuelle (Jarvis, 1981, voir partie 1 figure 4). Cette activation de la fonction sexuelle chez une femelle non-dominante fais souvent suite à un relâchement dans l'agression et l'emprise hormonale de la Reine (Lacey et Sherman, 1997).

La mort de la Reine entraîne une augmentation significative du poids et de l'agressivité des membres hauts-placés de la colonie. La femelle (il arrive qu'il en y ai deux pendant une période comme dans la colonie NN dans l'étude de Jarvis de 1981) succédant à la Reine augmente(nt) significativement son(leurs) niveau(x) d'agression, ce afin d'assurer son(leur) statut de dominance (voir figure 3). La passation de pouvoir entraîne souvent de violentes altercations entre la nouvelle Reine et les autres membres haut placés de la colonie, allant souvent jusqu'à la mort de ceux-ci.

Cette succession ensanglantée renforce la proposition selon laquelle le statut de Reine est convoité et dominant.

LES MALES REPRODUCTEURS

1. Sélection intrasexuelle/intersexuelle

Chez les mâles, la Polyandrie n'entraîne pas de compétition intrasexuelle forte. Bien qu'il y ait une apparente relation entre masse et position hiérarchique (voir partie 2 figure 1), ainsi qu'une tendance à ce que les mâles les plus âgés, les plus massifs et placés le plus haut dans la hiérarchie soient les mâles reproducteurs (Clarke et Faulkes, 1998, voir partie 2 figure 2). Cette relation nous indique une sélection, mais cette sélection n'est pas intrasexuelle, elle est intersexuelle. En effet c'est la Reine qui choisit ses partenaires (Clarke et Faulkes, 1997), jamais l'inverse, et son choix ne fait pas suite à une forme de tournois entre mâles. Les mâles sont beaucoup moins agressifs que les femelles, initiant moins de bousculades (aucune dans le cas des mâles non-dominants, Clarke et Faulkes, 1998), même de mâles dominants à mâles de rang inférieur, et ceci malgré une corrélation positive entre statut reproductif et niveau de testostérone (voir partie 2 figure 4). Cette différence flagrante entre les niveaux d'agression est pour le moins étonnante quand on considère l'absence quasi-totale de dimorphisme sexuel (Jarvis et Sherman, 2002).

Lors de successions, la nouvelle Reine attaque très souvent les anciens mâles reproducteurs, même s'il arrive qu'elle conserve les mâles reproducteurs de l'ancienne Reine (Clarke et Faulkes, 1998). C'est par son comportement agressif de la Reine s'assure l'exclusivité reproductive mais c'est aussi son mécanisme de sélection de partenaires.

Plusieurs hypothèses ont émergé quant à l'absence de compétition intrasexuelle chez les mâles. La première est que les occasions d'accéder au statut reproductif sont plus nombreuses pour les mâles, les colonies n'ayant généralement qu'une femelle reproductivement active mais pouvant compter jusqu'à trois mâles reproducteurs (Jarvis 1991). Des cas de multi-parentés ont déjà été démontrés (Faulkes et al., 1997), augmentant la probabilité qu'au cours de sa vie, un mâle puisse transmettre ses gènes à la génération suivante. La variance du succès reproducteur est donc réduite et empêcherait l'émergence de comportements agressifs de la part des mâles non-reproducteurs qui chercheraient à challenger la position des mâles reproducteurs et obtenir leur statut (Keller et Reeves 1994). L'autre explication viendrait du fait que les mâles n'ont aucune emprise sur le choix de partenaire sexuel de la Reine, expliquant l'absence d'une compétition intrasexuelle puisque celle-ci n'aurait aucun impact sur leur succès reproducteur (Jarvis 1991).

Il existe cependant une corrélation importante entre statut et accès à la fonction reproductrice chez les mâles, les mâles dominants ayant tendance à accéder plus facilement au statut de mâle reproducteur (.

2. Influence de la parenté lors du choix reproductif

La maximisation du taux de fitness indirect passe par les comportements de coopération et d'altruisme entre les membres de parenté proche au sein d'un groupe. La maximisation du taux de fitness directe passe par la reproduction avec un membre ni trop proche (Shields, 1982), ni trop éloigné (Bateson, 1982) en termes de parenté. Le biais cognitif associé à la discrimination entre parenté proche et éloigné est donc généralement fort (Shields, 1982). Dans le cas du rat-taupe, la reconnaissance entre membres et non-membres de la colonie passe par l'odorat, puisque tous les membres de la colonie se roulent dans l'urine de la Reine (Jarvis, 1991), et ingèrent ses excréments afin de bénéficier des micro-organismes qui y sont présents (Jarvis et Sherman, 2002). Cette reconnaissance passe aussi par les complexes majeurs d'histocompatibilité (Clarke et Faulkes, 1999). Malgré ces mécanismes, un fort taux de reproduction entre membres de la même colonie et proches en parenté subsiste, ainsi qu'une faible variation génétique entre les différentes colonies (Reeve et al, 1990). Cette faible variation s'explique par le fait que le seul moyen de changer de colonie est de sortir du terrier, ce qui s'avère être très dangereux.

Il existe cependant un phénotype épandeur (traduction littéraire, Braude, 2000). Il s'agit le plus souvent d'un mâle (peut aussi être une femelle, Braude, 2000), décrit comme étant gras et peu enclin au travail collectif, qui saisira un moment d'inattention pour sortir du terrier et rejoindre une autre colonie. Bien que cette tactique soit peu souvent couronnée de succès (le premier mâle présentant le phénotype épandeur ayant été retrouvé dans l'estomac d'un boa, Braude, 2000), elle présente plusieurs avantages en cas de succès. Quand le mâle épandeur arrive dans une nouvelle colonie, il est très souvent préféré aux autres mâles reproducteurs de la colonie (Clarke et Faulkes, 1999). Cette quasi-garantie de succès reproducteur est ce qui aurait motivé la subsistance de ce phénotype, étant promoteur d'une stratégie de type haut-risque, haut-revenu sous forme de succès reproductif. Cette stratégie promeut une dispersion génétique, augmentant le fitness de l'espèce en augmentant la probabilité de transmission d'allèles récessives qui serait perdues au fil des cycles reproductifs intra-coloniaux.

Cependant, dû au faible taux de succès de cette stratégie, la reproduction intra-coloniale reste le mode de reproduction préférentiel chez les rats-taupes nus. Le coup de ce mode de reproduction est atténué au fil des itération puisqu'il y a de grandes chances que les allèles récessifs les moins avantageux aient déjà été perdues au cours de l'évolution (Pusey et Wolf, 1996).

En conclusion un avantage évolutif associé à la reproduction intra-coloniale n'est pas la cause de la prévalence de ce mode de reproduction. Il serait plutôt préféré en conséquence du faible taux de succès des tentatives de reproduction inter-coloniales. De même, la reproduction inter-coloniale n'a pas une faible occurrence car elle n'est pas avantageuse, mais plutôt car elle représente un gros risque pour le mâle épandeur.

CONCLUSION

De nombreuses études ont donc établi des liens positifs entre statut social et statut reproductif chez les rats-taupes nus. De plus, il a été prouvé que la sélection sexuelle est quasiment uniquement intersexuelle et effectuée par la Reine, seule femelle sexuellement active. Les mâles, du fait de leurs plus grandes chances d'accès au statut de mâle reproducteur, ne présentent pas de signes de compétition intrasexuelle, et ce malgré la présence d'une hiérarchie de dominance masculine. Les mécanismes de sélection sexuelle sont principalement mis en œuvre par la Reine et subis par tous les autres membres de la colonie. La suppression de la fonction sexuelle des membres non-reproducteurs passe par une forte agressivité de la Reine et par les hormones présentes dans son urine.

Plusieurs études ont aussi montré une préférence de la Reine pour les mâles issus d'autres colonies, mettant en évidence la présence d'un mode de sélection ne se basant pas sur la hiérarchie de dominance mais plutôt sur la forte probabilité d'augmentation du fitness de la progéniture de la Reine. Ce mode de reproduction relève d'une adaptation contre la dépression endogamique qui pourrait affecter certaines colonies de rats-taupes nus si ce mécanisme n'existait pas.

DISCUSSION

Malgré l'ancienneté des études utilisées, leurs résultats n'ont été que confirmées par les études subséquentes. De récentes études tentent de faire le lien entre niveau de cortisol, testostérone, dopamine, statut social et statut reproductif mais la plupart de ces résultats sont encore à confirmer par des méta-analyses. Les mécanismes biologiques de la sélection sexuelle commencent à être connus mais rentrer dans le détail de ceux-ci aurait été long et ne servait pas forcément le propos de cette synthèse.

Une étude de 2019 confirme la présence d'un phénotype de femelle épandeuse, qui apparaîtrait quand la Reine se montre trop agressive, poussant certains de ses petits à quitter le terrier en vue de meilleures opportunités de succès sexuel. Elle suggère aussi que la proportion de mâles et de femelles présentant la motivation de partir du foyer initial est la même, confirmant l'hypothèse de Braude (2000) mais contredisant O'Rien (1996). Cette étude

ne parle pas non plus des mécanismes d'intégration des femelles épandeuses dans les colonies dans lesquelles elles arrivent. De plus, les résultats de cette étude n'ont pas été confirmés par de subséquentes études. Il serait donc très intéressant de voir ce que d'autres études sur la question peuvent apporter, et si elles infirment ou confirment la théorie avancée.

Les rats-taupes nus sont des animaux fascinants présentant de nombreuses caractéristiques hors du commun. Ne parler que de la relation entre statut social et statut sexuel ne permet donc pas d'obtenir une compréhension complète de leur modèle social, qui demanderait un approfondissement de la division des rôles, du mode d'alimentation, de la gestion des prédateurs et plus encore.

ANNEXE

Partie 1

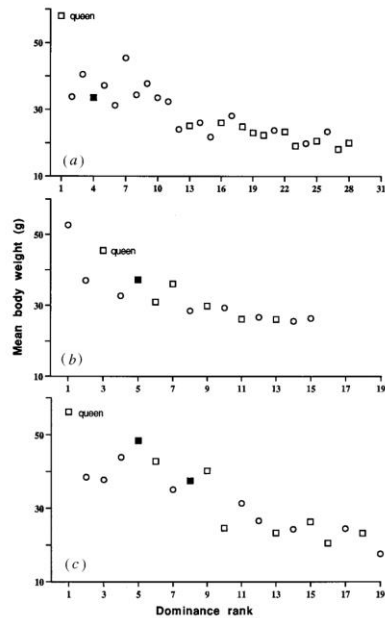


Figure 1. Mean body weight of both males and females as a function of dominance rank in (a) colony N, (b) colony O and (c) colony NN, before queen removal. Open squares indicate females, circles indicate males and filled squares indicate those females which were to succeed as new queens. Numerical values refer to Spearman rank correlation coefficient values (r_s) and levels of statistical significance: (a) $r_s = -0.91$, $p < 0.001$; (b) $r_s = -0.85$, $p < 0.001$; (c) $r_s = -0.90$, $p < 0.001$.

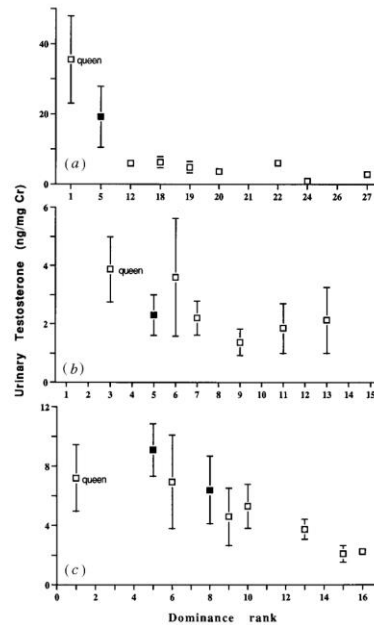


Figure 2. Urinary testosterone levels (mean \pm s.e.m.) as a function of female dominance rank in (a) colony N, (b) colony O and (c) colony NN, before queen removal. Open squares indicate females, circles indicate males and filled squares indicate those females which were to succeed as new queens. Numerical values refer to Spearman rank correlation coefficient values (r_s) and levels of statistical significance: (a) $r_s = -0.89$, $p < 0.01$; (b) $r_s = -0.68$, n.s.; (c) $r_s = -0.95$, $p < 0.01$.

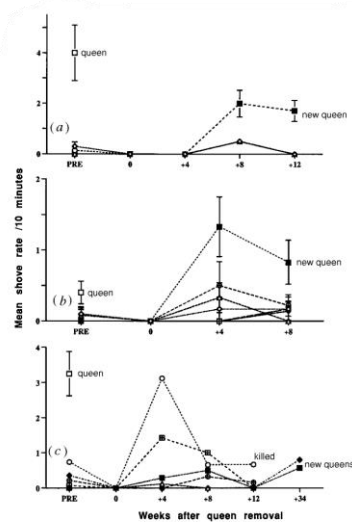


Figure 3. Shoves initiated per 10 min (mean \pm s.e.m.) by colony members from (a) colony N, (b) colony O and (c) colony NN, before (PRE) and during 4 week time blocks after queen removal.

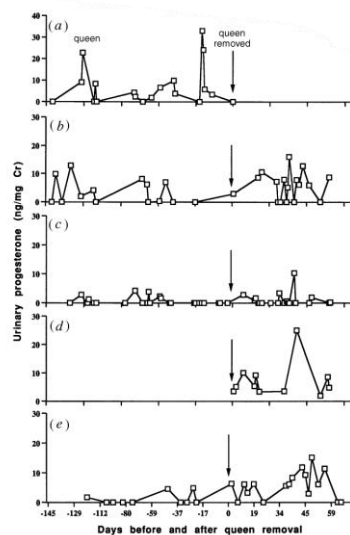


Figure 4. Urinary progesterone profiles of females from colony NN including the (a) breeding female and (b)–(e) a representative sample of non-breeding females, before and after queen removal. Arrows indicate the point in the study of queen removal. Progesterone titres and profiles of colony females not included in figure 4 are similar to the profiles of non-breeding females included above (e.g. undetectable or low progesterone titres, i.e. less than $2 \text{ ng mg}^{-1} \text{ Cr}$).

Partie 2

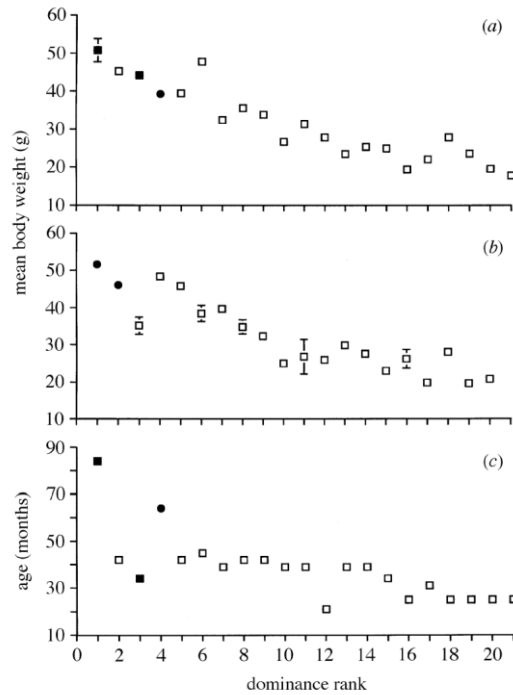


Figure 1. Male body weight (mean \pm s.d.) as a function of dominance rank (a) before breeding-male removal and (b) after breeding-male removal, and (c) male age as a function of dominance rank before breeding-male removal, in colony N. Filled circles indicate breeding males, filled squares indicate males that were to become new breeding males, and open squares indicate non-breeding males. Spearman rank correlation coefficient values (r_s) and levels of statistical significance are (a) $r_s = -0.92$, $p < 0.001$, $n = 21$; (b) $r_s = -0.88$, $p < 0.001$, $n = 20$; (c) $r_s = -0.81$, $p < 0.001$, $n = 21$.

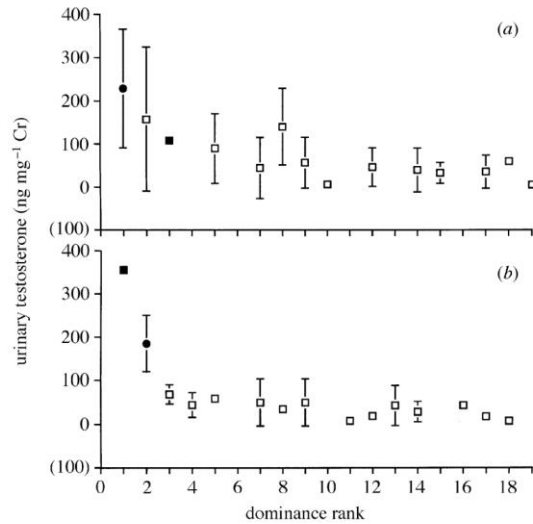


Figure 4. Urinary testosterone levels (mean \pm s.d.) as a function of dominance rank in colony 2200 males (a) before breeding-male removal and (b) after removal of breeding male 218. Filled circles indicate breeding males, filled squares indicate those males that were to become new breeding males, and open squares indicate non-breeding males. Spearman rank correlation coefficient values (r_s) and levels of statistical significance are (a) $r_s = -0.71$, $p < 0.01$, $n = 13$; (b) $r_s = -0.81$, $p < 0.05$, $n = 14$.

REFERENCES

- BATESON, P. P. G. 1982 *Preference for cousins in Japanese quail*. Nature 295, 236-237.
- BRAUDE, S. 2000. *Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating*. Behavioral Ecology 11:7-12.
- BROMHAM, L. et HARVEY, P. H. 1996, Naked mole-rats on the move, Behavioural ecology: Naked mole-rats on the move. Current Biology, 6(9), 1082-1083.
- CLARKE, F. M. et FAULKES, C. G. 1997, *Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, Heterocephalus glaber*, London, UK: Conservation Genetics Group, Institute of Zoology, Zoological Society of London.
- CLARKE, F. M., FAULKES, C. G. 1999 *Kin discrimination and female mate choice in the naked mole rat Heterocephalus glaber*, London, UK: Conservation Genetics Group, Institute of Zoology, Zoological Society of London.
- FAULKES, C. G., ABBOT, D. H., O'BRIEN, H. P., LAU, L., ROY, M. R., WAYNE, R. K. & BRUFORD, M. W. 1997 *Micro- and macro-geographic genetic structure of colonies of naked mole-rats, Heterocephalus glaber*. Molec. Ecol. 6, 615-628.
- FAULKES, C. G. & ABBOTT, D. H. 1996 *The physiology of a reproductive dictatorship: regulation of male and female reproduction by a single breeding female in colonies of naked mole-rats*. In Cooperative breeding in mammals (ed. N. G. SOLOMON & J. A. FRENCH), pp. 302– 334. Cambridge University Press.
- JARVIS, J. U. M. 1981 *Eu-sociality in a mammal— cooperative breeding in naked mole-rat Heterocephalus glaber colonies*. Science 212, 571–573.
- JARVIS, J. U. M. 1991 *Reproduction of naked mole-rats*. In The biology of the naked mole-rat (ed. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis & R. D. Alexander), pp. 384–425. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- KELLER, L. & REEVE, H. K. 1994 *Partitioning of reproduction in animal societies*. Trends Ecol. Evol. 9, 98-102.
- LACEY, E. A., AND P. W. SHERMAN. 1991. *Social organization of naked mole-rat colonies: evidence for divisions of labor*. In *The biology of the naked mole-rat* (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander, eds.), pp. 275-336, Princeton University Press, New Jersey.
- LACEY, E. A., AND P. W. SHERMAN. 1997. *Cooperative breeding in naked mole-rats: implications for vertebrate and invertebrate sociality*. Pp. 267-301 in Cooperative breeding in mammals (N. G. Solomon and 1. A. French, eds.). Cambridge University Press, United Kingdom.
- MEDGER, K., BENNETT, N. C., GANSWINDT, S. B., GANSWINDT, A., & HART, D. W. (2019). *Changes in prolactin, cortisol and testosterone concentrations during queen succession in a colony of naked mole-rats (Heterocephalus glaber): a case study*. The Science of Nature, 106(5-6), 26.
- O'RIAIN, M. J., JARVIS, J. U. M., & FAULKES, C. G. (1996). A dispersive morph in the naked mole-rat. Nature, 380(6575), 619-621
- PUSEY, A. et WOLF, M. 1996 *Inbreeding avoidance in animals*. Trends Ecol. Evol. 11, 201-206.
- REEVE, H. K., WESTNEAT, D. F., NOON, W. A., SHERMAN, P. W., AQUADRO, C.F. 1990. *DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of eusocial naked mole-rat*. Proc Natl Acad Sci USA 87:2496-2500.
- REEVE, H. K. 1992 *Queen activation of lazy workers in colonies of the eusocial naked mole-rat*. Nature, 358, 147-149
- SHERMAN, P. W., S. R. BRAUDE, AND J. U. M. JARVIS. 1999. *Litter sizes and mammary numbers of naked mole-rats: breaking the one-half rule*. Journal of Mammalogy 80:720-733.
- SHIELDS, W. M. 1982 *Philopatry, inbreeding and the evolution of sex*. Albany, NY: State University of New York Press.