

Les offrandes nuptiales des insectes

DARRYL GWYNNE

Les sauterelles mâles donnent, en même temps que du sperme, des sécrétions nutritives qui sont consommées par les femelles.



1. UNE FEMELLE DU COLÉOPTÈRE MALACHIDAE *Malachius bipustulatus* (à gauche) se nourrit du liquide que sécrètent les glandes excitatrices situées sur la tête du mâle, pendant la parade. Chez plusieurs espèces d'insectes, les mâles offrent en cadeau nuptial des sécrétions glandulaires ou des parties de leur corps.

En 1859, alors que Charles Darwin expose sa théorie de l'évolution dans *De l'origine des espèces*, le capitaine de cavalerie John Feilner explore la Californie du Nord. Avant d'être tué par les Indiens, il transmet au Muséum américain d'histoire naturelle ses observations sur les mœurs des sauterelles. Il note en particulier : «Après l'accouplement, un petit sac – manifestement l'ovaire – est fixé au corps de la femelle, près de la queue.»

Une trentaine d'années plus tard, en France, Jean-Henri Fabre détaille cet étrange accouplement dans un article consacré aux Orthoptères et dont il reprendra la matière dans *La*

vie de la sauterelle, volume de ses *Souvenirs entomologiques*. Il démontre que ce sac provient du mâle, et il note qu'une structure opalescente, «semblable par sa taille et sa couleur à une baie de gui», est fixée au spermatophore, autre sac qui contient le sperme, et est dévorée par la femelle en un «banquet final», paroxysme de l'accouplement.

Cette «générosité» masculine est paradoxale, car les mâles augmentent généralement leur succès reproductif en s'accouplant fréquemment, mais en ne donnant à chaque femelle que des gamètes (des cellules reproductrices) dont la production coûte peu d'énergie. Les femelles, au contraire,

produisent des cellules reproductrices rares et précieuses, qui contiennent à la fois des gènes et des substances nutritives, et elles s'efforcent de ne se livrer qu'à des accouplements efficaces, choisissant soigneusement leurs partenaires.

Ces comportements découlent de la sélection naturelle ; les gènes qui favorisent la survie et la reproduction sont conservés au cours de l'évolution. En outre, la sélection sexuelle résulte de la lutte pour les partenaires sexuels ou pour les accouplements efficaces au sein de l'espèce. Nous allons voir que la sélection sexuelle aurait favorisé l'apparition des offrandes nuptiales chez les sauterelles et les grillons.



Un repas distrayant

Chez de nombreux grillons et sauterelles, les femelles dévorent, après l'accouplement, des sécrétions émises par le mâle, tandis que le spermatophore, fixé à l'extérieur des voies sexuelles, injecte les gamètes du mâle. Le biologiste russe B. Boldyrev observa

en 1915 la coïncidence de ce repas nuptial et de l'injection du sperme ; il proposa alors que le sac dévoré, qu'il appela spermatophylax, détourne la femelle du spermatophore, qui est aussi une source de nourriture. Plus longtemps le spermatophore reste en place, plus la femelle reçoit de gamètes du mâle, et plus nombreux sont les œufs fertili-

sés ; or l'émission d'un grand nombre de gamètes est une garantie de succès reproductif pour le mâle, car celui-ci est en compétition avec ses prédécesseurs, dont le sperme est déjà emmagasiné à l'intérieur de la femelle (le stockage du sperme par les femelles est courant chez les insectes ; il s'effectue dans un organe nommé spermathèque).



David H. Funk, Stroud Water Research Center



K.G. Preston-Mafham, Pennaphotos Wildlife



Darryl T. Gwynne

2. UN SAC NUTRITIF, le spermatophylax, est fréquemment transféré à la femelle en même temps que le sperme, chez les sauterelles (Tettigoniidae) et les grillons qui leur sont apparentés. Trois espèces s'en rassasient sur ces images : la sauterelle conocéphale des champs d'Amérique du Nord (*Conocephalus strictus*), une sauterelle «feuille» du Brésil, et la sauterelle d'Australie *Kawanaphile nartee*.



David H. Funk



3. PENDANT L'ACCOUPLEMENT, l'haglide *Cyphoderris strepitans* offre à la femelle (au-dessus) ses ailes postérieures charnues. Sur cette séquence, la femelle détruit aussi les ailes antérieures du mâle (à droite).

Selon Nina Wedell, de l'Université de Stockholm, les mâles et les femelles se sont livrés à une sorte de «course aux armements», au cours de l'évolution. Le spermatophylax, qui évite que les femelles ne mangent le sperme, serait d'abord apparu. Puis les femelles se seraient accouplées plus souvent, peut-être pour profiter de repas supplémentaires. En retour, les mâles auraient augmenté leur production de sperme pour féconder un nombre supérieur d'œufs en une seule fois et supplanter ainsi leurs rivaux... mais ils ont alors dû déposer un sac nutritif plus grand, afin de mieux protéger celui qui contenait le sperme, lui-même devenu plus grand.

Robert Trivers, de l'Université Rutgers, a une autre hypothèse : les cadeaux nuptiaux seraient une forme indirecte de soin paternel : ils contiendraient des substances nutritives qui, incorporées aux œufs, bénéficieraient à leur progéniture. Cette hypothèse n'est pas incompatible avec la précédente : le don nuptial des mâles peut avoir plusieurs fonctions.

Comment déterminer les origines de ce comportement ? Quand tous les organismes situés aux extrémités d'un arbre phylogénétique (qui montre les relations de parenté entre différents organismes) présentent une même caractéristique, on peut supposer que leur ancêtre commun possédait aussi cette caractéristique. Chez la plupart des insectes, le mâle dépose le spermatophore à l'intérieur de la femelle. Ainsi, si le don du mâle a été sélectionné parce qu'il favorisait

le transfert de sperme, cela ne s'est produit qu'après l'apparition d'un spermatophore situé à l'extérieur et son absorption par la femelle. C'est ce que l'on observe sur l'arbre phylogénétique que j'ai proposé (voir la figure 6). Dans presque tous les groupes de grillons et de sauterelles, le spermatophore reste à l'extérieur de la femelle, et celle-ci le mange : l'ancêtre commun, à la base de l'arbre, en faisait probablement autant. En outre, les mâles de presque tous les groupes de la branche gauche de l'arbre et de quelques-uns de la branche droite offrent un spermatophylax : cela indique que ce raffinement est postérieur à l'apparition du spermatophore. Les comparaisons détaillées des diverses espèces révèlent environ une dizaine d'origines indépendantes pour ces repas à base de sécrétions ou d'organes, avec trois origines différentes pour le spermatophylax (étrangement, l'offrande nuptiale la plus courante dans le règne animal, une proie ou un autre morceau de nourriture ramené par le mâle, n'existe pas chez les Orthoptères).

Un repas compté

Des expérimentations de laboratoire confirment l'efficacité des dons nuptiaux. Les mâles ne fournissent généralement que la quantité de nourriture juste nécessaire pour que tout le sperme soit transféré, le temps que la femelle consomme la nourriture offerte : leurs dons ont donc toujours une fonction de protection du

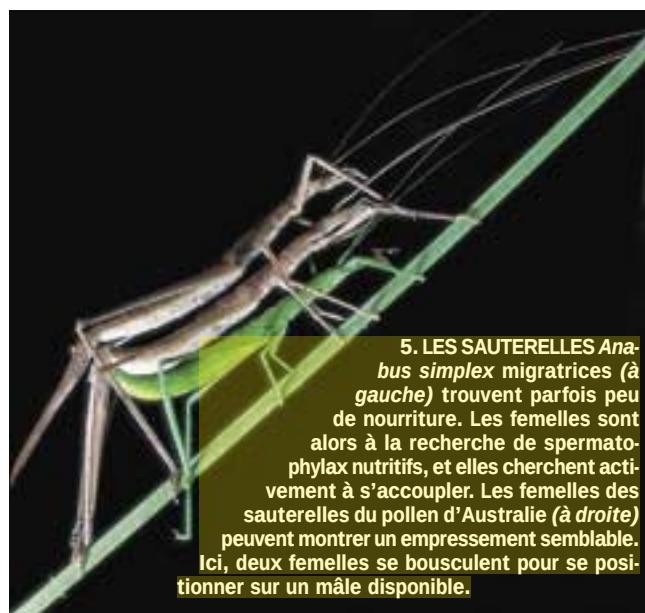
sperme. En outre, le transfert de sperme efficace que permet un repas copieux est récompensé par une descendance plus nombreuse : en accouplant deux mâles de sauterelle verrucivore (*Decticus verrucivorus*, littéralement, la sauterelle «mangeuse de verrues») avec la même femelle, N. Wedell a constaté que la part d'un mâle dans la descendance est proportionnelle à l'abondance relative du repas offert. En revanche, la valeur nutritive de ce repas est faible.

On observe un phénomène analogue chez un arthropode très différent. Le minuscule mâle de l'araignée à dos rouge d'Australie offre un repas à sa compagne... mais ce repas est un



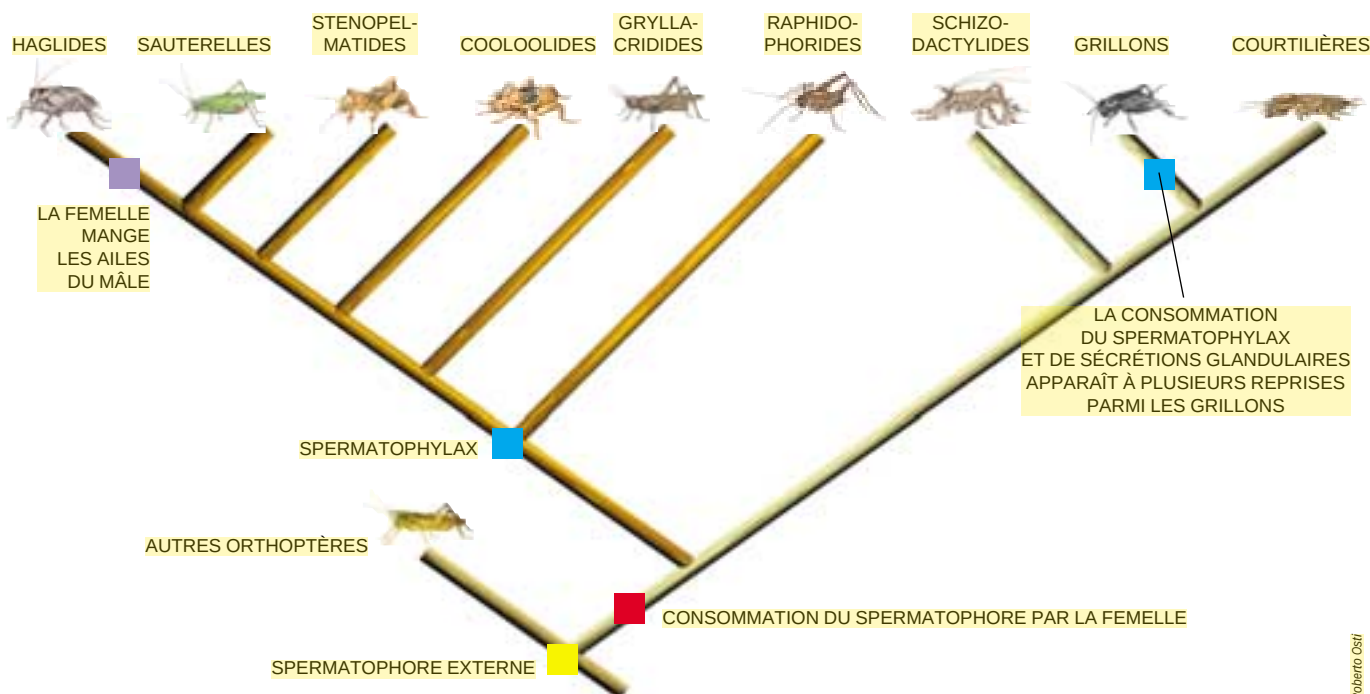
Andrew C. Mason, Cornell University

4. LE MÂLE DE L'ARAIGNÉE australienne à dos rouge offre tout son corps à sa partenaire. Après avoir inséré l'extrémité de ses organes sexuels, il bascule dans la mâchoire de la femelle, qui le mange, tandis que s'effectue le transfert du sperme. Ce sacrifice, d'un apport nutritif négligeable, accroît la durée de l'accouplement et donc le nombre d'œufs fertilisés.



5. LES SAUTERELLES *Anabus simplex* migratrices (à gauche) trouvent parfois peu de nourriture. Les femelles sont alors à la recherche de spermatophylax nutritifs, et elles cherchent activement à s'accoupler. Les femelles des sauterelles du pollen d'Australie (à droite) peuvent montrer un empressément semblable. Ici, deux femelles se bousculent pour se positionner sur un mâle disponible.

Darryl J. Gwynne



Roberto Ossi

6. L'ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES GRILLONS ET DES SAUTERELLES (Orthoptères, sous-ordre des Ensifères) proposé par l'auteur indique que le spermatophore externe, vulnérable, est

apparu avant les dons nuptiaux des mâles. Ceux-ci, sous la forme de spermatophylax, détournent la femelle de la consommation du sperme.

sacrifice : il est lui-même dévoré dans environ deux tiers des accouplements, car il bascule entre les mâchoires de sa partenaire pendant qu'il l'insémine. Là encore, l'objectif du mâle n'est pas de nourrir ni de mourir, mais de prolonger la fécondation : ce casse-croûte sacrificiel distrait la femelle, ce qui allonge la période de transfert du sperme et permet la fécondation ultérieure d'un nombre supérieur d'œufs.

L'araignée à dos rouge d'Australie appartient à la famille des veuves noires (genre *Latrodectus*). Les femelles d'autres veuves noires dévorent parfois le mâle après l'accouplement, mais, dans la majorité des cas, ce cannibalisme ne s'apparente pas à un don, les mâles n'affichant aucune volonté de se faire manger. Il en est de même pour de nombreux autres accouplements périlleux, tels ceux des mantres religieuses, où les mâles tentent désespérément d'échapper à l'emprise de leur partenaire.

Aphrodisiaques d'insectes

Dans certaines espèces, l'ingestion de sécrétions du mâle améliore le succès reproductif des femelles, peut-être parce que les femelles ancestrales préféraient des dons plus nutritifs. Les repas nuptiaux de certaines sauterelles vertes accroissent non seulement la quantité des œufs, mais aussi leur taille ; or plus un œuf est gros, plus il

a de chances de survivre pendant l'hiver. D'autre part, William Brown, de l'Université de Toronto, a montré que la longévité de la femelle est augmentée par l'absorption des sécrétions d'une minuscule glande située sur le dos du mâle.

L'émission de telles sécrétions par le mâle et leur consommation par la femelle ont-elles été sélectionnées par l'évolution ? On pourrait l'affirmer si l'on démontrait que ces comportements accroissent à coup sûr la descendance des mâles sécréteurs, plutôt que celle des rivaux. C'est le cas pour deux espèces de sauterelles australiennes : les œufs sont déposés avant que la femelle ne s'accouple une seconde fois ; ces œufs sont en outre plus volumineux lorsque le repas nuptial est plus substantiel.

Thomas Eisner et ses collègues de l'Université Cornell ont aussi observé en laboratoire que, chez le coléoptère *Neopyrochroa flabellata*, le mâle prendrait aussi soin de sa descendance, en ingérant de la cantharidine (principe actif de la cantharide, autrefois utilisé comme aphrodisiaque). Il en conserve un peu dans une glande située dans la tête, tandis que la plus grande partie s'accumule dans des glandes abdominales spécialisées. Pendant la parade sexuelle, la femelle lèche la glande de la tête, puis ne s'accouple que si le mâle a mangé de la cantharidine. Le mâle éjacule alors sa réserve de cantharidine

dans la femelle, qui l'incorpore à ses œufs. Il livre en une seule fois toute sa réserve de cantharidine, sans en conserver pour attirer d'autres femelles : la fonction de ce repas chimique semble davantage nourricière et paternelle que sexuelle.

L'une des deux sauterelles où le spermatophylax semble également avoir une fonction plus nutritive est la sauterelle australienne des jardins *Requena verticalis*, que l'on trouve en Australie occidentale. Un mâle *Requena* procure un repas plus copieux que ce qui serait nécessaire pour distraire sa partenaire et assurer une insémination totale. Cependant, même alors, la pression de la sélection sexuelle ne cesse pas tout à fait : les mâles réservent les meilleurs festins aux femelles les plus jeunes, adultes depuis moins d'une semaine ; comme les femelles plus âgées, qui ont déjà trois semaines de vie adulte, ont probablement emmagasiné du sperme de mâles rivaux (elles le conservent pendant toute leur vie), il y a une incertitude sur la paternité, et les mâles font une discrimination subtile en ne proposant comme repas qu'un spermatophylax plus petit.

L'évolution a doté de nombreuses espèces d'un spermatophylax volumineux et nutritif, ce qui, paradoxalement, a totalement inversé le déroulement habituel de la sélection sexuelle, où les mâles rivalisent pour



David H. Funk

7. LA FEMELLE DU GRILLON À DEUX TACHES (*Neoxabea bipunctata*) consomme, après la copulation, les sécrétions des glandes situées sur le dos du mâle. La fragile poche de sperme, le spermatophore, pend près de l'extrémité de son abdomen (à droite). La femelle du grillon d'Allard (*Allonemobius allardi*) se nourrit d'une sécrétion glandulaire provenant d'un ergot tibial modifié situé sur la patte du mâle (en haut).

s'accoupler, tandis que les femelles choisissent. Chez la sauterelle *Anabrus simplex*, fléau de l'Ouest américain, que le capitaine Feilner observa «en si grand nombre qu'elles en couvraient le sol», en période de famine, faute de pouvoir produire des aliments, les mâles s'accouplent moins souvent ; inversement, les femelles ont un besoin accru de se nourrir de repas nuptiaux, et cherchent à s'accoupler le plus possible. Si Feilner avait poursuivi ses observations de sauterelles, il aurait peut-être découvert que ce sont les femelles, et non les mâles, qui sont en concurrence pour trouver un partenaire. Les mâles sont alors très sélectifs dans le choix de la femelle qui consommera leur sac précieux et savoureux.



Darryl GWYNNE est professeur de zoologie à l'Université de Toronto.

Orthopteran Mating Systems: Sexual Competition in a Diverse Group of Insects, sous la direction de D.T. Gwynne et G.K. Morris, Westview Press, 1983.

Randy THORNHILL et Darryl T. GWYNNE, *The Evolution of Sexual Differences in Insects*, in *American Scientist*, vol. 74, n° 4, pp. 382-389, juillet-août 1986.

David H. FUNK, *L'accouplement de grillons arboricoles*, in *Pour la Science*, octobre 1989.

D.T. GWYNNE et L.W. SIMMONS, *Experimental Reversal of Courtship Roles in an Insect*, in *Nature*, vol. 346, pp. 172-174, 12 juillet 1990.

Georges PASTEUR, *Jean-Henri Fabre*, in *Pour la Science*, septembre 1994.