passion sanglante – l'évolution du cannibalisme sexuel

publié le 09.03.20 |par mehdi khadraoui

la vie sexuelle des araignées et des mantes religieuses fait parler d'elle. qui parmi nous n'a jamais entendu l'histoire du pauvre mâle qui se retrouve dévoré vivant par sa partenaire ? ce phénomène rare s'appelle le cannibalisme sexuel, et les biologistes s'efforcent de comprendre les mécanismes évolutifs qui pourraient l'expliquer.

1. le cannibalisme : une solution peu conventionnelle aux conflits familiaux

lorsqu'un animal se nourrit d'un membre de sa propre espèce, on parle de cannibalisme. cet acte peut sembler extrême, pourtant il est fréquent dans le règne animal et démontre qu'un individu n'est pas programmé à défendre le bien de son espèce, mais ses propres intérêts et ses gènes avant tout [1].

dès lors, on s'attend à ce qu'un animal cannibale s'attaque à un congénère inconnu, en évitant soigneusement ses proches parents. pourtant, le cannibalisme se produit souvent entre les membres d'une même famille. les exemples de cannibalisme filial, où l'un des parents dévore ses propres petits, abondent chez certaines espèces de poissons, d'oiseaux, de mammifères et d'invertébrés. se nourrir de ses frères et sœurs – le caïnisme – est également monnaie courante chez plusieurs espèces d'oiseaux, de requins et de salamandres vivipares. les petits de ces dernières, encore incubés dans le corps de leur mère, se vouent une bataille *in utero*, dont seuls les plus féroces sortent indemnes.

ces comportements sont considérés comme une solution à des conflits de répartition des ressources. lorsque les conditions ne suffisent pas à nourrir des petits, un parent a intérêt à ne plus investir dans la portée actuelle, et à économiser son énergie pour la saison de reproduction suivante. les petits quant à eux, peuvent éliminer la concurrence venant de leurs frères et sœurs pour obtenir de meilleures ressources de leurs parents.

qu'en est-il des conflits entre mâles et femelles ? que se passe-t-il dans les cas les plus extrêmes de conflits entre des partenaires sexuels chez les animaux ?

2. le cannibalisme sexuel, c'est quoi ?

chez les espèces où la reproduction implique deux partenaires, ceux-ci doivent coopérer pour produire une descendance, tout en défendant leurs propres intérêts. le conflit d'intérêts entre mâles et femelles se nomme conflit sexuel et se présente dès lors qu'une adaptation qui augmente le succès reproducteur d'un sexe conduit à une réduction de la valeur sélective de l'autre sexe. par exemple, il peut être avantageux pour un mâle de partir se reproduire avec une autre femelle après l'accouplement. cela lui permettra de produire plus de descendants. par contre, du point de vue de la

femelle, un tel comportement de la part du mâle est désavantageux car elle doit alors s'occuper seule (en cas de soins parentaux) de la descendance commune.

le cannibalisme sexuel représente le cas le plus extrême de conflit sexuel, généralement observable chez des espèces de prédateurs. il s'agit d'une attaque mortelle, généralement menée par la femelle qui tue et dévore le mâle avant, pendant ou après l'accouplement.

ce phénomène déroute les naturalistes depuis des siècles, et les spécialistes de l'évolution continuent de proposer de nouvelles hypothèses pour l'expliquer. bien que populaire, le cannibalisme sexuel est plutôt rare dans le monde animal. la plupart des exemples se retrouvent parmi les araignées, les mantes religieuses, mais aussi chez quelques scorpions, hyménoptères, amphipodes, isopodes et serpents. cet article se focalise sur les araignées et les mantes religieuses, puisque ce sont les groupes les plus étudiés.

3. dans quelles conditions observe-t-on le cannibalisme sexuel ?

3.1. un manque de nourriture

la famine rend les femelles plus agressives et plus promptes à l'attaque. la femelle de la mante *pseudomantis albofimbriata* se comporte de manière plus agressive lorsqu'elle est affamée, mais elle sécrète également plus de phéromones sexuelles, attirant des mâles vers ce qu'ils croient être une femelle réceptive. ceux-ci finissent leur course dans les pattes acérées d'une « femme fatale » [2].

chez de nombreuses autres espèces, on observe également que l'incidence du cannibalisme sexuel augmente lorsque la condition physique des femelles se dégrade. cependant, cette tendance ne se confirme pas chez toutes les espèces étudiées.

3.2. des partenaires surabondants

les femelles adaptent leur comportement en fonction de l'abondance de mâles qu'elles rencontrent. si les mâles sont rares, un seul partenaire potentiel a plus de valeur comme partenaire qu'en tant que repas. si les mâles sont surabondants, un repas peut être une meilleure option. chez les araignées tisseuses de toiles, par exemple, des mâles qui s'accumulent sur la toile d'une femelle deviennent un danger : ils attirent les prédateurs et repoussent les proies. ces mâles sont alors consommés par la femelle.

3.3. un dimorphisme sexuel de taille

la plupart des espèces d'arthropodes (insectes, arachnides, crustacés…) concernées par le cannibalisme sexuel présentent un dimorphisme important : le sexe attaqué (souvent mâle) est plus petit que le sexe agresseur (souvent femelle). le genre d'araignées *nephila* en est un parfait exemple ; la femelle semble gigantesque à côté du mâle (figure 1).

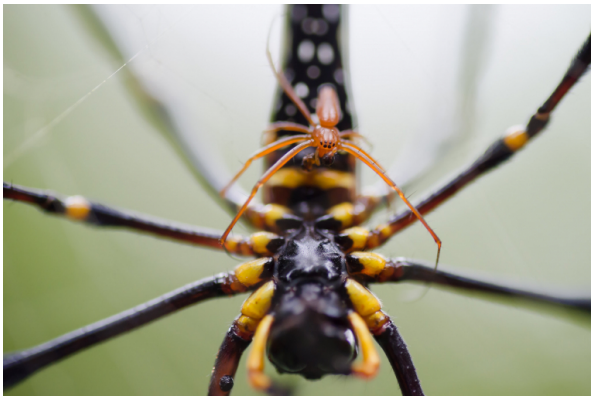


figure 1 - dimorphisme sexuel de taille
la femelle (arrière-plan) et le mâle (premier plan) de *nephila pilipes*.

auteur(s)/autrice(s) : thai national parks licence : cc-by-sa source : flickr

4. pourquoi le cannibalisme sexuel ? explications chez les araignées

expliquer les raisons qui poussent un animal à s'attaquer à un partenaire sexuel potentiel est une tâche complexe. afin de comprendre les avantages et les désavantages de ce comportement, nous distinguerons le cannibalisme sexuel précopulatoire et postcopulatoire. le premier se déroule avant même que le mâle n'ait eu l'occasion de s'accoupler avec la femelle, alors que le second a lieu pendant ou après l'accouplement.

4.1. le cannibalisme sexuel précopulatoire

certaines femelles araignées (et mantes religieuses) attaquent les mâles en approche avant même qu'ils n'aient pu entrer en contact. l'accouplement est donc impossible. ce comportement met en évidence le conflit d'intérêts entre mâle et femelle, puisque le mâle perd toute opportunité de se reproduire avec cette femelle ou une autre, alors que la femelle, en revanche, peut bénéficier d'une attaque prématurée. nous explorerons quatre explications possibles à ce phénomène. les deux premières sont adaptatives (le comportement procure un avantage évolutif à la femelle en question), et les deux autres sont non adaptatives (le comportement est un « accident évolutif » ou l'effet secondaire d'une autre adaptation).

4.1.1. l'hypothèse de la famine

lorsqu'une femelle est en risque de famine, il peut être avantageux de s'attaquer aux mâles qu'elle attire, pour économiser ses forces et produire une descendance viable. elle se reproduira plus tard, lorsqu'elle aura assez mangé. des chercheurs ont testé cette hypothèse chez *agelenopsis pennsylvanica*, démontrant que les femelles qui cannibalisent leur mâle avant la copulation améliorent significativement leur condition physique et leur fécondité [3]. chez *dolomedes tenebrosus*, les femelles qui mangent leur mâle produisent deux fois plus de petits que celles qui mangent un criquet de la même taille [4]. la composition nutritionnelle des mâles pourrait donc procurer un avantage pour les femelles cannibales.

4.1.2. l'hypothèse du rejet de partenaire

chez les animaux, les femelles sont souvent plus difficiles que les mâles lorsqu'elles

doivent choisir le futur père de leurs petits. puisque leurs opportunités de reproduction sont limitées et coûteuses, elles font bien de choisir un mâle de qualité. dans ce contexte, le cannibalisme sexuel précopulatoire peut servir de mécanisme de tri. les mâles de qualité inférieure sont directement mangés. chez *rabidosa rabida* par exemple, un mâle doit séduire une femelle avec des mouvements de pattes accompagnés de tapotements au sol. or les mâles en mauvaise santé produisent des signaux différents des mâles bien portants. les femelles étant capables de percevoir ces variations, l'issue de la danse nuptiale peut s'avérer fatale [5]. chez d'autres espèces, la première attaque peut aussi agir comme contrôle qualité : si le mâle survit à celle-ci, alors il a démontré sa valeur.

4.1.3. l'hypothèse du débordement agressif

les espèces concernées par le cannibalisme sexuel précopulatoire sont des prédateurs. les femelles les plus douées à la chasse pourraient donc être dotées d'un syndrome comportemental (on parle aussi de « personnalité », bien que le terme ne reflète pas la définition appliquée aux humains) qui les poussent à s'attaquer à tout invertébré qui ressemble de près ou de loin à un repas potentiel. ces femelles extrêmement agressives mettent en péril leur chance de trouver un partenaire et risquent de ne produire aucune progéniture. la persistance de ce genre de comportement au cours de l'évolution reste donc un mystère. bien que cette hypothèse ait fait l'objet d'un débat entre les spécialistes, elle a été démontrée chez la tarentule *lycosa hispanica*, où les femelles les plus agressives envers les mâles étaient aussi les meilleures chasseresses [6-9] (figure 2).



figure 2 - lycosa hispanica

auteur(s)/autrice(s) : enrique gilal licence : cc-by source : invertebrados de huesca

4.1.4. l'hypothèse du « traumatisme d'enfance »

les femelles sous-nourries en tant que juvéniles peuvent devenir des prédatrices moins sélectives. elles s'attaquent donc à toute proie potentielle, y compris aux mâles de leur propre espèce, par erreur. comme pour l'hypothèse précédente, les individus les plus agressifs compromettent leur descendance. l'araignée tigre *nephila plumipes* (figure 3) illustre ce phénomène, puisque les femelles les plus petites (les moins bien nourries durant leur croissance) sont les plus agressives et cannibalisent les mâles de manière non sélective [10].



figure 3 - l'araignée tigre nephila plumipes sur sa toile, avec un minuscule mâle en haut de l'image

auteur(s)/autrice(s) : stu's images licence : cc-by-sa source : wikimedia

mais que peuvent faire les mâles pour contrer ces attaques ? chez certaines espèces, ils ont développé des contre-adaptations permettant d'éviter une mort prématurée. premièrement, ils peuvent eux aussi activement sélectionner les femelles qui leur plaisent le plus – les moins dangereuses. les mâles capables de percevoir le danger se dirigeront donc vers une femelle bien nourrie (détectable par la structure de la toile et ses composés chimiques) ou en train de se nourrir. certains mâles apportent même avec eux un cadeau nuptial, une proie soigneusement emballée dans de la soie, qui occupera la femelle suffisamment longtemps pour pouvoir la féconder en toute sécurité [11].

deuxièmement, les mâles peuvent attendre qu'une femelle soit en pleine mue pour l'approcher. comme tous les arthropodes, les araignées ne peuvent croître sans changer de tégument. c'est au moment où elles émergent de leur ancienne cuticule qu'elles sont les plus vulnérables et moins promptes à l'attaque. ce phénomène a fait l'objet d'un rapport dans *scientific reports* pour l'espèce *argiope bruennichi* [12] (figure 4).

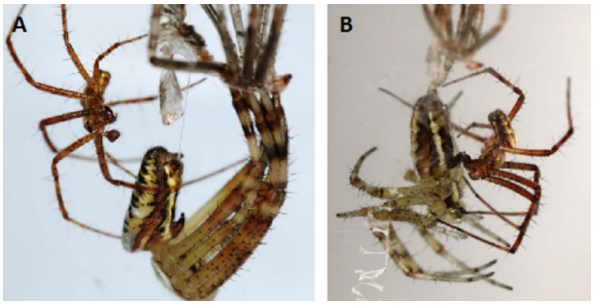


figure 4 - mâle d'argiope bruennichi copulant avec une femelle en mue
(a) approche alors que la femelle n'est pas encore complètement en dehors de son ancienne cuticule. (b) copulation avec la femelle encore faible après la mue.

auteur(s)/autrice(s) : uhl et coll., 2015 licence : cc-by source : scientific reports

finalement, certains mâles ont développé des stratégies plus complexes. chez *agelenopsis pennsylvanica*, le mâle s'approche précautionneusement de la femelle et la met dans un état de somnolence à travers des stimuli tactiles et chimiques. il peut ensuite la féconder sans risquer d'être dévoré [13].

4.2. le cannibalisme sexuel postcopulatoire



figure 5 - les larges pédipalpes d'un mâle d'oxyopes salticus

auteur(s)/autrice(s) : ryan kaldari licence : domaine public source : wikimedia

chez les araignées, la fécondation se passe par transfert indirect de sperme. les testicules des mâles se situent dans l'abdomen. le sperme est déposé sur une petite toile tissée à cette fin, puis ramassé par le mâle dans ses pédipalpes, deux appendices aux extrémités globuleuses qui entourent sa tête (figure 5). le mâle doit ensuite insérer ses pédipalpes l'un après l'autre dans les ouvertures génitales de la femelle. cette fécondation en deux coups rend le processus risqué pour le mâle qui se retrouve pour une durée prolongée à portée des chélicères de la femelle. cependant, cela permet à la femelle de s'accoupler avec plusieurs mâles dont les spermatozoïdes seront en concurrence. une fois que la copulation est initiée, les règles du jeu du cannibalisme sexuel changent. le mâle peut avoir avantage à être mangé si son gain reproducteur avec la femelle qui le mange excède ce qu'il aurait pu atteindre avec d'autres copulations.

chez certaines espèces, les risques encourus par un mâle en recherche d'une deuxième femelle sont tellement élevés qu'il a intérêt à tout donner avec la première qu'il trouve. par exemple chez les veuves noires à dos rouge (*latrodectus hasselti*), environ 80 % des mâles meurent entre deux femelles, gobés par un oiseau ou affamés [14]. il paraît donc avantageux pour les mâles de maximiser leurs bénéfices avec la première femelle qu'ils rencontrent, même si cela peut signifier un sacrifice ultime.

chez les espèces où le mâle est beaucoup plus petit que la femelle (ce qui est le cas chez de nombreuses araignées tisseuses), les mâles atteignent la maturité sexuelle plus rapidement que les femelles. si l'on fait l'hypothèse que la mortalité juvénile des mâles et des femelles est la même et que le sex-ratio est équilibré, il y a donc plus de mâles qui vivent jusqu'à l'âge adulte que de femelles. les mâles sont alors en compétition pour féconder le nombre limité de femelles disponibles et donner naissance à des descendants. en considérant ces facteurs, il semble d'autant plus avantageux pour le mâle d'investir toute son énergie dans une seule femelle. on parle alors de monogynie, puisqu'un mâle ne se reproduira qu'avec une seule femelle au cours de sa brève existence. la monogynie procure un avantage évolutif supérieur à la polygynie si les mâles qui s'y adonnent produisent un plus grand nombre de descendants que les mâles polygynes.



figure 6 - femelle de dolomedes tenebrosus avec un mâle mort encore attaché à elle par son pédipalpe
il empêche ainsi d'autres mâles d'accéder à la femelle et prolonge la durée de copulation.

auteur(s)/autrice(s) : schwartz et coll., 2013 licence : reproduit avec autorisation
source : biology letters

afin de maximiser les bénéfices de la monogynie, les araignées mâles peuvent soit monopoliser la femelle temporairement en augmentant la durée de copulation (et donc le nombre d'œufs fécondés), soit complètement empêcher la femelle de copuler avec d'autres mâles. certains mâles sacrifient leur vie pour augmenter la durée de copulation. chez *dolomedes tenebrosus*, le mâle meurt en plein accouplement et reste attaché à la femelle, son cadavre bloquant ainsi l'accès à ses rivaux potentiels pour un certain temps (figure 6).

chez la veuve noire à dos rouge, le mâle effectue une pirouette et expose son abdomen droit devant la bouche de sa partenaire. alors que celle-ci commence à dévorer le mâle, il contracte son abdomen pour éloigner ses organes vitaux de la femelle affamée et introduit ses deux pédipalpes dans l'abdomen de la femelle juste avant de rendre l'âme [15] (cette vidéo en anglais explique le phénomène en images). ce sacrifice lui assure le double du temps qu'il aurait eu s'il ne s'était pas offert à son énorme femelle.

les mâles d'*argiope aemula* adoptent une autre stratégie. ils résistent avec véhémence aux attaques de la femelle jusqu'à ce que le premier pédipalpe soit introduit, puis approchent la femelle une deuxième fois pour insérer le second [16]. durant la seconde insertion, le mâle ne montre plus aucun signe de résistance ; il sera le père de la majorité des petits de cette femelle. ces sacrifices ultimes sont la forme la plus extrême de cadeau nuptial.

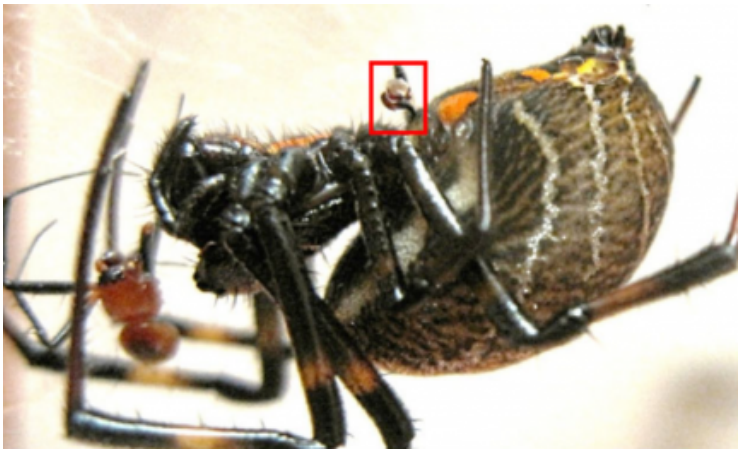


figure 7 - femelle de nephilengys malabarensis avec le pédipalpe d'un mâle coincé dans l'abdomen (voir encadré rouge), et le mâle à côté

auteur(s)/autrice(s) : li et coll., 2012 licence : reproduit avec autorisation
source : biology letters

chez d'autres araignées, les mâles ont évolué des mécanismes empêchant la femelle de copuler avec d'autres mâles. lorsque les pédipalpes chargés de sperme sont insérés dans la femelle, ils se détachent du mâle et restent dans les ouvertures génitales de la femelle, tel un bouchon servant de « ceinture de chasteté ». ce phénomène, observé chez *nephilengys malabarensis*, est appelé le phénomène d'eunuque. lorsque les mâles survivent à cette amputation, ils restent sur la toile de la femelle et s'assurent

d’éloigner d’autres prétendants (stratégie du « combat à mains nues », *gloves-off strategy* en anglais) [17-18] (figure 7).

dans les exemples ci-dessus, le mâle se sacrifie et obtient de nombreux petits, alors que la femelle bénéficie d’un repas gratuit. le cannibalisme sexuel postcopulatoire semble donc avantageux pour les deux partenaires.

pourtant, le conflit sexuel se poursuit. en se sacrifiant, le mâle empêche aussi la femelle de trouver d’autres partenaires qui pourraient procurer à ses petits une plus grande diversité génétique et plus de chances de survie dans un environnement imprévisible. les femelles peuvent cependant priver les mâles de leur monopole en les rejetant, en les tuant et en les mangeant (cannibalisme sexuel précopulatoire). certaines femelles sont même capables de stocker le sperme de plusieurs mâles et de l’utiliser à souhait pour féconder les œufs en développement. quelle sera la prochaine adaptation dans ce processus évolutif ?

5. des rôles inversés

chez une poignée d’espèces d’araignées et d’isopodes, le mâle n’est pas à la merci de sa partenaire. par exemple, chez *allocosa brasiliensis*, les rôles sont inversés : le mâle est plus gros et investit beaucoup d’énergie dans la reproduction. il creuse un terrier et aménage un nid, puis attend qu’une femelle se présente et décide si elle est digne de son œuvre architecturale. les femelles en mauvaise condition physique ou ayant déjà copulé sont souvent attaquées, voire dévorées [19].

6. conclusion

en résumé, le cannibalisme sexuel s’observe chez des espèces de prédateurs, la plupart étant des arthropodes. pour l’agresseur (souvent la femelle), il peut s’agir d’une stratégie adaptative ou non adaptative. pour la victime (souvent le mâle), ce phénomène ne peut être bénéfique que s’il y a fécondation, et si le gain reproductif est supérieur à celui qu’il aurait eu avec des partenaires supplémentaires. les coûts et les gains ne sont pas homogènes pour toutes les espèces concernées. pour mieux comprendre ce comportement, il faut donc étudier l’écologie de l’espèce de choix en détails.

7. références

1. polis, g. a. the evolution and dynamics of intraspecific predation. *annu. rev. ecol. syst.*12, 225–251 (1981).
2. barry, k. l. sexual deception in a cannibalistic mating system ? testing the femme fatale hypothesis. *proc. biol. sci.*282, 20141428 (2015).
3. pruitt, j. n. *et al.* precopulatory sexual cannibalism causes increase egg case production, hatching success, and female attractiveness to males. *ethology*120, 453–462 (2014).
4. schwartz, s. k., wagner, w. e. & hebets, e. a. males can benefit from sexual cannibalism facilitated by self-sacrifice. *curr. biol.*26, 2794–2799 (2016).
5. wilgers, d. j. & hebets, e. a. seismic signaling is crucial for female mate choice in a multimodal signaling wolf spider. *ethology*118, 387–397 (2012).
6. rabaneda-bueno, r., aguado, s., fernández-montraveta, c. & moya-laraño, j. does female personality determine mate choice through sexual cannibalism ? *ethology* 120, 238–248 (2014).

7. kralj-fišer, s. *et al.* mate choice and sexual size dimorphism, not personality, explain female aggression and sexual cannibalism in raft spiders. *anim. behav.*111, 49–55 (2016).
8. johnson, j. c. debates : challenging a recent challenge to the aggressive spillover hypothesis. *ethology*119, 811–813 (2013).
9. kralj-fišer, s., schneider, j. m. & kuntner, m. challenging the aggressive spillover hypothesis : is pre-copulatory sexual cannibalism a part of a behavioural syndrome ? *ethology*119, 615–623 (2013).
10. schneider, j. m. & elgar, m. a. sexual cannibalism in *nephila plumipes* as a consequence of female life history strategies. *j. evol. biol.*15, 84–91 (2002).
11. toft, s. & albo, m. j. the shield effect : nuptial gifts protect males against pre-copulatory sexual cannibalism. *biol. lett.*12, (2016).
12. uhl, g., zimmer, s. m., renner, d. & schneider, j. m. exploiting a moment of weakness : male spiders escape sexual cannibalism by copulating with moulting females. *sci. rep.*5, 16928 (2015).
13. becker, e., riechert, s. & singer, f. male induction of female quiescence/catalepsis during courtship in the spider, agelenopsis aperta. *behaviour*142, 57–70 (2005).
14. andrade, m. c. b. risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. *behav. ecol.*14, 531–538 (2003).
15. andrade, m. c. b. sexual selection for male sacrifice in the australian redback spider. *science (80-.).*271, 70–72 (1996).
16. sasaki, t. & iwahashi, o. sexual cannibalism in an orb-weaving spider argiope aemula. *anim. behav.*49, 1119–1121 (1995).
17. kuntner, m., agnarsson, i. & li, d. the eunuch phenomenon : adaptive evolution of genital emasculation in sexually dimorphic spiders. *biol. rev.*90, 279–296 (2015).
18. lee, q. q., oh, j., kralj-fiser, s., kuntner, m. & li, d. emasculation : gloves-off strategy enhances eunuch spider endurance. *biol. lett.*8, 733–735 (2012).
19. aisenberg, a., costa, f. g. & gonzález, m. male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *biol. j. linn. soc.*103, 68–75 (2011).

CRÉDITS

AUTEUR(S)/AUTRICE(S)

mehdi khadraoui

biologiste de l’évolution formé aux universités de lausanne, de groningen et de munich. il se lance actuellement dans une carrière en médiation scientifique au laboratoire européen de biologie moléculaire à heidelberg.

MISE EN LIGNE

pascal combemorel

agrégé de svt, il est le responsable éditorial du site planet-vie depuis septembre 2016.

LICENCE DU TEXTE DE L'ARTICLE



creative commons - attribution - pas d'utilisation commerciale - partage dans les mêmes conditions