

Hypertélie : mimétisme, signaux sexuels ou moyens de défense. Un dilemme chez les insectes : vrai ou faux concept ?

Pierre JOLIVET

67, boulevard Soult, f-75012 Paris
timarcha@club-internet.fr

Résumé. – Le concept d'hypertélie, un concept non-darwinien, a été principalement évoqué par Lucien Cuénot et René Jeannel en France, en même temps que par certains lamarckiens têtus au milieu du siècle dernier. Cela peut être défini comme étant le développement excessif de certains organes, en taille et complexité, parmi certaines espèces, le plus souvent chez les mâles. C'est en quelque sorte une exagération de ce que l'on nommait l'orthogénèse, poussant le développement de certains organes (cornes, bois, défenses, pattes, genitalia, etc.) jusqu'à une certaine monstruosité. Un tel concept reste totalement ignoré de la littérature anglo-saxonne et, à mon avis, à bon escient. On peut fort bien considérer les organes dits hypertéliques comme étant le résultat d'une sélection darwinienne normale et faire partie de la biodiversité. Ces organes sont souvent utiles ou tout au moins inoffensifs, et la meilleure preuve c'est que ces animaux survivent, se reproduisent et ne semblent nullement gênés. Les cornes des Coléoptères leur servent pour se battre, défendre leur femelle ou leur plante-hôte, les longues pattes crochues des *Sagra* les aident lors de l'accouplement et leur permettent de s'accrocher aux tiges, les expansions thoraciques des Membracides et de certains Curculionides les aident au camouflage, l'aplatissement extrême des *Mormolyce* et des *Cosyphus* leur permet de se glisser sous les écorces. Tous ces insectes, y compris, ceux dotés d'un aedeagus énorme ou possédant des spermatozoïdes gigantesques, souvent utilisé en tant que bouchon génital, se reproduisent et n'en semblent pas gênés. Hypertélie ? Non, disent les anglophones, seulement allométrie et pour eux un organe non adaptatif reste un organe non compris, ou tout au moins un organe qui était adaptatif et dont l'environnement a changé.

Summary. – The concept of hypertely, a non-Darwinian concept, has been mainly developed by Lucien Cuénot and René Jeannel in France, together with certain stubborn lamarckians of the middle of the last century. It can be defined as an excessive development of certain organs, in size and complexity, among certain species, mostly among males. It is so considered as an exaggeration of what is named orthogenesis, pushing the development of certain organs (horns, tusks, antlers, legs, etc.) up to a certain monstruosity. Such concept is totally ignored outside of France and to me rightly. The so-called hypertelic organs are the result of a normal Darwinian selection and part of the biodiversity. They are often useful or at least harmless, and the best proof is that the animals endowed with them survive, multiply and do not seem to be ill at ease with them. Beetle horns help the males when fighting over access to females, long legs of *Sagrines* help them, when mating, but also to clutch on the stems, thoracic extensions among the Membracidae or certain Curculionidae can help in camouflage and, in all cases, the insects survive and reproduce. The extreme flattening of the *Mormolyce* in Indonesia allow them to hide under loose pieces of bark during the day, as well as the *Cosyphus*, aberrant Tenebrionids, can easily slide under the bark of Acacia trees in the Sudan. Mimetism and camouflage are not hypertely, and, even sometimes pushed to the extreme perfection, they really protect the animal against his predators. The concept of hypertely is now abandoned for that of allometry, a differential growing. A non-adaptive organ is an organ not understood, or at least an organ which was adaptive, before some change occurred in the environment.

Introduction

SÉGUY [1967] définit l'hypertélie « au-delà des bornes de l'utile ». GORDH & HEADRICK [2001] donne la définition équivalente : « beyond the bounds of the useful ». Le Larousse écrit : « développement excessif de certains organes, en taille et en complexité, chez certaines espèces, en partie chez les mâles » ; il donne comme exemple les défenses recourbées en dedans du Mammouth. Les Anglo-saxons ne citent pas le mot dans leurs dictionnaires et ne semblent pas s'en préoccuper

oultre mesure. Le vocable manque même dans l'*Oxford Dictionary of Biology* [HINE & MARTIN, 2004]. Pour les anglophones, tout organe a une utilité résultant de l'élimination du moins apte. Le résultat ne peut qu'être bon, parce que pour eux un caractère non adaptatif est un caractère non compris. Le soi-disant finalisme des Anglais n'a pas d'autre source.

En réalité, les cornes des Scarabéides, les mandibules des Lucanides, peuvent sembler parfois démesurées ; elles leur servent à se défendre et à se battre entre mâles, les vainqueurs

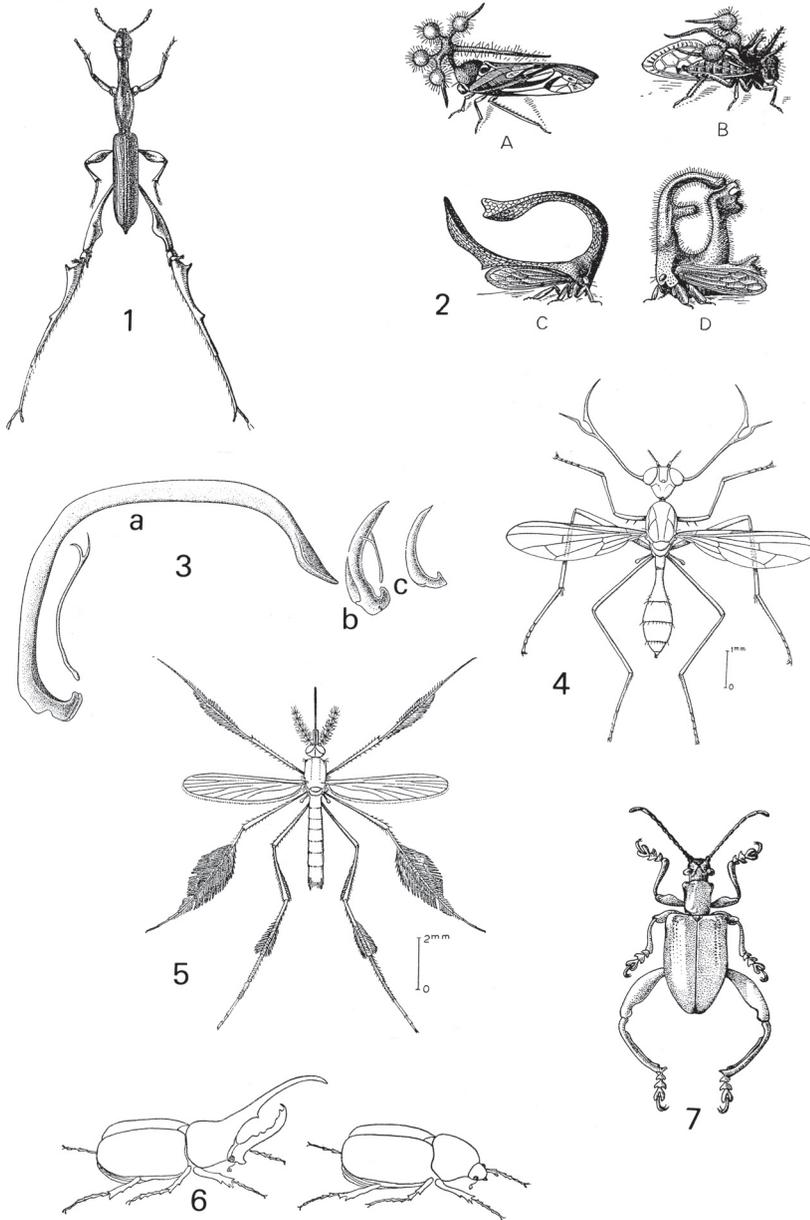
étant souvent les mieux armés; les prolongements thoraciques des Membracides peuvent parfois sembler anarchiques (*Figure 2*) mais ils servent souvent à se camoufler; la corne des *Cranopoeus* (Curculionides) est mimétique; le développement excessif de certains organes (antennes, pattes) des insectes des cavernes compense la perte des yeux et la pseudophysogastrie, plus difficile à interpréter, augmente l'isolation de l'abdomen contre le milieu ambiant; le long rostre des Brentides et leur forme allongée est utile pour le creusement de leurs tunnels; les pattes démesurées de certains Charançons, Brentides (*Calodromus*, *Figure 1*), Cérambycides (*Acrocinus*, *Figure 9*), Eumolpines (*Arsoa*), les grosses cuisses des Sagrines (*Figure 7*), servent à l'agrippement; la corne sternale de certains *Doryphora* [EBERHARDT, 1981] leur sert pour combattre entre mâles (*Figure 10*) ou défendre la plante-hôte, etc. Il est évident aussi que les fosses sensorielles des abdomens de beaucoup de Coléoptères comme les Chrysomélides ou les Ténébrionides, ont leur utilité (hygrométrie, sexualité) et ne sont pas des cas d'hypertélie. Les exemples sont multiples de ces organes démesurés, dits hypertéliques, qui servent à quelque chose. Alors, l'hypertélie existe-t-elle réellement? Nous verrons ci-dessous ce qu'il faut en penser.

Discussion

Pour Frédéric Thomas (comm. pers.), le peu d'enthousiasme et la méconnaissance même du concept par les Anglo-saxons, viennent surtout de leur culture évolutionniste très poussée, faisant de l'hypertélie peut-être une erreur mais avant tout d'interprétation, car le trait *a priori* extravagant, n'est pas si exagéré que cela. Pour les Anglo-saxons donc, le phénomène est cohérent par rapport à sa fonction: sélection sexuelle, mimétisme, autodéfense, agrippement, logement, etc. Ceux qui le voient comme exagéré sont aussi ceux qui le regardent de façon erronée. Il faut se référer à des manuels français anciens pour y trouver le terme et une interprétation le plus souvent négative [CUÉNOT, 1925, 1932, 1941; JEANNEL, 1950]. CUÉNOT dans *L'Espèce* [1936] n'en parle pas mais dans la *Genèse des Espèces Animales* [1932], il en discute longuement. Je cite son texte: « Quant à l'orthogénèse progressive, il y a trois voies ouvertes devant elles: elle peut s'arrêter, elle peut devenir régressive, ou bien elle peut se continuer jusqu'à l'absurde, le nuisible même, et donner ce qu'on appelle des *hypermorphies* ou *hypertélies* [...] (par opposition à l'eutélie ou

eumorphie du type bien équilibré): par exemple les défenses recourbées du Mammouth, les bois excessifs [...] de certains Cervidés, les canines en sabre des Félins du rameau des *Machairodus*, l'armure dermique exagérée des Stégosauriens, les cloisons inutilement persillées des Ammonites, les énormes piquants pyriformes de certains oursins Cidarides, etc. Nous verrons plus loin que le développement d'ornements extravagants semble précéder de peu l'extinction des espèces hypertéliques; en fait, ce sont les formes simples, peu compliquées, de dimensions modestes, qui persistent de préférence aux géantes ». CUÉNOT considère les défenses recourbées du Babirusa, les grandes cornes céphaliques et prothoraciques de certains Coléoptères mâles, les pattes postérieures avec élargissement foliacé, chez des Hémiptères d'Amérique tropicale, comme *Anisocelis phyllopus*, les appendices excentriques portés par le prothorax des Membracides néotropicaux, les épées des Poissons-scies (*Pristis*) et de l'Espadon (*Xiphias*), comme étant tous des organes hypertéliques. Pour CUÉNOT, les cas d'hypertélie montrent que le principe moteur de l'évolution est tout autre que l'utilité invoquée par Lamarck et Darwin. C'est là toute la différence entre l'interprétation anglo-saxonne et l'interprétation de l'ancienne école française. En réalité, pour les darwinistes, tout a une fonction, même si elle n'est pas encore comprise. Au fur et à mesure que l'on comprend mieux les fonctions cachées des organes, on peut expliquer ces hypertélies. Par exemple, la dent allongée du Narval est à présent comprise comme un organe extrêmement innervé servant à détecter les proies; elle doit aussi avoir un rôle sexuel chez le mâle, puisqu'elle manque à la femelle. Il est aussi certain que les expansions thoraciques des Membracides ont non seulement un rôle de camouflage, mais certainement aussi un rôle dans la sélection sexuelle et probablement aussi un rôle de palpation. Les organes dits exagérés, c'est-à-dire les énormes piquants des oursins Cidarides, ont certainement une fonction de défense, de locomotion ou autre. Dans son ouvrage avec Andrée TÉTRY [1951], CUÉNOT reprend le thème de l'hypertélie avec notamment l'armure des Stégosauriens, qui en réalité, était une protection et un système de défense, les mandibules des Lucanes, les pattes démesurées des Tipules, chères à Rabaud, les ailes allongées et réduites des Némoptérides (*Figure 8*), les longues pattes des *Acrocinus*, le casque du Calao, les antennes exagérées, selon lui, de certains Cérambycides, etc. On sait que tout cela marche, a une fonction que l'on découvre petit à petit. Le casque des

Hypertélie : mimétisme, signaux sexuels ou moyens de défense.
 Un dilemme chez les insectes : vrai ou faux concept ?



Figures 1 à 7. – 1) *Calodromus mellyi* Guérin (Coleoptera Brenthidae) du Tonkin [d'après GRASSÉ, 1949]. 2) Homoptères Membracidae d'Amérique tropicale [d'après GRASSÉ, 1951] : a) *Bocydium*; b) *Cyphonia*; c et d) *Spongophorus*. 3) Aedeagus de divers *Monoxia* (Coleoptera Galerucinae) des USA [d'après JOLIVET, 1957-1959] : a) *M. puncticollis* Say; b) *M. debilis* LeConte; c) *M. sordida* LeConte. 4) *Phytalmia cervicornis* Gerstaecker, mâle (Diptera Phytalmiidae) de Nouvelle-Guinée [d'après GRASSÉ, 1951]. 5) *Sebethes longipes* Fabricius, mâle (Diptera Culicidae) d'Amérique méridionale [d'après GRASSÉ, 1951]. 6) *Dynastes hercules* (L.) mâle et femelle (Coleoptera Dynastinae) d'Amérique tropicale [d'après PAULIAN, 1935]. 7) *Sagra femorata* Drury (Coleoptera Chrysomelidae: Sagrainae) de Thaïlande [d'après JOLIVET & VERMA, 2002].

Casoars par exemple sert de caisse de résonance et a des fonctions encore peu connues qu'on étudie par comparaison avec divers Dinosaures à crêtes. Les casques rembourrés de certains Dinosaures ne sont pas hypertéliques : ils servaient à combattre, à se protéger la tête et sans doute aussi, dans certains cas, de caisse de résonance. Cependant, dans leur dernier livre, CUÉNOT & TÉTRY [1951] reprennent le thème de l'allométrie pour l'orthogénèse et pour ce qu'ils nomment l'hypertélie. Il est évident que l'extraordinaire morphologie des espèces du genre *Diatelium* (Coleoptera Scaphidiidae), où le prothorax est démesurément allongé, peut surprendre; les Scaphidiidae, voisins des Staphylinidae, vivent dans le bois pourri et mangent des champignons. On ne voit guère en quoi cette morphologie peut leur être utile, mais il y a très probablement une fonction cachée. En tout cas, cette structure allongée ne leur nuit en rien et, peut-être même, leur sert à se faufiler dans les fissures des champignons. Le cas des Tipules qu'on verra plus loin, nous montre bien qu'il faut parfois du temps pour trouver une utilité à une structure qui nous semble *a priori* extravagante.

CUÉNOT [1941] distingue même une catégorie qu'il considère inutile, l'atélie : des organes non indispensables, comme le siphon de la Nèpe (là, il rejoint Rabaud) ou vestigiaux, comme l'appendice ou la troisième paupière humaine, la coquille rudimentaire des Limaces, l'œil pinéal des Reptiles, mais ces organes sont tous des vestiges d'un état ancestral où le mode de vie et l'environnement était différent. Ce n'est donc pas une erreur de l'évolution mais les restes d'une adaptation passée qui n'ont pas été éliminés. Pour CUÉNOT [1925], l'hypertélie était beaucoup plus une dysharmonie, une erreur de l'évolution, qu'un progrès. Certains de ses arguments à cette époque ne tiennent pas : il prétend que la parure des oiseaux de paradis rendent parfois le vol impossible; on se rend compte qu'il ne les a jamais vu voler le matin à la cime des arbres en Nouvelle-Guinée; je me souviens encore de leur croassement disharmonieux et de leur agitation, très tôt le matin, à Bayer River, près de Mont Hagen, à plus de 20 mètres d'altitude. L'atélie est un concept absurde et l'hypertélie un concept périmé.

GRASSÉ [1942] lui-même dans son cours sur l'évolution envisageait aussi, discutant de la loi d'allométrie de HUXLEY [1931], la possibilité d'une orthogénèse hypertélique concernant les organes jouissant d'une certaine indépendance comme les cornes des Cervidés, des Titanothères, les canines des *Machairodus* ou des *Smilodon*. Il distingue

cette hypertélie d'une orthogénèse harmonieuse, comme avec les Équidés et les Camélidés. En réalité, GRASSÉ a déjà, à cette époque, fort bien compris le rôle de l'allométrie dans le processus.

GOULD [1977] discute au sujet des bois des Cerfs d'Irlande (*Megaceros giganteus*) et, avec Julian Huxley (le promoteur de la croissance relative ou allométrie), il conclut à une forte corrélation positive entre la taille des bois et celle du corps du Cervidé. Si la sélection naturelle, écrit-il, favorise un grand cerf, donc des bois relativement plus importants apparaîtront. Ces résultats coordonnés n'ont pour lui aucune signification particulière. Cependant, les grandes cornes confèrent aux Cervidés un haut statut et l'accès aux femelles et, dans le cas du Cerf irlandais, ces ornements étaient probablement utilisés plus comme présentation que comme outil de combat. Les Cerfs ont disparu en Irlande non à cause de leurs grandes cornes mais bien à cause du changement de climat. Dans aucun de ses livres, GOULD ne prononce ce mot hypertélie [2002]. Les organes de la tête ou cornes sont aussi utilisés chez les insectes, dont les Scarabéides, pour le combat, la possession des femelles, et influencent certainement leur choix (Figure 6). Cela n'est pas de l'hypertélie. Déjà Haeckel voyait un lien avec l'hétérochronie du développement, c'est-à-dire en quelque sorte avec ce qu'on a appelé plus tard la croissance relative. Pour GOULD, les allométries positives des cornes et des bois sont des régularisations de la fonction biologique et sont donc positives.

Tous les auteurs modernes [MOCZEK, 1998; KAWANO, 1995; KODRIC-BROWN *et al.*, 2006; EMLÉN, 1994, 1996, 1997, 2000a et b; NIJHOUT & EMLÉN, 1998; EMLÉN & NIJHOUT, 1999, 2000; STERN & EMLÉN, 1999; MOCZEK & EMLÉN, 2000; EMLÉN & ALLEN, 2004; EMLÉN *et al.*, 2005, 2006; EBERHARDT, 1980] voient dans la soi-disant hypertélie des cornes des Scarabéides une allométrie, due parfois à une influence hormonale ou à la différence de nourriture. EMLÉN [2000] souligne que, lors de ces croissances relatives, les cornes peuvent croître aux dépens des autres parties du corps. Selon les espèces, de grosses cornes peuvent entraîner des yeux plus petits, des ailes ou des antennes réduites. La réduction des yeux chez les mâles avec les longues cornes résulte de réductions dans le nombre d'ommatidies de l'œil composé [EMLÉN, 2000b]. On peut voir ainsi quelles contraintes peuvent entraîner les corrélations entre les différentes parties du corps de l'insecte [NIJHOUT ET EMLÉN, 1998]. On constate ainsi l'interdépendance de ces allométries

chez les *Onthophagus* et voisins. Pour MOCZEK (1998), les individus sont capables d'exprimer des morphologies différentes, des phénotypies, en réponse aux conditions environnementales durant le développement. Pour KAWANO [1995], qui a travaillé sur divers genres de Scarabaeïdes d'Asie et d'Amérique, les cornes céphaliques et thoraciques des mâles montrent une allométrie positive tandis que les ailes sont négativement allométriques. Il y a donc toujours corrélation entre les différents organes. Pour KODRIC-BROWN *et al.* [2006], les traits mâles exagérés, ce qu'on appelait autrefois hypertélie, ont évolué sous sélection sexuelle et cela inclut les ornements pour attirer les femelles et les armes pour repousser les rivaux. Ornements et armes augmentent disproportionnellement avec la taille. Pour ces auteurs, ces changements augmentent l'efficacité et sont positifs. Pour MOCZEK & EMLEN [2000], le dimorphisme pour la taille des cornes chez *Onthophagus taurus* modifie le comportement des individus. C'est un peu comme pour les castes, chez les Termites et les Fourmis, entre ouvriers et soldats. Les mâles excédant une taille critique développent une paire de cornes longues et courbées sur leur tête et ceux qui sont au-dessous de cette taille critique sont sans cornes [MOCZEK & EMLEN, 1999]. L'expression de ces phénotypes alternatifs semblerait dépendre en partie, comme chez les insectes sociaux, de la qualité de la nourriture. Nous verrons plus loin que rien n'est clair sur ce point [EMLEN, 1994, 1996, 1997]. Peut-on voir aussi comme hypertélie les organes mâles monstrueux de certains Coléoptères : il y a des Scarabaeïdes, mais aussi des Chrysomélides, avec certaines espèces dites « anormales » avec des organes géants. BALFOUR BROWNE [1958], parlant de l'aedeagus d'*Hydrochus interruptus*, un Coléoptère aquatique anglais, le trouve si complexe qu'il doute même qu'il ait une fonction sexuelle. Chez les Chrysomélides Galérucines américains du genre *Monoxia*, il y a des aedeagus « normaux » comme chez *M. sordida* et *M. debilis* et un énorme organe chez *M. puncticollis* [JOLIVET, 1957-1959] (Figure 3). Comment la copulation peut-elle se passer avec sa très petite femelle ? Cela marche pourtant, car le Coléoptère se reproduit. On discute encore de l'utilité de certains spermatozoïdes énormes, comme chez les Alticinae [VIRKKI & BRUCK, 1994] et les *Drosophila* [SYRACUSE UNIVERSITY, 2006] et dont le rôle de bouchon vaginal semble efficace. Il semble que les mâles des *Drosophiles*, qui ont développé ce long sperme, selon une autre interprétation, aient une chance accrue de fertiliser avec succès les œufs des

femelles ; le sperme de *Drosophila bifurca* peut atteindre six centimètres, c'est-à-dire vingt fois la longueur du mâle (en comparant avec un humain de 1,90 m, son sperme atteindrait 40 mètres !) ; on pense que ces femelles de *Drosophile* ont évolué de plus longs conduits génitaux pour favoriser ces longs spermatozoïdes : en conséquence, ces femelles auraient évolué de telle sorte que le long sperme soit plus efficace. Des études approfondies ont été faites sur les genitalia des insectes [EBERHARD, 1985, 1996 ; SCHILTHUIZEN, 2003], leur anomalies et leur fonctionnement. Il y a aussi chez les Vertébrés des genitalia dits aberrants, à crochets, comme chez les serpents, mais leur utilité est souvent la simple fixation. Il y a aussi le phénomène de ce que j'ai appelé la « copulation inversée » chez certains Coléoptères et Lépidoptères [JOLIVET, 2004] : là, la complexité des organes impliqués est extrême et frise ce que Cuénot nommait l'hypertélie, mais cela marche parfaitement. Chez les insectes aussi, comme chez *Callosobruchus maculatus* (Bruchidae), les épines sur le pénis perforent la paroi de l'appareil génital femelle et cela cause un conflit mâle-femelle, mais cela semble aussi être un caractère exagéré [CRUDGINGTON & SIVA-JOTHY, 2000 ; EADY *et al.*, 2006]. L'est-il réellement ? On peut y voir une adaptation entre espèces ou variétés pour la sélection, la clé et la serrure de Dufour. Les explications alambiquées des auteurs reconnaissent que l'interprétation des expériences de multi-copulation de la femelle sur sa longévité restent fort complexes. La copulation traumatique des *Cimex* et de quelques autres familles de Punaises pourrait sembler aussi être un processus inutile, une erreur de l'évolution [CARAYON, 1977], mais cela marche très bien aussi : le mâle introduit, chez les *Cimex*, son pénis, non dans le vagin, mais dans un organe en poche, l'organe de Ribaga, qui a son orifice sur la surface du quatrième segment abdominal [Carayon *in* USINGER, 1966]. Diverses interprétations ont été émises pour expliquer ce comportement car les copulations entre mâles sont fréquentes. À quoi sert cette pénétration de sperme dans l'organisme d'un autre mâle ? On a suggéré que ces différents spermatozoïdes pouvaient fertiliser une femelle et augmenter la diversité. En réalité, aucune explication ne semble présentement pleinement satisfaisante.

Pour FUTUYMA [1986] et FUTUYMA & SLATKIN [1983], des changements progressifs dans l'environnement imposent une pression pour des changements stables. Donc pour ces auteurs le problème d'organes exagérés produits pendant l'orthogénèse ne se pose aucunement.

Quand une lignée entre dans une zone adaptative nouvelle, elle n'a pas forcément tous les traits nécessaires à son développement optimal. Donc à ce moment, la lignée entre dans la sélection vers son optimum. Pour FUTUYMA, l'accroissement de la corne de certains Titanothères n'a rien d'hypertélique, mais au contraire ce phénomène montre un accroissement progressif en taille et une allométrie positive de cette corne.

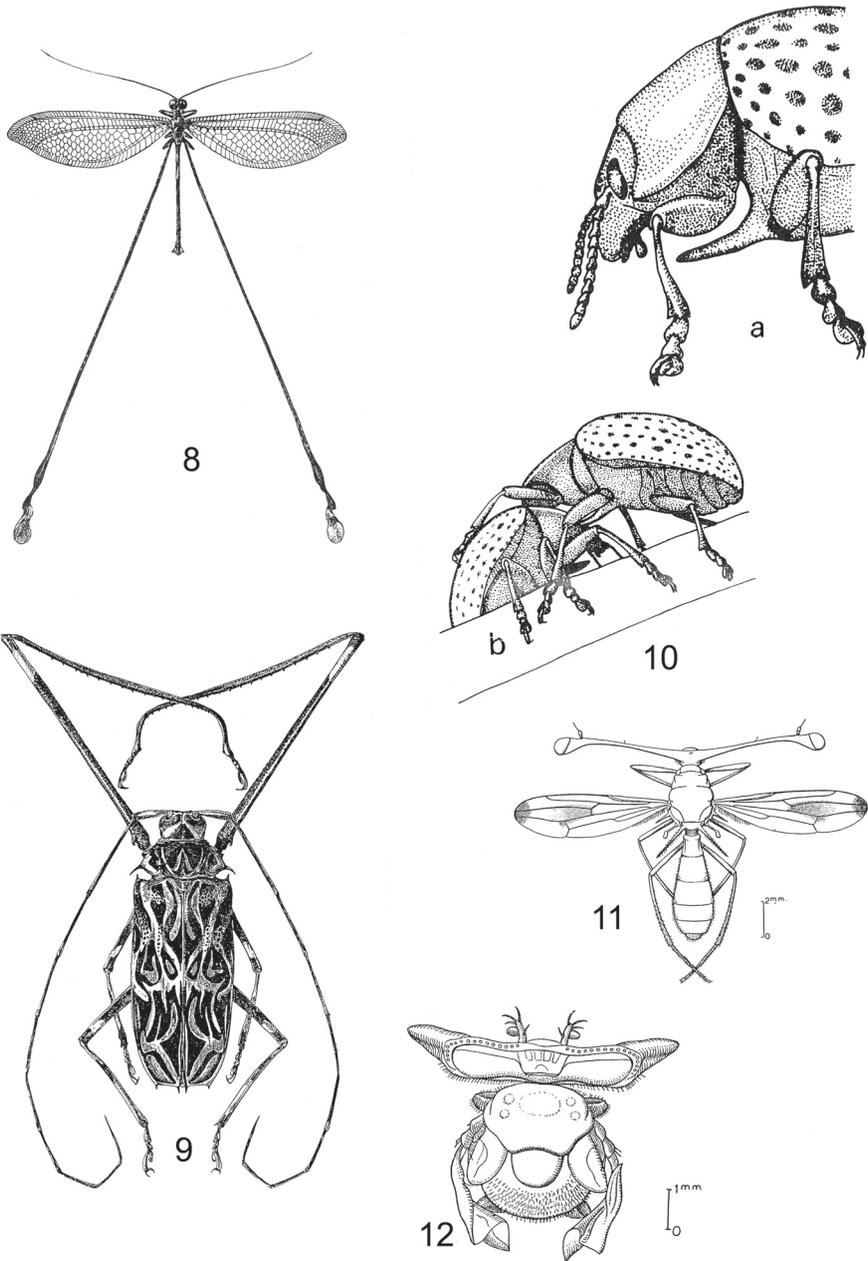
MAYR [2001] rejette tout bonnement le principe de l'orthogénèse, les tendances linéaires de l'évolution. Pour lui, le vocable hypertélie n'a aucune signification. C'est pratiquement ce qui se passe avec GOULD [2002]. HUXLEY [1932] se repose entièrement sur l'allométrie.

JEANNEL, lui lamarckiste militant, écrivait en 1950 que « la meilleure preuve qu'aucun but d'utilité n'est assigné à l'évolution est que ces réactions aux facteurs du milieu, irréversibles et soumises pendant une longue durée aux mêmes influences, arrivent à produire des caractères non seulement inutiles, mais même souvent nuisibles. Toutes les hypertélies d'organes connues sont toujours des monstruosité qui apparaissent chez de très vieilles lignées et annoncent leur extinction prochaine. On cite toujours celles qui ont été relevées chez les Vertébrés. Les insectes en fournissent aussi de très nombreux exemples, comme l'allongement démesuré des pattes antérieures de l'*Acrocicnus longimanus*, ou celui du cou de certains Charançons (*Cycnotrachelus*), les pattes antérieures démesurées d'un Eumolpîne de Madagascar, *Arsoa longimana* Fairmaire et d'une espèce voisine, *Arsoa aranea*, le développement excessif de l'ornementation thoracique des certains Homoptères, l'ultra-évolution des Coléoptères cavernicoles. ». Comme on le voit, Jeannel rejoint Cuénot : pour lui l'hypertélie existe et elle crée des organes démesurés, parfaitement inutiles. Il faut dire que si Jeannel était un lamarckiste déclaré, on peut considérer Grassé et Cuénot comme étant des crypto-lamarckistes. Il y en eut bien d'autres, en France, à l'époque comme Hovasse, Vandél, Wintrebert. Il est vrai que Darwin étant anglais et on le lui pardonnait difficilement.

On raconte que Rabaud coupait les pattes des Tipules et prétendait que ces Diptères marchaient mieux avec de courtes pattes. Ce qu'il ignorait et qu'on a découvert plus tard, c'est que le balancement rythmique sur leurs longues pattes permettait aux Tipulidés de se poser impunément sur les toiles d'araignées. De nombreux Cérambycides, comme par exemple, *Acalolepta artensis* en Nouvelle-Calédonie, ont des antennes démesurées, deux ou trois fois la longueur du

corps. Rabaud eut pu les leur couper, mais je doute que l'insecte mutilé réagisse normalement ; un de mes collègues au Venezuela mutilait les antennes des Triatomides pour les reconnaître, sans réaliser que cela modifiait leur comportement. Il est évident que ces antennes fonctionnent et que leur longueur augmente leur perception et leur sensibilité. Les antennogrammes sont là pour le prouver. Le siphon, dit exagéré, de certaines Nèpes exotiques a certainement une raison d'être dans certaines mares tropicales. Et si réellement (?), Rabaud enlevait les vessies nataatoires des poissons, pour prouver que cela ne servait à rien, c'était de l'inconscience. Cuénot, lui-même, évoque en 1941 « les pattes démesurées des Tipules », le gigantisme, les migrations compliquées de certains parasites, comme la Douve du foie, les yeux surnuméraires des Chitons, etc. Les parasites compensent ce risque par une énorme fécondité. Il est aussi évident que la fonction des yeux pédonculés des Diptères Diopsidae (*Figure 11*) en Afrique, portant souvent de petites antennes, celle des cornes céphaliques des Phylalmiidae (*Figure 4*), les formes étranges des Platystomidae (*Figure 12*), et de certains Culicidés, comme le *Sebethes longipes* américain, aux pattes foliacées (*Figure 5*), sont difficiles à interpréter ; elles doivent cependant avoir une fonction, car cela marche : ces mouches se reproduisent et elles survivent ; les Diopsides sont extrêmement nombreuses en Afrique le long des points d'eau et ne sont pas près de s'éteindre. EMLEN & NIJHOUT [2000] citent comme « morphologies exagérées » un Lucanide (*Cyclommatus imperator*), trois Scarabaeïdes (*Dynastes neptunus*, *Golofa porteri* et *Enema pan*), une Fourmi soldat (*Pheidole tepicana*), un Cérambycide (*Acrocicnus longimanus*), un Hémiptère Coréide (*Acanthocephala declivis*), un Diopside (*Cyrtodiopsis whitei*) et les pattes exagérées de *Sagra papuana*, un Chrysomélide. Pour EMLEN *et al.* [2005], ces traits morphologiques dits « exagérés » montrent des relations linéaires, c'est-à-dire une allométrie qui pousse à ces développements hors normes, et dont l'utilité reste incontestable. Pour STERN & EMLEN [1999] et EMLEN & NIJHOUT [1999], les hormones seraient en partie les messagers de ces coordinations de taille, c'est-à-dire de l'allométrie. On voit que le rôle respectif de la nourriture [EMLEN, 1997], de l'environnement, des hormones dans cette croissance relative n'est pas encore pleinement compris malgré les belles recherches de ces spécialistes. Ce qui reste c'est qu'une coordination est maintenue, tant dans les cas de gigantisme que de nanisme, entre tous ces organes.

Hypertélie : mimétisme, signaux sexuels ou moyens de défense.
 Un dilemme chez les insectes : vrai ou faux concept ?



Figures 8 à 12. – 8) *Nemopistha imperatrix* Westwood (Planipennes) d'Afrique équatoriale [d'après CUÉNOT & TÉTRY, 1951]. 9) *Acrocinus longimanus* L. (Coleoptera Cerambycidae) de Guyane et d'Amérique centrale [d'après GRASSÉ, 1949]. 10) *Doryphora* sp. (Coleoptera Chrysomelidae Chrysomelinae) de Colombie [d'après EBERHARD, 1980] : a) un Coléoptère avec sa corne sternale; b) bataille entre mâles utilisant la corne. 11) *Diopsis tenuipes* Westwood (Diptera Diopsidae) d'Afrique tropicale [d'après GRASSÉ, 1951]. 12) *Asyntona tetyroides* Walker (Diptera Platystomidae) [d'après GRASSÉ, 1951].

Les Membracides américains, aux prolongements thoraciques excentriques et variés, survivent, se multiplient et ne montrent aucun signe d'extinction. Leurs arborescences semblent avoir un pouvoir de camouflage et sans doute une fonction, encore ignorée. Il est évident que ce que Jeannel considère comme hypertélique, les adaptations des Coléoptères de cavernes, ont un but et sont parfaitement efficaces pour la survivance dans le noir absolu et l'humidité maximum : les longues pattes et les longues antennes sont des organes tactiles compensant la perte des yeux, la pseudo-physogastrie joue un rôle isolant et protecteur pour l'abdomen. Les *Sagra* aux longues pattes, les *Acrocinus* s'attachent solidement aux tiges et aux troncs. Leurs pattes et leurs tarses sont 100 % efficaces dans ce rôle sur le terrain. Il est difficile de les détacher et j'ai pu m'en rendre compte à plusieurs reprises au Nicaragua pour *Acrocinus* et au Burkina-Fasso pour les *Sagra*. Les pattes antérieures démesurées des *Arsoa* malgaches (Eumolpinae) doivent avoir une fonction d'accrochage. Peut-être chez les mâles, facilitent-elles l'accouplement ? Tous ces genres sont parfaitement adaptés à leur milieu et ne sont pas près de s'éteindre. Chez les Curculionides *Cranopoeus*, en Nouvelle-Calédonie, le Coléoptère présente une étrange et relativement énorme corne prothoracique. Cela ne l'empêche pas de s'envoler brutalement s'il est dérangé, après un long essai d'immobilité. Sa corne lui donne un aspect de graine et ne met nullement sa vie en danger. Il est évident que le long cou de certains Curculionides leur sert à percer les tiges ou les graines, comme certains Carabiques utilisent leur forme allongée pour pénétrer dans les coquilles des escargots. Est-ce cela de l'hypertélie ? Quand à l'homochromie ou le mimétisme poussés à la perfection (copie de la feuille chez le papillon *Kallima* ou la Phyllie, avec fausses moisissures, fausses nervures, fausses morsures, copie du lichen chez certaines Mantes et Phasmes d'Amérique centrale, copie et attitude du serpent, les *Bothrops*, chez certains Sphingides américains, copie d'excréments d'oiseaux chez certaines chenilles ou Curculionides américains, copie et attitude des *Pepsis*, Hyménoptères piqueurs, chez diverses sauterelles Tettigonides sud-américaines, dont *Scaphura nigra*, etc.), est-ce que tout cela est de l'hypertélie ou bien le résultat d'une parfaite évolution ? Quant au rôle des faux yeux, il semble fort efficace dans le cas des *Caligo* lorsqu'ils se retournent en vol pour détourner, ne fut-ce qu'un instant, l'intérêt des oiseaux. Réflexe, peut-être, mais le résultat est positif.

Les cornes démesurées, celles variables (croissance relative de HUXLEY [1932], TEISSIER [1934], puis PAULIAN [1935], pour les Scarabéides) de certains Coléoptères leur servent pour combattre. Il y a même des cas chez les Chrysomélides avec la corne sternale des *Doryphora*. On peut ne pas voir d'hypertélie dans ces phénomènes et seulement une évolution positive vers un mécanisme d'autodéfense et de sélection sexuelle. Il y a beaucoup d'insectes aplatis vivant sous les écorces. À vrai dire, ils appartiennent chez les Coléoptères à différentes familles : Carabidae (*Mormolyce*), Tenebrionidae (*Cosyphus*), etc. Il s'agit d'une adaptation bénéfique à l'insecte. Personne n'en doute mais de là à voir de l'hypertélie chez le gros *Mormolyce phyllodes*, il n'y a pas qu'un pas. Cependant au point de vue fonctionnel, cela marche, c'est positif et tant que les forêts tropicales sont respectées et qu'il y a encore des troncs abattus et de l'écorce, l'insecte ne semble aucunement souffrir de sa morphologie particulière. Si la forêt indonésienne disparaît, le *Mormolyce* s'effacera avec elle de la biodiversité. Il est efficace mais il est arrivé à un point où, ultra-spécialisé, il ne peut survivre au changement environnemental. La « marche de l'évolution », pour reprendre une expression de Jeannel, n'a pas fait de faute et n'a pas éliminé ce qui constitue en réalité une protection et, n'en déplaise à Rabaud, a une fonction précise. Ces organes sont nécessaires ou ne sont pas. *Sint ut sunt, aut non sint*.

Conclusion

L'évolution, selon Darwin, élimine les moins aptes, les ratés de l'évolution, et les espèces, dites hypertéliques, sont des espèces qui survivent, qui se multiplient et échappent aux ravisseurs. Les espèces du passé qui se sont éteintes, se sont éteintes d'elles-mêmes ou du fait de l'expansion de leurs prédateurs ou de leurs parasites, ou comme les Dinosaures suite, peut-être, à une catastrophe naturelle, et ceci est sans rapport à une soi-disant hypertélie passée. La fonction de ces organes dits démesurés n'est pas toujours comprise, mais une fonction existe même si elle est encore ignorée. Si l'individu est anormal, il est éliminé. Ce n'est pas du finalisme. C'est le côté positif de l'évolution. Pour Rabaud, tout marchait cahin-caha et les erreurs de l'évolution étaient nombreuses. Pour Jeannel ou Cuénot, il existait des cas où l'orthogenèse poussait les espèces à se développer exagérément jusqu'à la monstruosité. Les Anglo-

Saxons ne voient pas la vie de cette façon et, au fur et à mesure qu'on découvre les fonctions cachées des organes, on réalise que ces organes dits démesurés ont une fonction. L'hypertélie reste une notion du passé. C'est certainement une partie de ce qu'E.O. Wilson a appelé la biodiversité. Un concept qui a fait la fortune des médias et de ce que j'appellerai les écologistes de la politique et que l'on met à présent à toutes les sauces. Cependant la biodiversité, c'est l'existence d'une grande variété d'espèces et les espèces, qualifiées faussement d'hypertéliques, en font partie et sont tout autant efficaces les unes que les autres, néées comme elles, d'une évolution positive. Qu'en disent les thuriféraires de l'évolution, Stephen Jay Gould, Douglas Futuyma, Julian Huxley, Ernst Mayr ? Rien ou pas grand-chose. Ils semblent tous en ignorer le concept.

Remarquons que les étranges fossiles de l'aube du Cambrien, ceux de Burgess et de Chengjiang, ont une biodiversité extraordinaire et des formes extravagantes que l'on a souvent des difficultés à interpréter. Il y a de tout là-dedans, des invertébrés et même des Prochordés. On les a parfois reconstitués à l'envers mais tous ces êtres sont parfaitement fonctionnels, comme mangeurs de plancton ou carnivores. Plus on les étudie, plus on voit une adaptation précise à des relations étroites. Hypertélie ? Non, leur forme étrange, leurs pédoncules capteurs ont une fonction et cela marchait parfaitement. L'étude récente de Graptolites vivants près des côtes de Nouvelle-Calédonie a permis de comprendre la fonction d'organites que l'on ne connaissait que sur des empreintes fossiles. Répétons-le ce n'est pas être finaliste que de dire une fois encore : un organe non-adaptatif est un organe non compris.

Remerciements. – Je veux remercier ici ceux qui m'ont fourni des arguments et éclairé mes idées lors de la discussion de cet article : Ron Beenen, de Nieuwegein, Hollande; Prof. Douglas J. Emlen, de l'Université de Montana, Missoula, USA; Prof. Frédéric Thomas, du CNRS-IRD et université de Montpellier. Merci aussi à mon ami Christian Mille, chef du laboratoire d'entomologie de la station de recherches fruitières, à Pocquereux (Nouvelle-Calédonie) qui a bien voulu relire le texte et le commenter et à Goulven Laurent, historien de l'évolution, qui m'a fait part de ses impressions sur mon texte. Lorsque j'ai rencontré Douglas Emlen à Barro Colorado (Panama) il y a bien des années, discutant des *Canthon* de la canopée, qui me tombaient sur le crâne avec leurs excréments simiesques, au cœur de la forêt, je ne pensais pas qu'un jour je me pencherais à nouveau sur ses passionnantes recherches.

Références bibliographiques

- BALFOUR BROWNE W.A.F., 1958. – *British Water Beetles. Vol. 3.* The Ray Society, London: 210 p.
- CARAYON J., 1977. Insémination extra-génitale traumatique. In P.-P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie*, Paris, Masson, 8 (5A) : 351-390.
- CRUDGINGTON H.S. & SIVA-JOTHY M.T., 2000. – Genital damage, kicking and early death. *Nature*, 407 : 855-856.
- CUÉNOT L., 1925. – *L'Adaptation*. Paris, G. Doin, 420 p.
- CUÉNOT L., 1932. – *La Genèse des Espèces Animales*. 3^o ed. Paris, Félix Alcan, 822 p.
- CUÉNOT L., 1936. – *L'Espèce*. Paris, G. Doin, 310 p.
- CUÉNOT L., 1941. – *Invention et Finalité en Biologie*. Paris, Flammarion, 259 p.
- CUÉNOT, L. & TÉTRY A., 1951. – *L'Évolution Biologique*. Paris, Masson, 592 p.
- EADY P.E., HAMILTON L. & LYONS R.E., 2006. – Copulation, genital damage and early death in *Callosobruchus maculatus*. *Proceedings of the Royal Society B*. on line : 6 p.
- EBERHARD W.G., 1980. – Horned Beetles. *Scientific American*, 242 : 166-182.
- EBERHARD D.J., 1981. – The natural history of *Doryphora* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) and the function of the sternal horn. *Annals of the Entomological Society of America*, 74 : 445-44.
- EBERHARD D.J., 1985. – *Sexual Selection and animal genitalia*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 244 p.
- EBERHARD D.J., 1996. – *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton, Princeton University Press, 502 p.
- EMLÉN D.J., 1994. – Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Royal Society London B*. 256: 131-136.
- EMLÉN D.J., 1996. – Artificial selection of horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 50 (3) : 1219-1230.
- EMLÉN D.J., 1997. – Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Royal Society London, B*. 264 : 567-574.
- EMLÉN D.J. 2000a. – Dig it, and they will come. *Natural History*, 109 (4) : 64-69.
- EMLÉN D.J., 2000b. – Integrating development with evolution: A case study with beetle horns. *BioScience*, 50 (5) : 403-418.
- EMLÉN D.J. & ALLEN C.E., 2004. – Genotype to Phenotype: Physiological Control of Trait Size and Scaling in Insects. *Integr. Comp. Biol.*, 43 : 617-634.

- EMLÉN D.J., MARANGELO J., BALL B. & CUNNINGHAM C.W., 2005. – Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59 (5) : 1060-1084.
- EMLÉN D.J. & NIJHOUT H.F., 1999. – Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Physiology*, 45 : 45-53.
- EMLÉN D.J. & NIJHOUT H.F., 2000. – The development and evolution of exaggerated morphologies in Insects. *Annual Review of Entomology*, 45 : 661-708.
- EMLÉN D.J., SZAFRAN Q., CORLEY L.S. & DWORKIN I., 2006. – Insulin signaling and limb-patterning: candidate pathways for the origin and evolutionary diversification of beetle “horns”. *Heredity*, 97 : 179-191.
- FUTUYAMA D., 1986. – *Evolutionary Biology*. 2nd ed. Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 600 p.
- FUTUYAMA D.J. & SLATKIN M., 1983. – *Coevolution*. Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 555 p.
- GORDH G. & HEADRICK D.H., 2001. – *A dictionary of Entomology*. Wallingford, Oxon, CABI Publishing, 1 032 p.
- GOULD S.J., 1977. – Ever since Darwin. Reflections in Natural History. Harmondsworth (England), Penguin Books, 285 p.
- GOULD S.J., 2002 (2004). – *La structure de la Théorie de l'Évolution*. Paris, Gallimard, 2 033 p.
- GRASSÉ P.-P., 1942. – *L'Évolution*. Paris, Centre de Documentation Universitaire, 120 p.
- GRASSÉ P.-P., 1949. – *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Insectes. Tome IX*. Paris, Masson & C^{ie}, 1 117 p.
- GRASSÉ P.-P., 1951. – *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Insectes Supérieurs et Hémiptéroïdes. Tome X (1 et 2)*. Paris, Masson & C^{ie}, 1 949 p.
- HINE R.S. & MARTIN E., 2004. – *Oxford Dictionary of Biology (fifth edition)*. Oxford University Press, 698 p.
- HUXLEY J.S., 1931. – Relative growth of mandibles on stag beetles (Lucanidae). *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 37 : 675-703.
- HUXLEY J.S., 1932 (1972). – *Problems of relative Growth*. 2nd ed. New York, Dover Publications Inc., 312 p.
- JEANNEL R., 1950. – *La Marche de l'Évolution*. Paris, Ed. du Muséum, 171 p.
- JOLIVET P., 1957-1959. – Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 2^e sér. 51 : 1-180; 58 : 1-152, 40 pl.
- JOLIVET P., 2004. – Inverted Copulation. in CAPINERA J. (ed.) *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers, vol. 2, 1 208-1 212.
- JOLIVET P. & VERMA K.K., 2002. – *Biology of Leaf Beetles*. Intercept, Andover, U. K., 332 p.
- KAWANO K., 1995. – Horn and wing allometry and male dimorphism in giant Rhinoceros beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of tropical Asia and America. *Annals of the Entomological Society of America*, 88 (1) : 92-99.
- KODRIC-BROWN A., SIBLY R.M. & BROWN J.H., 2006. – The allometry of ornaments and weapons. *PNAS*, 103 (23) : 8733-8738.
- MAYR E., 2001. – *What evolution is*. Basic Books. Perseus Book Group, New York, 318 p.
- MOCZEK A.P., 1998. – Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. *Behavioral Ecology*, 9 (6) : 636-641.
- MOCZEK A.P. & EMLÉN D.J., 1999. – Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 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? *Animal Behaviour*, 59 : 459-466.
- NIJHOUT H.F. & EMLÉN D.J., 1998. – Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95 : 3 685-3 689.
- PAULIAN R., 1935. – *Le polymorphisme des mâles de Coléoptères*. Paris, Hermann & C^{ie}, 35 p.
- SCHILTHUIZEN, M., 2003. – Shape matters : the evolution of insect genitalia. *Proceedings of the Section Applied and Experimental Entomology of the Netherlands Entomological Society*, 14 : 9-15.
- SÉGUY E., 1967. – *Dictionnaire des termes techniques d'entomologie élémentaire*. Encyclopédie entomologique XLI. Paris, Lechevalier, 465 p.
- STERN D.L. & EMLÉN D.J., 1999. – The developmental basis for allometry in insects. *Development*, 126 : 1 091-1 101.
- SYRACUSE UNIVERSITY, 2006. – Researchers investigate giant sperm paradox. Google, 3 p., on line
- TEISSIER G., 1934. – *Dysharmonies et Discontinuités dans la Croissance*. Paris, Hermann & C^{ie}, 39 p.
- USINGER, R.L. 1966. – Monograph of Cimicidae (Hemiptera-Heteroptera). The Thomas Say Foundation. 7. Entomological Society of America: 81-166.
- VIRKKI N. & BRUCK T., 1994. – Unusually large sperm cells in Alticinae: their formation and transportation in male genitalia system and their evolution. In JOLIVET P., COX M.L. & PETITPIERRE E. (eds.). *Novel Aspects of the biology of Chrysomelidae*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 371-381. •