



Le Rhinocéros *Oryctes nasicornis* (Col. Scarabéidé) - Cliché H. Guyot-OPIE

Par Alain Fraval

Les armes des mâles

Les bousiers et leurs cornes, les Lucanes cerf-volant et leurs pinces, les perce-oreilles et leurs forceps sont des exemples bien connus d'espèces chez qui les mâles développent des armes qu'ils utilisent pour impressionner, déloger par la force, voire blesser des concurrents lors de joutes sexuelles. Il est tout à fait licite de les comparer aux cornes, bois et défenses des gros mammifères. Chez les insectes, l'« armement » est apparu (et a disparu parfois pour réapparaître) chez quelques groupes et espèces isolées : il en résulte une grande diversité de formes et de manègements.

La sélection sexuelle a engendré effectivement des modifications anatomiques étonnantes, parfois monstrueuses et très prisées des collectionneurs. Au-delà du catalogage, ancien, on s'interroge actuellement sur leur apparition et leur différenciation rapides à l'échelle de l'évolution des insectes, sur les caractéristiques du milieu de vie de ces espèces qui favorisent l'armement des mâles¹. Sur ce second point, il est bien établi

que le port de cornes, de défenses, de mandibules ou de pattes avant surdimensionnées, de pattes arrière épineuses, de pinces diverses... est lié à la défense de ressources rares et localisées indispensables à la femelle : terrier, galerie ou écoulement de sève sur une branche.

Ceci en général chez des insectes où le polymorphisme est marqué (mâles gros et petits, macro- et microcéphales). Les observations se multiplient sur les populations et les comportements en nature.

Chez plusieurs insectes, les mâles sont agressifs entre eux, se battent – on connaît le cas des grillons de combat² – mais sans dispositifs anatomiques *ad hoc* : ils ne sont pas dans cet article ; pourtant le cas des *Melittobia* (Eulophidés ectoparasitoïdes) qui tuent leur rival, boivent son hémolymphe, et copulent même gravement blessés est passionnant.

1. On distingue cet armement – apanage des mâles adultes, à fins de combats intraspécifiques – de dispositifs de protection contre les prédateurs présents chez les deux sexes, voire chez les larves.

2. À (re)lire « Les grillons », par Gilbert et Julien Cousteaux. *Insectes* n°129, 2003(2). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i129cousteaux.pdf



En haut à gauche, jeune mâle du weta *Hemideina thoracica* en position de défense - Cliché Phil Bendle à www.terrain.net.nz. En haut à droite et ci-dessus, les perce-oreilles *Forficula auricularia* et *Labidura riparia* - Clichés H. Guyot-Opie

■ WETAS

Ce sont de très grosses sauterelles (Orth. Anostomatidés), très laides aussi, aptères et nocturnes. Ils vivent en Nouvelle-Zélande, où les menaces qui pèsent sur leurs populations (prédateurs, réduction de l'habitat) ainsi que leur comportement agressif en font des insectes très étudiés.

Hemideina maori est un weta arboricole et montagnard, phytophage de mœurs nocturnes. Les pattes postérieures armées servent de dis-

suasion (d'abord) : pour défendre son refuge, établi sous une pierre, le mâle (gros et aux fortes mandibules) se tourne, mettant en évidence les formidables épines de ses tibias postérieurs. Ultérieurement, il affronte son adversaire de face et tente de coincer sa tête entre ses mandibules. Les mâles adultes de *Motuweta isolata* (10 cm de long !) se battent pour le terrier qu'ils ont aménagé et qu'ils gardent. Ils sont pourvus de longues et fines défenses, expansions de leurs mandibules. Ces

armes ne servent jamais à embrocher l'adversaire. Les deux rivaux s'affrontent et se poussent, défenses entremêlées, cherchant à se soulever et à se plaquer contre un obstacle. Le plus faible est décollé du sol, puis s'enfuit.

Libanasidus vittatus (même famille mais sud-africain) défend la femelle qu'il vient de féconder : avec ses défenses, il saisit la tête de l'adversaire pour le retourner.

■ PERCE-OREILLES

Les Dermaptères sont caractérisés par leurs cerques en forme de forceps, présents chez les mâles comme chez les femelles. Ces appendices sont interprétés comme des armes à usages multiples : de séduction lors de la cour (et d'aide à l'accouplement), de défense (peu efficaces) et d'attaque lors des joutes entre mâles³. Chez notre Forficule commun *Forficula auricularia* (Forficulidé) les populations sont constituées de deux groupes de mâles : les trois quarts des individus ont de petites pinces (les « brachy »), le quart des grandes pinces (les « macro »). Ce polymorphisme indique que ce caractère est le résultat d'une sélection sexuelle. Lors d'expériences (en boîte de Petri) mettant en compétition plusieurs mâles pour une femelle, un macro déloge le brachy *in copula* et le remplace. La femelle vierge ne montre aucune différence de comportement face à un mâle brachy ou macro (un à la fois).

Une autre étude, avec différentes combinaisons de mâles et de femelles de *Vostox apicedentatus* (Spongiphoridé américain), a montré que les pinces (munies d'une dent) servent aux mâles à se battre entre eux, avant et après le coït – effectué par le dominant.

3. À (re)lire : Amours de perce-oreilles, par C. Caussanel. *Insectes* n° 79, 1990(4) en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i79caussanel.pdf



Mâle du thrips *Hoplothrips karnyi* - DR

■ THRIPS

Les thrips du genre *Hoplothrips* (Thys. Phléothripidés)⁴ qui vivent groupés sur des champignons lignivores, sont polymorphes avec des individus grands et petits, ailés ou brachyptères. Les mâles de deux d'entre eux, déterminés comme *H. karnyi* et *H. pedicularius*, ont été observés en train de se bagarrer, s'agrippant et se portant des coups avec leurs pattes antérieures beaucoup plus musclées. Le plus gros l'emporte ; en cas d'égalité de stature, le combat dure longtemps. Le vainqueur gagne la prééminence au niveau des sites communautaires de ponte et assurera 80 % des fécondations. Les très petits mâles évitent l'affrontement et guettent une occasion...

■ PUNAISES

Certaines punaises de la famille des Coréidés possèdent des pattes postérieures élargies par des renflements ou des expansions du fémur et/ou du tibia – et armées d'épines. Ce sont des armes dans les bagarres entre mâles, pour l'accession à un territoire où les femelles viendront copuler puis pondre. Les adversaires se jaugent des antennes, se touchent et si le combat doit continuer, se placent cul à cul et s'agrippent avec ces pattes armées, essayant

4. La systématique du genre est mal établie.

d'enserrer l'abdomen. Le plus faible, dominé, rompt et se sauve. À l'occasion, les femelles se battent aussi mais moins violemment.

À la punaise du cactus *Narnia femorata*, l'*Opuntia* offre deux habitats de valeurs distinctes : les cladodes (« raquettes ») sans fruits et les cladodes avec fruits. Les individus élevés sur les cladodes seront plus petits et moins féconds que ceux des fruits. Les mâles de cette dernière sous-population sont plus

gros, avec des pattes postérieures plus puissantes : ils l'emportent le plus souvent contre les petits qui convoitent leur terrain – et ce d'autant plus facilement qu'une femelle est présente...

■ HYMÉNOPTÈRES

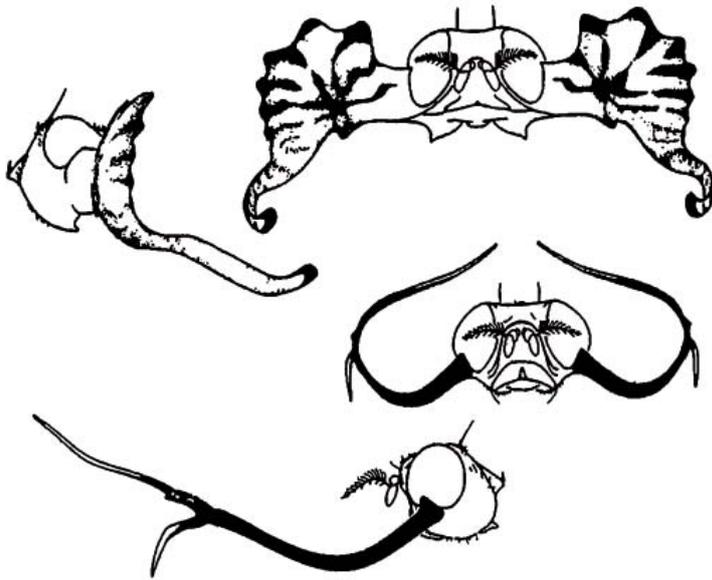
Quelques ressortissants de cet ordre sont connus pour l'agressivité que manifestent certains mâles, d'une morphologie particulière. Des Agaonidés – phytophages et/



Mâle de la punaise des cactus *Narnia femorata* (Hém. Coréidé) - Cliché Lynette Schimming



Synagris cornuta (Hym. Vespidé) - Cliché Philippe Blanchot



Expansions céphaliques vues de profil et de face de 2 espèces de mouches du genre *Phytalmia* (Dip. Téphritidés) : en haut *P. mouldsi*, en bas *P. alcornis* - D'après Wilkinson & Gary, 1997.

ou pollinisateurs des figuiers – présentent à la fois des mâles ailés inoffensifs et des mâles aptères à tête renforcée et grosses mandibules qui se disputent à huis clos les rares femelles, jusqu’à la mort. Les mâles macrocéphales et aptères de *Perdita portalis* (Andréniidé) s’entretuent à l’entrée du nid souterrain que la femelle approvisionne.

Les armes des Euménidés africains du genre *Synagris*, espèces banales, sont spectaculaires mais non létales. Des mâles portent des expansions pointues sur la tête, leurs mandibules modifiées en défenses encadrant une corne clypéale. *S. fulva* possède en plus des cuillers abdominales⁵. Les mâles armés combattent pour les nids de boue (prélevée de termitières ou recyclée d’anciens nids) qu’ils gardent en patrouillant aux alentours dès que la femelle est prête à émerger. Tout intrus est attaqué et, normalement, bat en retraite. Les mâles inermes ne montrent pas ce comportement. Les nids, à la face inférieure de feuilles, comportent une à plusieurs cellules en forme d’outre que la larve assure grâce

à un ancrage en soie. Les femelles y apportent au fur et à mesure des chenilles mâchées en boules.

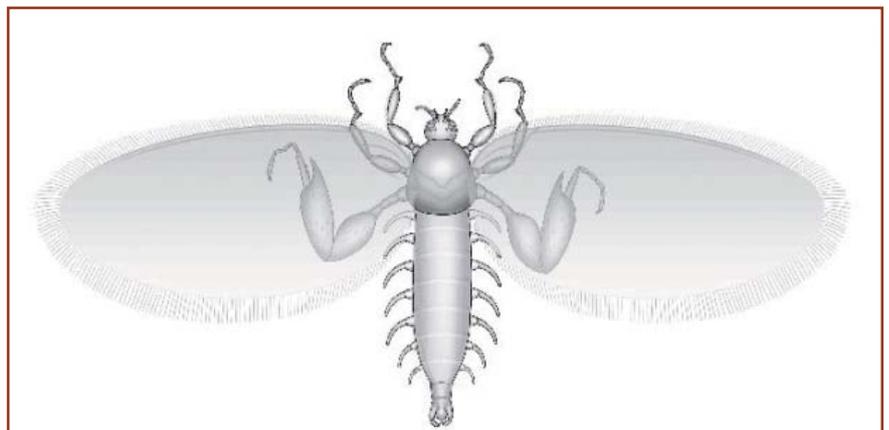
■ DIPTÈRES

Les bois de certains Diptères adultes mâles, des projections partant des joues, jouent le même rôle que ceux des cerfs : ils servent à se mesurer et à se bagarrer. Les plus étonnants sont ceux des 7 espèces du genre *Phytalmia* (Téphritidés), habitantes des forêts de la Nouvelle Guinée. À chaque espèce, une forme particulière de bois, dont la taille est liée à celle du propriétaire. Chacune se caractérise en outre par un déroulement sté-

réotypé des combats particulier. Les mâles, plus nombreux, sont en compétition pour s’accaparer les sites de ponte. Ils les reconnaissent et s’y posent avant les femelles. Le premier mâle guette. Qu’un intrus survienne, il l’affronte en écartant ses ailes ; il peut y avoir un face à face ou une vraie bagarre, les deux adversaires dressés l’un contre l’autre, les bois entrant en contact. Puis un des deux antagonistes s’en va vaincu, l’autre garde le site : il n’en autorisera l’accès à une femelle que contre un accouplement. Les sites de ponte, sur du bois pourri où les asticots se développeront, sont rares : seules 2 ou 3 espèces végétales conviennent.

On rencontre ces appendices – moins spectaculaires – chez les mâles d’autres Téphritidés et de genres isolés de plusieurs autres familles (éloignées) de Diptères.

Deux autres modifications de la tête en rapport avec la compétition sexuelle se rencontrent chez ces mêmes familles notamment : une grosse tête et, bien plus spectaculaire, des yeux pédonculés. Les Diopsidés (150 espèces) – mâles et femelles – ont leurs antennes insérées au bout de ces pédoncules, qui peuvent être très longs. Les mâles aux yeux les plus écartés et qui sont les plus gros dominent dans les rassemblements nocturnes des femelles et s’accouplent plus que les autres.



Armes fossiles

Une découverte récente, en Chine, ajoute un cas : celui des Strashilidés, protodiptères de mœurs aquatiques ayant vécu au Jurassique. Les mâles, munis de branchies abdominales, possèdent des pattes postérieures démesurées leur servant peut-être à saisir la femelle et très probablement à se battre entre eux. - Dessin © Huang Diying

5. À (re)lire l’Épingle de 2011 « La Guêpe à cuillers » à www7.inra.fr/opie-insectes/epingle11.htm#cu



Ci-dessus, *Dicranorrhina derbiana layardi* et *Eudicella aethiopica* (Col. Scarabéidés) - Clichés H. Guyot-OPIE

■ COLÉOPTÈRES

Le mâle de *Lucanus cervus* doit son nom de cerf-volant à ses « cornes » qui évoquent les bois du cerf et dont il se sert comme lui, pour des joutes contre des rivaux. En fait il s'agit de ses mandibules hypertrophiées. La plupart des Lucanidés mâles sont ainsi dotés. Leurs ancêtres avaient de petites mandibules, l'évolution s'est faite en deux fois au moins, poussée par l'avantage de pouvoir défendre efficacement les sites d'alimentation des femelles, les écoulements de sève sur l'écorce des arbres.

La famille des Scarabéidés regroupe des insectes qui se développent en détritivores ; les larves sont

des vers blancs. L'arme typique des mâles est la corne, expansion creuse du tégument. La plupart des Géotrupinés ont des cornes céphaliques ou thoraciques ; un groupe de Cétoniinés arborent une corne céphalique en Y (*Eudicella*) ou en T (*Dicranorrhina*)⁶. Il a été établi pour quelques espèces que les mâles gardent des ressources localisées (tunnels, branches) auxquelles sont liées les femelles. Les cornes des Scarabéidés (bousiers) sont d'une grande diversité ; elles sont utilisées par les mâles dans leurs joutes pour l'accès aux femelles à l'intérieur des terriers ; les cornes sont l'apanage des bousiers qui creusent des tunnels et dans quelques espèces les femelles ont aussi des cornes.

Les Dynastinés, pour la plupart tropicaux, regroupent les « rhinocéros », « éléphants » et autres « hercules », très présents depuis longtemps dans les collections mais de mœurs mal connues (vie



Les mandibules des *Lucanus cervus* mâles n'effraient pas cette jeune entomologiste - Cliché H. Guyot-OPIE

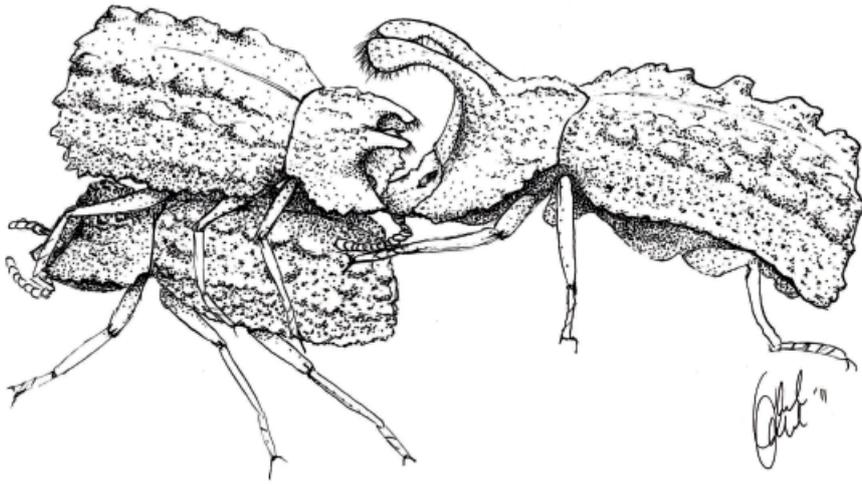
6. Ces genres sont indiqués car ils sont des hôtes fréquents des terrariums. L'OPIE propose à leur sujet des fiches d'élevage ; catalogue à www.insectes.org/opie/elevages-insectes.html



Copris lunaris (Col. Scarabéidé)
Cliché H. Guyot-OPIE



Platyphora sophii (Col. Chrysomélide) dont on distingue bien la « corne » ventrale
Cliché © Arnaud Termonia, www.arnaudtermonia.net



Bolitotherus cornutus. - Dessin Ariel Kahrl, in PLoS ONE 7 (8). Licence CCA 2.5 Generic

imaginale nocturne et brève) ; dans les cas étudiés, les mâles s'affrontent classiquement pour des lieux indispensables aux femelles : écoulements de sève, terriers... Outre *Oryctes nasicornis*, « notre » rhinocéros, à 1 corne, citons quelques exemples. *Diloboderus abderus*, qui porte 3 cornes, est surtout connu comme ravageur en Argentine, sa larve souterraine s'attaquant aux céréales et au tournesol. Les mâles de *Golofa porteri* (2 cornes) s'empoignent par les pattes et les cornes et se projettent mutuellement en l'air⁷.

Le kabuto-mushi *Allomyrina dichotoma* (= *Trypoxylus dichotomus septentrionalis*), scarabée rhinocéros japonais porte 2 cornes en Y⁸. Quant aux joutes intrasexuelles de *Xylotrupes mniszehi tonkinensis*, elles font l'objet de paris en Thaïlande⁹.

Des cornes encore chez les *Doryphora* et les *Platyphora* (Chrysomélidés), observés en Colombie, qui n'ont qu'une corne antéro-ventrale ; elle est présente chez les deux sexes et sert dans des luttes pour très probablement l'accès à la nourriture. Le mâle du charançon *Parisoschoenus expositus* (Curculionidé) possède deux cornes thoraciques ventrales et deux fourreaux

pour accueillir celles de l'adversaire : les combats ritualisés ont pour enjeu les femelles en train de percer les feuilles de palmier pour pondre. Le Ténébrionidé nord-américain mycophage (sur polypore) *Bolitotherus cornutus* mâle possède deux paires de cornes, thoraciques – grandes et émoussées – et clypéales – courtes et pointues. Leur taille et celle du porteur varient d'un individu à l'autre. Avant de copuler, le mâle se tient durant des heures tête-bêche sur la femelle (en produisant une stridulation et en se frottant contre elle) ; agrippé fermement par ses pattes, il tente, à coups de cornes, de ne pas se faire déloger par un plus costaud.

Chez d'autres Coléoptères, les joutes mettent en œuvre d'autres pièces anatomiques. Le Brentidé néo-zélandais *Lasiorynchus barbicornis* se remarque à son immense rostre – qui sert à la femelle à forer un trou de ponte dans l'écorce d'arbres. La copulation a lieu ordinairement pendant ce travail et peut être dérangée par un autre mâle qui tente de déloger le premier avec son rostre puis de le mordre avec ses mandibules. Le vaincu, parfois privé d'une patte ou d'une antenne, abandonne et va se cacher.

Les mandibules, surdimensionnées, sont les armes de certains Staphilinidés et de rares Cérambycidés – comme *Tachyderes (Dendrobias) mandibularis* des Antilles –, Ciiidés et Ténébrionidés qui gardent agressivement des lieux d'accouplement dans des galeries au sein de champignons ou de bois mort. Ainsi il existe chez le staphylin d'Amérique centrale *Leistotrophus versicolor* de grands mâles (les petits miment les femelles) munis de longues mandibules falciformes, armes de leurs combats contre leurs rivaux au niveau des charognes où les imagos attrapent des mouches, leurs proies ; les mâles, curieusement, s'attaquent aussi à leur partenaire une fois le coït accompli.

Tout à fait original, ce sont les expansions des élytres et du pronotum qui entrent en jeu dans les combats de mâles de la casside du Guatemala *Acromis sparsa* (Chrysomélidé) : elles servent de pince pour des prises visant à évincer l'adversaire ou à le tenir en l'air le temps de séduire et même de féconder une femelle.

Pour clore cette liste, *Acrocinus longimanus*, Cérambycidé sud-américain vit dans les arbres dépérissants ou les chablis récents. Chez ce longicorne, le mâle repousse tout congénère qui convoite le site de ponte ou la femelle qu'il défend, usant de ses très longues pattes antérieures. ■



Acrocinus longimanus. - Cliché D. Descouens, Licence CCA-Share Alike 3.0

7. À (re)lire « L'élevage d'un dynaste néotropical : *Golofa porteri* [...] » par Noël Mal.

Insectes n° 85, 1992(2). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i85mal.pdf

8. À (re)lire « Mushi » par Laurent Pélozuélo. *Insectes* n° 145, 2007(2). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i145pelozuelo.pdf

9. À (re)lire « Duels en miniature » par Stéphane Renneson et al. *Insectes* n° 151, 2008(4).

En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i151-renesson-et-al.pdf