



Par Michel Lamy *

Durant l'accouplement, le mâle de Lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*) maintient la femelle grâce à ses fortes mandibules
Cliché G. Bouloux - OPIE

La reproduction (I)

La reproduction représente, pour l'individu, un acte important mettant en jeu des comportements complexes, alors que, pour l'espèce, elle est fondamentale, en assurant la pérennité. Le potentiel reproducteur, on parle aussi du potentiel biotique - terme qui désigne "la capacité de multiplication d'une espèce qui dépend de la fécondité des femelles et de la rapidité du développement" -, est généralement important chez les insectes, mais variable selon les espèces et les facteurs de l'environnement que subissent les individus.

Chez les insectes, Invertébrés les plus évolués ayant conquis le milieu terrestre aérien, la reproduc-

tion est essentiellement sexuée. Mâles et femelles doivent se retrouver, les phéromones échangées les y aideront ; l'accouplement évitera la dessiccation des produits sexuels ; la ponte constituée d'œufs, car la grande majorité des insectes est ovipare, sera réalisée en une ou plusieurs fois ; les œufs seront abandonnés par l'insecte à leur sort ; il en naîtra des larves qui, sans avoir connu leurs parents, feront un développement aboutissant à des adultes capables à nouveau de se reproduire.

Sur ce schéma simple de reproduction sexuée se greffent, selon les espèces, toute une série de variantes. Ovoviviparité et viviparité complètent la classique oviparité. Les soins attentifs des parents aux œufs, voire aux jeunes larves, contrastent avec l'abandon pur et simple et constituent une évolu-

tion vers la vie sociale. La polyembryonie qui permet à un œuf de donner plusieurs embryons fut découverte chez les insectes avant les vertébrés.

Enfin, la reproduction sexuée peut être totalement remplacée par une reproduction sans mâle, la parthénogenèse, ou alternée avec celle-ci selon les conditions environnementales.

■ RENCONTRE DES PARTENAIRES

Mâle et femelle, puisqu'il faut être deux de sexes opposés pour assurer la reproduction, doivent se retrouver alors qu'ils sont parfois à de grandes distances l'un de l'autre. Ils bénéficient pour cela d'odeurs émises dans l'atmosphère, les phéromones sexuelles, transportées par le vent. Un papillon mâle remonte au vent ce gradient de phéromones de la femelle.

* Le texte de l'auteur, paru en 1997 dans l'ouvrage "Les insectes et les hommes" dans la collection "Sciences d'aujourd'hui", est reproduit avec l'aimable autorisation des éditions Albin Michel et repris ici intégralement. Un complément iconographique ainsi que des encadrés ont été ajoutés par la rédaction.



Le mâle de la Pattes étendues (*Elkneria pudibonda*) présente des antennes fortement pectinées qui lui permettent de percevoir les phéromones sexuelles produites par les femelles.

Cliché P. Velay - OPIE

À proximité, le mâle et la femelle adoptent un comportement de cour. Ce peut être un véritable ballet : le mâle danse (vole) autour de la femelle, il émet des phéromones à effet aphrodisiaque⁽¹⁾ pour celle-ci et qui ralentissent sa sécrétion de phéromone sexuelle. Elle est prête pour l'accouplement. Mais il ne faut pas réduire la reconnaissance aux seules odeurs. La forme, la couleur, le mouvement des ailes par exemple, sont vus par l'autre. En se touchant, les partenaires échangent des informations. Enfin, les sons émis (les chants) sont entendus et permettent de localiser l'émetteur : chez le grillon, c'est le mâle qui attire, par son chant, la femelle. Dans ce phénomène indispensable de la rencontre des partenaires, le vol, comme indiqué précédemment, joue un rôle essentiel. En effet, il n'est pas rare, chez les Lépidoptères, que seuls les mâles volent à la rencontre des femelles, celles-ci les attendant. Elles peuvent même être incapables de voler, faute d'ailes⁽²⁾. Il en est de même d'un Coléoptère, le Ver luisant (*Lampyrus noctiluca*).

⁽¹⁾ Chez le papillon mâle, les écailles odorantes (ou androconies) ont des formes variées adaptées pour retenir les odeurs et les disperser rapidement. Elles sont localisées en touffes sur les ailes, les pattes ou l'abdomen.

⁽²⁾ NDLR : c'est le cas du Bombyx disparate (*Lymantria dispar*, Léop. Lymantriidés) en Europe et en Afrique du Nord (voir www.inra.fr/dpenv/ld.htm) ; chez une espèce de la même famille, l'Orgye (*Orgyia trigotephra*), la femelle, aptère, réduite à un sac d'œufs recouvert de poils blancs, ne sort jamais du cocon nymphal où le mâle viendra la féconder après qu'elle y aura foré un trou pour faciliter l'accouplement.

De la découverte des phéromones de rapprochement des sexes à la surveillance des populations d'insectes

Les phéromones, aujourd'hui universellement connues dans le règne animal, ont été découvertes chez les insectes. Dès la fin du XIX^e siècle, Jean-Henri Fabre effectue diverses expériences sur de gros papillons : le Minime à bandes jaunes (*Lasiocampa quercus*) et le Grand Paon de nuit (*Saturnia pyri*). Après avoir montré qu'une cage grillagée ayant contenu des femelles continuait d'attirer des mâles plusieurs jours après le départ des femelles, il en déduisit que ces cages étaient imprégnées par "quelque chose" provenant d'une femelle, sans doute une odeur.

Si les travaux de Fabre ont eu un retentissement certain, il aura fallu attendre 1959 pour que les premières phéromones soient identifiées : par Adolf Butenandt et son équipe sur le Ver à soie (*Bombyx mori*) et par Janine Pain et Michel Barbier sur la phéromone royale de l'Abeille domestique. Depuis, les travaux se sont multipliés et les phéromones sexuelles ou d'agrégation de la plupart des insectes nuisibles aux activités humaines sont connues (en climat tempéré).

Ces phéromones, reproduites au laboratoire par la chimie de synthèse, peuvent être utilisées pour lutter contre les insectes ravageurs :

- soit en tant qu'outils d'échantillonnage des populations (un piège à phéromones placé judicieusement informe de l'opportunité des traitements phytosanitaires) au travers des avertissements agricoles ;

- soit en tant qu'agents de lutte directe, par la méthode de confusion sexuelle (on épand de grandes quantités – de l'ordre de 100 g/ha – de phéromone de synthèse de telle sorte que le message odorant est brouillé et que les mâles ne peuvent plus localiser leurs femelles).

Quant au piégeage phéromonal de masse, il n'est généralement pas efficace eu égard aux densités très importantes de ravageurs. On l'utilise dans des cas très particuliers : insectes des entrepôts ou gros coléoptères des palmiers, par exemple.

P.Z.

■ ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

Ainsi rapprochés, mâle et femelle peuvent s'accoupler. La femelle recevra alors du mâle les spermatozoïdes indispensables à la fécondation des œufs. Selon les espèces, l'accouplement est unique ou effectué de façon répétée avec le même partenaire ou avec des partenaires multiples.

Ainsi, beaucoup de Lépidoptères, à vie adulte très brève - telle la Processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*, Léop. Thaumetopoeidés) qui vit, à l'état adulte, 24 à 48 heures, alors que le développement larvaire puis nymphal dure 1 an -, font un accouplement qui entraîne la mort du mâle. Il meurt dans les heures qui suivent l'accouplement, c'est-à-dire après avoir inséminé la femelle. Celle-ci, heureusement, lui survivra pour assurer la ponte et la pérennité de l'espèce.

Chez les espèces à vie adulte longue, la reproduction peut être continue ou cyclique.

La reine des abeilles vit plusieurs années (3 à 4 ans) et peut pondre continuellement pendant toute cette période alors qu'elle a été fé-

condée par plusieurs mâles, les faux-bourçons, lors du vol nuptial. Ces derniers meurent après l'accouplement. Les spermatozoïdes accumulés dans la spermathèque serviront à la reine toute sa vie de pondreuse : ils ont une survie extraordinaire de plusieurs années dans un liquide nutritif⁽³⁾.

D'autres insectes à vie adulte longue (plusieurs années) ont une activité de reproduction cyclique. La reproduction alterne avec des périodes de repos : ce sont les diapauses imaginaires.

Ainsi, les Vanesses, papillons qui éclosent à l'automne, s'accouplent, puis font une diapause imaginaire. Leurs œufs ne seront mûrs qu'au printemps suivant.

De nombreux Coléoptères, aquatiques ou terrestres, ont une vie adulte entrecoupée d'une diapause imaginaire hivernale. C'est le cas du Doryphore (voir *Insectes* n°120 p. 5) et l'on a montré que, comme dans le cas des diapauses larvaires, ces processus cycliques d'arrêt de reproduction (diapause) puis d'acti-

⁽³⁾ Les spermatozoïdes humains ne survivent que quelques heures, aussi les conserve-t-on par le froid dans les banques de sperme.



Accouplement en cœur de *Sympetrum vulgatum* (le mâle est en rouge).
Cliché P. Alilaire - OPIE

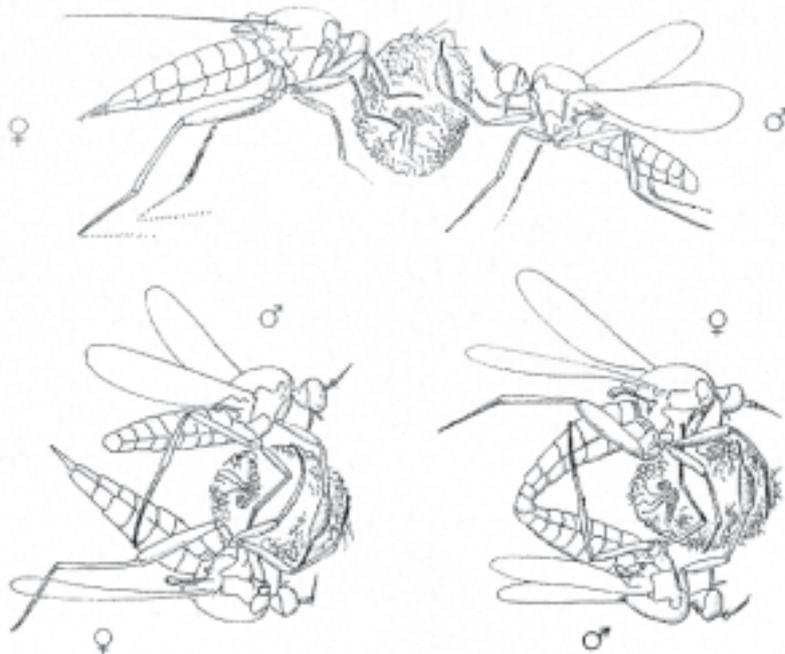
tivité reproductrice sont liés à la photopériode et au taux d'hormone juvénile JH ; la baisse de la photopériode conduit à un taux faible de JH, à l'arrêt de la reproduction et à la diapause imaginale.

L'accouplement n'a pas comme seule conséquence de mettre à la disposition de la femelle les spermatozoïdes du mâle. Il joue aussi un rôle de déclencheur de l'activité de l'ovaire, maturation des œufs qui seront fécondés par les spermatozoïdes lors de leur passage dans les voies génitales femelles au niveau de la spermathèque, puis seront pondus.

Il faut signaler "l'insémination extragénitale traumatique" des pu-



Insémination traumatique chez la punaise *Xylocoris galactinus*
Dessin G. Hodebert - MNHN



Parade nuptiale avec offrande chez *Hilara* sp.

Dessin E.Séguy, 1950 - La biologie des Diptères

naises, bien étudiée par J. Carayon lorsqu'il était directeur du laboratoire d'entomologie du Muséum national d'histoire naturelle. Lors de l'accouplement, le mâle, grâce à un pénis muni de pièces vulnérantes, perfore le vagin ou le tégument de la femelle. Le sperme est ainsi injecté dans la cavité abdominale de celle-ci. Les spermatozoïdes, hors des voies génitales, vont devoir accomplir des migrations compliquées dans la cavité générale, souvent dans l'hémolymphe, pour atteindre les ovocytes et assurer la fécondation. La femelle peut présenter sur son tégument plusieurs blessures de copulation, les mâles aussi ! Car les mâles s'accouplent entre eux... l'homosexualité n'étant pas l'apanage de l'espèce humaine !

À l'opposé de ces copulations extravagantes, des insectes peuvent se passer d'accouplement. C'est le cas

Diapause :

n.f. Phénomène caractérisé par un arrêt de développement obligatoire chez un invertébré. Celui-ci survient alors que les conditions sont encore favorables et ne s'arrêtera que si l'organisme est exposé à une intensité suffisante au facteur défavorable auquel la diapause permet de résister. (définition du Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement, par F. Ramade, 1993, Ediscience international)

Les mâles malins des Empididés

Les Empididés sont des Diptères Brachycères (les larves vivent dans l'humus ou le bois pourri, les adultes sont floricoles ou entomophages) remarquables par leurs préliminaires à l'accouplement, lesquels associent des vols en nuées (d'où leur nom en allemand et en anglais de *Tanzfliegen* et de *danceflies*) et l'offre, par le mâle, d'une proie à la femelle. C'est le "don nuptial", constitué d'un petit insecte capturé par le mâle (parfois dérobé à une araignée sur sa toile) et emmaillotté de soie. La femelle mange son cadeau – qu'elle reçoit gentiment ou après avoir percuté le mâle en vol – et s'accouple au donateur. Chez certaines espèces, le mâle ne se fatigue pas à capturer une proie : il confectionne un cocon vide, à base de petites boules (creuses) de soie. La femelle ne choisit pas forcément le plus gros cadeau ; dans ce cas, elle évalue aussi la corpulence du prétendant...

chez les insectes primitifs⁽⁴⁾ actuels, Thysanoures et Collemboles. Chez ceux-ci le mâle dépose son sperme enveloppé dans une sorte de sac, le spermatophore⁽⁵⁾, que la femelle récoltera en appliquant son orifice génital sur celui-ci. Le spermatophore éclate et les spermatozoïdes pénètrent dans le vagin : s'il n'y a pas copulation, la fécondation des œufs

(4) NDLR : Ces groupes sont désormais rangés à part des Insectes, au sein des Hexapodes. Cf Glossaire progressif, *Insectes* n° 119, p. 33.

(5) La plupart des insectes mâles produisent des spermatophores aux formes variables selon l'espèce. Ils sont, lors de l'accouplement injectés dans les voies génitales de la femelle où ils libéreront les spermatozoïdes. Ce qui reste du spermatophore peut être rejeté voire mangé par la femelle.

est tout de même interne. J.-M. Betsch⁽⁶⁾ a montré, chez les collemboles, que les mâles ont des comportements qui leur permettent de transmettre rapidement leurs spermatozoïdes aux femelles afin d'éviter qu'ils ne se dessèchent. En effet, les collemboles habitent le sol, mais peuvent coloniser la litière, la strate herbacée, la strate arbustive, les rochers, c'est-à-dire des zones plus sèches, voire même désertiques. Les mâles, selon le cas, déposent au hasard leurs spermatozoïdes que la femelle retrouve vraisemblablement à l'odeur qu'ils émettent. Le mâle les mange quand la femelle ne les a pas utilisés et en dépose de nouveaux, plus attractifs. Ils peuvent aussi déposer leurs spermatozoïdes en cercle autour de la femelle et l'obliger, grâce à une sorte de parade sexuelle, à se féconder. Enfin, nec plus ultra du comportement, un mâle, après avoir rencontré une femelle, lui fait la cour et ne met à sa disposition un spermatozoïde que lorsqu'elle est réceptive et donc prête à le prendre immédiatement par son orifice génital. Quoi qu'il en soit, avec ou sans copulation, les spermatozoïdes seront stockés par la femelle qui pourra féconder ses œufs.

■ LE TRISTE SORT DES MÂLES

L'accouplement est, dans la grande majorité des cas, chez les insectes mâles, l'aboutissement de leur vie, mais aussi sa fin. Souvent, lors de la copulation, les armatures génitales sont arrachées et, mutilé dans ses parties génitales, le mâle meurt : c'est le cas pour les faux-bourdons heureux élus de la reine des abeilles. Nombreux sont les papillons mâles victimes de l'accouplement alors que les femelles survivront pour assurer la ponte⁽⁷⁾.

⁽⁶⁾ J.-M. Betsch, "Le comportement reproducteur des collemboles", *Insectes*, n°77, 1990, pp. 2-4.

⁽⁷⁾ NDLR : chez le Bombyx disparate, les papillons, dépourvus de pièces buccales fonctionnelles, ne s'alimentent pas et meurent d'épuisement, le mâle après l'accouplement, la femelle après son unique ponte.

La copulation est donc souvent un acte fatal pour le mâle d'insecte. Les faux-bourdons, les mâles des abeilles qui ne participent pas à l'accouplement sont considérés comme inutiles et ne seront plus nourris par les ouvrières. Ces dernières deviennent même agressives à leur égard lorsque l'hiver arrive et les chassent de la ruche. Mourir sans s'accoupler ou mourir après l'accouplement, le résultat est le même !

Le mâle de la mante religieuse ne connaît pas un sort plus enviable il est dévoré par la femelle pendant l'accouplement⁽⁸⁾. Celle-ci, très boulimique, lui mange d'abord la tête, ce qui ne perturbe pas la copulation et donc l'acte sexuel, le ganglion génital étant à l'extrémité de l'abdomen. On cite même une punaise femelle qui digère son mâle pendant l'accouplement. La boulimie peut aussi compromettre la fécondation. Des femelles mangent le spermatozoïde avant que les spermatozoïdes n'aient eu le temps d'en sortir. Aussi les mâles de certains Diptères prédateurs offrent à manger une mouche à leur femelle, avant l'accouplement, afin d'éviter tout problème !

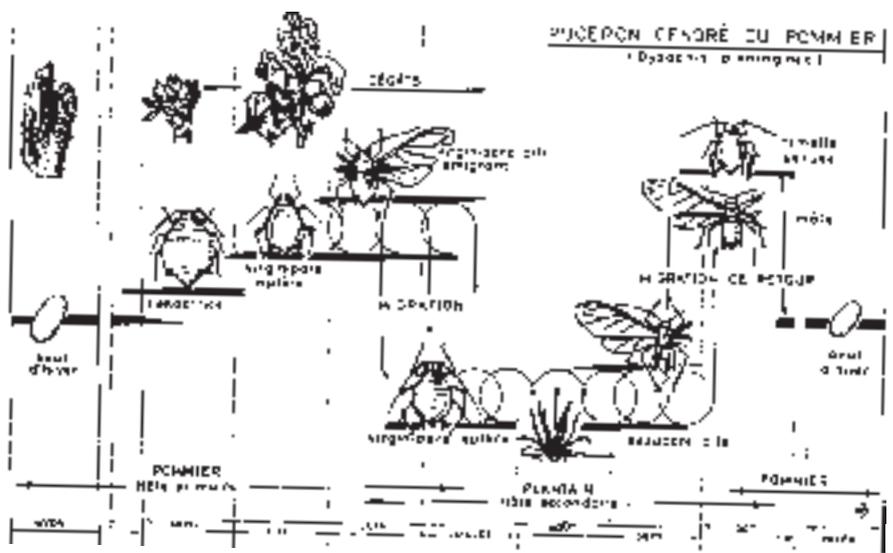
⁽⁸⁾ NDLR : comportement mythique, sans doute moins fréquent en nature qu'on ne croit.

■ LA REPRODUCTION SANS MÂLE : LA PARTHÉNOGÈSE

Les femelles d'insectes savent, pour assurer leur reproduction, se passer complètement des mâles. C'est le cas chez de nombreux insectes primitifs (dont le collembole) ou évolués, et je prendrai trois exemples de ce que l'on appelle la parthénogenèse (de *parthenos* : vierge et *genesis* : reproduction) chez les phasmes, les pucerons et les abeilles.

Les phasmes, ou bâtonnets, ou "insectes brindilles" (ordre des Phasmides), sont bien connus pour leur homochromie et leur homotypie qui leur permettent de se confondre avec le feuillage dans lequel ils vivent. Ils sont aussi un bon matériel d'élevage au laboratoire, en particulier *Carausius (Dixippus) morosus*, espèce parthénogénétique qui produit des œufs de grande taille et sur lesquels de nombreuses études embryologiques ont été réalisées. Chez cette espèce, la parthénogenèse est le mode normal et unique de reproduction. Quand des mâles apparaissent, ils sont généralement incapables de s'accoupler.

Les pucerons (Hémiptères *Aphidoidea*), dont on connaît le



Cycle évolutif moyen du Puceron cendré du pommier (*Dysaphis plantaginea*, Hémiptère Aphididé) (figure reprise de "La défense des plantes cultivées", R. Bovey, 1972, Editions Payot Lausanne, p. 315, avec l'aimable autorisation de l'éditeur).

polymorphisme ⁽⁹⁾, alternent, selon la saison, une reproduction sexuée et des reproductions parthénogénétiques. Ces dernières se produisent pendant les mois d'été : des femelles "accouchent" de pucerons femelles parthénogénétiques et aptères. En automne, une reproduction sexuée amène la ponte d'œufs de durée, c'est-à-dire d'œufs qui passeront l'hiver à l'état de diapause. De ces œufs sortiront des femelles parthénogénétiques. Ainsi alternent les deux modes de reproduction : la

⁽⁹⁾ NDLR : avec, notamment, des formes ailées et des formes aptères au sein de la même colonie. Les cycles des Pucerons, souvent très complexes, en tous cas très variés selon les espèces et les lieux, se décrivent avec un vocabulaire précis, que le cycle (cf. figure) du Puceron cendré du pommier, *Dysaphis plantaginea* (Hémiptère Aphididé) - pris comme exemple - énonce.

reproduction parthénogénétique assure la prolifération de l'espèce pendant la belle saison alors que la reproduction sexuée permet la survie de l'espèce à la mauvaise saison.

On connaît d'ailleurs chez ces Pucerons, comme chez les Phasmes, des espèces uniquement parthénogénétiques : c'est le cas en Europe du Phylloxéra de la vigne (*Viteus vitifolii*, Hém. Phylloxéridés), tristement célèbre, alors qu'en Amérique alternent les formes sexuées et parthénogénétiques, toujours ovipares ⁽¹⁰⁾.

La reine d'abeille (*Apis mellifica*, Hyménoptère Apidé) est une femelle sexuée. Elle s'accouple avec

⁽¹⁰⁾ NDLR : plus banal et facile à observer, le Puceron vert du maïs, *Rhopalosiphum maidis*, n'a aucune forme sexuée connue.

plusieurs faux-bourçons lors du vol nuptial. Les œufs qu'elle produit peuvent être fécondés : ils donneront des femelles, ouvrières ou reines, ou non fécondés, parthénogénétiques - on dit alors qu'il s'agit d'une parthénogenèse facultative : ils donneront les mâles ou faux-bourçons ⁽¹¹⁾. C'est donc, dans ce cas, la reine qui, selon les besoins de la société, utilise ou non la fécondation afin de produire les castes en quantité équilibrée.

Mais cette reine d'abeille ne peut se passer de mâle, c'est-à-dire des faux-bourçons issus, ce qui est le comble, d'un développement parthénogénétique ! ■

⁽¹¹⁾ De ce fait les mâles sont haploïdes, ils possèdent n chromosomes alors que les femelles sont diploïdes ; elles disposent de tous les chromosomes en deux exemplaires (2n).