

La femelle de Processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lépidoptère Thaumetopoeidé) dépose ses œufs en "manchon" autour de l'aiguille en les protégeant avec des écailles de l'extrémité de son abdomen qu'elle lisse avec ses ailes.

Clichés Guy Démolin.



Par Michel Lamy *

* Ce texte est repris tel quel de l'ouvrage "Des insectes et des hommes", de Michel Lamy, publié en 1997 dans la collection "Sciences d'aujourd'hui" par les éditions Albin Michel, avec leur aimable autorisation. Un encadré et un supplément iconographique ont été rajoutés par la rédaction.

La reproduction (II)

La grande majorité des insectes pond des œufs. On dit de ces espèces qu'elles sont ovipares. Mais, si la reproduction est un acte fondamental pour l'espèce, il n'a de chance de succès que si l'œuf est pondu non pas au hasard, mais en un endroit propice au développement de la larve qui va éclore, c'est-à-dire à sa nutrition. Reproduction et nutrition vont donc de pair. Il en résulte que le comportement de ponte comprend trois phases successives. D'abord la recherche de la plante-hôte, si nous partons de l'hypothèse d'un insecte phytophage (majoritaire chez les insectes). Comme nous l'avons vu, grâce à ses organes sensoriels chimiotactiles, l'insecte repère à distance le végétal (spectre d'odeurs) sur lequel il viendra pondre. Puis, le végétal étant localisé, l'insecte précisera au toucher (organes tactiles) le site exact où il va réaliser l'acte de ponte : sur ou sous la feuille, autour des aiguilles (feuilles) de pin, dans les fentes de l'écorce de l'arbre,

dans le fruit, la fleur, etc. Enfin, la ponte est réalisée - on parle d'oviposition - grâce à l'ovipositeur, organe que possèdent les femelles et qui leur permet de déposer leurs œufs de façon très précise, par exemple dans une cavité de l'écorce ou dans le sol. Ce n'est souvent qu'un tube télescopique membraneux formé aux dépens des derniers segments abdominaux. Il peut devenir rigide, formant une tarière ou oviscapte chez les Hyménoptères Térébrants ou les Orthoptères Ensifères qui pondent leurs œufs dans d'autres insectes ou dans le sol.

Les œufs sont pondus isolément ou

en paquet : ils sont généralement collés sur le support par un ciment qui est très efficace puisque des œufs restent fixés même après l'éclosion des larves. Ces œufs peuvent être protégés par des productions tégumentaires : écailles de ponte, voire des poils urticants. C'est le cas des pontes de Lépidoptères : Processionnaire du pin, *Bombyx disparate* et Papillon cendre de Guyane. De plus, il n'est pas rare que les œufs soient pondus en paquet emballé dans une coque : l'oothèque. C'est ainsi que les Acridiens pondent les œufs dans le sol, enrobés dans un mucus qui agglutine la terre et forme un "boudin de terre" plein d'œufs. Les mantes, les blattes (Dictyoptères) réalisent des oothèques de formes très variées qu'elles dispersent dans les lieux qu'elles fréquentent. Chez certaines blattes dont *Leucophaea maderae*, c'est l'oothèque tout entière qui est incubée dans une poche spéciale de la femelle, conduisant à l'ovoviviparité.



Oothèque de Mante.
Cliché Christophe Larcher - OPIE



Ponte de la punaise d'*Elasmucha grisea* (Hétéroptère Pentatomidé).
Cliché P. Velay - OPIE

L'acte de ponte est donc un phénomène comportemental bien précis qui a fait et fait encore l'objet d'études. A. et C. Strambi, du laboratoire de neurobiologie de Marseille, ont montré qu'une femelle de grillon ayant subi une ablation des ovaires aura un comportement normal de ponte : elle creuse un trou dans le sol pour y déposer avec son ovipositeur des œufs qu'elle ne possède pas ! Il y a donc bien la disjonction entre le comportement de ponte et la fonction de reproduction. Ces auteurs ont de plus montré que ce comportement de ponte est sous la dépendance des corps allates (CA) et de l'hormone qu'ils sécrètent : la JH. L'ablation des CA entraîne, chez un grillon, l'absence de ponte ; le comportement de ponte étant rétabli par injection de JH. La JH est, comme nous le verrons ultérieurement, à la fois l'hormone de la reproduction (maturation des œufs) et du comportement de ponte.

Les œufs ainsi pondus réaliseront seuls leur développement embryonnaire aux dépens des réserves vitellines qu'ils contiennent : ils donneront des larves aptes à s'alimenter.

■ DE L'OVIPARITÉ À LA VIVIPARITÉ

À ce schéma général de l'oviparité, classique chez de nombreuses espèces d'insectes, s'ajoutent des variantes qui vont de l'ovoviviparité à la viviparité. Il s'agit d'un développement embryonnaire qui est réalisé dans les voies génitales de la femelle sans ou avec sa participation. Ainsi, chez les Diptères, les mouches du genre *Calliphora*, *Musca* ou *Sarcophaga*, les œufs réalisent leur développement embryonnaire

dans le vagin ou l'utérus dilaté. La femelle pond alors un œuf prêt à éclore ou accouche d'une jeune larve¹. Dans tous ces cas l'embryon s'est développé aux dépens du vitellus sans l'aide de la femelle. En revanche, la mouche tsé-tsé (Diptère Glossinidé) accouche d'une larve qui a été nourrie dans les voies génitales de la femelle grâce à l'existence de "glandes accessoires" transformées en glandes lactées. Elles produisent un "lait utérin" que tète la larve au niveau d'une papille utérine extérieure, la tétine. La larve fait ses mues dans l'utérus de la femelle qui accouchera d'une larve qui se transformera aussitôt en puppe. Fait unique dans le règne animal, la totalité de la croissance de l'individu s'est effectuée *in utero*. Il s'agit donc d'une viviparité avec gestation des larves et accouchement. L'accouchement s'accompagne de contractions musculaires de la mère alors que l'asticot s'allonge afin de s'engager dans le vagin. Ce comportement est sous contrôle neuroendocrine. J.-P. Grillot et A. Robert constatent qu'une femelle décapitée, et qui survit six jours, est incapable d'accoucher. Des neurohormones sont impliquées dans la gestation, d'autres dans la parturition (accouchement), l'ecdysone facilitant la contraction de la musculature utérine².

¹ L'Oestre du mouton (Diptère Brachycère) injecte ainsi ses larves dans les narines du mouton où elles continueront leur développement.
² J.-P. Grillot et A. Robert, *La lutte contre la maladie du sommeil passera-t-elle par l'avortement de la mouche tsé-tsé ?*, La recherche, n°171, novembre 1985, pp. 1404-1406.

D'autres insectes sont vivipares. C'est le cas de certaines blattes où l'oothèque est incubée dans l'utérus de la femelle. Chez *Leucophaea maderae*, Engelmann a étudié le mécanisme neuroendocrinien qui préside à cette viviparité particulière : ici, le jeu de la JH est prépondérant. Les pucerons sont également vivipares et de plus parthénogénétiques*. Les œufs ont des enveloppes très minces et les parois de l'oviducte jouent le rôle d'un "placenta" qui laisse diffuser des substances nutritives de la mère vers l'œuf. Ces femelles accouchent de nombreux petits pucerons parthénogénétiques. Le développement est tellement rapide que les embryons qui se développent dans les oviductes maternels hébergent eux-mêmes une autre génération d'embryons. La femelle parthénogénétique du puceron n'est pas seulement une "femelle enceinte", elle est aussi "une grand-mère enceinte". La productivité du système viviparité-parthénogenèse est extrême et rejoint en cela les mécanismes de pédogenèse et de polyembryonie fréquents chez les insectes.

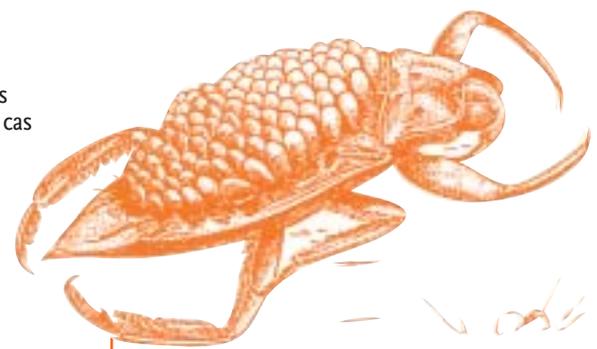
■ PÉDOGENÈSE ET POLYEMBRYONIE

L'idée qu'une larve puisse se multiplier avant d'atteindre l'âge adulte, l'âge de la reproduction chez l'insecte et chez les animaux qui font

* NDLR : à certaines phases de leur cycle complexe. Beaucoup d'espèces passent par une phase ovipare en hiver, l'œuf étant la forme de résistance aux mauvaises conditions (arbres défeuillés, notamment).

Progéniture aux petits soins

On connaît plusieurs exemples de soins donnés aux œufs et aux larves. Dans le cas d'*Hydrocyrius columbiae* (Hétéroptère Belostomatidé aquatique d'Afrique éthiopienne), c'est le mâle qui s'y colle. Ils transportent, fixés sur ses hémélytres, les œufs que la femelle lui a soigneusement collés avec un "ciment" insoluble dans l'eau. Les femelles des genres *Phyllomorpha*, *Arenocoris* en font tout autant. D'autres adoptent un comportement défensif particulier dès que leur descendance est menacée : il s'agit de *Physomerus grossipes* (Hétéroptère Coréidé), capable de projeter sur ses assaillants un liquide anal nauséabond.



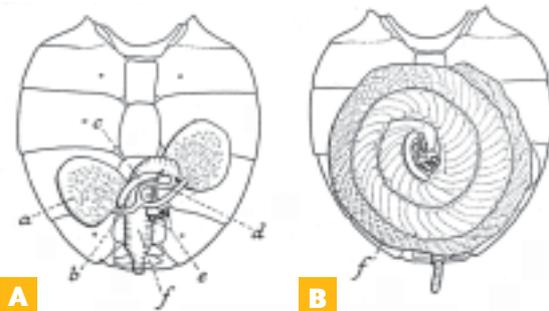
Mâle d'*Hydrocyrius columbiae* portant sur ses hémélytres des œufs fixés par la femelle. d'après P.P.Grassé, éditions Masson.

une métamorphose, est difficile à admettre³. On a donné le nom de néoténie (de *neos* : jeune, et *tenein* : maintien) à ce phénomène de maintien de l'état jeune, larvaire, et de reproduction à l'état larvaire. Chez les insectes, de nombreux cas de néoténie ont été signalés et l'on a donné le nom de pédogenèse à la forme de reproduction parthénogénétique à l'état larvaire. Ce phénomène fut décrit par un entomologiste allemand, N. Wagner, en 1861 chez un petit moucheron (g. *Miastor*, Diptère Cécidomyidé) dont les larves (asticots), se développent sous l'écorce pourrissante des arbres abattus. Ces asticotots contiennent des œufs parthénogénétiques qui donnent d'autres asticotots. La production en grand nombre de ces asticotots entraîne la mort par éclatement de l'asticot-mère. Le nombre des asticotots ainsi produits est considérable, de nombreuses générations se succèdent et ce n'est que dans certaines conditions qu'apparaissent des pupes puis des adultes ailés (les mouchérons) capables d'effectuer une reproduction sexuée. Celle-ci apparaît lorsqu'il y a surpopulation des asticotots et (ou) moins bonne qualité de la nourriture, ou si celle-ci vient à manquer. Wagner eut des difficultés à faire accepter la pédogenèse qui a depuis été retrouvée chez d'autres espèces⁴. Mais il est aussi difficile d'admettre qu'un seul œuf puisse à lui seul produire des milliers voire un million d'individus. Et pourtant, ce phénomène fut découvert par P. Marchal (1862-1942) chez des insectes Hyménoptères parasites, les Cynipidés, avant d'être décrit chez d'autres Invertébrés et Vertébrés dont les tatous (Mammifères Insectivores) : il s'agit de la polyembryonie. Nos vrais jumeaux sont un exemple, bien modeste, de polyembryonie : les deux cellules de la première segmentation - on les appelle

les blastomères - évoluent séparément pour fournir un embryon chacun. Chez les insectes Cynipidés, l'œuf, pauvre en vitellus, subit une segmentation totale où chacune des cellules est capable de devenir un embryon : il s'en forme ainsi, selon les espèces, de 2 à 4, d'une centaine à 2 000, de 1 000 à 1 million ! Ces exemples incroyables nous amènent tout naturellement à parler du potentiel biologique exceptionnel des insectes. [...]

■ LES SOINS AUX ŒUFS ET AUX LARVES

Il s'agit là de comportements qui participent au succès de la reproduction chez les espèces d'insectes qui les manifestent. Beaucoup de femelles d'insectes abandonnent leur ponte dès que celle-ci est réalisée. D'autres et c'est le cas, par exemple, de certaines blattes, transportent au bout de leur abdomen l'oothèque : il s'agit là d'un transport d'œufs, jusqu'à l'abandon pur et simple de l'oothèque et de son contenu. Ce phénomène se retrouve chez les insectes dont les larves sont aquatiques : éphémères, perlides volent au-dessus de l'eau, transportant leurs œufs agglomérés à l'extrémité de l'abdomen, œufs qui se dissocient dès qu'ils touchent la surface de l'eau. Des punaises femelles aquatiques (*Belostomes* – Hémiptères Belostomatidés) et terrestres (*Phyllomorpha* – Hémiptères) fixent leurs œufs sur le dos des mâles qui en assurent le transport jusqu'à l'éclosion. Cela nous rappelle étrangement le cas du crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*) ! Mais, au-delà du simple transport, des cas de soins aux œufs ont été décrits. Cl. Caussanel^{**} a étudié dans le détail le comportement de soins aux œufs prodigué par la femelle du forficule ou perce-oreille (Dermaptère). Ces soins sont indispensables au développement des œufs ; séparés de la mère, ils se couvrent de moisissures et les embryons périssent. À l'éclosion, les



Ovoviviparité chez la Tachinaire, *Panzeria rudis* (Diptère Tachinidé). A : appareil sexuel d'une femelle émergente ; B : celui d'une femelle mature montrant le vagin hypertrophié qui forme la chambre placentaire et le dépôt des œufs contenant les larves formées.
D'après "the principles of insect physiology", de V. B. Wigglesworth, éditions Methuen & Co. LTD, Londres. Seconde édition 1942.

jeunes larves seront protégées et soignées par la femelle. Elles se disperseront après la deuxième mue. Les comportements de soins aux œufs et aux larves se compliquent chez des Coléoptères coprophages, les bousiers et les nécrophores qui vivent sur des cadavres. Ces insectes, selon les espèces, sont capables, soit de pondre dans le fumier ou les cadavres et d'abandonner leurs œufs à leur sort, soit, au contraire, de stocker le fumier (en couches, en boules...) ou un morceau de cadavre dans des galeries creusées dans le sol. Les femelles pondront leurs œufs sur ou au voisinage de ces réserves de nourriture dont les larves s'alimentent. Chez les nécrophores, les larves ne sont pas capables, à l'éclosion, de se nourrir ; aussi la femelle assure avec sa salive une pré-digestion de la chair qu'elle régurgite aux larves. C'est bien sûr chez les Hyménoptères que l'on voit l'évolution la plus spectaculaire de la vie familiale à la vie sociale : le soin aux œufs, puis aux larves, en étant l'une des manifestations^{***}. Guêpes, abeilles, fourmis s'organisent en sociétés structurées où d'autres tâches seront effectuées et le succès de l'ensemble assuré. Ainsi, chez les insectes, selon les espèces - et elles sont plus d'un million - les œufs peuvent être pondus au hasard et abandonnés à leur sort⁵ ou bénéficier de soins attentifs ainsi que les larves qui en sont issues. ■

³ La reproduction à l'état larvaire est possible chez certains Amphibiens urodèles (type salamandre) qui atteignent la maturité sexuelle à l'état larvaire : c'est le cas des Axolotls, larves des salamandres américaines (g. *Amblystome*).

⁴ Par exemple chez un Coléoptère américain, *Micromalthus debilis*.

^{**} NDLR : Décédé en avril 1999. Voir la note nécrologique qu'*Insectes* lui a consacré dans son n° 113.

^{***} NDLR : Les Termites, *Insectes* n°120 et 121.

⁵ On a même constaté que certaines espèces de Lépidoptères et de Diptères pondent en vol, n'importe où. Et pourtant la reproduction est assurée !