

Le développement des insectes : mue et métamorphoses

par Michel Lamy¹

Leurs formes, leurs couleurs, leurs comportements, leurs stridulations et cymbalisations, leurs parades nuptiales, leur vie sociale, leur protection, leur photographie, leur élevage, etc., tous ces aspects de la vie des insectes sont traités dans Insectes, au fil de ses articles et notules. Ne serait-il pas utile, à dose raisonnable, d'exposer de façon complète – mais aussi simple que le sujet le permet – le fonctionnement, la physiologie, de ces animaux et de proposer un cours d'entomologie pour dispenser les bases de la matière – ou les rappeler ? Nous commencerons par présenter la façon dont les insectes grandissent, passant de stade en stade, de l'état d'œuf à celui d'insecte parfait (imago) en passant par la vie larvaire, au travers de mues commandées par des mécanismes hormonaux très particuliers.

C'est parce qu'ils ont le corps recouvert d'une carapace rigide, la *cuticule*, que les insectes, pour grandir, sont obligés de faire des mues. Ils abandonnent la vieille cuticule (*exuvie*) alors qu'ils viennent d'en fabriquer une plus grande, en utilisant d'ailleurs une partie importante des matériaux de l'an-

cienne. Ce phénomène de la mue existe chez tous les êtres à corps couvert d'une carapace (Arthropodes). Chez les insectes, des mues peuvent même se produire pendant le développement de l'embryon. Elles s'accompagnent parfois de transformations profondes : les *métamorphoses*. Enfin, au cours du développement embryonnaire ou du développement post-embryonnaire, peuvent apparaître des périodes d'arrêt de développement – ce sont les *diapauses* – qui permettent de faire coïncider le développement avec des conditions environnementales favorables, en particulier la disponibilité en aliments. Que deviendrait une chenille processionnaire du chêne si son éclosion se produisait au mois de janvier, alors que les chênes n'ont pas de feuilles ? De l'œuf à l'adulte, la vie de l'insecte est entrecoupée de ces épisodes : mues, métamorphoses, diapauses, dont le nombre et les modalités présentent une diversité extraordinaire, à l'image du monde des insectes.

Le développement embryonnaire

L'œuf de l'insecte est très riche en *vitellus*. Celui-ci est situé au centre de l'œuf ; le développement embryonnaire se fait à ses dépens,

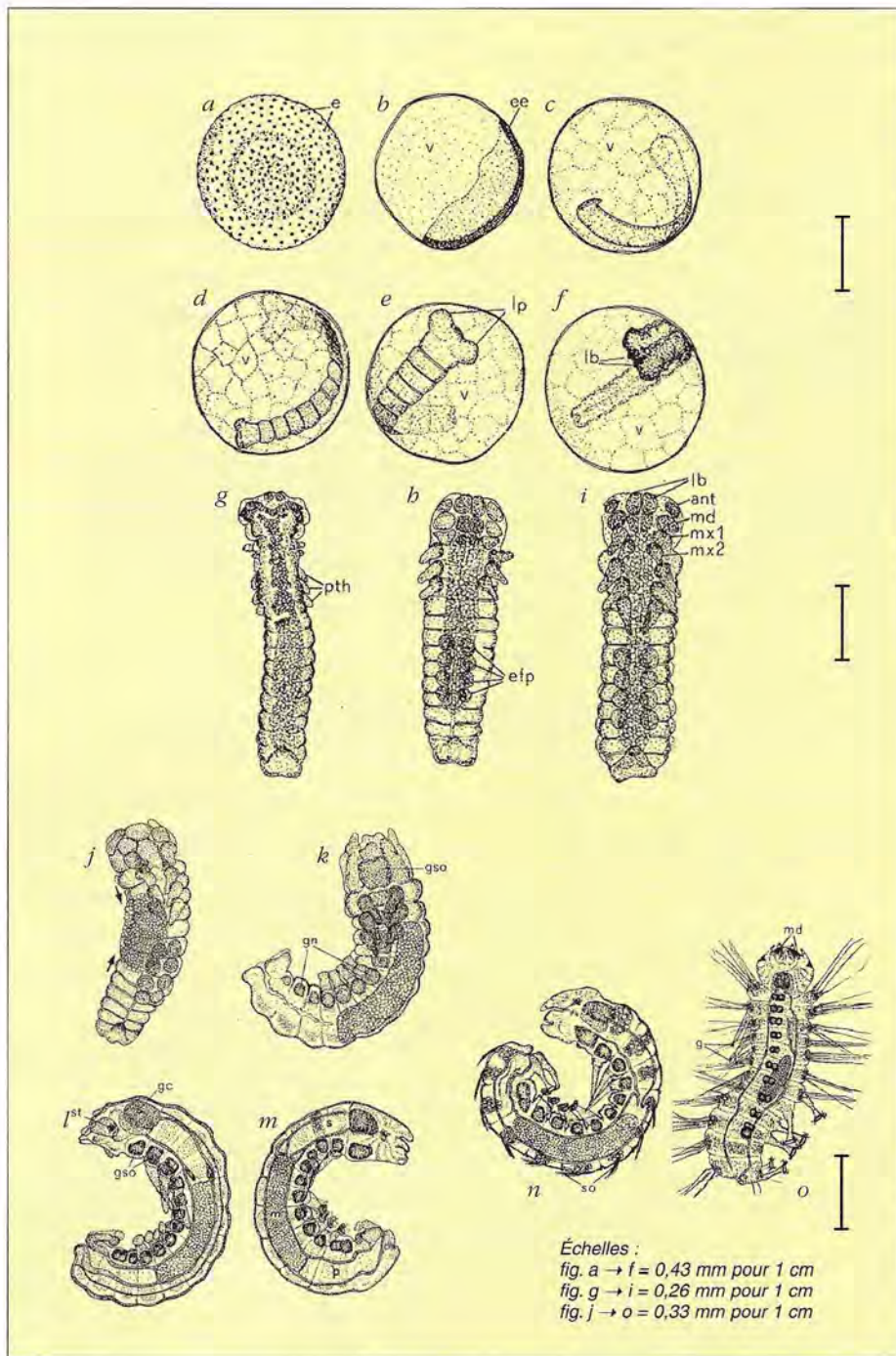
mais nécessite aussi de l'eau et de l'air. L'œuf d'insecte est généralement recouvert, protégé, par une enveloppe rigide, le *chorion*, mais cette enveloppe n'est pas imperméable. À un pôle, dit *hydropyle*, l'eau est absorbée et permettra le développement embryonnaire. Le manque d'eau – *anhydrobiose* – en période de sécheresse empêche le développement ; l'œuf est en état de dormance ou *quiescence*² qui cesse dès que l'eau devient disponible. L'air (oxygène) est également absorbé à travers le chorion grâce à des pores, canalicules ou autres dispositifs différents selon les espèces. Ainsi, grâce au vitellus, à l'eau et à l'oxygène, le développement embryonnaire va pouvoir se réaliser à l'intérieur de cette enveloppe qu'est le chorion.

L'œuf se segmente, les tissus se différencient

La segmentation de l'œuf débute par la division du noyau de fécondation. La multiplication de ce noyau s'accompagne d'une migration des noyaux formés vers la périphérie de l'œuf – comme s'ils fuyaient le vitellus central – où ils forment une couche régulière, l'ébauche de l'*ectoderme*. Au pôle postérieur, un amas de noyaux

¹ - "Les insectes et les hommes", ouvrage de M. Lamy paru en 1997 aux éditions Albin Michel Sciences, dans la collection "Sciences d'aujourd'hui". L'extrait est reproduit ici avec l'aimable autorisation des éditions Albin Michel et repris ici intégralement par A. Fraval, qui a fourni les gravures de la figure 1. Le reste de l'iconographie a été rajouté par la rédaction.

² - Différent de la diapause embryonnaire qui peut se produire alors qu'il y a de l'eau. Cette dormance peut apparaître faute d'eau alors que le développement embryonnaire est terminé, chez les moustiques par exemple.



Développement embryonnaire de *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae)

Développement embryonnaire du 1^{er} au 15^e jour : (de la fig. a à la fig. f, le segment représente 0,22 mm ; de la fig. g à la fig. o, le segment représente 0,13 mm)

a : 1^{er} jour après la ponte. Les noyaux de segmentation "énergides" (e) ont colonisé la totalité de l'œuf.

b : 2^e jour après la ponte. Ébauche embryonnaire (ee) initiale vue de profil ; vitellus (v).

c : 3^e jour après la ponte. Allongement de la bandelette, début de la blastokinèse ; vitellus (v).

d et e : 4^e jour après la ponte (d : vue abdominale, e : vue céphalothoracique). Métamérisation de la bandelette, élargissement des lobes procéphaliques (lp) ; vitellus (v).

f et g : 5^e jour après la ponte (f : embryon avec vitellus. Gnathocéphalon en vue ventrale ; g : embryon isolé du vitellus, en vue dorsale). Changement de position de l'embryon. Apparition des ébauches appendiculaires. Ébauches des pattes thoraciques (pth) ; ébauches paires du labre (lb).

h : 6^e jour après la ponte : progression de la fermeture dorsale (entre les deux flèches). Ébauches des fausses pattes abdominales (efp).

i : 7^e jour après la ponte. Allongement des ébauches des divers appendices. Labre (lb), antenne (ant), mandibules (md), maxillules (mx1), maxilles (mx2).

j : 8^e jour après la ponte. Progression de la fermeture dorsale vers l'avant et vers l'arrière (entre les 2 flèches). L'embryon est sur le point de tourner autour de son axe de symétrie (à comparer avec la figure suivante)

k : 9^e jour après la ponte. Achèvement de la fermeture dorsale. L'embryon a effectué sa rotation autour de son axe longitudinal. Ganglions nerveux (gn) ; ganglions sésuésophasiens (gso).

l : 10^e jour après la ponte. Ganglions cérébroïdes (gc) ; stemmates (st) ; mésentéron (m). Rapprochement des extrémités de l'embryon.

m : 11^e jour après la ponte. Le rapprochement antéro-postérieur s'accroît. L'intestin moyen ou mésentéron (m) se rétrécit alors que l'intestin antérieur ou stomodaeum (s) s'allonge. Proctodaeum (p).

n : 12^e jour après la ponte. Apparition des soies (so) qui sont encore plaquées contre le corps.

o : 15^e jour après la ponte. Morphogenèse achevée, pigmentation accrue des mandibules (md), des griffes (g) et du corps.

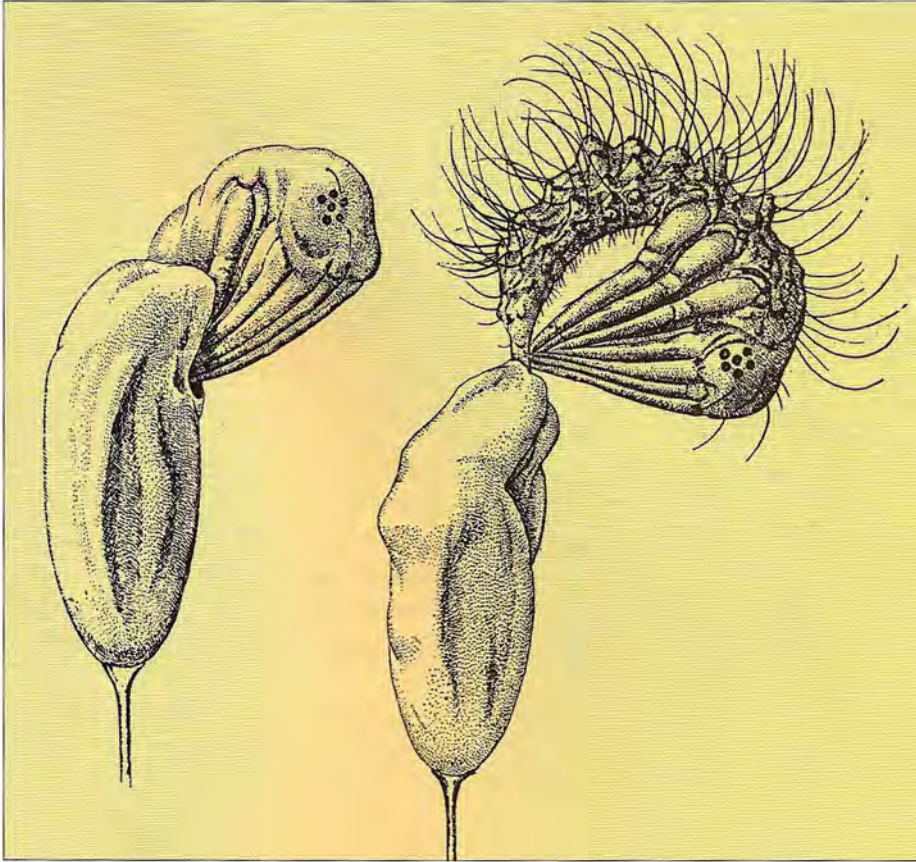
http : //www.inra.fr/Internet/Produits/dpenu/ld-m-cyc.htm

Dessin de L.A. Sembali, 1986. Gravures reprises de l'ouvrage "Lymantria dispar", par A. Fraval et collaborateurs, édité en 1989 chez Actes Édition (Rabat, Maroc).

sera à l'origine des cellules sexuelles (*germen*). L'ectoderme s'épaissit en une *bande germinative*, ébauche du futur embryon. Dans l'axe de cette bande germinative apparaît alors un sillon ou *gouttière gastrale*. La *gastrulation* s'amorce et conduit à la différenciation de l'ectoderme, de l'*endoderme* et du *mésoderme*, les trois feuilletts embryonnaires de l'insecte. Au moment où la gouttière gastrale se referme, il se forme au-dessus de l'embryon une cavité *amniotique*. L'ectoderme se différencie en profondeur en deux cordons cellulaires, ébauches de la chaîne nerveuse. Au niveau de chaque segment, il s'invagine pour donner une paire de trachées. À l'avant et à l'arrière de la gouttière gastrale fermée, l'invagination de l'ectoderme réalise l'intestin antérieur et l'intestin postérieur. Le reste de l'ectoderme constitue le *tégument* de l'insecte. Le mésoderme forme, par segment, une paire de sacs *coelomiques*, qui se dissocie et d'où dérivent muscles, cœur, tissu adipeux... et se réalise alors la cavité générale de l'insecte. L'endoderme se différencie dans l'axe de l'embryon, formant l'intestin moyen, qui s'abouche à l'intestin antérieur et à l'intestin postérieur d'origine ectodermique. Plus tard se forment les appendices, en principe une paire par segment de l'avant vers l'arrière. Apparaissent ainsi les antennes, puis les pièces buccales, les trois paires de pattes et enfin des appendices abdominaux. Pour ceux-ci, il ne s'agit que d'ébauches qui avortent sauf les derniers : stylets copulateurs et cerques.

L'éclosion

L'embryon baigne, au cours de son développement, dans le liquide amniotique. À la fin de son développement, alors que sa cuticule est formée, l'embryon aspire par son pharynx ce liquide amniotique et occupe ainsi la totalité de la coque de l'œuf. Il doit ensuite



Éclosion d'une larve de *Chrysopa septempunctata*
 À gauche : extraction de la larve (juste après la rupture de l'exuvie embryonnaire)
 À droite : la larve est presque entièrement sortie du chorion de l'œuf
 (Dessin d'après Principi, in *Introduzione allo studio dell'entomologia* - Guido Grandi - 1951)

rompre ce chorion pour faire l'éclosion. Là commencent les difficultés ! Le chorion étant souvent très rigide, les efforts musculaires de la jeune larve pour le rompre seraient vains si des dispositifs spéciaux n'existaient pas. Il s'agit souvent de zones de moindre résistance (sillon de l'œuf de mouche), de clapet (opercule des œufs du phasme), qui facilitent la rupture du chorion. De plus certaines larves sont munies, à la naissance, sur leur tête, d'un "ouvre-œuf"

(*ruptor ovi*), sorte d'épave ou lame dentée chitineuse. Cette cuticule embryonnaire (dont l'ouvre-boîte) est souvent abandonnée à l'éclosion (mue embryonnaire³). Enfin, certains embryons dissolvent le chorion de l'œuf par des enzymes (chitinases et protéases) émises dans le liquide amniotique ; c'est le cas des acridiens et l'on a démontré que ces enzymes sont produites par des appendices du premier segment abdominal, devenus glandulaires. Ainsi, la larve qui sort de



Éclosion synchronisée d'une ponte de punaise *Elasmucha grisea* (Het., Pentatomidae)
 Écart entre les deux prises de vue = 10 min (Clichés P. Velay - OPIE)

3 - Ce terme de mue embryonnaire est parfois ambigu. En effet, chez le phasme (*Carausius morosus*) par exemple, J. P. Louvet a montré qu'il y avait successivement synthèse chez l'embryon de trois cuticules : la troisième, sécrétée dix jours avant l'éclosion, sera la cuticule de la jeune larve alors qu'à l'éclosion ce sera l'exuviation de la deuxième cuticule qui constituera la mue embryonnaire. Certains auteurs préfèrent alors parler de dépôts cuticulaires ou de cycles cuticulaires.

4 - Quand les œufs sont pondus dans une oothèque (blattes, par exemple), alors les larves, une fois débarrassées du chorion, doivent ouvrir l'oothèque pour jouir de leur liberté.

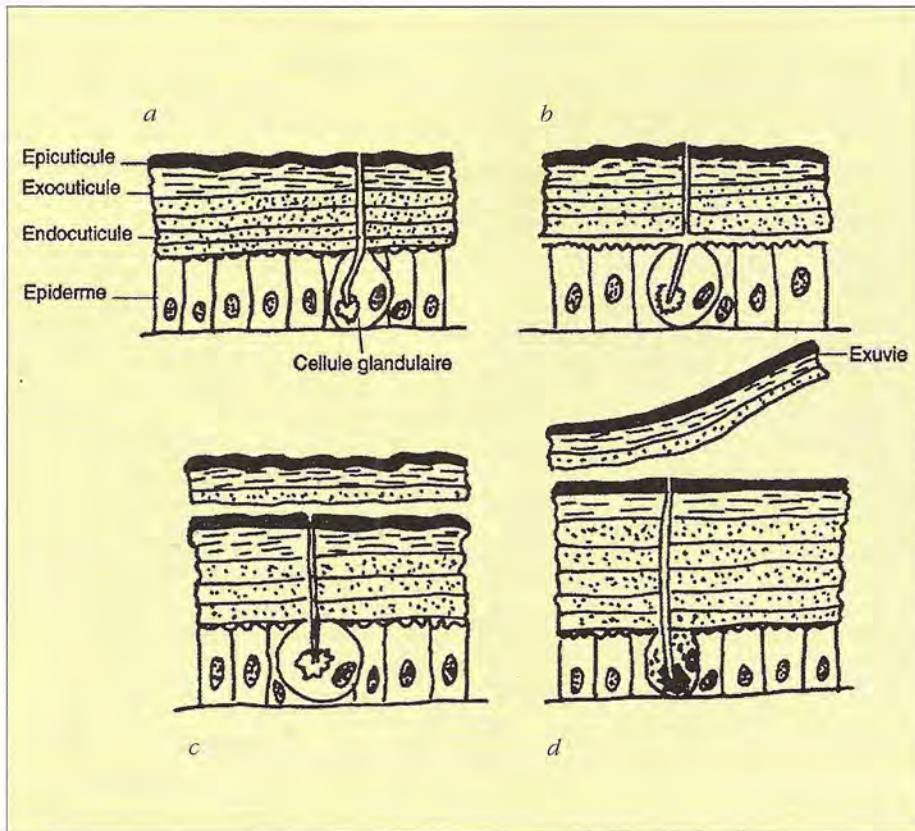
5 - NDLR : Les collembolles sont, dans la classification actuelle, des Hexapoda et non plus des Insecta, terme qui désigne les anciens Pléyrogotes.

l'œuf⁴ passe de la vie aquatique (liquide amniotique) à la vie aérienne, terrestre. Elle ressemble ou non à l'adulte, mais, en toute hypothèse, devra subir des mues pour grandir.

La mue

Nous venons d'indiquer que la mue pouvait avoir lieu pour l'embryon. Chez les insectes⁵ primitifs, de type Collembole, la mue persiste même chez l'adulte. C'est dire qu'il s'agit d'un phénomène général et d'une grande importance pour l'insecte. La mue est donc le processus par lequel l'insecte renouvelle son tégument, sa cuticule et en même temps toutes les productions tégumentaires cuticulaires : soies, poils urticants, appareils sensoriels, trachées, parties antérieure et postérieure de l'intestin... C'est un phénomène histologique qui se déroule en plusieurs étapes.

Un insecte qui mue cesse de s'alimenter et s'immobilise. Les cellules de l'hypoderme se détachent de l'ancienne cuticule et commencent à en sécréter une nouvelle : d'abord l'*épicuticule*, puis l'*exocuticule*, enfin une partie de l'*endocuticule*. En même temps, l'hypoderme exsude entre ancienne et nouvelle cuticule un liquide, le *liquide exuvial*, riche en enzymes (chitinases et protéases). Ces enzymes ont pour fonction de digérer une grande partie de l'endocuticule de l'ancienne cuticule, ce qui facilitera le phénomène d'*exuviation*, élimination de ce qui reste de l'ancienne cuticule et que l'on appelle l'exuvie (10 à 20 % de la cuticule). Se débarrasser de l'ancienne cuticule est - comme sortir de l'œuf - une opération délicate. Elle n'est possible que parce que l'ancienne est digérée en grande partie (80 à 90 %) et parce que existent des lignes de moindre



Les étapes successives de la mue

a : tégument au repos ; b : début de la mue. La cuticule se sépare de l'épiderme et commence sa lyse (apolyse) ; c : sécrétion de la nouvelle cuticule et résorption de l'ancienne ; d : exuviation et fin de synthèse de la nouvelle cuticule. (D'après H. Boué et R. Chanton, 1958, référencé par l'auteur dans son ouvrage)

exuvial a été absorbé à travers la nouvelle cuticule - les matériaux sont réutilisés pour la synthèse cuticulaire - et grâce aux contractions des muscles qui créent une pression interne et provoquent la rupture de l'ancienne cuticule le long des lignes de moindre résistance. L'insecte s'extrait alors par la fissure de l'ancienne cuticule. Pendant et juste après l'exuviation, l'insecte se gorge d'air afin d'avoir le corps distendu à l'extrême. La cuticule encore souple se déplisse au maximum puis, au contact de l'air, elle va se durcir et se colorer (mélanser).

La mélanisation est un phénomène rapide qui est réalisé en une heure. Par contre, le durcissement est plus lent et peut durer plusieurs jours voire plusieurs semaines. Il correspond à la fois à la sclérotinisation (transformation de la cuticule en sclérotine) et à l'accroissement en épaisseur des couches profondes de la cuticule.

La croissance

C'est la mue qui permet la croissance de l'insecte. Il s'agit d'une croissance discontinue. Chaque espèce présente généralement un nombre fixe de mues (deux à six en moyenne) séparées par des *stades*. Chaque stade correspond à une forme et conserve des dimensions fixes. La croissance en longueur des larves se traduit par une courbe en escalier. La croissance en poids se traduit par une courbe continue, mais sinueuse puisque, entre deux mues, l'insecte se nourrit abondamment - son poids augmente - et qu'à l'approche de la mue, il arrête de s'alimenter - alors, son poids diminue. Mues et croissance sont généralement liées, mais peuvent ne pas l'être dans certaines conditions. C'est le cas du Collembole en *écomorphose*, qui mue alors qu'il ne

s'alimente pas. C'est aussi le cas de la larve de *Tineola* (teigne) qui, bien nourrie, fait 4 mues larvaires en 26 jours de développement alors qu'en cas de jeûne, son développement dure 900 jours avec 40 mues (d'après Raccaud-Schoeller) ! L'insecte peut même devenir de plus en plus petit tout en muant : on rapporte le cas d'un petit Coléoptère, *Trogoderma*, qui mesurait 8 mm au moment de sa mise à jeun et 1 mm après cinq ans de jeûne (il pesait alors 1/600^e du poids initial) (d'après Wigglesworth).

Prochain chapitre : Le développement post-embryonnaire

L'ouvrage "Les insectes et les hommes" de Michel Lamy, dont est extrait cet article, est disponible à l'OPIE.

Pour en savoir plus

www.inra.fr/OPIE-Insectes/glossaire.htm#Insecte

L'auteur

Michel Lamy est docteur ès sciences, enseignant d'écologie à l'université de Bordeaux I. Il a consacré plus de trente ans à la recherche entomologique, devenant de ce fait l'un des meilleurs connaisseurs des insectes.

Il est également l'auteur de :

- "La chenille processionnaire du pin. Cycle de développement, rapport avec l'homme", 1982, Centre régional de documentation pédagogique de Bordeaux ;
- "Papillon cendre et papillonite de Guyane française", 1986, Centre départemental de documentation pédagogique de Guyane ;
- "L'intelligence de la nature", 1990, éditions du Rocher ;
- "Les enveloppes écologiques de l'homme", 1993, Presses universitaires de Bordeaux ;
- "L'eau, de la nature et des hommes", 1995, Presses universitaires de Bordeaux ;
- "La biosphère", 1996, éditions Dominos-Flammarion.

4 - Quand les œufs sont pondus dans une ootèque (blattes, par exemple), alors les larves, une fois débarrassées du chorion, doivent ouvrir l'ootèque pour jouir de leur liberté.
5 - NDLR : Les collemboles sont, dans la classification actuelle, des Hexapoda et non plus des Insecta, terme qui désigne les anciens Ptérygotes.