



Larves de phryganes dans leur fourreau - Cliché R. Coutin-OPIE. - À droite, filets de Trichoptères Hydropsychidés - Cliché C. Tailleux/Cemagref

Par Alain Fraval

Les insectes fileurs de soie - 2^e partie

La première partie de cet article, parue dans *Insectes* n°156, a répondu aux questions : qu'est-ce que la soie des insectes, comment est-elle produite ? On y a passé en revue deux ordres entièrement séricigènes, les Embioptères et les Lépidoptères. Nous sont présentés ici d'autres taxons, où le filage de la soie est plus ou moins répandu et des cas isolés d'espèces séricigènes parmi des non-tisseurs.

Chez les **Trichoptères**, ordre proche de celui des Lépidoptères, les larves de la plupart des espèces tissent, à partir de glandes labiales qui occupent tout l'avant du corps, des fourreaux incorporant des cailloux ou des brindilles – d'où leur nom courant de porte-bois. La nymphose, dans un cocon, se fait à l'intérieur du fourreau. Chez les Rhyacophilidés, les larves nagent libres ou dans un réseau de galeries faites d'un réseau lâche de fils de soie. Beaucoup d'Hydropsychidés sont grégaires et tissent des filets de pêche collectifs ; la régularité du filet d'*Hydropsyche* sp. est un indicateur de la pollution de l'eau. *Macronema transversum*, d'Amérique du Nord, construit, en une toile très fine, une sorte de tuyère coudée munie de filtres.

■ La nymphose des puces (**Siphonaptères** alias **Aphaniptères**) se passe dans un cocon en forme de disque rond ou ovale, camouflé par des débris chez certaines. La soie est produite par les glandes labiales des larves de 3^e stade.

■ Les **Planipennes** (Neuroptères) – fourmilions et chrysopes entre autres – se nymphosent dans un cocon de soie tissé par la larve de dernier stade. Les tubes de Malpighi de celle-ci cessent de produire un adhésif (qui aide à la locomotion et sert de substance défensive) et, à la suite d'un brutal remaniement histologique, sécrètent la soie évacuée par l'anus¹.

La femelle, quant à elle, file la soie qui recouvre les œufs ou qui constitue le pédoncule au bout duquel ils

sont fixés (parfois, l'œuf est vers le bas). Pour fabriquer ce pédoncule, elle élève progressivement l'extrémité de son abdomen, tandis que la soie s'écoule de son anus. Contrairement à la larve, la femelle sécrète la soie par ses glandes collatérales.

■ À la fin de leur vie larvaire, les **Thysanoptères**² (hétérométaboles) passent par 2 ou 3 derniers stades peu mobiles. Cette sorte de nym-



Cocon vide de chrysope - Cliché Bradley Higbee, Paramount Farming, Bugwood.org



Œufs et jeunes larves de *Chrysopa carnea* sur leur pédoncule de soie - Cliché R. Coutin-OPIE

1. Chez ces insectes, l'intestin moyen ne communique pas avec l'intestin postérieur ; ils ne défèquent pas.
2. L'ordre a récemment fait l'objet d'une monographie ; « Les thrips », par Alain Fraval. *Insectes* n° 143 (2006-4), en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/1143fraval2.pdf



Larves de la Lyda du poirier - Cliché Michael Gäbler, licence Creative Commons 3.0

phose a lieu à l'air libre, dans le sol ou dans un cocon. La soie filée par la larve provient, selon toute vraisemblance, de ses tubes de Malpighi. Quelques thrips australiens de l'eucalyptus *Dunatothrips spp.* – peut-être à l'état adulte – cousent ensemble deux feuilles ou se bâtissent une petite tente avec de la soie filée par l'anus.

■ Les **Psocoptères**, autres hétérométaboles, ont chez les larves et chez les adultes des glandes séricigènes labiales similaires à celles des chenilles de Lépidoptères. La soie enveloppe les œufs chez les Psocidés et sert à la construction de toiles chez les psoques sociaux Phylotarsidés et Archipsocidés. Dans ce dernier cas, il s'agit de toiles géantes enveloppant les branches et les troncs de gros arbres.

■ Les **Thysanoures**, insectes primitifs (Aptérygotes), ont un comportement de cour très élaboré. Le Poisson d'argent, *Lepisma saccharina* (Lépismatidé) en est un exemple familial. Le mâle étire sur le substrat des fils de soie en éventail le long desquels il dépose des spermatophores ; puis il amène la femelle à rencontrer les fils. Celle-ci se guide sur eux pour trouver les spermatophores et les introduire dans ses voies génita-

les. Nature et origine de cette soie sont inconnues.

■ On rencontre chez les **Hyménoptères** des modalités variées de filage de soie, pour réaliser essentiellement des abris (cocons, nids et toiles).

La production, par les glandes labiales des larves, d'une soie de structure analogue à celle des Lépidoptères (en feuilletés parallèles bêta), est le caractère plésiomorphe (primitif) ; les cocons de nymphose de la plupart des Symphytes et des guêpes parasitoïdes sont tissés de cette matière. Les fausses-chenilles de tenthrèdes (Tenthretinés) tis-

sent des cocons de nymphose d'une soie à structure de chitine, à structure de collagène chez les Nématinés. L'une comme l'autre sont également produites par les glandes labiales.

Des larves de Symphytes font des nids collectifs tissés en soie, à l'instar de la Lyda du poirier *Neurotoma flaviventris* (Pamphiliidé).

Chez les abeilles (*Apoidea*), les guêpes (*Vespoidea*) et les Fourmis (Formicidés), la soie (produite par les glandes labiales des larves) a une structure polyhélicoïdale. Cette particularité intéresse fortement les inventeurs de biomatériaux ; en faisant s'exprimer les gènes de ces insectes dans des bactéries, on obtiendrait des fils de soie aux propriétés inusitées.

La soie est filée en général pour construire le cocon de nymphose. Ainsi l'abeille domestique, dès le milieu du 5^e stade larvaire tapisse sa cellule – que les nourrices viennent d'operculer – d'une fine doublure de soie en guise de cocon, avant de se nymphoser. Les bourdons (*Bombus sp.*) procèdent à peu près de même ; leurs cocons vides peuvent servir de pots à provisions. Les fourmis (Formicidés) tissent des cocons ou pas, selon la sous-famille³ ou les circonstances, comme chez certaines *Formica* ; les cocons protègent les nym-



Cocons de *Cotesia glomerata* - Cliché H. Guyot

phes notamment du cannibalisme. Beaucoup d'Hyménoptères parasitoïdes tissent un cocon de soie avant leur nymphose. Ceux de *Cotesia glomerata* (Braconidé) sont caractéristiques. La femelle du pond une centaine d'œufs dans la chenille de la Piéride du chou ; les larves endophages se nymphosent à l'extérieur dans des petits cocons jaunes fixés en amas sur l'épiderme de l'hôte. La chenille, avant de mourir, tisse un voile de soie qui recouvre les cocons : une sollicitude poussée...

Mais il y a quelques usages particuliers. Parmi les guêpes, Les eumènes (ou guêpes maçonnes, Euménidés) sont solitaires ; dans leur nid en boue séchée, la larve, suspendue au plafond, domine la masse des chenilles (rapportées par la femelle) qu'elle dévore l'une après l'autre. Comme l'a observé Fabre, elle descend et monte dans une sorte de manche en soie fixée au chorion de l'œuf (que la femelle avait attachée au plafond de la cellule) qu'elle agrandit au fur et à mesure.

Les larves de certains Dryinidés tissent des arceaux de soie pour s'aider dans leur progression⁴.

Les fourmis tisserandes, comme *Ecophila smaragdina* (Formicidé) d'Indonésie⁵ ou *Camponotus senex* (d'Amérique du Sud), utilisent la soie produite par leurs larves pour couder ensemble les feuilles fraîches des arbres qu'elles habitent en un nid collectif ; les ouvrières pressent les larves entre leurs mandibules et s'en servent comme d'une navette.

Les Formicinés tropicales du genre *Polyrhachis* ont des nids faits entièrement ou partiellement avec la soie de leurs larves, et souvent des débris végétaux. *P. senex* tend verticalement de solides toiles de soie entre les feuilles ; en cas d'attaque,



Nid de fourmis œcophylles sur cajou (Mozambique) - Cliché C. Villemant



Ecophila sp. - Cliché H. Guyot

elles servent de tambour sous les coups d'abdomen des ouvrières. *P. muelleri* s'installe sous des feuilles translucides et ne tend qu'un mince filet de soie (voir encadré). Une exposition dangereuse à la vue des prédateurs ? Non, car les larves et les nymphes sont vertes. Au Gabon, *P. laboriosa* confectonne un nid en soie... d'araignée ; elle la prélève chez *Agelena consociata* (espèce sociale), la transporte sous forme d'une boule qu'elle dilacère pour récupérer les fibres.

Polyrhachis muelleri met en œuvre la soie de quatre façons :

- une ouvrière tient une larve de dernier stade devant sa tête ; elle lui tapote l'avant-corps de ses antennes et l'arrière-train de ses pattes avant. La larve se met à baver de la soie ; l'ouvrière s'en sert comme d'un tube, dont elle applique l'embout de place en place. C'est la façon habituelle.
- deux ouvrières collaborent : l'une fait comme décrit ci-dessus, l'autre tire le fil de soie et le place dans la construction.
- une larve, qui a déjà servi, est posée sur la toile en cours de tissage. Elle file toute seule ; une ouvrière récupère le fil entre ses mandibules et va l'incorporer à la construction en chantier.
- en cas de réutilisation de la soie (agrandissement du nid), les ouvrières mettent en place les fragments sans solliciter les larves.

D'après Dorow W.H.O. *et al.*, 1990. *Tropical Zoology*, 3, 181-190.

3. Les Myrmécinés, Ponérinés, Formicinés et Dorylinés font un cocon – qui doit être fixé à un support adéquat du substrat ou préparé par les ouvrières. Les Myrmicines, Pseudomyrmicines et Dolichodérines n'en tissent pas.

4. À (re)lire : « Les Dryinidés », par Hubert Tussac. *Insectes* n° 127 (2002-4) en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i127tussac.pdf

5. Les larves sont exploitées comme provende, sous le nom de kroto. À (re)lire : « la collecte commerciale des fourmis tisserandes en Indonésie », par Nicolas Césard. *Insectes* n° 132 (2004-1) en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i132cesard.pdf



Nid de guêpes *Microstigmus* - Cliché Gabriel A. R. Melo à : <http://zoo.bio.ufpr.br/hymenoptera/>



Nid de guêpes *Dolichovespula maculata* Cliché Jerry A. Payne, USDA Agricultural Research Service, Bugwood.org, licence Creative Commons 3.0

Chez certains Hyménoptères, la soie est produite par les adultes. La fourmi *Melissotarsus emeyri* du fynbos sud-africain est tout à fait originale. Elle creuse les galeries de son nid (où elle vit en association avec des cochenilles) dans le



Cocons de Microgastéridés (collection du Muséum national d'Histoire naturelle) - Cliché Agnèle Touret-Alby



bois vivant. Les crevasses et orifices inusités sont colmatés à l'aide de soie. Les ouvrières la secrètent à partir de glandes situées sous la cuticule de la cavité buccale et la mettent en place à l'aide des tarses antérieurs, modifiés en une sorte de peigne à soie.

Des guêpes prédatrices brésiliennes du genre *Microstigmus* (Sphécidés Pemphredoninés), eusociales, pour confectionner leur nid, secrètent une soie particulière, issue de glandes sous-cuticulaires abdominales et « filée » par des brosses de soies. *Eupelmus urozonus* (Eupelmidé) est un parasitoïde de la Mouche de l'olive, *Bactrocera (Dacus) oleae* (Dip. Téphritidé), concurrent de l'auxiliaire de lutte biologique *Opius concolor* (Braconidé). À ce titre, il a fait l'objet d'observations très précises⁶. L'œuf une fois pondu à proximité de la larve de l'hôte, la femelle émet un liquide – produit par des glandes accessoires non définies – qui, par les mouvements des stylets de l'extrémité de la tarière, est tissé en une sorte de couverture d'aspect soyeux et d'un

blanc pur au-dessus de l'œuf. Ce dôme soyeux serait une protection contre l'écrasement par les mouvements de l'hôte.

Polistes metricus, Vespidé nord-américain, construit un nid en fibres végétales mêlées de soie. Cette composition a été révélée par l'analyse ultrastructurale et chimique. Il en est de même chez la Guêpe à taches blanches, *Dolichovespula maculata*, et chez *Ropalidia opifex*. Leur soie est produite par les glandes labiales.

■ Quelques **Diptères** produisent de la soie. Les larves de Simuliés, vivant accrochées dans les eaux courantes, la matière qu'elle

dépose sur le support avec sa bouche et à laquelle elle s'ancre avec ses crochets abdominaux, est la même que celle dont elle forme des fils de soie. Chez d'autres espèces, une ligne de vie amarrée à une pierre leur permet de se déplacer sans être emportées par le courant. À la fin de leur développement, elles tissent un cocon en soie, dans lequel elles se nymphosent.

Les « vers de vase », larves de Chironomidés (famille proche) aquatiques fabriquent des tubes, tissés en soie, dans lesquelles elles circulent ; elles tissent ensuite, dans une soie différente⁷, un tube de nymphose. D'autres espèces élaborent des fourreaux agglomérant des débris avec un fil de soie. Une curiosité (et un cas de phorésie) : les larves *Nanocladius rectinervis* habitent des fourreaux de soie collés à la cuticule de *Nigronia serricornis* (Mégaloptère Corydalidé) qui assure leur transport.

La ligne de pêche, pendant au plafond des grottes de Nouvelle Zélande, du ver luisant *Arachnocampa* (Mycétophilidé)⁸ est faite d'une

6. Par P. Delanoue et Y. Arambourg, à l'INRA d'Antibes. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1(4), 1965, 817-842.
7. La production de 3 types de soie, mettant en œuvre pour son éjection et sa mise en place différentes parties des pièces buccales, est attestée chez *Rheotanytarsus musdcola*.
8. On (re)lira une description détaillée dans « Les vers luisants de la Nouvelle-Zélande », par Pierre Jolivet. *Insectes* n° 138 (2005-3), en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i138jolivet.pdf



Nymphe d'*Hypera rumicis* dans son cocon, attaquée par une larve de chrysope - Cliché James Lindsey à www.commanster.eu/commanster.html

soie extensible, capable d'amortir les chocs des proies volantes, engluées par le mucus et bientôt calmées par une toxine. La larve vit dans un manchon ou une toile, également en soie, fixée sous le support ; pour récupérer ses proies, elle avale sa ligne de pêche.

Ces Nématocères sécrètent la soie avec leurs glandes labiales.

Chez les Hilarines (tribu de la famille des Empididés, moucheron prédateurs du groupe des Brachycères), ce sont des glandes sous-cuticulaires situées dans le basitarse renflé de la patte avant du mâle qui produisent la soie. Ces glandes débouchent ventralement via des épines creuses logées par paires dans un sillon. L'emploi de cette soie est particulier : elle enveloppe une proie, don nuptial offert à la femelle (pour la détourner d'intentions cannibales ou pour lui apporter des protéines – les deux interprétations sont proposées). Le « cadeau » peut-être un simple bout de soie, ou un ballon vide.

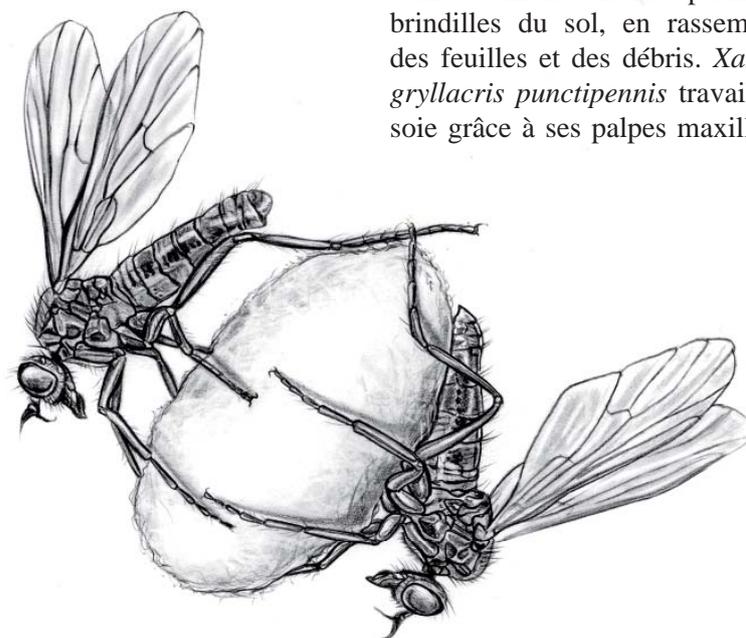
■ Un ravageur banal, le Phytosome de la luzerne⁹, est l'un des rares **Coléoptères** à filer de la soie.

9. Fiche HYPPZ à www.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3hyppos.ht

10. Voir « Les Coléoptères Méloïdés, cleptoparasites de nids d'abeilles solitaires », par Claire Villemant, *Insectes* n° 121 (2001-2), en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i121villemant.pdf

La larve de dernier stade d'*Hypera postica* (Curculionidé), en effet, tisse un filet lâche aux fils bruns qui lie des débris de feuilles. Le cocon ainsi formé tombe au sol, où il apparaît soyeux et de couleur claire. La soie est fournie par ses tubes de Malpighi.

La femelle du Grand Hydrophile, *Hydrophilus piceus* (Hydrophilidé), use de la soie de ses glandes collétriques pour façonner une coque ovigère flottante, surmontée d'un « mât », dans laquelle elle a pondu



Offrande d'un mâle à une femelle de « mouche ballon » (Diptères Empididés) - Dessin Cécile Aquisti in Corbara, 2005 : Les constructions animales, chez Delachaux & Niestlé, Paris.

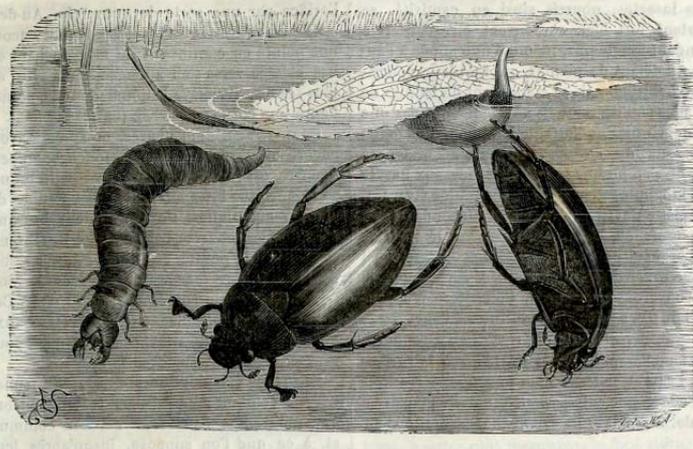
ses œufs (une cinquantaine). Chez les *Helophorus* (même famille), le ballon de soie est posé sur le sol. Dès leur éclosion, les larves nouveau-nées de certains Méloïdés cleptoparasites d'abeilles courent rapidement à la surface de la ponte, émettant à l'extrémité de leur abdomen un très fin fil de soie qui forme bientôt un réseau dense au dessus de l'amas de chorions vides. Trois jours après l'éclosion, la masse grouillante des larves s'étire et forme une « goutte » qui, retenue par une cordelette de soie, tombe lentement au sol¹⁰.

La larve du Chrysomélide *Lachnia cylindrica* vit parmi les fourmis, dans leur nid, où elle nourrit de débris végétaux ; elle se protège de ses hôtes en s'enveloppant d'un fourreau de soie.

■ Il est des **Orthoptères** fileurs de soie. Chez les Gryllacrididés et les Anostostomatidés, tous les stades filent la soie, issue de leurs glandes labiales, pour en tapisser les parois de leur terrier ou pour assembler des feuilles. Ces sauterelles nocturnes sont populaires en Australie et en Nouvelle-Zélande sous le nom (maori) de wetas : elles ont l'allure de petits monstres. Les *Apotrechus* confectionnent un nid parmi les brindilles du sol, en rassemblant des feuilles et des débris. *Xanthogryllacris punctipennis* travaille la soie grâce à ses palpes maxillaires



Dissimulée sous une feuille de nénuphar, une coque ovigère de Grand Hydrophile dont seul le « mât » émerge - Cliché A. Lequet. À droite, L'Hydrophile brun, gravure extraite de *Les insectes* par A.E. Brehm, trad. par J. Kunckel D'Hercule, 1882.



et labiaux allongés. *Bothriogryllacris turris* établit son terrier dans le sable : les galeries sont renforcées d'un manchon de soie solide, qui dépasse du sol au niveau de l'entrée – peut-être une précaution contre les inondations. En outre, l'insecte munit ce « tuba » d'un clapet fait de

grains de sable tenus ensemble par des fils de soie. L'issue est fermée toute la journée – précaution contre des prédateurs ou parasites – mais ouverte la nuit quand l'insecte cherche sa nourriture. Chez une espèce voisine, le terrier est barré d'un filet de soie, refait à chaque passage.

■ ENCORE QUELQUES CAS...

Sont fileuses de soie :

- une éphémère africaine, *Povilla adusta* (Polymitarcydité), qui se distingue des autres Éphéméroptères par le calage parfait de ses émergences synchronisées sur le cycle lunaire et par les mœurs de la larve : celle-ci creuse des galeries dans le bois, qu'elle tapisse de soie (produite par ses tubes de Malpighi) ;
- deux espèces de Gomphidés (Odonates) africaines, *Lestinogomphus* et *Ictionogomphus*, dont les femelles accrocheraient leurs œufs avec des brins de soie ;
- une cicadelle endémique australienne, *Kahaono montana* (Hémiptère Typhlocibidité), qui tisse, sur les feuilles d'eucalyptus des abris collectifs faits d'une matière étanche à la pluie (ses excréments) dont l'armature est de filins de soie. ■



Groupes d'adultes et de larves de dernier stade de *Kahaono montana* sous leur tente de soie sur feuille d'eucalyptus (Richmond, Nouvelle-Galles du Sud, Australie) - Cliché Murray Fletcher, Industry & Investment, Nouvelle-Galles du Sud, Australie

Pour en savoir plus sur la soie chez les araignées – grand et beau sujet non traité ici :

La soie animale et le comportement, par Bertrand Kraft (2002), en ligne à <http://cpn.sittelles.free.fr/Araignees-Soie.pdf>