



Aconophora sp. (Nicaragua) - Cliché Jérémie Lapèze

Par Benoît Gilles

Les membracides

de surprenants petits insectes

Avec leurs excroissances extravagantes, les Membracides font figure d'Ovnis parmi les insectes. Leurs formes et leurs couleurs ne sont d'ailleurs pas les seuls caractères singuliers de ce groupe : leur impressionnante aptitude au saut, les soins qu'ils prodiguent à leurs jeunes et l'origine controversée de leurs « casques » souvent ornés constituent autant de sujets d'intérêt.

Demi-Diable *Centrotus cornutus*, et deux plus rares : le Petit-Diable² *Gargara genistae* et *Centrotus chloroticus*.

Les membracides sont de petits insectes hétérométaboles piqueurs-suceurs de l'ordre des Hémiptères, du sous-ordre des Auchénorrhynches¹, de l'infraordre des Cicadomorpha, comme les cercopidés et les cigales.

Plus de 3 270 espèces de Membracidae (super-famille) ont été décrites à travers le monde, vivant principalement en Amériques Cen-

trale et du Sud. Elles sont réparties en 3 familles : les Aetalionidés (6 genres et 42 espèces) ; les Mélizodéridés (2 genres et 8 espèces) ; les Membracidés (plus de 400 genres et 3 000 espèces). En France métropolitaine, on compte quatre espèces de Membracidés, dont deux communes : la Cicadelle bubale ou Membracide bison *Stictocephala bisonia* et le



Membracide bison - Cliché Lucie Kriznar à <http://lejardindelucie.blogspot.fr/>

1. Leur rostre, qui contient les stylets mandibulaires et maxillaires, part de l'avant de la tête.

2. À (re)lire : La métamorphose captivante du Petit Diable, par Catherine Baral, *Insectes* n°141, 2006(2), en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i141baral.pdf



Demi-Diable - Cliché Hsuepfle, licence CC BY-SA 3.0, à commons.wikimedia.org



Guayaquila sp. - Cliché Jérémie Lapèze

■ BIOLOGIE GÉNÉRALE

Les membracides sont opophages : à l'aide de leur appareil buccal modifié en forme de stylet, ils percent les tissus végétaux et ponctionnent la sève élaborée, riche en glucides et acides aminés, qui circule dans le phloème en provenance des feuilles. Certaines espèces peuvent s'alimenter de la sève brute des racines, riche en eau et en sels minéraux, qui circule dans le xylème. Les larves se nourrissent à partir du parenchyme.

Comme tous les Hémiptères, les membracides possèdent un intestin modifié et spécialisé comportant une chambre filtrante³ qui leur permet d'assimiler les éléments nutritifs de la sève, tout en évacuant le surplus de liquide sous forme de miellat, riche en glucides et en acides aminés essentiels, la plupart du temps récolté par les insectes sociaux comme les fourmis, les guêpes et les abeilles.

Les modalités de l'accouplement sont encore mal connues : la femelle peut être fécondée par un ou plusieurs mâles selon les espèces. Les œufs sont pondus soit dans les tissus de la plante-hôte, à l'aide d'un ovipositeur, soit déposés à sa surface. Dans les deux cas, la femelle les recouvre d'une substance cireuse pour les protéger de la dessiccation, des prédateurs, des

parasitoïdes, des champignons, ou des défenses de la plante elle-même (résine, latex...). Le développement passe par cinq stades larvaires.

Les espèces des régions tempérées ont tendance à être univoltines (une génération par an) et hibernent sous forme d'œufs, et celles des régions tropicales multivoltines. Cependant, il existe chez ces dernières une certaine influence de la saisonnalité des plantes-hôtes et de l'habitat.

■ COMPORTEMENT SOCIAL ET SOINS PARENTAUX

Plusieurs degrés de sociabilité se rencontrent chez les membracides, de solitaire à subsocial.

La grande majorité des espèces sont solitaires : les individus vivent isolés, voire en couple, sur une partie du végétal.

Le comportement grégaire confère aux individus un avantage alimentaire et favorise leur relation avec des fourmis qui les protègent et qui les soignent (mutualisme, dit

3. Comme tous les anciens Homoptères. À (re)lire : L'urine des Homoptères, un matériau utilisé ou recyclé de façons étonnantes, par Michel Boulard. *Insectes* n°80, 1991(1), en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i80boulard.pdf



Membracis foliata en interaction avec une fourmi *Ectatomma sp.* - Cliché Jérémie Lapèze

trophobiose⁴). Plusieurs comportements d'agrégation ont été recensés : – rassemblement uniquement de larves de la même espèce, soit issues de la même fratrie, soit de fratries différentes provenant de pontes collectives (même endroit) – rassemblement d'adultes et de larves de la même espèce, du même âge ou non selon que l'espèce est sémelpare (une seule ponte dans la vie de l'animal) ou itéropare (plusieurs pontes) – rassemblement d'individus adultes et de larves d'espèces et d'âges différents.

Chez les espèces subsociales, les parents prodiguent des soins à leur progéniture, augmentant ainsi la survie, la croissance et le développement des larves. Le soin parental le plus répandu est la protection (gardiennage) de la ponte et/ou des larves contre les prédateurs et les parasitoïdes durant une période plus ou moins prolongée et dans certains cas jusqu'au stade adulte. Des comportements très particuliers ont été observés de la part d'espèces se nourrissant sur des plantes aux tissus trop épais et trop résistants pour le passage des stylets des jeunes larves. La



Larve de Membracide bison - Cliché Lucie Kriznar à <http://lejardindelucie.blogspot.fr/>

femelle réalise des incisions avec son ovipositeur pour les aider à atteindre les tissus parenchymateux. D'autres espèces creusent des puits dans les tissus où les liquides s'accumulent, les rendant ainsi accessibles aux larves. Enfin, les femelles de certaines espèces ont des comportements actifs et agressifs face à un prédateur : coups de pattes, écartement des ailes, mouvements rapides du corps, vibration ou encore émission de phéromones d'alerte⁵.

Le comportement de ponte est également très variable. Elle peut être unique ou multiple, sur une ou plusieurs plantes-hôtes, étalée ou non dans le temps (de quelques jours à plusieurs semaines). Les espèces à ponte unique, en général grégaires, déposent leurs œufs sur des zones de la plante où d'autres femelles ont déjà pondu.

4. À noter le cas des abris à membracides construits par des fourmis, notamment sur le pédoncule des cabosses de cacaoyer.

5. À (re)lire : Prendre soin des jeunes (2^e partie), par Alain Fraval. *Insectes* n°153, 2009(2). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i153-fraval2.pdf



Mue d'un membracide de la tribu des Aconophorini (à droite) ; à gauche, une larve et en arrière un imago - Cliché Anaëlle Neau



Enchenopa sp. avec leurs larves
Cliché Jérémie Lapèze



Umbonia crassicornis – Cliché Marshal Hedin, licence CC BY 2.0 à commons.wikimedia.org



Cyphonia clavata - Cliché Jérémie Lapèze

■ MORPHOLOGIE : COMMUNICATION ET CAMOUFLAGE

Les membracides possèdent sur leur thorax une excroissance creuse, appelée casque, de forme, de couleur, de taille et de structure extrêmement variables dont l'origine et le rôle sont sujets à controverse. Elle semble jouer un rôle – surtout de caisse de résonance – dans la production et l'émission de signaux vibratoires transmis par les tissus végétaux. Les congénères les détectent par les nombreux poils sensoriels situés sur leur face ventrale. Ils semblent capables, on ne sait comment, de déterminer et de localiser la source sonore. Certaines espèces (principalement grégaires et subsociales) présentent des motifs et des colorations particulièrement visibles, notamment sur le casque, qui informent les prédateurs de leur toxicité (coloration aposématique). D'autres (principalement solitaires) ont au contraire des tenues de camouflage qui imitent la couleur et la texture du support végétal (coloration cryptique). Le type de coloration peut changer au cours des différents stades de développement. Il est évident qu'une forte pression de sélection s'exerce sur ces éléments morphologiques.

■ MÉCANISME DU SAUT

Les membracides disposent d'un mécanisme de fuite particulièrement efficace : un saut puissant, tel qu'un insecte de quelques millimètres peut atteindre des vitesses de 5-5,5 m/s en quelques millisecondes, ce qui représente une accélération de 550-719 g !

Cette performance exceptionnelle est possible grâce à un mécanisme de catapulte où d'énormes muscles thoraciques, sous tension, stockent une grande quantité d'énergie dans une structure composite (cuticule et protéines caoutchouteuse : la résiline⁶) et qui la libèrent en une fraction de seconde comme un élastique.

Ces muscles sont situés à la base des pattes postérieures, dans l'articulation coxo-trochanter. Quand ils sont sous tension, le fémur est plaqué contre le corps de l'insecte dans une échancrure ventrale. Lorsque la pression est libérée, le fémur est propulsé vers l'arrière ce qui engendre un déplacement de l'insecte vers l'avant. La forme aérodynamique des membracides permet d'augmenter l'efficacité du saut. La plupart

du temps les ailes restent fermées durant cette phase et ne semblent pas intervenir. Cependant, il a été observé que, selon les espèces, les ailes pouvaient battre à des moments différents durant le saut, peut-être pour stabiliser la trajectoire et la position du corps.

La vitesse et l'accélération du saut sont dépendantes de la taille et du poids de l'insecte qui quitte le sol en moyenne en 2 millisecondes !

Ce mécanisme permet à l'animal de générer des forces par unité de masse bien supérieures à ce que peuvent produire des muscles : elles sont incroyables puisqu'elles peuvent atteindre 5 300 à 33 000 kW/kg. Si l'on considère que les muscles de saut représentent 11 % de la masse totale du corps, ces valeurs se situent bien au-delà des possibilités physiologiques de contraction des muscles. Les muscles ne peuvent développer des puissances de contractions qu'aux alentours de 250-3 000 kW/kg.

■ L'ORIGINE CONTROVERSÉE DU CASQUE

Deux hypothèses sont proposées, la première par le Français Benjamin Prud'homme et ses collaborateurs

6. À relire : « Ils sautent » par Alain Fraval, *Insectes* n°167, 2012(4), en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i167fraval2.pdf

(*Nature*, 2011) qui suggère que le casque serait issu d'une troisième paire d'ailes modifiée rattachée au prothorax ; la seconde par l'Américain Istvan Miko (*PlosOne*, 2012) qui décrit le casque comme une excroissance du premier segment thoracique.

L'apparition d'une troisième paire d'ailes sur le prothorax constituerait une innovation sans précédent dans l'histoire évolutive des insectes. En effet, l'évolution engendre essentiellement des réductions ou des pertes d'organes et d'appendices. Or, la structure morphologique des insectes est restée inchangée depuis près de 350 millions d'années : elle comporte une paire d'ailes sur le deuxième segment thoracique et une sur le troisième.

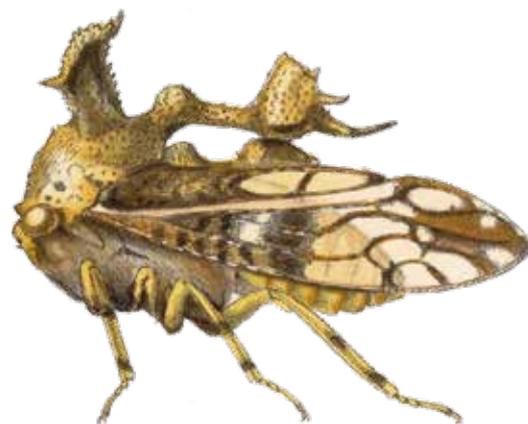
Pour l'équipe française, se basant sur des études génétiques et morphologiques, le casque serait une structure indépendante du thorax, reliée par des articulations souples composées de nombreux éléments plus ou moins sclérifiés, comme ceux que l'on retrouve à la base de l'aile : les pteralia. Il proviendrait donc de la fusion de cette paire d'appendices thoraciques pour former une structure unique (présence d'une ligne médiane dans l'axe antéro-postérieur). Ces appendices et par la suite le casque, n'étant pas soumis aux contraintes fonctionnelles imposées par le vol, auraient évolué dans une diversité infinie de forme, de couleur, de taille et de texture.

De plus, l'étude de la structure du casque révèle la présence d'un réseau complexe de nervures, de deux couches de cellules épithéliales reliées entre elles par des structures retrouvées dans les ailes des insectes.

Enfin, les analyses génétiques ont mis en évidence l'expression de gènes normalement impliqués dans le développement des ailes. Une conclusion que réfute l'équipe internationale d'Istvan Miko pour laquelle le casque serait une simple



Ci-dessus, Sphongophorus inflatus et S. ballista. Ci-contre de haut en bas, Smerdalea horrescens et Alcmeone godmani. In : *Biologia Centrali-Americana : zoology, botany and archaeology*, V. 2, part. 1., par W. W. Fowler, ed. 1894-1909.



excroissance, une hypertrophie du prothorax. Les éléments de l'articulation présentés comme des pteralia modifiés seraient des excroissances de la cuticule où sont fixés les muscles contrôlant la fermeture des stigmates prothoraciques. Aussi, le système complexe de nervures et de trachées retrouvé dans le casque n'est pas pour eux homologue à celui des ailes, même si son but est le transport des éléments nutritifs et de l'oxygène.

De plus, la ligne médiane du casque serait une ligne ecdysiale (suture de la cuticule permettant à l'insecte de la quitter lors de la mue) et non une ligne de fusion entre deux ailes. Istvan Miko suggère qu'il n'y a pas de différences structurelles avec les autres segments thoraciques.

Enfin, toujours selon eux, les gènes alaires présents dans les cellules à l'origine du casque seraient également exprimés dans des organes autres que les ailes (le système nerveux et les pattes par exemple). Le casque serait dans ce cas une simple évagination non articulée ayant une origine développementale proche de celle des ailes où seraient impliqués les mêmes processus génétiques.

Des études complémentaires devront être menées pour découvrir le mystère qui se cache derrière cet organe des plus surprenants. ■

Références

Miko I. et al., 2012. On dorsal prothoracic appendages in treehoppers (Hemiptera: Membracidae) and the nature of morphological evidence. *PlosOne*, 7:1-12. En ligne à [//doi.org/10.1371/journal.pone.0030137](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030137)

Burrows M., 2013. Jumping mechanisms of treehoppers (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Membracidae). *The Journal of Experimental Biology*, 216:788-799. En ligne à [//jeb.biologists.org/content/216/5/788.full](http://jeb.biologists.org/content/216/5/788.full)

Prud'homme B. et al., 2011. Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra wing-like appendage. *Nature*, 473:83-86. [doi:10.1038/nature09977](https://doi.org/10.1038/nature09977)

Cet article est repris et adapté du site Internet de l'auteur : [//passion-entomologie.fr/](http://passion-entomologie.fr/)
Contact : benoit_gilles@hotmail.fr

Les cicindèles

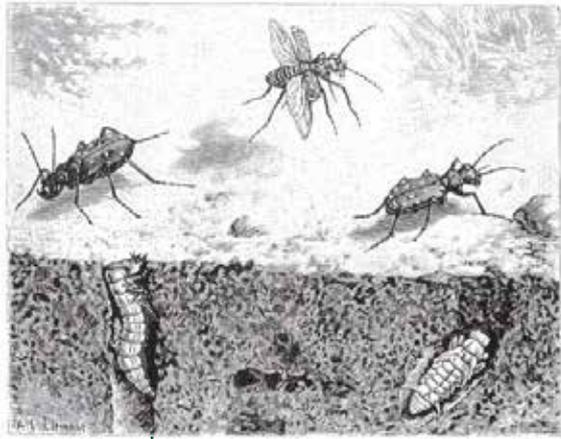


Fig. 1. La Cicindèle champêtre. À gauche, sa larve à l'affût ; à droite, sa nymphe dans sa loge.

Le genre Cicindèle constitue la forme typique de la famille des Cicindélidés, qu'il représente seul en Europe. Il renferme des insectes très gracieux et très agiles, organisés pour la chasse comme leurs proches parents les Carabiques et les Dytiscides, ceux-là brigands terrestres, ceux-ci meurtriers aquatiques. Ces trois familles se distinguent, anatomiquement, de tous les autres Coléoptères par la présence de six palpes à la bouche ; les Cicindélidés s'isolent, en outre, de leurs alliés par cette particularité que leurs mâchoires sont munies à l'extrémité d'un petit crochet ; de plus, leurs antennes sont insérées sur la face, et non sur les côtés de la tête. Les divers traits de la physionomie générale des Cicindèles, non moins que l'examen de leur armature buccale, révèlent à première vue leur régime carnivore ; il est facile, en effet, de concevoir que des insectes ainsi munis de pattes longues et déliées, d'yeux bien développés, ainsi sveltes et élancés dans leur forme générale, sont très aptes à poursuivre à la course le menu gibier vivant. On peut en outre supposer que ces chasseurs savent s'attaquer à des proies assez robustes et capables de se défendre, car leurs mandibules sont fortes, très mobiles, susceptibles d'un large écartement, acérées, tranchantes, commandées par des muscles énergiques. La réalité donne raison à cette supposition

théorique : et il est fréquent de voir une cicindèle aux prises avec un ver de terre, une grosse limace ou encore avec une mouche volumineuse qui, pour s'échapper, bourdonne et s'agite violemment. Les mandibules de cet insecte sont assez puissantes pour entamer l'épiderme humain dans une région tendre, par exemple le dos de la main ; c'est là une particularité que la cicindèle ne partage qu'avec un très petit nombre de Coléoptères de nos pays. [...]

Sur les diverses parties du corps des cicindèles se jouent les reflets d'une teinte cuivreuse, rougeâtre ou verte, changeante et qui est parfois très brillante. Leurs élytres, plus généralement, sont d'une teinte mate, dont le vert fait le fond, avec des points, des lunules, des gouttes d'un blanc pur ou jaunâtre. Comme les carabiques, et bon nombre d'autres insectes carnassiers, les cicindèles répandent une odeur ; mais tandis que ceux-là exhalent un parfum très âcre et repoussant, celles-ci imprègnent les doigts qui les touchent d'une substance volatile suave, dont l'agréable senteur rappelle celle des pommes de reinette ou de la rose.

Ces insectes se plaisent aux endroits ensoleillés ; ils fréquentent les dunes du bord de la mer, les grand'routes, les chemins courant à travers les plaines sablonneuses. C'est là, posés à découvert sur le sol ou parmi l'herbe rase d'un talus rocailleux et aride, qu'ils inspectent les alentours, guettant une proie ou surveillant un ennemi. Car s'ils chassent, ils sont chassés aussi : nul être n'est épargné dans la lutte pour la vie. Leur tactique habituelle pour fuir le danger (qui parfois se présente à eux sous la figure d'un entomologiste) est de s'envoler dès que l'agresseur est à proximité, pour se poser à quelque

distance, et recommencer ce manège indéfiniment tant que dure la poursuite. Ajoutons que leur vol n'est ni soutenu ni très rapide, et qu'on arrive assez aisément à les fatiguer et à les capturer.

La larve de la cicindèle vit dans la terre ; maldouée du point de vue des moyens de locomotion, elle a recours à la ruse pour se procurer le gibier dont elle vit. Dans les endroits sablonneux où elle se plaît, elle creuse, jusqu'à une profondeur qui atteint parfois 50 centimètres, une galerie large comme un tuyau de plume, et le long de laquelle elle chemine à la façon d'un ramoneur dans une cheminée. Pour chasser, elle vient se placer à l'orifice de son trou, qu'elle ferme avec sa large tête. Ce pont trompeur s'effondre soudain sous le pas, pourtant léger, des petits insectes qui s'y engagent ; précipités dans la galerie, ils sont bientôt dévorés par le carnassier qui s'y trouve. ■

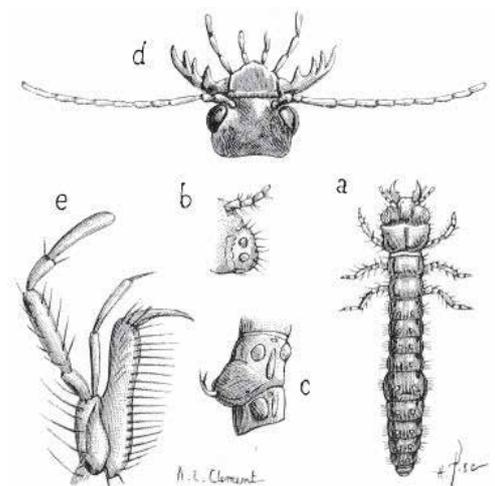


Fig. 2. Détails : a, larve de cicindèle vue de dos ; b, une moitié de sa tête montrant les yeux et la base d'une antenne ; c, le huitième anneau de profil montrant les crochets dorsaux (grosi) ; d, tête de l'insecte parfait vue de dessus et grossie ; e, une mâchoire très grossie.



Helena Scott.

Xylopsyche Stacyi - (Mal.)

Xylopsyche stacyi devenu *Zelotypia stacyi*, peinture par Helena Scott (ci-contre) - Cliché J.-Y. Meunier et © Australian Museum



ART ET INSECTES

Par Jean-Yves Meunier

Helena et Harriet Scott

C'est à l'occasion d'une exposition qui leur a été consacrée par l'*Australian museum* de Sydney l'an passé, que l'auteur a découvert le talent et le travail d'illustratrices des sœurs Scott, dans la lignée de celui de Maria Sibylla Merian (1647-1717), plus d'un siècle auparavant.

Fondé en 1827, l'*Australian Museum* fêtait ses 190 ans en 2017. Parmi quelques belles manifestations commémoratives, on pouvait y découvrir, pour la première fois, les très nombreuses planches originales réalisées par Helena (1832-1910) et Harriet Scott (1830-1907). Leur père Alexander Walker Scott (1800-1883), né en Inde, avait été éduqué en Angleterre avant de venir s'installer en Australie. De son union avec Harriet Calcott naquirent dans les environs de Sydney les deux

sœurs qui s'illustreront plus tard par la qualité de leurs dessins et de leurs peintures. Alexander, entrepreneur et politicien, captivé par la faune et la flore locale, devint lui-même un entomologiste amateur réputé en s'intéressant plus particulièrement aux papillons. Après des années d'études, et avec l'aide de ses deux filles pour l'illustration, il publia en 1864 un livre sur les Lépidoptères australiens et leurs transformations¹. Celles-ci furent mentionnées sur la page de titre et Helena dira en 1862 à Edward Ramsay², ami d'enfance avec qui elle entretint une longue correspondance, sa gratitude envers son père d'avoir mis son nom à côté du sien et que cela lui donna deux fois plus de plaisir que la réalisation de ses dessins. L'engouement pour les sciences naturelles était très fort en ce XIX^e siècle, même en dehors

de la vieille Europe. Ce fut aussi le siècle d'or de l'entomologie systématique. Faute de pouvoir trouver une formation appropriée auprès des institutions locales, elles furent éduquées par leurs parents et fréquentèrent l'élite intellectuelle et scientifique de leur époque. Elles reçurent aussi des leçons de dessin et Helena commença à exercer son art très jeune, réalisant son premier travail notable en 1845 alors qu'elle n'avait que 13 ans. La famille quitta Sydney peu de temps après pour aller s'installer sur une île isolée de la rivière Hunter près de Newcastle, Ash Island. Là, en pleine nature, elles eurent tout le loisir d'observer la faune et la flore environnante. Elles collectèrent et constituèrent une collection entomologique qui sera la base de leur travail. Leur œuvre remarquable se distingue par son approche écologique globale avant même que ce concept ne soit fondé et avant que le terme ne soit forgé en 1866 par Ernst Haeckel

1. *Australian lepidoptera and their transformations*, drawn from the life by Harriet and Helena Scott, with descriptions, general and systematic, by A. W. Scott. London, John Van Voorst, 1864. En ligne à www.biodiversitylibrary.org/bibliography/51826#summary

2. E. Ramsay (1842-1916), ornithologiste et premier curateur de l'*Australian Museum* né en Australie (de 1874 à 1894).