



Dictyiophorus spumans. Cliché JMK, CC BY-SA 4.0

Les insectes ingénieurs VI

Les armes chimiques (1)

Par Alain Fraval

Pour se défendre ou seulement pour impressionner ou dégoûter un prédateur, les insectes fabriquent une grande variété de composés chimiques – de poids moléculaire allant de 17 (ammoniac) à $1,7 \cdot 10^5$ unités de masse atomique. Ces molécules sont des allomones, substances qui agissent sur un individu d'une autre espèce. Elles constituent une mine potentielle de molécules pour créer de nouveaux médicaments et autres molécules d'intérêt. Ils ont développé diverses adaptations anatomiques pour les diffuser, projeter ou injecter dans leur cible et pour s'en imbiber, qui seront l'axe de cet article, où on se limitera à des exemples.

Diffuser

Avec des bulles

Les allomones sourdent des glandes qui les secrètent et se diffusent sous forme d'aérosols ou d'odeurs.

Inquiétées, les punaises émettent des substances généralement très volatiles : aldéhydes, cétones, alcools, acides, terpènes et esters. Elles sont produites par des glandes paires du 3^e segment du thorax

débouchant entre les pattes, avec parfois une plaque d'évaporation sur le tégument. Certaines larves et des imagos possèdent en plus des glandes dorsales sur l'abdomen ou produisent une salive répugnatoire.

Le criquet sud-africain *Dictyiophorus spumans* (Orth. Pyrgomorphidé) est protégé par sa livrée aposématique rouge et noire et par la production d'une mousse très odorante

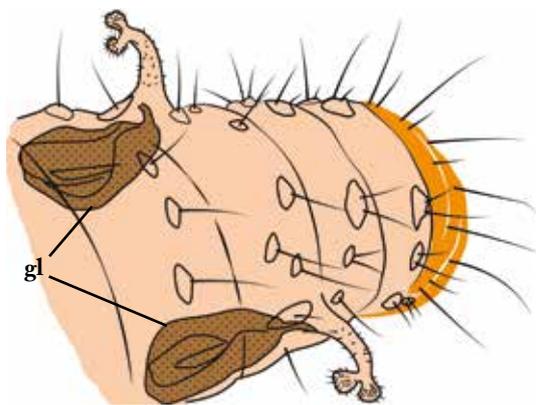
et répulsive sécrétée par des glandes thoraciques. Le poison provient des asclépiades dont il se nourrit¹.

Les larves du Cercope des prés², alias Aphrophore écumeuse, alias Cigale bédaude, *Philaenus spumarius* (Hém. Cercopidé) se groupent sous des amas spumeux – les bien connus crachats de coucou – qui, en plus de leur conférer un abri tamponné et humide, leur assurent une certaine sécurité. La mousse, rejetée par l'anus, contient outre des bulles d'air et des filaments de soie, les sé-

¹ Phénomène voisin de l'autohémorrhée (voir plus loin), appelé hémaphorrhée. ² À (re)lire : Le Cercope des prés, aracheteur d'oliviers, par Alain Fraval. *Insectes* n°177, 2015(2). En ligne à pdf/i177-fraval1.pdf



Osmeterium partiellement sorti (en haut) et rentré (en bas) d'une chenille de *Papilio xuthus* - Cliché Alpsdake licence CC BY-SA 3.0



Dessin de la partie antérieure d'une chenille de *Calindoea trifascialis* (Lép. Thyrididé). Perturbée, elle émet de l'acide cyanhydrique par des disperseurs fixes du 1^{er} segment abdominal, en position dorso-latérale, et issu de glandes (gl) ouvrant à la base de ces appendices - Dessin BD d'après Darling et al., 2001.

crétions de glandes hypodermiques abdominales qui produisent une allomone répulsive mélangée à ses excréments liquides (miellat). Un cas de conditionnement du produit actif sous forme de mousse, qui assure une meilleure diffusion.

Avec disperseurs gonflables

Ce sont des réservoirs internes aux parois en cuticule que l'insecte

gonfle par pression homéostatique pour permettre l'émission d'allomones sécrétées par des glandes adjacentes. L'usage terminé, le sac est rétracté par des muscles³.

Les chenilles des **Papilionidés**, de tous stades, portent sur le 1^{er} segment thoracique un osmétérium en forme de langue fourchue. Évaginé au moindre dérangement, cet organe émet une odeur désagréable repoussante pour les mantes, les fourmis et certaines araignées. Chez les chenilles de beaucoup de **Notodontidés**, les fausses-pattes anales sont modifiées en stemapodes, avec glandes éversibles à leur apex, très voyants – et puants – chez la Queue fourchue *Cerura vinula*.

Chez les Coléoptères, les **Lagriinés** (Ténébrionidés), des **Melyridés** (imagos) et les **Chrysomélidés** (larves des stades II et ultérieurs) en sont munis.

Projeter

Les glandes pygidiales des **Carabidés** produisent des sécrétions ayant un rôle de défense contenant, suivant les espèces, des hydrocarbures, des aldéhydes, des phénols, des quinones, des esters et des acides de défense. Les champions sont les bien connus Bombardiers (*Brachinus* spp. en Europe) qui assurent le mélange d'hydroquinones, de peroxyde d'hydrogène, de peroxydases et de catalases dans un réacteur abdominal. La réaction est explosive (sans mal pour lui) et un liquide toxique bouillant est projeté sur le prédateur, vers l'avant grâce à leur abdomen très flexible et à une disposition très particulière à la sortie de l'organe d'éjection : suivant les espèces, il y a, soit des flasques que le liquide suit par effet Coandă⁴ soit une sorte de gouttière formée par le bord des élytres creusé et des expansions latérales de l'abdomen⁵.

Les individus avalés par un crapaud déchargent leurs sécrétions dans l'estomac de celui-ci ; du coup, le batracien les vomit bien vivants.

La posture de certains **ténébrions**, la tête piquée au sol et l'abdomen pointé vers le ciel, est une façon de séparer les phases par gravité jusqu'à l'expulsion du liquide chargé en quinones.

Parmi les autres adeptes des munitions biphasiques binaires⁶, certaines **punaies** comme la Leptoglosse à raquettes (alias Punaise cendrée) *Leptoglossus phyllopus* (Hém. Coréidé) réagit à une stimulation par l'émission d'un mélange d'une phase organique (contenant des composés répulsifs de faible poids moléculaire) et d'une phase aqueuse dont les protéines permettent la pénétration du produit au travers de la cuticule de l'assaillant, on ignore comment. Cette phase irritante est conservée dans le réservoir cuticulaire médian étanche de la glande métathoracique⁷.



Stenaptinus insignis (du Kenya) déclenche son arme binaire pour le photographe qui l'asticote avec une pince - In : Thomas Eisner and Daniel J. Aneshansley PNAS, 1999 96 (17).



Blaps (*Blaps mucronata*) en position de défense - Cliché © Thomas Brown CC BY 2.0

³ Un catalogue des glandes répugnatoires odorantes évaginables des insectes a été dressé par A.S. Packard (1895). En ligne sur archive.org ⁴ Attachement d'un jet de fluide par une surface convexe sur laquelle il s'écoule. Sa trajectoire est modifiée. ⁵ Chez *Metrius contractus*. cf *J. ex. Biol.* 203, 1265–1275 (2000) ⁶ Les composants sont mélangés juste avant l'emploi. Le mélange est explosif ou trop dangereux pour être stocké et transporté. ⁷ Aldrich J.R. et al., 1978. *Science* ; 201(4354), 452–4.

Provoqués, les **phasmes** sont capables d'envoyer un jet irritant et lacrymogène à plusieurs dizaines de centimètres, avec une bonne précision. Le jet est composé de gouttes de quelques dizaines de microns de diamètre. Les allomones sont sécrétées par des glandes prothoraciques et propulsées par la pression exercée par la contraction de muscles entourant ces glandes. Ils peuvent « tirer » jusqu'à 5 fois de suite.

Le déclenchement du tir d'*Anisomorpha buprestoides* (Pseudophasmatidé) est habituellement provoqué par un contact, mais ce peut être l'arrivée d'un oiseau. Il repousse ainsi les fourmis, les carabes, les souris et le geai bleu – mais l'opossum y est insensible alors que l'entomologiste doit le manipuler avec des lunettes de protection. Le terpène dialdéhyde qu'il sécrète a été baptisé anisomorphal.

La forme de la décharge dépend de la pression, de la viscosité et de la tension de surface du liquide, de la taille de l'ouverture, ainsi que de la stabilité des caractéristiques du conduit. Un aspect étudié par les ingénieurs cherchant à optimiser les injecteurs et disperseurs.

Chez les acridiens **Romaleinés** (Orth. Romaléidés américains), des cellules exocrines disposées le long des trachées métathoraciques sécrètent un mélange de phénols et de quinones, stocké derrière les stigmates fermés. En réaction à une agression, l'insecte ferme tous ses stigmates sauf ceux-ci et comprime son abdomen : il expulse ainsi une mousse collante, bruyamment.

Diploptera punctata (Blatt. Blabériidé) – connu par ailleurs pour être vivipare et produire le « lait de café » – utilise de même la 2^e paire de ses stigmates abdominaux. Il disperse un aérosol de quinones sur son ennemi.

Certaines fourmis mordent et projettent un venin sur la morsure. C'est le cas des « fourmis rouges »



Ouvrière de Fourmi rouge des bois projetant de l'acide formique. Cliché © Michal Kukla licence CC-BY SA

du genre *Formica* et notamment de la **Fourmi rouge des bois** *F. polyctena* dont les morsures sont très irritantes. Celle-ci, en outre, protège son nid par un jet d'acide formique issu de la glande à poison abdominale, substance très irritante qui joue aussi le rôle de phéromones d'alarme et de piste.

Chez les **termites** la défense est en général l'affaire de la caste des soldats, individus « gros et costauds ». Certains ouvrent une plaie dans l'adversaire avec leurs mandibules acérées où ils déposent ou injectent une sécrétion toxique contenant un hydrocarbure monoterpénique ou une cétone, issu de leur glande frontale.

D'autres, la face en forme de poire, dits nasutes, projettent un latex collant. Beaucoup d'Apicotermite bavent et crachent s'ils sont attaqués ; d'autres, en contractant violemment leur abdomen, se font exploser contre l'ennemi qui se re-

trouve englué, cas notamment de *Neocapritermes taracua* de Guyane.

Enduire

Déposer l'allomone toxique sur l'agresseur est une façon répandue de se défendre. Certains insectes utilisent des fonctions de base, vomir et déféquer – en ajoutant pour certains le produit de glandes –, tandis que d'autres utilisent leurs pattes ou le bord de leurs élytres comme applicateur.

Les **criquets** et les **sauterelles** régurgitent quand on les perturbe. Le mélange régurgité est un mélange d'enzymes digestifs, de salive et de nourriture partiellement digérée.

Les fausses-chenilles du **Lophyre roux** *Neodiprion sertifer* (Hym. Diprionidé) séquestrent des terpènes du pin, leur arbre nourricier, dans des diverticules de leur tube digestif et crachent quand elles sont déran-

Nasutitermes takasagoensis déchargeant son jet gluant - In : Kaji T., Keiler J., Bourguignon T., Miura T., 2016. Functional transformation series and the evolutionary origin of novel forms: Evidence from a remarkable termite defensive organ. Evolution & development. 18. 78-88



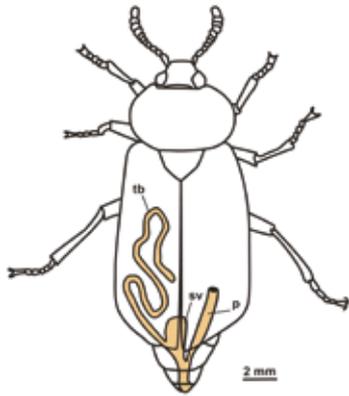


Schéma de la disposition des glandes anales de *Necrodes surinamensis*. Elles comportent un tubule (tb) et un sac vésiculaire (sv) et débouchent dans le proctodeum (p). Dessin BD d'après A.S. Packard (1895).

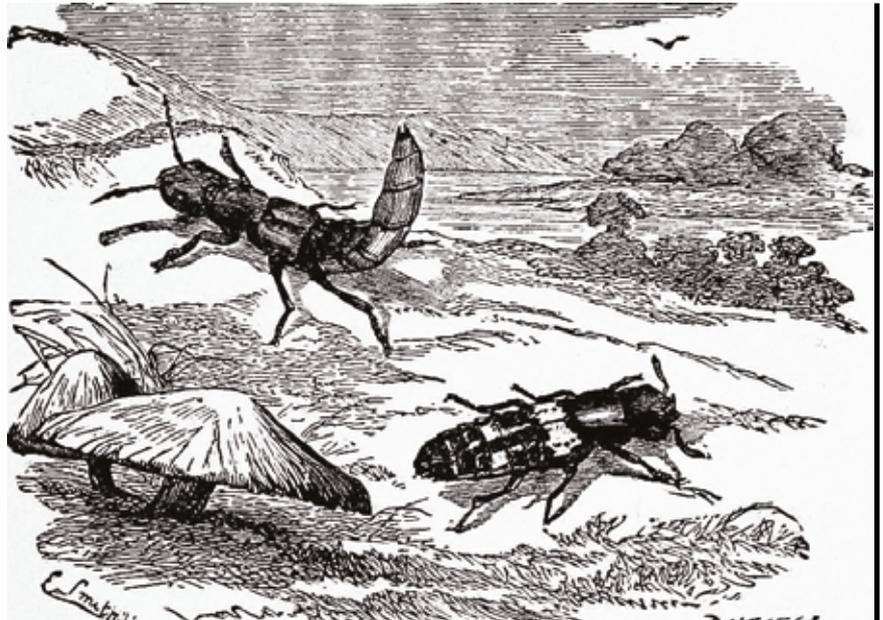
gées. Celle de *Pseudoperga* (id.), sur eucalyptus, procèdent de même.

Les chenilles de nombreuses familles de Lépidoptères régurgitent quand on les dérange. Celles de la **Piéride du chou** *Pieris brassicae* (Piéridé) le font surtout quand elles sont seules ; en groupe, elles ne se défendent pas, ce qui annule le bénéfice du groupement. Toujours chez cet ordre, le méconium de la chrysalide peut être violemment projeté, par l'anus, sur un attaquant, ceci durant le stade ténéral, entre l'émergence et le déploiement des ailes avant que la cuticule devienne dure.

Le ver à soie nord-américain *Antheraea polyphemus* (Saturniidé) vomit un liquide marron répulsif en cas d'agression, en même temps qu'il émet un cliquetis⁸.

Les **nécrodes** (Col. Silphidés) ajoutent à leurs fèces un mélange complexe issu de glandes anales, dont ils aspergent un prédateur potentiel, à partir de l'extrémité effilée et orientable de leur abdomen. La réaction ne se déclenche que par un contact⁹.

Les **thrips** (Thysanoptères) se défendent des fourmis carnivores en



Ocype odorant *Ocypus olens* (en position de défense) et Staphylin noir et cendré - In : The illustrated natural history, par J. G. Wood, 1863.

exsudant par l'anus une gouttelette répulsive. Certains (sous-corticoles) se tiennent en rond têtes les unes contre les autres, abdomen dressé, pour une défense imparable.

Les excréments, cette fois portés sur le dos de la larve, ont une fonction défensive contre les petits prédateurs chez les **cassides** (Col. Chrysomélidés)¹⁰.

Les **Staphilinidés** bousculés relèvent leur abdomen très flexible, pourvu de diverses glandes dont l'exsudat est jeté sur l'agresseur. Le Staphylin noir et cendré *Creophilus maxillosus* dévagine ses glandes (sécrétant un mélange complexe), dresse son abdomen et les essuie sur l'agresseur, en ajoutant du liquide fécal : les fourmis sont effectivement repoussées.

L'étude de 115 espèces de **Ténébrionidés** a mis en évidence que la mise en place de leurs allomones défensives a évolué depuis de simples glandes à réservoirs se vidant par les mouvements du corps ou par déva-



Ponte en spirale de *Ceraeochrysa smithi* - Cliché Galveston County Master Gardener Association //aggie-horticulture.tamu.edu/galveston

gination. Ils enduisent le corps de leurs ennemis à l'aide de leurs pattes ou pulvérisent des aérosols¹¹.

Des ténébrions usent de leurs pattes en faisant couler l'allomone entre 2 pattes adjacentes à partir du pygidium. D'autres ont les bords externes des élytres façonnés en gouttière pour conduire la sécrétion vers l'avant du corps. Certains ont les élytres entièrement mouillés.

Dans le cas des œufs chimiquement protégés, la préparation incombe à la mère.

La **chrysope** néotropicale *Ceraeochrysa smithi* (Neur. Chrysopidé) protège ses œufs pédonculés, disposés en une spirale caractéristique, contre des fourmis grâce à quelques

8 À (re)lire : Campophonies, par Alain Fraval. *Insectes* n° 146, 2007(3). En ligne à [pdf/i146fraval1.pdf](#). 9 Eisner T. & Meinwald J., 1982. Defensive spray mechanism of a silphid beetle (*Necrodes surinamensis*). Paper n° 72 of the series Defense Mechanism of Arthropods. En ligne. 10 À (re)lire : Les excréments des insectes, par Alain Fraval. *Insectes* n°183, 2016(4). En ligne à [pdf/i183-fraval2.pdf](#) 11 Tschinkel W.R., 1975. *J. Morphol.*, 145(3), 355-370.

gouttes d'un liquide irritant contenant des aldéhydes et des acides gras. Il serait produit par les glandes collatérales, comme le pédoncule. À noter que la larve nouveau-née le boit en descendant de l'œuf perché¹².

Les femelles de deux **ascalaphes** des genres *Ululodes* et *Ascalopteryx* (Neuroptères) pondent au bout de rameaux morts des œufs fertiles puis déposent en avant de ceux-ci des anneaux de répagules (œufs avortés) enduits d'un liquide violemment répulsif pour les fourmis.

Saigner

À l'instar du **Crache-sang** *Timarcha tenebricosa* (Col. Chrysomélidé), plusieurs insectes se défendent en faisant exsuder de leurs articulations de l'hémolymphe contenant (ou pas) une allomone de défense. Le phénomène est appelé autohémorrhée.

Les **coccinelles** font de même¹³. La saignée réflexe se rencontre chez plusieurs autres familles de Coléoptères : Méloïdés, Lycidés, Cantharidés, Lampyridés.

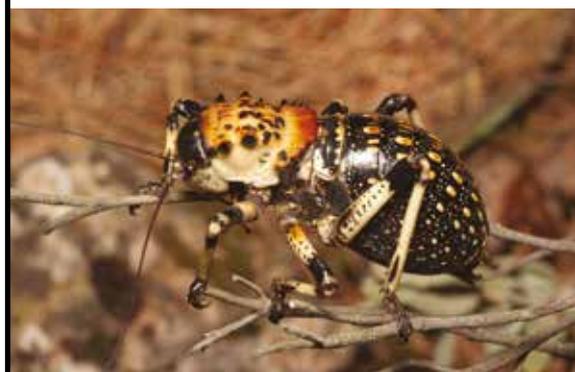
Chez les **perles** (Plécoptères), l'hémolymphe ne contient aucune al-



Autohémorrhée d'une coccinelle en réaction à l'attaque de l'Araignée porte-croix - Cliché © Philippe Blanchot à /www.philippeblanchot.com

lomone ; elle servirait à engluer de petits prédateurs.

Eugaster spinulosa (Orth. Tetti-goniidé du Maroc) projette, si on l'attrape sans précautions, son hémolymphe orangée à 50 cm ; cet insecte très gros mais pataud contracte ses muscles abdominaux forçant le passage du liquide au travers des pores les plus proches de la zone touchée. Le jet est dépourvu



Eugaster spinulosa du Moyen-Atlas marocain Cliché © Jorge Íñiguez Yarza/Flickr

¹² Risner T. et al., 1996. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93(8). ¹³ Chez certaines espèces, le liquide exsudé serait le produit de cellules glandulaires de l'hypoderme séparées ou agglomérées.



Fausse-chenille de Cimbex du bouleau - Cliché Michel Ehrhardt à //michel-ehrdardt.e-monsite.com/

de toxicité, il sert à surprendre et perturber l'attaquant.

Parmi les insectes pratiquant l'autohémorrhée, citons aussi la Punaise écuycère *Lygaeus equestris* (Hem. Lygèidé), des pucerons (*Lachnus*, *Aphis*, etc. via les cornicules) et des cochenilles, des cicadelles (*Prosopia bicincta*, Hém. Cercopidé, saigne des tarsi) et des Lépidoptères (chenille de l'Écaille martre *Arctia caja*) et des Hyménoptères Cimbicidés (Cimbex du bouleau, *Cimbex femoratus*).

À suivre...