



Le comportement reproducteur des Collemboles

par Jean-Marie Betsch

Insectes considérés comme primitifs, les Collemboles révèlent une stratégie anatomique et comportementale très sophistiquée dans leur lutte continuelle contre la dessiccation, notamment pour les espèces ayant colonisé des milieux secs. Leurs comportements reproducteurs très variés participent à cette lutte permanente pour la survie de l'espèce et de sa descendance.

Les Collemboles, insectes primitifs ne présentant jamais d'ailes, sont donc des Aptérygotes vrais. Leur taille moyenne est de l'ordre du millimètre, comprise entre 0,3 et 10 mm selon les espèces.

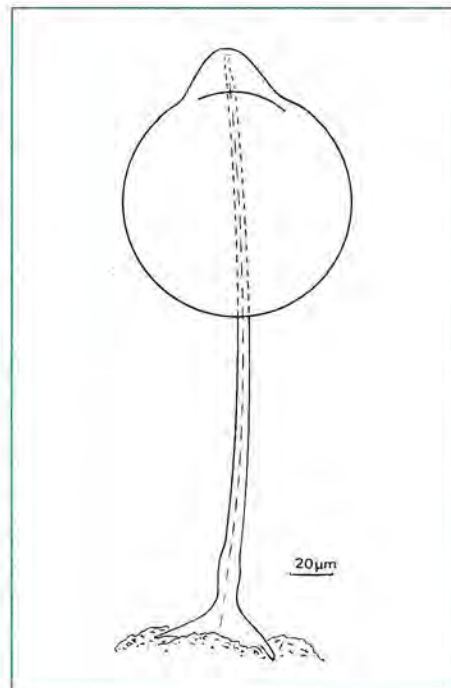
La plupart des Collemboles ont une forme allongée et sont segmentés, ce sont les Arthropléones ; un groupe a vu la plupart de ses segments thoraciques et abdominaux se dilater et se souder entre eux, leur donnant une forme globuleuse, ce sont les Symphypléones. Les entomologistes ne sont pas encore très certains de la place qu'il faut leur accorder parmi les Arthropodes ; cependant de nombreux auteurs s'accordent pour situer sur un même plan les Collemboles, chacun des trois autres groupes d'Aptérygotes (Protoures, Diploures et Thysanoures) et les insectes Ptérygotes.

Les Collemboles ont colonisé la plupart des milieux, surtout le sol et la litière de feuilles. Ce sont des Arthropodes très particuliers ; tout d'abord, leur développement après l'éclosion est original puisque le nombre de segments thoraciques et abdominaux n'augmente pas ; par contre, on observe ensuite des mues à l'état adulte ; enfin, la forme du Collembole ne change pratiquement pas au cours de sa vie et on ne peut donc, en aucun cas, parler de métamorphose.

La plupart sont munis d'un appareil de saut ventral, en forme de fourche. Il est constitué d'une paire d'appendices abdominaux dont la base est soudée et permet à certaines espèces d'effectuer des sauts de près d'un mètre de hauteur, ce qui pour un animal de 3 mm de longueur est une performance respectable ! Chez quelques espèces, cet appareil est atrophié ou a même pratiquement disparu.

Transmission "externe-interne" ou "indirecte"

Le comportement reproducteur des Collemboles est très particulier si on le compare à celui des insectes ailés, sans pour cela constituer une véritable originalité puisqu'on le retrouve également chez les Scorpions, Pseudoscorpions, Acariens ou Diploures... Le mâle dépose un spermato-phore, sorte de gouttelette contenant les spermatozoïdes et fixée en général au sommet d'une tige. La femelle vient y poser son orifice génital pour stocker le sperme dans des réceptacles avant la fécondation des œufs.



Spermatophore d'un Collembole Arthropléone, *Isotoma viridis*. Hauteur totale : 1/4 mm ; diamètre de la gouttelette : 1/10 mm.

De ce fait, la transmission des spermatozoïdes n'est pas directe, mais la fécondation des œufs est tout de même interne. Ce mode de transmission est intermédiaire entre la fécondation externe des œufs, comme dans les milieux aquatiques ou les mucus, et la transmission directe dans les voies génitales de la femelle, comme la copulation, dans les milieux aériens stricts, des insectes "supérieurs". Un auteur russe, Ghilarov, a dénommé, en 1958 ce type de transmission particulier "externe-interne" ; il me semble préférable de retenir l'expression de "transfert indirect" proposée par Schaller en 1954.

La transmission des spermatozoïdes par un spermato-phore est caractéristique d'animaux vivant dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau ; le sol est donc un milieu privilégié pour une telle fécondation puisque ses pores sont remplis de vapeur d'eau entretenue par la pellicule d'eau entourant les particules minérales et organiques.

Si la majorité des Collemboles habite le sol, certains d'entre eux ont colonisé la litière, la strate herbacée qui surmonte le sol, les arbustes et les arbres, et même la surface de sols nus ou de rochers ; quelques espèces ont réussi à s'aventurer dans les déserts où ils se reproduisent ; cela implique que les mâles parviennent à transmettre leurs spermatozoïdes aux femelles sans qu'ils se dessèchent. Or, à l'exception de quatre espèces chez qui une transmission directe aurait été observée entre les orifices génitaux de la femelle et ceux du mâle par simple contact, mais sans copulation, toutes les modalités de transmission du sperme sont basées sur le dépôt d'un spermato-phore ultérieurement pris par la femelle.

Simplement, au fur et à mesure que le milieu devient plus sec, la stratégie consiste à raccourcir la durée d'exposition des spermatophores à l'air libre.

Passons en revue quelques types de comportement, en les situant dans les biotopes où ils se rencontrent le plus fréquemment.

Une substance qui "signe" le spermatophore

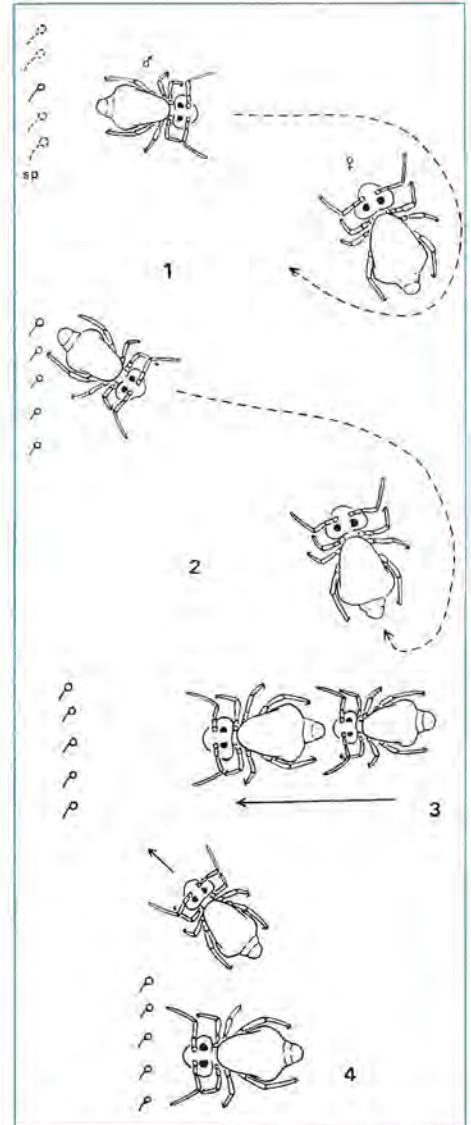
Schaller a été le premier à décrire, en 1952, le spermatophore d'un Collembole, chez une espèce d'*Orchesella*. Le mâle le dépose en l'absence de femelle qui, si elle est réceptive, c'est-à-dire si elle a besoin de remplir ses réceptacles de spermatozoïdes, pose son orifice génital sur la gouttelette spermatique, en l'absence de mâle. Cette modalité de transmission du sperme est extrêmement commune chez les Collemboles. On pourrait l'appeler "l'indifférence entre les deux sexes"; c'est du moins ce qu'il y paraît à première vue, mais à première vue seulement, car une femelle ne prend jamais un spermatophore d'une autre espèce; une substance présente en très faible quantité "signe" vraisemblablement le spermatophore de l'espèce. C'est certainement la diminution d'activité de cette substance après quelques heures qui pousse alors le mâle à dévorer ses propres spermatophores et à en déposer de nouveaux. La plupart des espèces vivant dans le sol et la litière des forêts présentent un tel comportement reproducteur.

Chez moins d'une espèce de Collemboles sur dix, le mâle ne dépose de spermatophore que lorsqu'il rencontre une femelle;

pratiquement toutes appartiennent au groupe des espèces globuleuses, les Symphypléones. L'importance des relations entre les deux partenaires est très variable et Betsch-Pinot qui les a étudiées, en 1976, distingue plusieurs "paliers" dans la nature de la parade sexuelle.

Chez *Podura aquatica*, espèce allongée vivant à la surface des mares dans nos régions, le mâle seul est actif; il dépose 3 ou 4 spermatophores en arc de cercle d'un côté de la femelle puis la pousse violemment sur eux. Il s'agit là d'une ébauche de parade décrite par Schliwa et Schaller en 1963.

Chez trois genres de Collemboles globuleux, la relation entre les deux partenaires est limitée au début de la parade: en présence d'une femelle, réceptive ou non, le mâle dépose un ou plusieurs spermaphores. Si la femelle est réceptive, elle place son orifice génital sur un spermaphore et se trouve fécondée; si la femelle n'a pas besoin de spermatozoïdes, les spermaphores sont inutilisés. On peut donc considérer que la réponse du mâle au stimulus (présence d'une femelle) est rigide ce qui justifie le terme de "parade sexuelle primitive" proposé par Betsch-Pinot. Les modalités sont diverses: le mâle de *Dicyrtomina minuta*, espèce de forêt, entoure la femelle de spermatophores qu'elle va heurter en se déplaçant (mais en les explorant avec les antennes), tandis que les mâles d'*Allacma gallica*, espèce forestière, et de *Sminthurus viridis*, espèce prairiale, déposent cinq spermatophores, pour la première espèce, ou un seul, pour la deuxième espèce, devant la femelle qu'il pousse ensuite délicatement vers eux. L'économie de moyens,



"Parade sexuelle primitive" chez *Allacma gallica* (Symphypléone). Le mâle dépose 5 spermatophores en 3 tournées séparées par une ronde autour de la femelle (1); il la pousse alors vers les spermatophores (2 et 3) puis s'éloigne (4). - (Betsch-Pinot, 1977).

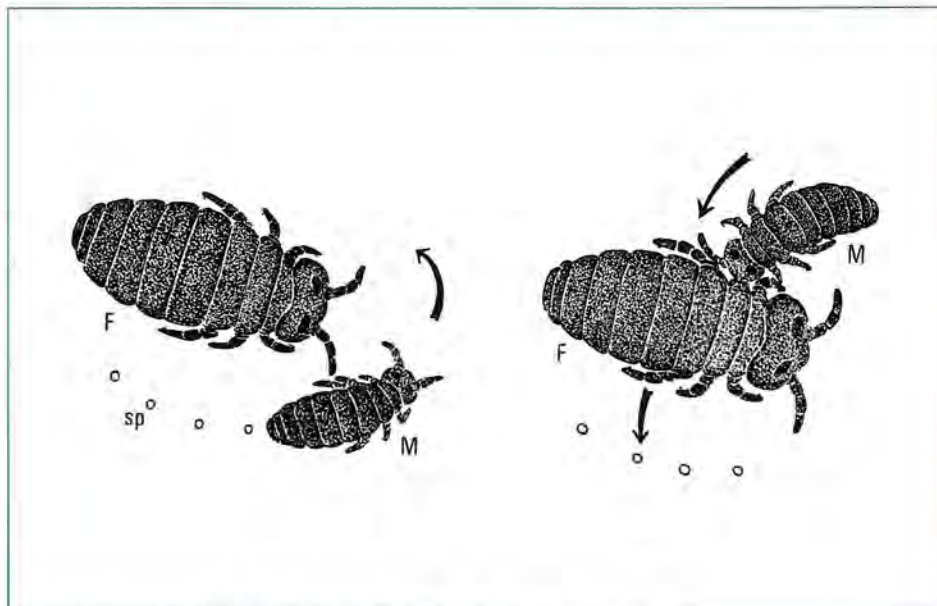
illustrée par un seul spermatophore chez l'espèce de prairie, donc en milieu découvert, est remarquable.

Une parade sexuelle primitive dure très peu de temps et peut passer inaperçue chez un certain nombre d'espèces classées provisoirement parmi les "indifférents entre les deux sexes".

Une parade sexuelle qui ne peut passer inaperçue

Chez deux familles de Collemboles globuleux aux caractères sexuels secondaires très variés et souvent spectaculaires, les mâles sont à la recherche presque constante de femelles réceptives.

La parade sexuelle de ces espèces ne peut pas passer inaperçue! Tant par sa durée que par sa fréquence! Dans tous les cas, elle consiste en une longue série de stimuli



Comportement reproducteur de *Podura aquatica* (F = femelle, M = mâle, sp = spermatophore).

échangés entre le mâle et la femelle et Betsch-Pinot l'a qualifiée de "parade sexuelle spécialisée". Dans ces deux familles, le mâle trouvant une femelle entame une danse généralement frénétique que la femelle interrompt en s'enfuyant si elle n'est pas réceptive. Par contre si elle est réceptive, elle poursuit la danse qui constitue ainsi une succession d'interactions entre les deux partenaires jusqu'à ce que le mâle, assuré de la prise des spermatozoïdes par la femelle, dépose un spermatophore que celle-ci absorbe immédiatement par son orifice génital.

Ce type de parade sexuelle laisse l'unique spermatophore déposé par le mâle très peu de temps à l'air ; il n'est donc pas étonnant que ces deux familles comportent de nombreuses espèces vivant en biotopes découverts : prairie, rochers, zones arides, déserts...

Les modalités de détail varient selon les genres car les caractères sexuels secondaires déterminent en grande partie la posture des deux partenaires : face à face, mâle derrière la femelle,... et le type d'accrochage entre eux : organes spécialisés,...

Ainsi, les mâles de la famille des *Sminthurididae* portent des antennes modifiées en organes d'accrochage qui leur permettent de saisir les antennes de la femelle, de conduire la danse, et même de se laisser porter par la femelle ; une femelle non réceptive esquive l'accrochage et fouette le mâle avec ses antennes. Après une danse de durée variable, le mâle dépose un sperma-

tophore vers lequel il entraîne la femelle (Falkenhan, 1932 ; Mayer, 1956 ; Betsch, 1980).

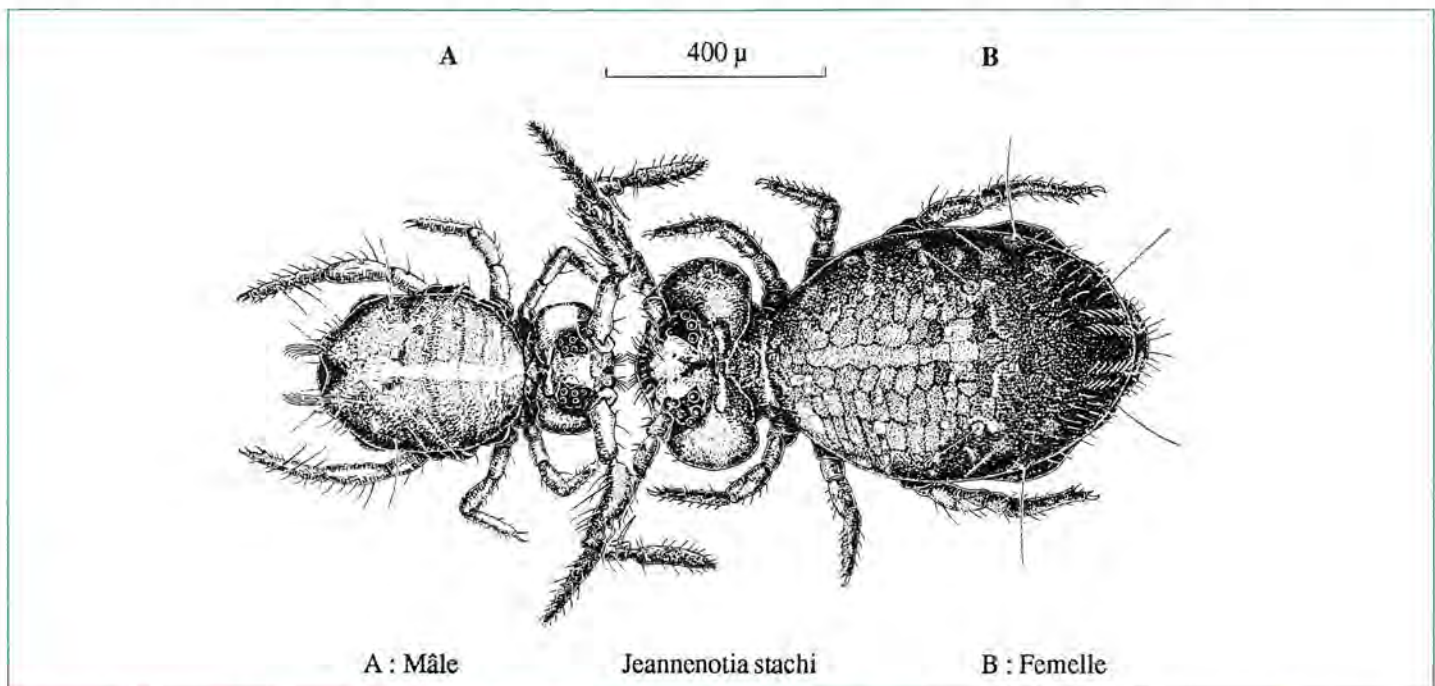
Chez de nombreux *Bourletiellinae*, les mâles frottent leur tête contre celle de la femelle, mais sans qu'il existe un réel système d'accrochage ; disons que leur danse, tout en étant frénétique, repose sur des bases plus subtiles que pour la famille évoquée précédemment. La femelle réceptive poursuit la danse et, même, repousse lentement le mâle alors qu'aucune liaison mécanique ne la contraint. Souvent la femelle absorbe la gouttelette spermatique par la bouche, mais il semble que cela soit une phase temporaire, avant régurgitation sur un substrat non absorbant et ce n'est qu'alors qu'elle pose son orifice génital sur la gouttelette spermatique. Les interrelations entre le mâle et la femelle peuvent être considérées comme relevant totalement du domaine comportemental (Bretfeld, 1969, 1970, 1973, 1976, ces deux derniers en cinéma ; Betsch, 1974).

Chez 4 espèces, 3 Arthropléones et un Symphyléone, un transfert direct du sperme entre les deux orifices génitaux mis pratiquement en contact, mais sans copulation, aurait été observé ; ce n'est que chez le Symphyléone, *Sphaeridia pumilis*, que l'observation a été effectuée deux fois (Hutasse-Jeannenot - 1974 ; Bretfeld - 1976 ; malheureusement sans la moindre illustration), le mâle étant accroché sous la femelle, selon le second auteur.

Il ne faudrait pas terminer ce panorama sans mentionner quelques cas de parthénogenèse, l'absence de mâle pouvant être saisonnière ou permanente chez certaines populations d'une espèce dans des secteurs géographiques définis.

La femelle soigne l'emballage de ses œufs

Lors de la ponte des œufs, on peut également déceler l'influence du biotope où vit une espèce, du moins chez les Symphyléones dont les femelles enrobent leurs œufs d'une pellicule comportant des particules minérales qu'elles ont absorbées auparavant et qui ont très rapidement transité par le tube digestif. Cet enrobage constitue une protection des œufs contre la sécheresse et les acariens prédateurs et vraisemblablement aussi contre les champignons (Massoud & Pinot, 1973). Chez *Allacma* et *Sminthurus* dont nous avons déjà parlé, les temps d'enrobage et de séchage de cette pellicule, avant que l'œuf ne soit déposé sur le sol, sont fixes pour chaque espèce ; chez *Allacma*, 8 minutes 30 pour l'enrobage et 6 minutes pour le séchage contre 1 minute et 30 secondes pour les mêmes séquences chez *Sminthurus*. Si l'on place ce dernier dans un terrarium à humidité élevée, l'enrobage de l'œuf n'est séché que 30 secondes, donc insuffisamment ; lorsque l'œuf est déposé sur le sol, l'enrobage est absorbé par le substrat et l'œuf n'est plus protégé (Betsch-Pinot, 1980).



"Parade sexuelle spécialisée" de *Jeannenotia stachi* (Symphyléone Sminthurididae) ; le mâle, plus petit, accroche les antennes de la femelle. Dessins séparés de Claude Poivre combinés d'après une séquence cinéma, SFRS.



Ouf enrobé du Symphyléone Arrhopalites caecus. Cliché au microscope électronique à balayage, par M.-C. Betsch-Pinot et A. Munsch, Écologie Générale, Brunoy.

On pourrait multiplier les exemples d'adaptation des Collemboles à la sécheresse croissante des biotopes, depuis le sol, très souvent saturé en humidité, jusqu'aux milieux découverts qui peuvent occasionnellement devenir secs, même dans nos régions. La respiration par un système de trachées, limitant la sortie d'eau corporelle, remplace la respiration cutanée. La charge croissante en ions et en protéines du liquide intérieur retient toujours davantage l'eau corporelle. L'épaississement de la cuticule sur la face dorsale, et parfois son recouvre-

ment par une cire, sur la face dorsale, freinent l'évaporation...

En fait, ces stratégies ne permettent à une espèce de conquérir des milieux plus secs que si toutes les caractéristiques de l'animal sont homogènes quant à la résistance à la dessiccation. Le comportement reproducteur est non seulement l'un des éléments de cette cohérence, mais c'est l'élément capital dans la survie de l'espèce: il ne s'agit pas seulement de survivre, il faut qu'une descendance se perpétue. ■

L'auteur

Maître de Conférences au Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, J.M. Betsch est un spécialiste mondialement reconnu du groupe des Collemboles Symphyléones. Cette connaissance remarquable de ces insectes lui permet d'intervenir dans des projets d'écologie fondamentale et appliquée (par exemple, écologie forestière après coupe papetière en Guyane).

Il sait aussi descendre de sa tour d'ivoire pour communiquer son savoir et participe à de nombreuses expositions destinées au grand public. Il chante dans un chœur, mais n'a pas encore réussi à décrypter les roucoules des Collemboles...

Stages...Stages...Stages...

• **Images et connaissances de la montagne** propose une très grande variété de stages d'une semaine, du 18 juin au 15 octobre. Différentes formules permettent de concilier stage et vacances familiales.

Parmi les thèmes développés cette année : Fleurs et insectes de la Vanoise, Safari photo ou vidéo, Faune ou flore alpines, Plantes médicinales,...

Un calendrier complet vous sera adressé sur simple demande à "Images et connaissance du monde" -

BP 47 - 73150 Val d'Isère - Tél. : 79 06 00 03

• **L'OPIE** organise 1 stage d'initiation à l'entomologie les 2 et 3 Juillet à la maison de l'OPIE à Guyancourt.

Au programme : Systématique, projections, observations et récoltes sur le terrain, travaux pratiques en laboratoire...

Public concerné : toutes les personnes désirant utiliser le monde des insectes comme support d'animation nature - Prix : 500 F.

• **La FRAPNA Isère** propose, entre autres, 2 stages d'entomologie en juin :

- Sur la plus grande fourmilière du monde (Jura suisse - 390 F)

- A la poursuite des libellules

(Belledune - Isère - 60 F)

5, place Bir-Hakeim - 38000 Grenoble -

Tél. : 76 42 64 08
