



Après la naissance de ses larves, la Blatte souffleuse de Madagascar *Gromphadorhina portentosa*, expulse une sécrétion de son appareil génital dont les jeunes font leur premier repas. Un service minimum ! - Cliché Furryscaly licence Creative Commons

Par Alain Fraval

Prendre soin des jeunes (1^{ère} partie)

Rares sont les Arthropodes – des araignées aux crustacés en passant par les mille-pattes – qui délaissent leurs œufs une fois pondus. Chez les insectes en revanche, à part les espèces qui vivent en sociétés organisées, seuls quelques originaux prennent soin de leur progéniture : œufs, plus rarement encore larves. Les protéger des intempéries, les défendre des agresseurs, les déplacer, voire les nourrir, sont les tâches qu'accomplissent des mères insectes (et quelques pères), toujours dans des conditions de vie très difficiles. Elles (et ils) méritent cet article.

Les soins aux jeunes s'observent dans une douzaine d'ordres d'insectes, sans lien de l'un à l'autre. On passera en revue ci-dessous les cas connus les mieux documentés ou exemplaires, en s'attachant à la description des comportements et des adaptations, sans approfondir les questions de biologie fondamentale qu'ils posent. On limitera cet article aux insectes subsociaux (voir encadré page suivante), sans traiter des sociétés de termites ou d'Hyménoptères.

■ CHEZ LES BLATTES

Les *Blattodea* (anciens Dictyoptères) fournissent des exemples de toutes les modalités de soins aux jeunes. La femelle de notre petit cafard commun, la Blatte germanique (*Blattella germanica*, Blattellidé) transporte l'oothèque pendant une quarantaine de jours, jusqu'à l'éclosion : après quoi les larves nouveau-nées peuvent restées groupées sous elle – retenues là par une phéromone de cohésion. S'il est systématique et dure moins d'un jour

(le temps de la période ténérale¹) ce comportement est nommé « brooding » ; il est illustré par la Blatte tête de mort américaine, *Blaberus craniifer* (Blabéridé), selon des observations réalisées en élevage.

Chez la Blatte fousseuse cubaine *Byrsotria fumigata* (Blabéridé), les larves restent groupées 2 semaines sous leur mère, qu'elles reconnaissent, et qui ne leur fournit qu'un abri. Cette modalité minimale de soins parentaux s'observe également chez *Panesthia australis* (Blabéridé), xylophage australien, qui vit en petites familles d'un ou plusieurs imagos, mâles ou femelles, avec des larves qui ne leur sont pas forcément apparentées.

Dans les cas les plus élaborés, la femelle protège et nourrit ses larves grâce à des organes adaptés

¹ Période suivant l'éclosion de l'imago, durant laquelle la cuticule n'est pas encore complètement durcie ni teintée.



Femelle de *Thorax porcellana* abritant ses larves entre élytres et abdomen
Cliché N. Mhatre à natashamhatre.blogspot.com

de l'une et des autres. La femelle de *Thorax porcellana* (Blabéridé), blatte indienne, offre, entre ses élytres (ses ailes postérieures sont vestigiales) et le dessus déprimé de son abdomen une chambre (une sorte de marsupium) où une quarantaine de larves grimpent aussitôt écloses et se cachent. Une sécrétion rosée des tergites les nourrit durant 7 semaines ; au 2^e stade, elles font de courtes sorties avant de s'émanciper. La femelle de *Blattella vaga*, « blatte des champs » nord-américaine, soulève ses ailes pour accueillir sur son abdomen et nourrir quelque temps ses nouveau-nés avec un exsudat nutritif avant qu'ils ne s'éparpillent.

Les deux parents prennent soin de leurs larves chez au moins deux blattes (taxonomiquement éloignées). *Cryptocercus punctulatus* (Cryptocercidé), blatte ovipare qui vit en couple dans le bois pourri, produit en un seul épisode reproductif, 75 œufs répartis entre 4 oothèques. Les soins aux jeunes du-

rent 3 ans ou plus et comprennent la défense de la famille, le creusement du terrier, l'hygiène du nid et le nourrissage. Celui-ci est indispensable également à la transmission des protozoaires symbiotiques qui digèrent la cellulose ; il se fait par trophallaxie (ingestion de fluide proctodéal et des sortes de cécotrophes²) et par des sécrétions cuticulaires. Les larves toiletent leurs parents, dont elles raclent la cuticule avec leurs pièces buccales – une occupation qui leur prend 1/5 de leur temps. Elles sont capables de vivre seules à partir du 3^e stade mais, en général, la famille demeure groupée jusqu'à la mort des parents.

Des travaux récents de phylogénétique font des termites des *Cryptocercus* qui ont connu une évolution vers l'eusocialité. Ce qui, soit dit en passant, conforte la classification « moderne » des insectes où les termites (anciens Isoptères) forment avec les blattes (anciens Blattoptères ou *Blattodea*) et les mantes (anciens Mantoptères ou *Mantodea*) l'ordre des Dictyoptères.

Les *Salganea* sont également des Blabéridés familiaux xylophages (d'Extrême-Orient) qui s'occupent longtemps de leur progéniture. Les larves, qui peuvent éventuellement se passer de leurs parents – mais les reconnaissent jusqu'au 5^e stade – grimpent jusqu'à leurs pièces buccales pour aller s'alimenter d'une sécrétion stomodéale³. Ovovivipares et donnant naissance à plusieurs portées successives, ces blattes n'ont pas évolué vers l'eusocialité, du fait – pense-t-on – de leur mode de reproduction plus coûteux que celui des *Cryptocercus*.

Les blattes fournissent enfin un exemple de soins aux jeunes qui consiste à leur apporter de la nourriture et des feuilles de la litière traî-

nées jusque dans le terrier (1 m de profondeur). Les larves de la Blatte géante fouisseuse australienne, *Macropanesthia rhinoceros* (Blabéridé), restent 6 mois avec leur mère, et parfois un adulte mâle. Il est établi que les femelles sont plus agressives en présence de larves mais aussi qu'elles apportent des feuilles même en leur absence...

■ CHEZ LES EMBIOPTÈRES

Tous sont coloniaux, vivant dans un réseau de tunnels ou sous une tente de soie qui recouvre la zone de « pâturage », laquelle est étendue autant que nécessaire. Ces insectes⁴ plutôt nocturnes passent leur temps à filer la soie (glandes sur le 1^{er} article du tarse de la patte antérieure), à s'alimenter (régime herbivore), toujours à l'abri, et à circuler dans leurs tunnels aussi vite en avant qu'en arrière. Les femelles s'occupent aussi de leurs œufs (les retournent, les transportent parfois) et, dans quelques cas, de leurs larves.

Subsociaux, eusociaux

On distingue plusieurs degrés et modalités dans la sociabilité.

Au bas de l'échelle, la grégarité : les individus vivent groupés en échangeant des signaux chimiques, visuels, tactiles... C'est le cas de la plupart des blattes aux groupes soudés par des phéromones.

Les insectes subsociaux manifestent des comportements parentaux : manipulation des œufs, défense de la progéniture, voire son nourrissage. Les femelles des insectes coloniaux élèvent en outre les larves dans des sites communautaires, un nid ou une galerie, tandis que sont communs ceux chez qui les femelles coopèrent sans spécialisation des tâches. Les espèces ressortissant à ces groupes sont relativement très rares.

On qualifie enfin d'eusociaux les taxons où sont réunies ces trois caractéristiques : chevauchement des générations, coopération dans les soins parentaux, division du travail avec des castes d'individus stériles. Il y a quelque 12 000 espèces d'insectes eusociaux (termites, fourmis, abeilles...), soit moins de 2% de l'entomodiversité ; mais 75% de sa biomasse. Un mode de vie garant du succès !

2. Chez le lapin (par exemple), sortes de crottes que l'animal ingère de façon à récupérer des protéines bactériennes élaborées dans son intestin.

3. Issue de l'intestin antérieur, le stomodéum.

4. Autre nom de l'ordre : *Embiidina*.

Antipaluria urichi (Clothodidé) vit sur une petite île au large du Venezuela. Espèce commune en ce lieu, aux constructions bien visibles sur les troncs, elle a fait l'objet d'études poussées. Les mères accompagnent leur progéniture pour prendre leurs repas d'algues et d'épiphytes, sans les alimenter ni préparer leur pitance. Qu'y gagnent ces dernières ? Un meilleur développement, sans doute lié au fait qu'elles sont ainsi dispensées de tissage, la mère assurant l'extension de cet abri obligatoire. Et une hygiène poussée : leurs déjections sont récupérées et emballées (dans un tissu de soie) puis le « sac » est incorporé aux parois du tunnel.

Les observations sur d'autres Embioptères sont plus anecdotiques. La femelle de l'Embie de Rambur, *Monotylota (Embia) ramburi* (Oligotomidé, d'Europe et d'Afrique du Nord) prémâche la nourriture de ses larves.

■ CHEZ LES ORTHOPTÈRES

Le grillon pélican *Anurogryllus muticus* (Gryllidé), qui a pu être observé dans son terrier au laboratoire, fait montre de caractères subsociaux, un cas unique⁵ chez les Orthoptères. La femelle fécondée



Jeune Courtillière
Cliché Banque d'images du CNICE - MEC

creuse un terrier et s'y retire définitivement. Dans la chambre, elle dépose 25 œufs (c'est peu pour un grillon) qu'elle soigne. Les larves qui en éclosent restent groupées, se nourrissant des provisions ; elles suivent leur mère qui les tolère, pendant de temps en temps un œuf trophique (plus petit) sur lequel elles se jettent. Arrivées au 3^e stade, la mère meurt et – dernière sollicitude maternelle – ses enfants dévorent son cadavre.

La Courtillière, *Gryllotalpa gryllotalpa* (Gryllotalpidé), vit dans un terrier étendu. Les larves de 1^{er} stade n'en sortent jamais, demeurant au près de la femelle – qui a assuré la désinfection régulière des œufs. Durant cette période de plusieurs semaines, elles se nourrissent de végétaux secs amassés dans des cavités particulières.



Femelle, œufs et larves de *Paracranopygia siamensis* (Derm. Pygidicranidé)
Cliché D. Matzke

■ CHEZ LES DERMAPTÈRES

Les femelles des perce-oreilles prennent soin de leurs œufs et de leurs jeunes larves dans un nid aménagé⁶. L'ordre est, comme celui des Embioptères, considéré comme subsocial bien que les observations ne portent à ce jour que sur quelques espèces. Chez notre Perce-oreille des rivages, alias Forficule du sable, *Labidura riparia* (Labiduridé), comme chez l'ex-parisien⁷ *Marava arachidis* (Spongiphoridé) ou le cosmopolite méditerranéen et tropical *Euborellia annulipes* (Anisolabidé), la mère garde sa progéniture rassemblée, la protège, lui apporte de la nourriture au nid ou guide les jeunes forficules jusqu'aux aliments. Il arrive même qu'elle régurgite pour nourrir ses larves nouveau-nées.

Les larves, qui risquent de s'entre-dévorer, se dispersent en général rapidement. *M. arachidis* (ovovivipare) garde longtemps ses larves au près d'elle. Il en est de même pour *Anechura bipunctata* (Forficulidé), des montagnes européennes, dont les mères en outre se rassemblent pour assurer les soins à la progéniture. À l'instar du grillon pélican, la femelle de *Chelidurella acanthopygia* (Forficulidé) est dévorée par ses jeunes qui ensuite se dispersent. *Tagalina papua* (Pygidicranidé, famille primitive) fournit l'exemple d'un service maternel minimum, limité au gardiennage – un peu désinvolte – des larves

5. On pourrait citer aussi le cas des *Hemiandrus* (Anostostomatidés), petits wetas (donc néo-zélandais) fouisseurs (et sourds), mais ce cas est peu documenté.
6. À (re)lire : « Amours de perce-oreilles », par Claude Caussanel. *Insectes* n° 79 (1990).
7. Hôte des boulangeries parisiennes au début du XX^e siècle, disparu de ce biotope depuis.



Femelle de Perce-oreille des rivages soignant ses larves dans son terrier. Dessin Gilbert Hodebert in : V. Albouy et C. Caussanel, 1990. *Dermaptères ou Perce-oreilles*. Éd. Faune de France, n°75. Site Internet Faune de France : www.faunedefrance.org.



Punaise grisâtre protégeant ses larves - Cliché M. Gossner à www.loricula.de

de 1^{er} stade qui restent groupées. Les soins aux jeunes demeurent bien moins étudiés que ceux aux œufs. Une attraction réciproque a été mise en évidence chez le Perce-oreille commun *Forficula auricularia* (Forficulidé), ainsi qu'une relation entre l'effectif de la portée et la durée des soins : si les larves sont peu nombreuses, elles se dispersent rapidement et la femelle peut entreprendre une seconde ponte.

■ CHEZ LES HÉMIPTÈRES

Un comportement parental, allant jusqu'à la protection des jeunes larves⁸, s'observe chez plusieurs espèces de punaises (Hétéroptères) ainsi que chez des cicadelles (Homoptères Auchénorynques).

La femelle adulte du Scutelleridé *Pachycoris klugi* – qui vit sur des euphorbiacées – pond ses œufs groupés et se met en position au-dessus d'eux dès l'éclosion du dernier. À l'approche d'un parasitoïde ou d'un prédateur, elle se tourne face à l'agresseur, s'aplatit et agi-

te ses antennes et pattes. L'incubation dure une semaine ; elle restera ainsi quelques jours, sans s'alimenter, jusqu'à la première mue de sa progéniture. Les larves de 2^e stade s'éloignent tout en restant groupées tandis que la mère meurt sur place (observations au laboratoire). Enlever la punaise mère chez une espèce voisine, *P. stali* (du croton californien), provoque la mort des larves, sans doute du fait de la rupture de la cohésion du groupe (manipulation réalisée en nature).

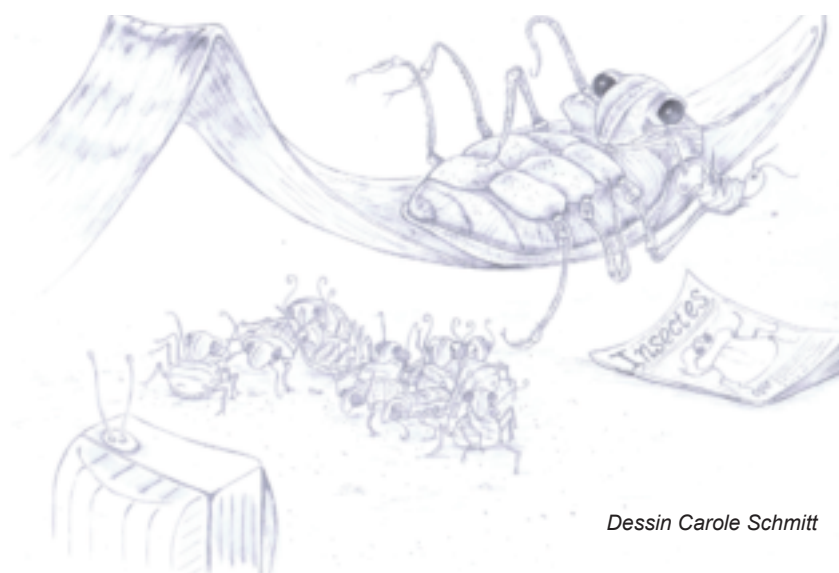
Les larves de 1^{er} stade ne ponctionnent pas leur hôte végétal mais prélèvent, après dépôt de salive liquéfiante, les endosymbiontes dont la femelle a enrobé ses œufs, assurant ainsi leur indispensable transmission. Un com-

portement très semblable existe, notamment chez le Pentatomidé australien *Anchises parvulus*. Il est fréquent au sein de cette famille.

La Punaise grisâtre, *Elasmucha grisea* (Acanthosomatidé), est commune dans nos contrées sur bouleau et aulne. Après avoir comme couvé ses œufs (à la face inférieure d'une feuille), elle se déplace sur la face supérieure de la feuille en maintenant les larves nouveau-nées groupées sous elle. En cas d'attaque, elle affronte l'agresseur – qui n'est autre que le mâle, le plus souvent. Les punaiseaux se dispersent après leur première mue, parfois plus tard. *E. grisea* fut le premier insecte chez qui on décrit des soins à la progéniture, découverte qu'on doit à Adolph Modeer, en 1764⁹. L'espèce est depuis communément appelée *parent bug* et *Brut Wanze* en anglais et en allemand, respectivement.

Le comportement maternel est répandu chez les *Elasmucha*. *E. dorsalis*, qui vit notamment sur la spirée barbe de bouc (en Orient), pousse plus loin sa sollicitude, jusqu'au dernier stade des larves, parfois. Mère et enfants se déplacent ensemble, liés par une phéromone de piste émise par la première et une phéromone d'alarme issue des seconds. Face au pire ennemi de sa couvée *Myrmica ruginodis* (Hym. Formicidé), la punaise se plante sur la tête et bat vigoureusement des ailes, le

8. Les soins aux œufs sont bien plus fréquents ; chez les Bélostomatidés (punaises aquatiques), le rôle est dévolu aux mâles.
9. Et qui laissera Fabre incrédule. (Re)lire à ce sujet : « À propos du comportement de la Punaise grise. Faut-il brûler Fabre ? », par Jacques d'Aguilar, *Insectes* n°93 (1991-4), en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/mi-brulerFabre.htm



Dessin Carole Schmitt

mettant effectivement en fuite. Expérimentalement, on provoque ces mouvements d'effarouchement en exposant la femelle à l'odeur de larves écrasées ; l'approche d'un entomologiste peut suffire.

Parastrachia japonensis (Cydnidé épigé) approvisionne ses larves en drupes de *Schoepfia jasminodora* (Oléacée parasite) transportées sur le bout de son rostre. Les jeunes sont groupés dans des nids (des dépressions du sol) écartés de 5 à 15 m de la plante-hôte. L'avantage de ce travail maternel résiderait dans le tri des fruits, dont beaucoup ne sont pas comestibles et dans la sécurité accrue de larves nourries sans qu'elles aient à fourrager.

Toujours dans cette famille, inféodés aux lamiers, *Adomerus triguttulus* (Extrême-Orient) et *Sehirus cinctus* (Amérique du Nord) se comportent de même. Un autre Cydnidé, *Cydnius (Brachypelta) atterrina*, qui vit notamment en Bretagne, fournit un aliment proctodéal (par l'anus) à ses petits : une façon, unique chez les punaise, de leur transmettre des endosymbiontes.

Le tigre colombien *Leptobyrsa decorata* (Tingidé) est colonial. La femelle, tout de suite après son émergence, dépose une ponte le long d'une nervure d'une feuille de lantana¹⁰. Elle reste là jusqu'à ce que ses larves aient bien entamé leur développement ; après quoi elle peut pondre à nouveau, tandis que sa progéniture reste groupée.

De la même famille et de mœurs semblables sont, en Amérique du Nord, *Corythucha hewitti*, vivant sur cerisier de Virginie et *Gargaphia solani*, le Tigre de l'aubergine. Chez ce dernier, la sollicitude maternelle vis-à-vis des œufs et des larves est connue depuis 1915. Au

10. Ce tigre est un auxiliaire de lutte biologique contre le lantana, plante envahissante en Australie.

11. Déclenchée expérimentalement, là aussi, par l'écrasement d'une larve.



Femelle de *Sehirus cinctus* transportant ses larves de premier stade et les nourrissant
Cliché P. Alexander à www.polyplod.net/

sortir de l'hivernation, la femelle dépose sa ponte circulaire d'une centaine d'œufs à la face inférieure d'une feuille, ce qui lui prend quelques jours. Au bout de 6 jours, les larves éclosent et se nourrissent, ponctionnant la feuille, entre les œufs, tout près de leur mère. Plus tard, elles se déplaceront, toujours groupées en rond, pour exploiter de nouveaux territoires de feuille. Une larve retire ses stylets, avance, en tamponne une autre qui interrompt son repas, etc. Lorsque la feuille est aux trois quarts consommée, la femelle excitée par cette agitation collective descend sur le pétiole, suivie de qui garde le contact. En cas de séparation, une larve vient toucher l'aile maternelle pour le rétablir. La mère tigre attend sur le pétiole de la nouvelle feuille, battant souvent le rappel à grands coups d'ailes, puis sous la feuille, que sa troupe l'ait rejointe ; en suite de quoi tout le monde pique du stylet. Ce comportement maternel de « bergère » se manifeste également en cas d'alarme¹¹. À l'approche d'un prédateur, même une grosse coccinelle, la femelle fond sur lui en battant des ailes, ces mouvements assurant probablement la diffusion, à l'intention des larves, d'une phéromone d'alarme et de défense. On peut admirer

ce dévouement maternel mais il ne faut pas ignorer qu'il y a des mères Tigre de l'aubergine indignes : elles se déchargent de leur progéniture en pondant parmi les œufs de congénères voisins. Les nourrissees se laissent faire, s'occupent de tout le petit monde tandis que les mères coucou, libérées, s'accouplent et engendrent une nouvelle portée. Ce n'est nullement du vice, c'est une affaire de taux d'hormone juvénile. ■

À suivre...

Les cas de soins aux jeunes chez les punaises prédatrices et les cicadelles, autres Hémiptères, seront décrits dans la 2^e partie de cet article, qui traitera essentiellement de Coléoptères aux petits soins pour leur progéniture. Ils sont issus, on le verra, de familles diverses.

Claude Caussanel (1933-1999)

Il y a tout juste 10 ans disparaissait le Professeur Claude Caussanel. Entré comme assistant en 1963 puis devenu maître de conférences à l'université Paris VI, il y assura pendant 25 ans l'enseignement de la biologie et de la physiologie du comportement des insectes. Ses recherches et sa thèse de doctorat ont porté sur la physiologie de la reproduction du Perce-oreille des sables (*Labidura riparia*). Il a étudié en détail le rapport entre le dosage des différentes hormones dans l'hémolymphe et les comportements sexuels, de ponte, de soins aux œufs et aux larves des femelles.

Ces travaux très pointus et les découvertes qui en découlèrent ont assis sa réputation dans le monde de l'entomologie et lui ont valu de devenir, de 1987 à 1998, directeur du laboratoire d'entomologie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris. Durant de longues années, il accompagna et soutint l'OPIE dont il fut administrateur.

Vincent Albouy