

COURS

Biologie du développement des insectes

PROGRAMME

(Selon le canevas ministériel de la spécialité Entomologie)

Chapitre. I - LA REPRODUCTION

- 1.- Appareil génital femelle
 - 1.1- ovogenèses
 - 1.2- Voies génitales - Epichorions
- 2.- Appareil génital mâle
 - 2.1- spermatogenèse
- 3.- Ovoposition ; viviparité
 - 3.1- fécondation
 - 3.2- ovoposition
 - 3.3- viviparité
- 4.- Parthénogenèse et hétérogénèses

Chapitre. II -DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

- 1.- Embryogenèse
 - 2.1- l'œuf
 - 2.2- fécondation ; édification de la blastula
 - 2.3- formation de l'ébauche embryonnaire
 - 2.4 Ségrégation du mésoderme
- 2.- Dépendance de l'Embryon vis à vis du milieu extérieur
 - 2.1 - vitesse du développement
 - 2.2 - échanges avec le milieu extérieur
 - 2.3 - Diapause

Chapitre. III - DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

- 1.- La mue
- 2.- La croissance
- 3.- Modes de développement et métamorphose
 - 3.1 - principaux types de développement
 - 3.2 - Aspects histologiques
- 4.- Détermination des caractères imaginaires
 - 4.1 - expression des caractères juvéniles et imaginaires par les mêmes cellules
 - 4.2 - Apparition tardive des ébauches imaginaires
 - 4.3 - ségrégation des disques imaginaires

CHAPITRE I

LA REPRODUCTION DES INSECTES

Généralité :

Dans leur grande majorité, les insectes se multiplient de manière sexuée. Il existe donc deux sexes différents : le mâle et la femelle. Les mâles produisent des spermatozoïdes à l'aide de deux testicules et les femelles des ovocytes dans des ovaires qui peuvent être relativement nombreux. Ces deux organes reproducteurs sont généralement appelés *genitalia* et sont très souvent utilisés pour différencier des espèces très proches par les entomologistes spécialisés. La fécondation, qui est généralement interne, conduit à la formation d'œufs dont l'enveloppe protectrice - le chorion - permet de résister aux conditions extérieures après la ponte.

Dans la reproduction asexuée, la femelle est capable de se reproduire sans mâle par le développement des ovocytes en embryons (parthénogénèse). Ce type de reproduction a été décrit dans plusieurs ordres d'insectes

De plus, la grande majorité des femelles sont ovipares ainsi elle dépose ses petits sous forme d'œufs. Certains cafards, pucerons et mouches pratiquent l'ovoviviparité. Ces insectes incubent les œufs à l'intérieur de leur abdomen et les pondent au moment de l'éclosion. D'autres insectes sont vivipares et ils complètent leur développement à l'intérieur de l'abdomen de la mère.

1/ Appareil génital femelle

A / Données Anatomiques

Chez la femelle, le système reproductif interne situé dans l'abdomen de chaque côté du tube digestif comprend : deux ovaires, des glandes accessoires, d'une ou de plusieurs la spermathèque et deux oviductes latéraux, un oviducte commun qui s'ouvre à l'extérieur par le gonopore (poche copulatrice ou vagin). Les ovaires sont constitués d'un certain nombre de tubes d'œufs, appelés ovarioles. Selon les espèces, les ovaires produisent un nombre variable d'œufs.

Les glandes accessoires produisent des substances qui jouent un rôle dans la lubrification et dans l'enrobage final des œufs (ex: chorion). Ces glandes produisent également de la colle et des substances protectrices pour le revêtement des œufs (oothèque). Ils jouent aussi un rôle dans l'entretien des spermatozoïdes.

La spermathèque est un tube ou un sac qui entrepose et conserve les spermatozoïdes pendant une période (de l'accouplement à l'ovulation) très variable selon les espèces. Chez les insectes, la femelle peut gérer l'utilisation des spermatozoïdes en synchronisant leur libération de la spermathèque au moment de la ponte. Ceux-ci auront alors un accès à l'œuf passant dans l'oviducte médian.

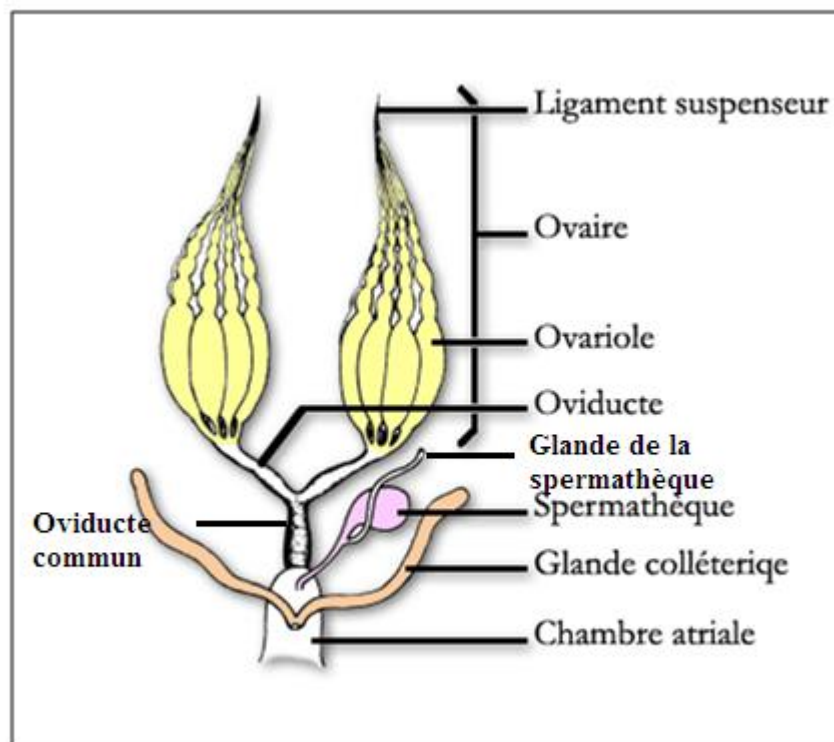


Figure 1 : Appareil reproducteur femelle

B/ Ovarioles et ovogenèse :

Structure des ovarioles : un ovariole est un tube épithélial dans lequel les ovocytes sont en succession linéaire qui reflète l'état de leur développement. Chaque ovariole est divisé en deux parties :

- ✚ **Le germarium** : Dans cette partie étroite et antérieure les ovogonies se multiplient et évoluent en ovocytes et éventuellement en cellules nourricières ou trophocytes.
- ✚ **Le vitellarium** : représente la majeure partie de l'ovariole, son importance dépend de l'activité reproductrice de l'insecte.

Selon la présence ou non des trophocytes on distingue deux types des ovarioles :

1/ Ovarioles panoïstiques : représente le type le plus primitif (Orthoptères, Isoptères, odonates et plécoptères) les trophocytes sont absents et l'assise folliculaire est le seul tissu trophique. le germarium (partie antérieure) ne contient donc que des ovogonies, des jeunes ovocytes en prophase méiotique et cellules périfolliculaire, à la base du germarium, les ovocytes sont enveloppés par une couronne de cellules folliculaire, dès qu'il entrent dans le vitellarium, les ovocytes entourés par une assise régulière de follicules sont séparés par des amas de tissu inter folliculaires (cellules folliculaires modifiées).

2/ Ovarioles méroïstiques :

Des trophocytes sont présents plus les éléments déjà mentionnés pour les ovarioles panoïstiques. Ces cellules nourricières dérivent de la ligne germinale contribuent à l'accumulation des réserves de l'ovocyte

- ✚ **Ovarioles télotrophiques ou acrotrophiques** : les trophocytes restent dans le germarium et forment un tissu trophique avec des volumineux noyaux ; il en part des cordons nourriciers qui communiquent chacun avec un ovocyte situé dans le vitellarium, ce type caractérise les Hémiptères, les Coléoptères Polyphaga
- ✚ **Ovarioles polytrophiques** : les trophocytes accompagnent les ovocytes lors de leur descente dans le vitellarium, les trophocytes augmentent d'abord de taille et deviennent polyploïdes, puis ils se désagrègent, leur cytoplasme s'écoulant dans l'ovocyte, les ovarioles polytrophiques sont présents chez les Holométaboles ainsi que chez certains Hétérométaboles

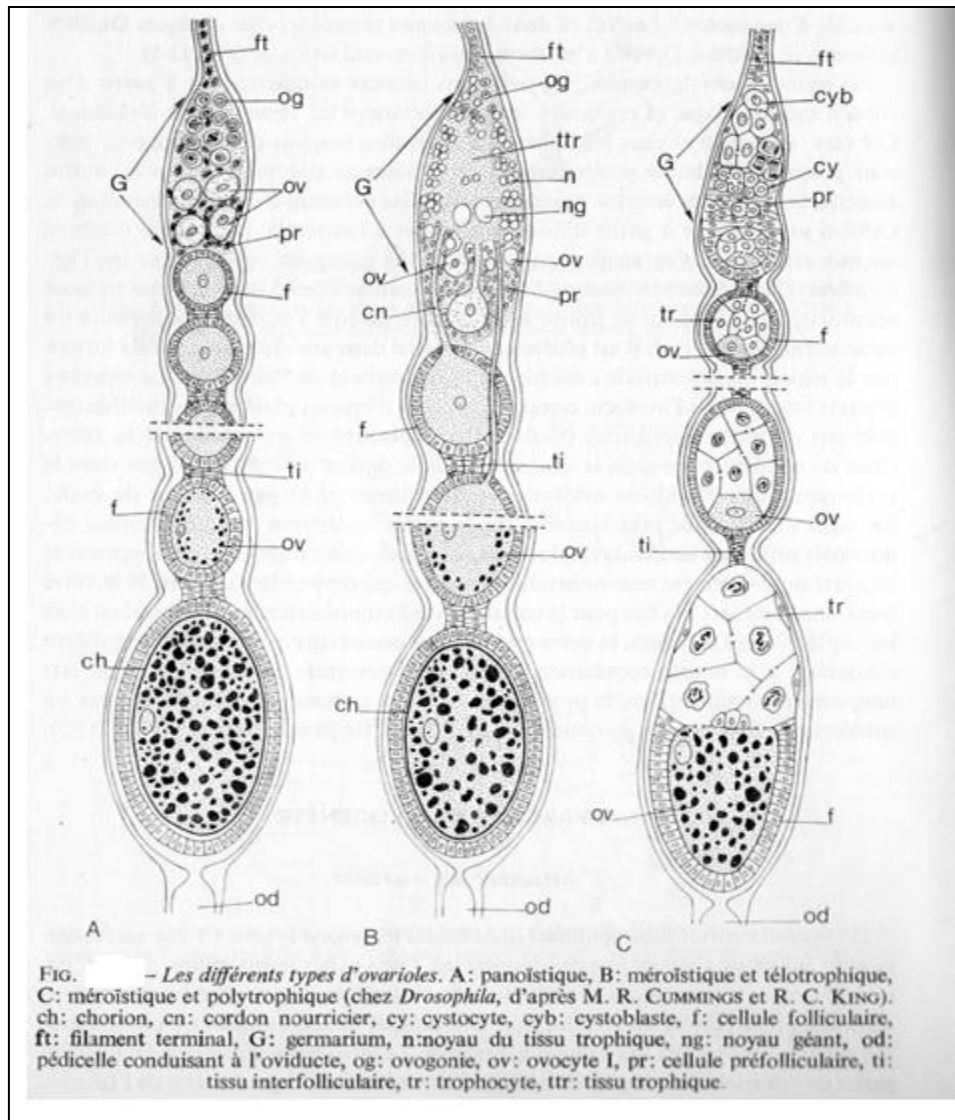


Figure 2 : Les différents types d'ovarioles

C/ Différenciation des ovocytes et des trophocytes

La différenciation ovogoniale a lieu dans le germarium. Dans le cas d'un ovariole panoïstique, toutes les cellules germinales sont susceptibles de devenir des ovocytes mais lorsque il s'agit d'un ovariole méroïstique, une divergence d'évolution se manifeste à un moment donné. Seules certaines cellules germinales deviendront des ovocytes les autres constitueront le tissu trophique des ovarioles télotrophiques, le cystoblaste issu d'une ovogonie primaire subit un nombre précis de mitoses et donne naissance à un ciste de cellules : 2 cellules chez les *Dermatères*, 8 chez *Aïdes*, 16 chez *Drosophila*, l'ensemble de ces cellules se trouvera enfermé dans un même follicule. L'une de ces cellules qui sera la plus postérieure à l'intérieur

du follicule, évolue en ovocyte, entre en prophase méiotique puis en période de vitellogenèse. Toutes les autres cellules se différencient en trophocytes.

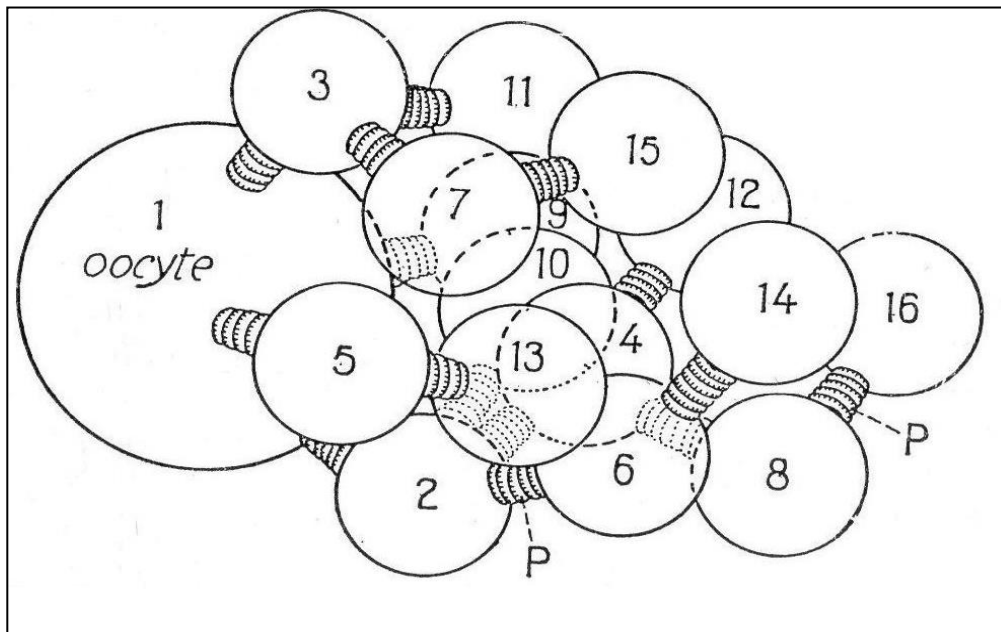


Figure 3 : Représentation spatiale des connexions entre les 16 cellules d'un follicule chez *Drosophila*

D/ Voies génitales, Epichorions

Après l'ovulation, l'ovocyte descend le long des voies génitales où il est fécondé, cette dernière est adjointes des secrétons très diverses selon les insectes

Les voies génitales avec les glandes qui leur sont annexées élaborent des secrétions ces glandes peuvent être d'origine mésodermique, situés soit à l'apex des oviductes glande pseudocollétériques des Acridiens, soit le long de l'oviducte commun, ou être d'origine ectodermique s'ouvrant dans le vagin ou dans la chambre génitale

Les glandes accessoires ou glande collétérique produisent une substance adhésive qui fixe l'œuf sur le support où il est pondu. Lorsque les insectes ont des larves aquatiques, des glandes « muqueuses » peuvent sécréter un revêtement gélatineux qui gonfle dans l'eau

Chez *Locusta*, les oviductes latéraux et les glandes pseudocollétériques participent à l'élaboration de l'oothèque, chez les Mantès et les Blattes, seules les glandes collétériques sont responsables de la sécrétion de l'oothèque

La production de l'oothèque qui représente une dépense importante de protéines ne s'observe pas pour les insectes des ordres supérieurs

La spermathèque qui reçoit les spermatozoïdes doit leur assurer un milieu qui permette leur survie et leur activation

2/ Appareil génital mâle :

Produit les spermatozoïdes à l'aide de deux testicules eux même formés de nombreux tubes séminifères. De chaque testicule part un canal déférent qui s'élargit au niveau distal en une vésicule séminale. Les deux canaux se jettent dans le canal éjaculateur qui est entouré d'un pénis. Ce sont généralement les différentes structures cuticulaires du pénis qui intéressent les entomologistes professionnels pour déterminer des espèces proches.

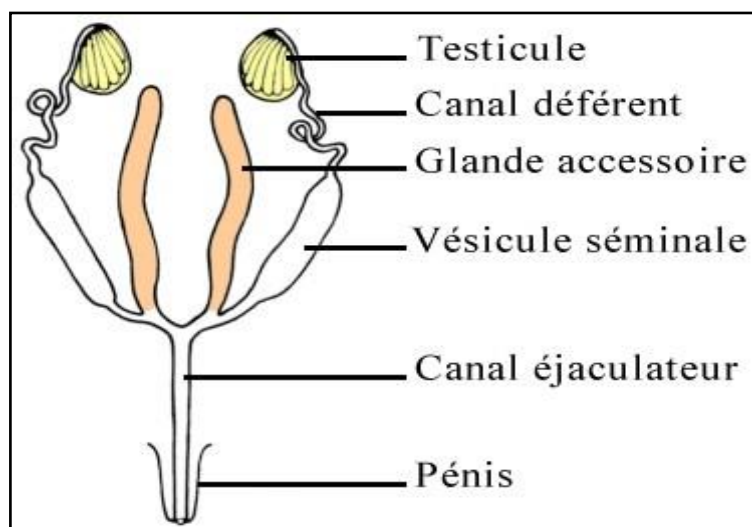


Figure 4 : L'appareil génital mâle

2/1 Testicule ; spermatogénèses :

Chez la majorité des insectes, les testicules beaucoup plus petits que les ovaires ont une forme globuleuse, ils sont composés de certains nombre de follicules ou tubes séminifères, la dépositions des cellules germinales à l'intérieur des tubes séminifères reflète leur évolution, et chaque tube séminifère peut être divisé en plusieurs zones qui correspondent aux plusieurs étapes de la spermatogénèse :

A/Le germarium : (A l'apex) contient les cellules germinales primordiale ou spermatogonie qui se multiplient activement, mêlés à des cellules mésodermiques, au sommet du tube se trouve souvent une grande cellule apicale assurant un rôle trophique

B/ Zone de spermatocyste I : chaque spermatogonie se trouve entouré par une enveloppe de cellules mésodermiques qui délimite un cyste. La spermatogonie donne à la suite de plusieurs divisions (6 à 8) en suite un clone de 64 à 256 cellules qui subissent un léger accroissement et deviennent les spermatocytes I.

C/ Zone de maturation : les spermatocytes accomplissent les deux divisions de la méiose, donnant chacun 4 spermatides.

D/ Zone de spermiogénèse : les spermatides encore enfermés dans leur spermatocyste, se transforment en spermatozoïdes flagellés, la spermiogénèse implique la concentration du matériel nucléaire dans la tête du spermatozoïde.

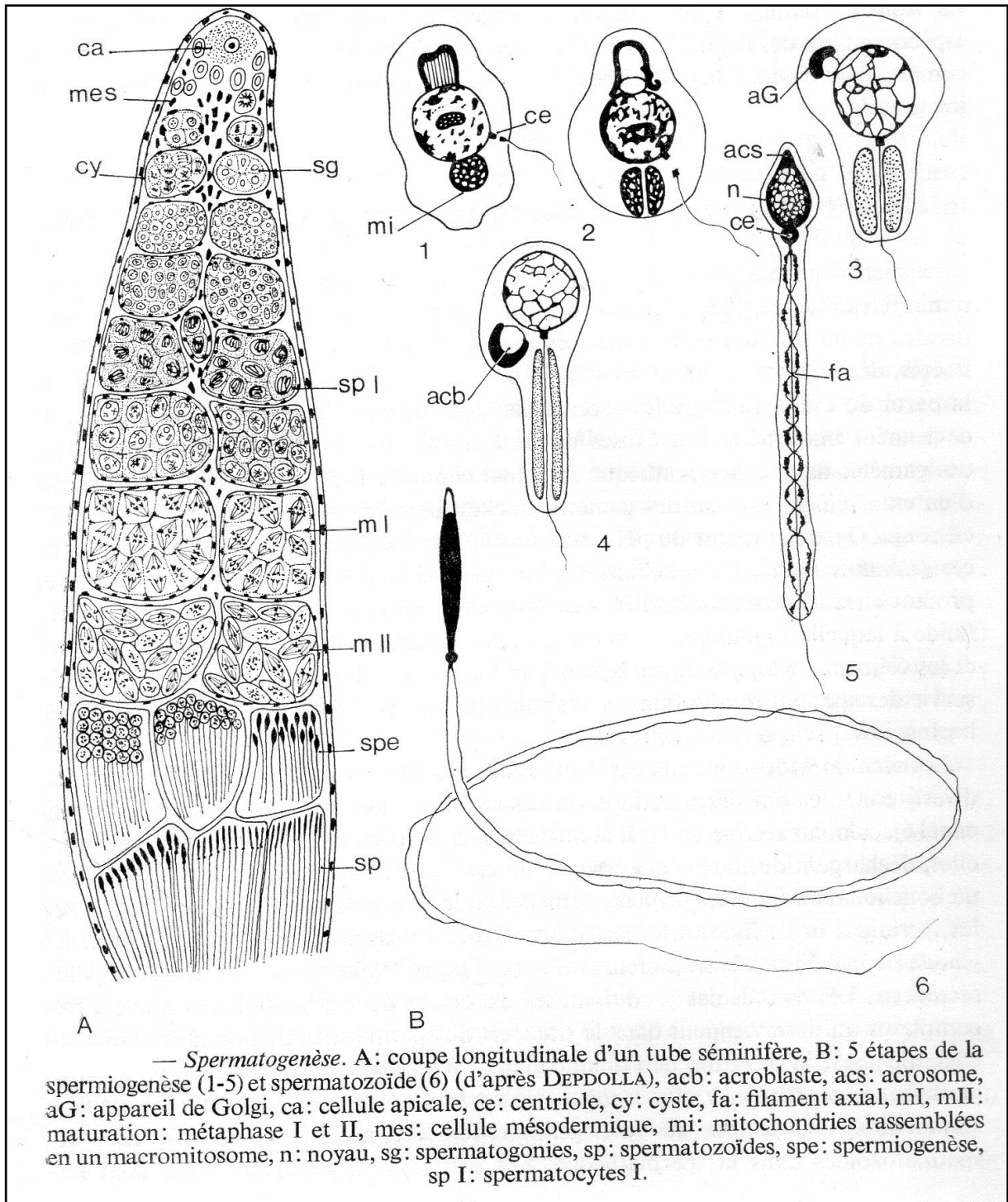


Figure 5 : La spermatogenèse chez les insectes

2/2 Accouplement et transfert du sperme

a/ Aspect comportementaux

Pendant la période de reproduction, la communication se réalise principalement par la sécrétion de phéromones. À l'aide de ses antennes, le mâle peut donc trouver l'emplacement d'une femelle réceptive. Les phéromones sont propres à chaque espèce et elles sont constituées de différentes molécules chimiques.

- ✚ Une autre technique de communication est l'utilisation de la bioluminescence. On retrouve ce type d'appel chez les Coléoptères de la famille des **Lampyridae** et des **Phengodidae**. Les individus de ces familles produisent de la lumière qui est fabriquée par des organes à l'intérieur de leur abdomen. Les mâles et les femelles communiquent de cette manière durant la période de reproduction.
- ✚ Certains insectes, comme les mouches **Chironomidae**, se réunissent en essaim près d'un repère visuel (roche, arbre, branche, bordure, etc.). C'est à cet endroit qu'ils formeront des couples pour se reproduire.
- ✚ Plusieurs insectes élaborent des chants d'appel pour signaler leur présence au sexe opposé. Ces sons peuvent être créés par la vibration des ailes, par le frottement des pattes ou par le contact avec le sol, un substrat, etc.
Les Orthoptères (criquets, sauterelles et grillons), certaines espèces de mouches (drosophiles, moustiques, etc.), les Homoptères (comme les cigales), certains Coléoptères (comme les Tenebrionidae) et bien d'autres sont adeptes de cette technique.
- ✚ La compétition est féroce et beaucoup de mâles affichent des comportements territoriaux et agressifs. Ils sont prêts à se battre pour conserver un petit territoire ou avoir la chance de se reproduire avec une femelle. Chez certaines espèces, les mâles possèdent des cornes et des protubérances sur leur tête ou leur thorax (ex : *Dynastes hercules*, *Macrodonia cervicornis* et *Megasoma actaeon*). Ces ornements servent à combattre d'autres mâles de la même espèce.



Figure 6 : *Dynastes hercules* (Coléoptères) Figure 7: *Macrodonia cervicornis* (Coléoptères)

b/Transfert du sperme :

Selon les insectes, la transmission du sperme à la femelle est directe ou se réalise par l'intermédiaire d'un spermatophore. L'existence de ces deux modalités nous permet de comprendre comment a pu évoluer la reproduction sexuée chez les insectes :

1/ Le Spermatophore :

Il s'agit d'un mode de transfert commun chez les insectes primitifs aptérygotes mais on le retrouve également chez les insectes ptérygotes (ex: phasme et Orthoptère). Les spermatozoïdes se retrouvent dans un petit paquet qui est déposé sur le substrat et la femelle l'introduit elle-même à l'intérieur de son abdomen. Chez d'autres, le spermatophore est introduit directement pendant l'accouplement.

2/ Transfert direct :

L'organe mâle entre en contact direct avec l'atrium génital de la femelle. Il y a alors le transfert des spermatozoïdes dans le spermathèque de celle-ci.

3/ Insémination traumatique :

Le mâle utilise l'orifice génital femelle mais son appareil copulateur perce la paroi vaginale et injecte le sperme dans la cavité hémocoelienne (l'hémolymphe) directement ou encore dans un vagin secondaire. Les spermatozoïdes migrent ensuite vers les voies génitales. On retrouve ce type de reproduction chez les punaises de la superfamille des **Cimicoidea** (ex: **punaise de lit**).

3/Mode de reproduction

1 / Fécondation : les spermatozoïdes peuvent rester parfois longtemps dans la spermathèque avant de féconder les ovocytes, généralement la fécondation a lieu immédiatement après l'ovulation. Lors de la descente des ovocytes le long des voies génitales, quelques spermatozoïdes quittent la spermathèque et pénètrent ensuite dans l'œuf par les micropyles.

2 / Oviparité

Chez les espèces qui pratiquent l'oviparité, la femelle dépose ses petits sous forme d'œufs. Ceux-ci termineront leur croissance embryonnaire hors de l'organisme maternel. Les œufs possèdent une membrane protectrice que l'on nomme **chorion**. Cette enveloppe externe joue un rôle de protection contre la déshydratation et les prédateurs. La taille, la forme et l'apparence des œufs sont très caractéristiques à l'espèce. Ils sont pondus isolés ou en masse selon l'espèce. La femelle fixera ceux-ci au substrat de ponte approprié.

3/ Oviposition : la femelle pond ses œufs à l'aide d'un organe spécialisé appelé ovipositeur. Situé dans l'extrémité abdominale généralement ; long et effilé, à l'aide duquel de nombreuses femelles d'insectes déposent leurs œufs dans les endroits les plus favorables à leur incubation. Cet organe sert aussi souvent à percer des végétaux, le sol ou les larves d'autres insectes ; dans ces cas, on le désigne par le terme **tarière**, en référence à l'outil.

Anatomie: lorsque le gonopore femelle est situé sur le 8^{ème} sternite abdominal, il est généralement associé à un ovipositeur formé aux dépens de ce même segment et du suivant. L'ovipositeur des ptérygotes constitué de trois paires de valves, les plaques appendiculaires deviennent les 1^{ères} et 2^{èmes} valvifères de l'ovipositeur, les gonophyses évoluent en valves, une paire supplémentaire de valves se développe sur les 2^{èmes} valvifères, cette dernière paire a pour rôle de guider les autres valves dans leurs mouvements lors de la ponte.

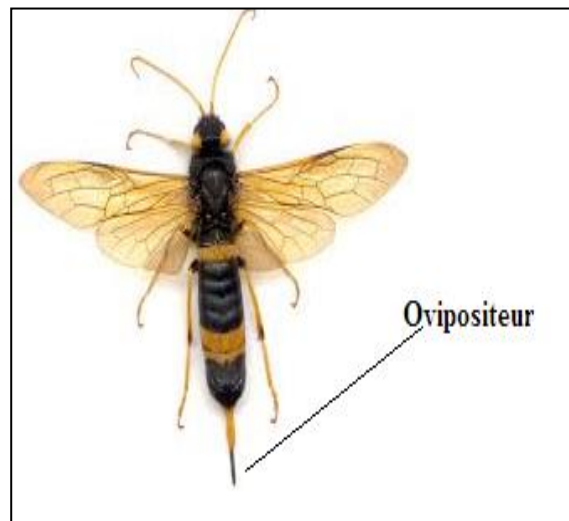


Figure 8 : Ovipositeur d'une sauterelle, (à gauche) et un Hyménoptère (à droite)

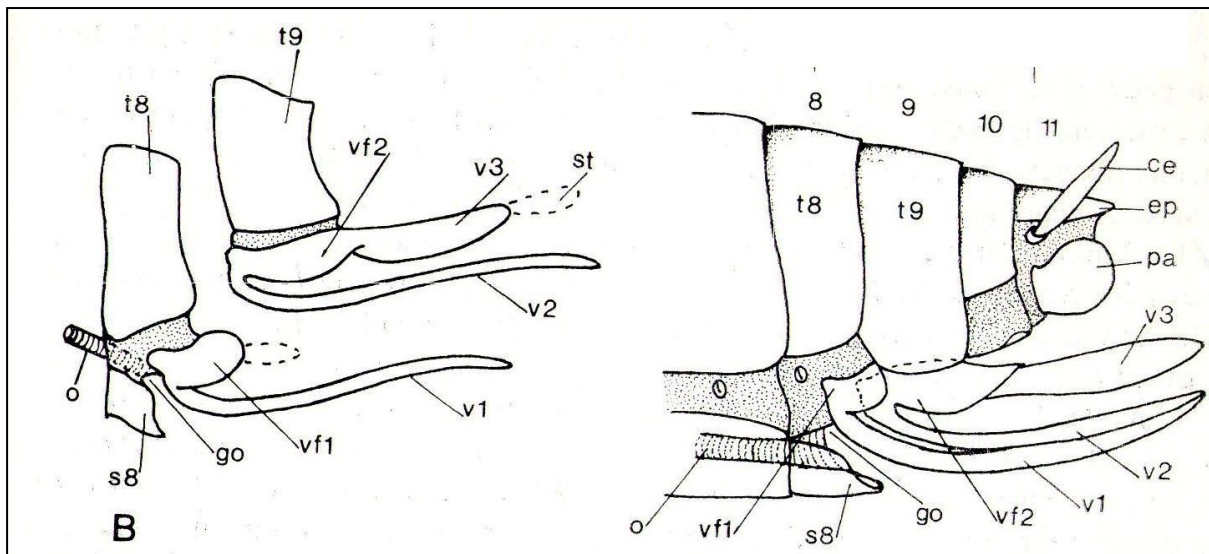


Figure 9 : Ovipositeurs des Ptérygotes, à gauche, vue latérale des segments génitaux isolés

8, 9, 10, 11 : 8^{ème}, 9^{ème}, 10^{ème} et 11^{ème} segments abdominaux, ce : cerque, ep : épiprocte, g : gonopore, o : oviducte, ov : ovipositeur, pa : paraprocte, pb : plaque basale, s8 : sternite du 8^{ème} segment abdominal, style, t8, t9 : tergites des 8^{ème} et 9^{ème} segment abdominaux, v1, v2, v3 : 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} valves, vf1, vf2 : 1^{er} et 2^{ème} valvifères paraprocte,

- ✚ L'ovipositeur des orthoptères présente plusieurs spécialisations structurales dont la femelle creuse des trous où elle déposera ensuite ses œufs.
- ✚ L'ovipositeur de certains Hyménoptères, comme les **Siricidae**, leur permet d'insérer leurs œufs dans le bois. Leurs larves réalisent leur développement en s'alimentant du xylème de l'arbre. Il y a également des Hyménoptères parasitoïdes (ex: **Ichneumonidae** et **Braconidae**) qui déposent, à l'aide de leur très long ovipositeur, leurs œufs directement dans les tunnels de ces insectes xylophages. Leurs larves parasiteront certains d'entre eux.
- ✚ Chez les Hyménoptères Aculéates, L'ovipositeur est transformé en aiguillon et des glandes à venin, les œufs au lieu de suivre le canal de l'ovipositeur, sortent directement du pore génitale.
- ✚ Dans de nombreux cas, les segments postérieurs de l'abdomen se sont modifiés en tube télescopique qui émettra les œufs de tels ovipositeurs de remplacement sont caractéristique des : **Mécoptères, Lépidoptères, et des Diptères**



Figure 10: une espèce d'Ichneumonidé pond ses œufs dans les tunnels d'insectes xylophages à l'aide de son long ovipositeur.

4/ Viviparité :

Chez les espèces vivipares, les femelles ne produisent pas d'œufs et l'embryogenèse est entièrement intra-ovarienne. Exemple : les blattes du genre *Diploptera* sont connues pour pratiquer la viviparité. À la fin de la gestation, elles déposent leurs petits qui sont alors complètement indépendants. La viviparité est également pratiquée par les pucerons (Aphididae).

5/Parthénogenèse :

Il est un mode de reproduction qui peut être considéré comme un intermédiaire entre la reproduction asexuée et la reproduction sexuée : c'est la *parthénogenèse*, c'est-à-dire le développement d'un nouvel individu à partir d'un ovule non fécondé.

- **Thélytoque** : production exclusive de femelles, de mères en filles. Il s'agit du type le plus fréquent de parthénogenèse. Les ovules parthénogénétiques peuvent être diploïdes : ils se développent sans avoir subi la réduction chromatique et donnent, comme chez les pucerons, des femelles par parthénogenèse dite « thélytoque ».
- **Arrhénotoque** : Dans ce cas, le développement parthénogénétique s'accomplit à partir d'un ovule haploïde qui a subi la méiose ; c'est la parthénogenèse « arrhénotoque » qui ne donne que des mâles, par exemple chez l'abeille domestique et chez divers autres hyménoptères tandis que les femelles sont produites par reproduction sexuée (fécondation de l'œuf par un spermatozoïde).

CHAPITRE II

Le développement embryonnaire

L'œuf se développe généralement en dehors de l'organisme maternel et doit retenir un vitellus très abondant, si bien que l'embryon ne se formera pas à partir de l'ensemble du système ovulaire : la segmentation est partielle et seulement superficielle l'ébauche embryonnaire, lorsque elle apparaît, repose sur le vitellus mais n'en occupe pas toute la surface, le vitellus renferme tous les éléments nutritifs indispensables à l'embryon, cependant un apport d'oxygène et parfois d'eau sont nécessaires ; des dispositifs spéciaux : aérople, hydropyles existent fréquemment pour assurer les échanges avec le milieu extérieur. au cours de l'embryogénèse des annexes embryonnaires : la séreuse et l'amnios se créent. l'amnios délimitent une cavité amniotique remplie de liquide dans lequel baigne l'embryon, la séreuse sécrète une cuticule sérosale, protection supplémentaire. Un arrêt de développement simple (quiescence) ou véritable diapause apparaît comme une adaptation permettant la survie malgré les rigueurs du climat.

I/ Embryogénèse**A : L'œuf :**

L'œuf de l'insecte est très riche en *vitellus*. Celui-ci est situé au centre de l'œuf « œuf centrolithique » ; le développement embryonnaire se fait à ses dépens, mais nécessite aussi de l'eau et de l'air. L'œuf d'insecte est généralement entouré par deux enveloppes : membrane vitelline et le chorion

1° les constituants ovulaires :

Au moment de la ponte, l'œuf manifeste une polarité antéro-postérieure et une symétrie bilatérale, chez la majorité les réserves vitellines se présentent sous forme de globules vitellins de natures chimiques diverses (protéines, protéines-phospholipides), des très nombreuses gouttelettes lipidiques et du glycogène elle se trouve dans un réseau cytoplasmique, il est relié à une mince couche de cytoplasme périphérique, désigné par les termes de périplasme ou cortex est finement granuleux, dépourvu de globules vitellins. En un

point donné de l'œuf, il s'épaissit en un plasme de maturation qui contient la figure chromatique de la première division méiotique. Les œufs à périplasma très mince ont un développement lent, l'ébauche embryonnaire initiale sera courte, au contraire le développement des œufs à périplasma épais (abondant) est rapide, l'ébauche embryonnaire sera d'emblée très allongée. Dans ce cas, un plasme spécial ou oosome, riche en ribonucléoprotéines, souvent formé au pôle postérieur. Il intervient dans la ségrégation de la lignée germinale.

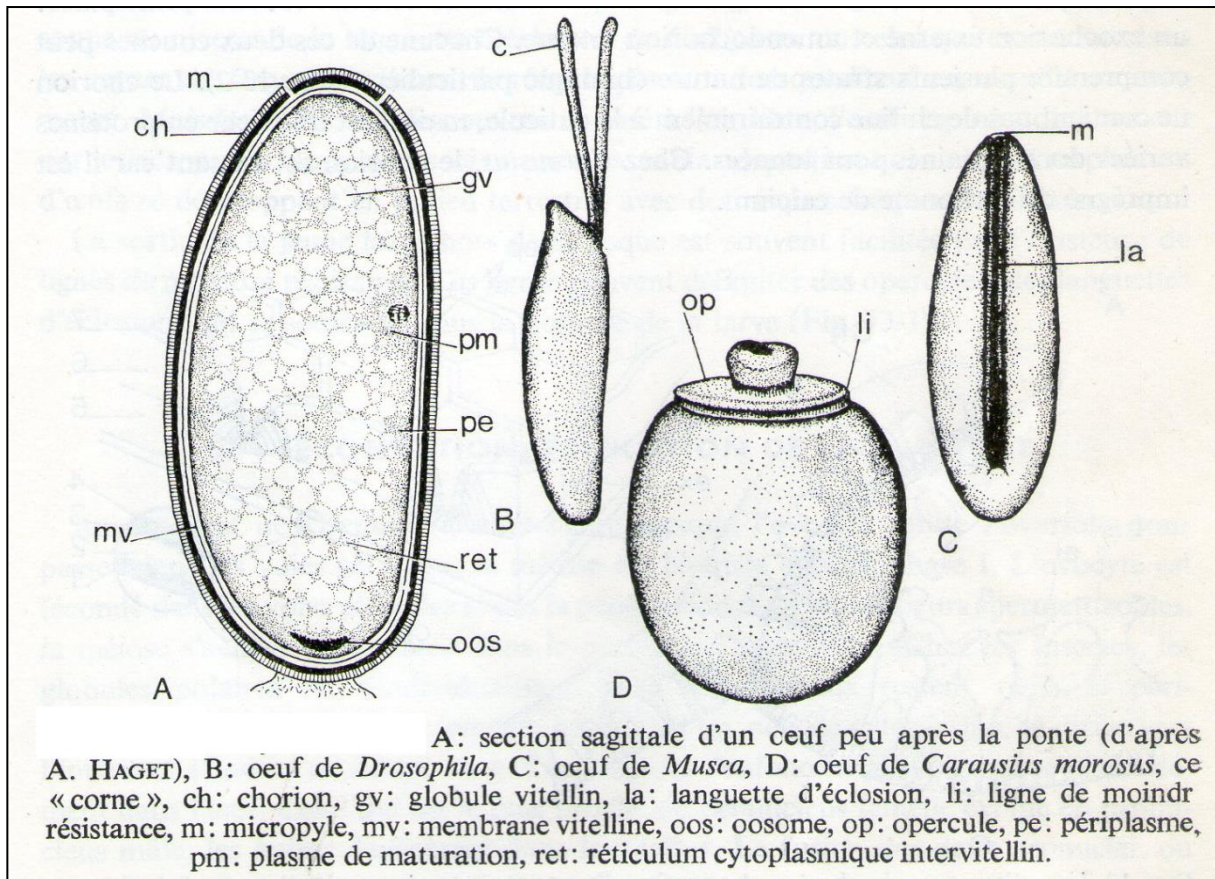


Figure 11: Œufs d'Insecte

2° Les enveloppes de l'œuf

Les enveloppes ovulaires sont formées alors que l'ovocyte est encore entouré par le follicule, dans l'ovariole

A/La membrane vitelline : très mince, s'applique sur la surface ovulaire

B/Le Chorion ou coque : de caractéristique très diverses selon les insectes, peut présenter une ornementation plus au moins compliquée. IL est souvent constitué de deux couches principales un exochorion externe et un endochorion interne, chacune de ces deux couches peut comprendre plusieurs strates de nature chimique particulière.

Le chorion est traversé par des micropyles afin de permettre la pénétration des spermatozoïdes, le chorion assure une protection mécanique au germe de plus, il doit permettre les échanges respiratoires tout en limitant les pertes en eau, pour la majorité des œufs le chorion épais est peu perméable, L'imperméabilité des enveloppes peut être accrue par le dépôt d'une couche cireuse à la face interne du chorion (Rhodnius), d'une couche de graisse entre l'endochorion et l'exochorion (Carausius) mais cette enveloppe n'est pas imperméable. À un pôle, dit *hydropyle*, l'eau est absorbée et permettra le développement embryonnaire. Le manque d'eau - *anhydrobiose* – en période de sécheresse empêche le développement; l'œuf est en état de *quiescence* qui cesse dès que l'eau devient disponible. L'air (oxygène) est également absorbé à travers le chorion grâce à des pores (aéropyle), canalicules ou autres dispositifs différents selon les espèces. Ainsi, grâce au vitellus, à l'eau et à l'oxygène, le développement embryonnaire va pouvoir se réaliser à l'intérieur de cette enveloppe qu'est le chorion.

3° Fécondation et édification de la blastula :

Au moment de l'ovulation (lorsque l'ovocyte quitte l'ovariole pour passer dans les voies génitales, la méiose est bloquée en métaphase I. L'ovocyte est fécondé dans les voies génitales et dès la pénétration d'un ou plusieurs spermatozoïdes, la méiose s'achève rapidement dans la plasme de maturation. La fusion des deux noyaux ou amphimixie rétablit le nombre diploïde des chromosomes. La segmentation débute immédiatement après l'amphimixie, dans le cas générale, l'œuf centrolécithe à une segmentation superficielle

A la fin de la **vitellogenèse**, l'ovocyte est entouré de la *membrane vitelline*, très fine, et d'une seconde enveloppe plus externe et plus dure, le *chorion*, sécrétée par les cellules folliculaires et pourvue d'une ouverture apicale ou *micropyle*, où pénètrent les spermatozoïdes contenus dans la spermathèque, lorsque l'ovocyte passe devant l'ouverture de celle-ci au moment de la ponte.

3/ 1 édification de la blastula

Après l'amphimixie, le noyau de fécondation situé dans la masse vitelline se divise rapidement, l'embryon comprend 128 *énergides*, (c'est-à-dire noyau environné d'un domaine cytoplasmique sans membrane limitant), 72 minutes après la ponte. Après un cycle de divisions supplémentaires (256 énergides), celles-ci gagnent la périphérie de l'œuf où les noyaux continuent à se multiplier, mais plus lentement. Il se forme

un *blastoderme syncytial*. Lorsqu'il y a 512 noyaux, les *cellules polaires* sont individualisées. Elles sont à l'origine des *cellules germinales initiales*. Les membranes plasmiques isolant les cellules du blastoderme se forment par invagination de la membrane de l'œuf ; chaque noyau entouré de son domaine cytoplasmique est isolé et, 3 heures plus tard, un *blastoderme cellulaire*, comprenant environ 6 000 cellules, est formé autour d'une masse centrale de vitellus contenant quelques noyaux vitellins (Au cours de cette migration, quelques énergides restent en arrière dans le vitellus ; ce seront les **vitellophages primaires**). Treize cycles cellulaires se sont succédé depuis la fécondation.

Dans le blastoderme *syncytial*, des différences apparaissent déjà parmi les noyaux quant à la durée de leurs cycles mitotiques et ceux-ci deviennent asynchrones tandis que la transcription d'**ARNm** augmente. Cette augmentation s'accélère après le 14^{ème} cycle cellulaire. C'est alors que, les cellules devenant mobiles, la gastrulation commence.

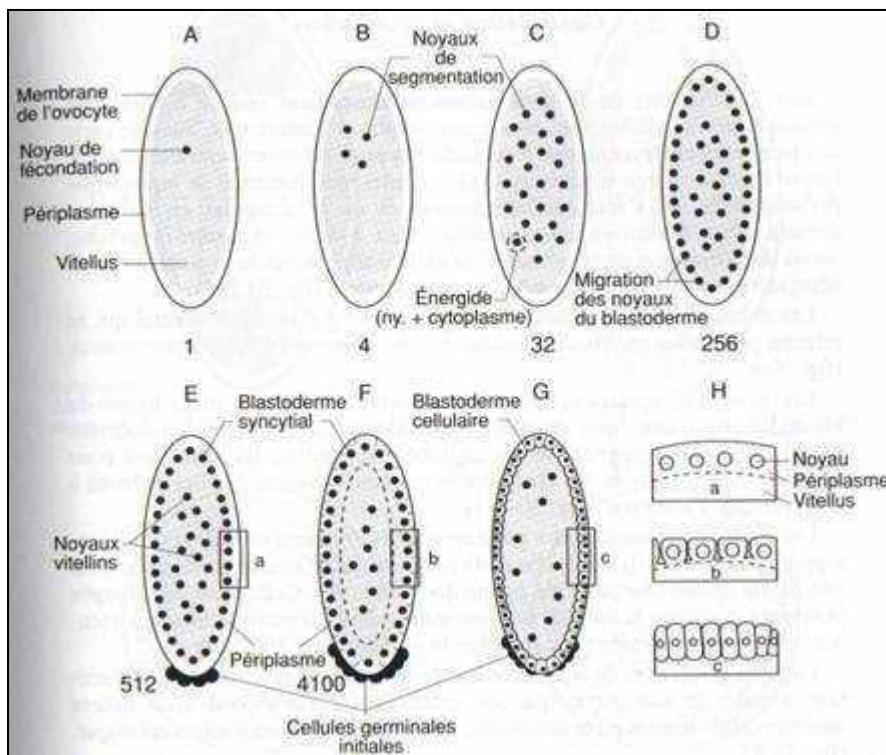


Figure. 12 : Schémas de la segmentation de l'œuf de drosophile et formation du blastoderme.

a : œuf fécondé. b, c, d, e : multiplication des noyaux au sein d'un blastoderme *syncytial* (le nombre de noyaux est indiqué sous chaque figure). e, f : les noyaux du blastoderme se mettent en place à la périphérie, dans le **périplasma** ; des noyaux vitellins restent dans l'aire vitelline. f, g : le blastoderme *syncytial* devient un blastoderme cellulaire. Les cellules initiales germinales sont

individualisées au stade 512 noyaux. h : 3 phases de la formation des membranes cellulaires par invagination de la membrane plasmique de l'œuf.

4° Formation de l'ébauche embryonnaire ségrégation du mésoderme (Gastrulation)

Les mouvements de la gastrulation ne concernent que le blastoderme ventral dont les cellules sont plus hautes et plus volumineuses. Sur une carte des territoires embryonnaires, à ce stade, on peut délimiter **ventralement** une bande médiane large d'environ 1000 cellules qui constitue le mésoderme présomptif et, en s'écartant latéralement et en se dirigeant en direction dorsale, deux territoires ectodermiques, l'un à droite et l'autre à gauche, suivis de l'amnios et de la séreuse. Les extrémités antérieure et postérieure du blastoderme sont formées d'endoderme présomptif. (fig. 13-1, 2)

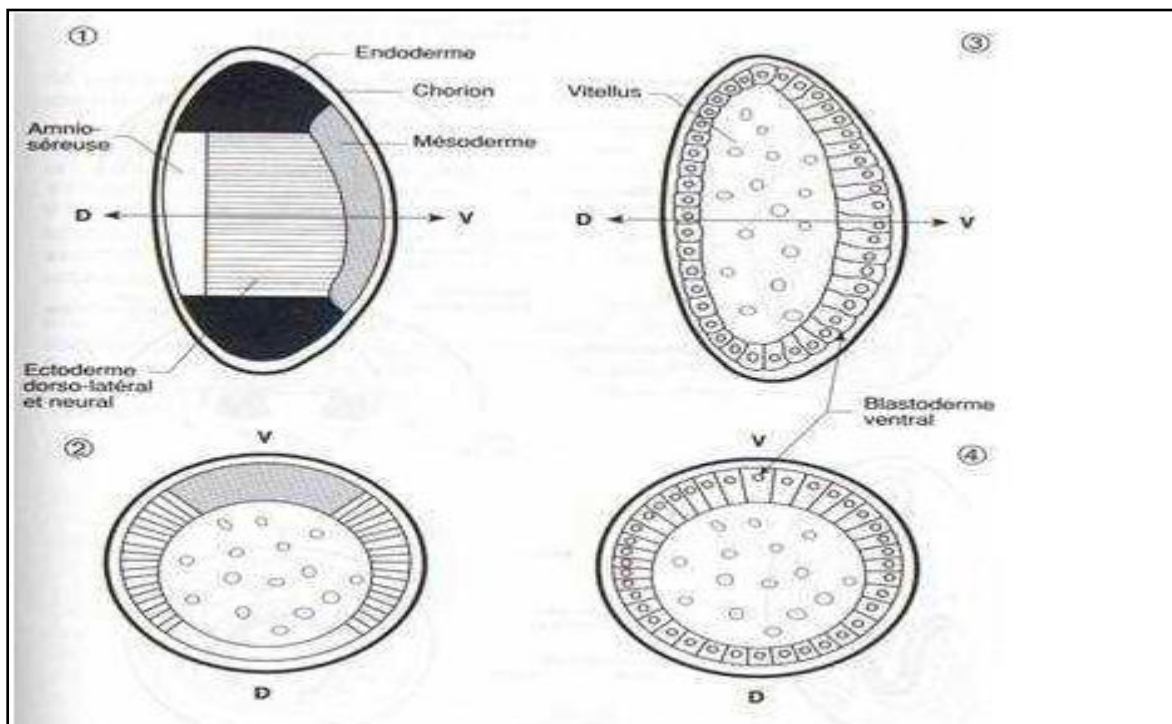


Figure 13 : Carte simplifiée des territoires présomptifs de la blastula, 1 : vue latérale externe, 2 : coupe transversale, 3,4 : Coupes sagittale et transversale d'une blastula. Le blastoderme ventral est épaissi.

- ✚ Les cellules mésodermiques s'invaginent le long d'un sillon ventral qui se referme pour isoler une ébauche aplatie de mésoderme sous l'ectoderme ventral. (fig. 14-6)
- ✚ Un double invagination, à l'avant et à l'arrière du sillon d'invagination du blastoderme ventral, met en place l'endoderme antérieur et l'endoderme postérieur qui se rejoignent et qui englobent le vitellus. Ils fusionnent pour former l'intestin moyen. Ce mouvement entraîne aussi les cellules polaires à l'intérieur de l'embryon. (fig. 14-5, 7)

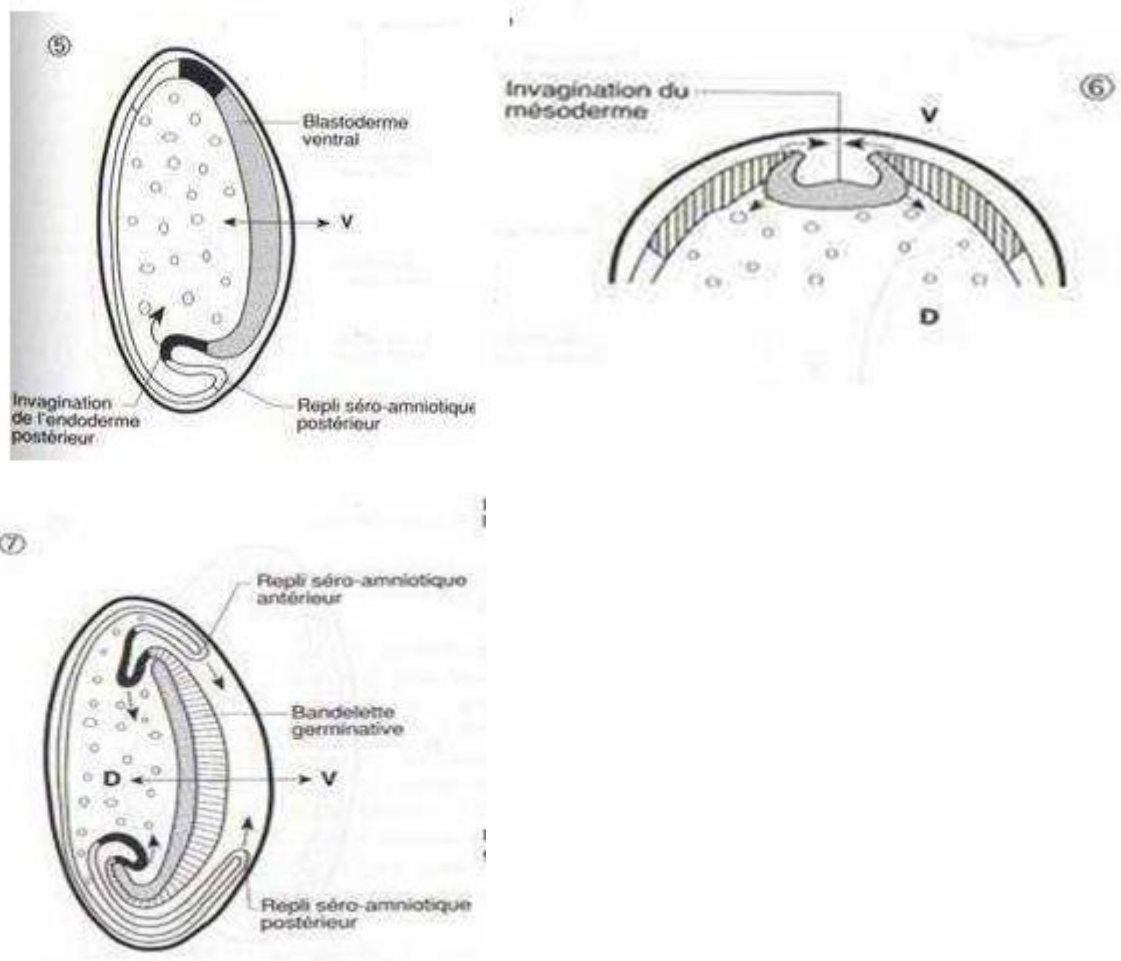


Figure 14 : 5 : Coupe sagittale au début de la gastrulation : invagination de l'endoderme postérieur et début d'extension du repli séro-amniotique postérieur. 6 : Détail du même stade, coupe transversale du blastoderme ventral : migration de la bandelette mésodermique. 7 : Formation du repli séro-amniotique antérieur et de l'ébauche d'intestin antérieur.

- ✚ Les replis **séro-amniotiques** postérieurs, puis antérieurs et latéraux se développent pour recouvrir l'ébauche embryonnaire qui se trouve ainsi isolée dans une cavité amniotique protégée par un double feuillet. Cette ébauche allongée et épaisse constitue la bandelette germinative dont les parois latérales s'étendent en direction dorsale pour englober le vitellus. (fig. 15-8, 10)
- ✚ La partie postérieure de la bandelette germinative croît et se retrousse en direction dorsale, de telle façon que son extrémité qui correspond à de futures structures abdominales, se trouve repliée au-dessus de la future région céphalique. (fig. 15-9)

5° Neurulation (formation du système nerveux)

La *chaîne nerveuse* se différencie dans le feuillet ectodermique, sous la forme de deux bandes de cellules qui se condenseront pour former une paire de ganglions par segment ; les ganglions de la région céphalique fusionnent ensuite en ganglions **cérébroïdes**. (fig. 15-11) L'embryon se contracte dans le sens **antéro-postérieur**, et le repli en position dorsale de la partie abdominale disparaît. La division du corps en segments ou métamères devient visible. Sur une larve de 10 heures, on distingue 6 segments céphaliques, 3 segments thoraciques, 9 segments abdominaux (le nombre primitif de 13 abdominaux a été réduit ou modifié chez la drosophile). Les régions apicales de l'animal, l'*acron* en avant du premier métamère et le *telson* en arrière du dernier ne sont pas des métamères.

On verra plus loin que les mécanismes de régulation génétique qui déterminent la nature céphalique, thoracique ou abdominale d'un métamère chez un Insecte présentent de remarquables similitudes avec ceux qui contrôlent la différenciation des métamères suivant l'axe **antéro-postérieur** de tous les animaux métamérisés et notamment les Vertébrés.

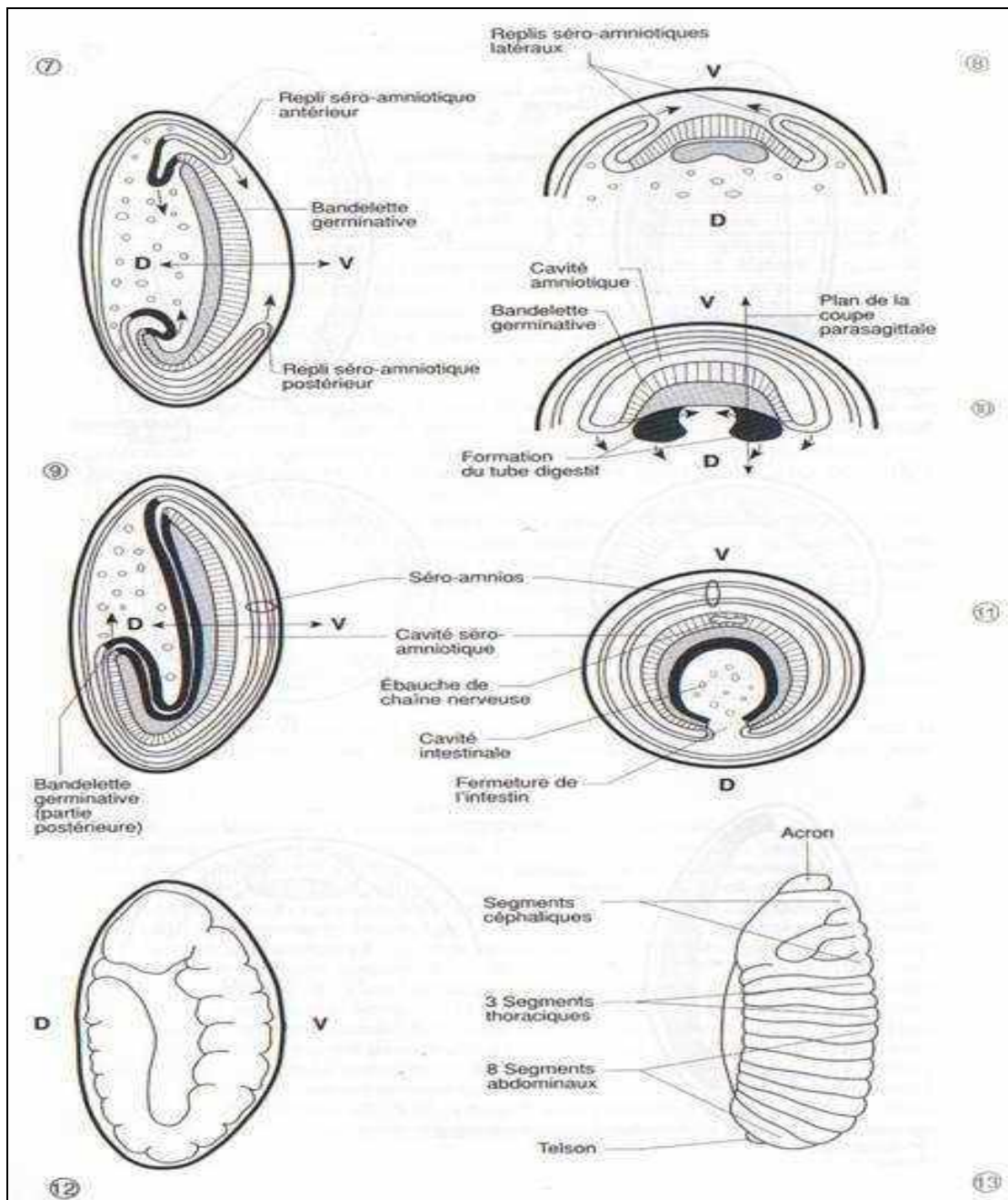


Figure. 15. — Gastrulation et neurulation de l'embryon de drosophile.

7 : Formation du repli séro-amniotique antérieur et de l'ébauche d'intestin antérieur. 8 : Coupe transversale de la région ventrale 7 : mésoderme invaginé, formation des replis séro-amniotiques latéraux. 9 : Coupe parasagittale après fermeture de la cavité amniotique ; retoussement en position dorsale de la bandelette germinative postérieure. 10 : Coupe transversale de la région ventrale de 9. Deux bandelettes d'endoderme se développent pour englober le vitellus, la cavité séro-amniotique se développe dorsalement. 11 : Coupe transversale d'embryon après formation de l'ébauche de chaîne nerveuse dans l'ectoderme, fermeture dorsale de l'intestin pratiquement achevée et développement dorsal maximum de la cavité séro-amniotique. 12: Vue externe d'un embryon de 5 heures. 13 : Vue externe d'un embryon de 10 heures, après rétraction du retoussement de la partie postérieure.

6° Evolution du mésoderme :**1/Formation du corps gras et hémocytes**

Après la gastrulation, le mésoderme acquiert une disposition métamérique qui coïncides avec la segmentation de l'ectoderme et à laquelle se surajoute une organisation bilatérale : dans chaque segment, ce feuillet interne s'épaissit en deux somites. Une vésicule cœlomique apparaît à partir de chacun de somites. L'apparition d'une paire de vésicules cœlomiques par métamère est l'un des critères qui permet de connaître la constitution métamérique de l'insecte, le mésoderme qui n'est pas participé à la formation des vésicules cœlomiques reste très mince, évolue en hémocytes. Les vésicules cœlomiques dissocient. Leur feuillet interne splanchnique, s'applique contre le vitellus et constituera la tunique musculaire du tube digestif. Le corps gras dérive lui aussi des vésicules cœlomiques

2/ Formation du vaisseau dorsal :

A la limite entre les parois somatiques et viscérales des vésicules cœlomiques, des cellules se distinguent par leur forme plus au moins triangulaire ; les cardioplastes forment de chaque côté, une rangée continue depuis le segment labial inclus jusqu'au 9^{ème} ou 10^{ème} segment abdominal ; lors de la fermeture dorsale de l'embryon, les deux rangés de cardioblaste se rapprochent l'une de l'autre et finalement délimitent médio dorsalement le tube cardiaque, l'aorte dérive du vésicule cœlomique antérieure.

3/Développement du tube digestif

Tube digestif des insectes est formé de trois parties : le stomodeum , le mésentéron et le proctodeum, les stomodeum et le proctodeum se forment à partir d'invaginations ectodermiques des évaginations du proctodeum dans sa partie profonde, se forment très tôt les ébauches des tubes de Malpighi. L'intestin moyen des ptérygotes s'édifie à partir de deux ébauches, l'une antérieure et l'autre postérieure, les deux ébauches de l'intestin moyen deviennent deux amas cellulaires impaires en contact avec les extrémités internes du stomodeum et du proctodeum chaque amas bourgeonne deux bandelettes qui s'insinuent entre le vitellus et le mésoderme splanchnique, les bandelettes antérieures et postérieures se rejoignent ; elles se trouvent finalement entouré par le futur épithélium intestinal, lui-même doublé par le mésoderme splanchnique.

7° Dépendance de l'Embryon vis à vis du milieu extérieur

A - Vitesse du développement

La vitesse à laquelle l'insecte réalise son développement embryonnaire varie considérablement selon la température. A l'intérieur de seuils minimal et maximal, le développement s'accélère pour des températures plus élevées, la durée du développement dépend donc de la température, l'imperméabilité des enveloppes protectrices du germe est plus au moins grande selon les espèces et le degré hygrométrique du milieu environnant peut influencer la vitesse du développement. A 20°C, la larve du coléoptère *Sitona* éclot 10 jours $\frac{1}{2}$ après la ponte pour une humidité relative de 100%, mais développement embryonnaire exige 21 jours pour une humidité relative de 62%, les œufs de certains insectes peuvent se maintenir dans un état de quiescence lorsqu'ils subissent une déshydratation.

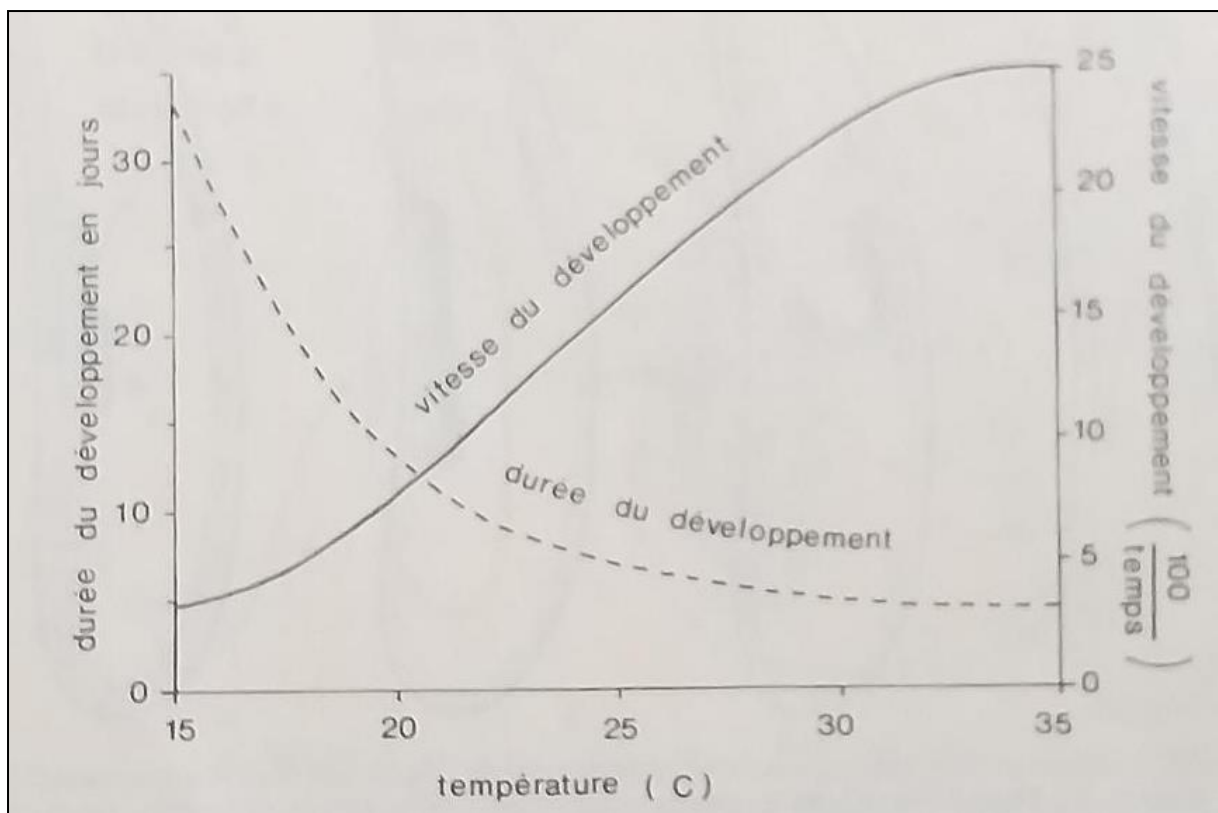


Figure 16 : Durée et vitesse du développement embryonnaire chez *Oncopeltus* en fonction de la température

B - Échanges avec le milieu extérieur

L'embryogenèse se réalise aux dépens des réserves vitellines accumulées pendant la vitellogénèse, mais elle nécessite des échanges respiratoires et parfois l'absorption d'eau.

1° Absorption d'eau par le germe :

Si pour certaines espèces, les œufs au moment de la ponte contiennent une quantité suffisante d'eau pour leur embryogénèse, les œufs d'autres Insectes doivent à un stade précis de leur développement absorber de l'eau à partir du milieu, cette absorption d'eau souvent importante provoque une augmentation très appréciable du volume et du poids de l'œuf, chez *Locusta migratoria*, la teneur en eau passe brusquement de 52% à 82% et le poids de l'œuf de 6,3mg à 14mg, l'eau peut être absorbée à travers toute la surface ou au niveau d'une structure spécialisée : l'hydropyle (Acrididae). Différents mécanismes règlent l'absorption de l'eau qui se manifeste à un stade embryonnaire précis mais variable selon les espèces. Dès que l'hydropyle est formé, l'eau commence à pénétrer jusqu'à l'entrée du germe en diapause. L'hydropyle ne laisse alors plus passer d'eau jusqu'à la fin de la diapause. La reprise du développement s'accompagne d'une nouvelle entrée d'eau.

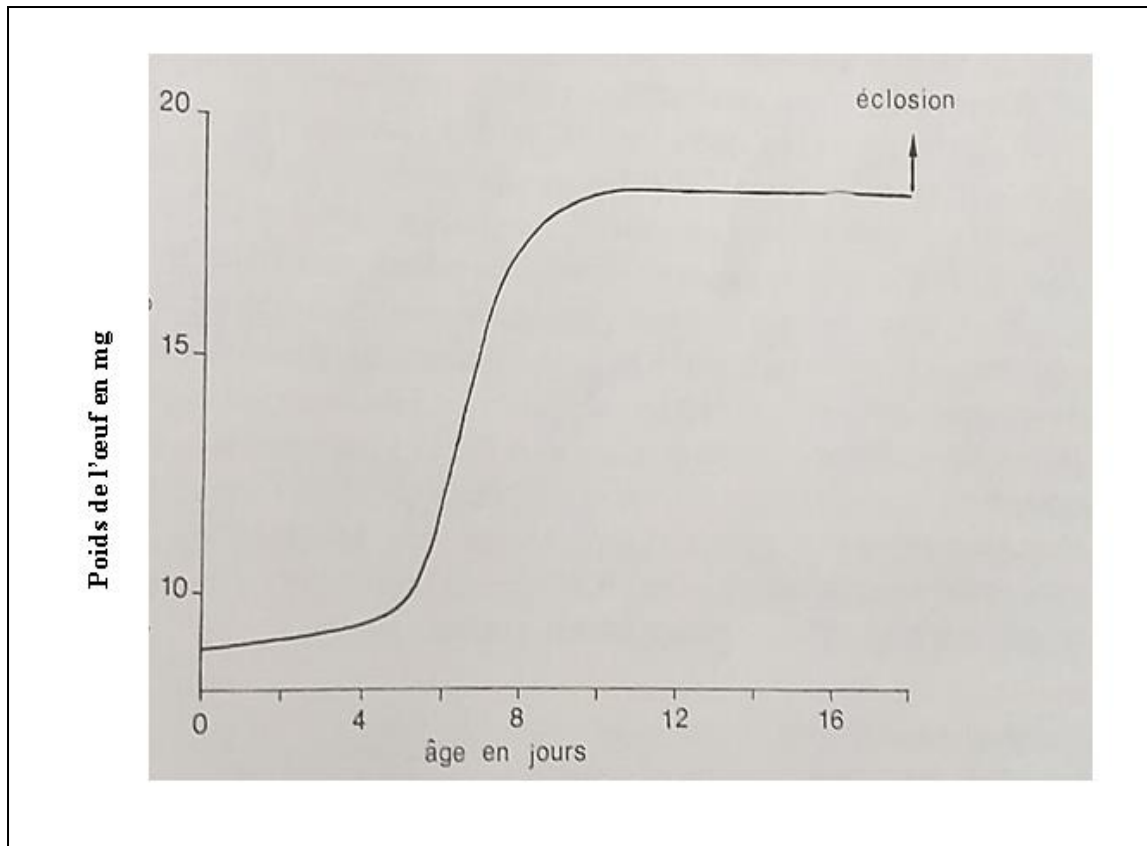


Figure 17 : Augmentation du poids des œufs de *Schistocerca* lors de l'absorption d'eau

2° Echange respiratoire

Chez les insectes il ya un changement de l'intensité des échanges respiratoires au moment de la fécondation : elle augmente de 50% Chez *Drosophila* et *Bombyx mori* , au cours de l'embryogénèse l'intensité du métabolisme respiratoire croît régulièrement, ainsi seraient utilisés en premier les carbohydrates, ensuite les lipides .L'analyse biochimique des réserves vitellines le confirme

8/ La Diapause embryonnaire :

Dans le cas de quiescence, l'arrêt de développement est contrôlé directement par les facteurs externes et il se termine dès que les conditions redeviennent favorables. Lors de la diapause, l'arrêt dans l'évolution concerne un stade bien précis de l'embryogénèse, mais qui diffère selon les espèces. Pendant la diapause l'intensité respiratoire diminue jusqu'au niveau qu'elle avait avant la fécondation.

De nombreux insectes pondent, en automne, des œufs d'ou de jeunes larves n'écloront qu'au printemps. La diapause peut avoir lieu à tous les stades du développement de ces œufs: très tôt, avant la formation complète de l'embryon, comme chez le Ver à soie ou plus tard, lorsque la larve de premier stade est déjà différenciée.

Le mécanisme hormonal, qui contrôle l'entrée en diapause, a été bien établi pour **Bombyx mori**. Certaines races sont univoltines avec une seule génération par an, tandis que d'autres sont bi ou polyvoltines. Chez ces dernières il y a donc une ou plusieurs générations dont le développement n'est pas interrompu, avant la formation d'œufs qui entreront en diapause hivernale. Les facteurs déterminants sont la température et la photopériode. Le mécanisme de l'entrée en diapause est donc de nature hormonal, l'ablation du ganglion sous-œsophagien chez des nymphes femelle aboutit à la ponte d'œufs qui sont tous sans diapause, l'implantation du ganglion sous-œsophagien amène à la ponte d'œufs dont une grande proportion entrera en diapause, une hormone de diapause est donc produite par le ganglion sou-œsophagien. Il s'agit d'une neurohormone de nature polypeptique secrétée par une paire de grandes cellules neurosécrétrices.

CHAPITRE III

LE DÉVELOPPEMENT POST EMBRYONNAIRE

I/ La mue chez les insectes

Les insectes sont caractérisés par un squelette externe (exosquelette) inextensible, la cuticule ou carapace. La mue permet à ces animaux, en changeant périodiquement leur cuticule, de grandir en taille (mue de croissance) ou d'acquérir de nouveaux organes, voire de changer de forme (mue de métamorphose). Ainsi, chez beaucoup d'insectes, une ou deux mues particulières permettent la métamorphose des stades larvaires au stade adulte. Le renouvellement de la cuticule est assuré par l'épiderme dont l'activité est alors remarquable. tout un ensemble de processus se déroule selon une programmation précise, sur une durée assez longue ; en effet, l'élaboration de la nouvelle cuticule débute bien avant le rejet de l'ancienne.

I-1. Changements au niveau de l'épiderme :

Une croissance est souvent associée à la mue. Chez les Hétérométaboles et certains Holométaboles, elle est réalisée par une augmentation du nombre de cellules. La mue débute donc par une intense activité mitotique.

I-2. Déroulement de la mue :

La cuticule, d'une épaisseur de 0,06 mm chez les insectes, est composée de 3 couches de chitine, l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule, qui reposent sur les cellules de l'épiderme. L'épiderme et la cuticule forment le tégument. La chitine est sécrétée par des cellules épidermiques. Le processus de la mue (ou ecdysie) se décompose en plusieurs étapes (Fig. 22).

1. Séparation des cellules de l'épiderme de l'endocuticule, formation d'un espace sous-cuticulaire (apolyse)

2. Sécrétion d'un fluide (gel) dans l'espace sous-cuticulaire, constitué d'enzymes digestives, qui favorise la sécrétion de la nouvelle cuticule par les cellules épidermiques et qui digère l'ancienne endocuticule, libérant ainsi la place pour la nouvelle cuticule
3. Absorption des produits de la digestion par les cellules épidermiques (recyclage des composants de la cuticule), la nouvelle cuticule n'est pas encore différenciée, elle est appelée procuticule (exo- et endocuticule)
4. Formation de lignes en forme de Y sur l'ancienne cuticule au niveau de la tête et du thorax correspondant à la zone de sortie de l'insecte, zones de moindre résistance et de rupture (lignes ecdysiales)
5. Augmentation de la pression interne du corps de l'insecte par l'absorption d'air ou/et d'eau et par le pompage de l'hémolymphe (liquide circulatoire chez les invertébrés dont le rôle est similaire à celui du sang chez les vertébrés), ce qui permet l'ouverture de la cuticule
6. Libération de l'insecte de son ancienne cuticule par des mouvements musculaires spécifiques et stéréotypés, l'ancienne cuticule est appelée exuvie
7. Sclérotinisation de la nouvelle cuticule ; l'insecte maintient sa pression interne élevée pour permettre à la nouvelle épicuticule de prendre sa nouvelle taille,
8. durcissement la nouvelle cuticule (mise en place de liaisons chitine/protéines et tannage des protéines), le tannage débute dans les couche les plus externes et la cuticule s'étend progressivement vers l'intérieur, une mélanisation s'opère simultanément, provoquant le brunissement de la cuticule,
9. sécrétion de la couche cireuse : la cire pourrait passer à travers les canalicules des pores et serait transportée à l'état de cristaux liquides dans une phase aqueuse, de nombreux insectes sécrétant la cire comme *Calpodes*, ne présentent pas de canalicules des pores. La couche cémentaire la plus externe est déposée en dernier, Simultanément, le dépôt de l'endocuticule se poursuit pendant une durée plus au moins longue.

Entre chaque mue, l'accroissement de taille est d'un facteur 1,25 et la masse double. L'espace temporel entre chaque mue, la durée d'accomplissement de la mue et le nombre de mues sont fortement variables entre les espèces et dépendent également des conditions alimentaires et climatiques. Une abondance de nourriture et des conditions environnementales favorables (température par exemple) peuvent accélérer le développement de l'insecte. La

période de mue (**exuviation**) est critique pour les insectes, immobilisés et avec un tégument mou, il ne peut faire face à la prédation. Durant cette période, de plusieurs minutes à plusieurs heures, les insectes adoptent un comportement craintif et recherchent un lieu sûr pour se cacher.

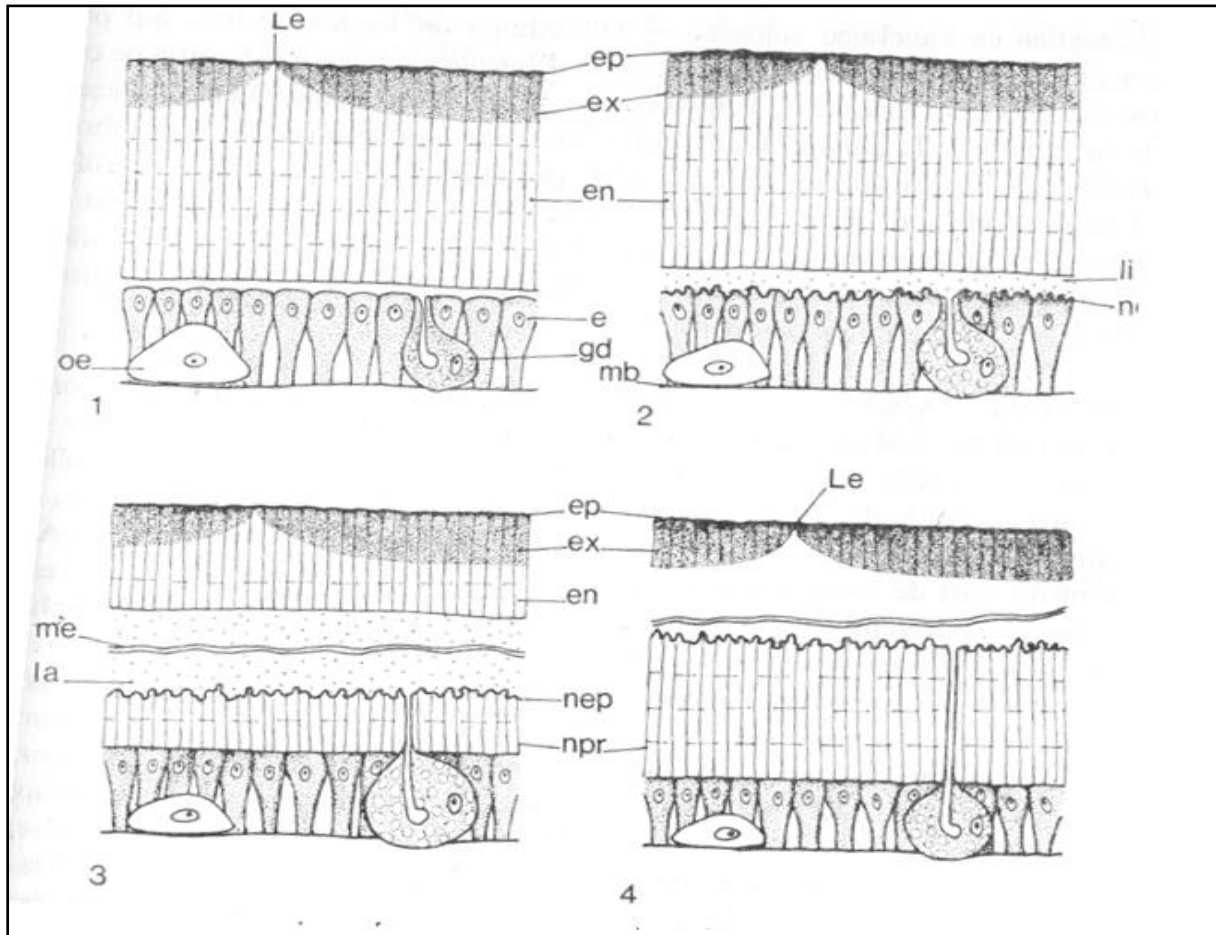


Figure 18 : La mue chez les insectes

1 : apolyse, 2 : sécrétion de la cuticuline, 3 : sécrétion de la procuticule et digestion de l'ancienne endocuticule, 4 : réabsorption du liquide de mue , e : épiderme, en, ep, ex : anciennes endocuticule, épicuticule et exocuticule, gd : glande dermique, le : ligne d'exuviation ; la, li : liquide de mue actif ou inactif, mb : membrane basale, me : membrane ecdysiale, nep, npr : nouvelle épicuticule et procuticule , oe : oenocyte

I-3. Contrôle et régulation de la mue :

La mue est un processus physiologique contrôlé et régulé par des hormones (Ecdystéroïdes) telle que la **Prothoracicotropique Hormone (PTTH)**, l'**Ecdysone** et l'**Hormone Juvénile (HJ)** (fig. 22). Le déclenchement de la mue est provoqué par la synthèse de la PTTH par le cerveau. Cette hormone est transférée par voie nerveuse à une zone spécifique du système nerveux appelée *Corpora cardiaca* où elle sera stockée. Suite à des stimulations internes et externes comme : la température, la quantité de réserves en lipides, ou lorsque la larve atteint une taille critique ou encore lorsque la pression à l'intérieur de l'exosquelette atteint un seuil, la PTTH agit sur les glandes prothoraciques (d'où son nom) qui synthétisent à leur tour une seconde hormone : l'Ecdysone. Le rôle de l'Ecdysone est de favoriser la prolifération et la différenciation des cellules à l'origine des futures modifications du prochain stade larvaire (synthèse de cuticule par les cellules épidermiques). L'Ecdysone est à l'origine d'une autre hormone nommée **Hormone de mue (HM)**.

L'Hormone Juvénile est synthétisée dans la *Corpora allata* (zone spécifique du cerveau) et se diffuse dans l'organisme tout au long du développement de la larve. A l'approche du dernier stade larvaire, et de la métamorphose, la sécrétion de cette hormone diminue, tandis que la concentration en Ecdysone augmente. Ce qui détermine la mise en place d'une mue ou de la métamorphose. Lors de la fin de métamorphose, les concentrations en HJ et HM sont quasiment nulles. Une fois la mue réalisée, le processus s'inverse, les concentrations de PTTH et de l'Ecdysone diminuent et celles de HJ et HM augmentent.

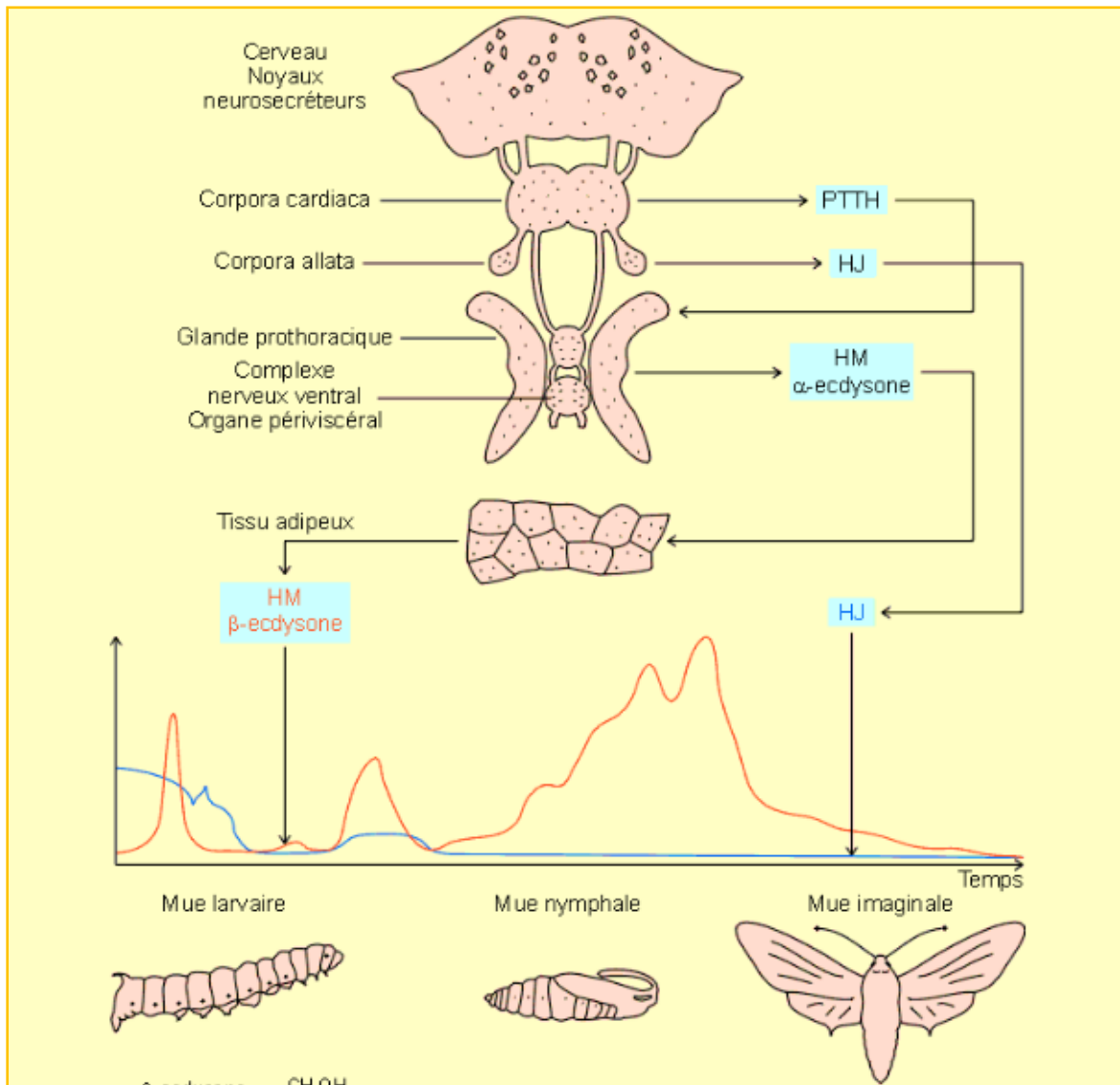


Figure 19 : Contrôle endocrine de la mue chez les insectes

II / Mode de développement et métamorphoses

II- 1. Les Amétaboles (Hexapodes homomorphes) :

Ce sont les insectes Aptérygotes. A l'éclosion, les larves sont semblables aux adultes à la taille près. Le nombre de métamères abdominaux augmente au cours de mues de croissance. Une mue suivie de reproduction marque la vie adulte au cours de laquelle alternent une croissance et reproduction

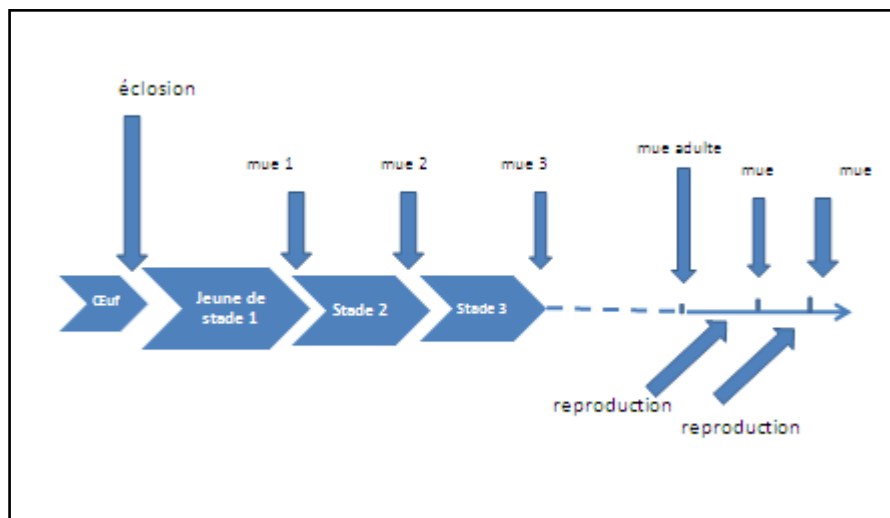


Figure 20 : Diagramme résumant le développement des insectes amétaboles

II-2. Les Hétérométaboles

II-2-1. Les Hétérométaboles paurométaboles (métamorphose incomplète)

Ce sont des insectes Ptérygotes (sauterelles, phasmes, blattes, punaises). L'éclosion libère un organisme qui ne diffère de l'adulte que par la taille et l'absence de pièces génitales et d'ailes, c'est donc un juvénile ou jeune. Les ébauches alaires externes apparaissent au cours des derniers stades juvéniles : ce sont les exoptérygotes. A la mue qui précède la maturité sexuelle les ailes et les pièces génitales se développent. Il n'y a plus de mue chez les adultes, aussi il n'y a pas de changement de milieu de vie entre le jeune et l'adulte

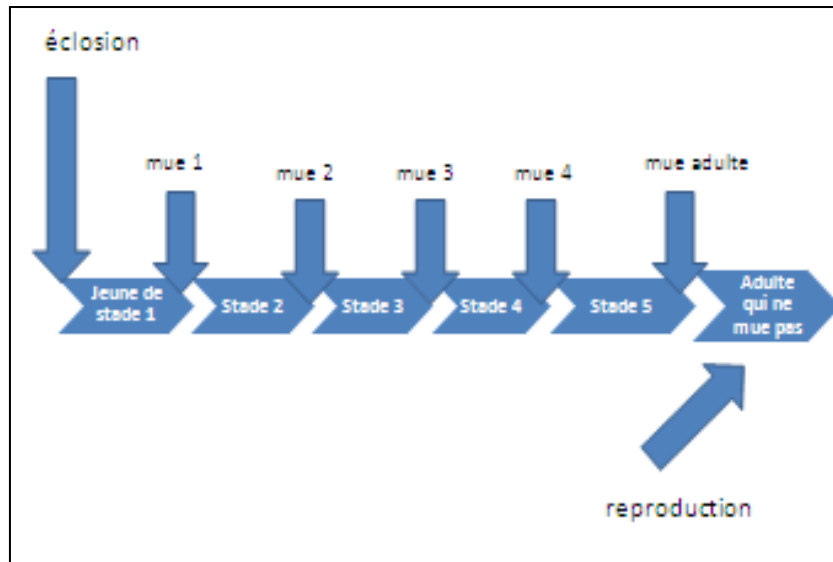


Figure 21 : Diagramme résumant le développement des insectes Hétérométaboles paurométaboles

II-2-2. Les Hétérométaboles hémimétaboles (métamorphose incomplète)

Ces insectes sont des exoptérygotes qui se distinguent des paurométaboles en ce que les larves et les adultes n'ont pas le même habitat ou le même mode de vie. Ainsi, les libellules quittent le milieu aquatique à la fin de leur dernier stade juvénile et muent en adulte à l'air libre. Ce changement de milieu s'accompagne de remaniements de l'appareil digestif, de l'appareil respiratoire, des pièces buccales, il ne s'agit pas de métamorphose mais les modifications sont plus profondes que chez les paurométaboles, aux derniers stades apparaissent les ébauches alaires externes, la larve de dernier stade est aussi nommée « nymphe »

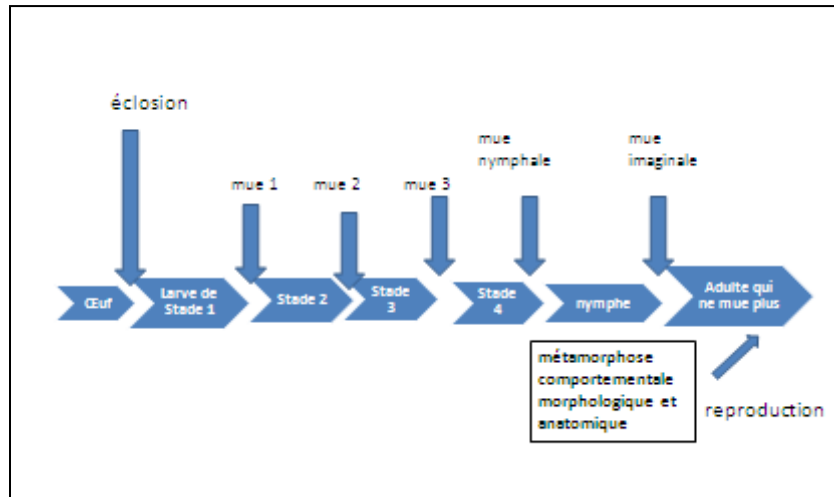


Figure 22 : Diagramme résumant le développement des insectes Hétérométaboles hémimétaboles

II-3. Les Holométaboles (métamorphose complète)

ce sont des endoptérygotes, l'œuf éclot une larve. Après plusieurs mues larvaires, la métamorphose s'effectue au cours du stade nymphal qui précède la mue d'adulte. La nymphe est immobile et ne se nourrit pas. Au cours de ce stade, les ailes deviennent externes. La métamorphose achevée, l'adulte est libéré de l'exuvie nymphale : cette mue est imaginale, elle libère l'imago. Les larves des holométaboles ont des morphologies et des modes de vie qui permettent de les classer en différents types que nous ne détaillerons pas. Toutes ces larves en différents types. Toutes ces larves contiennent, à l'état d'ébauches internes indifférenciées, des amas cellulaires qui seront à l'origine des organes imaginaires. Il s'agit des disques imaginaires

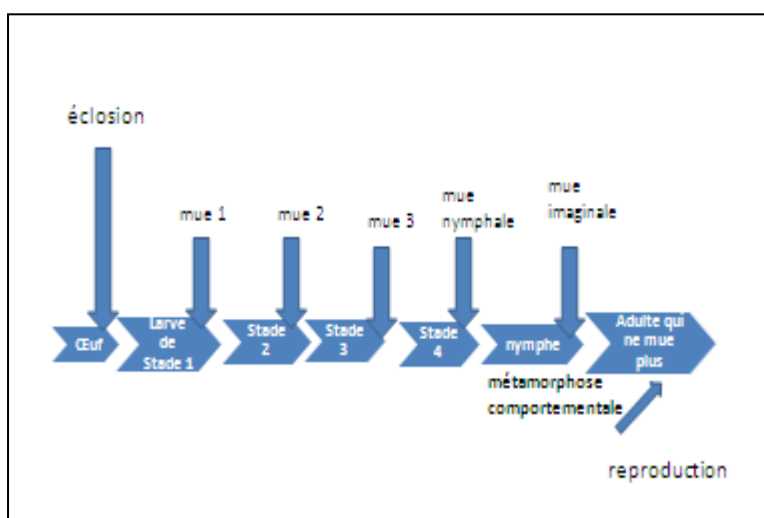
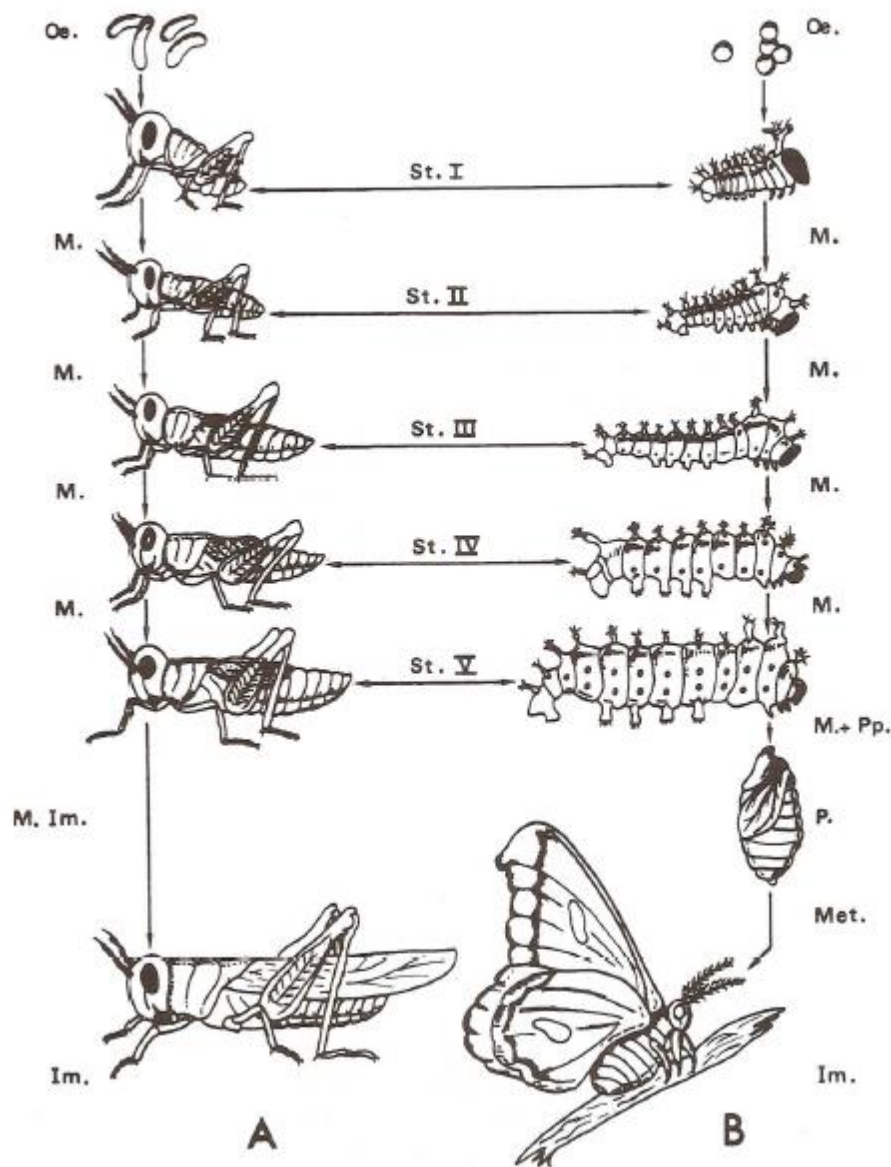


Figure 23: Diagramme résumant le développement des insectes Holométaboles



A. Développement paurométabole (ex. : un Criquet).
 B. Développement holométabole (ex. : un Papillon).

Im. : imago = insecte parfait ; M. : mue ; M.Im. : mue imaginale ; Met. : métamorphose ; M. + Pp. = mue nymphale ; P. : stade nymphal : la chrysalide ; Oe. : œuf ; St.I ... St.V : stades larvaires I à V.

Figure 24 : Développement post- embryonnaire comparés d’insecte Hétérométabole (paurométabole) et Holométabole

III Différents types de larves chez les Holométaboles

Les insectes Holométaboles peuvent présenter cinq types de larves (figure 25) :

1/ Les larves campodéiformes :

(Ressemblant aux Diploures de la famille des Campodeidae) présentent les caractéristiques suivantes :

- Une carapace rigide,
- Ocelles, pièces buccales de type broyeur,
- 3 paires de pattes thoraciques.
- Mode de vie : souvent carnassières
- Corps allongé, aplati dorso-ventralement.
- L'abdomen se termine en pointe et peut porter des cerques

· Cette larve se rencontre chez de nombreux Coléoptères (Carabes, Dytiques, Lampyres, Coccinelles, Staphylins...) et chez certaines Phryganes (Trichoptères).

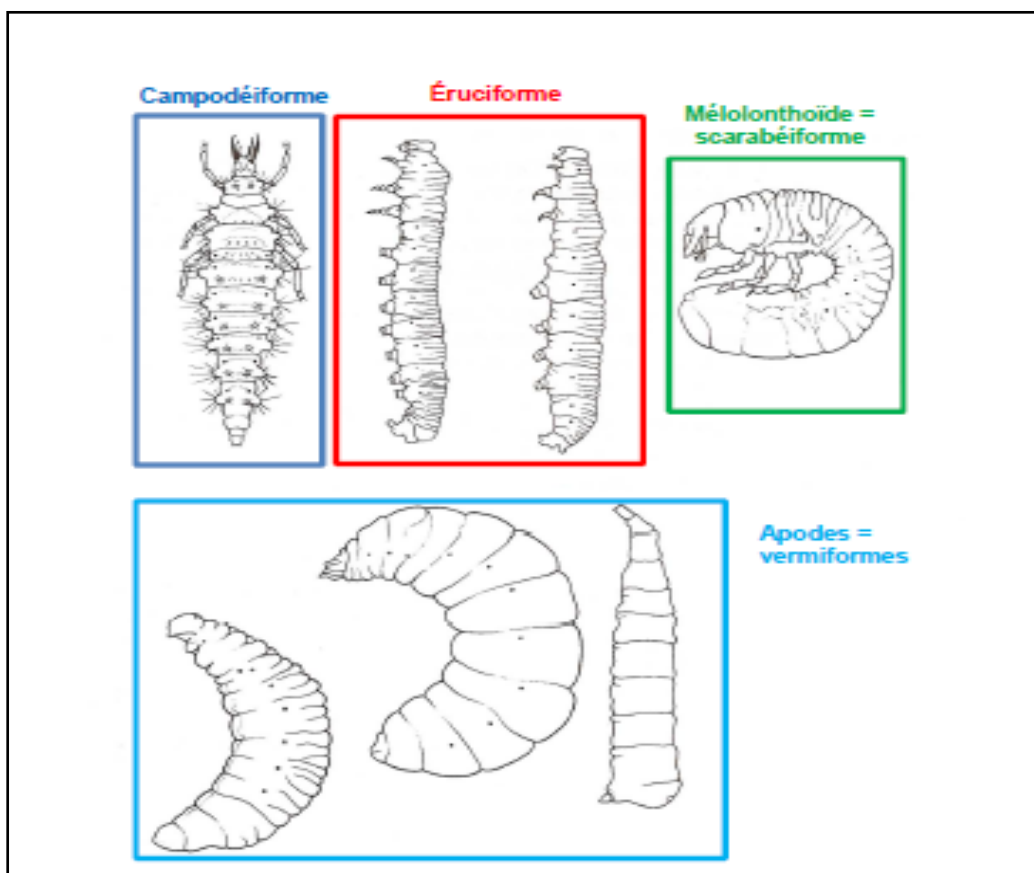


Figure 25 : Principaux types larvaires chez les Holométaboles

2/ Les larves mélolonθοïdes ou scarabéiformes (de *Melolontha*, le Hanneton)

Présentent les caractéristiques suivantes :

- Corps peu agile, mou
- Tête dure et sclérifiée
- Pièces buccales de type broyeur
- Abdomen volumineux et replié sous la face ventrale
- 3 paires de pattes thoraciques

· Ces larves se rencontrent chez les Coléoptères (Scarabées, Bousiers, Hannetons...) et certains Hyménoptères.

3/ Les larves éruciformes : chenilles et fausses chenilles

· Les larves éruciformes présentent les caractéristiques suivantes :

- Corps mou (sauf capsule céphalique sclérifiée)
- 3 paires de pattes thoraciques + nombreuses paires de fausses pattes abdominales (5 paires maximum chez les chenilles de Lépidoptères ; jusqu'à 8 paires chez les fausses chenilles d'Hyménoptères 'tenthredoïdes'.
- Pièces buccales de type broyeur

Ces larves se rencontrent chez les Lépidoptères (chenilles) et certains Hyménoptères (Tenthredes : fausses chenilles).

4/ Les larves vermiformes ou apodes :

Se caractérisent par une forme de ver : il y a disparition des appendices locomoteurs et réduction de la tête. Les pièces buccales sont rudimentaires voire parfois absentes ; ces larves se nourrissent de matières en décomposition ou de liquides. On peut distinguer trois sous-types :

4-1/ Les larves eucéphales (nombreux Hyménoptères, certains Diptères nématocères) : tête réduite, yeux, antennes, mandibules mobiles horizontalement.

4-2/ Les larves hémicéphales (Diptères Brachycères) : tête atrophiée et invaginée dans le premier segment thoracique, mandibules remplacées par des crochets mobiles verticalement.

4-3/ Les larves acéphales ou asticots (certains Diptères 'nématocères) : tête totalement atrophiée, larve aveugle.

5/ Les larves cyclopoïdes (anecdotique) : ont une vague allure de 'Crustacé' Copépode (le Cyclops) ; on les rencontre chez certains Hyménoptères 'térébrants'.

IV Typologie des nymphes d'Holométaboles : nymphes nues, chrysalides, pupes

On peut distinguer **trois types de nymphes (figure 25)** :

A/ Nymphes libres = nymphes nues : blanchâtres, immobiles, appendices libres

Appiqués contre le corps (comme paralysés) [Coléoptères, Hyménoptères...].

B/ Nymphes momies = chrysalides : appendices non libres et *adhérents au corps*, souvent enfermés dans un cocon produit par la larve [Lépidoptères].

C/Pupes : totalement enveloppées par la dernière exuvie de la larve, immobiles (Diptères)

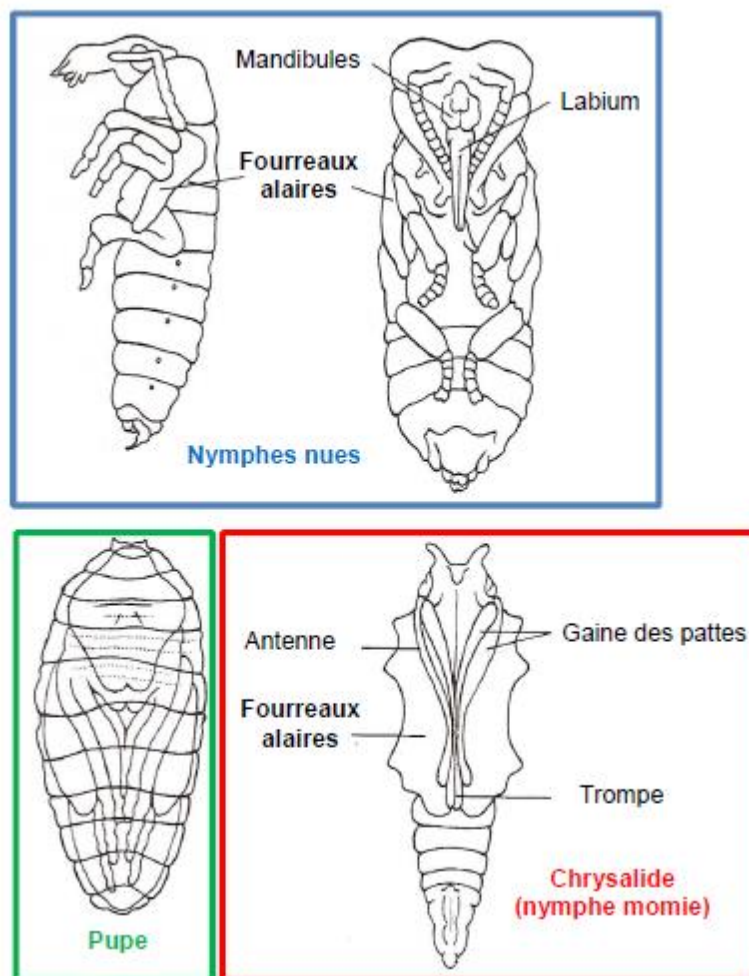


Figure 25: Nymphes d'Holométaboles

V. Courbe de croissance chez les insectes :

On peut distinguer deux modes de croissances :

A/ La croissance en longueur :

Qui s'effectue par paliers : chaque mue s'accompagne d'une brusque augmentation de taille. On peut parler de croissance discontinue.

B/ La croissance pondérale :

Qui s'effectue de manière plus progressive, avec toutefois une perte de masse lors des mues due à un fréquent arrêt de l'alimentation peu avant, à une légère déshydratation lors de l'exuviation mais aussi et surtout à la perte du poids de l'exuvie.

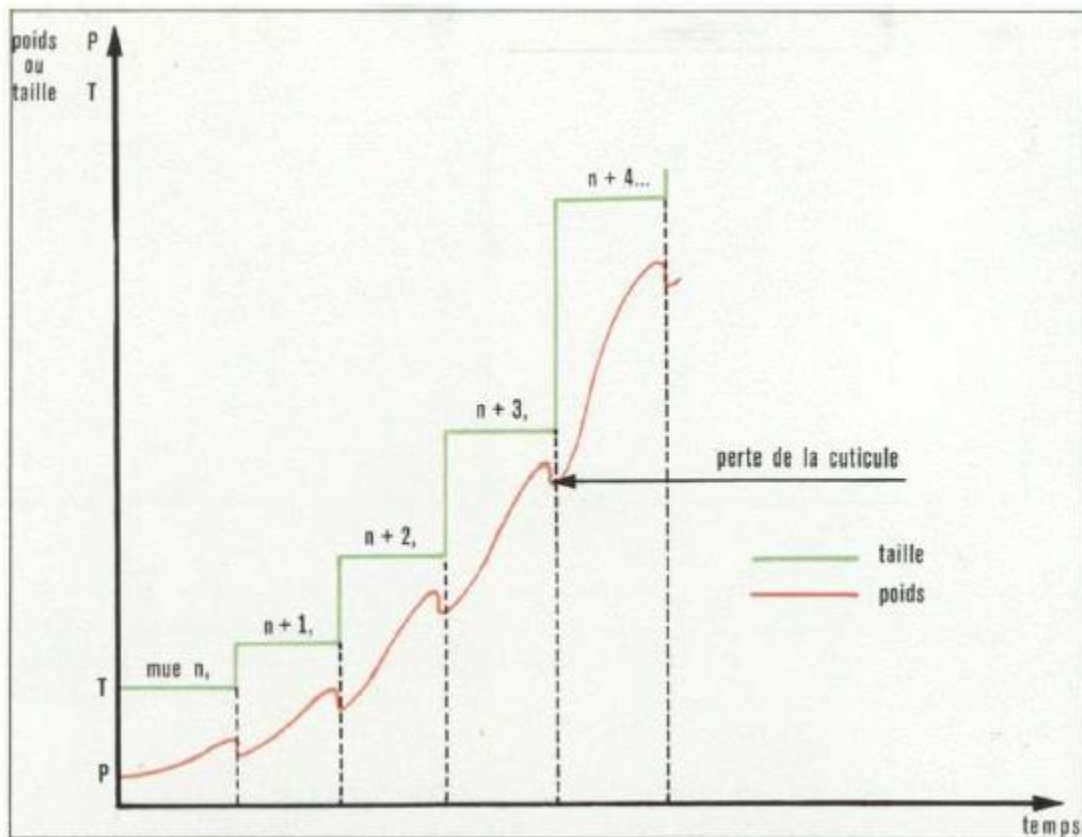


Figure 26. Allure des courbes de croissance en longueur et en masse des Insectes.

VI. Aspects histologiques

L'analyse histologique des phénomènes de métamorphose révèle la diversité dans l'acquisition des structures imaginales. Aussi bien chez les Hétérométaboles que chez les Holométaboles, les événements diffèrent chez un même insecte, des organes présents chez la forme juvénile ou la larve peuvent persister sans changements notables chez l'imago, disparaître totalement tandis que des structures nouvelles uniquement imaginales peuvent être acquises. Comme les remaniements sont les conséquences des divergences entre vie larvaire et vie imaginale, ils sont plus profonds chez les Holométaboles que chez les Hétérométaboles chez les Coléoptères et les Lépidoptères, certaines cellules qui ont participé à l'organisation larvaire sont utilisées pour édifier les structures imaginales. Seuls, les Hyménoptères et les diptères supérieurs, tout l'organisme imaginal se construit à partir de cellules restées en réserve et qui ne sont pas intervenues dans l'édification de la larve

1° Dérivés ectodermiques

L'évolution de l'épiderme qui constitue la paroi du corps avec les appendices sera prise comme exemple, trois éventualités sont à envisager selon les insectes :

✚ Participation des mêmes cellules chez les formes juvénile et imaginale

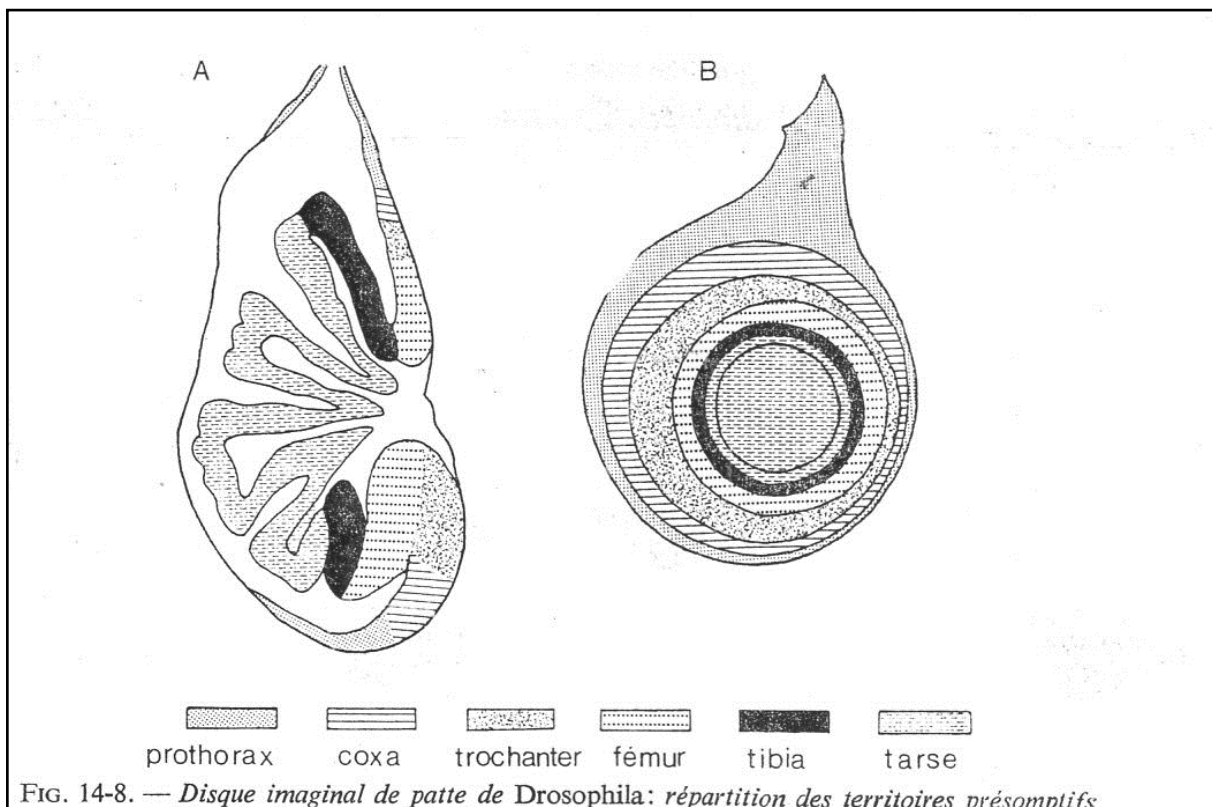
Les propriétés des cuticules imaginales et larvaires diffèrent généralement, cela nécessite un changement dans la programmation des sécrétions cuticulaires, la cuticule abdominale des stades juvéniles de *Rhodnius* est constituée essentiellement d'une endocuticule très souple, recouverte d'une fine épicuticule, la cuticule de l'imago en partie sclérotinisée a une ornementation différente, ces dessins sont déterminés par des mouvements et de changements de forme de cellules.

✚ Participation des mêmes cellules mais avec un rajeunissement

Chez les Lépidoptères et les Coléoptères, les cellules larvaires garderaient la possibilité de se transformer en cellules épidermiques imaginales. Leurs changements de forme seraient accompagnés d'expulsion de matériel peuvent représenter jusqu'au quart de la masse cellulaire. Ces cellules pourraient ensuite se différencier dans le sens imaginal.

✚ Renouveau à partir de disques imaginaux, accompagné d'une destruction des cellules larvaires

Chez les Lépidoptères, la morphologie de la patte imaginale se fait à l'intérieur de la patte de la chenille, des épaissements épidermiques réalisant des disques imaginaux sont identifiables tardivement, seulement au cours du dernier stade larvaire. Chez la prénymphe, ils s'étendent et se rejoignent pour constituer la future patte imaginale, simultanément, les structures larvaires dégèrent. Lorsque les larves sont apodes, les ébauches des pattes imaginales peuvent apparaître plus précocement ; elles s'invaginent en disque imaginaux internes mais qui reste reliés à l'épiderme larvaire. Lors de la mue nymphale, les ébauches se dévagent et deviennent externes. Les ailes de tous les insectes endoptérygotes se développent ainsi. Chez *Drosophila*, les cellules imaginales sont peu nombreuses, une vingtaine pour un disque de patte. La croissance du disque commence vers le milieu du premier stade larvaire par multiplication des cellules ; un disque de patte au moment de la formation du puparium comprend 3000 cellules. En même temps la morphologie du disque se complique par la formation des régions correspondent topographiquement aux différents territoires présomptifs de la patte imaginale (fig 14-8)

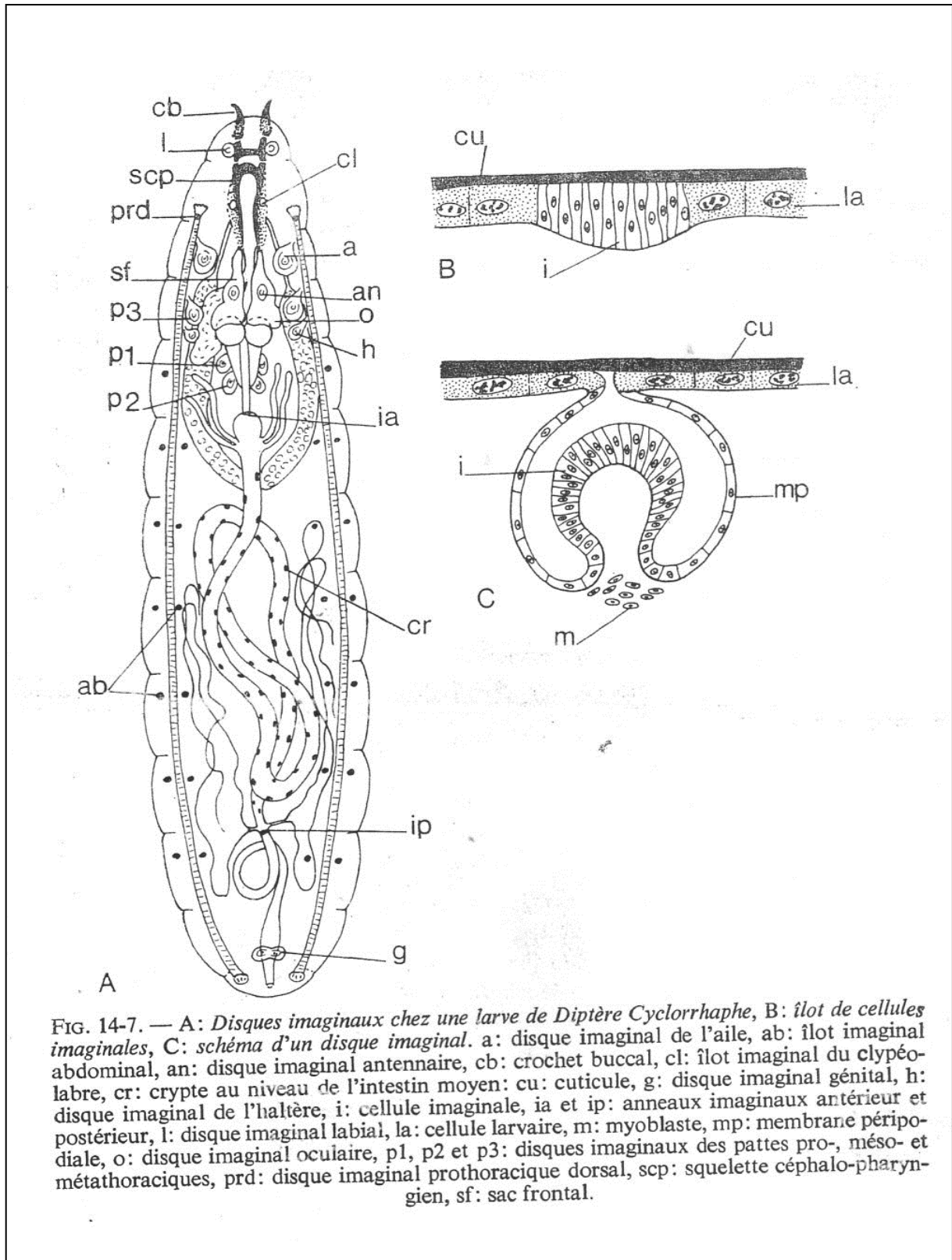


Chez les Diptères supérieurs, toutes les cellules épidermiques larvaires dégèrent et les appendices, les ailes ainsi que toute la paroi du corps de la Mouche se forment à partir de disques imaginaux. Au cours de l'embryogénèse, dès le stade blastoderme, se réalise une ségrégation entre deux catégories cellulaires : les cellules larvaires et les cellules imaginaires, les cellules imaginaires se regroupent en disques imaginaux.

Chez les larves de Diptères Cyclorhaphes, les ébauches céphaliques imaginaires sont les suivantes :

1) une paire de sacs frontaux qui donnera toute la capsule céphalique avec les yeux et les antennes ainsi que la partie basale de la trompe

2) une paire de disques labiaux et deux îlots céphalolabiaux qui formeront le reste de la trompe. Le thorax imaginal, les pattes et les ailes sont entièrement édifiés à partir de deux paires de disques imaginaux présentes dans chacun des trois segments thoraciques. Au sein de l'épiderme abdominale larvaire, des îlots de cellules imaginaires se répartissent de façon métamérique tandis qu'un disque imaginal génital se trouve interne. (fig 14)



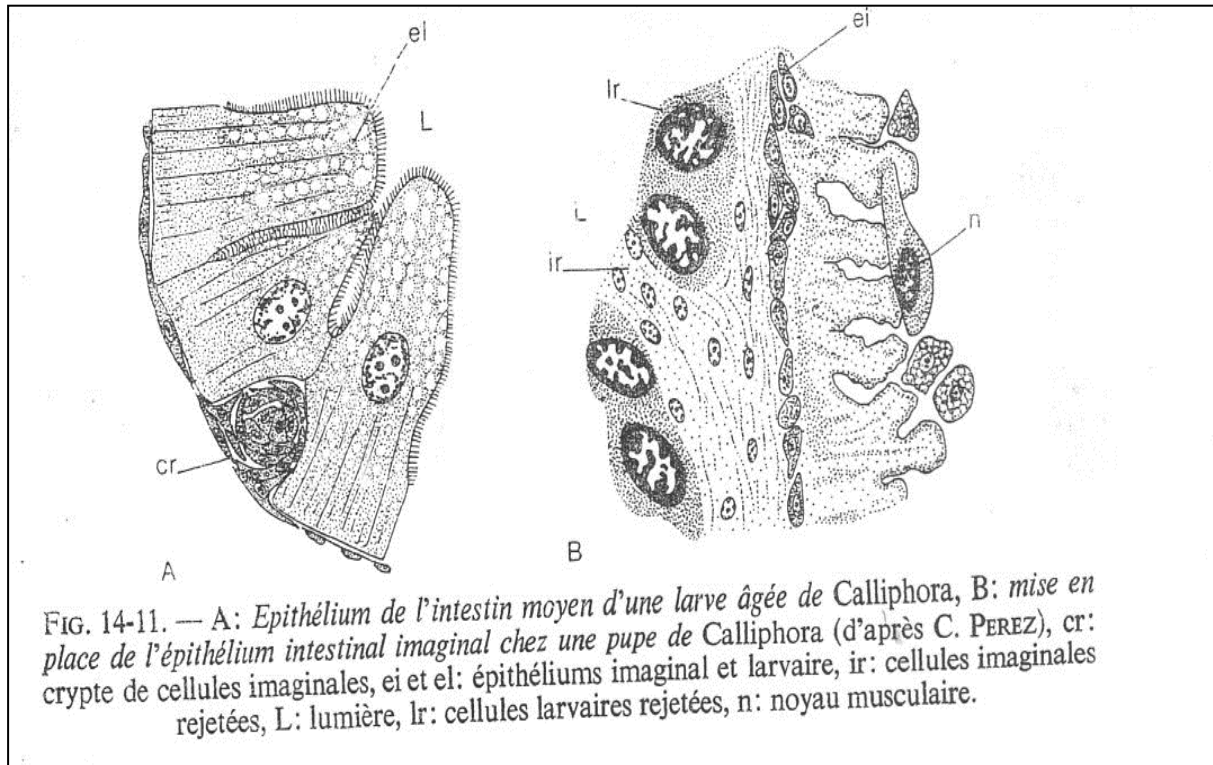
2° Tube digestif

Dans la nutrition de l'Insecte, le stomodeum et le proctodeum ont un rôle plutôt mécanique : ingestion, stockage des aliments, élimination des déchets. Ils sont des dérivés ectodermiques, ils ont la même évolution que la paroi du corps. Chez les Lépidoptères et les Coléoptères, ils sont construits chez la larve et l'imago par les mêmes cellules. Chez les Diptères Cyclorhaphes, les cellules larvaires s'histolysent, sont rejetées dans la cavité générale et sont remplacées par des cellules imaginales disposées essentiellement à la limite entre intestin antérieur et intestin moyen, intestin moyen et intestin postérieur(fig 14-7).

Le mésentéron a un rôle physiologique plus caractérisé, c'est à son niveau que s'effectuent les phénomènes de digestion et d'absorption. Pendant la vie larvaire le remplacement de ses cellules est assuré par des cellules basales, soit de façon continue, soit périodiquement lors des mues. Lors du passage à la vie imaginale un renouvellement total de l'épithélium intestinal a lieu par prolifération des cellules basales chez de nombreux chez des nombreux Hétérométaboles et chez tous les Holométaboles, puisque chez ceux-ci, la métamorphose s'accompagne généralement d'un changement de régime alimentaire

Chez *Calliphora*, les cellules imaginales sont groupées en nids de régénération à la base de l'épithélium intestinal. Avant la formation du puparium, les larves cessent de s'alimenter, leur tube digestif se vide et dès lors, il se développe, à partir de chaque crypte, une nappe irrégulière de cellules imaginales. Les différentes nappes confluent pour réaliser une assise continue et ainsi la paroi de l'intestin imaginal. En même temps les cellules intestinales larvaires sont repoussées du côté de la lumière intestinale dans laquelle elles formeront une masse compacte. Chez certains insectes, il apparaît d'abord un épithélium intestinal nymphal transitoire, puis un épithélium imaginal définitif. (fig 14-11)

Lors de la rénovation au cours de la vie larvaire, la structure intestinale larvaire est maintenue, pendant la nymphose, l'épithélium intestinal acquiert des caractéristiques nouvelles, imaginal. Ainsi, chez le Lépidoptères *Galleria mellonella*, l'épithélium intestinal larvaire renouvelé à chaque mue possède trois catégories de cellules : calciformes, columnaires et basales, les épithéliums nymphaux et imaginaires n'ont plus que des cellules basales et columnaires



3° Musculature

Les transformations du système musculaire sont complexes selon les muscles trois possibilités sont à envisager (fig 14 – 12) :

1/ Des muscles purement imaginaires se construisent entièrement pendant la nymphose : (muscles intrinsèques des pattes chez les espèces à larves apodes, muscles des genitalia). Lors de la nymphose après une grande activité mitotique, les myoblastes se modifient pour former la future fibre musculaire.

2/ Des muscles larvaires disparaissent complètement :

Une autolyse précède toujours les phénomènes de phagocytose. Chez *Galleria* , *Lucilia* , l'intervention des hémocytes est tardive, lorsque les muscles sont déjà fragmentés. Les processus catabolique amènent à une accumulation de réserves et de glycogène dans les hémocytes.

3/ Des muscles présents chez la larve sont maintenus chez l'imago mais après avoir été profondément remaniés : ces muscles passent par une étape de dédifférenciation très poussés. Des noyaux larvaires persistent assez longtemps, de nombreux myoblastes se rassemblent alors au voisinage des fibres dédifférenciées et pénètrent très rapidement dans

le tissu musculaire. Lors de la différenciation nouvelle, il ya donc participation des myoblaste ainsi qu'un réemploi de matériel cytoplasmique provenant du muscle larvaire.

