

# Le développement post-embryonnaire : mue et métamorphoses

par Michel Lamy\*

À l'éclosion, le jeune ressemble ou non à l'adulte.

Chez les "insectes primitifs" (Protoures, Thysanoures et Collemboles), le jeune, à la naissance, est parfaitement identique à l'adulte. Les mues successives n'affectent que sa taille. À la dernière, ses gonades deviennent fonctionnelles et l'armature génitale bien visible : cette mue est dite *imaginale* et l'individu formé est un adulte sexué ou *imago*. Ces insectes sans métamorphose [ils sont actuellement séparés des *Insectes sous le nom d'Entognathes au sein des Hexapodes*] sont dits *amétaboles*.

Les autres insectes sont des *métaboles* car le jeune ressemble un peu ou pas du tout à l'adulte et subira une transformation : la *métamorphose*. Celle-ci sera incomplète chez les *hétérométaboles* et complète chez les *holométaboles*. Rappelons que les hétérométaboles ont été subdivisés en quatre catégories : - les *paurométaboles* (Orthoptères, Isoptères, Hétéroptères) ont des larves qui ne diffèrent de l'imago que par l'absence des ailes et des organes génitaux. Larves et adultes ont le même mode de vie (même milieu) : exemple du criquet ; - les *hémimétaboles* (Odonates) ont des larves aquatiques alors que les adultes sont terrestres : exemple de la libellule ; - les *paléométaboles*

(Éphéméroptères) ont été séparés des hémimétaboles parce que leurs larves aquatiques présentent des caractères primitifs, en particulier la persistance d'appendices abdominaux archaïques à rôle respiratoire. L'adulte est terrestre ; - les *néométaboles* (Thysanoptères, Hémiptères) ont des stades pré-imaginaux séparés en stades larvaires sans fourreaux alaires puis en stade "nymphe" avec fourreaux alaires présentant tous les autres caractères morphologiques des adultes.

Les *holométaboles* constituent la grande majorité des insectes : Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères. La larve juste éclore (premier stade) diffère complètement de l'adulte. Sa biologie et son régime alimentaire sont différents de ceux de l'adulte. Après plusieurs mues larvaires, pendant lesquelles elle grandit identique à elle-même, elle se transforme en *nymphe* (ou chrysalide des Lépidoptères, pupe des Diptères) grâce à une mue nymphale. Il s'agit d'un stade immobile à l'intérieur duquel ont lieu histolyse des tissus larvaires et histogenèse des organes de l'adulte. De la nymphe sortira l'adulte pourvu d'ailes : c'est la mue imaginale.

Mues larvaires (quatre à six), mues nymphale et imaginale entrecourent donc le développement d'un insecte holométabole.

## Les larves des holométaboles

Ces larves sont morphologiquement, anatomiquement et physiologiquement différentes de l'adulte. Aussi n'est-il pas mauvais de les décrire, car la relation avec l'adulte n'est pas évidente. On distingue plusieurs types de larves :

- les larves *campodéiformes*, par analogie avec un petit Thysanoure du genre *Campodea*. Ce sont des larves marcheuses ou nageuses, à corps allongé, téguments durs, bouche prognathe, pièces buccales de type broyeur. Les antennes et les pattes thoraciques sont bien développées. L'abdomen est terminé par deux pinces articulées et longues. Ex. : carabe, dytique, staphylin ;

- les larves *mélolonthéiformes*, dont la larve du hanneton ou ver blanc (genre *Melolontha*) sert d'exemple. Il s'agit d'une larve épaisse, à corps mou, blanchâtre, avec un gros abdomen arqué. Elle n'a pas d'yeux, ni d'antennes, et les pattes sont réduites. L'appareil buccal est de type broyeur. On les trouve dans le sol ou le bois en décomposition. Elles se nourrissent de racines ou de débris végétaux. Ex. : Coléoptères Scarabéidés ;

- les larves *éruciformes* (de *eruca* : chenille). Ce sont les chenilles des

\* - Le texte de l'auteur, paru en 1997 dans l'ouvrage "Les insectes et les hommes" dans la collection "Sciences d'aujourd'hui", est reproduit avec l'aimable autorisation des éditions Albin Michel et repris ici intégralement par Alain Fraux qui a rédigé des encadrés supplémentaires. Un complément iconographique a été rajouté par la rédaction.

† - Attention à l'emploi de "nymphe". On veillera à ne l'utiliser que pour le stade intermédiaire entre le dernier stade larvaire et l'imago chez les holométaboles. On trouve parfois "nymphe" pour larve (d'âge) d'hétérométaboles, ceci sous l'influence de la terminologie anglaise.

papillons (Lépidoptères). Elles ont un corps allongé, cylindrique, mou, avec une tête bien marquée munie de pièces buccales broyeuses (fortes mandibules). Elles marchent grâce aux pattes thoraciques articulées et aux fausses pattes abdominales. Elles sont phytophages et capables de sécréter de la soie grâce à une filière sur le labium. Ex. : Lépidoptères, Hyménoptères (tenthrèdes) ; - les larves *vermiformes* ou *apodes*, dont l'aspect rappelle plus ou moins celui des asticots des Diptères. Elles n'ont ni pattes ni appendices locomoteurs. Le corps est peu ou pas différencié en trois parties. Les pièces buccales sont de type broyeur ou atrophiées. Elles se nourrissent de substances liquides ou de matières en décomposition (dont les excréments). Ex. : Diptères (asticots des mouches).

## La métamorphose

Les larves deviennent des adultes grâce à la métamorphose qui comporte une phase intermédiaire caractérisée par l'immobilité et l'absence d'alimentation. C'est la *nymphose* qui produit la nymphe. Les nymphes sont nues et libres (Coléoptères) ou fixées. Si elles sont enfermées dans un *cocon*, on parle alors de *chrysalides* (Lépidoptères). Enfin, quand elles sont enveloppées par l'exuvie de l'asticot qui a produit la nymphe, ce sont les *pupes* (Diptères).

La métamorphose débute donc à la nymphose (mue nymphale), se poursuit durant toute la vie nymphale et s'achève avec la mue imaginale. Elle se caractérise par : - des phénomènes d'histogenèse, c'est-à-dire d'édification, de développement d'organes caractéristiques de l'adulte et restés indifférenciés pendant la vie larvaire sous forme de *disques imaginaux* : disques alaires (ils deviendront des ailes chez l'adulte), disques des pattes,

disques des yeux, etc. ; - des phénomènes d'histolyse, c'est-à-dire de destruction d'organes larvaires (exemple : l'appareil digestif) ; - des phénomènes de remaniement d'appareils communs à la larve et à l'adulte (exemple des muscles qui se différencient puis se redifférencient pour devenir de type imaginal).

## Déterminisme des mues et métamorphoses

Les mues ont, en particulier chez les insectes holométaboles, des qualités différentes. Mues larvaires, mue nymphale et mue imaginale se succèdent au cours du développement et la larve, la nymphe et l'adulte ne se ressemblent pas. Comment, au plan physiologique,

expliquer ces phénomènes et leurs différences qui ont intrigué nombre de biologistes ?

Grâce à des expériences princeps - je ne citerai ici que celles de Bounhiol et de Fukuda -, à des analyses chimiques (biochimiques), on a pu montrer que c'est le jeu de deux hormones qui conditionne les mues et leur qualité.

Ces deux hormones sont l'*ecdysone* et l'*hormone juvénile*.

Elles sont respectivement produites par les *glandes de mue*<sup>2</sup> et les *corps allates*, glandes stimulées par des *neurohormones*<sup>3</sup> produites par les cellules neurosécrétrices du cerveau, lui-même informé par les facteurs de l'environnement. Elles vont agir sur les récepteurs des cellules cibles : le tégument, les disques imaginaux (des ailes, des appendices...).

Pour simplifier, je dirai que lorsque agissent successivement l'*hormone*

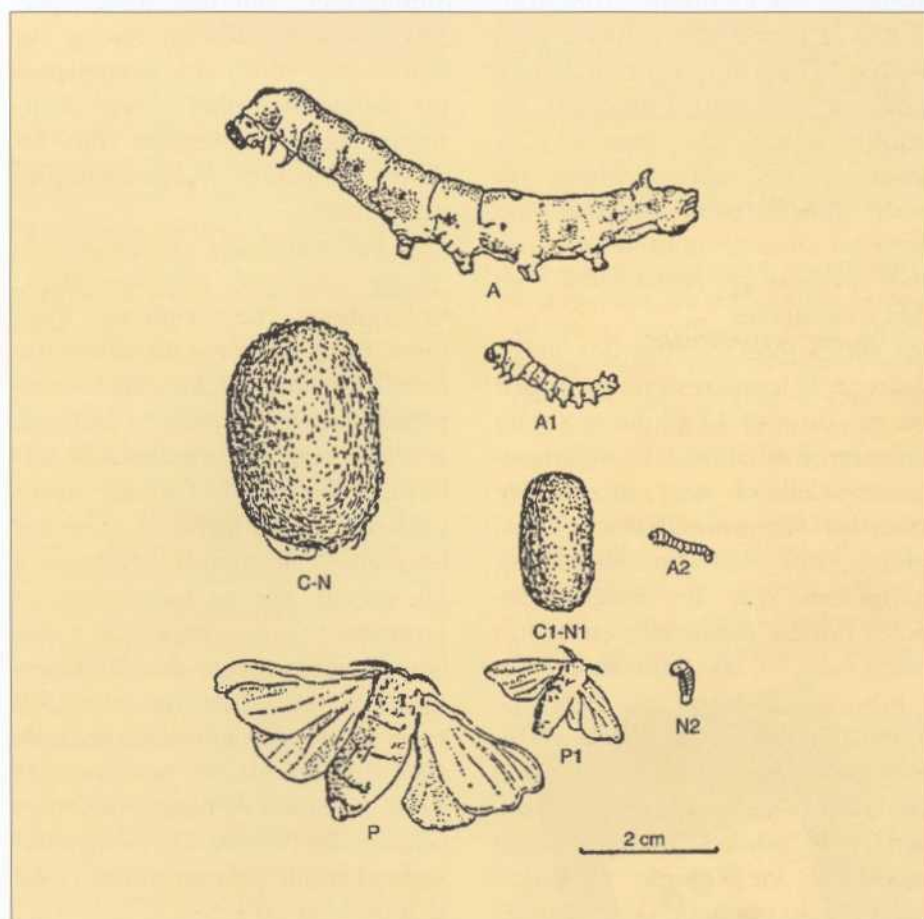


Figure 1 : Résultat de l'ablation des corps allates : métamorphose prématurée

A, chenille du dernier stade (après quatrième mue) ; C-N, le cocon qu'elle a filé quelques jours après et contenant la nymphe normale ; P, le papillon normal qui en est sorti ; A1, chenille à l'avant-dernier stade au moment de l'ablation des CA ; C1-N1, le cocon qu'elle a filé et P1 le papillon prématuré obtenu ; A2, chenille très jeune, quelques jours après la deuxième mue et, au-dessous, la nymphe minuscule, N2, en laquelle elle s'est transformée (sans filer de cocon) après l'ablation des corps allates. (D'après Bounhiol 1937, expérience princeps)

<sup>2</sup> - Chez les Coléoptères (ex. : *Tenebrio*) où cette glande disparaît à la fin de la vie larvaire, c'est l'épiderme qui sécrète l'ecdysone nécessaire à la métamorphose (mécanisme autocrine) (Jean-Paul Delbecq, 1990).

<sup>3</sup> - Les auteurs japonais ont isolé, en 1986, la neurohormone qui stimule la glande de mue du ver à soie, la glande prothoracique. Cette neurohormone est la PTHH (Pro-Thoracic Tregin Hormone) sécrétée par les cellules neurosécrétrices de la paire intercérébrale du cerveau.

juvénile - hormone de jeunesse, ce qui veut dire maintien de l'état jeune - et l'*ecdysone*, la mue réalisée est de type larvaire : une larve grandit en une autre larve.

Lorsque, après quatre à six mues larvaires selon les espèces, les corps allates cessent de sécréter l'hormone juvénile, alors l'action de la seule ecdysone provoque la nymphose, puis la mue imaginale, c'est-à-dire la métamorphose. En l'absence d'hormone juvénile, l'insecte prend un "coup de vieux" ! Dans le détail, les biochimistes ont pu montrer que ces hormones existent sous plusieurs états.

L'ecdysone, ou hormone de mue, est la première hormone isolée par P. Karlson et ses collaborateurs (1965). Les ecdysones sont des stéroïdes qui conservent complet le squelette du cholestérol.

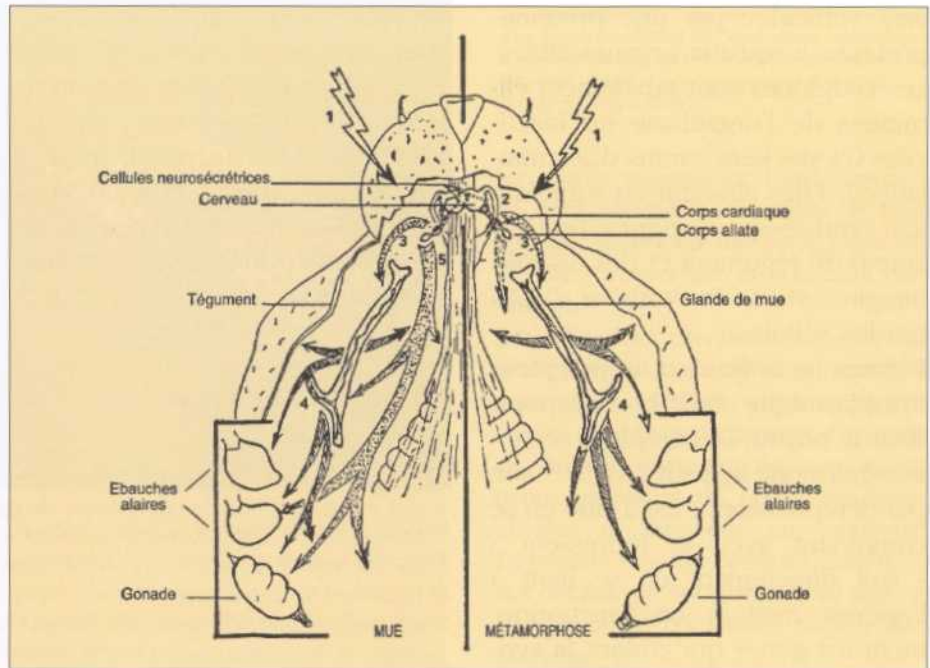


Figure 2 : Schéma récapitulatif des interactions hormonales au cours des mues larvaires (à gauche) et de la métamorphose (à droite) 1. Signaux extérieurs : lumière, température... ; 2. Neurosécrétion (transport nerveux)... ; 3. Neurosécrétion : transport sanguin (émission par C.C.) ; 4. Hormone de mue ; 5. Hormone juvénile (émission par C.A.) (D'après JJ Labargue et L. Lavenseau, 1990)

L' $\alpha$ -ecdysone a d'abord été isolée, puis la  $\beta$ -ecdysone, enfin la 20,26 dihydronyecdysone.

Dans la glande de mue, la synthèse de l' $\alpha$ -ecdysone se fait à partir du cholestérol qui doit être obliga-

toirement apporté par l'alimentation, l'insecte étant incapable d'en faire la synthèse, L'ecdysone passe dans le sang, puis est concentrée en  $\beta$ -ecdysone dans le tissu adipeux : elle est alors plus active et



PUNAISE HÉMATOPHAGE

### Décapitation, ligatures et parabiose

La découverte des mécanismes de la régulation hormonale de la mue et de la métamorphose - une des avancées importantes de la science du XX<sup>e</sup> siècle - repose sur de nombreuses expériences ingénieuses.

On en citera deux, fondamentales et célèbres : V. Wigglesworth, un médecin spécialiste de l'entomologie médicale, choisit une punaise hématophage, vectrice en Amérique de Sud de la maladie de Chagas\*, *Rhodnius prolixus* Stål (Hémiptères Réduviidés), pour ses qualités très particulières : elle n'a besoin que d'un seul repas de sang (de lapin) pour chacun de ses cinq stades larvaires ; elle mue 15 jours (4 premiers stades) ou 28 jours

(dernier stade) après cette piqûre ; la décapitation pratiquée juste après le repas, ne la tue pas et ne l'empêche pas de digérer le sang. Première expérience, de *décapitation* : ablation de la tête moins de trois jours après le repas, l'insecte vit plus de 15 jours, sans jamais muer ; - ablation au-delà de 4 jours, la mue (pas mal perturbée...) intervient ; en conclusion, un facteur céphalique est indispensable à la mue, qui atteint une concentration suffisante au bout de 3 à 4 jours après le repas.

L'existence d'un tel "facteur céphalique critique" avait été montrée dès 1917 par S. Kopec qui, en ligaturant des chenilles âgées du *Bombyx dispar* (*Lymantria dispar*, Lépidoptère Lymantriidés) avait obtenu, selon leur ancienneté, la nymphose des deux "moitiés" ou de la partie antérieure seule. Des travaux qui furent oubliés...

Seconde expérience, de *parabiose* : deux punaises sont décapitées, l'une avant, l'autre après la période critique, puis reliées par un petit tube en verre ("soudé" à la paraffine chaude) : les deux individus muent ; en conclusion, le facteur céphalique est vraisemblablement de nature humorale et est véhiculé par l'hémolymphe.

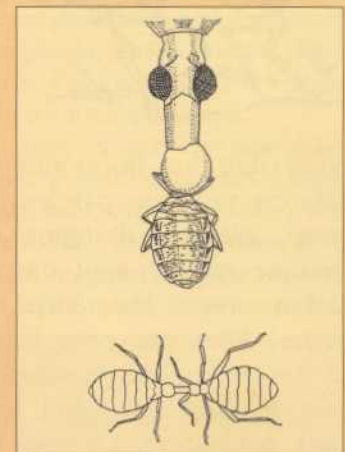
À la suite de ces expériences, de nombreux entomologistes pratiquèrent d'autres types d'actes micro-chirurgicaux : ligatures (sur Ver à soie et sur asticot de *Calliphora*) empêchant la circulation de l'hémolymphe, ablations et implantations, greffes...

#### Quelques clics pour en savoir plus :

- <http://fr.news.yahoo.com/000509/3/diva.html>
- <http://insects.ucr.edu/ent128/hormones.html>
- [http://insects.ucr.edu/ent173/hor2\\_98.html](http://insects.ucr.edu/ent173/hor2_98.html)
- <http://quasimodo.versailles.inra.fr/ecdyZone/histoire/dececdy.htm>
- <http://quasimodo.versailles.inra.fr/ecdyZone/physio/gene/expemue.htm>
- <http://ianrwww.unl.edu/ianr/entomol/ent801/develop.html>
- <http://193.52.107.57/ARTHROPODES.html>

L'hormone juvénile des insectes : <http://kali.usask.ca/bio364/essay97/sa97205/sa97205.html>

\* relire à ce propos l'article de M. Harry dans *Insectes* n°80.




Punaises en parabiose

sera véhiculée par une protéine-porteuse jusqu'aux organes cibles. Les ecdysones sont rapidement éliminées de l'organisme ou inactivées (et stockées : reins d'accumulation). Elles agissent en stimulant les synthèses protéiques (cuticulaires) du tégument et des disques imaginaux<sup>4</sup> via la synthèse d'ARN par les cellules.

L'hormone se fixe sur un récepteur cytoplasmique qui la transporte dans le noyau. Le complexe récepteur-hormone agit sur l'ADN : - soit par dérégulation, c'est-à-dire en se combinant avec le répresseur ; - soit directement en se liant à l'opéron mettant en fonctionnement les gènes qui codent la synthèse des protéines de la mue.

Il faut dire que des ecdysones ont été trouvées chez les végétaux [voir encadré ci-contre : *le facteur-papier*] : phyto-ecdysone (en C27). Est-ce un moyen mis en œuvre par le végétal pour lutter contre les insectes phytophages ? Toujours est-il que de nombreuses larves d'insectes se nourrissent de végétaux riches en phyto-ecdysones. Y a-t-il adaptation dans le cas du ver à soie (*Bombyx mori*), par exemple ? L'hormone juvénile -on

te -les corps allates reprenant leur fonctionnement-, d'assurer la vitellogenèse (rôle gonadotrope) et l'activité des glandes annexes de l'appareil génital. L'hormone juvénile<sup>5</sup>, hormone liposoluble, est un dérivé terpénique en C15 apparenté au farnésol. Elle existe sous trois états :

JH<sub>1</sub>, JH<sub>2</sub> et JH<sub>3</sub>. JH<sub>1</sub> et JH<sub>2</sub> à effet juvénilisant chez les larves, JH<sub>3</sub> à effet gonadotrope et seulement fabriquée chez l'adulte. Ces JH sont véhiculées par des protéines-porteuses qui non seulement les transportent, mais en plus les protègent des dégradations (action d'estérases). 

### L'unité *Calliphora*

L'hormone de mue agit à des doses très faibles, que seuls des tests biologiques ont, pendant longtemps, pu détecter et mesurer. Plagge et Becker, à la fin des années 1930, ont repris les résultats des travaux de ligature de Fraenckel -sur l'asticot du Diptère Calliphoridae *Calliphora erythrocephala* - analogues à ceux de Kopec sur la chenille du Bombyx disparate : en injectant dans les parties distales demeurées larvaires des liquides à tester, on en provoquait ou non la mue (pupaison). P. Karlson perfectionna cette épreuve et définit en 1953 l'unité *Calliphora* (UC) comme étant la quantité d'hormone de mue provoquant la transformation de la cuticule chez 50 à 70% des individus injectés d'un groupe de 15.

Plus tard, on se servira du Ver à soie, un insecte standardisable produit industriellement.

À noter qu'il fallut 500 kg de nymphes de ce Lépidoptère à Karlson et Butenandt pour obtenir l'hormone pure cristallisée - et établir qu'1UC = 0,0075µg d'ecdysone.



devrait dire les hormones juvéniles- est produite par les corps allates<sup>5</sup>, glandes d'origine ectodermique qui se sont mises en relation avec les corps cardiaques. Elles ont pour fonction non seulement de maintenir les caractères larvaires (effet juvénilisant), mais en plus, à l'état adul-



*Pyrrhocoris apterus* adultes (Cliché : P. Velay - OPIE)

### Le papier factor (facteur-papier)

Un chercheur tchèque, K. Slama, venu travailler aux États-Unis avec C. Williams, n'arrivait pas à mener à bien l'élevage de "sa bête", *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Hémiptère Pyrrhocoridae), une punaise banale connue sous les noms de "Suisse", de "Gendarme" ou de "Cherche-midi". Toutes les punaises demeuraient à l'état larvaire. Qu'avait-il introduit de particulier dans cet élevage ? Il finit par trouver : le papier-journal tapissant le fond des cages, fabriqué à partir de Sapin baumier, exhalait une substance - la juvabione - mimétique de l'hormone juvénile qui empêchait la mue d'être imaginaire. Ce qui n'avait rien à voir avec le texte imprimé dessus en anglais et pas en tchèque...

<sup>4</sup> - Également les glandes salivaires : les chromosomes géants des glandes salivaires de la drosophile témoignent par les "puffs" de l'action des ecdysones sur les chromosomes.

<sup>5</sup> - L'activité des corps allates est stimulée par une neurohormone allatotrope ou allatotrope (sécrétée par les cellules neurosécrétrices de la pars intercerebrale du cerveau) ou inhibée par des neurohormones dites allostatiques ou allostatines (lire à ce sujet : J. Hourdry, P. Casaler, J.L. D'Hondt et M. Porchet, *Métamorphoses animales*, Hermann, 1995).

<sup>6</sup> - La découverte de l'hormone juvénile (écrite par Rölller et coll., 1967), hormone de jeunesse, a donné des espoirs à l'homme qui, grâce à elle, pensait à l'immortalité : espoir vite déçu, cette hormone n'existe pas chez l'homme !