

Les insectes

Avertissement de l'Éditeur

Le **nom vernaculaire**, nous précise l'INRA¹, est le nom usuel qui désigne un animal ou une plante. Alors qu'il existe un seul nom scientifique valide pour chaque taxon (nom de genre + nom d'espèce en latin), **un même taxon peut avoir un ou plusieurs noms vernaculaires** (on dit aussi nom commun, nom vulgaire, nom populaire ou nom d'usage). Ce nom vernaculaire est parfois la simple traduction littérale du nom scientifique, mais le plus souvent il est éloigné de celle-ci. Les noms vernaculaires s'appliquent en général aux espèces les plus communes et les plus facilement reconnaissables (papillons de jour, gros coléoptères...) ainsi qu'à beaucoup d'espèces d'intérêts agronomique ou économique.

Nous prenons le parti de proposer au lecteur une nomenclature spécifique de toutes les espèces citées dans le livre, dans leur ordre « d'entrée en scène », donnant, le cas échéant, le *nom scientifique*, le(s) nom(s) vernaculaire(s) en anglais et en français. Ce document est en accès gratuit sur le site de l'éditeur <https://laboutique.edpsciences.fr/> sur la page dédiée au livre.

Le traducteur et l'éditeur remercient Claire Villemant pour sa relecture de la version française en tant que spécialiste des insectes.

1. Hypp : encyclopédie en protection des plantes – Les noms vernaculaires ou noms communs (inra.fr)

CHRONO**SCIENCES**

Simon Leather

Les insectes

Traduit de l'anglais par Alan Rodney

edp sciences

ChronoSciences

Collection destinée à un large public qui invite le lecteur à découvrir de façon très complète mais de manière abordable un sujet ou une thématique précise.

« Dans la même collection »

L'Intelligence artificielle, M. A. Boden, 2021

La Théorie quantique, J. Polkinghorne, 2021

Les Marées, D. G. Bowers et E. M. Roberts, 2021

L'Anthropocène, E. C. Ellis, 2021

L'Odorat, M. Cobb, 2021

Le Changement climatique, M. Maslin, 2022

Les Énergies renouvelables, N. Jelley, 2022

L'écologie, J. Ghazoul, 2022

Le temps, Jenann Ismael, 2022

La physique, Sidney Perkowitz, 2022

La théorie des nombres, Robin Wilson, 2023

Les ondes, Mike Goldsmith, 2023

Insects: A Very Short Introduction was originally published in English in 2018. This translation is published by arrangement with Oxford University Press.

© Simon Leather 2022

© Pour la traduction française, EDP sciences, 2023

Composition et mise en page : Desk (www.desk53.com.fr)

Imprimé en France

Papier : 978-2-7598-3056-5

E-book : 978-2-7598-3057-2

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays. La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du code pénal.



Table des matières

Avant-propos	7
Préface	11
Remerciements.....	15
1. Au commencement.....	16
2. Des procréateurs prolifiques.....	41
3. L’envol.....	56
4. Vivre ensemble	71
5. Les insectes aquatiques.....	94
6. Mimétisme, crypsis et couleurs d’avertissement.....	113
7. Envers et contre tout	126
8. Le bon, le méchant et le franchement laid	139
9. L’Armageddon écologique – le déclin des insectes ?	165
Références bibliographiques.....	175
Lectures supplémentaires.....	185
Index.....	188



Avant-propos

Il s'agit d'un livre spécial : l'aboutissement de la passion du professeur Simon Leather pour les insectes depuis soixante ans, à la fois comme passe-temps et comme profession. Son objectif étant de faire découvrir les merveilles des insectes à un public plus large, il a été ravi d'avoir l'occasion d'écrire cette « *très brève introduction* ».

Simon a passé sa jeunesse sous les tropiques et est tombé amoureux des insectes lorsqu'il était enfant en Jamaïque ; il voulait savoir comment les insectes fonctionnaient et comment ils se comportaient. Il a étudié la zoologie agricole à l'Université de Leeds, où il s'est découvert une passion pour les aphides, puis a reçu un doctorat à l'Université d'East Anglia (UEA), où il a étudié l'écologie de *Rhopalosiphum padi*, un puceron des céréales. Deux courtes bourses post-doctorales ont suivi, l'une utilisée en Finlande, où il a développé un système de prédiction pour le même puceron, l'autre à l'UEA.

Pendant dix ans, il a travaillé pour la Forestry Commission à Roslin, dans le Midlothian, en Écosse, où il a mené des recherches et prodigué des conseils sur les ravageurs forestiers, en particulier *Panolis flammea*, la Noctuelle du pin, et *Hyllobius abietis* ou Grand charançon du pin, mais le monde

universitaire lui manquait et il a eu le plaisir d'être nommé maître de conférences à l'Imperial College de Londres, sur le campus de Silwood Park, où il a enseigné et mené des recherches sur les ravageurs agricoles, horticoles et forestiers pendant vingt ans. Il a découvert les joies de l'écologie urbaine, en faisant des recherches sur la biodiversité des tristement célèbres² ronds-points de Bracknell, qui ont plus tard inspiré le nom de son blog (« Don't Forget the Roundabouts »).

En 2012, il a été ravi de déménager avec son équipe à l'Université Harper Adams (HAU), dans le Shropshire où il a été nommé avec fierté premier professeur d'entomologie du Royaume-Uni. Il a passé neuf années heureuses à l'HAU, se prélassant dans l'atmosphère collégiale, interagissant avec des collègues de toutes les disciplines et, plus particulièrement, avec des étudiants ; il aimait tout simplement partager sa passion, pour y soutenir et encadrer la prochaine génération d'entomologistes.

Il s'est rendu compte que les médias sociaux pouvaient améliorer la communication scientifique en touchant un public beaucoup plus large, et a rejoint la « Twittersphère » (@Entoprof), tweetant et retweetant toutes sortes de choses entomologiques et écologiques, mais aussi personnelles : ses promenades et les sentiers à réparer, la vue de chez lui, la France (où il espérait prendre sa retraite), le Brexit, le Covid, les rôtis du dimanche, et bien d'autres choses encore. Il s'est constitué un public de près de 10 000 « followers », dont beaucoup ne le connaissaient que virtuellement.

Il a également lancé un blog (« N'oubliez pas les ronds-points »), sur lequel il a posté des messages à intervalles d'environ dix jours jusqu'à la fin de sa vie, sur une myriade de

2. NDLT – Il y en a 15, un véritable cauchemar pour les automobilistes !

sujets, souvent ses pucerons bien-aimés, mais aussi tout ce qui l'intéressait : les expressions idiomatiques sur les insectes (par exemple, le moustache d'un moucheur), les bureaux bien rangés (pas les siens !), la pénurie d'entomologistes, les insectes dans la littérature pour enfants, l'équipement entomologique classique, l'histoire de la famille, les articles qui ont influencé sa pensée et les livres qu'il a appréciés, les entomologistes morts, « Insectageddon », ainsi qu'un méli-mélo régulier de liens qu'il jugeait utiles de partager. Il composait des haïkus d'histoire naturelle et illustrait certains de ses blogs par des dessins à la main ; en fait, nombre de ses blogs étaient des mini-articles, étayés par des données, des graphiques, des figures et des références. Il s'étendait sur le *vertébrisme institutionnel*, un terme qu'il avait inventé pour décrire la concentration des efforts et des fonds sur la conservation des vertébrés, souvent des animaux à fourrure, au détriment des invertébrés, beaucoup plus nombreux et plus importants.

S'il n'avait pas été entomologiste, Simon aurait pu être écrivain. Il était un lecteur vorace, possédant 10 000 livres, qu'il avait tous lus, et l'écriture lui était généralement facile ; il a publié plus de 200 articles et écrit ou édité un certain nombre de livres. Il a été rédacteur ou membre du comité de rédaction de diverses revues écologiques pendant de nombreuses années, et a arbitré sur la qualité d'innombrables articles. Il a fondé la Leather Family History Society, pour encourager la recherche sur son nom de famille, en écrivant des articles et des livres pour documenter ce que lui et d'autres ont découvert.

Simon était convivial ; il semblait connaître tout le monde dans le monde de l'entomologie. Partout où il travaillait, il s'engageait avec ses collègues, appréciant les discussions dans les cafés. Il aimait les réunions et les conférences, se

retrouver avec des collègues qui devenaient des amis, partager des repas et une bière ou, de préférence, un verre de vin rouge. Comme l'a dit un collègue écologiste, « il était la première personne à rechercher lors des conférences ». Dans le cadre de ses activités de sensibilisation, il a mis au point une série de conférences divertissantes destinées à des groupes tels que l'Université du Troisième Âge (U3A), les sociétés savantes de jardinage et le Women's Institute (WI). Il a contribué à des écoles d'été, à des salons de l'emploi et à des initiatives telles que *Skype a Scientist*, afin d'intéresser les jeunes aux insectes. Simon a été nommé membre honoraire de la Royal Entomological Society en reconnaissance de ses contributions exceptionnelles à l'entomologie.

À la retraite, Simon avait prévu de synthétiser tout ce qu'il avait appris sur les insectes et de partager ces connaissances le plus largement possible. Malheureusement, ce livre est son chant du cygne ; il est décédé en septembre 2021, peu de temps après que le manuscrit a été accepté pour publication. Dans son dernier billet de blog, il a décrit la difficulté d'écrire cet ouvrage, car il a découvert qu'il en savait à la fois trop et pas assez sur les insectes ; mais bien que ce soit frustrant, c'est aussi l'un de ses écrits les plus satisfaisants : « *Je vais espérer tout simplement que mes lecteurs trouveront autant de choses à aimer que moi depuis que j'ai découvert les insectes, il y a un peu plus de soixante ans* ». Je l'espère aussi.

Je remercie chaleureusement le professeur Helen Roy MBE Hon. FRES, entomologiste écologique au Centre d'écologie et d'hydrologie (CHEH) du Royaume-Uni, qui m'a permis de mener à bien la publication de ce livre.

Dr Gillian Leather



Préface

Les insectes constituent un groupe merveilleusement diversifié, mais sont des animaux dotés d'un exosquelette (un squelette de soutien extérieur) fait de chitine, une protéine, d'une structure corporelle en trois parties – la tête, le thorax et l'abdomen, trois paires de pattes articulées, des yeux composites et une paire d'antennes. Ils représentent probablement 75 % de toute la vie animale sur Terre.

Leur taille varie de celle de minuscules guêpes parasites, comme *Dicopomorpha echmepterygis*, qui mesure à peine 139 micromètres (μm) de long, à celle du Titan (*Titanus giganteus*), un coléoptère qui peut atteindre 17,5 centimètres (cm). On trouve des insectes sur tous les continents et dans tous les habitats, des déserts les plus chauds à l'Antarctique gelé, dans les grottes, dans le sol, à l'intérieur des plantes, dans d'autres insectes et vertébrés, dans les cours d'eau et les plans d'eau, et dans les intérieurs aqueux des sarracénies (plantes en « cornet »). Bien qu'aucun insecte ne vive sous les vagues, les intrépides « patineurs de mer », des insectes du genre *Halobates*, effleurent la surface de certains océans.

Les insectes comprennent les prédateurs, les parasites, les herbivores, les détritivores, les fongivores et les saproxyliques, qui vivent sur le bois en décomposition. Certains sont

considérés comme des nuisibles tandis que d'autres sont appréciés comme bénéfiques. Certains vivent en colonies dans un système de castes très complexe ; d'autres mènent une vie solitaire, ne se réunissant que pour s'accoupler ou passer l'hiver. Certains, comme l'Abeille mellifère et le Bombyx du mûrier (ver à soie), sont domestiqués depuis des millénaires ; d'autres sont utilisés pour la lutte biologique et protègent nos cultures. Nombre d'entre elles constituent des sources d'aliments sains et hautement nutritifs pour les humains. Certains sont d'excellents vecteurs de maladies végétales et animales ; d'autres ont été utilisés en médecine humaine, par exemple dans la thérapie par les asticots, et dans le traitement des enfants souffrant de problèmes de santé mentale et des adultes souffrant de formes de démence. Ils ont inspiré des artistes, des sculpteurs, des poètes, des musiciens, des romanciers et des ingénieurs, et constituent l'élément de choc de nombreux films d'horreur. Leurs images sont apparues sur des timbres-poste et des billets de banque ; leurs formes préservées, encadrées et sous verre, ornent les murs de nombreux foyers.

Leur exosquelette rigide et leur musculature associée confèrent aux insectes une grande force par rapport à leur taille, tandis que leur taux de reproduction rapide et leur adaptabilité ont permis à de nombreuses espèces de développer une résistance aux insecticides utilisés couramment. De nombreuses espèces entretiennent une relation intime et obligatoire avec des bactéries symbiotiques qui leur permet d'utiliser des sources de nourriture, comme le bois, le phloème et la sève du xylème, que d'autres animaux sont incapables d'exploiter.

Leur système nerveux est peut-être simple comparé à celui des mammifères, mais ils s'occupent de leur progéniture, répondent à des signaux visuels et olfactifs complexes,

migrent sur des milliers de kilomètres, « ressentent » la douleur ou du moins y réagissent, et apprennent par l'expérience.

Beaucoup sont des maîtres du déguisement, imitant des espèces mieux défendues. D'autres séquestrent les produits chimiques toxiques de leurs plantes hôtes pour se protéger des prédateurs, tandis que d'autres encore se déguisent en parties de plantes vivantes ou mortes ou se fondent si bien dans le décor que ce n'est que lorsqu'elles se déplacent qu'elles révèlent leur véritable nature.

De nouvelles espèces sont décrites chaque jour et de nombreuses autres attendent d'être découvertes, même dans des régions du monde bien étudiées. Le changement climatique et la dégradation des habitats menacent l'existence de dizaines de milliers d'espèces, dont les conséquences seront presque certainement néfastes pour les écosystèmes du monde entier. Nous savons beaucoup de choses sur les insectes, mais il y a aussi beaucoup de choses que nous ne savons pas.

Bien qu'il n'y ait qu'environ 5 500 espèces de mammifères, la perception du règne animal, biaisée par les mammifères, a entraîné des déséquilibres dans le financement et la recherche au détriment d'autres groupes de vertébrés plus précieux, tels que les reptiles – 10 000 espèces – et les poissons – plus de 30 000 espèces. Ces chiffres sont toutefois dérisoires par rapport au manque de financement et à la rareté des chercheurs qui se consacrent à l'étude des insectes (entomologie) et autres invertébrés. Plus d'un million d'espèces d'insectes ont été décrites, et probablement au moins cinq à huit millions d'autres espèces attendent d'être nommées. Compte tenu de la diversité, de l'utilité et de la beauté du monde des insectes, c'est une calamité. Les insectes sont le socle sur lequel repose la civilisation humaine ; sans eux, il n'y aurait presque certainement pas d'humains.

Comme le dit W.C. Allee (1938) dans son excellent ouvrage *The Social Life of Animals*, « une étude telle que celle que je tente ici ne doit pas chercher à être exhaustive ». J'ai pris ses mots à la lettre ; l'entomologie est un vaste sujet, et j'ai dû omettre beaucoup de choses. J'ai basé ce livre sur les faits concernant les insectes que j'ai enseignés à des étudiants au cours des trente dernières années, dans le but de raconter une histoire qui transmet l'émerveillement et la crainte que les insectes m'ont inspirés. J'espère que vous, mes lecteurs, partagerez mes propres sentiments d'excitation à l'égard de ces animaux merveilleux.



Remerciements

Tout d'abord, un grand merci à ma femme, le Dr Gillian Leather, qui a supporté mes divagations entomologiques pendant plus de trente ans et qui a joué le rôle du profane cultivé en lisant, relisant et dépouillant mes phrases les plus verbeuses et prolixes. Je suis extrêmement reconnaissant au Dr Christine Pearson de l'Open University pour ses commentaires du point de vue d'une botaniste et communicatrice hors pair auprès d'étudiants aux origines nombreuses et variées. Je suis également redevable à mon ancienne collègue, le Dr Patricia Reader, pour ses commentaires et ses idées très utiles en matière d'entomologie. Le Dr Simon Segar a généreusement fourni les arbres phylogénétiques. Je suis aussi très reconnaissant à Latha Menon de OUP pour sa généreuse et incisive révision finale du manuscrit, une fois achevé. Enfin, j'adresse mes remerciements les plus sincères aux centaines d'étudiants à qui j'ai enseigné au fil des ans et qui m'ont permis d'exprimer mon amour de l'entomologie d'une manière relativement exempte de jargon.

1

Au commencement...

Les arthropodes sont souvent décrits, à juste titre, comme le groupe d'animaux le plus diversifié et le plus performant au monde. Outre les insectes, ils comprennent les araignées, les mille-pattes, les scorpions, les crevettes, les crabes, les cloportes et, chose peut-être surprenante pour beaucoup, les bernacles. Le mot arthropode est dérivé des termes grecs *arthron* (articulation) et *podos* (pied) qui font référence aux appendices formés d'articles à cuticule dure (sclérotisés) reliés par des membranes de cuticule molle (non sclérotisées). Ils diffèrent en cela des autres invertébrés à téguments mous. Le mot « arthropode » peut être ainsi traduit par « patte articulée ». Les arthropodes sont également caractérisés par des tagmes, c'est-à-dire, de grands segments du corps fonctionnellement et structurellement distincts ; dans le cas des hexapodes, groupe dont font partie les insectes, on en distingue trois – une tête, un thorax et un abdomen. Le corps d'un arthropode est recouvert d'un exosquelette chitineux inextensible (la cuticule) qui est pourvu de protubérances internes sur lesquelles les muscles sont fixés. La mue permet aux arthropodes de se débarrasser de leur exosquelette pour grandir. Après une mue, quand la nouvelle cuticule de l'arthropode est encore molle, celui-ci avale ou

aspire de l'air pour étendre son nouveau squelette avant qu'il ne durcisse. Une fois la taille adulte atteinte, les mues cessent et il n'y a plus de croissance. Le succès des arthropodes peut être attribué à cette organisation corporelle très adaptable. La diversification au cours de l'évolution de nombreux types d'appendices – antennes, griffes, ailes et pièces buccales – a permis aux arthropodes d'occuper presque toutes les niches écologiques et tous les habitats de la planète.

La vie animale a commencé dans les océans et y est restée pendant des centaines de millions d'années jusqu'à ce que, il y a environ 500 millions d'années, un arthropode quitte l'eau pour vivre sur la terre ferme. Ce fut le premier d'une longue série ; les preuves fossiles montrent que les arthropodes ont envahi la terre ferme à plusieurs reprises et que différents groupes, y compris les ancêtres des premiers insectes et leurs plus proches parents, les entognathes ont effectué la transition de l'océan aux milieux terrestres à différentes époques.

Au sein de l'embranchement des Arthropodes se trouve un groupe d'organismes extrêmement riche en espèces et performant : la classe des Insecta. Les insectes sont des organismes à six pattes, ou hexapodes, et se retrouvent aux côtés des arthropodes non-hexapodes comme les crabes et les crevettes au sein des Pancrustacés possédant tous un exosquelette chitineux et des appendices articulés. Le mot insecte est dérivé du latin *insectum* – corps divisé ou en anneaux. La classe des Insecta est bien définie ; tous les insectes vivants sont issus d'un ancêtre commun qui était une créature à six pattes avec un corps formé de trois parties, avec des pattes articulées et une seule paire d'antennes. Ces antennes ont aidé les premiers colonisateurs des terres émergées à s'orienter dans leur nouvel environnement grâce à des signaux chimiques. Les ancêtres des insectes étaient probablement des crustacés cavernicoles, les *Remipedia*, et

au fur et à mesure de leur diversification, plusieurs groupes sont apparus vers – 479 millions d'années. Les hexapodes qui ne sont pas des insectes (protures et collemboles) se trouvent souvent dans des habitats humides comme le sol ou la litière, tandis que les premiers véritables insectes (les poissons d'argent, les lépismes) étaient déjà plus aventureux lorsqu'ils sont apparus vers – 440 millions d'années. Deux paires d'ailes ont ouvert aux insectes un monde tridimensionnel lorsqu'ils ont pris leur envol vers – 406 millions d'années. Certains des descendants de ces premiers insectes ailés (les libellules, les demoiselles et les éphémères) retournent encore à l'eau pour se reproduire, mais, dans le cas des libellules et des demoiselles, ce sont des prédateurs voraces qui dominent l'espace aérien de leurs milieux de vie. Les insectes vont alors progressivement se diversifier et s'adapter en suivant l'évolution des plantes à fleurs. D'autres progrès interviennent, comme le passage d'un développement continu à un cycle de vie incluant un stade nymphal ; il a permis aux insectes de réorganiser entièrement leurs cellules de sorte que l'insecte adulte est parfois totalement différent de sa forme larvaire. Cette capacité remarquable a déconcerté bon nombre des premiers entomologistes et qui ont souvent décrit par erreur les formes larvaires et adultes d'une même espèce comme des espèces différentes. L'évolution de la socialité (cf. Chapitre 4) a permis enfin à certains insectes de développer des sociétés complexes impliquant une redistribution des rôles au sein de leurs colonies. Depuis qu'ils vivent sur Terre, les insectes sont passés maîtres dans l'art d'interagir avec d'autres organismes. Ils consomment et pollinisent les plantes, se nourrissent en tant que détritivores, carnivores ou même en consommant les tissus vivants de leurs proies. Leur myriade d'adaptations et leur interaction étroite avec les autres formes de vie sur Terre ont été des facteurs déterminants de leur succès.

Bernhard Misof, du Zoologisches Forschungsmuseum, Alexander Koenig, basé à Bonn, et une foule de collègues du monde entier ont récemment produit une classification extrêmement détaillée des insectes, basée sur la génétique combinée à une analyse des archives fossiles. Les arbres phylogénétiques (montrant les relations de parenté entre les organismes sur la base de la comparaison de leur ADN) qu'ils ont produits sont beaucoup trop compliqués pour ce livre, mais sont résumés simplement dans la Figure 1 et le texte d'accompagnement. Rappelons que les insectes sont des arthropodes à six pattes, maintenant regroupés dans le sous-phylum des Hexapoda, avec les Collembola, Protura et Diplura qui constituent la classe des Entognatha, en référence à leurs pièces buccales qui, contrairement à celles des insectes, sont rétractées à l'intérieur de la tête.

Les insectes, qui sont beaucoup plus nombreux que les Entognatha, forment la classe des *Insecta* et sont ectognathes : leurs pièces buccales sont externes. Malgré leur ressemblance superficielle avec des arachnides telles que les araignées, les plus proches parents des Hexapodes sont les crustacés, dont ils ont divergé vers le milieu de l'Ordovicien, soit il y a environ – 460 millions d'années.

Les insectes vivent sur Terre depuis près de 500 millions d'années (*cf.* Figure 1), peut-être même plus longtemps, car de récentes découvertes suggèrent qu'ils sont apparus à l'Ordovicien et qu'ils étaient déjà bien établis au Silurien, époque qui a débuté il y a environ – 440 millions d'années. Les insectes fossiles trouvés dans l'ambre du Crétacé (– 145 à – 66 millions d'années) sont très courants, mais on trouve également de nombreux fossiles d'insectes dans les dépôts de schiste du Trias moyen (environ – 220 millions d'années) ainsi que du Silurien.

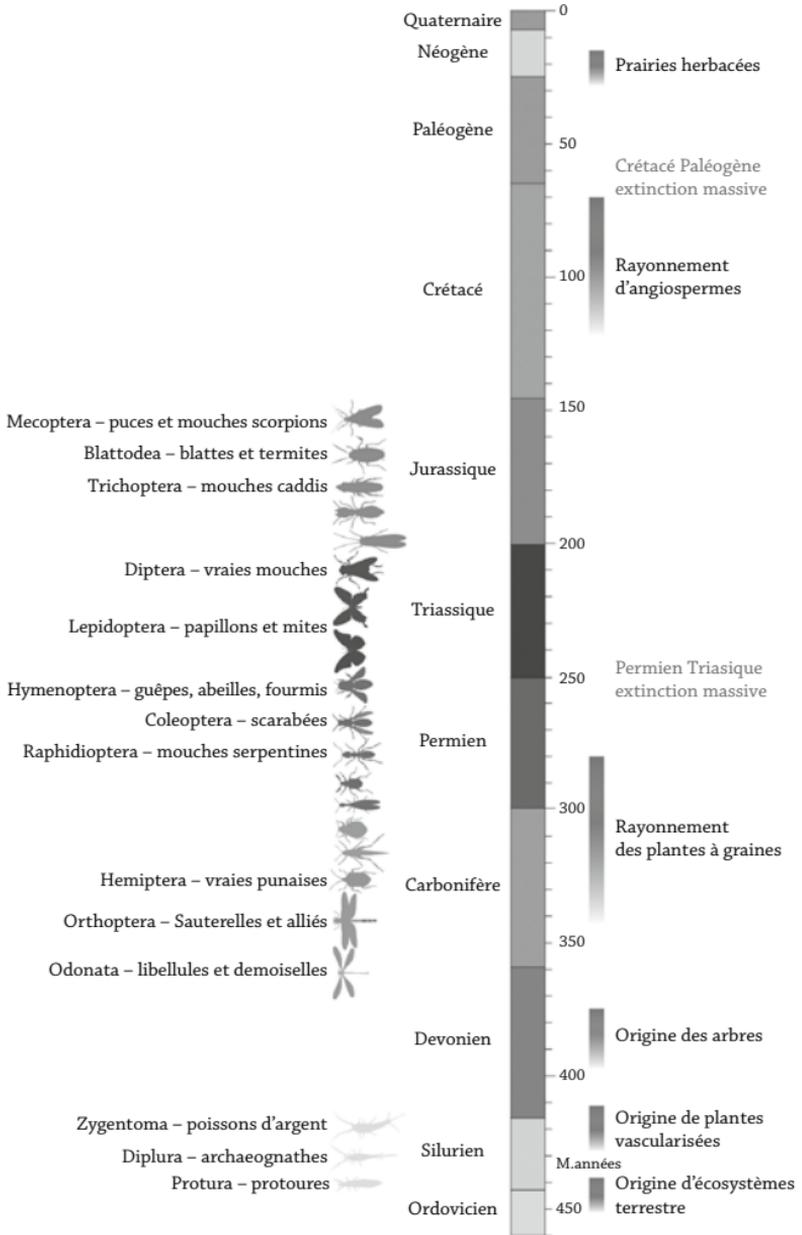


Fig. 1 L'apparition des insectes à travers les âges et leurs relations évolutives.

Position des insectes au sein du règne animal – Linnaeus (1758)

Règne	Animalia
Phylum	Arthropoda
Clade	Pancrustacea
Sous-phylum	Hexapoda
Classe	Insecta

D'après la structure et la fonction de leur système respiratoire, qui repose sur un système d'échange direct d'air (voir ci-après) et les archives fossiles, on supposait que les premiers insectes étaient terrestres. Une analyse génétique moléculaire approfondie a confirmé cette hypothèse et il est désormais admis que les insectes sont nés de crustacés cavernicoles dérivés d'un ancêtre crustacé aquatique. Les insectes aquatiques modernes sont des espèces qui sont retournées ensuite à leur habitat liquide ancestral. La petite taille des insectes est l'une des raisons de leur succès, ce qui semble contre-intuitif pour les mammifères relativement grands que nous sommes. La plupart des insectes ont un corps dont la taille varie entre 1 et 10 mm, ce qui leur permet d'exploiter de nombreux habitats qui leur seraient autrement inaccessibles ; certains mineurs de feuilles (*Liriomyza*) peuvent effectuer tout leur développement dans une seule feuille d'arbre. L'évolution du vol, la diversité de leurs habitudes alimentaires et la flexibilité de leur cycle de vie ont permis aux insectes de conquérir d'abord la terre, puis l'air.

STRUCTURE ET FONCTION

La tête des insectes est fortement sclérotisée, même chez les individus de certains ordres dont le corps est apparemment mou. Le thorax est divisé en trois segments, le pro-, le

méso- et le métathorax, et l'abdomen peut compter jusqu'à douze segments. Tous les insectes ne sont pas pourvus d'ailes et de pattes ; les stades larvaires n'ont jamais d'ailes et certains, selon l'endroit où ils vivent, n'ont pas non plus de pattes. Mais lorsqu'ils sont présents, les pattes et les ailes sont associés aux thorax, avec une paire de pattes sur chaque segment et, dans le cas des insectes ailés, les ailes antérieures se rattachent au mésothorax et postérieures du métathorax (cf. Figure 2).

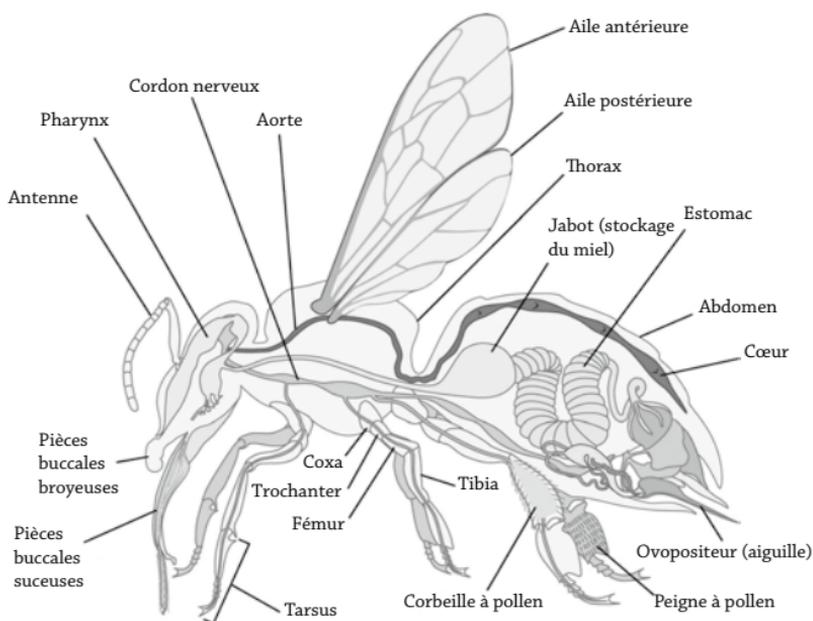


Fig. 2 Le corps d'un insecte – l'anatomie d'une abeille butineuse.

Le squelette externe, la cuticule, comporte deux couches : l'épicuticule, une couche externe mince, cireuse et résistante à l'eau, qui recouvre la couche inférieure, beaucoup plus épaisse et chitineuse, la procuticule. Cette dernière, à son tour, est formée de deux couches, l'exocuticule externe et l'endocuticule interne. L'endocuticule, résistante mais

flexible, est formée de plusieurs couches de chitine fibreuse et d'autres protéines. L'exocuticule, également constituée de chitine, est rigide et durcie (sclérotisée), bien que chez de nombreux insectes à corps mou, elle soit beaucoup plus fine, surtout au stade larvaire.

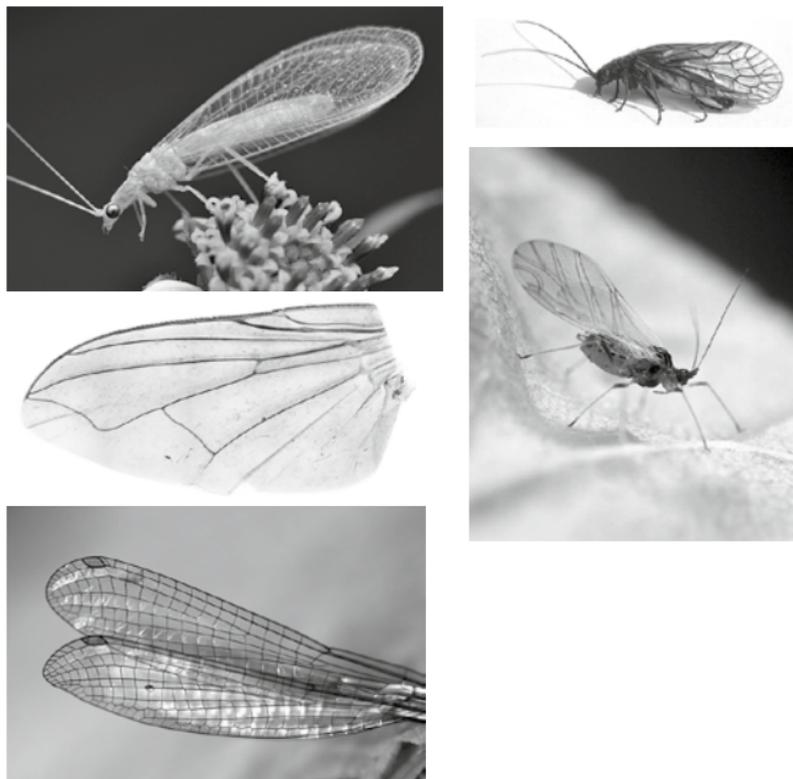


Fig. 3 ▶ Quelques ailes d'insectes illustrant la grande variété des nervations existantes.

Les insectes sont les seuls invertébrés ayant développé la capacité de voler. Les ailes, formées à partir d'excroissances de l'exosquelette, sont une caractéristique des insectes adultes. Les ailes sont renforcées par nervures qui divisent la membrane en cellules. La nervation des ailes des insectes

va du réseau de nervures complexe et varié des chrysope à l'aile à nervation simplifiée mais extrêmement efficace de la mouche domestique (cf. Figure 3). Chaque cellule et chaque nervure ont un nom bien défini ce qui permet au taxonomiste de décrire avec précision les différences de nervation entre ordres, familles et espèces d'insectes.

Depuis les temps ancestraux, les insectes possèdent deux paires d'ailes mais certains ont vu se réduire la taille de leurs ailes postérieures, comme chez les Diptères (mouches, moustiques), ou de leurs ailes antérieures comme chez les Stresip-tères, au point qu'elles ne sont plus fonctionnelles pour le vol mais sont utilisées à la manière d'un gyroscope. Certains insectes adultes, comme le Charançon noir de la vigne ou Otiorhynque de la vigne (*Otiorhynchus sulcatus*), ont complètement perdu la capacité de voler tandis que d'autres, comme les pucerons, n'ont des ailes qu'à certaines étapes de leur cycle de vie.

Les insectes n'ont pas de poumons ; leur système respiratoire est basé sur un réseau de tubes appelés *trachées*, analogues à la structure interne du poumon des vertébrés. Le système trachéal s'ouvre sur l'atmosphère par une série de pores thoraciques et abdominaux, les *stigmates* (ou *spiracles*), souvent visibles à l'œil nu. L'insecte peut contrôler l'ouverture des stigmates en fonction des conditions environnementales et certains peuvent les fermer complètement pour empêcher l'entrée de vers nématodes parasites. Les trachées se ramifient en tubes de plus en plus petits – les *trachéoles* – et pénètrent dans le corps de l'insecte pour acheminer l'oxygène vers les différents organes et, dans certains cas, presque jusqu'aux mitochondries, les organites intra-cellulaires qui fournissent l'énergie aux cellules.

Bien que des insectes géants soient souvent présentés dans les histoires et les films d'horreur – et que, par le passé,

certaines insectes étaient effectivement beaucoup plus grands que ceux d'aujourd'hui – la taille des insectes est limitée à cause de leur mode de respiration. Dépourvus de poumons, ils dépendent de la diffusion de l'oxygène gazeux à travers la fine paroi des trachéoles. Les plus grands insectes ventilent leur système trachéal par pompage (compression puis relâchement des muscles des parois du corps), mais cela ne compense quand même pas l'absence de poumons. L'exosquelette présente également certains inconvénients, dans la mesure où le rapport surface/poids fait que la cuticule de l'insecte devient proportionnellement trop lourde et trop étendue par rapport au poids de l'insecte et donc susceptible de perdre trop d'eau. Les arthropodes géants ne se rencontrent que dans l'eau, bien que, de manière quelque peu perverse, les plus gros insectes sont terrestres.

Contrairement aux humains, les insectes n'ont pas de veines ni d'artères ni de pompe faisant circuler le liquide entre leurs organes internes. C'est un système de pompes musculaires qui fait circuler l'hémolymphe dans les différents compartiments du corps. Ce liquide généralement incolore, peut être jaune, vert, bleu et parfois même rouge. La pompe principale est appelée de façon un peu grandiloquente le *vaisseau dorsal pulsatile*, sa partie postérieure étant parfois appelée cœur, et sa partie antérieure, aorte. Nous, les humains, adorons anthropomorphiser les choses ! C'est ainsi que nous considérons l'hémolymphe comme l'équivalent approximatif du sang des vertébrés. L'hémolymphe baigne les organes et sert de médiateur à tous les échanges chimiques entre les tissus. Elle est responsable de la diffusion des hormones, de la distribution des nutriments et du transport des déchets vers les organes excréteurs. Contrairement au sang humain, l'hémolymphe contient rarement des pigments respiratoires, mais chez certains groupes, par exemple les *Plécoptères*, de l'hémocyanine (une molécule ancestrale assurant le transport de l'oxygène)

est parfois présente. L'hémolymphe transporte également les hémocytes, les cellules sanguines, qui, de manière similaire à nos globules rouges et blancs, sont responsables de la défense contre les maladies, de la « coagulation du sang », du stockage et de la distribution des nutriments.

La structure du système nerveux des insectes varie selon les ordres (cf. Figure 4) mais s'articule, comme chez nous, autour d'un système nerveux central. Chez tous les insectes, les cellules nerveuses, comme chez les autres animaux, sont contenues dans des structures appelées ganglions et celles de tous les segments de la tête sont fusionnées pour former le cerveau. Chez les insectes, contrairement à nous, (où il court dorsalement le long de notre colonne vertébrale), le cordon nerveux principal s'étend ventralement le long de la face inférieure du corps, reliant les ganglions thoraciques et abdominaux. Le cerveau des insectes est divisé en trois parties : le protocérébron, associé aux yeux et contenant les lobes optiques ; le deutocérébron, qui contrôle les antennes ; et le tritocérébron, qui coordonne les signaux provenant du corps.

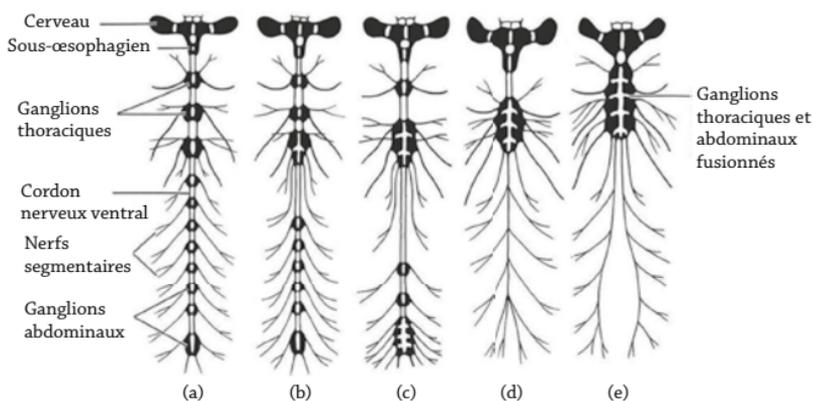


Fig. 4 ▶ Système nerveux central de divers insectes montrant la diversité des ganglions dans le cordon nerveux ventral.

Les insectes possèdent trois types de neurones : les neurones sensoriels, qui reçoivent des stimuli de l'environnement et les transmettent au système nerveux central ; les interneurones, qui sont responsables des communications entre les neurones ; et les neurones moteurs, qui reçoivent des informations des interneurones et les transmettent aux muscles et aux cellules neuroendocrines productrices d'hormones.

Les organes sensoriels des insectes comprennent les yeux, les antennes et les pattes. La plupart des insectes ont deux yeux composés ou yeux à facettes ; ils peuvent aussi avoir deux ou trois yeux simples, les ocelles. Les yeux composés sont formés de nombreux photorécepteurs simples – les ommatidies – qui n'offrent pas une très bonne résolution des images mais sont extrêmement efficaces pour détecter les mouvements ; pensez à la difficulté d'approcher et d'attraper une mouche domestique. Les ocelles donnent une meilleure résolution de l'image et jouent un rôle majeur en aidant les insectes volants à garder le cap lorsqu'ils sont en vol. Les antennes constituent une partie importante du répertoire sensoriel d'un insecte et peuvent avoir plus d'une fonction sensorielle : elles sont sensibles au toucher, au mouvement et aux substances chimiques, y compris les phéromones. La capacité des insectes à détecter les phéromones est étonnante : certains insectes peuvent détecter quelques centaines de molécules de phéromone dans un centimètre cube d'air à une distance d'environ 30 kilomètres de la source et y répondre en modifiant leur comportement. Chez certains insectes, il existe un compromis entre la vision et l'odorat (olfaction) ; les insectes ayant de grands yeux ont tendance à avoir des antennes plus petites. D'autres insectes, ceux qui vivent dans les grottes (troglodytes) par exemple, sont aveugles et dépendent entièrement de leurs antennes et de leurs récepteurs tactiles pour savoir où ils se trouvent. Les insectes possèdent également des organes sensoriels sur

leurs pattes, grâce auxquels ils peuvent détecter la texture et la « saveur ».

La croissance et le développement des insectes, appelés métamorphose, sont contrôlés par des hormones transmises par le système endocrinien. Il existe trois types d'hormones, les ecdystéroïdes (l'ecdysone est la plus courante), les hormones juvéniles et les neurohormones (neuropeptides), qui peuvent être considérées comme des messagers. La plupart des hormones sont produites par des cellules neuro-sécrétrices spécialisées. Les corps cardiaques, une paire d'organes neuro-glandulaires situés de part et d'autre de l'aorte et derrière le cerveau, stockent et libèrent des hormones, tout en fabriquant les leurs. Les glandes prothoraciques sécrètent l'ecdystéroïde et les corps allates l'hormone juvénile. Ces deux hormones font partie intégrante des processus de mue et de reproduction de tous les insectes. Le rôle et la source de l'hormone juvénile impliquée dans la mue ont été déterminés par une série d'expériences élégantes, bien que quelque peu macabres, menées par le physiologiste des insectes Sir Vincent Wigglesworth à la fin des années 1930. Ces expériences consistaient à décapiter des individus (un adulte et un immature) de la Punaise assassine (*Rhodnius prolixus*), dont les corps étaient ensuite reliés par un tube, ce qui entraînait des changements dans le processus de mue de l'individu immature. Il a démontré l'effet inhibiteur de l'hormone juvénile sur le processus de mue en écrivant ses initiales avec de l'hormone juvénile déposée directement sur la cuticule des individus pré-adultes avec un pinceau fin. Après la mue suivante, ses initiales étaient clairement visibles sur les parties n'ayant pas mué de l'insecte devenu adulte. L'hormone juvénile est présente dans tous les ordres d'insectes, indépendamment de leur type de cycle de vie. Aujourd'hui, les techniques moléculaires nous permettent d'étudier les

hormones des insectes de manière plus détaillée, même si elle est moins spectaculaire.

Les insectes les plus primitifs – ou, comme les taxonomistes les appellent, les moins « dérivés » – n'ont pas d'ailes et ont un cycle de vie amétabole, qui n'implique pas de métamorphose. À l'éclosion, ils sont des versions miniatures de l'adulte, dépourvues uniquement d'organes génitaux ; chaque mue entraîne un changement de taille, sans changement marqué de forme. D'autres insectes, comme les sauterelles, ont un cycle de vie hémimétabole, avec trois formes distinctes : l'œuf, la larve et l'adulte, les derniers stades de la forme larvaire prenant progressivement les attributs de l'adulte, un processus connu sous le nom de métamorphose incomplète. Le dernier type de cycle de vie, l'holométabolisme, ou métamorphose complète, est illustré par les lépidoptères (papillons et papillons de nuit), chez lesquels il existe un stade nymphal entre les formes larvaire et adulte. Au cours de la nymphose, une transformation complète du corps a lieu ; cela permet à l'insecte d'exploiter différentes sources de nourriture au cours de son cycle de vie. Plus l'insecte est gros, plus la mue et le durcissement du nouvel exosquelette sont longs, ce qui expose l'insecte à une plus longue période de vulnérabilité.

COMBIEN Y A-T-IL D'INSECTES ?

Compte tenu de l'inquiétude récente concernant le déclin du nombre d'insectes (*cf.* Chapitre 9), il est important que nous sachions combien d'insectes il y a dans le monde. Les chiffres donnés pour chaque ordre dans les tableaux qui suivent totalisent un peu plus d'un million d'espèces décrites. Il ne s'agit toutefois que de la partie émergée de l'iceberg. Les insectes sont extrêmement diversifiés, incroyablement nombreux et regrettamment peu étudiés. L'estimation du

nombre d'espèces d'insectes est donc une tâche extrêmement difficile et a stimulé l'ingéniosité des entomologistes depuis un certain temps. Le chiffre le plus controversé est peut-être celui auquel est parvenu l'entomologiste américain Terry Erwin. Terry a échantillonné des arbres dans des forêts panaméennes au début des années 1980 et a estimé qu'il pouvait y avoir jusqu'à trente millions d'espèces d'insectes dans le monde. En raison des nombreuses hypothèses émises et quelque peu contestées, ce chiffre est presque certainement surestimé ; le consensus général est de cinq à huit millions d'espèces, dont environ 1,3 million ont été nommées et décrites. Même si nous acceptons l'estimation inférieure plus prudente, étant donné que le rythme de description est d'environ 10 000 espèces par an, il faudra encore au moins 400 ans avant que toutes les espèces aient été nommées et décrites, et bien sûr, il faut d'abord les trouver.

METTRE DE L'ORDRE

Il existe actuellement vingt-neuf ordres d'insectes ; il y avait trente ordres reconnus lorsque j'ai commencé à écrire ce livre, mais une étude phylogénétique détaillée menée par Eirik Tielka et ses collègues de l'université de Bristol, au Royaume-Uni, suggère que les siphonaptères (puces) devraient désormais être placés au sein des mécoptères (mouches-scorpions). Au cours des dernières décennies, la biologie moléculaire a entraîné d'importantes reclassifications, certains ordres ayant été combinés et d'autres créés. Il est donc possible qu'au moment où vous lirez ces lignes, le nombre d'ordres aura encore changé.

Les insectes, en fonction de leur type de métamorphose, sont divisés en trois super-ordres, les Apterygota, les Endopterygota et les Exopterygota. Les Apterygota (Tableau 1), qui comprennent les machilides et les lépismes, sont

amétaboles ; les Exopterygota (Tableau 2), hémimétaboles ; et les Endopterygota (Tableau 3), holométaboles.

Tout d'abord, examinons un peu le jargon entomologique ; en gros, nous parlons de grec et de latin « abâtardis ». *Pteron* qui signifie aile en grec est la racine du latin *ptera*, qui apparaît fréquemment en entomologie. La présence d'ailes est désignée par le suffixe *ptera*, l'absence d'ailes par *aptera*, ce qui peut être un peu confus.

En entomologie, lorsqu'on parle d'insectes sans ailes, on utilise le terme aptère. La plupart des insectes, les Exopterygota et les Endopterygota, sont ailés. Les Exopterygota sont des insectes dont les ailes se développent à l'extérieur du corps et présentent un changement progressif de l'état immature à l'état adulte. Prenons l'exemple d'un puceron (insecte hémimétabole) : lorsque la larve (stade immature) atteint le troisième ou le quatrième stade (stade de la mue), elle semble avoir des épaulettes ; ce sont les bourgeons alaires (cf. Figure 5). Un tel processus de passage de l'œuf à l'adulte est appelé, comme mentionné plus haut, métamorphose incomplète.

Tableau 1 ▶ Les Apterygota. *NDLT* – Nous avons précisé le nom vernaculaire anglais et sa traduction après le nom vernaculaire français.

Ordre (nom latin)	Nom commun
Protura	Têtes coniques
Diplura	Deux longues soies caudales
Archaeognatha	Soies caudales
Zygentoma	Poissons d'argent

Tableau 2 Les Exopterygota.

Ordre (nom latin)	Nom commun et remarques
Ephemeroptera	Éphémères (dont le nom fait référence au fait que les adultes ne vivent ou ne sont ailés que pendant une journée) constituent le plus ancien groupe existant doté d'ailes. Ils sont également un peu étranges : contrairement aux autres Exopterygota, ils ont un stade subadulte ailé. Il s'agit d'un ordre relativement petit qui compte environ 2 500 espèces dans le monde. Les Ephéméroptères et les Odonates sont les plus anciens groupes d'insectes ailés, les Paléoptères, apparus vers 350 millions d'années.
Odonata	Libellules et demoiselles (le nom de l'ordre est dérivé du mot grec δόρυ (Odous), dent ; malgré leur étonnante capacité de vol, le nom fait référence à leurs mandibules dentées). La forme des ailes permet de distinguer les infra-ordres : les libellules ou Anisoptera ont deux paires d'ailes de taille inégale, alors que les demoiselles ou Zygoptera ont des ailes de même taille. Il existe un peu plus de 6 300 espèces répertoriées dans la liste mondiale des odonates (https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/).
Dermaptera	Perce-oreilles ou forficules – le nom de l'ordre se réfère aux ailes antérieures de taille réduite qui semblent faites en cuir. Leurs ailes postérieures membraneuses, très fines, sont beaucoup plus grandes et se replient entièrement sous les précédentes. C'est l'un des plus petits ordres, avec environ 2 000 espèces décrites.
Plecoptera	Perles ou mouches de pierre – la nervation des ailes semble tressée comme en vannerie. Environ 4 000 espèces. Les fossiles remontent au début du Permien. Leurs larves sont aquatiques.
Orthoptera	Sauterelles, criquets et grillons – ailes droites. Dès février 2021, la liste des espèces d'orthoptères dénombrait 28 869 espèces http://orthoptera.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx .

Ordre (nom latin)	Nom commun et remarques
Blattodea	Les blattes, les termites et leurs alliés ont des ailes à nervation en maille de filet, d'où leur nom. Il existe environ 6 800 espèces dans cet ordre, dont la plupart se trouvent dans les régions chaudes du monde.
Notoptera	Les Grylloblattodea (rampeurs des glaces en anglais) et les Mantophasmatodea (gladiateurs) sont dépourvus d'ailes. Le terme Notoptera se traduit par « ailes sur le dos » ; ce nom a été inventé lorsque seuls les membres ailés éteints de cet ordre étaient connus. Il s'agit d'un ordre minuscule avec seulement soixante espèces connues.
Mantodea	Mantes (par exemple, l'archi-familière mante religieuse, prophète ou devin). Il existe environ 2 300 espèces de mantes, qui sont toutes des prédateurs, tant à l'état juvénile qu'adulte.
Phasmatodea	Phasmes (insectes bâtons) et phyllies (insectes feuilles) : <i>phasma</i> se traduit par apparition ou fantôme et se rapporte vraisemblablement à leur capacité à se fondre dans le décor. Il existe environ 3 000 espèces de phasmes et de phyllies, dont la plupart se trouvent sous les tropiques. Beaucoup sont parthénogénétiques.
Psocoptera	Les psokes ou poux des écorces et des livres – le nom signifie « ronger » ou « piquer » et « avec des ailes ». Dans ce cas, l'adjectif ne fait pas référence à l'aspect des ailes mais au fait que les insectes peuvent mordre. Ils sont également capables d'absorber de l'eau directement dans l'atmosphère, ce qui leur permet d'exploiter des environnements extrêmement secs. Environ 5 500 espèces ont été décrites jusqu'à présent, dont la plupart au cours des dernières années.
Embioptera	Embioptères (en anglais tisseurs de toile ou pieds tisserants). Chaque espèce a une façon caractéristique de tisser sa toile. L'entomologiste Janice Edgerly-Rooks, de l'université de Santa Clara [UCSB] (États-Unis), a collaboré avec des musiciens en attribuant des notes de musique à chaque mouvement d'appendice pour produire un vidéoclip du filage de la soie chez les embioptères. Il s'agit d'un autre petit ordre avec seulement 200 espèces décrites à ce jour.

Ordre
(nom latin)

Nom commun et remarques

Zoraptères, l'opposé des Notoptera, les insectes anges en anglais, « Zor » signifiant pur et de « a » privatif dans le sens de ne pas avoir du tout d'ailes ; malheureusement pour les taxonomistes qui ont nommé cet ordre, des formes ailées ont été découvertes depuis. C'est l'ordre le plus petit, avec seulement trente espèces.

Thrips (au pluriel comme au singulier) – thysan signifie « ailes à franges », bien que « plumeuses » soit plus approprié. On les appelle aussi mouches du tonnerre en anglais. Il existe un peu plus de 6 000 espèces de thrips, dont un certain nombre sont d'importants pollinisateurs, mais on y trouve aussi des espèces très nuisibles.

Hémiptères : punaises (bug en anglais), cigales, pucerons etc. Beaucoup d'anglophones, surtout aux États-Unis, appellent tous les insectes « bug » alors que ce mot signifie au départ punaise. Le nom Hemiptera se traduit par « demi-aile ». Les deux anciens termes (Homoptera et Heteroptera) étaient très utiles pour différencier les deux principaux sous-ordres. Les Homoptères qui ont deux paires d'ailes membraneuses identiques sont maintenant divisés en Sternorrhyncha (pucerons etc.) et Auchenorrhyncha (cigales etc.); selon la position de leurs pièces buccales, qui sortent entre les pattes avant et le thorax chez les premiers et à la base de la tête près du cou chez les seconds. Les Hétéroptères sont les vraies punaises (par exemple les punaises des céréales que l'on confond souvent avec des coléoptères). Les punaises sont toujours appelées hétéroptères (ailes différentes) car leurs ailes antérieures sont durcies et souvent de couleur vive alors que leurs ailes postérieures sont membraneuses. Environ 80 000 espèces ont été décrites.

Poux. Il existe un peu moins de 5 000 espèces dans cet ordre d'insectes hautement spécialisés, dont trois ont évolué pour exploiter différents sites sur le corps humain.

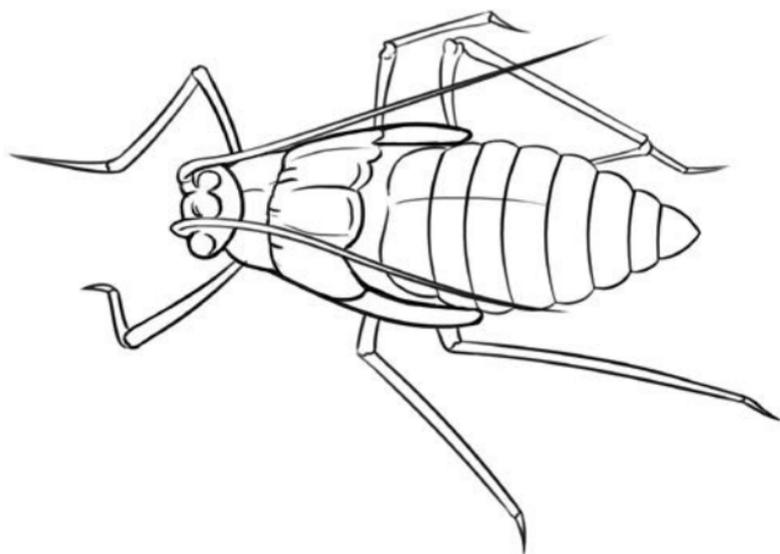


Fig. 5 ▶ Une nymphe « alatiforme » (prête à devenir ailée) de puce, dont les bourgeons alaires sont bien visibles.

Chez les insectes tels que les papillons du jour et les papillons de nuit, dont les ailes se développent à l'intérieur du corps, l'adulte ne ressemble en rien à la larve et le processus est décrit comme une métamorphose complète et le type de cycle de vie comme holométabole.

Passons maintenant aux ordres et à leurs noms (cf. Figure 6). Rappelez-vous qu'*aptère* signifie sans ailes et *ptère* signifie avec des ailes. Cela peut être un peu déroutant car la plupart des ordres ont l'air d'avoir des ailes.

La plupart d'entre nous, y compris les entomologistes, ne connaissons que les sept principaux ordres d'insectes qui sont, par ordre de richesse en espèces : les Coléoptères (coléoptères que beaucoup nomment scarabées), les Hyménoptères (fourmis, abeilles et guêpes), les Diptères (mouches et moustiques), les Lépidoptères (papillons de nuit et de jour), les Hémiptères (punaises et cigales), les Orthoptères

Tableau 3 ▶ Les Endopterygota.

Ordre (nom latin)	Nom commun et remarques
Raphidioptera	Raphidies (serpents-aiguilles en anglais). Le nom dans ce cas fait référence à l'ovipositeur (tube de ponte), et non aux ailes, qui sont similaires à celles des libellules. Elles forment avec les Megaloptères et les Neuroptères, ordres auxquels elles sont étroitement liées, l'ensemble des Neuropterida. C'est l'un des plus petits ordres d'insectes, avec seulement 206 espèces.
Megaloptera	Mégaloptères, sialis et corydalides (« mouches des aulines » et « mouches de Dobson » en anglais). Le nom de l'ordre signifie grandes ailes. Il n'existe qu'environ 300 espèces connues, dont les stades immatures sont aquatiques.
Neuroptera	Neuropères ou planipennes (dont les chrysopes etc.). Leur nom signifie ailes nervurées. Il s'agit de l'ordre le plus important au sein des Neuropterida, avec un peu plus de 6 000 espèces décrites. Les larves de nombreuses espèces sont des prédateurs voraces et certaines sont élevées commercialement pour être utilisées comme agents de contrôle biologique.
Coleoptera	Le terme « coléoptère » signifie « ailes en étui », en référence aux élytres, ailes antérieures durcies qui recouvrent les ailes postérieures membranées. Le processus complexe de dépliage et de repliage de leurs ailes postérieures signifie que de nombreux coléoptères sont « réticents » à voler, sauf s'ils en ont vraiment besoin. C'est actuellement l'ordre qui compte le plus d'espèces décrites (environ 300 000).
Strepsiptera (ou encore les Stylops)	Strepsiptères. Endoparasites d'autres insectes. Le nom signifie « ailes tordues ». Comme les mouches, ils n'ont que deux paires d'ailes fonctionnelles, l'autre paire ayant été modifiée en halteres mais contrairement aux mouches, ce sont les ailes antérieures qui sont modifiées. Il s'agit d'un groupe d'insectes très étrange et leur relation avec les autres ordres d'insectes n'est pas toujours claire. Ils sont rarement observés par les entomologistes, ce qui peut expliquer pourquoi seulement 600 espèces ont été décrites. Ils figurent sur le logo de la Royal Entomological Society.

Ordre (nom latin)	Nom commun et remarques
Mecoptera	Mouches scorpion et bittacides (ou mouches suspendues en anglais) – le nom de l'ordre se traduit par « de longues ailes ». Tous les Mécoptères ne sont pas ailés, mais les mouches ailées ont effectivement de longues ailes par rapport à la taille de leur corps. Jusqu'à ce qu'elles soient regroupées avec les puces, on ne comptait qu'environ 600 espèces dans le monde.
Siphonaptera	Puces – le nom de l'ordre se traduit par « tube sans ailes » ; le préfixe siphon « tube » fait référence aux pièces buccales. Elles sont maintenant considérées comme appartenant à l'ordre des Mécoptères. Quelque 2 600 espèces de puces ont été décrites à ce jour, ce qui a véritablement gonflé les rangs des Mécoptères.
Diptera	Mouches, moustiques – se traduit par « deux ailes » ; la paire postérieure est réduite pour former les halteres, qui sont un dispositif d'orientation et d'équilibre très complexe, parfois comparé à un gyroscope. Il s'agit de l'un des plus grands ordres avec environ 160 000 espèces décrites à ce jour.
Trichoptera	Les trichoptères ou phryganes sont, du point de vue de l'évolution, étroitement liés aux lépidoptères. Au lieu d'écaillés, cependant, leurs ailes sont couvertes de poils ; à première vue, certaines espèces peuvent être confondues avec de petits papillons de nuit. Il existe environ 14 500 espèces de trichoptères.
Lepidoptera	Papillons de nuit et papillons du jour – le nom de l'ordre se traduit par des « ailes écaillées ». Les écaillés et leur interaction avec la lumière sont à l'origine des couleurs iridescentes de nombreux papillons de nuit et de jour. Il existe au moins 200 000 espèces de lépidoptères. Les lépidoptères, les trichoptères, les mécoptères et les diptères avaient un ancêtre commun environ 300 ans avant notre ère et sont connus collectivement sous le nom de Complexe panarpoïde.
Hymenoptera	Les guêpes, les abeilles, les fourmis – le nom de l'ordre se traduit par « ailes membranées ». Une hypothèse alternative de l'entomologiste canadien Stephen Heard fait référence à Hyménée, le dieu grec du mariage ; le terme « ailes mariées » associé aux Hyménoptères est logique car leurs ailes antérieures et postérieures sont attachées par une rangée de crochets, ou <i>hamuli</i> , de sorte qu'elles battent de façon synchrone. Les Hyménoptères comprennent les Parasitica, des guêpes dont les stades larvaires se développent dans d'autres insectes et qui ont très certainement inspiré le film <i>Alien</i> . Bien que 150 000 espèces aient été décrites jusqu'à présent, elles ne représentent probablement que la partie émergée de l'iceberg.

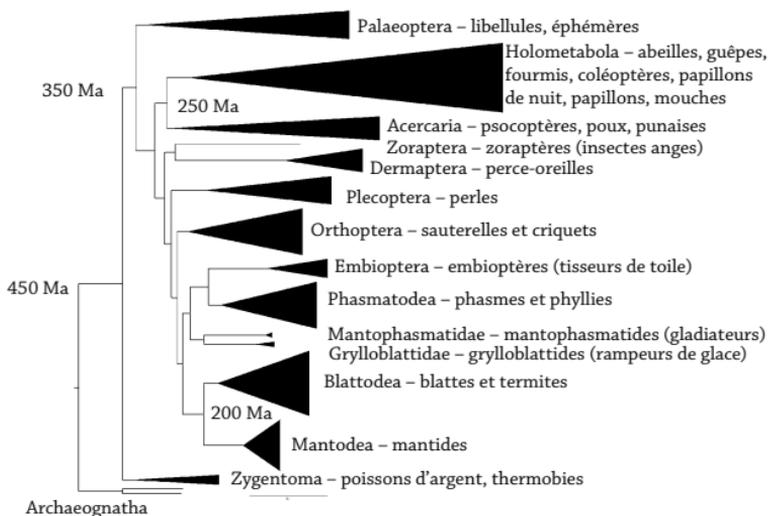


Fig. 6 ▸ Arbre phylogénétique simplifié des insectes, centré sur les polynéoptères, qui ont été les premiers ordres à développer la capacité de replier leurs ailes sur leur abdomen. La largeur des triangles noirs indique le nombre d'espèces décrites dans chaque ordre. Les dates approximatives de diversification sont indiquées en millions d'années (Ma).

(sauterelles, grillons et criquets) et les Odonates (libellules et demoiselles). À eux tous, ces ordres représentent environ 900 000 espèces, soit environ 75 % de tous les insectes décrits à ce jour. Sur ces sept ordres, les cinq premiers nommés représentent en fait un peu plus de 800 000 espèces. Si l'on admet que le nombre d'espèces d'un ordre reflète son succès, on peut se demander ce qui fait le succès des « Cinq Grands ». On pourrait dire qu'à l'exception des Lépidoptères, qui sont, à quelques exceptions près, tous herbivores, leur succès est dû au fait que, même chez les Hémiptères, ils présentent parmi leurs espèces tous les types de régimes alimentaires, des charognards aux prédateurs voraces en passant par les herbivores et les omnivores, et ils sont capables

d'exploiter un large éventail de niches écologiques. Les Orthoptères sont herbivores ou carnivores et les Odonates, largement carnivores. Cela ne signifie pas que les autres ordres ne sont pas importants – ils ont tous un rôle à jouer, et certains des plus petits ordres, comme les Thysanoptères ou thrips (*cf.* Figure 7), comprennent certains des ravageurs les plus importants du monde comme le thrips du blé par exemple (Tableau 2). D'autres ordres, comme les Zoraptères, sont si petits (soixante espèces) et si rares que seule une poignée d'entomologistes les ont vus. La spécialisation de niche présente certains avantages, dans la mesure où la concurrence est réduite ; les rampeurs des glaces (Grylloblattodea), comme leur nom l'indique, vivent dans des grottes glacées et sur les sommets gelés des montagnes, des habitats où l'on trouve rarement, voire jamais, d'autres insectes. Ils sont cependant extrêmement vulnérables au changement climatique et à la perte d'habitat, et sont presque certainement le groupe d'insectes le plus menacé au monde.

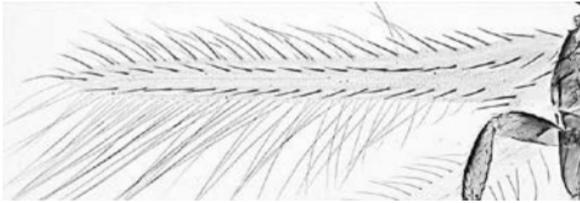


Fig. 7 ▶ Aile de thrips, à l'aspect plumeux caractéristique.

Les entomologistes ne s'entendent pas tous sur les ordres qui contiennent le plus d'espèces. Les coléoptères (Coleoptera), qui possèdent quatre ailes, et dont les ailes antérieures fortement sclérotisées (appelées élytres) recouvrent les ailes postérieures en un étui protecteur, ont longtemps été considérés comme l'ordre d'insectes le plus riche en espèces. Ce point a été souligné par le biologiste évolutionniste et généticien britannique J. B. S. Haldane, qui aurait déclaré à un

groupe de théologiens que si Dieu existait, il devait avoir « *un penchant immodéré pour les coléoptères* ». Les estimations actuelles placent les coléoptères en haut du podium avec environ 300 000 espèces décrites. Cependant, une analyse de Nigel Stork et ses collègues, se basant sur la taille des individus, les taux de collecte et le nombre de coléoptères par rapport à celui des autres insectes conservés au Natural History Museum de Londres, suggèrent qu'il existe au moins un million d'espèces de coléoptères. Les Lépidoptères arrivent en deuxième position avec 200 000 espèces, suivis de près par les Hyménoptères (150 000) et les Diptères (120 000), bien qu'Erica McAlister, auteur de *The Secret Life of Flies [La vie secrète des mouches]*, estime ce nombre à 160 000, et qu'au moins autant d'espèces attendent d'être découvertes et nommées. Les « hyménoptéristes » soutiennent que, puisque les hyménoptères contiennent les Parasitica (ex. les guêpes qui parasitent d'autres insectes) et que tous les insectes sont parasités et en majorité par des hyménoptères, dont beaucoup sont spécifiques à une espèce-hôte donnée, il est logique de supposer que les hyménoptères devraient être l'ordre le plus important ; nous devons toutefois attendre que les taxonomistes le confirment.

Après avoir abordé les bases de la taxonomie et de l'évolution des insectes, ainsi que leur biologie fondamentale, nous pouvons maintenant passer à l'exploration de leur comportement et de la manière dont il leur a permis de connaître un tel succès.

2

Des procréateurs prolifiques

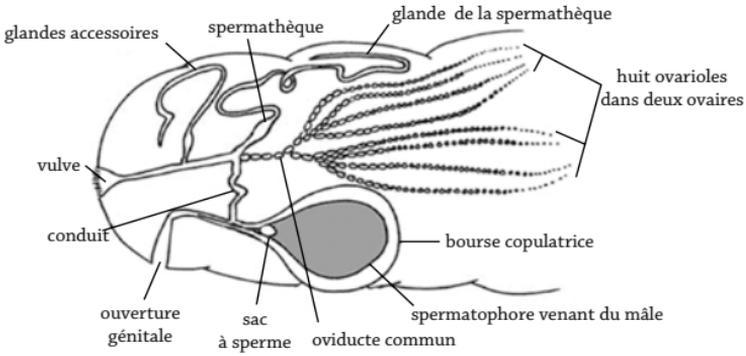
Comme chez les autres animaux, la fonction première des insectes est de se reproduire. Tous les insectes possèdent les mêmes structures reproductives de base (*cf.* Figure 8). Les femelles possèdent une paire d'ovaires, chacun d'entre eux étant divisé en une série de tubes contenant des rangées d'œufs, les ovarioles. Le nombre d'ovarioles varie selon les espèces, allant de quatre par ovaire chez certains pucerons à plus de quinze chez certaines espèces de mouches. Plus il y a d'ovarioles, plus l'insecte peut produire de descendants. Dans certains ordres d'insectes, le nombre d'ovarioles est une constante, la plupart des papillons de jour et de nuit, par exemple, en ont huit ; dans d'autres groupes, les mouches et les pucerons, le nombre d'ovarioles varie à la fois entre les espèces et au sein d'une même espèce.

Les insectes mâles produisent du sperme, transmis à la femelle par le pénis, appelé édéage, bien que chez certains insectes, comme les punaises de lit, le mâle puisse injecter son sperme directement dans l'abdomen à travers la cuticule de la femelle, ce qui est très justement appelé insémination traumatique. Les organes génitaux de la femelle varient d'un

ordre à l'autre, mais en général, ils comportent une ouverture externe reliée aux ovaires et un réceptacle pour le stockage du sperme (spermathèque). Le sperme est souvent livré dans un emballage – le spermatophore – qui, en plus de contenir le sperme, fournit des nutriments supplémentaires à la femelle – une sorte de cadeau nuptial. La plupart des insectes pondent des œufs, mais certaines espèces, comme les pucerons, donnent naissance à des petits vivants. De nombreuses espèces d'insectes, comme le charançon de la vigne, certains phasmes et, surtout les pucerons, sont parthénogénétiques, c'est-à-dire que les femelles n'ont plus besoin des mâles pour féconder leurs œufs. Les pucerons sont d'autant plus particuliers que chaque puceron femelle adulte contient des petits vivants, qui contiennent à leur tour des chaînes d'embryons – une « poupée russe » vivante.

Le nombre de descendants d'un insecte femelle est étroitement lié à sa taille ; plus la femelle est grande, plus elle est capable de produire de descendants. La taille d'un insecte est en grande partie le résultat de la qualité de l'alimentation qu'il reçoit à l'état larvaire ; plus l'alimentation larvaire est bonne, plus l'insecte adulte est grand. Par conséquent, il est très important pour les insectes femelles de trouver le meilleur endroit pour déposer leur descendance, surtout lorsque les larves ont un pouvoir de dispersion limité. Le résultat optimal serait que les mères insectes choisissent les hôtes sur lesquels leur progéniture prospère le mieux et pondent autant d'œufs que possible sur ces hôtes ; c'est, à quelques exceptions près, ce que nous observons généralement dans la Nature. Les insectes herbivores et ceux qui parasitent d'autres insectes font preuve de grandes capacités pour sélectionner leurs hôtes, ou selon l'adage (« *Maman sait ce qu'il y a de mieux* »), choisissant les hôtes de meilleure qualité sur/dans lesquels pondre leurs œufs (oviposition). Les insectes prédateurs, comme les coccinelles et les

Appareil reproducteur femelle



Appareil reproducteur mâle

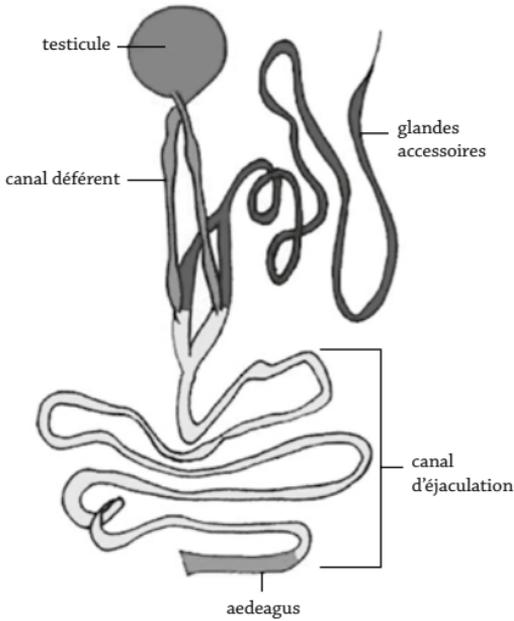


Fig. 8 ▸ Schéma général des appareils reproducteurs femelle et mâle.

syrphes, sont également capables de sélectionner les sites de ponte afin d'optimiser la survie de leur progéniture ; ils pondent leurs œufs près des colonies de pucerons, assurant ainsi une source de nourriture abondante à portée de main de leur progéniture lorsqu'elle sort de l'œuf. On a constaté que la progéniture des insectes herbivores survit mieux sur les plantes hôtes préférées de leur mère, et que les insectes capables de survivre sur un large éventail de plantes hôtes sont moins « difficiles » dans leur choix que ceux dont le régime alimentaire est plus limité.

La fécondité, c'est-à-dire le nombre de descendants qu'un insecte peut produire, peut être décrite comme étant soit potentielle – ce qui pourrait être atteint dans des conditions idéales – soit effectivement réalisée. Un insecte peut avoir une fécondité potentielle de plusieurs centaines d'œufs mais ne pondre qu'une poignée d'œufs, qui n'éclore pas tous avec succès. Les reproducteurs dits « à capital », sont les espèces qui, comme de nombreux lépidoptères, ne se nourrissent pas à l'état adulte et utilisent les réserves d'œufs accumulées pendant la phase larvaire si bien qu'aucun nouvel œuf ne se développe à l'âge adulte ; alors que les reproducteurs « à revenu », les moustiques par exemple, continuent à accumuler des ressources pour développer et faire mûrir leurs œufs, ce qui permet à de nouveaux œufs de se développer à l'âge adulte. Rien ne permet d'affirmer que les reproducteurs à revenu sont plus féconds que les reproducteurs à capital, bien que leur réponse aux conditions défavorables puisse être plus souple.

Les insectes, même ceux qui ont tendance à vivre longtemps, sont très vulnérables à la prédation et aux événements climatiques, il est donc important pour eux de pondre le plus d'œufs possible et le plus tôt possible. La plupart des insectes produisent la majorité de leur progéniture dans les

premiers jours de leur vie adulte (cf. Figure 9). Chez certaines espèces, plus de 50 % des œufs sont pondus au cours des trois ou quatre premiers jours de la vie reproductive. Les œufs pondus par la suite constituent un bonus et certains insectes, s'ils survivent, peuvent continuer à produire une progéniture pendant plusieurs semaines, voire plusieurs mois chez les insectes à très longue durée de vie, bien que la progéniture issue des œufs pondus plus tard ne soit pas aussi en forme que celle issue des œufs pondus plus tôt ; elle a tendance à être plus petite et les larves qui en sortent sont également plus petites et ont moins de chances de survivre jusqu'à l'âge adulte que leurs frères et sœurs issus des œufs pondus plus tôt.

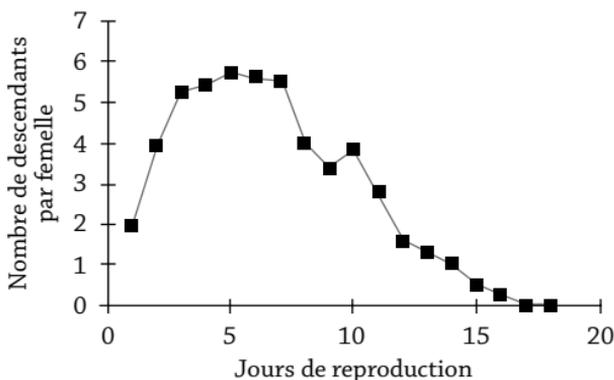


Fig. 9 Modèle typique de reproduction des insectes montrant le nombre de descendants produits par un insecte femelle une fois que la ponte a commencé.

La taille des œufs peut également varier en fonction de la disponibilité de sites de ponte adéquats : la « Noctuelle du pin » (*Panolis flammea*), par exemple, pondra plus d'œufs et des œufs plus petits en présence de plantes hôtes de bonne qualité que si les plantes hôtes disponibles sont de moins bonne qualité. Sur une plante hôte de bonne qualité, les

minuscules larves qui émergent des petits œufs peuvent se nourrir et survivre assez facilement, alors que sur une plante hôte de moins bonne qualité, elles ont besoin d'un meilleur départ dans la vie et par conséquent les œufs pondus sont plus gros. Les adultes femelles retarderont également leur ponte s'il n'y a pas de plantes hôtes de bonne qualité, mais étant donné les caprices du temps et l'abondance des ennemis naturels, elles sont engagées dans une course contre la montre pour pondre leurs œufs avant de mourir. Des récepteurs sensibles à l'étirement de leur abdomen leur indiquent qu'elles sont pleines et elles finissent par pondre quelques œufs sur un hôte moins approprié pour soulager la pression corporelle. Puis elles cherchent une autre plante hôte. Si la plante suivante est de meilleure qualité, elles y pondront des œufs ; l'offre s'étant élargie, elles deviennent plus sélectives. En revanche, si la plante hôte suivante est de moins bonne qualité, elles deviennent moins exigeantes. Bien entendu, ce schéma de ponte dépend de la stratégie globale de ponte de l'espèce. La ponte chez les insectes, qu'ils soient prédateurs, parasites ou herbivores, se divise en trois catégories principales : les grandes pontes, les petites couvées et les œufs isolés. Il y a des arguments en faveur de toutes ces stratégies et aucune n'est confinée à un seul ordre d'insectes. Diverses raisons expliquent l'évolution de la taille des pontes chez les insectes, qu'il s'agisse de réduire le risque de prédation des adultes, d'assurer la sécurité des larves ou de trouver un compromis entre fécondité et dispersion.

Chez les Lépidoptères, par exemple, les stratégies de ponte varient selon les familles. Les lépidoptères tels que les Yponomeutidae (appelées « mites-hermines » par les Anglais), les Lasiocampidae, les Pyralidae, et les Thaumetopoeidae ou chenilles processionnaires, dont les larves vivent de façon grégaire dans des nids ou des toiles de soie (d'où leurs noms communs en anglais : « chenilles à tente/ papillon à

tente »), ont tendance à pondre leurs œufs en paquets, jusqu'à 200 œufs. D'autres papillons de nuit, comme les *Lymantriinae*, (« papillons touffus » en anglais), dont les femelles sont généralement incapables de voler ou ont des ailes réduites, pondent également leurs œufs sous forme de plaques recouvertes d'une couche de poils épineux qu'elles détachent de leur abdomen afin de les protéger des prédateurs.

Il est facile de comprendre pourquoi les insectes dont la capacité de dispersion est limitée pondent tous leurs œufs en une seule fois ou en quelques très gros paquets, mais qu'en est-il de ceux dont les femelles volent relativement bien ? Un argument est que les grandes masses d'œufs ont une surface globale et donc un risque de dessiccation réduits. Si vos œufs sont toxiques ou protégés par des poils irritants, il peut être judicieux d'annoncer leur présence et leur toxicité de manière plus visible. Un autre facteur qui pourrait encourager la ponte en grappe est que les larves sont grégaires et que l'éclosion des œufs est bien synchronisée ; les œufs éclosent en même temps et, si vous êtes nombreux, la toile protectrice peut être façonnée plus rapidement. Il semble également que l'alimentation en groupe permette de surmonter plus facilement les défenses des plantes, qu'il s'agisse d'un défoliateur se nourrissant des feuilles ou d'un scolyte se nourrissant sous l'écorce des arbres. Certains insectes qui produisent des pontes en paquets, par exemple les coccinelles, pondent un certain nombre d'œufs qui ne sont jamais destinés à éclore mais qui servent de premier repas à leurs larves pour qu'elles prennent des forces avant de commencer à chasser leurs proies. Enfin, qu'il s'agisse de pucerons dans le cas d'un prédateur ou de plantes pour un herbivore, quand la source de nourriture d'un insecte est disponible de façon irrégulière et parcellaire, il est biologiquement logique que la mère dépose une grande partie de sa progéniture dans un site où la nourriture est abondante.

De nombreux insectes ont une autre stratégie : ils pondent leurs œufs à l'unité ou par paires, car il est plus rapide de pondre un seul œuf à la fois que des dizaines ou des centaines d'œufs en une seule fois. Ils passent moins de temps au même endroit et le risque d'être attaqué par un prédateur est réduit. Si vous avez déjà observé un papillon blanc de la Piéride du chou en train de pondre des œufs, vous avez pu le constater : chaque ponte ne dure que quelques secondes, puis la mère s'envole vers une autre feuille. Les insectes qui adoptent cette stratégie ont également tendance à pondre de petits œufs cryptiques, c'est-à-dire, bien camouflés, placés – s'il s'agit d'une plante nourricière – sur la face inférieure de la feuille. Cette stratégie de ponte repose sur le besoin de ne pas être vu. Un autre avantage des œufs cryptiques et non toxiques est que les larves se développent plus rapidement car elles n'ont pas à incorporer (séquestrer) les poisons de leurs plantes hôtes au cours de leur croissance. Enfin, s'il n'y a que quelques insectes dispersés individuellement sur une plante entière, cela complique la tâche des prédateurs ou des autres ennemis naturels, qui doivent chercher davantage, avec moins de signaux visuels et chimiques (sous forme de dommages aux feuilles et de composés volatils) pour les informer qu'un repas savoureux se trouve à proximité. Les insectes qui pondent plus d'une couvée, pondent des couvées plus petites, contenant des œufs plus petits et moins viables, à mesure qu'ils vieillissent. La mortalité des œufs pondus sur le riz par la femelle du Foreur ponctué de graminées, *Chilo partellus*, est deux fois supérieure dans la seconde moitié de sa vie à celle des œufs pondus au début de sa vie reproductive. En outre, les larves qui éclosent de ces œufs tardifs ont beaucoup moins de chances de survivre jusqu'à l'âge adulte que leurs frères et sœurs plus âgés.

À la fin des années 1970, il était généralement admis que la stratégie optimale de ponte chez les insectes herbivores était

liée, d'une part, au nombre d'œufs restant dans leurs ovaires et, d'autre part, à la probabilité de rencontrer une plante hôte appropriée sur laquelle pondre leurs œufs. En général, les Lépidoptères adultes sont capables de se « rappeler » quels hôtes sont convenables pour leur ponte, en modifiant leur conception de la bonne qualité d'un hôte en fonction des plantes hôtes rencontrées précédemment et du nombre d'œufs restant dans leur appareil reproducteur. Leur degré d'activité varie en fonction de l'adéquation de la dernière plante hôte rencontrée, mais il est tempéré par la durée de la recherche. Plus l'horloge biologique de la reproduction avance, plus la probabilité qu'une femelle accepte un hôte moins approprié pour pondre augmente.

De même, nous savons que les Lépidoptères adultes, tels que le papillon monarque (*Danaus plexippus*), sont capables de retenir les informations acquises sur les ressources alimentaires qui leur conviennent, par exemple les fleurs susceptibles de leur fournir un maximum de nectar. Cette capacité n'est pas seulement à court terme : le papillon colibri (*Macroglossum stellatarum*) est capable de se souvenir de ses préférences florales même après la période de dormance hivernale.

LA SÉLECTION SEXUELLE ET L'ACCOUPEMENT

À moins d'être parthénogénétiques – ce qui est le cas de beaucoup d'entre eux – les insectes sont sexuellement dimorphiques, les mâles et les femelles de la plupart d'entre eux ayant une apparence différente. Les insectes ont adopté un certain nombre de stratégies différentes pour localiser les partenaires, allant du recours aux phéromones sexuelles à l'essaimage massif et aux cadeaux nuptiaux, parmi lesquelles nous pouvons inclure l'utilisation d'un spermatophore, l'enveloppe produite dans le corps du mâle et contenant les spermatozoïdes qui sont transférés pendant la copulation.

En théorie, les insectes femelles devraient choisir les mâles qui apporteront la meilleure forme physique à leur progéniture. On pourrait donc s'attendre à ce que les insectes mâles évoluent pour afficher des caractéristiques sexuelles secondaires toujours plus extrêmes afin de satisfaire les attentes de leurs partenaires potentielles. Bien que nous puissions observer certains signes de cette évolution, par exemple les diospsides (« mouches aux yeux pédonculés » des anglais), de nombreux insectes présentent au contraire une grande variation dans leurs caractéristiques sexuelles secondaires, certains individus mâles investissant moins dans l'exhibition que d'autres, tout en s'accouplant avec succès.

PHÉROMONES

Les phéromones sont des substances sémiocimiques émises par un organisme et qui provoquent des réponses comportementales chez un autre organisme. Les phéromones sexuelles sont largement utilisées par les insectes : chez certaines espèces, les femelles les produisent pour attirer les mâles, tandis que chez d'autres, les mâles s'en servent pour attirer les femelles. Les phéromones sexuelles sont généralement très spécifiques aux espèces, bien que chez certaines espèces étroitement apparentées, la structure des phéromones soit identique, mais les concentrations auxquelles elles attirent leurs destinataires respectifs diffèrent. Les insectes sont capables de détecter les phéromones à une distance considérable : certains papillons de nuit peuvent répondre aux phéromones sexuelles jusqu'à 50 km de distance. Les mélanges très spécifiques de phéromones produits par les insectes garantissent que les bons partenaires se trouvent rapidement et efficacement, ce qui augmente les chances de trouver un partenaire même lorsque la densité de population est faible. L'inconvénient pour certains de

ces insectes qui utilisent des phéromones pour attirer leurs partenaires est que les chimistes ont réussi à les synthétiser et que beaucoup sont maintenant utilisées comme méthode de lutte contre les ravageurs en attirant les mâles dans des pièges appâtés avec des phéromones.

ESSAIMS D'ACCOUPEMENT, LEKS, PARADES SEXUELLES, COMBATS DE MÂLES

De nombreux insectes mâles trouvent des partenaires en se regroupant pour former des essaims (appelés leks), souvent de grande taille, qui attirent les femelles et fournissent une occasion de compétition sexuelle, car les femelles, en théorie, entrent dans l'essaim et choisissent les mâles les plus robustes et les plus actifs. Ce type de comportement est appelé lekking. Les Éphémères (Ephemeroptera) sont réputées pour la taille et la prévisibilité de leurs essaims temporaires mais spectaculaires. Les fourmis, les abeilles mellifères, certains coléoptères comme les hannetons et de nombreuses espèces de diptères, tels les bibionidés (mouches de Saint-Marc, appelées insectes d'amour aux États-Unis), les moustiques et les moucheron forment tous des essaims reproducteurs. Les moucheron ont tendance à pulluler les soirs de chaleur, souvent au sommet d'une petite colline ou même au-dessus d'une tête humaine. Au sein des leks mâles, la théorie veut que les gros insectes soient avantagés par rapport aux petits membres de la même espèce à bien des égards, y compris en matière de compétition sexuelle. Ce n'est pas toujours le cas : chez *Chaoborus flavicans* (« moucheron fantôme » des anglais), tandis que les grands mâles forment le lek, de nombreux petits mâles se reposent sur la végétation et s'accouplent avec les femelles qui ne sont pas encore entrées dans l'essaim. Chez quelques espèces, dont *Empis borealis* (Empididés ou « mouches dansantes » des

anglais) est un bon exemple, les femelles forment un essaim dans lequel un seul mâle entre, porteur d'un cadeau nuptial avec lequel il incite une femelle à quitter ses congénères et à le rejoindre dans un vol nuptial.

Un autre groupe de mouches, les Diopsidae, ont les yeux placés au bout d'un long pédoncule qui donne l'impression qu'elles portent des cornes. Cette adaptation bizarre a deux fonctions : l'attraction pour l'accouplement – les femelles préfèrent les mâles dont les pédoncules oculaires sont les plus longs – et la compétition entre les mâles. Les mâles se font face et comparent la longueur relative de leurs yeux. Dans certains cas, ils écartent leurs pattes avant pour renforcer le message, la version insecte de la position de force. Si les envergures des yeux sont proches, un combat s'ensuit, le vainqueur s'empare du territoire et gagne une compagne favorablement impressionnée.

Des modifications similaires et démesurées des parties du corps peuvent être observées chez les Cerfs-volants mâles (Lucanidae). Les mâles ont des mandibules modifiées qui ressemblent aux bois des cerfs, d'où leur nom commun. Pendant la saison des amours, ils utilisent leurs « bois » pour lutter contre d'autres mâles, s'agrippant les uns aux autres et utilisant leurs bois pour se renverser et se jeter au sol. Ces combats durent souvent longtemps et, comme chez les cerfs, peuvent entraîner des blessures physiques pour le perdant.

Les Lépidoptères, en particulier les papillons de jour, adoptent une stratégie appelée sommitisme (« hill topping » en anglais) : les mâles du Machaon (*Papilio machaon*), par exemple, se regroupent au sommet des collines et attendent que les femelles volent vers eux. Ces sites sommitaux sont utilisés année après année et sont fréquemment visités par les entomologistes « avertis ». Les papillons peuvent également être très territoriaux, certains perchés, d'autres en patrouille.

Se percher représente ainsi une tactique d'attente immobile. Les mâles gardent un territoire, parfois aussi grand que 20 m², sur lequel ils se posent dans une position appropriée, généralement en hauteur, d'où ils émergent pour examiner ce qui passe ou pour chasser un mâle concurrent, soit encore pour tenter de s'accoupler avec une femelle réceptive. Les mâles patrouilleurs, quant à eux, parcourent le territoire à la recherche de femelles réceptives avec lesquelles s'accoupler. Les mâles du Grand porte-queue violet d'Amérique du Nord *Atlides halesus* (*Great Purple Hairstreak* en anglais) se perchent au sommet des arbres en attendant les femelles réceptives, mais s'envolent de leur perchoir pour repousser d'autres mâles qui s'aventurent sur leur territoire, recourant parfois à des affrontements physiques ainsi qu'à des démonstrations de vol. Le papillon Cuivré écarlate (*Lycaena hippothoe*) est à la fois un percheur et un patrouilleur. Le Tircis (*Pararge aegeria*) vole dans les bois partiellement ombragés avec des taches de soleil. Les mâles, qui sont très agressifs, se reposent souvent en étalant leurs ailes dans une petite tache de soleil mais les redressent pour dissuader les intrus ; ils tentent même de chasser les humains de leurs clairières.

CADEAUX NUPTIAUX ET SPERMATOPHORES

Comme certaines araignées, plusieurs mâles d'insectes utilisent des cadeaux nuptiaux pour persuader leurs partenaires de transmettre leurs gènes. Le cadeau nuptial le plus connu est probablement celui que l'on trouve chez quelques espèces de mante religieuse. Le mâle risque sa vie en fécondant la partenaire qu'il a choisie, surtout si elle a faim. La mort pendant la copulation n'est pas l'issue la plus favorable pour le mâle : s'accoupler avec plus d'une femelle lui donne une meilleure chance de répandre ses gènes, bien que les mantides femelles qui mangent leur partenaire de

copulation puissent pondre jusqu'à 30 % d'œufs de plus que celles qui laissent le mâle partir intact. Les mouches-scorpions mâles (Panorpidae) disposent de toute une panoplie de tactiques pour attirer leurs partenaires. Ils utilisent des phéromones pour attirer des partenaires potentielles, mais certaines espèces renforcent ce processus par des cadeaux nuptiaux : le mâle donne à la femelle de la nourriture, qu'elle mange pendant la copulation. Il peut s'agir d'un dépôt salivaire provenant de glandes salivaires spécialement élargies ou d'un insecte mort. Le mâle attend l'arrivée d'une femelle et copule pendant qu'elle est occupée à manger. Certains mâles se passent à la fois du cadeau et des phéromones et utilisent leur pince abdominale pour forcer la femelle à copuler avec eux ; et chez d'autres espèces encore, les mâles imitent les femelles et volent le cadeau d'un autre mâle qu'ils utilisent ensuite à leur propre avantage.

Le spermatophore est peut-être un cadeau nuptial plus intime. Il s'agit probablement d'une adaptation à la vie sur la terre ferme, car les ancêtres aquatiques des insectes se contentaient peut-être de libérer le sperme dans l'eau ; une fois sur terre, il fallait empêcher le sperme de se dessécher avant d'atteindre la femelle, surtout chez les insectes où le mâle n'introduit pas le sperme directement dans le corps de la femelle. Chez certains orthoptères, les mâles produisent à la fois un spermatophore et un cadeau nuptial (pour empêcher la femelle de manger le spermatophore avant que les spermatozoïdes ne l'aient pénétrée).

Chez le papillon monarque, plus le spermatophore est gros, plus le délai avant un nouvel accouplement est long, ce qui constitue un avantage pour le premier mâle arrivé sur les lieux ; toutefois, les femelles qui s'accouplent plus d'une fois pondent plus d'œufs que celles qui ne s'accouplent qu'une seule fois. Cela coûte-t-il quelque chose aux mâles

d'être si généreux ? Chez certaines espèces de papillons (par exemple *Tatochila mercedis sterodice*), leur durée de vie s'en trouve réduite, tandis que chez d'autres, comme le Tircis, il n'y a aucun effet sur la durée de vie. Le spermatophore des lépidoptères est une adaptation liée au fait que chez de nombreux insectes, le dernier mâle qui s'accouple a plus de chances de fertiliser tous les œufs. Empêcher la femelle qui s'est déjà accouplée de s'accoupler à nouveau, en bloquant son appareil reproducteur avec un bouchon est donc un investissement rentable. D'autres ordres d'insectes adoptent des tactiques similaires. Chez le grillon *Gryllodes supplicans*, le mâle attache une grande masse gélatineuse (spermatophylax) au paquet de sperme plus petit (contenu dans une ampoule). Chez cette espèce comme chez d'autres grillons, le spermatophore reste attaché à l'extérieur du corps et la femelle le mange. Cette fixation augmente les chances que les spermatozoïdes fécondent la femelle, car plus le spermatophore est gros, plus il lui faut de temps pour atteindre le paquet de spermatozoïdes.

Il est clair que les insectes disposent de divers moyens pour transmettre leurs gènes, mais pour y parvenir, ils doivent également être capables de se déplacer vers de nouveaux habitats et de développer les adaptations nécessaires pour les exploiter. Le chapitre 3 explore les moyens par lesquels les insectes ont relevé ce défi.

3

L'envol

L'aile d'insecte est une structure remarquable. En dehors des vertébrés, les insectes sont les seuls animaux qui utilisent des ailes battantes pour se déplacer. Les insectes ailés représentent 69 % de toutes les espèces animales. Les insectes sont uniques parmi les invertébrés, car ils ont développé la capacité de voler, bien que cette caractéristique ait été perdue chez de nombreuses espèces et certains ordres. Contrairement à ceux des autres animaux, les muscles des ailes des insectes peuvent se contracter plusieurs fois pour chaque impulsion nerveuse, ce qui permet aux ailes de battre plus vite qu'il ne serait possible autrement. Les muscles sont attachés longitudinalement et verticalement à travers le thorax à l'exosquelette, et non directement à la base des ailes ; cette méthode est plus efficace et permet davantage de connexions musculaires. Les libellules possèdent de petits muscles de vol accessoires supplémentaires qui contrôlent la rotation de l'aile, tandis que les plus grands muscles, qui, chez d'autres insectes, sont utilisés à la fois pour la puissance et la rotation de l'aile, ne sont utilisés que pour la puissance de vol.

Les insectes ailés les plus anciens, les Paléoptères, ne sont aujourd'hui représentés que par les Odonates et les Éphéméroptères ; ils diffèrent des autres insectes ailés en ce qu'ils

sont incapables de replier leurs ailes sur l'abdomen. Les Polynéoptères (chapitre 1, Figure 6), apparus vers 350 millions d'années, sont, comme les autres groupes d'insectes plus récents, capables de replier leurs ailes sur leur abdomen. On pense que cette modification a évolué pour protéger leurs ailes délicates des dommages qu'elles pourraient subir lors de leurs déplacements dans la végétation ou dans des espaces confinés. Chez de nombreux groupes d'insectes, les ailes antérieures sont beaucoup plus épaisses que les ailes postérieures et servent de protection. Les formes les plus extrêmes de ce phénomène sont observées chez les Holométaboles, en particulier chez les Coléoptères, où les ailes antérieures sont fortement sclérotisées pour constituer des enveloppes protectrices (élytres) et ne sont plus utilisées pour le vol. Sur la base de leur structure alaire, certains membres des Polynéoptères étaient initialement placés dans le super ordre des Orthoptera. Les progrès de la biologie moléculaire ont toutefois montré que cette classification n'était pas valable, bien que les sauterelles, les grillons, les phasmes et les phyllies soient toujours considérés comme des membres des Orthoptera.

ORIGINE DU VOL DES INSECTES

Les insectes sont les seuls animaux volants qui n'ont pas sacrifié une paire de pattes pour bénéficier de l'avantage de la vie dans les airs. Ils ont été les premiers animaux à apprendre à voler, il y a au moins 300 millions d'années. Le premier fossile d'insecte ailé « pleinement développé » remonte à 318 millions d'années, à la fin de la Période Carbonifère. Comprendre comment les ailes des insectes ont évolué a occupé l'esprit des entomologistes pendant de nombreuses années, et a été rendu plus difficile par l'absence de ce que David Alexander, l'expert mondial du vol

animal, appelle des « fossiles informatifs ». Deux grandes théories, remontant à la fin du 19^e siècle, ont dominé le domaine pendant plus de cent ans : la théorie des branchies et celle du lobe paranotal.

La théorie des branchies postule que les ailes ont évolué à partir des branchies des larves d'insectes aquatiques. Les larves d'insectes aquatiques modernes, comme les éphémères, ont des branchies externes mobiles sur l'abdomen, avec des trachées ramifiées, qui ressemblent beaucoup aux ailes et à leurs nervures ; cette théorie est contredite par le fait que les branchies se trouvent sur l'abdomen, alors que les ailes des insectes naissent du thorax. Les partisans de la théorie des branchies suggèrent que les formes ancestrales avaient également des branchies sur le thorax, bien que cela n'explique pas pourquoi les formes modernes les ont perdues. Certains insectes modernes utilisent leurs branchies abdominales pour se déplacer, ce qui soutient la théorie selon laquelle les branchies thoraciques « perdues » étaient les précurseurs des ailes. Mais cet argument est contredit par le fait que le système respiratoire trachéen des insectes a évolué sur terre et que l'étude des fossiles montre que les premiers insectes étaient terrestres avec un système trachéen complètement développé. De plus, les insectes d'eau douce ne sont pas apparus avant le Trias, soit 100 millions d'années après l'apparition des premiers insectes terrestres.

La théorie du lobe paranotal propose que les ailes soient dérivées de plaques plates qui ont évolué à partir du sommet du thorax, servant peut-être à l'origine de protection latérale, de camouflage ou d'ancrage supplémentaire pour les pattes. Au fur et à mesure qu'elles augmentaient en taille, elles ont été utilisées pour le vol à voile ou le parachutisme, et sont finalement devenues suffisamment flexibles pour pouvoir

être utilisées comme dispositif de direction. Pour que cela fonctionne, il fallait une articulation, qui à son tour nécessitait des muscles. Lorsque les proto-ailes sont devenues plus grandes et ont fourni plus de portance, ce qui était au départ de faibles mouvements de direction a évolué vers un vol motorisé. Cette théorie, qui a dominé dans les manuels scolaires, est contrecarrée par le fait qu'elle exige une évolution à partir de zéro plutôt qu'une sélection à partir d'une structure existante.

UNE « IGNORANCE BORNÉE »

Frustrés par le manque de preuves fossiles, certains entomologistes ont décidé d'aborder le problème sous un autre angle. Dans une étude publiée en 1994 et qui a eu de fortes répercussions, Joel Kingsolver et sa collègue Mimi Koehl ont inventé l'expression « ignorance bornée ». Il s'agit essentiellement de l'utilisation d'expériences et de modèles pour déterminer ce qui est possible physiquement sans savoir à quoi ressemble la structure réelle. Ils ont réalisé des modèles physiques basés sur des reconstitutions d'insectes fossiles et ont proposé une autre hypothèse : les ailes sont nées de structures thoraciques impliquées dans le maintien de la température interne centrale (thermorégulation). Lorsqu'elles sont délogées de leur lieu de repos sur un arbre, les fourmis sans ailes et d'autres insectes arboricoles non ailés sont capables de revenir sur l'arbre plus souvent que sur le sol, bien qu'ils ne possèdent pas d'appareil de vol spécialisé. Cette « descente aérienne dirigée », comme on l'a appelée, s'avère extrêmement courante chez les arthropodes non ailés ; les araignées, les machilides, les lépismes, les fourmis arboricoles et les nymphes non ailées de plusieurs espèces d'insectes le font tous à des degrés divers. À la lumière de

ces éléments, Robert Dudley et Steve Yanoviak ont proposé la voie suivante pour l'évolution du vol :

Vivre sur un lieu élevé, tel qu'un arbre → Être capable de sauter ou de tomber de manière contrôlée → Avoir la capacité de se retourner vers l'avant et/ou d'atterrir de manière contrôlée → Développer la capacité de sauter en parachute → Poursuivre le développement de la descente aérienne dirigée – structures corporelles basées sur la portance et la traînée pour permettre des angles de plané abrupts → Structures corporelles permettant le vol plané (principalement basées sur la portance, angles de plané peu élevés) → Structures alaires reconnaissables permettant des manœuvres aériennes sophistiquées → Vol à battement d'ailes.

Jusqu'à ce que des preuves fossiles concrètes soient trouvées, cette séquence d'événements semble être la voie la plus probable vers l'évolution du vol chez les insectes. Un grand nombre d'espèces ont maintenant perdu la capacité de voler, ce qui peut sembler étrange étant donné que le succès des insectes est attribué justement à cette capacité. Deux contemporains de Charles Darwin, Charles Lyell et Vernon Wollaston, ont tous deux remarqué qu'un peu plus d'un tiers (36 %) des coléoptères indigènes de l'île de Madère étaient incapables de voler. Darwin, qui était fasciné par les coléoptères depuis l'époque où il était étudiant, a émis l'hypothèse que sur les îles, la sélection naturelle favorisait les coléoptères plus petits et moins aptes au vol, car les coléoptères plus gros et dotés de plus grandes ailes avaient plus de chances d'être emportés par la mer et de se noyer. Leurs gènes, contrairement à ceux des coléoptères vivant sur le continent, où la capacité de voler leur confère un avantage sur les individus incapables de voler pour trouver de la nourriture et des partenaires, seraient alors perdus pour la

population insulaire. Bien que cette idée soit séduisante, elle n'est pas nécessairement absolument correcte.

Près de cent ans plus tard, l'entomologiste américain Philip Darlington, spécialiste des carabes, a remarqué que de nombreux coléoptères incapables de voler à Madère étaient des carabes, une famille bien connue pour sa forte proportion d'espèces sans ailes. Les carabes, dont beaucoup sont des prédateurs voraces, ont développé trois modes de vie différents : ceux qui vivent presque exclusivement sur le sol (géophiles), ceux qui fréquentent les rives des cours d'eau (hydrophiles) et ceux qui vivent dans les arbres (arboricoles). Les géophiles, qui vivent et se nourrissent au sol et ont rarement besoin de voler, sont devenus, au fil des millions d'années, des machines à tuer à longues jambes, aux ailes courtes et aux mâchoires puissantes. Une grande partie des coléoptères vivant à Madère sont des carabes géophiles, de sorte que Darwin n'avait que partiellement raison en faisant l'hypothèse que la sélection naturelle à Madère avait abouti à autant de coléoptères incapables de voler. Il avait, bien sûr, entièrement raison d'attribuer à la sélection naturelle la présence d'un si grand nombre de coléoptères incapables de voler.

L'URGENCE DE MIGRER

Nous entendons souvent parler des migrations remarquables de papillons tels que le Monarque et la Belle-Dame, dont les migrations annuelles multigénérationnelles s'étendent sur des milliers de kilomètres, circulant vers le nord et vers le sud, au gré des saisons, suivant les changements de leurs ressources alimentaires qui suivent un schéma prévisible lié au climat, avec des poussées printanières et des déclin estivaux. De même, les invasions de criquets et de légionnaires qui se répandent dans de grandes parties de

l'Afrique et dévastent les cultures reflètent l'accumulation de populations à reproduction rapide à la recherche de nouvelles ressources alimentaires. Les déplacements sur de longues distances ne sont toutefois pas limités aux grands insectes. On pense souvent à tort que les petits insectes, comme les pucerons, ne sont rien de plus que du plancton aérien ; ce n'est pas toujours le cas. En 1924, Charles Elton, considéré comme le fondateur de l'écologie animale moderne, lors d'une expédition sur l'île glacée de Nordaustlandet, la deuxième plus grande île du groupe Spitsbergen, a rapporté avoir trouvé un grand nombre de Pucerons noirs de l'épicéa (*Cinara piceae*), dont beaucoup étaient encore vivants. Elton a suggéré que les pucerons provenaient de la péninsule de Kola, située à quelque 1 300 km, et qu'ils étaient transportés par de forts vents du sud et du sud-est. Il a estimé qu'ils auraient fait le voyage en douze à vingt-quatre heures. Ce phénomène a été considéré comme un exemple de migration totalement passive et a été utilisé comme l'un des nombreux exemples de plancton aérien. Ce n'est probablement pas donner aux pucerons le crédit de leur capacité à voler activement sur de longues distances. Dans les années 1960, Roy Taylor et ses collègues de Rothamsted Research, au Royaume-Uni, ont échantillonné des pucerons à 610 m du sol à l'aide d'avions et ont conclu que, même si les pucerons utilisaient des courants d'air, ils volaient plutôt qu'ils ne flottaient, et qu'ils descendaient au sol le soir pour se reposer pour la nuit.

Les pucerons sont remarquables pour une autre facette de leurs capacités migratoires. Les ovarioles des pucerons varient en nombre non seulement entre les espèces mais aussi au sein d'une même espèce. Ce qui est encore plus remarquable, c'est que la progéniture d'une même mère clonée – et n'oubliez pas que ce sont également des clones – possède aussi un nombre variable d'ovarioles. Chez les formes ailées (alates migantes) de *Rhopalosiphum padi*, produites

sur les plantes hôtes secondaires, le nombre d'ovarioles peut aller de quatre à dix. Ce nombre variable d'ovarioles est assez courant chez les formes migrantes des pucerons qui passent une grande partie de leur cycle de vie sur des plantes hôtes éphémères. Alors pourquoi tant d'espèces de pucerons ont-elles un nombre variable d'ovarioles chez les formes ailées ?

En 1970, Michael Shaw a montré qu'il semblait y avoir trois types de formes ailées chez le Puceron noir de la fève (*Aphis fabae*) : les migrantes qui volent avant de déposer leurs larves, les volantes qui déposent quelques larves avant de s'envoler, et les non volantes qui restent et se reproduisent sur leur plante hôte. Il a émis l'hypothèse qu'il s'agissait d'une adaptation en réponse à la qualité de l'hôte : plus la plante était en mauvais état, plus la forme migrante était susceptible d'être produite. Bien des années plus tard, Keith Walters et Tony Dixon de l'Université d'East Anglia, au Royaume-Uni, ont montré qu'il existait une relation très forte entre l'investissement reproductif (nombre d'ovarioles) et la volonté et la capacité de vol. Plus un puceron a d'ovarioles, moins il est susceptible de décoller et de voler, et les pucerons avec plus d'ovarioles ne peuvent pas voler aussi longtemps ou aussi loin que ceux qui en ont moins. En d'autres termes, il y a un compromis entre fécondité et migration. La migration des pucerons sur de longues distances est très coûteuse, puisque moins de 0,3 % d'entre eux survivent. Il est donc logique que les membres de votre clone fassent des sauts à courte distance (appelés vols « triviaux ») vers des plantes voisines qui pourraient être aussi mauvaises que celle qu'ils ont laissée derrière eux et à portée de main des ennemis naturels mais avec une plus grande chance de survie et de reproduction, par rapport aux vols migratoires à longue distance, avec une probabilité réduite de trouver une plante hôte même si cette dernière pourrait être riche en nourriture et pauvre en ennemis naturels.

TROUVER LA BONNE NOURRITURE

Une partie déterminante de la vie d'un insecte consiste à trouver le bon endroit pour vivre et se nourrir. Les organismes vivants ont besoin d'azote pour se développer ; les tissus animaux ont la plus grande concentration de cet élément essentiel, mais tout le monde ne peut pas être un prédateur ; quelqu'un ou quelque chose doit se trouver au bas de la chaîne alimentaire. Les sources non animales sont plus abondantes et, malgré leur manque relatif d'azote, les insectes exploitent principalement ces sources non animales. C'est un moyen difficile de gagner sa vie, surtout si la source de nourriture est la sève des plantes, le phloème (principalement des sucres et un peu d'azote sous forme d'acides aminés) ou le tissu du xylème (principalement de l'eau et des minéraux).

La plupart des insectes sont herbivores (ou, pour risquer d'être pédant, ils sont ravageurs de plantes) et, comme les autres animaux herbivores, se nourrissent de la couche trophique inférieure. Outre les herbivores qui se nourrissent de plantes vivantes, il existe des détritivores, qui se nourrissent des restes de plantes et d'autres animaux, et des fongivores qui se nourrissent des champignons qui abondent dans nos écosystèmes. Peu d'entre eux sont des prédateurs, mais beaucoup sont parasites sous une forme ou une autre.

Dans les années 1960, les physiologistes Mark Scriber et Frank Slansky ont conçu un moyen de mesurer la qualité nutritionnelle des plantes hôtes pour les Lépidoptères, *le complexe d'efficacité nutritionnelle*, basé sur un certain nombre de mesures physiologiques. Trois de ces mesures étaient basées sur le taux de nutrition et de croissance – le taux de croissance relatif, le taux de consommation relatif et le taux métabolique relatif. Trois autres étaient basées sur des mesures évaluant la façon dont la nourriture ingérée était

convertie de la plante à l'insecte – la digestibilité relative de la nourriture, l'efficacité de conversion de la nourriture digérée et l'efficacité de conversion de la consommation. Par le biais de l'expérimentation et d'une revue de la littérature, ils ont calculé quel type de plante hôte était le plus approprié pour les Lépidoptères et, par déduction, pour les autres insectes herbivores masticateurs. Ils ont conclu que les plantes ligneuses, les arbres et les arbustes étaient les plantes hôtes les moins adaptées, tandis que les plantes herbacées (les phorbes – plantes herbacées à feuilles larges – en Amérique) étaient les plus adaptées du fait de la teneur en azote et en eau de leurs feuilles (70 % d'eau dans les feuilles et 8 % d'azote étant des valeurs optimales) et de leur dureté, celles des plantes ligneuses étant six fois plus résistantes que celles des plantes herbacées. On pourrait donc s'attendre à ce que les plantes herbacées accueillent beaucoup plus d'espèces d'insectes que les plantes ligneuses, mais c'est le contraire que l'on observe dans la nature. En règle générale, les arbres abritent une plus grande diversité d'insectes que les plantes herbacées. Compte tenu de la mauvaise qualité de la nourriture offerte par les arbres, pourquoi en est-il ainsi ? La réponse réside dans la disponibilité de la niche et de la visibilité de l'arbre. Les arbres sont grands et faciles à trouver, et leur taille et leur architecture complexe offrent aux insectes un large éventail de niches pour se nourrir et vivre.

Se nourrir sur des plantes nécessite des adaptations spécialisées, tant au niveau de l'appareil buccal que des voies métaboliques. Les insectes qui se nourrissent de feuilles, de fruits et des autres éléments solides de leurs plantes hôtes ont des pièces buccales qui mâchent et mordent ; ceux qui se nourrissent du xylème et des vaisseaux du phloème ont des pièces buccales qui percent et qui sucent. Les insectes équipés de pièces buccales mordantes et masticatrices doivent également être préparés à faire face à des tissus de différentes

duretés/résistances. Les feuilles ne sont pas toutes aussi tendres (Tableau 4). Certains tissus végétaux, comme l'écorce et le bois de cœur, sont incroyablement résistants, et de nombreux insectes qui se nourrissent de tissus résistants ont incorporé des ions métalliques dans leurs mandibules. Les tissus végétaux n'ont pas non plus la même valeur nutritive tout au long de l'année ou de la durée de vie de la plante. Au printemps, les plantes pérennes commencent à pousser et à transférer l'azote stocké à l'intérieur de la plante vers les points de croissance ; les plantes annuelles émergent de leurs graines, molles, vulnérables et riches en azote, avec une forte teneur en eau. Il s'agit d'un fourrage idéal pour les insectes, comme de nombreux jardiniers l'ont appris à leurs dépens. Cette phase de croissance est également extrêmement précieuse pour les plantes ; elles ont besoin de passer ce stade vulnérable le plus rapidement possible sans perdre trop d'elles-mêmes sous les dents de leurs ennemis vertébrés et invertébrés. D'autres insectes ont évité le problème de l'alimentation sur des feuilles coriaces en émergeant au moment où leurs plantes hôtes débourent ou sortent de leurs graines. De nombreuses plantes investissent donc dans des défenses biochimiques à ce stade vulnérable de leur développement ; les jeunes feuilles des cerisiers, bien que tendres et pleines d'azote, sont également pleines de composés cyanogènes.

Tableau 4 ▶ Dureté relative des plantes.

Type de plante	Dureté relative
Plantes herbacées	1,0
Plantes ligneuses – nouvelles feuilles	1,7
Herbes des régions tempérées	3,1
Herbes des régions tropicales	6,2
Plantes ligneuses – feuilles matures	6,3

Cependant, la production de substances chimiques défensives est coûteuse sur le plan métabolique pour les plantes et, à mesure que les feuilles vieillissent, deviennent plus résistantes et moins succulentes, et que la plante a produit et donné des fruits, la nécessité de défendre les feuilles chimiquement diminue.

Nous voyons donc des insectes qui sont devenus non seulement des spécialistes de l'hôte mais aussi des spécialistes des saisons – des insectes qui exploitent les tissus mous, hautement nutritifs mais bien défendus des jeunes plantes, les mangeurs de jeune pousses, comme les larves de la Chémato-bie hiémale (*Operophtera brumata*) ; ceux qui se nourrissent du feuillage d'été, moins nourrissant, plus résistant mais moins bien défendu chimiquement ; et ceux qui exploitent le feuillage d'automne, plus nourrissant mais peut-être plus éphémère, les *mangeurs de vieilles feuilles*. Cela nous amène aux concepts de généralistes et de spécialistes. Nous pouvons classer les espèces d'insectes selon un gradient, allant des spécialistes extrêmes, ceux qui ne se nourrissent que d'une seule espèce de plante hôte, aux généralistes extrêmes, les polyphages, qui se nourrissent d'un éventail disparate de familles de plantes. Le Puceron vert du pêcher et de la pomme de terre (*Myzus persicae*) est souvent cité comme l'un des insectes les plus polyphages de la planète, se nourrissant de toute une série de plantes, des arbres aux légumes. Entre ces deux extrêmes, on trouve les insectes oligophages, qui sont capables de se nourrir sur un groupe de plantes apparentées, du même genre ou de la même famille, en fonction de leur niveau d'oligophagie.

Bien qu'il existe une école de pensée qui affirme que tous les insectes sont des spécialistes, supposons pour l'instant qu'il existe des spécialistes *et* des généralistes. La première question est de savoir pourquoi ? Quels avantages y a-t-il à

adopter chacune de ces stratégies ? Être spécialiste signifie être très bien adapté à une plante hôte particulière, à la fois en termes de saison (phénologie), c'est-à-dire être présent à la même période de l'année que la partie la plus nutritive de la plante, mais aussi être capable de détoxifier la chimie de la plante hôte que celle-ci utilise pour se défendre contre ses prédateurs. Par exemple, les crucifères comme le chou sont riches en sinigrine (huiles de moutarde) qui constitue une défense puissante contre de nombreux insectes. Les spécialistes du chou, comme les larves de la Teigne des crucifères (*Plutella xylostella*) ou le papillon de la Piéride de la rave (*Pieris rapae*), possèdent une série d'enzymes digestives capables de détoxifier ces défenses. Comme la chimie défensive des plantes, un système de détoxification sophistiqué est métaboliquement coûteux. Si un insecte a investi dans un ensemble particulier d'enzymes de détoxification, il doit sacrifier des défenses plus généralistes, de sorte qu'il se débrouillera très bien face à une plante de chou mais mourra de faim si aucun chou n'est disponible. Étant donné que certains insectes sont des spécialistes de plantes beaucoup plus rares que les choux, le fait de pouvoir trouver la plante hôte est d'une grande importance. Si, en revanche, l'insecte est un généraliste, il dispose d'une trousse à outils polyvalente composée de différentes enzymes intestinales pour la détoxification ; elle fonctionne assez bien contre certaines substances chimiques végétales, moins bien contre d'autres métabolites, mais en général, il peut se nourrir sur toute une série de plantes hôtes. Cependant, s'il se retrouve sur une plante de chou sur laquelle se nourrit un spécialiste du chou, il sera perdant. C'est ce que montrent bien les études menées sur trois espèces de Lépidoptères : la Piéride de la rave, le Papillon du céleri (*Papilio polyxenes*), spécialiste du panais, et le Légionnaire du Sud (*Spodoptera eridania*), un généraliste qui se nourrit d'un large éventail de plantes hôtes. Lorsqu'il

était nourri avec des crucifères auxquels on avait ajouté de la sinigrine, la Piéride de la rave a grandi et s'est développée sans effets néfastes, même lorsque les niveaux de sinigrine étaient trois fois plus élevés que ce qu'elle aurait rencontré dans la nature. Au fil du temps, les réponses des insectes herbivores spécialisés et les défenses de leurs plantes hôtes évoluent, un exemple de ce que l'on appelle communément *la course aux armements coévolutive*.

Les plantes peuvent également tenter de combattre leurs herbivores en les évitant dans l'espace et dans le temps. Face à un insecte qui se nourrit de jeunes pousses, une plante qui passe par ce stade tendre vulnérable avant l'émergence ou l'arrivée de l'insecte est nettement avantagée. Malgré leur étroite association, il semble que les insectes herbivores et leurs plantes hôtes n'utilisent pas exactement les mêmes indices environnementaux pour décider du moment où ils débourent ou sortent de leur période d'hivernation.

Cela peut avoir des effets désastreux, comme dans le cas de la Chématobie hiémale, qui a une niche ou fenêtre phénologique très étroite avec le feuillage du chêne (cf. Figure 10). Une éclosion trop précoce et le chêne est encore en dormance, une éclosion trop tardive et les feuilles sont trop dures pour que les jeunes chenilles puissent les utiliser efficacement, si bien que beaucoup d'entre elles meurent avant d'avoir terminé leur développement, tandis que celles qui survivent sont plus petites et moins fécondes à l'âge adulte que les années où le débourrement des bourgeons et l'éclosion des œufs de la chématobie coïncident.

Qu'elle soit spécialiste ou généraliste, la larve d'un insecte devient au cours de sa croissance de plus en plus tolérante et mieux à même de lutter contre les défenses chimiques et physiques qu'une plante peut lui opposer. Des mandibules plus grandes permettent aux chenilles plus âgées de ronger

une cuticule plus épaisse que les chenilles nouvelles-nées, et leurs systèmes de détoxification se développent au cours des mues successives. Même un insecte spécialisé peut terminer son développement sur une plante « non-hôte » s'il est proche de sa dernière mue.

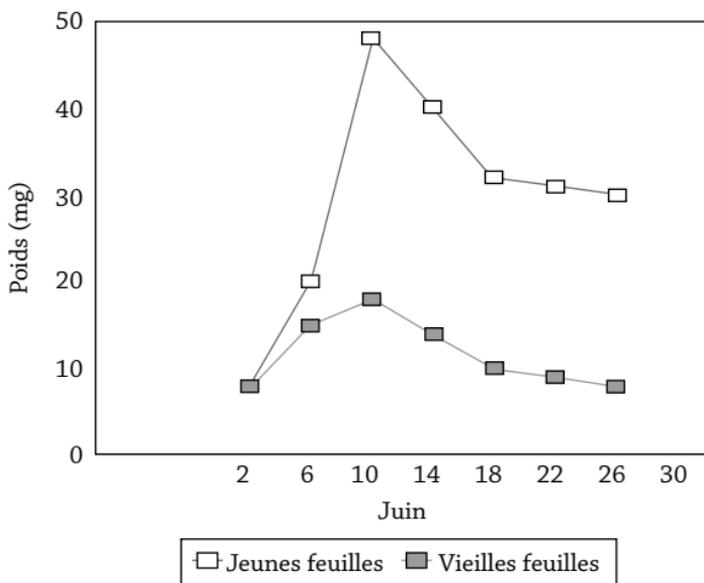


Fig. 10 La coïncidence phénologique illustrée par la Chématobie hiémale, *Operophtera brumata*. Les papillons qui éclosent trop tôt n'auront pas assez de nourriture lorsque le chêne est en dormance, mais ceux qui éclosent trop tard devront se nourrir de feuilles coriaces.

L'interdépendance des insectes herbivores et de leurs plantes hôtes se retrouve dans leurs interactions avec leurs frères et sœurs et leurs congénères, un aspect qui sera analysé et exploré au chapitre 4.

4

Vivre ensemble

La forme la plus élémentaire d'association d'insectes est illustrée par les agrégations que certaines espèces d'insectes forment pendant certaines parties de leur cycle de vie. De nombreuses coccinelles, par exemple, se regroupent dans des endroits abrités pendant l'hiver, recherchant activement les fissures de l'écorce, le côté gauche des poteaux de clôture, l'espace sous les rebords de fenêtre et les cadres des fenêtres à guillotine. Ces groupes ne sont pas vraiment sociaux car ils sont souvent constitués d'un mélange d'espèces différentes qui se sont rassemblées en réponse à un changement de comportement, provoqué par un stimulus tactile positif (thigmotactisme). D'autres agrégations d'insectes qui ne sont pas de véritables formes de « socialité » sont observées chez certains hémiptères, où le fait de se nourrir en groupe accentue leur caractère peu appétissant en amplifiant leur coloration rouge et noire d'avertissement ; l'alimentation coloniale par les clones de pucerons où le fait de faire partie d'un troupeau est bénéfique ; le comportement de perchage hivernal de certains papillons, le plus célèbre étant celui du Monarque ; les agrégations alimentaires observées chez certains scolytes et, de la même façon, les chenilles processionnaires qui se nourrissent en grandes agrégations dans des toiles de soie protectrices. Dans toutes ces associations lâches, toute

coordination est individuelle et, sauf peut-être dans le cas des pucerons, non altruiste. Ce sont donc des individus solitaires, mais qui, en raison de leur comportement, ont formé ce qui nous semble être une agrégation sociale.

Alors que la plupart des insectes ne se réunissent que pour s'accoupler, se nourrir ou passer l'hiver, certains insectes ont adopté une vie plus sociale. Les fourmis, les abeilles, les guêpes et les termites sont bien connus pour être des insectes sociaux. La plupart des gens connaissent l'organisation sociale complexe qui existe dans les ruches de l'Abeille mellifère (*Apis mellifera*). Ce qui est moins évident, c'est que, contrairement à la variation morphologique observée chez d'autres groupes d'insectes hautement sociaux tels que les fourmis et les termites qui ont des castes distinctes, les abeilles individuelles au sein d'une colonie peuvent paraître très semblables (c'est-à-dire qu'elles présentent peu de variation phénotypique, contrairement aux fourmis et aux termites) tout en ayant un comportement très différent (polyéthisme). Les Abeilles mellifères femelles peuvent être divisées en cinq castes – la reine (caste reproductrice) et quatre sous-castes basées sur l'âge parmi les ouvrières : caste de nettoyage des cellules, caste du nid à couvain, caste de stockage de la nourriture, caste des butineuses. Les abeilles ouvrières nouvellement apparues commencent leur vie en tant que nettoyeuses et soignantes ; en grandissant, elles s'éloignent du centre de la ruche et finissent par devenir des butineuses. Aucune des ouvrières ne passe brusquement d'une sous-caste à l'autre, mais certaines le font plus tôt que d'autres car le rythme de développement varie selon les individus. Certains rôles, tels que les croque-morts et les gardiens, sont remplis par une très faible proportion de la colonie, peut-être en raison de différences génétiques subtiles.

Chez un certain nombre d'espèces de fourmis et de termites, il existe des différences comportementales et

morphologiques très évidentes entre les castes, bien que de nombreuses espèces de fourmis présentent également une différenciation comportementale des castes similaire à celle de l'Abeille mellifère. Les termites et les fourmis ont trois castes principales : les reproducteurs (reines et rois), les ouvriers et les soldats. La première et la dernière castes ont des individus plus petites et plus grandes, appelées respectivement secondaires et primaires, et mineurs et majeurs, les soldats majeurs ayant des mâchoires très développées. Bien que les termites soient hautement sociaux, produisant souvent des termitières reconnaissables entre toutes (*cf.* Figure 11), et qu'on les appelle communément fourmis blanches, avec la même nomenclature de castes que les fourmis (*cf.* Figure 12), ce ne sont pas des Hyménoptères ; ils sont en effet – et cela peut en surprendre plus d'un – très proches des cafards. C'est en quelque sorte une justification pour le biologiste Lemuel Roscoe Cleveland, qui avait suggéré cette hypothèse dans les années 1930, mais qui avait été largement ignorée.



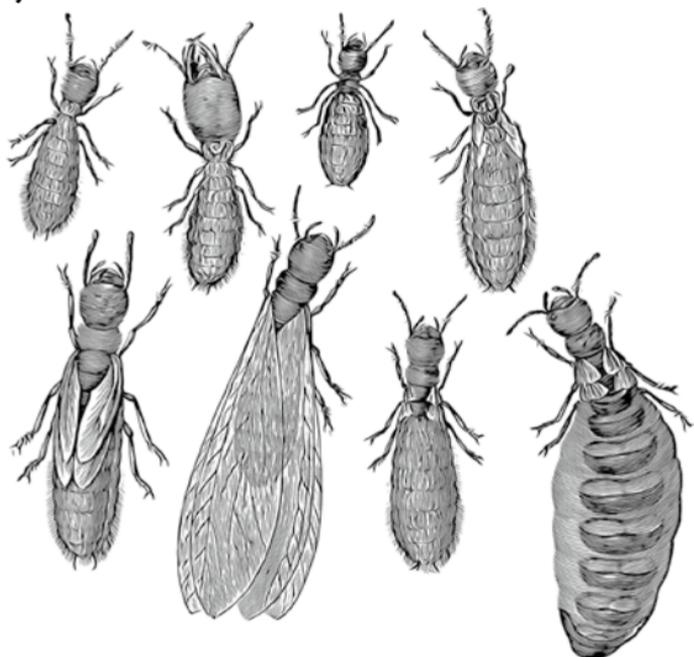
Fig. 11 ▶ Une termitière. Ces structures remarquables permettent à leurs habitants de vivre dans un environnement stable et relativement frais.

Les organismes sociaux doivent être capables de communiquer entre eux afin de maintenir la cohérence de la colonie. L'une des principales différences entre les fourmis, les abeilles et les termites est que les termites sont pour la plupart aveugles. Ainsi, alors que les fourmis et les abeilles sont capables de communiquer visuellement, la « danse frétilante » des abeilles étant un exemple bien documenté, la communication entre individus chez les termites se fait principalement par le toucher et des substances chimiques. Chez les termites, comme chez les abeilles et les fourmis, cette communication chimique fait intervenir des phéromones qui suscitent des réponses comportementales de la part des individus, notamment des pistes odorantes qui conduisent les individus chargés de l'approvisionnement de la source de nourriture au nid et d'autres substances chimiques qui leur permettent de reconnaître les individus de leur colonie et, bien sûr, de localiser les partenaires reproducteurs. Ces caractéristiques comportementales et morphologiques ont permis aux fourmis, aux abeilles et aux termites d'atteindre le sommet de la socialité chez les invertébrés.

SOINS PARENTAUX

Un certain nombre d'autres espèces vivent ensemble à des degrés divers, dont certaines peuvent surprendre. Si l'on laisse de côté pour le moment les agrégations vaguement sociales des pucerons, le merveilleux concept de « gréganisme espacé » que l'on trouve chez certaines espèces de pucerons, et les habitudes alimentaires grégaires de nombreuses larves de Lépidoptères et de Coléoptères, plusieurs espèces qui ne sont normalement pas considérées comme sociales assurent des soins parentaux.

Les systèmes de castes dans les sociétés de termites



Les systèmes de castes dans les sociétés de fourmis

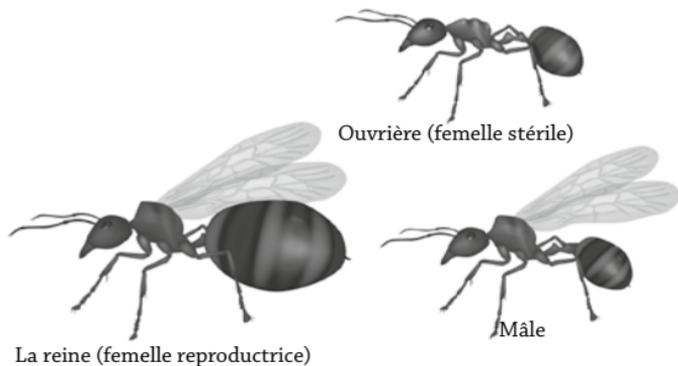


Fig. 12 ▶ Les castes de termites et de fourmis (notez les subdivisions au sein des castes). Les fourmis sont généralement divisées en trois castes : les femelles reproductrices, les mâles reproducteurs et les femelles non reproductrices. Les soldats sont également fréquents dans les systèmes de castes des termites et des fourmis. La taille et la morphologie varient énormément d'une caste à l'autre.

Les soins parentaux sont plus fréquents chez les espèces dont la progéniture est exposée à des risques élevés dus à des ennemis naturels ou à la pression environnementale, et dont les mères vivent plus longtemps que, par exemple, les insectes chez qui les œufs sont pondus en une seule ponte massive et la mère meurt ensuite. Dans le cas de la femelle incapable de voler de l'Orgyie antique (*Orgyia antiqua*), les soins parentaux se limitent à recouvrir la ponte de son corps mort et immangeable.

L'approvisionnement maternel, dans lequel la mère laisse une proie à côté de chaque œuf, est courant chez les abeilles et les guêpes solitaires. La capacité de certaines espèces de papillons de nuit et de papillons diurnes à pondre des œufs ayant des réserves nutritionnelles plus importantes sur des plantes hôtes de moins bonne qualité n'est peut-être pas ce que l'on pourrait normalement appeler des soins maternels. Des soins maternels plus reconnaissables sont observés, par exemple, chez certains bousiers, où les parents nourrissent leur progéniture en réponse à un comportement de « mendicité », similaire à celui observé chez les oiseaux. De nombreux bousiers partagent la responsabilité parentale ; les femelles creusent des chambres de couvaison et pondent des œufs dans la source de nourriture que sont les boules de bouse, tandis que les mâles apportent de la bouse pour que les femelles l'utilisent si nécessaire. Ce type de comportement est connu sous le nom de « sub-socialité ».

Les silphidés (nécropores et silphes), qui se nourrissent d'animaux morts, assurent également des soins parentaux et de coopération mâle/femelle. Dans certaines circonstances, ils présentent également un comportement quasi-social. Dans une série d'essais élégants, Stephen Trumbo et David Wilson ont démontré que dans certains contextes, par exemple, lorsque la carcasse est grande, les femelles, qui sont

normalement très compétitives, forment des associations de reproduction coopératives, ce qui entraîne de meilleurs taux de survie pour leur progéniture.

Le perce-oreille est également un bon exemple de comportement sub-social : il s'occupe soigneusement de ses œufs, les protège des prédateurs et reste avec les larves nouvellement écloses jusqu'à leur deuxième mue, lorsqu'elles peuvent se débrouiller seules. Si la mère perce-oreille meurt avant d'avoir terminé son rôle de parent, les nymphes mangeront son cadavre avant de se disperser.

Les vraies punaises, qui ne sont peut-être pas considérées comme suffisamment évoluées pour faire preuve de soins parentaux, fournissent cependant de nombreux exemples de ce comportement. Les femelles de la Punaise des terriers (*Sehirus cinctus*) font preuve d'une grande attention envers leur progéniture ; elles gardent leur ponte et nourrissent leurs jeunes jusqu'au troisième stade larvaire. Les larves affamées utilisent une phéromone pour solliciter la nourriture de leur mère. Un autre hémiptère, la Membracide du chêne (*Platycotis vittata*), garde ses œufs et, en réponse aux signaux vibratoires de sa progéniture, chasse les prédateurs, y compris les fourmis. À l'instar des mères vertébrées, elles gardent également leurs larves en agrégats et ramènent les petits égarés au sein du groupe. De même, le Gendarme japonais *Parastrachia japonensis*, une punaise de l'Est de l'Asie, surveille ses œufs et les déplace vers de nouveaux sites s'ils sont inondés ou menacés de sécheresse.

LES PUCERONS ET LEURS SOLDATS

Les pucerons sub-sociaux sont peut-être plus remarquables encore bien que peu connus en dehors du monde des « aphidologues ». Ce phénomène n'est pas courant, puisqu'on

ne le trouve que chez environ 1 % des pucerons. Il n'a été découvert que dans les années 1970 et a été considéré au départ avec un certain scepticisme. Parmi les pucerons, les Pemphiginae sont réputés pour les galles dont ils provoquent la formation le long du pétiole des feuilles de leur plante hôte. La position de la galle est très importante ; plus la galle est proche de la base de la feuille, meilleure est la qualité de la nourriture pour ses habitants. Il y a donc une prime à gagner soit en étant le premier à former une galle, soit, s'il est en deuxième position, en usurpant la place de la mère puceron qui est arrivée la première et en la poussant plus haut sur le pétiole de la feuille. Nous voyons donc deux stratégies. Les larves nouvelles-nées du premier stade du Puceron de la betterave (*Pemphigus betae*) se battent entre elles pour obtenir la meilleure position sur le pétiole (cf. Figure 13). Ces combats sont sérieux et, chose incroyable, peuvent durer jusqu'à deux jours. Et chez une espèce apparentée, *Epipemphigus niisimae*, où une galle a déjà été formée par un individu arrivé avant, les larves de premier stade se battent pour s'emparer de cette place de choix. Ces combats sont encore plus rudes et prolongés et l'entomologiste japonais Shigeyuki et ses collègues ont signalé qu'ils entraînent parfois la mort du perdant.

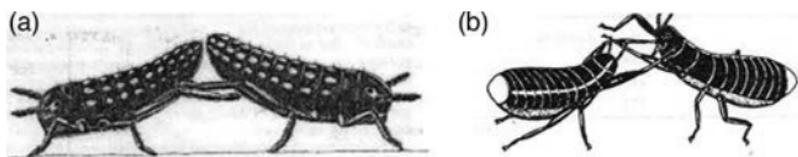


Fig. 13 Pucerons combattants japonais « pucerons ninja ». (a) ils se battent dos à dos ; (b) de front.

De plus, certains pucerons formant des galles, *Cerato-glypnia styracicola* et *Hamamelistes cristafoliae*, ont une morphologie larvaire spécialement adaptée, avec des pattes avant plus épaisses et plus larges, dont la fonction est d'empêcher

l'usurpation de la galle par d'autres mères pucerons, appelées pucerons soldats. Ces soldats restent à l'extérieur de la galle et repoussent les éventuels envahisseurs. Il n'est donc pas surprenant de constater que chez certaines espèces, les soldats ne se contentent pas de combattre les autres pucerons, mais défendent leurs frères et sœurs contre les prédateurs, étant même capables de tuer des larves de chrysope.

ASSOCIATIONS FOURMIS-INSECTES-PLANTES

La relation entre les fourmis et les insectes se nourrissant de sève, tels que les pucerons, est connue depuis longtemps. La première description scientifique de ce phénomène a été faite par le naturaliste et peintre hollandais du 17^e siècle Jan Goedaert. Dans la seconde moitié du 19^e siècle, le phénomène était bien connu et apparaissait dans de nombreux ouvrages de vulgarisation scientifique de l'époque, notamment l'excellent et très lisible ouvrage d'Ernest van Bruyssel, *The Population of an Old Pear Tree* (1870) [*La population d'un vieux poirier*].

L'association fourmi-puceron est généralement définie comme un mutualisme, les deux espèces entretenant une relation dans laquelle chacune bénéficie de l'activité de l'autre ; on parle aussi parfois de trophobie, qui est une relation plus symbiotique.

Nous avons tendance à considérer les pucerons comme des insectes mous et sans défense, faciles à écraser lorsque nous les trouvons sur nos plantes d'intérieur et de jardin. Pour les insectes prédateurs, cependant, ils représentent un défi un peu plus grand. Les pucerons ont des défenses structurelles et comportementales qui les protègent dans le monde dangereux de la lutte fratricide entre insectes. Les phéromones d'alarme et l'habitude apparemment dangereuse de se laisser tomber de la plante (comportement de chute) à l'approche

d'un prédateur sont couramment utilisées par les pucerons pour éviter de rencontrer les prédateurs face à face. Les pucerons disposent également d'un certain nombre de moyens de défense physiques : leurs siphuncules, ou cornicules, des tubules qui font saillie à l'arrière de leur abdomen, peuvent produire une cire qui durcit rapidement et qui immobilise en les collant les mâchoires des coccinelles. D'autres espèces de pucerons se couvrent d'un épais manteau cireux qui les rend moins appétissants ou moins accessibles aux ennemis naturels. D'autres encore ont une peau épaisse (fortement sclérotisée) et ce que les entomologistes appellent une modification saltatoire des pattes (longues pattes) capables de donner un bon coup de pied à une coccinelle ou à un autre insecte prédateur. Ces caractéristiques, qui sont toutes coûteuses, sont réduites ou absentes chez les pucerons qui sont fréquemment associés aux fourmis ; on peut supposer qu'en présence de gardes du corps fourmis, les pucerons n'ont pas besoin d'investir dans des défenses supplémentaires contre les prédateurs.

Le degré de dépendance du puceron vis-à-vis des fourmis varie selon les espèces. Certains pucerons, en particulier ceux qui vivent sous terre, sur les racines des plantes, sont incapables de survivre sans la présence des fourmis. L'entomologiste John Pontin décrit avoir vu des ouvrières de la Fourmi jaune des prés (*Lasius flavus*) lécher les œufs de pucerons, ce qui, selon lui, les empêche de moisir en éliminant les spores fongiques. Il a remarqué que les œufs qui n'étaient pas soignés de cette manière ne pouvaient éclore. D'autres pucerons ont une relation plus facultative et sont capables de survivre sans l'aide de leurs sympathiques voisines les fourmis.

En plus de réduire leur arsenal défensif, les pucerons qui ont des fourmis obligées à leur « service et à disposition » ont un arrière-train spécialement adapté, essentiellement

un derrière poilu, connu plus scientifiquement sous le nom d'organe trophobiotique (cf. Figure 14). Cet organe est une plaque anale élargie entourée de poils spéciaux qui agit comme un dispositif de collecte et de stockage, permettant au puceron d'accumuler du miellat (l'équivalent des fèces chez les pucerons) : un mélange composé en grande partie de sucres, mais aussi d'acides aminés libres et d'amides, de protéines, de minéraux et de vitamines B, ce qui constitue, en somme, une source de nourriture assez utile pour les fourmis, prête à être entamée à loisir par ces dernières. La trophobiose est une association symbiotique entre organismes dans laquelle la nourriture est obtenue ou fournie. Le fournisseur de nourriture dans l'association est appelé trophobionte. Le nom est dérivé du grec *τροφή*, *trophe* (nourriture) et *βίωσις*, *biosis* (abréviation de symbiose).

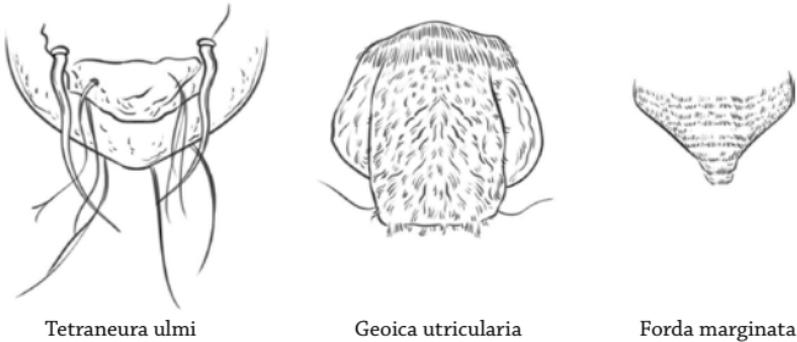


Fig. 14 ▶ Trois organes trophobiotiques de pucerons, certains plus poilus que d'autres.

Les pucerons sans organe trophobiotique déposent leur miellat directement sur la surface des feuilles, sur le sol ou, si vous avez la malchance de vous garer sous un arbre infesté de pucerons, sur votre voiture. Les fourmis lèchent et recueillent le miellat du Puceron du sycomore (*Drepanosiphum platanoidis*) sur les feuilles mais pas directement sur

les pucerons, bien qu'elles recueillent le miellat directement sur le Puceron de l'éradle (*Periphyllus testudinaceus*), qui vit également sur les sycomores.

Quel est donc l'intérêt des fourmis ? Pourquoi s'occupent-elles des pucerons, et même, dans certains cas, gardent-elles les œufs de pucerons dans leurs nids pendant l'hiver ? La réponse est évidente : pour le miellat que les pucerons produisent. La quantité de matière qu'un puceron peut retirer d'une plante est assez stupéfiante : un Grand puceron du saule (*Tuberolachnus salignus*) adulte peut absorber l'équivalent de 4 mg de saccharose par jour, soit le produit photosynthétique d'une à deux feuilles par jour. Certes, ce sont de gros pucerons et non des fourmis, mais même un puceron de la moitié de leur taille fait passer beaucoup de sève végétale dans son système digestif. Tous les pucerons produisent du miellat, mais tous les pucerons ne sont pas fréquentés par des fourmis et, comme nous l'avons déjà souligné, toutes les fourmis ne fréquentent pas les pucerons. Mon groupe de recherche a découvert que 41 % des genres de fourmis possèdent des espèces trophobiotiques, mais celles-ci ne sont pas réparties de manière égale entre les familles de fourmis. Certaines sous-familles de fourmis, comme les Formicinae, sont spécialisées dans la fréquentation des pucerons, tandis que dans d'autres familles de fourmis, les pucerons ne sont utilisés que comme proies et le miellat est récolté sur les surfaces végétales et au sol. Les espèces de fourmis les plus susceptibles de développer des relations mutualistes avec les pucerons semblent être celles qui vivent dans les arbres, ont de grandes colonies, sont capables d'exploiter des habitats perturbés et sont dominantes ou invasives.

Les fourmis qui s'occupent des pucerons ne se contentent pas de les protéger des prédateurs et des autres ennemis naturels ; elles cherchent également à maximiser le rendement

de leur investissement. Le Puceron noir du haricot, qui est souvent soigné par la Fourmi noire des jardins (*Lasius niger*), voit sa capacité à produire des formes ailées réduite par les fourmis, ce qui permet à ces dernières de s'assurer que les pucerons sont là plus longtemps pour leur fournir de la nourriture. La Fourmi noire des bois (*Lasius fuliginosus*) transporte les jeunes du Puceron géant du chêne (*Stomaphis quercus*) vers les parties de l'arbre produisant le meilleur miel-lat ; *Lasius niger* va encore plus loin en déplaçant les individus du Puceron noir de l'écorce du saule (*Pterocomma salicis*) vers des saules de meilleure qualité. *Lasius niger* semble avoir une propension à déplacer les insectes ; on l'a également vu déplacer des cochenilles de racines de trèfle mourantes vers des racines vivantes voisines.

Au milieu des années 1970, John Whittaker et Gary Skinner de l'Université de Lancaster, au Royaume-Uni, ont étudié les interactions entre la Fourmi rousse des bois (*Formica rufa*) et les différents insectes herbivores se nourrissant de sycomores dans le bois de Cringlebarrow, dans le Lancashire. Ils ont exclu certaines fourmis de certaines branches infestées de pucerons et leur ont permis d'accéder à d'autres branches des mêmes arbres ; ils ont également examiné les arbres qui étaient prospectés par les fourmis et ceux qui ne l'étaient pas. Ils ont constaté que *F. rufa* était une grande prédatrice du Puceron du sycomore, mais qu'elle protégeait le Puceron de l'érable. Les colonies de Pucerons de l'érable isolées des fourmis ont décliné alors que celles du Puceron du sycomore n'ont pas diminué ; le schéma inverse a été observé sur les branches où les fourmis ont pu accéder aux pucerons.

La présence de colonies de pucerons florissantes à proximité des nids de fourmis (et dans certains cas, les colonies de pucerons n'existent qu'à proximité des nids de fourmis) a amené certaines personnes à se demander si les pucerons recherchent

activement des fourmis comme partenaires. Il n'existe aucune preuve de cette hypothèse, mais le fait que peu de pucerons deviennent ailés (pour migrer) en présence de fourmis soigneuses signifie que les colonies de pucerons peuvent devenir importantes autour et à proximité des nids de fourmis.

Cela ne signifie pas que les pucerons comptent uniquement sur la production de miellat pour garantir la présence de leurs gardes du corps fourmis. Le puceron *Stomaphis yanonis*, qui, comme les autres espèces de *Stomaphis*, possède des pièces buccales géantes, a besoin de beaucoup de temps pour retirer son rostre de la plante en toute sécurité et a certainement besoin de la protection des fourmis lorsqu'il est impliqué dans l'opération délicate du retrait de ses stylets. Dans ce cas, il s'avère que les pucerons ont la même odeur que les fourmis. La peau de ces pucerons possède des hydrocarbures cuticulaires qui ressemblent à ceux de leur protecteur, la fourmi *Lasius fuji*, ce qui incite les fourmis à les considérer comme les leurs. Des travaux antérieurs sur les pucerons arboricoles *Lachnus tropicalis* et *Myzocallis kuricola*, fréquentés par des fourmis au Japon, ont montré que la fourmi *L. niger* s'attaquait aux pucerons qui n'avaient pas été soignés par des fourmis de leur colonie mais s'occupait de ceux qui l'avaient été auparavant. Ce comportement indiquerait la présence d'une sorte de marque ou de marqueur chimique.

Bien que les pucerons ne recherchent pas activement des partenaires fourmis, ils peuvent entrer en compétition les uns avec les autres pour conserver les services de leurs gardes du corps en produisant plus de miellat. Christophe Fischer et ses collègues de l'Université de Liège, en Belgique, ont montré que les fourmis décident de prédater ou de s'occuper des pucerons en surveillant la production de miellat et qu'elles choisissent de s'attaquer aux pucerons des colonies qui produisent moins de miellat. Ils ont également montré

que le miellat du Puceron noir de la fève (*Aphis fabae*) est souvent colonisé par la bactérie *Staphylococcus xylosus*. Le miellat ainsi infecté produit un bouquet de composés volatils qui sont attractifs pour la fourmi *L. niger*, augmentant ainsi les chances que les pucerons soient fréquentés par les fourmis. Cela ajoute encore une couche de complexité au mode de vie mutualiste déjà compliqué que les pucerons ont adopté.

Enfin, bien que les merveilleuses variations de couleur observées chez certaines espèces de pucerons puissent être modifiées par leurs symbiontes, il semble que les fourmis aient également leur mot à dire, mais au niveau d'une colonie plutôt que d'un clone de pucerons. Le Puceron japonais de l'armoise au nom latin improbable (*Macrosiphoniella yomogicola*) et dont la fourmi est obligatoirement *Lasius japonicus*, a des colonies qui sont généralement composées de 65 % de pucerons verts et de 35 % de pucerons rouges. Saori Watanabe et ses collègues de l'université d'Hokkaido, au Japon, se sont interrogés sur les raisons pour lesquelles les fourmis aiment cet équilibre des couleurs. L'une des possibilités est que les pucerons rouges et verts ont des effets légèrement différents sur les plantes d'armoise dont ils se nourrissent. Bien que les pucerons verts produisent plus de miellat, les pucerons rouges semblent empêcher l'armoise de fleurir. Étant donné que les colonies de pucerons sur une armoise en fleur finissent par s'éteindre, les fourmis qui cherchent à maintenir un troupeau de pucerons pendant plus d'un an pourraient voir un avantage à garder des pucerons rouges pour assurer de la nourriture à long terme à leurs frères verts.

LES FOURMIS ET LES PLANTES

Outre l'élevage des pucerons pour obtenir du sucre de leur miellat, les fourmis entretiennent une relation mutualiste similaire avec les plantes qui leur donnent une récompense

sucrée pour les protéger des insectes herbivores, à l'exception de celles qui leur fournissent également du sucre. Le mutualisme fourmi-planté le plus étudié et le plus connu est sans doute celui de l'Acacia corne de bœuf et des fourmis *Pseudomyrmex*, que l'écologiste américain Dan Janzen a décrit au milieu des années 1960. En substance, les épines gonflées des acacias offrent un abri aux fourmis et une récompense supplémentaire sous forme de nectaires extra-floraux. En retour, les fourmis chassent les insectes et autres herbivores. Ces mutualismes ne sont pas limités aux tropiques ou à des plantes isolées ; ils peuvent être très sophistiqués, comme l'a montré l'écologiste Dave Tilman dans les années 1970. Dans le Michigan, le Cerisier noir nord-américain, *Prunus serotina*, augmente la production de nectar de ses nectaires extra-floraux pour attirer la fourmi *Formica obscuripes* lorsque les larves de son principal herbivore, la Livrée d'Amérique (*Malacosoma americanum*), sont les plus vulnérables. Les arbres protégés sont très peu attaqués par les herbivores. Lorsque plus d'une colonie de fourmis est impliquée, non seulement un arbre mais un groupe d'arbres peut être sauvé de la défoliation et former un îlot vert. Les zones couvertes par les îlots verts peuvent être assez étendues : deux colonies de fourmis de la fourmi *Formica polyctena* ont suffi à protéger les pins des chenilles de la Nonne (*Lymantria monacha*) en Suède sur un diamètre de 45 m autour des colonies (0,16 hectares (ha)) et on a observé des îlots verts atteignant jusqu'à 3 ha. Des entomologistes finlandais ont rapporté qu'une seule colonie de la fourmi *Formica aquilonia* était suffisante pour créer des îlots verts de Bouleau pubescent, *Betula pubescens*, allant jusqu'à 0,12 ha.

LES INSECTES ET LEURS SYMBIOTES

De nombreux insectes, en particulier ceux qui se nourrissent de régimes pauvres en nutriments, comme le sang, le

bois, le phloème et le xylème, ont besoin d'aide pour obtenir des nutriments essentiels. Les termites, par exemple, ont une relation mutualiste avec des protozoaires et des bactéries qui leur permet de transformer la cellulose, et les punaises de lit ont besoin de l'aide de la bactérie *Wolbachia* pour transformer leurs repas de sang. Des preuves récentes ont révélé que les termites et les punaises de lit ont des symbiotes qui leur confèrent une défense contre les maladies ; ceci est particulièrement pertinent chez les punaises de lit femelles car de nombreuses bactéries potentiellement dangereuses sont introduites par la méthode d'insémination traumatique des mâles. À mon avis, cependant, les relations symbiotiques/mutualistes les plus intéressantes et, à ce jour, les plus étudiées, se trouvent chez les pucerons.

Comme les humains, les pucerons ont une écologie interne (microbiome) florissante ; ils sont habités par un certain nombre de bactéries ou d'organismes qui ressemblent à des bactéries. L'existence de ces compagnons de route et le fait qu'ils soient transmis par la mère sont connus depuis plus d'un siècle : Thomas Henry Huxley les a décrits pour la première fois en 1858, mais il n'avait aucune idée de ce quoi il pouvait s'agir. L'entomologiste tchèque Jaroslav Peklo (1881-1955) a prouvé en 1912 qu'il s'agissait de bactéries, mais leur rôle dans le corps des pucerons n'a pas été entièrement compris jusqu'à ce que, quelques années plus tard, l'entomologiste hongrois László Tóth émette l'hypothèse que, comme la sève végétale dont se nourrissent les pucerons ne contient pas assez de protéines pour répondre à leurs besoins de croissance, ils doivent obtenir de leurs symbiotes l'azote supplémentaire dont ils ont besoin.

Pour le démontrer, les entomologistes ont traité des insectes avec des antibiotiques et ont prouvé que les symbiotes étaient, premièrement, des bactéries et, deuxièmement,

qu'ils apportaient des avantages à leurs insectes hôtes. Ils ont conclu qu'il y avait suffisamment de preuves pour suggérer que les endosymbiontes étaient impliqués d'une manière ou d'une autre dans les processus nutritionnels et éventuellement reproductifs des insectes étudiés – principalement des blattes. Quelques années plus tard, deux entomologistes américains ont pulvérisé des pucerons avec plusieurs antibiotiques différents et ont constaté que cela provoquait une augmentation de la mortalité et une réduction de la fécondité par rapport aux pucerons non traités. D'autres études sur d'autres espèces de pucerons ont montré que les antibiotiques éliminaient et endommageaient leurs symbiotes et qu'une fois « guéris », les pucerons se développaient plus lentement, voire pas du tout, et produisaient moins de descendants. Une preuve supplémentaire que les symbiotes sont un élément essentiel du microbiome des pucerons. La question de savoir comment les symbiotes fournissent des protéines aux pucerons était encore très controversée, et elle est restée sans réponse jusque dans les années 1980.

Rosalind Hinde et ses collègues ont pu montrer que la matière produite par les symbiotes passait dans le corps du puceron et que les symbiotes primaires étaient capables de synthétiser des acides aminés et des stérols au profit de leurs hôtes pucerons (partenaires). Au début des années 1980, il était admis que les pucerons étaient incapables de se reproduire ou de survivre sans leurs symbiotes primaires et, à la fin des années 1980, que les stérols alimentaires étaient fournis par les symbiotes primaires.

Malgré l'énorme quantité de recherches et l'acceptation générale que les endosymbiontes font partie intégrante du microbiome du puceron, leur identité réelle n'a été établie qu'en 1991, lorsqu'ils ont été nommés *Buchnera aphidicola* et qu'on a créé pour eux le genre *Buchnera* ; il faut toutefois

noter que *B. aphidicola* représente un complexe de bactéries étroitement liées plutôt qu'une seule espèce. Il a rapidement été confirmé qu'elles étaient responsables de la synthèse d'acides aminés essentiels utilisés par les pucerons, comme le tryptophane, et qu'il s'agissait bien d'une relation obligatoire des deux côtés.

L'attention s'est ensuite portée sur les symbiotes secondaires présumés facultatifs, remarqués pour la première fois chez le Puceron vert du rosier (*Macrosiphum rosae*) plus de vingt ans auparavant par Rosalind Hinde. Nancy Moran et leurs collègues de l'université d'Arizona, aux États-Unis, ont identifié trois espèces de symbiotes bactériens secondaires, *Serratia symbiotica*, *Hamiltonella defensa* et *Regiella insecticola*. Comme ces symbiotes ne sont pas présents chez tous les individus d'une espèce, ils sont facultatifs plutôt qu'obligatoires. Il a été démontré que les symbiotes secondaires sont liés à toute une série d'attributs du cycle de vie des pucerons, allant de la résistance aux parasitoïdes, à la résistance de la chaleur et autres facteurs de stress abiotiques, en passant par l'utilisation de la plante hôte.

Comme un certain nombre d'autres espèces de pucerons, le Puceron vert du pois (*Acyrtosiphon pisum*) se présente sous différentes formes de couleurs allant du vert pâle au rose rougeâtre profond. Tsutomu Tsuchida et ses collègues du Japon ont montré que l'intensité de la coloration verte dépend de la présence d'un autre endosymbionte, une *Rickettsiella*. Ils ont émis l'hypothèse que le fait d'être vert plutôt que rose ou rouge pouvait réduire la prédation par les coccinelles, car les pucerons seraient moins visibles sur les feuilles.

De nouveaux symbiotes secondaires continuent d'être découverts et de nouvelles hypothèses sont soulevées et testées. Il semble y avoir toute une écologie des symbiotes

secondaires dans le microbiome des pucerons qui attend d'être explorée et documentée.

ÎLOTS VERTS

Certains insectes, comme les pucerons, induisent une sénescence précoce des feuilles pour améliorer la qualité nutritive de leur plante hôte (la teneur en azote des feuilles sénescentes est plus élevée que celle des feuilles matures). Certaines plantes provoquent la sénescence et la chute précoce des feuilles qui ont été colonisées par des pucerons gallicoles afin de réduire leur taux d'infestation. D'autres insectes tentent désespérément d'empêcher la sénescence afin de prolonger leur période d'alimentation sur ce qui serait autrement une feuille morte (cf. Figure 15).



Fig. 15 ▶ Ilots verts des feuilles minées par les chenilles de la mite *Stigmella atricapitella*.

Le phénomène des îlots verts visibles en automne sur les feuilles attaquées par les chenilles des lépidoptères mineurs est connu depuis un certain temps. Mais, alors que la valeur adaptative du phénomène est facile à comprendre, le mécanisme qui en est à l'origine est resté inconnu pendant un certain temps.

Les phytopathologistes savaient depuis les années 1930 que les champignons produisaient des sécrétions contenant des substances de croissance des plantes, telles que l'acide indole acétique (hormone végétale ou auxine). Ils ont émis l'hypothèse que les niveaux présents dans le tissu foliaire environnant étaient associés à la résistance ou à l'absence de résistance à l'agent fongique. Une autre catégorie de substances de croissance végétale a été découverte dans les années 1960 par Folke Skoog et ses collègues. D'abord appelées kinines en raison de leur similitude avec la kinétine (une hormone végétale favorisant la croissance cellulaire), puis rebaptisées cytokinines, elles ont été associées à la production d'îlots verts par les agents pathogènes des plantes.

Mais quel est le lien avec les insectes mineurs de feuilles ? Lisabeth Engelbrecht, dans les années 1960, étudiait des papillons népticulidés dont les larves sont mineuses de feuilles du Bouleau verruqueux (*Betula pendula*) et du Peuplier tremble (*Populus tremula*). Elle a testé l'hypothèse selon laquelle les îlots verts étaient dus à la salive du papillon ou à ses chenilles qui en sectionnant les nervures des feuilles bloquaient la transmission du signal chimique induisant la sénescence des feuilles. Elle a montré que les îlots verts contenaient de grandes concentrations de cytokinine et découvert, avec d'autres collègues, que les glandes labiales des larves de mineuses contenaient également de la cytokinine. Au milieu des années 2000, l'entomologiste français David Giron et ses collègues ont montré que la Mineuse marbrée (*Phyllonorycter*

blancardella) manipule la qualité nutritionnelle des feuilles de sa plante-hôte en augmentant les niveaux de cytokinine dans le tissu foliaire environnant.

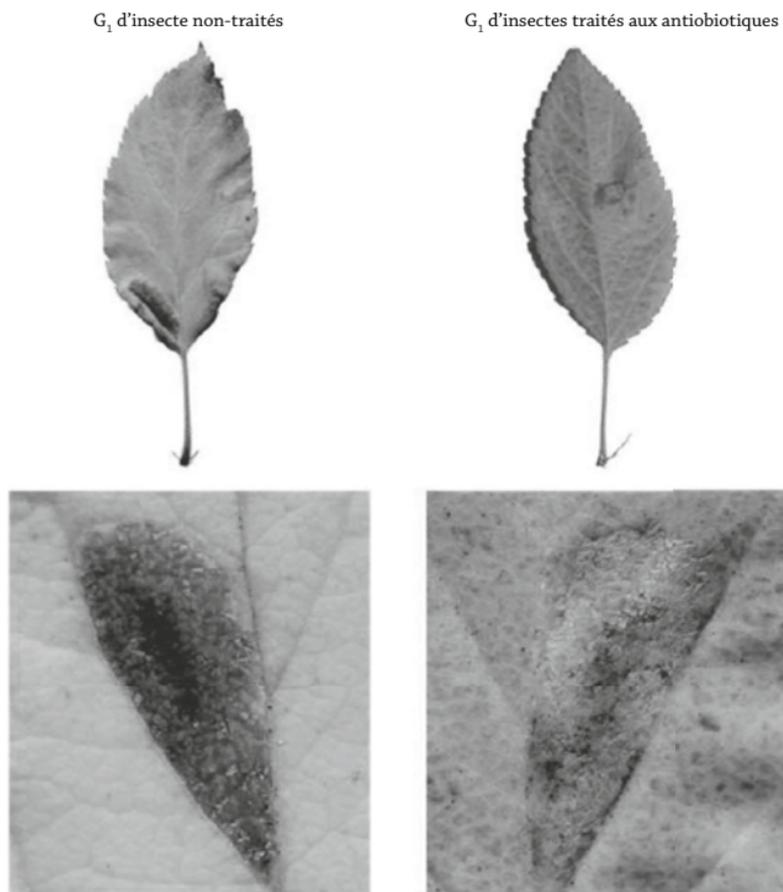


Fig. 16 ► Influence sur la formation d'îlots verts : (à gauche) des feuilles minées par *Phyllonorycter blancardella*, entourées de tissus végétaux nourrissants ; (à droite) « soignée » par des antibiotiques, la mineuse manque rapidement de nourriture.

Comme nous le savons grâce aux pucerons, les symbiotes bactériens ne sont jamais loin lorsque les insectes s'activent

et il n'a pas fallu longtemps pour démontrer que les « infections » par *Wolbachia* aidaient les mineuses à produire leurs « îlots verts ». Wilfried Kaiser et ses collègues ont traité des larves de mineuses avec des antibiotiques pour éliminer le symbiote et ont constaté que les larves « désinfectées », bien que toujours capables de se nourrir et de miner des feuilles, étaient incapables de produire des « îlots verts », et que les niveaux de cytokinine étaient beaucoup plus faibles que ceux trouvés dans les « îlots verts » formés par des mineuses non traitées (cf. Figure 16).

Au chapitre 5, nous quittons l'habitat terrestre pour explorer les adaptations et les modes de vie des insectes qui passent tout ou partie de leur vie dans ou sur l'eau.

5

Les insectes aquatiques

LES INSECTES AQUATIQUES, LEURS ADAPTATIONS ET L'ENVIRONNEMENT MARIN

Bien que largement terrestres, les insectes n'ont pas abandonné le monde de l'eau. Chaque plan d'eau intérieur, qu'il s'agisse d'une rivière, d'un cours d'eau infiltré ou d'un lac, abrite une communauté biologique. On peut également trouver des insectes dans les flaques d'eau et certains, comme le moustique des sarracénies, *Wyeomyia smithii*, sont particulièrement adaptés pour exploiter les urnes, « estomacs » remplis d'eau des plantes carnivores. Dans les grands plans d'eau, les habitants qui nous sont les plus familiers sont souvent des vertébrés, comme les poissons et les amphibiens. Cependant, au niveau macroscopique, ce sont les invertébrés qui représentent le plus grand nombre d'individus et d'espèces, ainsi que les plus hauts niveaux de biomasse et de production. En général, les insectes dominent les systèmes aquatiques d'eau douce, où seuls les nématodes peuvent les concurrencer en termes de nombre d'espèces, de biomasse et de productivité. Les crustacés peuvent être abondants dans les nappes d'eau salée (surtout temporaires) mais sont rarement diversifiés en espèces. Certains représentants de

presque tous les ordres d'insectes vivent dans l'eau et il y a eu de nombreux retours de la terre à l'eau douce. Des études récentes ont même révélé une grande diversité de dytiques (Dytiscidae) dans les aquifères (masses d'eau souterraines). Les insectes, en revanche, n'ont pratiquement pas réussi à s'implanter dans les milieux marins, à quelques exceptions près, comme certains gerridés océaniques (Hemiptera : Gerridae) et des larves de diptères.

Il ne fait guère de doute que l'évolution des insectes a eu lieu sur terre, bien qu'à partir d'un ancêtre crustacé aquatique (chapitre 1). Il est très peu probable que le système respiratoire trachéen, basé sur la diffusion, ait évolué dans l'eau ; les niveaux d'oxygène sont beaucoup plus faibles dans l'eau que dans l'air, n'atteignant que 15 parties par million (ppm) même dans une eau courante. Il est beaucoup plus plausible que le système trachéal ait facilité le développement ultérieur des « branchies » utilisées par les insectes qui sont véritablement aquatiques pendant une partie ou la totalité de leur cycle de vie.

De nombreux insectes ont des larves aquatiques, comme les libellules, les éphémères et plusieurs espèces de diptères, y compris les moustiques. Il existe également des formes adultes, principalement prédatrices, qui vivent dans ces environnements, soit sous la surface, soit en marchant ou en patinant sur la surface. Les insectes qui vivent à la surface de l'eau – les hydromètres et les gerris – profitent du fait que leur poids léger et leur contact limité avec la surface de l'eau leur permettent de rester au sec. Les insectes qui se nourrissent dans l'eau mais qui sont autrement terrestres ont des adaptations spéciales qui leur permettent de passer des périodes prolongées sous l'eau. Les dytiques adultes stockent de l'air sous leurs ailes, tandis que d'autres insectes semi-aquatiques s'enferment dans une bulle d'air, qu'ils renouvellent au besoin en remontant à la surface.

Les insectes qui sont véritablement aquatiques ont développé des structures semblables à des branchies – de fines excroissances filamenteuses au tégument fin qui sont capables d'absorber de l'oxygène par diffusion. Ils doivent toutefois se trouver dans un plan d'eau bien aéré ou avoir la capacité de générer un flux d'eau douce sur leurs branchies, comme c'est le cas de certains trichoptères « sédentaires » qui vivent dans un « terrier » et utilisent leurs pattes pour produire un courant artificiel.

D'autres insectes aquatiques dotés d'un système trachéen ouvert (trachées terminées par des stigmates), comme les larves de mouches ou de moustiques, ou les asticots « queue de rat » des Eristales (*Syrphidae*) maintiennent le contact avec la surface de l'eau grâce à un siphon pour utiliser l'oxygène atmosphérique. Certaines larves de moustiques (*Mansonia* spp.) peuvent percer les racines des plantes aquatiques et utiliser l'oxygène contenu dans les poches d'air.

Les insectes dont le système trachéen est fermé (sans stigmates) ne peuvent pas compter sur une simple diffusion cutanée, sauf à des stades larvaires très précoces, et chez ces derniers, on observe le développement de structures basées sur des extrusions externes du système trachéal. Ces structures sont analogues aux branchies car elles ont une grande surface, sont humides et vascularisées et peuvent être ventilées. Chez les libellules et les éphémères, il a été démontré qu'elles assurent jusqu'à 70 % de l'absorption d'oxygène.

MODES DE VIE DANS L'EAU

Les insectes aquatiques peuvent être divisés en six groupes fonctionnels : les *broyeurs*, les *collecteurs*, les *racleurs*, les *perceurs*, les *prédateurs* et les *parasites*.

Les broyeurs se nourrissent de tissus végétaux vivants ou en décomposition, y compris le bois, qu'ils mâchent, minent ou creusent. Les broyeurs décomposent les grandes particules de matière végétale en plus petits morceaux qui sont transportés en aval ou mis à la disposition d'autres consommateurs du cours d'eau. Ce groupe comprend des perles (Plecoptera), des phryganes (Trichoptera) et des tipules (Diptera).

Les collecteurs se nourrissent de fins débris organiques en filtrant les particules en suspension ou les détritiques fins des sédiments ; les collecteurs ramassent les matières du fond du cours d'eau ; et les filtreurs collectent les fines particules de la colonne d'eau. Ce groupe comprend plusieurs sous-familles de moucheron chironomes. Les filtreurs ont des adaptations spéciales pour capturer les particules directement dans la colonne d'eau. Ils construisent notamment des filets pour filtrer l'eau, comme ceux utilisés par certaines larves de phryganes (trichoptères). Même si certaines phryganes attrapent des animaux dans leurs filets et sont donc considérées comme des prédateurs, elles sont toujours considérées comme des collecteurs-filtreurs. Outre les phryganes, ce groupe (collecteurs) comprend des éphémères, des perles, divers moucheron et les simulies.

Les gratteurs se nourrissent en broutant les algues et les diatomées fixées sur des surfaces solides. Ce groupe comprend des éphémères et des trichoptères.

Les perceurs se nourrissent de fluides cellulaires et tissulaires provenant de plantes vasculaires ou d'algues plus grandes, dont ils percent et aspirent le contenu. Un exemple est celui d'un Hydroptilidae, une minuscule espèce de phrygane qui perce les cellules individuelles des algues pour consommer les fluides cellulaires, évitant ainsi de consommer les parois cellulaires riches en cellulose.

Les prédateurs se nourrissent de tissus animaux vivants en engloutissant et en mangeant tout ou partie des animaux, ou en perçant leurs proies et en aspirant les fluides corporels. Ils utilisent diverses stratégies pour capturer leurs proies, notamment grâce à leurs pièces buccales modifiées et à leur comportement. Bien que de nombreux prédateurs possèdent des mandibules pourvues de dents nombreuses et solides pour consommer leurs proies, certains sont hautement spécialisés : le labium chez les Odonata, par exemple, est une structure hautement modifiée et unique parmi les insectes aquatiques. Le groupe des prédateurs comprend également une espèce d'éphémère et un groupe de phryganes.

Les parasites, ou plus exactement les parasitoïdes (chapitre 8), achèvent leur développement dans un certain nombre de larves aquatiques, par exemple l'hyménoptère *Agriotypus armatus* qui parasite les trichoptères. La femelle adulte descend le long des tiges des plantes pour chercher des hôtes appropriés dans le fond du cours d'eau. Une autre guêpe, le trichogramme parasitoïde des œufs *Pseudoligosita longifragiata*, pond ses œufs dans ceux de la demoiselle *Argia insipida*, qu'il trouve sur les feuilles immergées de la plante aquatique tropicale *Tonina fluviatilis* (une plante d'aquarium commune). Et un autre minuscule trichogramme *Trichogramma julianoi* parasite les œufs de la mouche aquatique *Sepedon fuscipennis*.

Bien que plusieurs ordres d'insectes, dont les coléoptères, les diptères, les neuroptères, les mégaloptères et les hémiptères, comptent des espèces aquatiques, il existe quatre ordres dont presque tous les membres passent leur vie larvaire sous l'eau : les éphéméroptères (éphémères), les plécoptères (perles), les odonates (libellules, demoiselles) et les trichoptères (phryganes) holométaboles. Ces ordres revêtent une importance particulière tant pour l'écosystème

aquatique par leurs diverses activités que pour l'homme en tant qu'indicateurs environnementaux de la qualité de l'eau.

LES ÉPHÉMÉROPTÈRES

On estime qu'il existe dans le monde environ 2 500 espèces d'éphéméroptères, communément appelées éphémères ou « mouches d'un jour » en anglais. Comme ce dernier nom l'indique, les adultes ne vivent que peu de temps, quelques jours tout au plus. Ils ne se nourrissent pas, ayant des pièces buccales non fonctionnelles, bien que certaines espèces puissent boire. Leurs entrailles sont remplies d'air et de nombreuses espèces ont des pattes vestigiales. La seule fonction des adultes est de s'accoupler et pour les femelles de pondre des œufs.

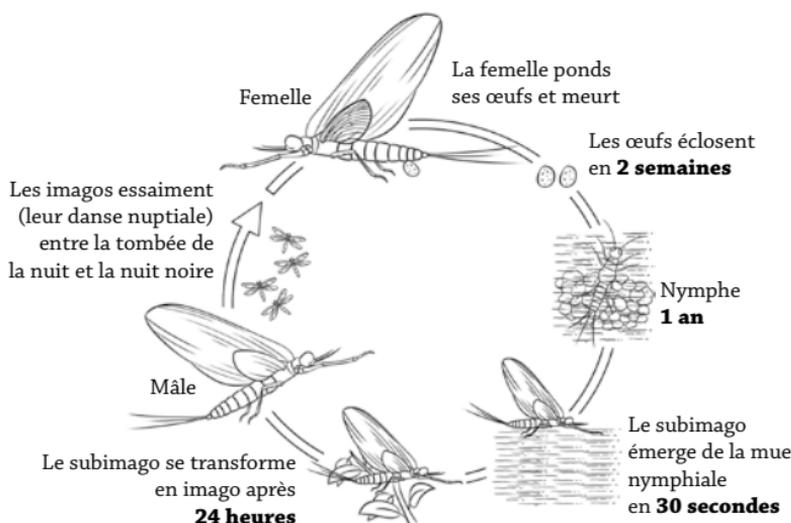


Fig. 17 ► Cycle de vie généralisé d'une éphémère (éphéméroptère).

Les stades immatures (larves) sont aquatiques et, selon les espèces, se développent en un à trois ans, subissant jusqu'à cinquante mues, pour atteindre l'âge adulte

(cf. Figure 17). Les nymphes sont principalement herbivores, se nourrissant d'algues, ou détritivores, se nourrissant de matières en décomposition ; elles constituent une source de nourriture pour de nombreux prédateurs. Quelques espèces sont prédatrices, avec pour proies des vers de vase (larves de moucheron chironomes) et d'autres petites larves aquatiques. Les éphémères ont la particularité d'avoir un stade pré-adulte ailé de courte durée, le subimago, connu des pêcheurs anglo-saxons sous le nom de *dun*, qui, une fois sorti de l'eau, s'envole vers un endroit abrité où il se repose un court moment avant de muer à nouveau pour devenir l'adulte complet. De nombreuses espèces émergent de manière synchrone, bien que contrairement à la croyance populaire, toutes les espèces ne le font pas au printemps, certaines espèces formant des essaims en automne. Les émergences massives sont probablement une adaptation à leur courte durée de vie, permettant la formation d'essaims d'accouplement. Les femelles entrent dans les essaims, copulent en vol et pondent leurs œufs soit directement à la surface de l'eau, soit sur la végétation submergée. Le nombre d'œufs pondus varie selon les espèces, allant d'un modeste 400 à un étonnant 3 000. Certaines espèces d'éphémères sont également facultativement parthénogénétiques, ce qui signifie que les œufs non fécondés sont capables de produire des larves viables ; il peut s'agir d'une adaptation à leur courte durée de vie adulte et à leur capacité de dispersion limitée, car ce sont de piètres adeptes du vol.

LES PLÉCOPTÈRES

Les plécoptères, ou perles ou « mouches de pierre » en anglais, comptent environ 4 000 espèces. On les trouve sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique,

principalement sur les bords des cours d'eau ou des lacs ; environ la moitié des espèces se trouvent en Asie et seulement 150 environ en Europe. Le nom commun anglais peut rappeler le fait que les larves se trouvent souvent sous les pierres dans les ruisseaux et les rivières. Les adultes sont tous terrestres, à une exception près, *Capnia lacustra*, qui n'a été trouvée qu'à des profondeurs de 60-80 m dans le lac Tahoe, en Californie. Comme les éphémères, les larves des perles, qui sont toutes aquatiques, sont extrêmement intolérantes à la pollution, ont un besoin très élevé en oxygène et sont le plus souvent associées à des eaux courantes ou bien aérées. Les larves ressemblent beaucoup aux formes adultes, mais elles ont des branchies et pas d'ailes (cf. Figure 18).

Les perles sont limitées par la température, avec un seuil thermique supérieur de 25 °C. En raison de leurs besoins très étroits en matière d'habitat et de leur faible capacité de dispersion, ils constituent probablement l'un des groupes d'insectes les plus menacés au monde, devancé seulement par les Grylloblattidae, « rampeurs des glaces » des anglo-saxons (chapitre 7).

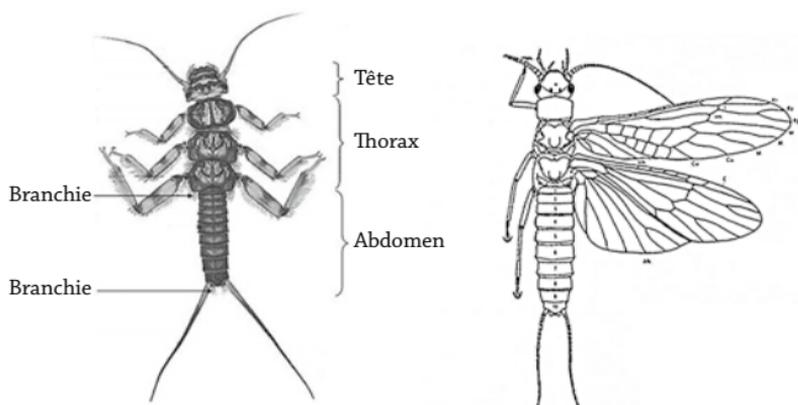


Fig. 18 ▶ Formes larvaire et adulte des plécoptères. Notez les branchies et l'absence d'ailes au stade larvaire.

Les larves ont des pièces buccales de type broyeur et se nourrissent de matières végétales mortes et en décomposition et d'autres détritiques organiques. Certaines espèces sont carnivores et ont tendance à se spécialiser sur des proies particulières à mesure qu'elles vieillissent.

Les adultes émergent la nuit, principalement au printemps ou au début de l'été, mais certaines espèces émergent à l'automne. Les mâles émergent et deviennent matures avant les femelles et meurent peu de temps après la copulation. On sait étonnamment peu de choses sur l'écologie et la biologie des adultes. Ils ont des pièces buccales fonctionnelles, et les femelles vivent plus longtemps que les mâles. Comme elles doivent atteindre la maturité avant de pondre des œufs, elles ont presque certainement besoin de se nourrir, contrairement aux mâles qui vivent très peu de temps ; on pense qu'elles se nourrissent de lichens. Selon l'espèce, les œufs sont soit déposés à la surface de l'eau, soit déposés sur la végétation immergée. Dans les deux cas, les œufs ont une surface collante qui est activée au contact de l'eau. Certaines espèces pondent jusqu'à 1 000 œufs ; leur taille est très variable, de 5 à 50 μm , et, de couleur noire, verte ou jaune, ils sont souvent marqués de motifs clairs ou foncés distinctifs. Certaines espèces sont dépourvues d'ailes, mais la plupart sont ailées, même si elles volent assez mal. Leurs ailes postérieures ont un lobe postérieur élargi qui se replie longitudinalement sous l'aile principale, ce qui leur donne leur aspect caractéristique au repos (cf. Figure 18).

LES ODONATES

Tout le monde connaît probablement les Odonates, les libellules et les demoiselles. Il en existe environ 6 300 espèces, que l'on retrouve sur tous les continents sauf l'Antarctique. Ce sont des insectes très anciens : les fossiles de leur groupe

ancestral, les Protodonata (Meganisoptères), remontent en Europe au moins jusqu'aux sédiments du Carbonifère supérieur (le Pennsylvanien), formés vers 325 millions d'années. Les Protodonata étaient des insectes au vol rapide, dotés de pattes épineuses et d'une envergure pouvant atteindre 75 cm. Ce groupe s'est éteint au Trias, à peu près au moment où les dinosaures ont commencé à apparaître.

Les odonates utilisent leurs ailes d'une manière unique. D'autres insectes à quatre ailes les battent de manière synchrone, mais les libellules peuvent battre leurs paires d'ailes antérieure et postérieure indépendamment, ce qui permet trois modes de vol différents au cours desquels les paires d'ailes battent de manière synchrone, en alternance entre les deux ensembles, ou de manière synchrone mais déphasée. Cela permet aux odonates de faire preuve d'une grande variété d'acrobaties aériennes, y compris le vol stationnaire, le vol à reculons et la capacité d'effectuer un demi-tour, pivotant sur eux-mêmes en plein vol. Pas étonnant qu'ils soient de si bons prédateurs.

Les odonates adultes comme leurs larves sont des prédateurs généralistes : ils mangent toutes les proies disponibles pourvu qu'elles soient abondantes et capturables. Les adultes se nourrissent principalement de petits insectes, notamment de mouches, mais ils profitent également des essaims de termites, de fourmis et d'éphémères, et chassent parfois en groupe. Les libellules adultes ne chassent pas par temps froid, contrairement aux demoiselles, dont le seuil de température opérationnel est plus bas. Comme pour de nombreuses autres espèces d'insectes, les odonates mâles sont territoriaux et patrouillent sur leurs territoires qui peuvent s'étendre jusqu'à une certaine distance des sources d'eau, car ils ont un vol très puissant, contrairement aux autres insectes aquatiques. À l'exception de quelques demoiselles hawaïennes qui ont des

larves terrestres, la plupart retournent vers leurs habitats aquatiques pour pondre leurs œufs dans l'eau ou très près de l'eau. Les œufs éclosent peu après et les larves émergent dans l'eau ou y vont en rampant aussi vite qu'elles le peuvent.

Une fois écloses, elles commencent à se nourrir et à grandir. Une autre différence entre les libellules et les demoiselles est la durée de leur vie larvaire. Alors que la plupart des demoiselles terminent leur développement larvaire en un an, la libellule passe la majeure partie de sa vie au stade larvaire, muant de six à quinze fois ; certaines le font en un ou deux ans, d'autres en six ans, selon l'altitude et la latitude. Les larves aquatiques sont très différentes des adultes terrestres (*cf.* Figure 19). Les bourgeons alaires commencent à apparaître vers la moitié de la période de développement.



Fig. 19 Stades larvaires d'une libellule.

Comme les adultes, les larves (nymphes) sont des prédateurs voraces. Les premiers stades se nourrissent de petites proies, comme des crustacés et des protozoaires. Les stades ultérieurs s'attaquent à des animaux plus gros, comme les

escargots, les coléoptères aquatiques et même les petits poissons. Bien qu'ils soient des prédateurs féroces, ils peuvent également être victimes de prédateurs et constituent une source de nourriture précieuse pour toute une série d'amphibiens, de reptiles et d'oiseaux ; ils hébergent également toute une série de parasites. Si elles survivent jusqu'au dernier stade, les nymphes sortent de l'eau et se transforment en ces adultes ailés que nous connaissons tous.

Malgré leur beauté, les libellules sont souvent associées au diable dans le folklore. En plus d'aider le diable à peser et à mesurer les âmes, elles étaient réputées pour coudre la bouche des enfants méchants – d'où le nom anglais d'« aiguilles à repriser du diable » – et pour rendre les gens aveugles et sourds, leurs pièces buccales (mandibules acérées et labium préhensile) représentant les aiguilles et le tisonnier. L'un des noms communs en Roumanie est « Cheval de Saint-Georges », qui, selon la légende, était le diable transformé en libellule géante.

LES TRICHOPTÈRES

À l'exception des spécialistes, la plupart des gens ne s'intéressent pas aux trichoptères ; s'ils savent quelque chose à leur sujet, c'est probablement qu'ils sont aquatiques et que leurs larves vivent dans un étui fait de morceaux de végétation, de particules de sable ou de petits cailloux, réunis par un fil de soie. Enfant, j'ai découvert que si je retirais très soigneusement l'enveloppe d'une larve de trichoptère et que je l'élevais dans un aquarium avec une alimentation appropriée et une gamme de substrats différents, tels que du sable et des cailloux colorés, je pouvais obtenir une enveloppe de trichoptère en « technicolor® ». Cet attribut a été utilisé par des entrepreneurs astucieux qui vendent des bijoux « phrygane » très chers.

L'origine du mot anglais « caddis » n'est pas claire, mais elle remonte au moins à l'ouvrage *The Compleat Angler* (1653) d'Izaak Walton, dans lequel il est fait mention de « vers cados ou *caddis* » utilisés comme appâts. Thomas Muffet (Mouffet) a utilisé le terme *cados worm* dans son livre *Insectorum sive Minimorum Animalium Theatrum* (« grande variété de *cados worms* »), qui a été publié à titre posthume en 1658 (Muffet est mort en 1604). Le terme « cadyss » était utilisé au 15^e siècle pour désigner des tissus de soie ou de coton, et les « cadice-men » étaient des vendeurs itinérants de ces matériaux, mais le lien direct entre ces mots et les insectes n'a pas été établi. En français, le mot phrygane vient du grec *phruganon* (bois sec) en référence aux étuis de brindilles des larves.

La plupart des gens ne reconnaîtraient probablement pas une phrygane adulte, et ceux qui les remarquent pensent généralement qu'il s'agit d'une sorte de papillon de nuit. Il s'agit en fait d'une supposition assez sensée car, du point de vue de l'évolution, les Lépidoptères et les Trichoptères sont étroitement apparentés et font partie du même super-ordre, les Amphyménoptères. Le nom Trichoptère se traduit littéralement par « ailes poilues », Lépidoptère par des « ailes écailleuses », et beaucoup de phryganes adultes ressemblent remarquablement à de petits papillons de nuit.

La majorité des phryganes ont des larves aquatiques, bien qu'il y en ait quelques-unes qui sont devenues complètement terrestres et passent leur vie à chercher de la nourriture dans la litière humide des feuilles et à se cacher dans les crevasses des écorces. Les adultes pondent leurs œufs dans l'eau, sur la végétation aquatique ou sur les arbres proches. Après l'éclosion, les larves subissent plusieurs mues (généralement cinq) avant de se transformer en nymphes. Les adultes émergent au printemps ou au début de l'été.

Parmi les insectes aquatiques, les phryganes sont probablement ceux qui connaissent le plus de succès. Les données issues de l'étude des cours d'eau répertorient souvent autant d'espèces de Trichoptères que d'espèces d'Éphéméroptères, d'Odonates et de Plécoptères réunis. Leur succès peut être attribué à leur utilisation de la soie et à leur capacité à exploiter une gamme d'habitats aquatiques. Ils peuvent vivre dans des eaux courantes, des étangs ou des lacs. Certains de ces « étangs » peuvent être très temporaires, comme des flaques d'eau ou des réserves d'eau accumulées à la base de plantes telles que les broméliacées. Comme nous l'avons noté précédemment, les insectes qui vivent dans l'eau courante profitent d'une eau fraîche et aérée, tandis que ceux qui vivent dans des étangs et des mares doivent créer leurs propres courants en fléchissant leur corps et en bougeant leurs pattes, afin de faire circuler l'eau « fraîche » sur leurs branchies. Les larves de phryganes sédentaires vivent dans des abris fixes et utilisent des « filets de pêche » en soie pour attraper leur nourriture (cf. Figure 20). Celles qui vivent dans des cours d'eau à débit rapide ont des filets grossiers et serrés. Celles qui vivent dans des cours d'eau à débit lent utilisent des filets amples et à grain fin.

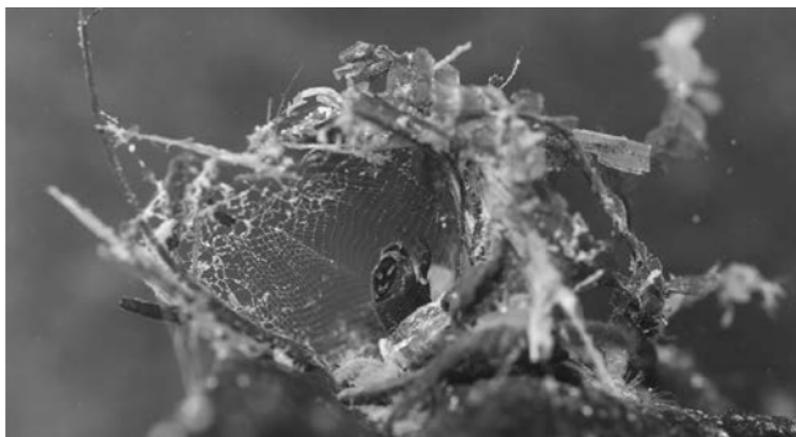


Fig. 20 ▶ Filet de pêche de phrygane.

Certaines larves de phryganes sont des fourrageuses vivant en liberté et disposant d'une carapace portable. Comme d'autres insectes, elles utilisent de la soie, laissant un fil derrière elles, pour s'attacher au substrat afin de ne pas être emportées en aval bon gré mal gré. S'ils vivent dans des cours d'eau rapides, leur carapace est profilée.

Outre les très rares espèces terrestres, une autre famille de Trichoptères, les Chathamiidae, mérite d'être mentionnée, car ce sont parmi les rares insectes à être retournés à la mer, bien qu'en se limitant seulement jusqu'à la zone intertidale. Ces Trichoptères marins vivent dans des étuis et ne se rencontrent qu'en Australasie. Les larves se nourrissent d'algues et vivent dans des bassins rocheux profonds reliés à la haute mer. Contrairement à leurs cousins terrestres et d'eau douce, les adultes n'ont pas de phase d'émergence synchrone, mais émergent sur une période de plusieurs mois.

INSECTES MARINS

Après avoir émergé de la mer, via un ancêtre crustacé cavernicole, vers 400 millions d'années, les insectes semblent avoir été réticents à y retourner. Sur les 1,2 million d'insectes décrits à ce jour, seules 30 000 à 40 000 espèces, soit environ 3 %, sont aquatiques ou ont des stades larvaires aquatiques. Parmi celles-ci, environ 9 000 espèces (principalement des punaises et des coléoptères) passent tout leur cycle de vie sous ou sur l'eau. Chez environ 30 000 espèces, les mouches, les moustiques, les éphémères, les phryganes et les libellules, seul le stade larvaire est aquatique. Bien que les océans couvrent environ 75 % de la surface de la Terre, les insectes sont relativement absents de cet habitat. Pourquoi, à quelques exceptions près, que je mentionnerai plus tard, les insectes sont-ils si rares dans le milieu marin ?

Le Dr Lanna Cheng, de l'Université de Californie à San Diego [UCSD], a avancé les idées suivantes. Premièrement, le milieu marin est salé et il est possible que les insectes soient limités par cette salinité. Cela peut être vrai pour la plupart des insectes mais, grâce à leur système d'osmorégulation très efficace, certaines larves de mouches sont capables de tolérer une salinité supérieure à trois fois celle de l'océan. Deuxièmement, l'océan est profond, ce qui empêche les insectes de terminer leur développement. Là encore, c'est vrai pour de nombreux insectes, mais il existe des mouches, comme les larves de chironomes, qui se trouvent à des profondeurs (2 500 m) plus importantes que celles que peuvent atteindre même les baleines qui plongent le plus profondément. Troisièmement, la combinaison de la profondeur et de la salinité de l'océan rend la teneur en oxygène de ces habitats trop limitée pour la survie des insectes, mais, là encore, certaines larves de mouches peuvent survivre des mois sans oxygène. En effet, de nombreux autres insectes aquatiques survivent, voire prospèrent, dans des eaux polluées dont la concentration en oxygène est similaire ou inférieure à celle que l'on trouve dans les profondeurs de l'océan. La dernière hypothèse, et peut-être la plus convaincante, concerne la concurrence des crustacés. Si nous affirmons que les insectes sont si prospères parce qu'ils ont colonisé la terre, alors en s'éloignant de l'océan, ils ont exploité et se sont adaptés à une existence terrestre, tandis que leurs principaux concurrents, les crustacés, sont restés dans la mer et ont continué à s'adapter à cet environnement. Aujourd'hui, des millions d'années plus tard, les insectes sont incapables de rivaliser avec succès dans l'océan avec leurs lointains cousins crustacés qui rencontrent les mêmes difficultés avec les insectes sur terre. Le professeur Cheng est un ardent défenseur de cette hypothèse et souligne que les seuls insectes vivant en plein océan vivent à sa surface et ne rencontrent jamais les crustacés qui eux vivent sous

sa surface. D'autres explications de la rareté des insectes véritablement marins concernent la difficulté de vivre en profondeur en raison de leur système trachéal rempli d'air qui les rend beaucoup plus vulnérables à la prédation par les poissons ; de plus, il est difficile de produire des stades de dispersion aérienne dans un environnement océanique. Les insectes d'eau douce sont capables d'utiliser la végétation semi-submergée comme plateforme pour que leurs adultes venant de muer puissent d'abord briser la tension de surface pour émerger au-dessus de l'eau et ensuite se reposer pendant que leurs ailes se déploient et durcissent avant le vol. En haute mer, de telles structures sont extrêmement rares. Cette combinaison de facteurs explique en partie l'absence d'insectes marins vivant sous l'eau.

Il existe en fait plusieurs centaines de genres dans quatorze ordres d'insectes qui sont associés aux environnements marins du littoral, mais seuls les membres du genre *Halobates*, les patineurs de mer, sont présents en haute mer. Il s'agit d'hémiptères (punaises) de la famille des Gerridae, découverts il y a près de 200 ans par Johann Friedrich Gustav von Eschscholtz lors de son voyage sur le navire expéditionnaire russe *Rurik* entre 1815 et 1818. Bien que 90 % des gerridés vivent en eau douce, il existe quarante espèces dans le genre *Halobates*, dont cinq sont véritablement marines. Elles sont réparties dans tous les océans tropicaux entre 40° N et 40° S. Les gerridés sont fascinants : il suffit de voir leur capacité à se déplacer en effleurant la surface des étangs et des cours d'eau. Leur biologie et leur écologie ont également des aspects intéressants. Ils ont des formes à ailes courtes ou longues, utilisent la « communication ondulatoire », c'est-à-dire qu'ils provoquent des vagues pour attirer les partenaires, et certaines espèces ont un comportement territorial et gardent leur partenaire. Les *Halobates* sont cependant le seul genre dont les espèces sont entièrement océaniques.

Ce sont des insectes remarquables ; ils ont une distribution tropicale mais, contrairement à leurs homologues terrestres, ils n'ont aucun endroit où se cacher du soleil, des tempêtes et des prédateurs. Ils vivent à la surface, entourés d'une solution saline à 3 %, mais maintiennent leur taux de sels sanguins à une pression osmotique inférieure à celle de l'eau de mer (hypotonique) et parviennent à trouver des partenaires dans l'immensité de l'océan. Ils vivent dans ce qui, pour eux, doit être un monde bidimensionnel sans limites, dans lequel ils dépendent presque uniquement des proies qui tombent du haut ou qui remontent du bas et flottent à la surface. En outre, ils doivent survivre à la prédation par le haut (oiseaux) et par le bas (poissons), tout en restant en contact avec les autres membres de leur espèce afin de s'accoupler et de produire des descendants, avec le défi supplémentaire d'éviter d'être la proie d'autres membres du même genre qui sont confrontés aux mêmes dilemmes existentiels. Ils réduisent leur risque de prédation en formant des « flottilles » comptant jusqu'à cent individus. Ils pondent leurs œufs par lots sur n'importe quel substrat flottant approprié – plumes perdues, végétation flottante, plastique – et même sur leurs congénères. Ils évitent de se noyer en portant ce qui s'apparente à un « imperméable et des bottes » sous la forme de très petits poils (microtriches) sur leurs pattes et de plus gros poils (macrotriches) sur leur corps, qui repoussent l'eau et retiennent l'air. S'ils sont immergés, ils peuvent survivre pendant au moins deux heures sous l'eau et jusqu'à seize heures dans des eaux plus fraîches. Il est extrêmement difficile de les garder en captivité, et il reste donc beaucoup à découvrir sur ces animaux insaisissables.

Aussi fascinants soient-ils, les insectes aquatiques sont minoritaires, même si cela reste appréciable au regard de la richesse des espèces par rapport aux vertébrés, qu'ils dépassent largement en nombre. Dans ce chapitre, nous

avons examiné les cycles de vie et les tactiques de reproduction des insectes aquatiques, et nous avons vu comment ils évitent la prédation. Dans le chapitre 6, nous verrons les adaptations que leurs cousins terrestres ont développées pour éviter d'être victimes de la prédation des vertébrés insectivores et autres invertébrés.

6

Mimétisme, crypsis et couleurs d'avertissement

Les insectes représentent la nourriture de nombreux animaux, y compris pour d'autres insectes. Les principaux moyens qu'ils utilisent pour éviter d'être mangés sont de se cacher, en se camouflant de manière à se fondre dans le décor ou en prétendant être quelque chose de dangereux ou de vénéneux, ou de s'enfuir en courant ou en volant. Plusieurs insectes imitent des objets inanimés, tandis que d'autres prennent l'apparence d'un animal dangereux ; on pense par exemple que les ocelles des ailes des papillons imitent les yeux des prédateurs vertébrés. Certaines mouches et certains papillons sont d'incroyables imitateurs ; combien de personnes ont pensé que l'inoffensif syrphe est une guêpe ou une abeille, ou que le papillon de la Sésie apiforme est un frelon ?

Le mimétisme des bêtes « dangereuses » est né de l'adaptation acquises par un certain nombre d'espèces d'insectes qui préviennent de leur nocivité par des couleurs d'avertissement (*aposématisme*) – rouge et noir ou jaune et noir. Les chenilles qui séquestrent les toxines de leurs plantes hôtes l'annoncent par des rayures, avertissant les prédateurs

oiseaux et mammifères expérimentés que leur consommation aura des conséquences néfastes. Chez certaines espèces, les effets toxiques se transmettent au stade adulte, qui présente également une coloration d'avertissement, mais pas nécessairement la même que celle de la larve. La chenille du papillon Goutte-de-sang a des rayures jaunes et noires tandis que l'adulte est noir et rouge, les deux colorations étaient des signes de danger bien connus dans la nature. On peut supposer que le changement de couleur de la larve à l'adulte implique que les adultes ont une série différente de prédateurs à éviter.

Le naturaliste anglais Henry Bates et l'entomologiste allemand Johann Müller ont travaillé indépendamment dans les forêts tropicales brésiliennes à la fin du 19^e siècle, observant et collectant des papillons *Heliconiinae*. Ces travaux ont eu une telle influence que leurs noms ont été immortalisés en étant attachés à leurs concepts respectifs. Le *mimétisme batésien*, ou mimétisme de signalisation, de protection ou de défense, est formellement défini comme le mimétisme dans lequel une espèce inoffensive a évolué pour imiter les signaux d'alarme d'une espèce toxique destinés à un prédateur des deux espèces (cf. Figure 21). Le *mimétisme müllérien* (aposématisme) ou mimétisme d'avertissement est défini comme celui concernant deux ou plusieurs espèces souvent toxiques ou venimeuses, étroitement apparentées ou et partageant un ou plusieurs prédateurs communs, qui en sont venues à acquérir les signaux d'avertissement à leur avantage mutuel (cf. Figure 22).

Bien que les mimétismes batésien et müllérien aient longtemps été associés aux espèces de papillons tropicaux, des travaux récents ont révélé que ces types de mimétismes sont beaucoup plus répandus. On a montré ainsi qu'un complexe mimétique d'hémiptères rouges et noirs, dont la coloration

les protège de l'attaque des oiseaux insectivores, est présent en Europe centrale.

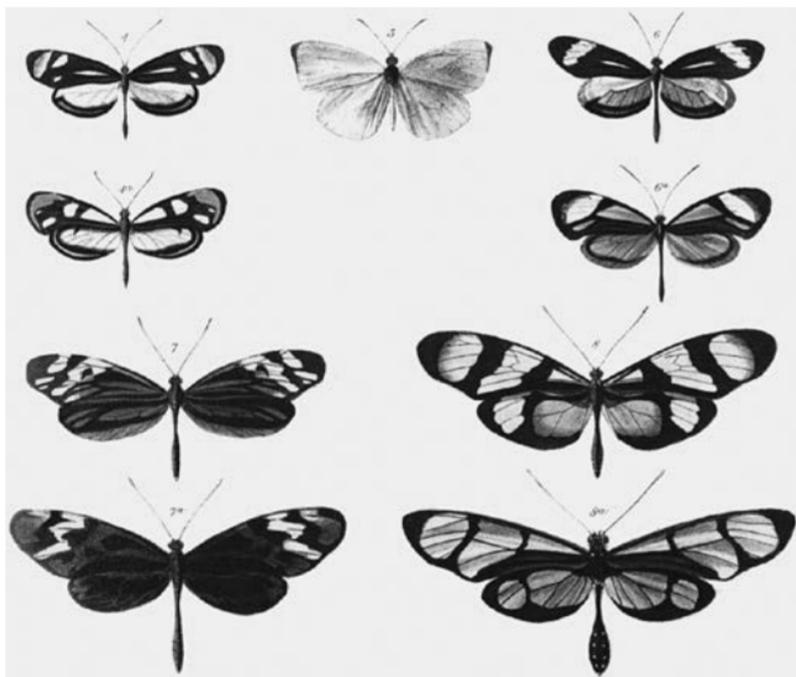


Fig. 21 ▶ Une planche de l'article original de Bates, illustrant le mimétisme batésien entre les espèces de *Dismorphia* (Pieridae) (rangée supérieure et troisième rangée) et divers Ithomiini (Nymphalidae) (deuxième et dernière rangées). Une autre espèce de Pieridae non batésienne, *Pseudopieris nehemia*, est en haut au centre.

CAMOUFLAGE, AVERTISSEMENT ET TACTIQUES DE CHOC

Le mimétisme n'est pas uniquement batésien ou mülle-rien ; d'autres formes de mimétisme sont également reconnues. Les insectes peuvent se faire passer pour des objets physiques (crypsis). Ainsi, de nombreux Lépidoptères se font

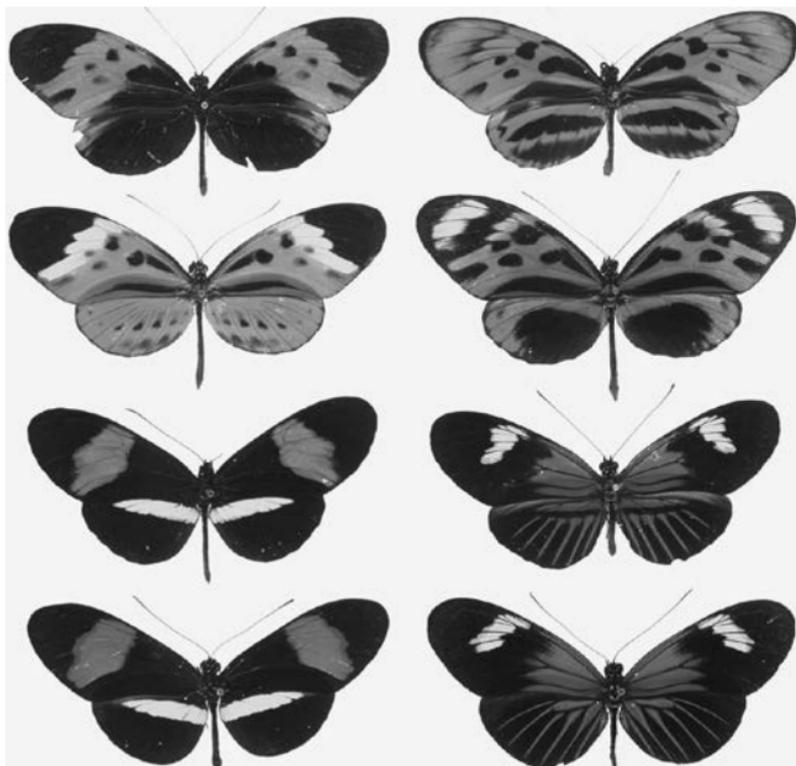


Fig. 22 ▶ Le mimétisme müllerien chez les papillons, montrant quatre formes de *Heliconius numata* (rangées du haut) ; deux formes de *H. melpomene* (rangée du milieu) ; et, dans la rangée du bas, les deux formes mimétiques correspondantes de *H. erato*.

passer pour des feuilles mortes, des brindilles ou même des bourgeons, comme La Bucéphale (*Phalera bucephala*), et les très familiers phasmes et phyllies qui imitent remarquablement bien la végétation. Le papillon de nuit *Uropyia meticulodina* est presque impossible à prendre pour un insecte lorsqu'il est au repos et se fait passer pour une feuille morte (cf. Figure 23).



Fig. 23 ▶ *Uropygia meticulodina* adulte se faisant passer pour une feuille morte.

Un exemple de mimétisme d'avertissement et de masquerade est observé chez les larves et les adultes de papillons de nuit qui ressemblent à des excréments d'oiseaux sur les feuilles, spectacle peu appétissant pour des prédateurs potentiels. Un exemple de mimétisme agressif est celui des insectes prédateurs qui s'attaquent aux araignées. La punaise à échasses australienne, *Stenolemus bituberus*, grimpe sur la toile d'une araignée et frotte les fils pour attirer l'araignée vers elle. Une fois l'araignée arrivée, la punaise la poignarde rapidement avec son rostre perforant et la maintient entre ses pattes pour aspirer les fluides corporels de sa proie. À l'inverse, un exemple de mimétisme agressif est celui de l'Azuré du serpolet (*Phengaris arion*, anciennement *Maculinea arion*), qui passe l'hiver à l'état de larve de quatrième stade dans les nids de la fourmi *Myrmica sabuleti*. Au cours des trois premiers stades larvaires, la chenille du papillon se nourrit de plantes, puis elle se laisse tomber au sol, simule le bruit d'une

larve de fourmi et, pour finir, libère des substances imitant celle de la cuticule des larves de fourmi, ce qui trompe les fourmis adultes de passage. Ces dernières emportent alors dans leur nid la larve de papillon qui devient carnivore et se nourrit pendant tout l'hiver du couvain des fourmis. Au printemps, la larve en fin de développement se transforme une chrysalide, et l'adulte qui émerge quelques jours plus tard se dirige vers la surface où il gonfle ses ailes pour s'envoler, chercher un partenaire et finalement pondre ses œufs dans un habitat approprié.

Selon son orientation, le Sphinx demi-paon (*Smerinthus ocellata*) peut se faire passer pour une feuille morte, un champignon à crochets ou même un renard. Il existe même une chenille d'une espèce de papillon de nuit que l'on trouve dans la jungle équatorienne et qui ressemble à une plume d'oiseau : lorsqu'elle bouge, elle semble osciller dans le vent.

Un autre exemple de mimétisme impressionnant est celui du Paon-du-jour (*Aglais io*). Lorsque ses ailes sont complètement ouvertes, son corps a la même forme et la même couleur que le bec d'un oiseau. Même les « ocelles » sont dans la bonne position et avec un peu d'imagination, on peut y voir une ressemblance avec la tête d'un hibou. Lorsque les ailes sont fermées, la coloration du dessous ressemble à une feuille morte ou à l'écorce d'un arbre ; lorsqu'il est dérangé, il ouvre brusquement ses ailes et espère ainsi faire fuir le ou les prédateurs.

Christer Wiklund et ses collègues de l'université de Stockholm, en Suède, ont mené des recherches fascinantes sur trois espèces de papillons imitant les feuilles, le Robert-le-diable (*Polygonia c-album*), la Petite Tortue (*Aglais urticae*) et le Paon-du-jour. Les papillons ont été placés dans une grande cage avec des mésanges bleues. Le Robert-le-diable, qui est l'imitateur de feuilles le plus réaliste, a été le dernier à

être découvert par les mésanges bleues, mais comme ce papillon n'est pas capable d'ouvrir brusquement ses ailes, près de 75 % des individus ont été mangés. Les petits papillons de la Petite Tortue, intermédiaires entre le Robert-le-diable et le Paon-du-jour en termes de comportement et de mimétisme, ont un taux de mortalité de 90 %. Le Paon-du-jour, en revanche, a connu un taux de survie de 100 %.

Tous les insectes ne prétendent pas être autre chose que ce qu'ils sont ; certains ont adopté une coloration protectrice. De nombreux insectes adultes se fondent parfaitement dans leur environnement : la grande sauterelle des lichens d'Amérique centrale et du Sud (*Markia hystrix*) est d'un vert éclatant lorsqu'elle vient d'émerger, et le papillon de nuit la Runique (*Griposia aprilina*), plus pertinemment nommé « merveille du jour » en anglais, se fond dans le décor quand il est posé sur un arbre couvert de lichens. La Phalène du bouleau (*Biston betularia*), papillon de nuit qui possède différentes formes colorées, se repose pendant la journée, à l'âge adulte, sur les troncs d'arbres qui ont la même couleur que lui. Lorsque la pollution atmosphérique était à son comble, la sélection naturelle favorisait les papillons adultes de couleur sombre ; cette forme mélanique n'est plus aussi courante au Royaume-Uni depuis que le Clean Air Act (1956) a réduit la quantité de suie dans l'air. Les larves sont également cryptiques (elles se cachent à la vue de tous), imitant les brindilles, et des recherches récentes ont montré qu'elles peuvent détecter la couleur de la brindille sur laquelle elles se trouvent et adapter la couleur de leur corps en conséquence.

Les insectes n'ont pas seulement besoin d'être protégés de leurs ennemis naturels pendant leur phase active : les œufs et les nymphes en ont également besoin. Les œufs d'insectes varient considérablement en termes de couleur, de taille, de forme et de sculpture. Certaines de ces variations ont très

clairement une fonction défensive : spicules (épines), enduit dégoûtant et forte teneur en produits chimiques toxiques. Une option moins coûteuse sur le plan métabolique est le camouflage ou le mimétisme. Les œufs du Phasme morose (*Carausius morosus*) ressemblent à des graines, présentant même comme sur les vraies graines un (faux) élaïosome, structure charnue contenant des lipides qui encourage les fourmis à les transporter et à les disperser. On a évoqué déjà les œufs du papillon Carte géographique (*Araschnia levana*) qui imitent les fleurs des plantes hôtes de ses larves, les orties (*Urtica* spp.) (cf. Figure 24).



Fig. 24 Le papillon de la Carte géographique (a), l'ortie, plante qui est le modèle mimétique des œufs (b) et les œufs du papillon (c).



Fig. 24 ▶ Suite.

Un autre papillon du jour, *Agathymus estelleae* (Hesperiidae), pond des œufs beiges ou verts. Les premiers sont cachés s'ils tombent sur le sol, les seconds sont cachés sur les plantes hôtes, ce qui garantit qu'au moins une partie des œufs est protégée, quelle que soit la négligence de la mère dans le dépôt de ses œufs. Nous ne pensons peut-être pas que les fourmis et les abeilles ont besoin de se cacher, mais malgré leurs piqûres et leurs morsures, elles ont des ennemis. Les fourmis constituent probablement le plus grand groupe d'insectes sociaux qui utilisent le camouflage ; les espèces qui

vivent sur l'écorce des arbres, le sol et les rochers ont tendance à être uniformément noires, brunes ou grises, assorties à leur arrière-plan. Nous pouvons également observer des variations au sein d'une même espèce, chez les bourdons par exemple, ceux qui vivent dans des prairies sèches étant plus pâles que ceux de la même espèce qui vivent dans des environnements plus luxuriants et plus ombragés.

COULEURS DISRUPTIVES/PERTURBATRICES

Les couleurs disruptives ou perturbatrices fortement contrastées brouillent les contours du corps de l'animal en créant de fausses limites, ce qui dérouté les prédateurs à la recherche d'un repas juteux. Les œufs du papillon de nuit la Feuille morte du chêne (*Gastropacha quercifolia*), dont les adultes ressemblent à un paquet de feuilles de chêne séchées (d'où le nom), ont des œufs très distinctement marqués et très évidents, du moins pour les humains, et il a été suggéré qu'il s'agissait d'un exemple de coloration disruptive (cf. Figure 25).



Fig. 25 ▸ Œufs de la Feuille morte du chêne, *Gastropacha quercifolia*.

MISE EN GARDE

Les insectes qui dépendent d'une défense chimique, qu'ils obtiennent en séquestrant les toxines de leurs plantes hôtes, comme le papillon Goutte-de-sang (*Tyria jacobaeae*) qui se nourrit de séneçon, *Senecio jacobaea*, sont assurés de se distinguer de la foule grâce à leur coloration audacieuse ; chez la Goutte-de-sang, comme signalé précédemment, les adultes sont rouges et noirs, et les chenilles sont rayées de jaune et de noir. Chez le Monarque (*Danaus plexippus*), les chenilles qui se nourrissent d'asclépiades, plantes riches en glycosides cardiaques, sont très brillantes et rayées de jaune et de noir tandis que les adultes sont d'un orange et d'un noir très contrastés. Comme pour la Goutte-de-sang, cela suggère que les prédateurs qui s'attaquent à leurs différents stades de développement ne sont pas les mêmes. Une fois qu'un prédateur, généralement un vertébré, a appris qu'un de ces insectes a mauvais goût, le reste de sa population est à l'abri de ses attaques. Chez certaines populations de prédateurs, la réponse aux signaux de danger semble être innée et, dans ce cas, la proie et le prédateur ont conclu une trêve évolutive.

Bien que chez la plupart des espèces qui ont évolué vers l'utilisation de couleurs d'avertissement rouge et jaune, ces caractéristiques sont présentes dans l'ensemble de leurs populations, tous les individus ayant les mêmes couleurs, certaines espèces, comme l'Écaille du plantain (*Arctia plantaginis*), présentent un polymorphisme de couleurs. Les ailes postérieures des femelles vont du jaune au rouge, tandis que celles des mâles peuvent être blanches, jaunes, rouges ou noires. Les adultes de l'Écaille du plantain ont deux formes de défense chimique : l'une étant la libération d'un fluide toxique par le thorax, lorsque le papillon est attaqué par des oiseaux, l'autre est la production d'un cocktail toxique similaire, mais subtilement différent, qui dissuade les prédateurs

invertébrés, principalement les fourmis. Le liquide produit par les mâles aux ailes blanches est plus répugnant et plus odorant que celui produit par les autres morphes de couleur, ce qui nous fait penser que la forme blanche doit être la plus commune, puisqu'elle n'est pas la seule. Bien que certaines populations soient effectivement monomorphes, en Écosse, toutes les Écailles du plantain ont des ailes postérieures jaunes ; dans d'autres endroits, les autres formes de couleur dominant. Il s'avère que la fréquence des différentes formes de couleur est le résultat du comportement d'apprentissage des oiseaux prédateurs les plus courants : en Écosse, les mésanges sont les principaux prédateurs, dans le sud de la Finlande, où la forme blanche domine, ce sont les bécasses qui sont les principaux prédateurs. Qu'en est-il des formes à ailes rouges ? Comment se fait-il qu'elles survivent dans la nature ? Il s'avère que, bien qu'elles ne soient pas aussi dégoûtantes que les formes blanches, elles sont visuellement plus répugnantes pour les oiseaux, peut-être en raison d'une présupposition innée, basée sur leur expérience avec des insectes de couleur similaire, dont le rouge signale un danger. D'un autre côté, il se pourrait que leurs défenses anti-fourmis soient plus efficaces que celles des autres formes colorées et que cela leur permette de persister au sein la population. Un bel exemple de sélection naturelle en action, même si l'on peut se demander ce qu'il adviendrait des populations écossaises si la communauté des oiseaux venait à changer soudainement.

Bien que le jaune, le rouge et le noir soient des couleurs que de nombreux prédateurs d'insectes reconnaissent de manière innée comme des signaux de danger, la palette d'alerte des insectes ne se limite pas à ces seules couleurs. Certains insectes utilisent d'autres couleurs d'avertissement : le Puceron de l'aconit (*Delphiniobium junackianum*) est d'un bleu vif et se nourrit en formant des groupes dispersés,

mais bien distincts, sur les feuilles de sa plante hôte très toxique, l'aconit. Le pigment bleu provient de l'aconit que le puceron séquestre à partir de sa plante hôte, ce qui en fait une bouchée peu appétissante pour tout prédateur qui choisit d'ignorer ses signaux d'alarme.

Bien que les Lépidoptères adultes disposent d'un certain nombre de mécanismes d'évitement des prédateurs – mimétisme, aposématisme, caractère répugnant ou comportements innés – il n'existe aucune référence publiée par des pairs indiquant qu'ils sont capables de se « souvenir » d'avoir été attaqués et d'éviter une zone pendant un certain temps après. En revanche, il existe de nombreux exemples de prédateurs apprenant à éviter les papillons proies de mauvais goût. Il est donc surprenant que l'existence de ce phénomène n'ait pas encore été testée, d'autant plus que d'autres groupes d'insectes, comme les pucerons et les thrips, ont montré qu'ils évitaient les plantes que les coccinelles et les punaises prédatrices avaient déjà explorées.

Après avoir vu à quel point les insectes sont doués pour éviter la mort provoquée par d'autres animaux, le chapitre 7 examine comment les insectes font face aux dangers dus aux effets tout aussi éprouvants du temps et du climat.

7

Envers et contre tout

En plus du risque d'être mangés, les insectes doivent faire face à plusieurs défis environnementaux, le temps qu'il fait et les changements climatiques étant les deux plus évidents. Imaginez qu'ils doivent passer l'hiver nus dans les prairies enneigées d'Amérique du Nord ou l'été nus dans les déserts d'Afrique du Nord. C'est la situation dans laquelle se trouvent de nombreux insectes. Les problèmes sont particulièrement marqués chez les insectes qui vivent dans des environnements variant selon les saisons, ou ceux présentant des différences très marquées entre les températures nocturnes et diurnes. Les insectes qui vivent dans des environnements tempérés ou subarctiques doivent trouver un moyen de survivre à l'hiver, qu'il s'agisse d'un site d'hivernage sûr, d'un changement de comportement, d'un changement physiologique ou, dans de nombreux cas, des trois. Le principal défi est d'éviter de mourir de froid. La solution consiste à passer l'hiver à un stade résistant au froid, ce qui, chez les insectes, peut être n'importe quelle partie de leur cycle de vie – œuf, larve, nymphe, adulte – même dans le cas d'organismes aussi apparemment fragiles que les papillons de nuit et de jour. Le secret réside dans l'antigel que les insectes produisent à l'approche de l'hiver. Les insectes qui hivernent utilisent un mélange d'alcools et de protéines pour éviter le

gel, ce qui leur permet dans certains cas (œufs de pucerons, par exemple) de survivre à une exposition prolongée à des températures aussi basses que $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, une protection bien nécessaire pour un hiver scandinave. Ce n'est pas parce qu'un insecte peut être trouvé gelé dans le sol ou dans l'eau qu'il est, contrairement à nous, tolérant au gel (capable de survivre à la formation de cristaux de glace dans ses tissus corporels) ; il peut l'être ou ne pas l'être. Dans ce dernier cas, il a évité la congélation grâce à un processus connu sous le nom de surfusion, c'est-à-dire la capacité de rester non congelé en dessous de son point de fusion. Le point de surfusion est la température à laquelle la congélation spontanée se produit dans un liquide surfondu. Vous avez peut-être mis un verre d'eau dans votre congélateur et l'avez sorti quelques heures plus tard pour le trouver encore liquide, mais en y plongeant un doigt, vous vous apercevez qu'il se solidifie soudainement, car la cristallisation commence dès que l'on introduit le moindre grain de poussière : un excellent exemple de surfusion, très satisfaisant. L'eau purifiée ne contient pas les impuretés sur lesquelles les cristaux de glace peuvent se former. Plus l'antigel est présent, plus la température à laquelle un insecte peut se surrefroidir est basse. La production d'antigel étant coûteuse sur le plan métabolique, il est dans l'intérêt de l'insecte de n'en produire que lorsqu'il en a besoin – pas toute l'année, mais seulement à l'approche de l'hiver. Au début, les recherches sur l'hivernation des insectes ont été effectuées en grande partie par des physiologistes des insectes, qui se sont concentrés sur la remarquable capacité de surfusion des insectes, pouvant atteindre jusqu'à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ chez certains insectes adultes et $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ dans certains œufs. Même les insectes à corps mou, comme les pucerons, ont des points de surfusion bien inférieurs à $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ces résultats apparaissaient toutefois en contradiction avec ce que l'on pouvait observer dans la nature. Par exemple, les travaux sur

le Puceron des épis de céréales (*Sitobion avenae*) ont montré clairement que les populations du nord de l'Angleterre, bien que commençant à croître au début de l'hiver, s'éteignaient avant le printemps, même si la température ne descendait pas en dessous de $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$. La réponse réside dans la méthode de détermination des points de surfusion. Les pucerons testés ont été placés dans de petites chambres, la température a été abaissée de quelques fractions de degrés, arrêtée, puis remontée aux niveaux ambiants pour vérifier si les pucerons étaient toujours en vie. La température à laquelle ils sont morts a été enregistrée comme étant la limite létale. Les chercheurs n'ont toutefois pas vérifié si les fonctions normales étaient rétablies après le traitement. Il s'est avéré que les pucerons subissaient des cryo-blessures à des températures aussi élevées que $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ s'ils y étaient exposés pendant une période prolongée : ils pouvaient très bien être vivants à cette température lorsqu'ils étaient observés dans des conditions expérimentales, mais sur le terrain, leur reproduction et leur survie étaient entravées, ce qui entraînait le collapse de la population.

Les stratégies d'hivernage ne sont pas toutes basées sur la chimie interne. Un autre moyen de survivre à l'hiver est de changer de comportement. De nombreux insectes qui s'évitent normalement, sauf lorsqu'ils veulent s'accoupler, deviennent beaucoup plus tolérants les uns envers les autres et forment de grandes agrégations dans des sites protégés : sous l'écorce des arbres ou, comme le rapportent souvent les médias, dans les maisons des gens. Nous avons déjà noté précédemment que chez des insectes comme les coccinelles, ce changement de comportement est induit par des phéromones d'agrégation et une réponse positive au toucher, le thigmotactisme. Chez les insectes qui passent normalement l'hiver dans des grottes ou des creux d'arbres, il peut également y avoir une réponse négative à la lumière.

Comment les insectes savent-ils que l'hiver approche ? Il existe deux indices : le changement de la durée du jour – les jours deviennent plus courts et les nuits plus longues une fois le solstice d'été passé – et les températures moyennes commencent à baisser. Ce dernier indice n'est pas aussi fiable que le premier, de sorte que la plupart des insectes dépendent principalement de la durée du jour (photophase) ou de la nuit (scotophase), qui sont entièrement prévisibles et ne varient pas d'une année à l'autre. Chaque espèce d'insecte a une phase critique. Chez le Puceron de la vesce (*Megoura vicia*), le seuil est atteint lorsque la durée de la nuit dépasse dix heures, tandis que chez la guêpe parasite *Cotesia rubecula*, le stimulus pour entrer en diapause (un état dans lequel le développement et le métabolisme sont fortement réduits) se produit lorsque la durée du jour tombe en dessous de seize heures. La « décision » suivante qu'un insecte doit « prendre » est de savoir où passer l'hiver.

En tant qu'organismes « nus », les insectes ont besoin d'un endroit abrité et de préférence bien isolé pour passer l'hiver. Le sol est un isolant remarquable ; la température de surface peut être de $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ mais la température à 160 cm de profondeur peut atteindre $6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Cela semble être la situation idéale, surtout s'il y a une épaisse couche de neige, qui agit comme une couche isolante supplémentaire. Au Canada, par exemple, où la neige épaisse est fréquente en hiver, la Mouche de la racine du chou (*Delia radicum*) est capable de survivre à une température de l'air plus basse que celle du Royaume-Uni, où la neige est beaucoup plus rare. Passer l'hiver en profondeur dans le sol peut convenir à un coléoptère adulte au corps dur, mais imaginez une larve au corps mou creusant d'abord son chemin jusqu'à cette profondeur, puis émergeant au printemps sous la forme d'un adulte aux ailes délicates qui doit atteindre la surface ; elle subirait des dommages irréparables en chemin.

Un autre problème serait de déterminer l'arrivée du printemps. En pratique, la plupart des insectes qui hibernent dans le sol ne descend pas à plus de 15 cm environ. Certains insectes, comme le charançon (*Strophosoma melanogrammum*), passent l'hiver à l'état d'adultes actifs, se déplaçant entre le sol et la surface en fonction de la température, se nourrissant de plantes à feuilles persistantes pendant les périodes plus chaudes et se retirant dans le sous-sol, milieu relativement chaud, lorsque les températures descendent en dessous de 0 °C. Cela nous amène au problème de savoir dans quel stade du cycle de vie passer l'hiver. Les insectes existent sous forme d'œufs, de larves et d'adultes et, s'ils sont holométaboles, ils ont également des stades pré-nymphal et nymphal. Si l'on prend les papillons de jour et de nuit comme exemples d'insectes holométaboles, dans une région où les hivers sont réputés pour leur rigueur, par exemple en Finlande, où les températures hivernales sont généralement inférieures à - 20 °C, on s'attend à ce que la plupart des espèces passent l'hiver à des stades immobiles résistants au froid – œuf ou nymphe. En fait, tous les stades du cycle de vie des Lépidoptères peuvent se dérouler pendant l'hiver, même si l'œuf et la nymphe sont les stades d'hivernation préférés. Il peut être risqué de passer l'hiver sous la forme d'une larve ou d'un adulte fragile, mais cela présente aussi des avantages, notamment celui de devancer ses concurrents. Si le stade d'hivernage est une nymphe, les insectes doivent émerger, s'accoupler et pondre des œufs ; s'ils sont déjà adultes, ils sont prêts à pondre des œufs et à exploiter les nouvelles pousses avant que leurs rivaux ne soient sortis de leur nymphe en train d'hiverner. S'il s'agit de larves qui ont survécu à l'hiver, elles sont déjà en mesure de commencer à se nourrir. Une proportion importante d'espèces a plusieurs stades de développement capables d'hiverner afin de « protéger leurs arrières ».

Bien entendu, il est important de savoir quand le printemps est arrivé. Les insectes se servent de l'augmentation des températures et de la longueur des jours pour savoir quand sortir de diapause, bien que certaines espèces, comme la Noctuelle du pin (*Panolis flammea*) et la Mouche de la racine du chou, doivent également subir une période de températures inférieures à celles qui permettent leur développement avant de répondre aux indices du printemps, de façon similaire au processus de vernalisation des plantes.

À l'autre extrémité de l'échelle, on trouve la chaleur et la sécheresse extrêmes. Dans ce cas, l'antigel n'est pas une option, bien que des insectes tropicaux aient encore la capacité de produire des cryoprotecteurs. Cette partie de l'histoire des insectes présente deux aspects : les insectes qui vivent dans le désert et doivent faire face à des conditions extrêmes tout au long de leur vie, et les insectes qui ne connaissent qu'occasionnellement la chaleur et la sécheresse extrêmes ; les premiers sont bien adaptés à ces conditions, les seconds moins.

Les réponses comportementales et physiologiques sont la clé de la survie dans le désert. Les insectes adaptés au désert présentent des modifications particulières par rapport à leurs congénères des régions tempérées et tropicales ; il existe des adaptations morphologiques, physiologiques, anatomiques et comportementales. Les insectes du désert ont tendance à être assez gros, ce qui réduit leur surface relative (par rapport à leur volume) et empêche une perte d'eau excessive. Contrairement aux insectes qui vivent dans des conditions sèches non désertiques, les pattes des insectes du désert sont généralement longues pour éviter le contact avec la surface chaude du désert, et ils ont souvent une cavité sous-élytrale, là encore pour réduire la perte d'eau. Sur le plan physiologique, les insectes du désert disposent de trois formes principales de résistance. Ils peuvent tolérer

une faible teneur en eau de leur hémolymphe : en gros, ils ont un sang épais. Comme d'autres animaux qui vivent dans des conditions sèches, ils limitent autant que possible la quantité d'eau nécessaire aux processus de sécrétion. Les excréments des insectes sont généralement secs, mais chez les insectes du désert, ils le sont encore plus ; chaque molécule d'eau est précieuse. Ils présentent une ventilation discontinue (respiration cyclique), que l'on peut décrire en disant que l'insecte retient son souffle. Les stigmates (chapitre 1) restent fermés la plupart du temps, mais lorsque l'oxygène est utilisé et que le dioxyde de carbone (CO_2) s'accumule dans l'hémolymphe, il reste sous une forme dissoute (de bicarbonate principalement). Au fur et à mesure que le taux de CO_2 augmente, les stigmates s'ouvrent légèrement, permettant à un peu d'oxygène de pénétrer et à un peu de CO_2 de s'échapper. Enfin, lorsque le niveau de CO_2 atteint un seuil critique, les stigmates s'ouvrent complètement et le dioxyde de carbone est libéré d'un seul coup.

D'autres insectes du désert profitent des brumes ou des brouillards occasionnels et boivent l'eau là où elle s'accumule sur des morceaux de détritrus. Certains coléoptères ténébrionides construisent des auges et des mini-dunes de sable pour recueillir de l'eau. D'autres coléoptères ténébrionides ont des adaptations anatomiques pour faire le même travail. Le ténébrion (*Stenocara gracilipes*) et les espèces apparentées, intrépides habitants du désert de Namibie, représentent probablement les exemples les plus connus d'adaptation extrême au désert. Leurs longues pattes réduisent le contact avec le sable chaud, et leur cuticule, composée de rainures et de bosses hydrophiles et hydrophobes, canalise l'eau récoltée dans les brumes matinales vers leur bouche assoiffée (cf. Figure 26). D'autres insectes vivant dans le désert sont en grande partie nocturnes, passant la journée sous la surface du sol ou sous des pierres adéquates ou des sites similaires.

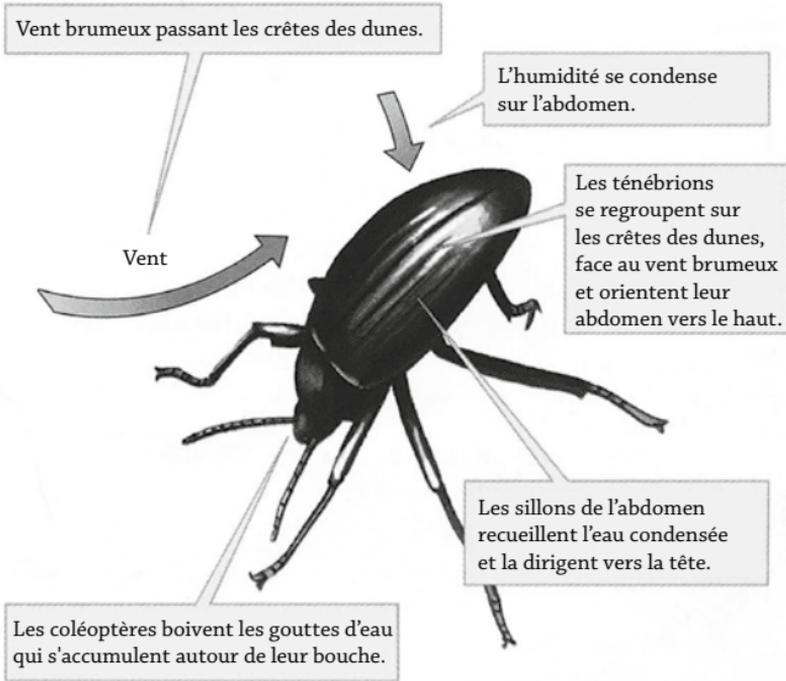


Fig. 26 ▶ Le Ténébrion du désert, *Stenocara gracilipes*.

La sécheresse pourrait, si les prévisions actuelles concernant le changement climatique sont correctes, devenir un événement de plus en plus fréquent dans le monde entier ; elle est alors susceptible de causer aux insectes des régions tempérées beaucoup plus de problèmes que ceux rencontrés par les habitants du désert. La sécheresse dans les régions tempérées et tropicales est généralement associée à des températures élevées. Dans les régions tropicales, ce n'est pas un si gros problème car les insectes tropicaux ont des limites thermiques plus élevées que les insectes tempérés. Bien qu'en général, des températures plus élevées permettent aux insectes de terminer leur cycle de vie plus rapidement, il existe des tolérances thermiques à prendre en compte.

L'espèce tempérée connue dans les pays anglo-saxons sous le nom de Puceron de la luzerne (*Acyrtosiphon kondoi*) a une limite de température optimale d'environ 15 °C, tandis que le Puceron du melon et du cotonnier (*Aphis gossypii*), tropical, donne le meilleur de lui-même à environ 25 °C, une température que la première espèce a du mal à tolérer pendant longtemps. La sécheresse peut affecter tous les stades du cycle de vie des insectes – éclosion des œufs, alimentation et développement des larves, comportement des adultes et des larves, fécondité et ponte.

Les œufs de nombreuses espèces de coléoptères doivent absorber de l'eau avant de pouvoir éclore ; ceux de la Chrysomèle occidentale des racines du maïs (*Diabrotica virgifera*) se dessèchent quand l'humidité est insuffisante, tandis que chez d'autres espèces, l'éclosion et la survie des œufs diminuent avec la sécheresse. Les insectes dont les larves vivent dans le sol sont particulièrement sensibles à la sécheresse – les jeunes larves de tipules sont très dépendantes de l'humidité du sol pour leur survie, tout comme les larves du charançon sitone (*Sitona hispidulus*). La profondeur à laquelle les larves du Taupin des moissons (*Agriotes lineatus*) se nourrissent et leur abondance sont grandement affectées par les précipitations ; une faible humidité du sol entraîne une diminution de l'abondance. La ponte de la courtilière (*Scapteriscus borellii*) d'Amérique du Sud, est fortement retardée lorsque l'humidité du sol tombe en dessous de 10 %.

La sécheresse dans les zones où elle n'est pas régulière peut avoir des effets marqués sur les populations d'insectes, soit directement, soit, dans le cas des insectes herbivores, par le biais des impacts sur leurs plantes hôtes. Au Royaume-Uni et aux États-Unis, par exemple, les espèces, très mobiles, des papillons méridionaux diurnes et nocturnes ont tendance à augmenter en abondance après les périodes de sécheresse,

tandis que les espèces septentrionales moins mobiles voient leur population diminuer. Les insectes herbivores ne sont pas les seuls à être affectés par la sécheresse. Les carabes, dont beaucoup sont prédateurs, ont également été touchés par les sécheresses du milieu des années 1990 au Royaume-Uni ; les espèces adaptées aux habitats humides et aux basses températures ont connu une baisse significative de leurs effectifs. Les insectes et les plantes entretiennent une relation complexe lorsqu'il s'agit de stress dû à la sécheresse.

En 1969, un entomologiste australien, Tom White, a formulé une hypothèse séduisante pour expliquer les pullulations (explosions de populations) d'insectes, une hypothèse qui a dominé le domaine pendant au moins vingt ans et qui est toujours testée. Il s'agit de la célèbre, voire tristement célèbre, hypothèse du stress végétal. White a remarqué que les épidémies de psylles (*Cardiaspina densitexta*) – ou comme les Australiens l'appellent, le « lerp de l'Eucalyptus » – étaient associées à la sécheresse ou l'excès d'eau. Il a émis l'hypothèse que les arbres subissaient un stress, ce qui rendait l'azote soluble du feuillage plus accessible aux insectes, leur permettant de se développer en adultes plus grands et plus féconds, ce qui favorise l'explosion des populations. Quelques années plus tard, un entomologiste américain, Doug Rhoades, a confirmé cette hypothèse, mais a ajouté que les défenses des arbres stressés étaient également affaiblies, de sorte qu'en plus de disposer d'une source de nourriture plus nutritive, les insectes disposaient de plus de ressources pour se reproduire, puisque qu'ils avaient besoin de consacrer moins de ressources pour surmonter les défenses des plantes. Cette hypothèse a trouvé un écho chez les entomologistes et les écologistes qui, comme on peut le comprendre, l'ont envisagée en termes humains de vulnérabilité accrue à la maladie en cas de stress.

Si les observations de terrain semblaient confirmer cette hypothèse, les preuves expérimentales étaient et restent plus difficiles à trouver. Les insectes herbivores ne se nourrissent pas tous des plantes de la même manière ; certains ont des relations beaucoup plus intimes avec les plantes que d'autres. Les suceurs de sève exploitent le phloème ou le xylème ; les défoliateurs consomment les feuilles ; mais il y a aussi les foreurs de pousses ou de tiges, les mineurs de feuilles qui vivent à l'intérieur des feuilles en se nourrissant des tissus internes, et les galligènes (initiateurs de galles) qui manipulent les tissus végétaux par « injection » de substances salivaires. Il semble évident que des insectes ayant des modes d'alimentation différents ne réagissent pas de la même manière face à des plantes stressées. Deux études influentes réalisées dans les années 1990 ont toutefois suggéré que les études expérimentales donnaient des résultats très différents des observations sur le terrain. Lorsque les chercheurs observaient les pullulations sur le terrain, ils avaient apparemment plus de chances de voir les effets du stress des plantes que dans des conditions expérimentales, probablement en raison du fait que les conditions censées induire le stress des plantes, c'est-à-dire le temps chaud, permettent également aux insectes de croître rapidement, de se développer plus vite et d'être plus féconds. Les expériences menées dans des conditions contrôlées étaient beaucoup plus ambiguës et liées au mode d'alimentation de l'insecte. Une méta-analyse réalisée en 2004 par Susan Huberty et Bob Denno a montré que les insectes qui se nourrissent du phloème, comme les pucerons, ont de moins bons résultats sur les plantes stressées par la sécheresse, alors que les insectes qui dévorent les feuilles ne semblent pas affectés.

La façon dont les plantes sont stressées peut influencer les résultats observés sur les insectes. Joanna Staley a mené une série d'expériences intéressantes à Wytham Woods, près

d'Oxford, au Royaume-Uni. Elle a soumis des parcelles expérimentales à deux traitements, une sécheresse estivale complète et un été humide, avec 120 % des précipitations normales, et a étudié des papillons et des mouches mineurs de feuilles sur différentes plantes hôtes. Elle a constaté que certains réagissaient positivement au stress, tandis que d'autres non. Il n'y a donc pas de réponse univoque au stress des plantes au sein de cette guilda alimentaire. De même, des expériences avec des pucerons ont montré des réponses différentes selon l'espèce et le type de stress – des réponses qui n'étaient pas directement proportionnelles à l'augmentation de la sécheresse. Dans la Nature, cependant, la sécheresse ou l'excès d'eau ne sont pas toujours continus ; les périodes de sécheresse peuvent être interrompues par des périodes d'humidité. Cela conduit à l'hypothèse d'un « stress intermittent ». Pour la vérifier, nous avons réalisé des expériences avec des pucerons de l'épicéa sur des conifères soumis à divers traitements allant de la sécheresse continue à l'excès d'eau en passant par la pluie et la sécheresse intermittentes. Nous avons constaté qu'un stress de sécheresse intermittent et oscillant était bénéfique pour les pucerons, alors que les longues périodes de sécheresse et d'engorgement avaient des effets néfastes sur eux. Les coccinelles prédatrices, quant à elles, ont augmenté leur taux de consommation de pucerons lorsque la sécheresse était prolongée, mais en ont mangé moins lorsque les conditions de sécheresse étaient intermittentes. Les parasitoïdes des pucerons montrent également des interactions similaires. Ces expériences révèlent à quel point les interactions entre les plantes, les stress qu'elles subissent et les insectes qui les consomment peuvent être complexes, en particulier lorsque les ennemis naturels sont pris en compte.

En résumé, alors que les insectes sont bien adaptés aux périodes prévisibles de froid et de chaleur extrême, les effets directs de la sécheresse peuvent entraîner des changements

dans le calendrier de développement des insectes, leur survie et leur abondance. Toutes les étapes du cycle de vie peuvent être affectées. Les effets indirects, ceux provoqués par la plante hôte, peuvent être non linéaires et ne sont pas uniformes selon les guildes trophiques et les ordres d'insectes. Il reste encore beaucoup de travail à faire si nous voulons comprendre les effets du changement climatique sur les populations d'insectes.

8

Le bon, le méchant et le franchement laid

La plupart des gens considèrent les insectes comme soit bons soit mauvais, par exemple : les abeilles mellifères et autres pollinisateurs par opposition aux moustiques et aux ravageurs des cultures, comme l'omniprésente mouche verte, et c'est là, en résumé, le problème. Les insectes ne sont pas seulement des nuisibles et des pollinisateurs. La plupart des insectes ne nuisent pas à l'homme ; un très faible pourcentage du million des espèces les plus connues a façonné notre point de vue sur ces animaux fascinants et utiles.

Abstraction faite des influences culturelles, l'existence humaine dépend des insectes. Les pollinisateurs sont importants, mais il ne s'agit pas seulement des abeilles à miel ; les mouches, les coléoptères, les papillons de nuit, les abeilles sauvages et autres Hyménoptères jouent leur rôle en veillant à ce que nos cultures alimentaires soient fructueuses. Il y a aussi les insectes largement invisibles et négligés qui participent aux processus de recyclage, améliorent la qualité des sols et agissent pour réduire le nombre d'insectes qui, s'ils n'étaient pas contrôlés, menaceraient notre existence même. Il est indiscutable que sans la protection moderne des

cultures, nous perdrons peut-être la moitié de nos récoltes pendant leur croissance et leur stockage, mais dans une certaine mesure, c'est notre faute si nous fournissons des mets aussi tentants aux moins de 5 % d'espèces d'insectes qui partagent nos goûts.

Outre les insectes qui nous fournissent directement des aliments et d'autres produits, du miel, de la cire, des colorants alimentaires et des protéines, nous avons exploité le comportement meurtrier spécialisé de nombreux prédateurs et parasites d'insectes et l'avons utilisé pour nous fournir des aliments sans résidus et, espérons-le, des systèmes agricoles durables. Nous avons encore beaucoup à apprendre dans ce domaine.

LES INSECTES EN TANT QUE NUISIBLES

Comme mentionné précédemment (*cf.* chapitre 3), la plupart des insectes sont herbivores. Les insectes qui vivent des mêmes plantes que celles qui nourrissent notre bétail et nous-mêmes sont donc en concurrence directe avec nous et considérés comme des ravageurs. L'agriculture moderne et l'utilisation excessive de pesticides de synthèse sont souvent citées comme la cause de tous nos problèmes de ravageurs ; c'est beaucoup trop simpliste. Il suffit de lire la Bible pour entendre parler de fléaux de sauterelles, de regarder attentivement la tapisserie de Bayeux pour voir un effaroucheur d'oiseaux en action, ou de lire les récits des papes et des évêques de l'Europe médiévale excommuniant les ravageurs des cultures, pour se rendre compte que les ravageurs et les maladies existent depuis que les humains ont cessé d'être des chasseurs-cueilleurs pour devenir des agriculteurs. L'agriculture moderne n'est pas à l'origine des problèmes de ravageurs, même si elle a sans aucun doute exacerbé la situation ; les problèmes remontent aux premiers humains qui ont

sélectionné les graines des plantes les plus savoureuses et les plus productives pour les cultiver. Les caractéristiques qu'ils ont sélectionnées – plus sucrées, plus succulentes, graines/fruits plus gros – signifiaient que les plantes étaient moins bien défendues contre leurs herbivores, y compris nous, et donc plus susceptibles d'être attaquées par des espèces d'insectes spécialistes et généralistes. Les choses qui nous sont désagréables à manger le sont aussi pour les insectes qui se nourrissent de ces plantes ; en rendant les plantes plus agréables pour l'homme, nous les avons également rendues plus attrayantes pour les insectes qui s'en nourrissent.

L'une des raisons pour lesquelles les insectes peuvent être des nuisibles est que les explosions de populations de nuisibles ont tendance à être associées à des monocultures pures. L'hypothèse est que les ennemis naturels sont plus abondants et plus efficaces dans les zones à végétation diversifiée que dans les monocultures, ce que l'on appelle « l'hypothèse des ennemis naturels ». Cette idée existe depuis un temps étonnamment long ; en 1947, l'entomologiste sud-africain George Ullyett a fait remarquer que « lorsqu'il y a des mauvaises herbes autour des lisières des champs et dans les haies, elles devraient être laissées en place afin de favoriser les parasites et les prédateurs importants dans la lutte naturelle contre la Teigne des crucifères (*Plutella xylostella* = *maculipennis*) ». Dix ans plus tard, Charles Elton s'est référé à cette déclaration, expliquant que « ces haies constituent un réservoir pour les prédateurs et les parasites des insectes et acariens ravageurs des cultures ».

Richard Root, un écologiste américain, a expliqué le principe de l'« hypothèse des ennemis naturels » comme suit. Les prédateurs et les parasites sont plus efficaces pour contrôler les populations d'herbivores dans des habitats ou des communautés végétales diversifiés, car les communautés

végétales diversifiées abritent une variété d'herbivores qui apparaissent à différentes saisons, fournissant ainsi un approvisionnement régulier en proies pour les prédateurs. En outre, les environnements complexes offrent des refuges aux proies, ce qui permet de ne pas les éradiquer complètement. Des communautés végétales diversifiées fournissent également un large éventail de ressources supplémentaires, comme le pollen et le nectar, aux ennemis naturels adultes.

Root a mené son expérience pendant trois ans et a effectivement constaté une différence significative de biomasse d'herbivores entre les parcelles pures et les rangées de mauvaises herbes, les premières présentant une plus grande abondance de ravageurs (principalement des pucerons et des altises) que les secondes (Figure 27).

Il n'a cependant pas trouvé de différence dans le nombre d'ennemis naturels entre les deux traitements. Il a donc dû trouver une autre idée pour expliquer ses résultats. Son explication ingénieuse est résumée dans ce qu'il a appelé *l'hypothèse de la concentration des ressources*, qui stipule que les herbivores sont plus susceptibles de trouver et de rester sur des plantes hôtes poussant dans des peuplements denses ou simples, ou dans des monocultures et que les espèces les plus spécialisées atteignent souvent des densités relatives plus élevées dans des environnements simples.

Root a émis l'hypothèse que les herbivores spécialisés étaient « piégés » sur la culture et s'accumulaient tandis que les herbivores plus généralistes étaient capables et susceptibles de s'éloigner des cultures pour se diriger vers d'autres plantes hôtes. Il ajoute que l'« effet piègeage » des parcelles hôtes dépend de plusieurs facteurs, dont la taille et la simplicité du peuplement. Son collègue Jarmo Tahvanainen a développé deux nouvelles hypothèses pour expliquer pourquoi les systèmes de culture plus diversifiés ont moins de problèmes

de ravageurs que les monocultures, l'une d'entre elles étant appelée « résistance associative ». Il a proposé que les plantes poussant dans une communauté complexe et mixte offrent aux herbivores une « résistance associative » supérieure à celle des espèces végétales individuelles, résistance qui est perdue dans les monocultures ce qui permet aux herbivores spécialisés de proliférer.

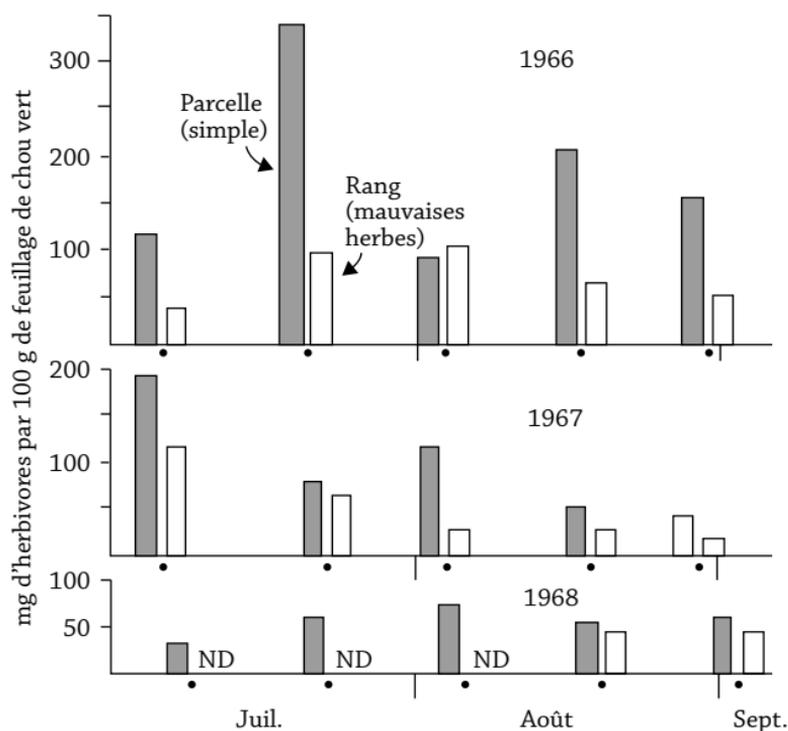


Fig. 27 Biomasse des herbivores : différence entre parcelles simples et les rangs de mauvaises herbes.

Dans l'hypothèse d'une interférence chimique, il a postulé que la réduction de l'herbivorie dans les communautés diversifiées est due à des stimuli chimiques produits par des plantes « non-hôtes » qui interfèrent avec la recherche

d'hôtes ou le comportement alimentaire des herbivores spécialistes ; en d'autres termes, une monoculture envoie un signal très fort, qui peut être olfactif, comme un bouquet d'odeurs de crucifères ; pour d'autres herbivores, il peut être visuel, ou une combinaison des deux. La culture intercalaire augmente la diversité des cultures et modifie le « signal » de la culture, qui devient alors « confus » pour les insectes spécialistes (cf. Figure 28).

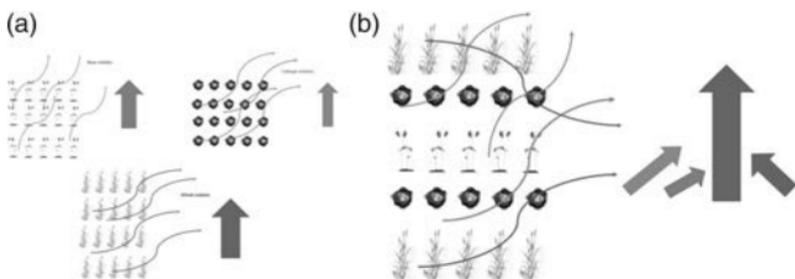


Fig. 28 ► Systèmes de culture : (a) paysage agricole intensif conventionnel envoyant des « signaux » forts aux herbivores spécialistes ; (b) effet de mélange des cultures intercalaires – envoyant des signaux confus.

Le message qui ressort des nombreuses études sur l'effet de la diversification des cultures intercalaires sur l'abondance des ravageurs est qu'en général, la polyculture est bénéfique en termes de promotion de la lutte biologique, et que l'incorporation de légumineuses dans le système donne les meilleurs résultats en termes de rendement.

Une autre forme de culture intercalaire qui permet de surmonter les problèmes potentiels liés à la récolte de différentes cultures dans un même champ est le concept consistant à planter différentes variantes génétiques (génotypes) d'une même espèce. Les plantes résistantes ont tendance à attirer moins les généralistes, bien que leur rendement individuel puisse être réduit. En plantant un mélange de génotypes sensibles et résistants, il est possible d'avoir

« le beurre et l'argent du beurre », surtout s'il n'est pas essentiel d'avoir une culture à génotype unique. Cette approche a été utilisée avec succès dans la production de taillis de saule à courte rotation, où la plantation de divers génotypes de la même espèce réduit les niveaux de ravageurs et de maladies.

LES INSECTES COMME VECTEURS DE MALADIES

Outre les dommages que les insectes herbivores causent directement aux cultures, ils peuvent également être des vecteurs puissants, c'est-à-dire, efficaces de maladies pour les cultures, le bétail et les humains. Les insectes aux pièces buccales piqueuses et suceuses qui se nourrissent de sève végétale ou de sang de vertébrés doivent injecter un agent anticoagulant, ce qu'ils font via leurs glandes salivaires. Un certain nombre de virus et d'autres micro-organismes profitent de cette situation et sont transmis de leur insecte hôte à leur plante ou vertébré hôte où ils se multiplient et causent des dommages à l'hôte. Les pucerons, par exemple, transportent et propagent un certain nombre de virus mortels pour les plantes, parfois de manière passive, semblable à la transmission d'une maladie par une aiguille hypodermique contaminée. Dans d'autres interactions, le virus se multiplie dans le corps de l'insecte hôte. Les moustiques et autres mouches qui piquent ou qui mordent transmettent des virus et des maladies dues à des protozoaires aux vertébrés, y compris aux humains. Le virus responsable de la maladie de la langue bleue chez le bétail domestique est transmis par les moucherons piqueurs ; la maladie à protozoaire qu'est le paludisme est transmise par les moustiques ; la leishmaniose, une autre maladie à protozoaire, est transmise par les phlébotomes. Ces maladies et les virus des plantes sont le résultat d'une coévolution entre les organismes pathogènes et leurs hôtes intermédiaires, dont beaucoup ont entraîné

des modifications comportementales qui améliorent la transmission du microorganisme pathogène. D'autres maladies, telles que celles causées par des infections bactériennes, bien qu'elles ne soient pas moins dangereuses, sont le résultat des habitudes alimentaires d'insectes tels que les mouches domestiques et les fourmis, et sont accidentelles plutôt que délibérées.

LA LUTTE BIOLOGIQUE

Bien que la plupart des insectes soient herbivores, 25 % d'entre eux « gagnent leur vie » au sommet de la chaîne alimentaire des insectes – il s'agit des prédateurs et les parasitoïdes. La plupart des gens connaissent les coccinelles rouges et noires tachetées, presque omniprésentes, et leur appétit vorace pour les pucerons ; certains sont déconcertés lorsqu'ils rencontrent une araignée vaquant à ses occupations ; peu réalisent qu'il y a beaucoup plus de chasseurs et de tueurs qui parcourent leurs jardins et le bas des haies. Bien que ces prédateurs soient importants pour maintenir les populations d'insectes nuisibles à un faible niveau, ils ne sont sans doute pas aussi efficaces que les insectes parasites qui exercent leurs activités à l'insu des humains.

PRÉDATEURS, PARASITES ET PARASITOÏDES

Comme pour les insectes herbivores (*cf.* Chapitre 3), les prédateurs d'insectes doivent localiser leurs proies. Certains insectes, comme les libellules, les carabes et les coccinelles, sont des prédateurs à l'état de larve et d'adulte ; d'autres, comme les syrphes, uniquement à l'état larvaire. De nombreux prédateurs larvaires, en particulier ceux qui se nourrissent d'insectes herbivores, se trouvent déjà à proximité de leur proie, ayant été déposés là sous forme d'œufs, de sorte

qu'ils n'ont pas beaucoup de chemin à parcourir. Comment les adultes, en tant que prédateurs eux-mêmes ou en tant que mères devant trouver un habitat convenable pour leur progéniture, savent-ils où se trouvent leurs proies ? Les prédateurs généralistes, tels que les carabes et les staphylins, vivent principalement au sol et parcourent la surface du sol, se nourrissant d'insectes du feuillage tombés du ciel (environ 15 % des pucerons des céréales se retrouvent au sol) ou chassant les organismes vivant sur le sol ou sous sa surface, les collemboles, les limaces, les escargots, etc. Les insectes aux besoins plus spécialisés, tels que les coccinelles et les syrphes, qui se nourrissent principalement de pucerons, utilisent des indices chimiques et visuels pour localiser leurs proies ; ils recherchent des plantes, des traces d'alimentation des pucerons, du miellat collant, et réagissent à l'« odeur » de leur proie. Les coccinelles et les syrphes adultes semblent être capables de juger si une infestation de pucerons se développe et pondront leurs œufs près des colonies florissantes plutôt que près des colonies en déclin. Cela peut être dû au fait que les prédateurs mangeurs de pucerons laissent derrière eux des phéromones qui empêchent la ponte et la recherche de nourriture. Il est intéressant de noter que certaines espèces de pucerons semblent également capables de détecter ces signaux volatils et évitent de se poser sur ces plantes hôtes.

Les plantes elles-mêmes aident également les ennemis naturels à détecter leurs proies. Lorsqu'elles sont attaquées par des herbivores, les plantes produisent l'équivalent d'une réponse immunitaire. Des substances chimiques désagréables s'acheminent rapidement vers le site de l'attaque, encourageant l'herbivore à se déplacer ailleurs pour se nourrir. Ils incitent donc les insectes à faire plus de trous, annonçant ainsi leur présence aux prédateurs potentiels. Simultanément, la plante envoie des signaux chimiques indiquant aux prédateurs et aux parasites des insectes qu'un

repas ou un hôte est disponible. Les parasitoïdes, qui vivent aux dépens de leur organisme hôte en le faisant mourir, sont particulièrement doués pour reconnaître les substances volatiles des plantes. Certaines espèces de parasitoïdes utilisent l'odeur de la plante hôte de leur proie favorite comme signal initial, puis recherchent la plante pour trouver leur insecte hôte. Cette association étroite entre le comportement de recherche des parasitoïdes et la plante hôte peut avoir des conséquences inattendues. Au Royaume-Uni, dans les années 1970, la Noctuelle du pin (*Panolis flammea*) est devenue un ravageur important du Pin tordu ou Pin de Murray, (*Pinus contorta*) qui, bien qu'il ne soit pas aussi nourrissant pour la noctuelle que le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) indigène, représentait un espace sans ennemi dans les plantations. Il s'est avéré que les guêpes parasitoïdes qui maintenaient le papillon sous contrôle dans les plantations de Pin sylvestre étaient « programmées » pour détecter les substances volatiles produites par le Pin sylvestre et ne reconnaissaient pas celles produites par le Pin de Murray. Il a fallu attendre vingt ans et plus pour que les biotypes de parasitoïdes capables de reconnaître le Pin tordu apparaissent dans la population et que le problème de la Noctuelle du pin s'atténue.

Avant l'avènement des pesticides modernes, les agriculteurs dépendaient de méthodes de lutte culturale comme la rotation des cultures et la protection directe contre les ravageurs – épouvantails, humains avec des bâtons et des hochets et, plus tard, filets et autres abris. Aucune de ces méthodes n'était particulièrement efficace et certaines cultures ont été complètement détruites, entraînant des famines et de nombreuses morts dues à la faim. Il y a eu de nombreuses tentatives ingénieuses pour empêcher les pertes de récoltes dues aux ravageurs, mais il a fallu attendre le milieu du 19^e siècle pour qu'une méthode plus efficace soit disponible : c'était le concept de contrôle biologique. L'idée n'était pas totalement

sans précédent. Le grand-père de Charles Darwin, Erasmus Darwin, avait remarqué que les choux de son jardin, bien qu'attaqués par les chenilles de la Piéride de la rave, étaient protégés dans une certaine mesure par des guêpes parasitoïdes. Il a noté que cela pourrait être utile aux jardiniers. Nous savons qu'avant et jusqu'à la fin du 19^e siècle, les producteurs d'agrumes chinois ont introduit des nids de fourmis dans leurs vergers et ont attaché des perches de bambou entre les arbres pour encourager les fourmis à fourrager plus largement et réduire le nombre de ravageurs se nourrissant de leurs arbres. Les Bédouins étaient également connus pour transporter des nids de fourmis dans les oasis du désert où étaient cultivés les palmiers dattiers.

Ce n'est que dans les années 1870 que Charles Riley, un entomologiste britannique employé par le ministère de l'Agriculture des États-Unis, et considéré par beaucoup comme le père de la lutte biologique, a commencé à adopter une approche scientifique de la lutte biologique contre les ravageurs. La première tentative a été faite contre le Charançon américain du prunier, qui causait des ravages dans les vergers du Missouri. Riley a introduit des ennemis naturels provenant d'autres régions des États-Unis dans les vergers touchés. Bien qu'un certain contrôle ait été obtenu, cela n'a pas suffi à promouvoir l'adoption à grande échelle de cette technique. Dans les années 1880, la Cochenille australienne (*Icerya purchasi*), est arrivée d'Australie via le commerce californien des agrumes, nouvellement établi et très rentable. La cochenille a saccagé les vergers et, malgré tous les efforts des producteurs, qui ont même eu recours au cyanure d'hydrogène gazeux, elle était impossible à arrêter et menaçait l'existence même de l'industrie. De nombreux producteurs brûlèrent leurs arbres, vendirent leurs terres à des prix très réduits et quittèrent l'État.

En 1888, Charles Riley a envoyé Albert Koebele en Australie pour rechercher des ennemis naturels de la

cochenille. Koebele revint avec la coccinelle *Vedalia* (*Rodolia*) *cardinalis*, qui fut ensuite élevée dans des conditions contrôlées et relâchée dans les vergers. Associée à une mouche parasite, cette approche a permis d'éradiquer presque complètement la cochenille en quelques années et l'industrie des agrumes a pu se développer avec succès. C'est la naissance de ce que l'on appelle aujourd'hui la lutte biologique classique et elle a donné lieu à un grand nombre d'introductions, dont certaines ont été très réussies, d'autres beaucoup moins. Riley a également reconnu que les parasites et les parasitoïdes étaient susceptibles d'être de bien meilleurs agents de lutte biologique que les prédateurs. Malheureusement, avec l'arrivée des pesticides organochlorés synthétiques modernes et efficaces à la fin des années 1920, la lutte biologique a été mise en veilleuse pendant un certain nombre d'années.

Malgré son histoire relativement longue, le terme « lutte biologique » n'a été inventé que dans les années 1960, par Paul DeBach, un éminent partisan de cette approche (cf. Figure 29).

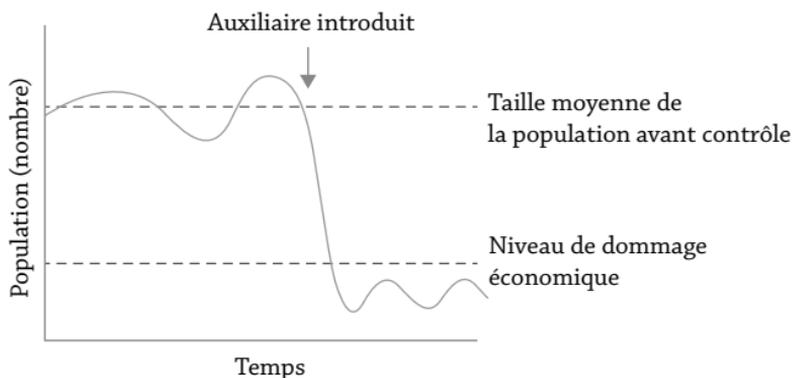


Fig. 29 La lutte biologique (théorie). L'introduction de l'ennemi naturel réduit les dommages causés par le ravageur à un niveau inférieur au seuil de préjudice économique.

Encadré 1 Parasitoïdes

Les parasitoïdes s'attaquent à d'autres insectes. Ils diffèrent des parasites en ce qu'ils tuent leurs hôtes, et des prédateurs en ce que leurs victimes ne sont pas tuées immédiatement. Les parasitoïdes pondent leurs œufs dans ou sur leurs hôtes. La plupart des parasitoïdes sont des Hyménoptères, mais on trouve des exemples parmi les Diptères, les Coléoptères et les Strepsiptères.

Ils sont divisés en deux types.

Les *idiobiontes*, qui vivent généralement sur le corps de l'hôte (ce sont des ectoparasites), chassent les insectes adultes, les nymphes ou les derniers stades larvaires. Ils immobilisent leurs hôtes, de sorte qu'ils ne puissent plus se développer, puis les tuent. Ils ont une large gamme d'hôtes et leurs hôtes se trouvent dans des endroits cachés. Les *idiobiontes* n'ont pas besoin d'être adaptés au système immunitaire de leur hôte mais pondent leurs œufs dans des endroits inaccessibles à l'hôte et empêchent également la coagulation de l'hémolymphe pour faciliter l'alimentation de leurs larves.

Les *koinobiontes* sont généralement des endoparasites qui ne tuent pas leurs hôtes après la ponte, permettant ainsi la poursuite du développement des hôtes. Ils s'alimentent dans des situations exposées, et sont spécialisés, parfois spécifiques d'un genre. Ils pondent leurs œufs dans des zones où la réponse immunitaire peut ne pas fonctionner et, dans certains cas, les œufs et les larves présentent un mimétisme moléculaire. Les *koinobiontes* parasitent les jeunes insectes, car ils ont besoin qu'ils poursuivent leur développement.

Les deux types de parasitoïdes utilisent des mécanismes similaires de localisation de l'hôte, des odeurs et des indices visuels ; certains diptères utilisent aussi des indices phonotactiques.

La lutte biologique est utilisée dans les cultures sous serre depuis plus de soixante ans, ainsi que dans l'agriculture biologique. Plus récemment, en raison des préoccupations du public concernant l'environnement et la surutilisation des pesticides, ainsi que de l'augmentation du nombre d'insectes nuisibles présentant une résistance aux insecticides, la lutte biologique et la lutte intégrée contre les ravageurs sont redevenues des priorités. La lutte biologique est un processus complexe, qui englobe aujourd'hui une variété d'approches,

dont certaines posent des problèmes éthiques, notamment lors de l'introduction d'agents non indigènes.

Les éventuels effets des parasitoïdes sur des hôtes non ciblés doivent être soigneusement étudiés, ce qui peut nécessiter plusieurs années d'essais. S'ils sont négligés, des conséquences inattendues peuvent se produire. La coccinelle arlequin (*Harmonia axyridis*), un prédateur très efficace de pucerons, ne dédaigne pas non plus de manger d'autres coccinelles (prédation intra-groupe) et a été impliquée dans une réduction drastique du nombre d'espèces de coccinelles indigènes en Europe continentale et au Royaume-Uni, où elle a été introduite involontairement. Bien que les prédateurs aient été, et soient toujours, le premier choix de nombreux programmes de lutte biologique, les parasitoïdes sont une option de plus en plus courante, le degré de spécificité de l'hôte et la capacité de se reproduire parthénogénétiquement étant des avantages énormes par rapport aux prédateurs.

Ces questions mises à part, l'utilisation de la lutte biologique au lieu des pesticides conventionnels présente un certain nombre d'avantages. Un agent de contrôle biologique est extrêmement sélectif ; il ne s'attaque qu'à l'organisme cible et est lui-même capable de trouver la cible plutôt que d'avoir à être délivré par une machine à pulvériser. Une fois établis avec succès, les organismes de contrôle biologique peuvent se disperser, ce qui permet un contrôle durable, et, contrairement aux pesticides conventionnels, il est très peu probable que le ravageur puisse développer une résistance à leur égard.

Il y a, bien sûr, quelques inconvénients, la vitesse de mortalité étant l'un de ceux que les agriculteurs remarquent particulièrement lorsqu'ils comparent les effets répressifs des insecticides conventionnels aux taux de destruction beaucoup plus lents d'un agent de contrôle biologique. Une

fois qu'ils se sont habitués à voir les espèces nuisibles toujours présentes dans leurs cultures, tout en augmentant leurs bénéfiques grâce à la réduction de l'utilisation des pesticides et en constatant les avantages environnementaux qui en découlent, une minorité significative d'agriculteurs se convertit.

LES INSECTES INGÉNIEURS DE L'ÉCOSYSTÈME

Les insectes remplissent de nombreux rôles importants au sein des écosystèmes : pollinisateurs, saproxyliques, mangeurs de charognes et d'excréments.

Les pollinisateurs. Les insectes herbivores sont capables de se nourrir de toutes les parties des plantes – feuilles, tiges, racines et même fleurs. Les pollinisateurs de fleurs vont des pollinisateurs spécialisés, comme le bien nommé Méléagris du colza (*Brassicogethes (Meligethes) aeneus*), aux chrysomèles du genre *Phyllotreta* qui mangent les pétales, en passant par les pucerons suceurs de sève, comme ceux que l'on trouve sur les roses, qui se nourrissent de préférence des bourgeons floraux en train d'éclorre. Tous ces animaux sont qualifiés d'anthophiles et de floricoles. Les animaux anthophiles ne sont pas tous des insectes ; certaines chauves-souris et certains oiseaux le sont également.

Ces exemples de consommation des fleurs par les insectes sont ce que nous pourrions considérer comme de l'exploitation, et causent des dommages directs et indirects aux plantes ; le prélèvement de pollen diminue la fécondité tandis que le prélèvement et la dégradation des pétales réduisent les chances de pollinisation en altérant les signaux envoyés aux autres pollinisateurs. D'autre part, les pollinisateurs ont développé une relation mutuelle bénéfique avec les plantes. En échange d'un regain d'énergie rapide et de quelques acides

aminés, les insectes pollinisateurs mobiles aident leurs partenaires végétaux sédentaires à diffuser leurs gènes à grande échelle de manière beaucoup plus efficace que les plantes qui dépendent du vent.

Bien qu'elles soient d'importants pollinisateurs, les abeilles mellifères jouent un rôle mineur dans la pollinisation des plantes à fleurs dans leur ensemble. En fait, il existe de plus en plus de preuves que la récente augmentation des activités d'apiculture domestique constitue une menace pour les pollinisateurs sauvages indigènes car les abeilles mellifères leur font concurrence pour les ressources et propagent des maladies. Les mouches, les coléoptères, les papillons de nuit, les abeilles sauvages et les autres hyménoptères sont des pollinisateurs importants qui sont largement négligés. Sans les moucherons qui pollinisent les plants de cacao, nous n'aurions pas de chocolat. Il existe également des pollinisateurs vertébrés, mais nous ne considérerons ici que les insectes.

Sans surprise, les pollinisateurs et leurs partenaires végétaux sont physiologiquement co-adaptés pour satisfaire leurs besoins respectifs. L'une de ces adaptations évidentes est la longueur des pièces buccales qui détermine quels collecteurs de nectar pollinisent quelles plantes. Plus le nectar est caché profondément dans la fleur, plus la pièce buccale nécessaire pour atteindre la récompense sucrée est longue. Ainsi, par exemple, il existe des bourdons à langue courte et à langue longue. Le Bourdon des jardins (*Bombus hortorum*) a une langue suffisamment longue pour se nourrir des fleurs de lavande, une source de nectar inaccessible aux abeilles domestiques et aux bourdons à langue courte, comme le Bourdon terrestre *Bombus terrestris*. En 1862, Darwin, au mépris de beaucoup, prédit que l'orchidée malgache (*Angraecum sesquipedale*), dont le nectar est produit au fond d'un tube de 30 cm de long, serait pollinisée par un papillon de

nuit dont la langue est suffisamment longue pour atteindre le nectar. Ce n'est qu'en 1903, avec la découverte du Sphinx de Morgan (*Xanthopan morganii praedicta*), que l'on donna raison à Darwin.

Les fleurs bleues, violettes et mauves, comme celles des trèfles (*Trifolium*) et des pédiculaires (*Pedicularis*), sont visitées plus souvent par les abeilles que par d'autres insectes, et sont également structurellement adaptées à leur pollinisation. Certains papillons sont également attirés par les fleurs violettes comme le phlox, et celles-ci sont adaptées aux pièces buccales des papillons. Les fleurs à floraison nocturne ont tendance à être très parfumées et de couleur blanche ou pâle, le parfum agissant comme un signal d'appel à longue distance pour les papillons de nuit, qui sont leurs principaux pollinisateurs, la couleur blanche contrastant avec le feuillage sombre les aidant à se diriger vers l'ouverture de la fleur. Les fleurs blanches et jaunes à floraison diurne ont un nectar apparent et sont visitées par une multitude d'insectes à la langue courte : les syrphes et les hyménoptères parasitoïdes, par exemple.

L'odorat joue un rôle important dans le processus de pollinisation. Bien que les insectes soient capables de voir des longueurs d'onde différentes de celles de l'homme, leurs pouvoirs de détection des odeurs sont divers et aigus. L'odorat est un moyen pour certaines espèces de plantes d'améliorer leurs chances de trouver un partenaire. En produisant une odeur très spécifique à un groupe particulier d'insectes, elles peuvent s'assurer que leur pollen est déposé au bon endroit. Ainsi, certaines plantes ont des fleurs qui sentent la viande pourrie ou le fumier, d'autres ont des odeurs musquées qui attirent les mouches piqueuses, et d'autres encore, comme l'Aristolochie à grandes feuilles (*Aristolochia macrophylla*) imitent l'odeur des champignons pour attirer les mouches qui s'en nourrissent, comme les phoridés.

Les pollinisateurs pollinisent encore un autre sous-ensemble de plantes, celles qui récompensent les pollinisateurs uniquement avec du pollen, sans fournir de nectar, ou, comme dans le cas de nombreuses orchidées, par un simulacre d'accouplement. Cela dit, les orchidées sont généralement des courtiers honnêtes, la plupart fournissant du nectar comme ressource pour leurs pollinisateurs. Cependant, environ un quart des espèces d'orchidées sont des fraudeuses ou des tricheuses qui prétendent être soit une source de nourriture, soit un insecte femelle réceptif. L'orchidée abeille (*Ophrys apifera*), par exemple, est pollinisée par une abeille solitaire (*Eucera longicornis*), appartenant à un groupe communément appelé abeilles à longues cornes. Si vous observez l'abeille femelle, que la fleur est supposée imiter, vous pouvez tout à fait vous convaincre qu'il existe une légère ressemblance entre les deux (cf. Figure 30). Bien sûr, il faut garder à l'esprit que les insectes ne voient pas les choses de la même manière que les humains, et que nos déductions ne sont probablement pas pertinentes. Cela dit, il n'est pas nécessaire que l'imitation visuelle soit particulièrement bonne pour les insectes, car c'est l'odeur qui compte vraiment ainsi que la forme de la fleur permettant au mâle trompé de tenter de copuler de manière à récolter le pollen de la fleur.

L'orchidée mouche (*Ophrys insectifera*), est également sexuellement trompeuse mais, malgré son nom commun, elle est pollinisée par des guêpes et des abeilles. Certaines orchidées sont encore plus rusées : l'Épipactis à feuilles de Vétrate (*Epipactis veratrifolia*), libère une phéromone d'alarme contre les pucerons afin d'attirer ses pollinisateurs, les syrphes adultes, dont les larves se nourrissent de pucerons.

Les *saproxyliques*. Le bois – dur, résistant, fibreux, pauvre en nutriments et très bien défendu – n'est pas un habitat à exploiter par l'insecte herbivore ordinaire. Le bois est



Fig. 30 ▶ L'orchidée abeille (*Ophrys apifera*), avec son pollinisateur, l'Eucère à longues cornes (*Eucera longicornis*).

principalement composé de cellulose, d'hémicellulose et de lignine, avec des doses importantes de tanins et de terpènes. La lignine, les tanins et les terpènes sont ses principaux composants défensifs, agissant comme des bloqueurs d'enzymes digestives, des poisons et des dissuasifs. Le rapport carbone/

azote du bois est très élevé, jusqu'à 1250:1, alors qu'il est de 4:1 à 10:1 pour les autres matières consommées par les insectes. Jusqu'à une date relativement récente, le bois mort était un habitat très menacé ; la pratique forestière moderne considérait le bois mort comme une horreur, un gaspillage, un danger pour l'homme, un risque d'incendie et une voie possible pour les maladies. Cette opinion est encore partagée par de nombreux gestionnaires de parcs et d'espaces verts publics, bien qu'elle ne soit plus universelle.

Mais une partie très négligée de la communauté des insectes est celle des insectes qui vivent dans ou sur le bois mort et en décomposition. Cela est assez compréhensible car ils passent la majeure partie de leur vie à l'abri des regards sous l'écorce ou au cœur des substrats ligneux. Les insectes saproxyliques sont ceux qui vivent sur le bois mort ou mourant, ou sur les champignons et autres insectes qui s'y trouvent. Le terme « saproxylique » est relativement moderne, inventé par l'entomologiste français Roger Dajoz en 1966 ; plus de 50 % des espèces de coléoptères forestiers sont reconnues comme étant saproxyliques.

Lorsque la matière organique se décompose, elle subit et impose des changements dans les conditions physiques, chimiques et écologiques, y compris des changements séquentiels dans la composition des espèces, connus en écologie sous le nom de « succession ». Bien qu'elles soient souvent regroupées sous ce terme général, il convient de faire la distinction entre les successions qui se produisent sur des substrats qui se dégradent et sur ceux qui ne se dégradent pas et qui aboutissent à des états finaux relativement stables. L'une des caractéristiques de la colonisation du bois est que le processus de décomposition lui-même impose une limite de temps finie, relativement courte, pendant laquelle les communautés peuvent se développer. La décomposition du bois

s'achève lorsque le substrat est métabolisé et minéralisé dans son intégralité ; la ressource se décompose complètement et retourne au sol. Cette forme de succession – la succession hétérotrophique – est très différente des successions à l'échelle du paysage qui se produisent lorsque le sol nu est remplacé par des communautés végétales de complexité croissante sur une période de plusieurs décennies. La succession hétérotrophique, en revanche, se produit sur une échelle de temps plus courte, allant de quelques mois à quelques années, et englobe tout élément de matière organique morte subissant des invasions séquentielles d'espèces.

Au fur et à mesure que le bois se décompose, il est colonisé par une succession de champignons et de faune. Les fructifications des champignons décomposeurs du bois peuvent elles-mêmes être colonisées par des cohortes successives d'espèces au cours de leur vie. Les voies de minéralisation sont complexes et variées, en fonction de l'espèce d'arbre et, surtout, de l'espèce de champignon qui le colonise en premier.

L'évolution des tissus ligneux, tout comme le développement des plantes à fleurs, constitue une ressource unique pour les insectes. Le bois est dense et offre un environnement très protecteur, notamment pour les stades larvaires vulnérables. En revanche, il est résistant, pauvre en nutriments, et de nombreuses adaptations sont nécessaires pour l'exploiter efficacement. Le groupe d'insectes qui l'a exploité le plus efficacement est celui des Coléoptères, notamment un certain nombre de familles, dont les buprestidés (buprestes), les anobiidés (coléoptères de la mort, vers du bois), les cérambycidés (longicornes), les scolytidés (scolytes) et les curculionidés (charançons). Certains adultes sont profilés avec une tête en forme de balle de fusil, ce qui leur permet de se déplacer plus facilement dans les tunnels qu'ils rongent. Les larves qui consomment le bois sont souvent dépourvues de pattes ou

ont des pattes réduites. Pour compenser, leur thorax est plus large que le reste de leur corps, ce qui leur permet de s'ancrer en place lorsqu'elles rongent le bois. Les pièces buccales des larves et des adultes qui se nourrissent de bois sont souvent dentées et leur cuticule est renforcée par des ions métalliques, le plus souvent du zinc. Ils doivent également être capables de digérer le bois. La capacité de digérer directement la cellulose n'est pas courante ; elle est plutôt assurée par des enzymes, obtenues par une relation symbiotique avec des protozoaires, des bactéries ou des champignons.

Les autres habitants les plus courants du bois mort sont les guêpes. Celles-ci sont principalement présentes non pas dans le cadre du processus de décomposition mais en tant qu'ennemis naturels des mangeurs de bois. Les guêpes femelles, comme les coléoptères mangeurs de bois, ont des ovipositeurs spécialement adaptés. Les insectes xylophages comme la guêpe perce-bois (*Sirex noctilio*), sont équipés d'un ovipositeur à pointe métallique cranté qui, bien qu'inoffensif, inspire la crainte à de nombreux humains qui pensent qu'il s'agit d'un aiguillon dont la piqûre est mortelle. Les guêpes parasitoïdes qui s'attaquent aux larves de scolytes et autres coléoptères du bois sont également équipées de longs ovipositeurs complexes. La Rhyssa persuasive (*Rhyssa persuasoria*) pond ses œufs dans les larves de sirex et de longicornes vivant à l'intérieur des arbres tombés. La femelle cherche des arbres potentiellement attaqués et tambourine avec son antenne sur la surface du tronc puis fait des sondages exploratoires avec son ovipositeur jusqu'à ce qu'elle soit convaincue de la présence d'une larve hôte à l'intérieur. Elle fore alors le bois à l'aide de son ovipositeur extrêmement long (jusqu'à 40 mm) et durci au zinc pour atteindre la larve et y déposer son œuf.

Le processus de succession par dégradation, par lequel un arbre ou une branche tombée retourne au sol, est une

interaction complexe entre les champignons qui colonisent le bois mort et les insectes. Bien que le processus de décomposition puisse se dérouler sans les insectes, ceux-ci aident et, dans certains cas, favorisent le processus. La tendance générale est que les insectes qui exploitent les arbres tombés soient initialement des spécialistes avec une gamme d'hôtes étroite, recherchant des espèces d'arbres particulières. Au fur et à mesure de la décomposition, c'est le stade de décomposition qui devient important et non l'espèce d'arbre.

Les champignons et les insectes ont coexisté depuis des lustres, ce qui a entraîné l'évolution d'un large éventail d'interactions. La spécialisation peut se produire à différents niveaux : chez les coléoptères, par exemple, il y a ceux qui se nourrissent de champignons polypores (ciidés) et ceux qui recherchent des genres spécifiques d'arbres. Les associations mutuellement bénéfiques ou en tout cas inoffensives entre insectes et champignons (mutualismes et commensalismes) permettent, entre autres, le transport, la dispersion et la transmission par des animaux vecteurs des propagules fongiques. Ces relations résolvent le problème de la discontinuité spatiale entre les ressources. Elles assurent la transmission des champignons à de nouvelles ressources, inoculent les champignons dans des zones autrement inaccessibles et peuvent permettre la fécondation croisée. La présence d'insectes sert également à modifier l'habitat que représente le bois en décomposition. L'alimentation, l'enfouissement et l'excrétion peuvent favoriser la croissance des champignons en augmentant la surface disponible pour l'attaque, en réduisant la résistance à la diffusion gazeuse et en augmentant la capacité de rétention d'eau du substrat.

Les scolytes (Scolytinae) et les platypes (Platypodinae) transportent (via le tube digestif, l'exosquelette ou des organes spécialisés appelés « mycanges ») des champignons

et d'autres microbes qu'ils inoculent au bois qu'ils colonisent. Parmi eux, ceux que l'on nomme les *Ambrosia beetles* colonisent généralement l'écorce interne de l'arbre (tissus vivants et morts du phloème), tandis que la majorité des *bark beetles* colonisent le xylème (aubier et/ou bois de cœur) des arbres mourants ou récemment morts. De nombreux scolytes et platypes sont des ravageurs capables de produire d'énormes pullulations ayant des effets graves sur la structure des forêts ou, comme dans le cas de la maladie hollandaise de l'orme, de modifier un paysage entier. Les relations entre ces deux groupes sont complexes et diffèrent considérablement par leur spécificité, leur histoire évolutive et la constance de leur association. Certains champignons sont utilisés comme source de nourriture – en concentrant l'azote ou en agissant comme une source de stérols, ils deviennent très attractifs pour les coléoptères spécialisés comme les ciidés. D'autres, comme les « coléoptères *Ambrosia* » se nourrissent presque exclusivement de symbiotes fongiques qu'ils cultivent dans des galeries percées dans l'aubier. Les coléoptères entretiennent des relations très spécifiques avec des espèces de champignons particulières ; leur reproduction et leur survie dépendent souvent entièrement du symbiote fongique. Les champignons associés peuvent également favoriser la colonisation des coléoptères, par exemple en attaquant et/ou en conditionnant le bois, en aidant à neutraliser les défenses de l'arbre ou en fournissant une protection contre les champignons antagonistes. Les symbiotes fongiques peuvent également jouer un rôle dans l'écologie chimique des coléoptères en contribuant à la synthèse des phéromones et/ou en agissant eux-mêmes comme des signaux attractifs.

Malgré la croissance rapide de l'intérêt pour ce sujet au cours des dernières décennies, l'étude des insectes saproxyliques n'en est qu'à ses débuts ; il reste encore beaucoup à découvrir.

Les *mangeurs de charogne et d'excréments* (*nécrophagie et coprophagie*). Si la vue d'un arbre tombé qui retourne lentement à la terre peut inspirer le poète et fournir un banc moussu, la puanteur et la vue d'un cadavre en décomposition ou d'un tas d'excréments ont l'effet inverse. Heureusement pour nous, il existe des insectes qui se spécialisent dans ces sources de protéines qui nous répugnent : les nécrophages. La plupart des espèces nécrophages sont des mouches, les plus évidentes étant les mouches à viande (*Calliphoridae*) et les mouches à damier (*Sarcophagidae*) bien-aimées des médecins légistes ; d'autres mouches sont également impliquées, par exemple les « horribles phorides », un groupe extrêmement polyvalent, dont plusieurs espèces se nourrissent de chair de vertébrés. Les principaux coléoptères associés aux carcasses sont les silphidés, dont il existe deux sous-familles, les nécrophores (*Nicrophorinae*) qui, comme leur nom anglais de « coléoptères fouisseurs » l'indique, enterrent les carcasses sur lesquelles leurs larves se nourrissent et se développent, et les silphes (*Silphinae*). Les nécrophores colonisent les cadavres morts récemment afin d'éviter la concurrence avec les larves de mouches, tandis que les silphes colonisent les carcasses plus tard au cours du processus de décomposition, les adultes se nourrissant des amas d'asticots, les larves des restes en décomposition. Les deux groupes manifestent des soins parentaux et un comportement coopératif (*cf.* Chapitre 4).

Les bousiers et les mouches scatophages (*Scathophagidae*) jouent un rôle essentiel dans la réduction des déjections animales, d'où les inquiétudes concernant l'utilisation d'anthelminthiques persistants, des médicaments comme l'ivermectine qui éliminent les parasites dans les élevages. Non seulement ils tuent les parasites du bétail mais ils restent actifs après être passés dans le tube digestif des animaux et tuent les mouches et les scarabées qui, normalement,

enlèveraient les bouses en quelques semaines ou, sous les tropiques en quelques jours, ce qui entraîne une accumulation de bouses dans les champs.

Les excréments sont généralement une ressource éphémère et les insectes qui y élèvent leurs petits vivent dans un monde hautement compétitif. Une fois qu'ils ont repéré un tas de fumier, les bousiers en roulent une boule et la transportent dans un endroit à l'abri d'un éventuel « vol » par d'autres bousiers avant que la femelle n'y dépose ses œufs. Ils doivent donc s'éloigner en ligne droite de la bouse, ce qu'ils font en se guidant sur la lune ou les étoiles.

Les bousiers sont étonnamment sélectifs quant au type d'excréments qu'ils utilisent, comme l'ont découvert les agriculteurs qui ont introduit les moutons et le bétail en Australie. Les bousiers indigènes préfèrent les excréments de marsupiaux, si bien que pour lutter contre l'accumulation d'excréments de bovins et de moutons, il a fallu introduire des bousiers européens, une autre conséquence involontaire de la méconnaissance du rôle vital que jouent les insectes dans le monde.

Dans le dernier chapitre (Chapitre 9), nous examinerons les conséquences de l'ignorance du rôle des insectes dans l'écosystème et la santé mondiale, et ce que nous pouvons faire pour atténuer les dommages déjà causés à leur existence.

9

L'Armageddon écologique – le déclin des insectes ?

J'ai commencé ce livre en décrivant la diversité et l'omniprésence des insectes.

J'ai parlé de leurs origines et me suis émerveillé de la façon dont les insectes se sont adaptés à un large éventail d'environnements et du rôle qu'ils jouent dans le maintien de la santé des écosystèmes. Il est donc pertinent que je termine le récit en discutant du mal que nous faisons aux insectes et à la planète que nous habitons, et eux avec nous, et des moyens par lesquels nous pourrions agir pour arrêter ou inverser notre parcours, s'il n'est pas déjà trop tard. Il y a quatre-vingts ans, dans son roman *Le mystère de la rue Jacob*, R. Austin Freeman faisait la remarque suivante :

Pour lui, cette campagne, en grande partie intacte à ses débuts, était une source inépuisable de plaisir et un sujet d'étude et de méditation sans fin... Et au fur et à mesure que les années passaient et que la campagne disparaissait sous l'effet du transport mécanique, cette connaissance devenait de plus en plus précieuse. Désormais, les vestiges qui s'amenuisaient devaient être recherchés et trouvés avec discernement, et leurs maigres informations

devaient être extraites avec minutie des réserves de souvenirs du passé.

Dans son livre *The Romance of Natural History* (1861), Philip Henry Gosse mentionne un phénomène connu sous le nom de pluie de sang :

À diverses époques et en divers lieux, la superstition populaire a été excitée par l'apparition de ce que l'on a appelé des pluies de sang. La destruction de villes et de royaumes a été, selon les historiens, précédée de ce terrible présage. Pourtant, cela a été expliqué par un phénomène très naturel et responsable. En l'an 1553, les haies et les arbres, les pierres du chemin et les vêtements de nombreuses personnes étaient copieusement aspergés de gouttes d'un liquide rouge, que l'on supposait être du sang, jusqu'à ce qu'un observateur remarque l'apparition simultanée d'essaims inhabituels de papillons et constate que les gouttes colorées provenaient d'eux.

Les gouttelettes rouges étaient du méconium, un déchet produit par les Lépidoptères peu après leur mue vers l'âge adulte. Il indique que les papillons ont été très nombreux à certaines périodes de l'année. De nombreux insectes semblent moins abondants qu'il y a quarante ans, presque certainement en raison de facteurs anthropiques – agriculture intensive, urbanisation et, dans une moindre mesure, le changement climatique et les invasions biologiques. Depuis une vingtaine d'années, des articles scientifiques font état de la diminution du nombre de carabes, de libellules, de papillons de nuit, de papillons de jour et même de trichoptères et de certains hémiptères. Il ne s'agit pas d'un phénomène localisé mais mondial, et pas seulement dans des régions bien documentées d'Europe mais aussi dans des régions tropicales plus riches en espèces, comme par exemple, le Costa Rica.

Ces dernières années, un nombre croissant d'articles sont parus dans les médias, prédisant l'apocalypse des insectes et l'Armageddon écologique. Que révèle la recherche ? En 2017, Caspar Hallmann et ses collègues ont signalé une réduction de 75 % de la biomasse des insectes volants en Allemagne sur quarante ans, bien que les mêmes sites n'aient pas été échantillonnés chaque année. Et deux ans plus tard, Sebastian Siebold et ses collègues, toujours à partir de données provenant d'Allemagne, ont montré des pertes de biomasse et d'abondance tout aussi inquiétantes. Il convient de noter que ces deux études ont été réalisées en Allemagne qui est une région de la planète fortement développée.

Il se peut que les données soient limitées, mais le message à retenir – et qu'on ne saurait ignorer – est que de nombreuses espèces d'insectes, en particulier celles qui sont associées à l'eau douce, sont en fort déclin. Même les commentateurs les plus cinglants ne contestent pas le fait que les insectes, en général, sont en déclin et que les avertissements ne doivent pas être pris à la légère. Le point commun de toutes les recherches sur le déclin des insectes et du nombre croissant d'articles universitaires proposant des solutions est qu'elles révèlent que les données disponibles sont très disparates en termes d'ordres d'insectes couverts et de lieux géographiques.

Il existe des ensembles de données à long terme fiables et robustes qui montrent le déclin des papillons de jour et de nuit au cours des cinquante dernières années environ – bien que, là encore, la couverture géographique soit largement limitée au Royaume-Uni, à certaines parties de l'Europe continentale et à l'Amérique du Nord – et les articles sur cette tendance inquiétante attirent beaucoup l'attention des médias. D'autres groupes charismatiques, comme les libellules et les demoiselles, sont également en

déclin, tout comme les carabes, omniprésents et tout aussi charismatiques. Mais d'autres insectes sont-ils également en déclin ? Julie Ewald et ses collègues du Game and Wildlife Conservancy Trust, au Royaume-Uni, ont analysé un remarquable ensemble de données sur quarante-deux ans concernant les invertébrés des champs de céréales du sud de l'Angleterre et ont constaté que sur les vingt-six taxons d'invertébrés étudiés, moins de la moitié présentait une diminution de l'abondance – araignées, braconides (des guêpes parasitoïdes), les carabes, staphylin du genre *Tachyporus*, coléoptères charognards du genre *Enicmus*, coléoptères cryptophagidés, mouches mineuses (agromyzides), drosophiles (*Drosophila*), mouches Lonchopteridae et, étonnamment (ou peut-être pas), les pucerons. Les autres taxons n'ont montré aucune tendance cohérente, bien que les hémiptères, à l'exception des pucerons, aient augmenté en nombre au cours de la période d'étude. Des travaux récents plus originaux sur les papillons de nuit britanniques montrent que, malgré le tableau général de déclin de ces papillons de nuit, certaines espèces, en particulier celles étant généralistes pour leur habitat et certaines spécialistes des milieux boisés, ont vu leur abondance croître depuis 1968. Les champs de céréales ne sont pas, bien sûr, un habitat naturel et sont intensément gérés avec l'application de divers pesticides, et ne sont donc probablement pas les habitats les plus diversifiés ou les plus représentatifs que l'on puisse trouver au Royaume-Uni.

Quelles sont donc les preuves scientifiques d'un déclin de ces insectes moins charismatiques ? Il y a près de cent ans, les bibionidés étaient considérés comme un ravageur important. Il y a quarante ans, il était possible d'attraper près de 70 000 adultes dans des pièges en quatre semaines dans un champ du sud de l'Angleterre, ce qui suggère que les bibionidés étaient autrefois très communs. Seuls trois des pièges de Rothamsted Insect Survey ont montré que la

biomasse d'insectes avait tendance à baisser au cours des trente années (1973-2002) analysées, parmi lesquels seul le piège de Hereford a montré un déclin significatif. Nous ne sommes donc pas plus avancés. Deux études à long terme qui se concentrent sur un plus large groupe d'insectes ne donnent pas d'indication claire sur le déclin des insectes, mais les deux études sont limitées dans leur couverture géographique, de sorte que nous ne savons pas si les résultats sont représentatifs de l'ensemble du pays.

Compte tenu du manque de financement des recherches en entomologie, il est extrêmement difficile d'obtenir des données plus solides. Plus d'un million d'espèces d'insectes ont été décrites à ce jour et des milliers d'autres le sont chaque année. Chaque espèce a une façon unique de vivre : elle mange des aliments différents, vit dans des endroits différents, a des exigences climatiques différentes, se reproduit à des rythmes différents et a sa propre série d'ennemis naturels. Pratiquement aucune d'entre elles ne fait l'objet d'une surveillance ; celles qui sont surveillées sont principalement des ravageurs. À l'échelle mondiale, seules quelques milliers de personnes collectent des données pertinentes ; si l'on considère qu'il existe probablement au moins huit millions d'espèces d'insectes, la recherche ne fait qu'effleurer la surface, malgré les efforts magnifiques des personnes impliquées dans la collecte de ces informations. Les histoires d'*Insectageddon* ne sont tirées que de quelques études locales.

La plupart sont bonnes, mais il n'y en a pas assez et elles sont trop idiosyncratiques (limitées à un petit nombre d'individus) pour permettre des conclusions générales solides. Elles sont cependant crédibles, car elles racontent en général la même histoire – des déclinés drastiques au cours des dernières décennies – et elles reflètent ce que l'ancienne

génération d'entomologistes a rapporté de manière informelle au fil des ans.

Contrairement à certains commentateurs qui pointent directement du doigt l'utilisation de pesticides comme principale cause du déclin, je penche plutôt pour l'idée de dégradation, de fragmentation et de perte d'habitat. Il est grand temps que les gouvernements du monde entier investissent beaucoup plus dans la recherche dans ce domaine. Nous avons désespérément besoin d'un plus grand nombre d'études à long terme, correctement dupliquées, diffusées et bien conçues, pour surveiller les changements indéniables qui se produisent.

Que nous croyions ou non à l'approche d'une catastrophe écologique, il est évident que l'homme a un effet marqué sur la biodiversité qui maintient notre planète en bon état de marche, et pas seulement à cause de la nécessité de nourrir une population en constante augmentation. Des études récentes ont montré notre obsession que la voiture tue des milliards d'insectes chaque année, et que notre peur de l'obscurité et l'utilisation généralisée de la lumière artificielle mettent en danger les insectes et les animaux qui s'en nourrissent.

Pour les humains, dont l'espérance de vie est relativement courte, déplacer les références de base peut également constituer un problème. Les gens acceptent ce qu'ils ont connu dans leur enfance comme l'état naturel, mais cela peut fonctionner dans l'autre sens. Je me souviens avoir remarqué, qu'au début des années 90, une espèce de papillons était beaucoup moins présente que dans mon enfance et celles de mes collègues du même âge. La regrettée naturaliste britannique Miriam Rothschild m'avait raconté le même phénomène de faible population lorsqu'elle était petite fille dans les années 1920. Son message était de prendre en compte le

« cycle des populations ». C'est en raison de cette propension, joliment illustrée par certains de mes propres ensembles de données sur vingt ans, provenant tous des mêmes cinquante-deux sycomores à Silwood Park, Berkshire, Royaume-Uni, que nous devons avoir accès à un financement à long terme pour surveiller les populations d'insectes. Si l'on divise mes ensembles de données en périodes de trois ans, soit la durée typique d'une étude de doctorat ou d'une bourse de recherche, on obtient des images très différentes des populations de trois espèces d'insectes communes (*cf.* Figure 31).

Compte tenu de ces fluctuations des populations, du fait que la plupart des preuves du déclin des insectes sont fondées sur des études réalisées en Europe, principalement au Royaume-Uni, et que les preuves provenant des zones tropicales ont fait l'objet d'interprétations différentes, il est urgent d'agir.

Tout d'abord, nous devons nous appuyer sur le travail effectué en Allemagne par des scientifiques comme Caspar Hallmann, et au Royaume-Uni par le biais du Rothamsted Insect Survey et du Biological Records Centre (Centre britannique d'écologie et d'hydrologie), et établir des réseaux de surveillance active des insectes en utilisant des méthodes d'échantillonnage reproductibles mais à l'échelle mondiale. Les nouveaux programmes de surveillance ne permettront pas d'établir les données de référence du passé, mais ils peuvent nous aider à déterminer les tendances à partir de maintenant. Nous pouvons faire en sorte que cela soit vraiment mondial en faisant participer le public par le biais de la science communautaire (citoyenne). Les programmes devront utiliser des méthodes standardisées, courantes et faciles à utiliser, telles que les pièges à Malaise, pièges pitfall (pièges à fosse), pièges lumineux et les comptages basés sur l'effort, avec pour principales mesures la diversité,

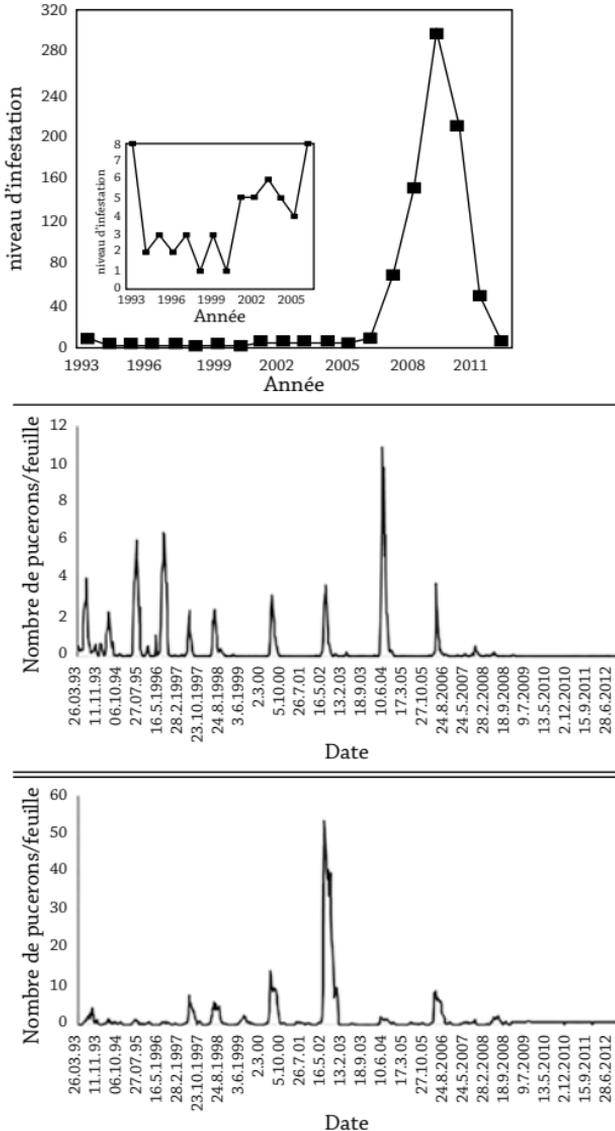


Fig. 31 ► Changements dans l'abondance de trois espèces d'insectes communs sur une période de vingt ans : la Chématobie hiémale, (*Ope-rophtera brumata* (en haut)) ; le Puceron du sycomore, (*Drepanosiphum platanoidis* (au milieu)) ; le Puceron de l'érable (*Periphyllus testudinaceus* (en bas)). On peut voir que les populations fluctuent sur vingt ans.

l'abondance et la biomasse des espèces. Bien que la biomasse soit un estimateur imparfait parce qu'elle peut être sensible aux changements dans l'abondance des grandes espèces, elle est une mesure précieuse du point de vue de l'écosystème. Déterminer les tendances de la biomasse ne nécessite pas de connaissances taxonomiques fines, qui font souvent défaut dans les initiatives scientifiques communautaires. Même si cela était possible, il serait incroyablement coûteux d'essayer de surveiller toutes les espèces d'insectes d'une communauté présentant une diversité appréciable. Une bien meilleure option, qui intéressera certainement un large éventail de scientifiques communautaires, consisterait à surveiller des taxons comme les papillons, les gros papillons de nuit, les libellules, les abeilles et certains groupes de coléoptères. Tous peuvent servir d'indicateurs pour d'autres groupes d'insectes et, pour être franc, beaucoup peuvent être observés à l'aide de jumelles, ce qui encourage les ornithologues et les mammalogistes à participer.

Il existe déjà quelques programmes nationaux de surveillance à long terme. Par exemple, l'Environmental Change Network collecte des données biotiques et abiotiques, y compris sur de nombreux groupes d'insectes, sur cinquante-sept sites à travers le Royaume-Uni en utilisant des protocoles identiques. De multiples projets de recherche écologique à long terme (acronyme LTER en anglais) suivent différentes caractéristiques des écosystèmes par différentes méthodes. En fait, s'il était étendu à l'échelle mondiale, le réseau LTER pourrait constituer le cadre naturel pour rendre réalisable une proposition de réseau mondial, éventuellement grâce à un financement ciblé. Malheureusement, tous les programmes de surveillance active à long terme sont plus jeunes que l'intensification de l'agriculture moderne. Nous devons utiliser les collections des musées et les revues entomologiques des années antérieures à 1940 pour construire des ensembles

de données. Certains ensembles de données historiques à long terme sont déjà accessibles, comme l'enregistrement sur 150 ans des infestations de la Noctuelle du pin en Allemagne, qui date de 1810.

Quoi que nous fassions, nous aurons besoin d'un financement à long terme, stable, substantiel et durable. Le travail d'enquête et de surveillance entomologique peut sembler banal mais il est essentiel étant donné l'importance des insectes pour la santé des écosystèmes. Le financement doit refléter la diversité et l'abondance des taxons, et non leur charisme apparent. Les principaux donateurs doivent passer de l'éradication des insectes à leur conservation.

Nous devons également agir rapidement car il n'y a pas de planète B. Je ne suis cependant pas optimiste. Malgré les nombreuses histoires d'« Insectageddon », la majorité des jeunes chercheurs ont tendance à se concentrer sur les vertébrés, souvent dans des endroits exotiques, poursuivant ainsi un schéma observé depuis de nombreuses années.

La sous-estimation de l'importance des insectes est largement répandue, à tel point qu'il serait peut-être temps d'inventer de nouveaux mots pour la décrire : *entomyopia*, myopie entomologique, et *entoalexia*, cécité face aux insectes. Une meilleure compréhension générale du monde naturel et du rôle des insectes est essentielle si nous voulons éviter de nouvelles atteintes à leur existence. Comme l'a montré ce livre, les insectes ne sont pas seulement des nuisibles et des pollinisateurs, ils font partie du tissu même de notre existence.



Références bibliographiques

Chapitre 1 : Au commencement...

- Erwin, T. L. (1982) Les forêts tropicales : leur richesse en coléoptères et autres arthropodes. *The Coleopterists Bulletin*, 36, 74-5.
- Forbes, A. A., Bagley, R. K., et Beer, M. A. *et al.* (2018) Quantifier l'inquantifiable : Pourquoi les hyménoptères, et non les coléoptères, sont l'ordre animal le plus riche en espèces. *BMC Ecology*, 18, 21.
- Giribet, G., et Edgecombe, G. D. (2019) La phylogénie et l'histoire évolutive des arthropodes. *Current Biology*, 29, RS592-602.
- Hamilton, A. J., Novotny, V., Waters, K. E., Basset, Y., Benke, K. K., Grimbacher, P. S., Miller, S. E., Samuelson, G. A., Weiblen, G. D., Yen, J. D. L., et Stork, N. E. (2013) Estimation de la richesse globale en espèces d'arthropodes ; affinage des modèles probabilistes à l'aide de l'analyse des limites de probabilité. *Oecologia*, 171, 357-65.
- Mishof, B., et Liu, S. *et al.* (2014) La phylogénomique permet de déterminer le calendrier et le modèle évolutif des insectes. *Science*, 346, 763-7.

- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., et Worm, B. (2011) Combien d'espèces y a-t-il sur Terre et dans les océans ? *PLoS Biology*, 9(8), e1001127. doi:10.1371/journal.pbio.1001127.
- Stork, N. E. (1993) How many species are there? *Biodiversity & Conservation*, 2, 215-32.
- Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C., et Hamilton, A. J. (2015) Nouvelles approches pour réduire les estimations mondiales des espèces de coléoptères, d'insectes et d'arthropodes terrestres. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7519-23.
- Wigglesworth, V. B. (1940) La détermination des caractères lors de la métamorphose chez *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Journal of Experimental Biology*, 17, 201-23.

Chapitre 2 : Des procréateurs prolifiques

- Awmack, C. S., et Leather, S. R. (2002) Qualité de la plante hôte et fécondité chez les insectes herbivores. *Annual Review of Entomology*, 47, 817-44.
- Burpee, D. M., et Sakaluk, S. K. (1993) Les accouplements répétés compensent les coûts de reproduction chez les grillons femelles. *Evolutionary Ecology*, 7, 240-50.
- Byers, G. W., et Thornhill, R. (1983) Biologie des *Mecoptera*. *Annual Review of Entomology*, 28, 203-28.
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M., et Roslin, T. (2010) Une méta-analyse des relations préférence-performance chez les insectes phytophages. *Ecology Letters*, 13, 383-93.
- Jaenike, J. (1978). Sur le comportement optimal de ponte des insectes phytophages. *Theoretical Population Biology*, 14, 350-6.
- Leather, S. R., Watt, A. D., et Barbour, D. A. (1985) L'effet de la plante hôte et de l'accouplement différé sur la fécondité et la durée de vie de la Noctuelle du pin, *Panolis flammea* (Denis & Schiffermuller) (Lepidoptera : Noctuidae) : Leur influence sur la dynamique des populations et leur pertinence pour

- la gestion des ravageurs. *Bulletin of Entomological Research*, 75, 641-51.
- Lin, X., Shih, C., Li, S., et Ren, D. (2019). Mécoptères : mouches scorpion et bittacides. *Rhythms of Insect Evolution*, 555-95.
- Oberhauser, K. S. (1989) Effets des spermatophores sur le succès reproducteur des papillons monarques mâles et femelles. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 25, 237-46.
- Stamp, N. E. (1980) Modes de ponte chez les papillons : Pourquoi certaines espèces regroupent-elles leurs œufs au lieu de les déposer séparément ? *American Naturalist*, 115, 367-80.
- Svard, L. (1985) Investissement paternel chez un papillon monandre, *Pararge aegeria*. *Oikos*, 45, 66-70.
- Ward, K. E., and Landolt, P. J. (1995) Influence des accouplements multiples sur la fécondité et la longévité des femelles de la Fausse-arpenteuse du chou (*Trichoplusia ni*). (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88, 768-72.

Chapitre 3 : L'envol

- Alexander, D. E. (2018) Un siècle et demi de recherches sur l'évolution du vol des insectes. *Arthropod Structure & Development*, 47, 322-7.
- Darlington, P. J. (1943) Carabidae des montagnes et des îles : Données sur l'évolution des faunes isolées et sur l'atrophie des ailes. *Ecological Monographs*, 13, 37-61.
- Englebrecht, L., Orban, U., et Heese, W. (1969) Les chenilles mineuses de feuilles et les cytokinines des « îlots verts » des feuilles d'automne. *Nature*, 223, 319-21.
- Feeny, P. (1970). Changements saisonniers dans les tannins et les nutriments des feuilles de chêne résultant de l'alimentation printanière par les chenilles de la Chématobie hiémale. *Ecology*, 51, 565-81.
- Kaiser, W., Huguet, E., Casas, J., Commin, C., et Giron, D. (2010) Le phénotype de l'îlot vert induit par les mineuses

- fait intervenir des symbiotes bactériens. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 2311-19.
- Kingsolver, J. G., et Koehl, M. A. R. (1994) Facteurs sélectifs dans l'évolution des ailes d'insectes. *Annual Review of Entomology*, 39, 425-51.
- Leather, S. R., Wellings, P. W., et Walters, K. F. A. (1988) Variation du nombre d'ovarioles chez les Aphidoidea. *Journal of Natural History*, 22, 381-93.
- Loxdale, H. D., Lushai, G., et Harvey, J. A. (2011) L'improbabilité évolutive du « généralisme » dans la Nature, avec une référence particulière aux insectes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 1-18.
- Mathur, V., Ganta, S., Raaijmakers, C. E., Reddy, A. S., Vet, L. E. M., et Van Dam, N. M. (2011) Dynamique temporelle des réponses induites par les herbivores chez *Brassica juncea* et leur effet sur les herbivores généralistes et spécialistes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139, 215-25.
- Scriber, J. M., et Slansky, F. (1981) L'écologie nutritionnelle des insectes immatures. *Annual Review of Entomology*, 26, 183-211.
- Shaw, M. J. P. (1970) Effets de la densité de population sur les aliénicoles d'*Aphis fabae Scop.* II : Les effets de la promiscuité sur l'expression de la pulsion migratoire chez les alates en laboratoire. *Annals of Applied Biology*, 65, 197-203.
- Vanbergen, A. J., Raymond, B., Pearce, I. S. K., Watt, A. D., Hails, R. S., et Hartley, S. E. (2003) Le changement d'hôte par *Operophtera brumata* dans de nouveaux environnements conduisant à la différenciation des traits d'histoire de vie au sein des populations. *Ecological Entomology*, 28, 604-12.
- Walters, K. F. A., et Dixon, A. F. G. (1983) Urgence migratoire et investissement reproductif chez les pucerons : variation au sein des clones. *Oecologia*, 58, 70-5.

Chapitre 4 : Vivre ensemble

- Aoki, S., et Makino, S. (1982). Usurpation de galle et combat mortel chez les fondatrices du puceron *Epipemphigus niisimae*. *Kontyu*, 50, 365-76.
- Bignell, D. E. (2016) Le rôle des symbiotes dans l'évolution des termites et leur accession à la domination écologique sous les tropiques. Dans C. Hurst (éd.), *The Mechanistic Benefits of Microbial Symbionts: Advances in Environmental Microbiology*, vol 2, pp. 121-72. Springer, Cham.
- Carroll, C. R., et Janzen, D. H. (1973) Écologie de la recherche de nourriture par les fourmis. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 4, 231-57.
- Cleveland, L. R., Hall, S. R., Sanders, E. P., et Collier, Jane (1934) La blatte xylophage *Cryptocercus*, ses protozoaires et la symbiose entre protozoaires et blatte. *Memoirs of the American Academy of Arts & Sciences*, 17, 185-342.
- Endo, S., et Itino, T. (2013) Les pucerons *Myrmecophilus* produisent des hydrocarbures cuticulaires qui ressemblent à ceux des fourmis qui les soignent. *Population Ecology*, 55, 27-34.
- Fischer, C. Y., Vanderplanck, M., Lognay, G. C., Detrain, C., et Verheggen, F. J. (2015) Les pucerons recherchent-ils activement des partenaires fourmis ? *Insect Science*, 22, 283-8.
- Hinde, R. (1971) Le contrôle des symbiotes du mycétome des pucerons *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae*, et *Macrosiphum rosae*. *Journal of Insect Physiology*, 17, 1791-800.
- Kölliker, M., Chuckalovcak, J. P., et Brodie III, E. D. (2005) Les signaux chimiques de la progéniture affectent l'approvisionnement alimentaire maternel chez la Punaise des terriers, *Sehirus cinctus*. *Animal Behaviour*, 69, 959-66.
- Laine, K. J., et Niemela, P. (1980) L'influence des fourmis sur la survie du bouleau de montagne pendant une épidémie d'*Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae). *Oecologia*, 47, 39-42.

- Moran, N. A., Russell, J. A., Koga, R., et Fukatsu, T. (2005) Relations évolutives de trois nouvelles espèces d'*Enterobacteriaceae* symbiotes de pucerons et d'autres insectes. *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 3302-10.
- Ocko, S. A., King, H., Andreen, D., Bardunias, P., Turner, J. S., Soar, R., et Mahadevan, L. (2017). Ventilation par énergie solaire des termitières africaines. *Journal of Experimental Biology*, 220, 3260-9.
- Oliver, T. H., Leather, S. R., et Cook, J. M. (2008) Modèles macro-évolutifs impliqués dans l'origine des mutualismes. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 1597-608.
- Otti, O., Deines, P., Hammerschmidt, K., et Reinhardt, K. (2017) Blessures régulières dans un système naturel : Bactéries associées aux organes reproducteurs des punaises et leurs capacités de détection du quorum. *Frontiers in Immunology*, 8, 1855. doi: 10.3389/fimmu.2017.01855
- Peterson, B. F., et Scharf, M. E. (2016) L'analyse du métatranscriptome révèle la contribution des symbiotes bactériens à la physiologie des termites primitifs et à leurs fonctions immunitaires potentielles. *BMC Genomics*, 17, 772.
- Seeley, T. D. (1982). Signification adaptative du calendrier du polyéthisme des âges chez les colonies d'abeilles mellifères. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 287-93.
- Skinner, G. J., et Whittaker, J. B. (1981) Une enquête expérimentale sur les relations entre le la Fourmi rousse des bois (*Formica rufa*) et certains herbivores de la canopée des arbres. *Journal of Applied Ecology*, 50, 313-26.
- Tilman, D. (1978) Cerises, fourmis et chenilles de malacosomes : La date de production de nectar dépend du risque de prédation des chenilles par les fourmis. *Ecology*, 59, 686-92.
- Tribble, W., et Kronauer, D. J. C. (2017) Développement et évolution des castes chez les fourmis : Une question de taille. *Journal of Experimental Biology*, 220, 53-62.

- Trumbo, S. T., et Wilson, D. S. (1993) Discrimination du couvain, discrimination des partenaires sexuels et déterminants du comportement social chez des coléoptères quasi-sociaux facultatifs (*Nicrophorus* spp.). *Behavioral Ecology*, 4, 332-9.
- Watanabe, S., Murakami, T., Yoshimura, J., et Hasegawa, E. (2016) Le polymorphisme de couleur d'un puceron est maintenu par les fourmis qui le fréquentent. *Science Advances*, 2, e1600606.
- Whitham, T. G. (1979). Comportement territorial des pucerons gallicoles *Pemphigus*. *Nature*, 279, 324-5.
- Whittaker, J. B., et Warrington, S. (1985) Une étude expérimentale de terrain sur les différents niveaux d'herbivorie des insectes induits par *Formica rufa*. *Journal of Applied Ecology*, 22, 797-811.

Chapitre 5 : Les insectes aquatiques

- Cheng, L. (1985) La biologie des *Halobates* (Heteroptera: Gerridae). *Annual Review of Entomology*, 30, 111-35.
- Fochetti, R., et Tierno de Figueroa, J. M. (2008) Diversité mondiale des perles (Plecoptera : Insecta) en eau douce. *Hydrobiologia*, 595, 365-77.
- Ikawa, T., Okabe, H., et Cheng, L. (2012) Patineurs des mers : Écologie comparative des espèces d'*Halobates* (Hemiptera : Gerridae) littorales et pélagiques, avec une mention spéciale pour les espèces japonaises. *Marine Biology Research*, 8, 915-36.
- Mackay, R. J., et Wiggins, G. B. (1979) La diversité écologique chez les trichoptères. *Annual Review of Entomology*, 24, 185-208.

Chapitre 6 : Le mimétisme, le crypsis et la publicité flagrante

- Bates, H. W. (1861) Contributions à une faune d'insectes de la vallée de l'Amazone. Lepidoptera : Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society*, 23, 495-566.

- Eacock, A., Rowland, H. M., et van't Hof, A. E., *et al.* (2019) Le changement de couleur adaptatif et le comportement de choix de l'arrière-plan chez les chenilles de la Phalène du bouleau font intervenir la photoréception extraoculaire. *Communication Biology*, 2, 286. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0502-7>
- Jamie, G. A. (2017) Signaux, indices et nature du mimétisme. *Proceedings of the Royal Society B*, 284, 20162080. Doi:/10.1098/rspb.2016.2080
- Vallin, A., Jakobsson, S., Lind, J., et Wiklund, C. (2006) Crypsis contre intimidation – défense anti-prédation chez trois papillons étroitement apparentés. *Behavioural Ecology & Sociobiology*, 59, 455-9. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0069-9>

Chapitre 7 : Envers et contre tout

- Collier, R. H., et Finch, S. (1985) Les températures cumulées permettent de prédire la période d'émergence au printemps de la Mouche de la racine du chou. *Bulletin of Entomological Research*, 75, 395-404.
- Knight, J. D., Bale, J. S., Franks, F., Mathias, S. F., et Baust, J. G. (1986) La résistance au froid des insectes : Points de congélation et mortalité avant congélation. *Cryo Letters*, 7, 194-203.
- Leather, S. R. (1984) Facteurs influençant la survie et l'éclosion des chrysalides chez la Noctuelle du pin, *Panolis flammea* (D&S). *Oecologia*, 63, 75-9.
- White, T. C. R. (1969) Un indice pour mesurer le stress induit par le climat sur les arbres associés aux pullulations de psylles en Australie. *Ecology*, 50, 905-9.

Chapitre 8 : Le bon, le méchant et le franchement laid

- Dafni, A. (1984) Mimétisme et tromperie dans la pollinisation. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 15, 259-78.
- Grove, S. J. (2002) Écologie des insectes saproxyliques et gestion durable des forêts. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 33, 1-23.

- Huberty, A. F., et Denno, R. F. (2004) Le stress hydrique des plantes et ses conséquences pour les insectes herbivores : Une nouvelle synthèse. *Ecology*, 85, 1383-98.
- Ollerton, J. (2017) La diversité des pollinisateurs : Distribution, fonction écologique et conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 48, 353-76.
- Root, R. B. (1973) Organisation d'une association plante-arthropode dans des habitats simples et diversifiés : La faune des choux. *Ecological Monographs*, 43, 95-124.
- Tahvanainen, J., and Root, R. B. (1972) L'influence de la diversité végétale sur l'écologie des populations d'un herbivore spécialisé *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera : Chrysomelidae). *Oecologia*, 10, 321-46.
- Ullyett, G. C. (1947) Les facteurs de mortalité dans les populations de *Plutella maculipennis* Curtis (Tineidae : Lep.) et leur relation avec les problèmes de lutte. *Union of South Africa, Department of Agriculture and Forestry Entomology Memoirs*, 2, 77-202.

Chapitre 9 : L'Armageddon écologique – le déclin des insectes ?

- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., et Collen, B. (2014) La défaunation au cours de l'Anthropocène. *Science*, 345, 401-6.
- Ewald, J., Wheatley, C. J., Aebischer, N. J., Moreby, S. J., Duffield, S. J., Crick, H. Q. P., et Morecroft, M. B. (2015) Influences des conditions météorologiques extrêmes, du climat et de l'utilisation de pesticides sur les invertébrés des champs de céréales pendant 42 ans. *Global Change Biology*, 21, 3931-50.
- Fox, R. (2013) Le déclin des papillons de nuit en Grande-Bretagne : Un examen des causes possibles. *Insect Conservation & Diversity*, 6, 5-19.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hoflan, N., Schwan, H., Stenmans, W., Muller, A., Sumser, H., Horren, T., Goulson, D., et De Kroon, H. (2017) Baisse de plus de

- 75 % sur 27 ans de la biomasse totale des insectes volants dans les zones protégées. *PLoS ONE*, 12(10), e0185809.
- Møller, A. P. (2019) Déclin parallèle de l'abondance des insectes et des oiseaux insectivores au Danemark sur une période de 22 ans. *Ecology & Evolution*, 9, 6581-7.
- Montgomery, G. A., Dunn, R. R., Fox, R., Jongejans, E., Leather, S. R., Saunders, M., Shortall, C. R., Tingley, M. W., et Wagner, D. L. (2020) L'apocalypse des insectes est-elle imminente ? Comment le découvrir. *Biological Conservation*.
- Reemer, M., van Helsdingen, P. J., et Kleukers, R. M. J. C. (2003) Changements dans les aires de répartition : *Invertébrés en mouvement. Actes du 13^e colloque international de l'European Invertebrate Survey*, Leiden, 2-5 septembre 2001, European Invertebrate Survey, Pays-Bas.
- Sánchez-Bayo, F., et Wyckhuys, K. A. G. (2019) Le déclin mondial de l'entomofaune : Un examen de ses facteurs déterminants. *Biological Conservation*, 232, 8-27.
- Shortall, C. R., Moore, A., Smith, E., Hall, M. J., Woiwod, I. P., et Harrington, R. (2009) Changements à long terme dans l'abondance des insectes volants. *Insect Conservation & Diversity*, 2, 251-60.
- Wepprich, T., Adrion, J. R., Ries, L., Wiedmann, J., et Haddad, N. M. (2019) Déclin de l'abondance des papillons sur 20 ans de suivi systématique dans l'Ohio, aux États-Unis. *PLoS ONE*, 14(7), e0216270.



Lectures supplémentaires

Général

Chapman, R. F., Simpson, S., et Douglas, A. E. (2013) *The Insects: Structure and Function*, Cinquième édition, Cambridge University Press, Cambridge.

Gillott, C. (2005) *Entomology*, Springer, Dordrecht.

Gullan, P. J., et Cranston, P. S. (2014) *The Insects: An Outline of Entomology*, Cinquième édition, Wiley-Blackwell, Oxford.

Chapitre 1 : Au commencement...

Footit, R. G., et Adler, P. H. (2017) *Insect Biodiversity: Science and Society*, Volume 1, Wiley-Blackwell, Oxford.

Grimaldi, D., et Engel, M. S. (2005) *Evolution of Insects*, Cambridge University Press, New York.

McAlister, A. (2017) *The Secret Life of Flies*, Natural History Museum, Londres.

Chapitre 2 : Des procréateurs prolifiques

Leather, S. R. (1995) *Insect Reproduction*, CRC Press, Boca Raton, FL.

Chapitre 3: L'envol

Alexander, D. E. (2015) *On the Wing*, Oxford University Press, Oxford.

Bernays, E. A., et Chapman, R. F. (1994) *Host Plant Selection by Phytophagous Insects*, Chapman & Hall, New York.

Chapter 4: Vivre ensemble

Wilson, E. O. (1975) *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Chapitre 5 : Les insectes aquatiques

Corbet, P. S., et Brooks, S. J. (2008) *Dragonflies*, Collins, Londres. Del Claro, K., et Guillermo, R. (2019) *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*, Springer, Dordrecht.

Chapter 6 : Mimétisme, crypsis et publicité flagrante

Clifton, J., et Wheeler, J. R. (2011) *Bird-dropping Tortrix Moths of the British Isles: A Field Guide to the Bird-dropping Mimics*.

Quicke, D. L. J. (2016) *Mimicry, Crypsis, Masquerade and other Adaptive Resemblances*, Wiley-Blackwell, Oxford.

Chapitre 7: Envers et contre tout

Alcock, J. (1997) *In a Desert Garden: Love and Death Among the Insects*, W.W. Norton & Co, New York.

Leather, S. R., Bale, J. S., et Walters, K. F. A. (1993) *The Ecology of Insect Overwintering*, Cambridge University Press, Cambridge.

Chapitre 8 : Le bon, le méchant et le franchement laid

Abrol, D. P. (Ed.), (2013) *Integrated Pest Management: Current Concepts and Ecological Perspective*, Elsevier, Amsterdam.

Godfray, H. C. J. (1995) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ.

Heimpel, G. E., et Mills, N. J. (2017) *Biological Control: Ecology and Applications*, Cambridge University Press, Cambridge.

McAlister, E. (2016) *The Secret Life of Flies*, Natural History Museum, Londres.

Ulyshen, M. D. (Ed.) (2018) *Saproxyllic Insects: Diversity, Ecology and Conservation*, Springer, Dordrecht.

Chapitre 9 : L'Armageddon écologique – le déclin des insectes ?

New, T. R. (2016) *Alien Species and Insect Conservation*, Springer-Verlag, Dordrecht.

Samways, M. J. (2020) *Insect Conservation: A Global Synthesis*, CABI, Wallingford.



Index

A

- Abdomen 11, 16, 22, 38, 41, 46, 47, 57, 58, 80
- Abeilles 36, 37, 51, 72, 74, 76, 121, 139, 154-156, 173, 180
- Accouplement 49, 51, 52, 54, 100, 156, 176
- Ailes 17, 18, 22-24, 29, 31-39, 47, 53, 56, 57-61, 95, 101-103, 106, 110, 113, 118, 119, 123, 129, 177, 178
- Alexander, David 19, 57, 177, 185
- Allee, W. C. 14
- Antennes 11, 17, 26, 27
- Apterygota 30, 31
- Arbres phylogénétiques 15, 19
- Archaeognatha 31
- Arthropodes 16, 17, 19, 25, 59, 175, 176

B

- Bates, Henry 114, 115, 181
- Bittacides 36, 177

- Blatte 179
- Blattodea 33
- Bois 11, 12, 52, 53, 66, 83, 87, 97, 106, 156, 158-162, 180
- Bourdons 122, 154
- Branchies 58, 95, 96, 101, 107
- Broyeurs 96, 97
- Bucéphale 116

C

- Cadeaux nuptiaux 49, 53
- Camouflage 58, 115, 120, 121
- Carabes 61, 135, 146, 166, 168
- Caractéristiques sexuelles secondaires 50
- Carte géographique 120, 121
- Cerisier noir 86
- Cerveau 26, 28
- Champignons 64, 91, 155, 158, 159-161
- Chaoborus 51
- Charançon sitone 134

Charognards 38, 168
 Chathamidae 108
 Cheng, Dr Lanna 109, 181
 Choux 68, 149, 183
 Cleveland, Lemuel Roscoe 73, 179
 Climat 61, 125, 182, 183
 Coléoptères 2, 34, 35, 37, 39, 51, 57,
 60, 61, 74, 98, 105, 108, 132, 134,
 139, 151, 154, 158-163, 168, 173,
 175, 176, 181
 Collecteurs 96, 97, 154
 Communication 8, 74, 110, 182
 Complexe d'efficacité
 nutritionnelle 64
 Comportement social 181
 Contrôle biologique 35, 148, 152
 Coprophagie 163
 Course aux armements 69
 Cousins 108, 109, 112
 Crustacés 17, 19, 21, 94, 104, 109
 Cuticule 16, 22, 25, 28, 41, 70, 118,
 132, 160
 Cycle de vie 18, 21, 24, 28, 29, 37,
 63, 71, 89, 95, 108, 126, 130, 133,
 138

D

Dajoz, Roger 158
 Darlington, Philip 61, 177
 Darwin, Charles 60, 61, 149, 154
 Darwin, Erasmus 149
 Demoiselle 98
 Denno 136, 183

Dermaptera 32
 Descente aérienne dirigée 59, 60
 Détoxification 68, 70
 Diopsidae 52
 Diplura 19, 31
 Diptera 36, 97
 Diversité 13, 21, 26, 65, 95, 144, 165,
 171, 174, 181, 183
 Dixon, Tony 63, 178
 Dudley, Robert 59

E

Ecdystéroïdes 28
 Écosystèmes 13, 64, 153, 165, 173, 174
 Edgerly-Rooks, Janice 33
 Elton, Charles 62, 141
 Embioptera 33
 Endopterygota 30, 31, 35
 Engelbrecht, Lisabeth 91
 Ennemis 46, 48, 63, 66, 76, 80, 82, 119,
 121, 137, 141, 142, 147, 149, 160, 169
 Entognathes 17
 Éphémères 18, 58, 63, 95-101, 103,
 108
Ephemeroptera 32, 51
 Erwin, Terry 30, 175
 Évolution 17, 18, 21, 36, 40, 46, 50,
 59, 60, 95, 106, 159, 161, 177-180,
 182-185
 Ewald, Julie 168, 183
 Exopterygota 30-32
 Exosquelette 11, 12, 16, 17, 23, 25,
 29, 56, 161

F

Fécondité et migration 63
Fischer, Christophe 84, 179
Fleurs 18, 49, 120, 152-155, 159
Foreurs 136
Fossiles 17, 19, 21, 32, 58-60, 102
Fourmi 79, 84-86, 117, 180
Freeman, R. Austin 165

G

Galles 78, 136
Ganglions 26
Géophiles 61
Gerridés 95, 110
Giron, David 91, 177
Glandes prothoraciques 28
Goedaert, Jan 79
Gosse, Philip Henry 166
Gratteurs 97
Grylloblattodea 33, 39
Guêpe parasite 129

H

Habitats 11, 13, 17, 18, 21, 39, 55, 82,
104, 107, 109, 135, 141, 168, 183
Haldane, J. B. S. 39
Hallmann, Caspar 167, 171, 183
Heard, Stephen 36
Hemiptera 34, 95, 176, 181
Heteroptera 34, 181
Hexapodes 16, 17, 19
Hinde, Rosalind 88, 89, 179
Homoptera 34

Hormones 25, 27, 28
Huberty, Susan 136, 183
Huxley, Thomas Henry 87
Hydrophiles 61, 132
Hydroptilidae 97
Hymenoptera 36

I

Idiobiontes 151
Ignorance bornée 59

J

Janzen, Dan 86, 179

K

Kaiser, Wilfried 93, 177
Kingsolver, Joel 59, 178
Koebele, Albert 149
Koehl, Mimi 59, 178
Koenig, Alexander 19
Koinobiontes 151

L

Larves 32, 35, 42, 45-48, 58, 63, 67,
68, 74, 77-79, 86, 91, 93, 95-99,
101-109, 117, 119, 120, 130, 134,
151, 156, 159, 160, 163
Leks 51
Lepidoptera 36, 176, 177, 181
Libellules 18, 32, 35, 38, 56, 95,
96, 98, 102-105, 108, 146, 166,
167, 173
Lyell, Charles 60
Lymantriinae 47

M

Madère (île) 60, 61
 Mandibules 32, 52, 66, 69, 98, 105
 Mante religieuse 33, 53
 Mantodea 33
 Mantophasmatodea 33
 Mecoptera 36, 176
 Megaloptera 35
 Métamorphose 28-31, 37, 176
 Migration 62, 63
 Mimétisme 113-120, 125, 151, 181, 182, 186
 Mishof, Bernhard 175
 Moran, Nancy 89, 180
 Mouche 24, 27, 98, 129, 131, 139, 150, 156, 182
 Mouche domestique 24, 27
 Moucheron 51, 97, 100, 145, 154
 Mouches à viande 163
 Moustique 94
 Moustique des sarracénies 94
 Muffet, Thomas 106
 Müller, Johann 114
 Mutualisme 79, 86

N

Nécrophagie 163
 Neuroptera 35
 Nonne 86
 Nordaustlandet (île) 62
 Notoptera 33, 34
 Nuisibles 12, 34, 139-141, 146, 151, 153, 174

Nymphes 59, 77, 100, 104, 106, 119, 151

O

Ocelles 27, 113, 118
 Odonates 32, 38, 56, 102, 107
 Oligophages 67
 Orchidée mouche 156
 Orchidées 156
 Orthoptera 32
 Ovarioles 41, 62, 63, 178
 Oviposition 42

P

Papillon monarque 49, 54
 Papillons 2, 29, 36, 37, 41, 47, 50, 52, 55, 61, 70, 71, 76, 91, 106, 113, 114, 116-119, 125, 126, 130, 134, 137, 139, 154, 155, 166, 167, 170, 173, 177, 182-184
 Papillons de nuit 29, 36, 37, 47, 50, 76, 106, 117, 126, 139, 154, 155, 166, 168, 173, 183
 Parasites 11, 24, 46, 64, 96, 98, 105, 140, 141, 146, 147, 150, 151, 163
 Pattes, organes sensoriels 27
 Peklo, Jaroslav 87
 Petite tortue (papillon) 118
 Phasme (insecte baton) 120
 Pheromones 27, 49, 50, 54, 74, 79, 128, 147, 162
 Phthiraptera 34
 Pièces buccales 17, 19, 34, 36, 65, 84, 98, 99, 102, 105, 145, 154, 155, 160

Plantes 2, 11, 13, 18, 44, 45, 47-49, 62-70, 76, 79, 80, 85, 90, 91, 94, 96-98, 107, 113, 117, 120, 121, 123, 125, 130, 131, 134-136, 140, 142, 144, 145, 147, 153-156, 159, 183
Plecoptera 32, 97, 181
Pluie de sang 166
Pollinisation 153-155, 182
Polyphages 67
Pontin, John 80
Prédateurs 11, 13, 18, 33, 35, 38, 42, 46-48, 61, 64, 68, 77, 79, 82, 96-98, 100, 103, 104, 111, 113, 114, 117, 118, 12-125, 135, 140, 141, 146, 147, 150-152
Progéniture 12, 42, 44, 47, 50, 62, 76, 77, 147, 179
Protura 19, 31
Psocoptera 33
Psoques 33
Puce 30, 36, 37
Puceron 7, 31, 42, 63, 67, 78-85, 88, 89, 124, 125, 128, 129, 134, 172, 179, 181
Pucerons soldats 79
Punaise à échasses australienne 117

R

Régime 44
Remipedia 17
Rhoades, Doug 135
Riley, Charles 149
Root, Richard 141, 142, 183

Rothschild, Miriam 170

S

Saproxylique 158
Sauterelle 119
Sauterelle des lichens 119
Scriber, Mark 64, 178
Sécheresse 77, 131, 133-137
Sélection sexuelle 49
Shaw, Michael 63, 178
Siebold, Sebastian 167
Siphonaptera 36
Sirex 160
Skinner, Gary 83, 180
Skoog, Folke 91
Slansky, Frank 64, 178
Soins maternels 76
Soins parentaux 74, 76, 77, 163
Sommitisme 52
Spermatophores 53, 177
Sperme 41, 54, 55
Staley, Joanna 136
Stork, Nigel 40, 175, 176
Strepsiptera 35
Stress des plantes 136, 137
Subimago 100
Succession 158-160
Super-ordres 30
Survie 44, 63, 77, 109, 119, 128, 131, 134, 138, 162, 179, 182
Symbiose 81, 179
Syrphe 113
Système nerveux 12, 26, 27
Système respiratoire 21, 24, 58, 95

T

Tahvanainen, Jarmo 142, 183
 Taylor, Roy 62
 Température 59, 101, 103, 127, 129,
 134
 Ténébrion 132
 Termites 33, 72, 74, 75, 87, 103,
 179, 180
 Thorax 11, 16, 21, 34, 56, 58, 123, 160
 Thrips 34, 39, 125
 Thysanoptera 34
 Tielka, Eirik 30
 Tilman, Dave 86, 180
 Tircis 53, 55
 Tisseurs de toile 33
 Titan 11
 Tóth, László 87
 Toxicité 47
 Trichogramme 98
 Trichoptera 36, 97
 Trophobiose 79, 81
 Trumbo, Stephen 76, 181
 Tsuchida, Tsutomo 89

U

Ullyett, George 141, 183

V

Vaisseau dorsal 25

Ventilation discontinue 132
 Virus 145
 Vol 21, 24, 27, 32, 52, 53, 56-60, 63,
 100, 103, 110, 164, 177, 179

W

Walters, Keith 63, 178, 186
 Walton, Izaak 106
 Watanabe, Saori 85, 181
 White, Tom 135, 182
 Whittaker, John 83, 180, 181
 Wigglesworth, Sir Vincent 28,
 176
 Wiklund, Christer 118, 182
 Wilson, David 76, 181, 186
 Wollaston, Vernon 60

X

Xanthopan morgani 155

Y

Yanoviak 59
 Yeux 11, 26, 27, 50, 52, 113
 Yponomeutes (mites) 46

Z

Zoraptera 34
 Zoraptères 34, 39

