LA MÉTAMORPHOSE, CLÉ DU SUCCÈS ÉVOLUTIF DES INSECTES

Jean-Pierre Bourassa

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières

INTRODUCTION

C'est en empruntant diverses stratégies bioécologiques que les insectes ont pu évoluer et faire apparaître une diversité de formes, de couleurs et d'adaptations jamais égalée dans le monde animal. Cette grande diversité peut s'expliquer surtout par le succès d'occupation d'une multitude de niches écologiques, celles-ci répondant à maintes fonctions bien particulières de chacune des espèces. Au fur et à mesure que les insectes se sont affranchis de divers milieux, la compétition pour les niches écologiques s'est accentuée au point où le développement d'une espèce ne fut assuré que suite à des modifications profondes des individus eux-mêmes. Ces modifications d'ordres structural, physiologique et écologique les ont confinés de plus en plus à un habitat particulier à l'intérieur d'un cycle vital défini. L'amorce d'une transformation progressive ou **métamorpho-se** des individus au cours de leur cycle de développement devait donc favoriser, il y a quelque 375 millions d'années, l'engagement décisif des insectes dans une voie évolutive favorable à leur éclatement phylogénique. Une telle métamorphose devait les conduire à occuper divers habitats et à adapter leur cycle vital saisonnier aux diverses conditions bioclimatiques de la biosphère.

MÉTAMORPHOSE, FORMES ET FONCTIONS

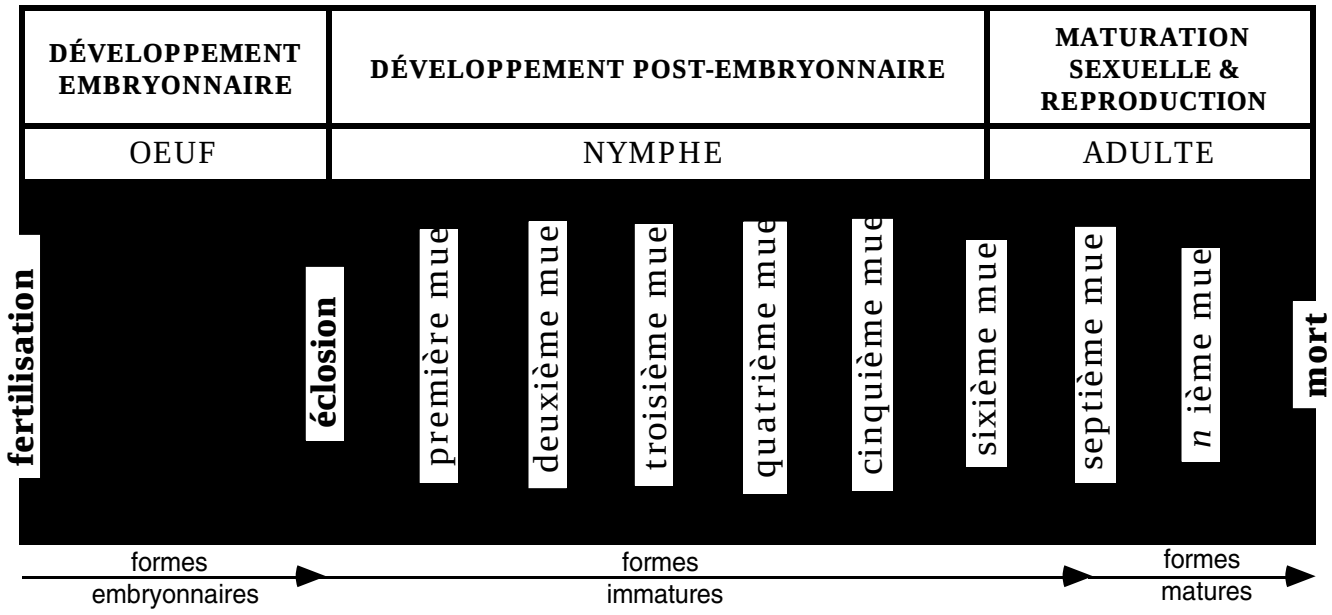
Bien qu'on observe des changements de taille et de forme durant la vie d'un insecte, il peut ne pas être question de métamorphose véritable. Celle-ci s'applique plutôt à une transformation morpho-physiologique profonde de l'individu lors de son passage des **formes immatures** à la **forme adulte**; il va de soi que leur développement total n'est rendu possible que par une inféodation étroite aux conditions environnementales. Plusieurs auteurs dont Imms (1957) utilisaient le terme de métamorphose afin de souligner tous les changements enregistrés dans la vie d'un insecte. Plus récemment et à l'exemple de Chapman (1979), cette notion est appliquée de façon plus restreinte aux modifications caractérisant le passage de l'individu des **formes immatures** à la **forme mature**; cette dernière correspond à cet état physiologique au cours duquel l'insecte est en mesure de se reproduire. Chacune des périodes ainsi traversée se termine par le phénomène de l'**exuviation** ou **mue** et par le rejet d'une **exuvie**; l'intervalle entre deux mues correspond à un **stade** qui peut être de type larvaire ou nymphal. Imms (1957) utilise le terme *instar* (tiré du latin à « instar »: forme, figure, image) correspondant à la forme enregistrée par un insecte durant un stade particulier.

Les exigences écologiques de la métamorphose ont amené de grands groupes d'insectes à utiliser des milieux parfois fort différents pour compléter leurs transformations. Ainsi, par exemple, des insectes auront une phase de vie aquatique et une phase de vie terrestre, une phase sous-terraine, une phase aérienne, chacune d'elles pouvant comporter plusieurs stades; ici, la notion de **phase** doit être utilisée en regard d'une répétition périodique des processus bioécologiques nécessaires au développement d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Dans ce contexte, le temps d'occupation de ces milieux varie considérablement selon les espèces; à lui seul, le développement de l' **oeuf** peut s'étirer sur plusieurs semaines ou plusieurs mois, compte tenu des conditions environnementales nécessaires à sa réalisation. Une fois que l'éclosion a eu lieu, le développement graduel des individus s'effectue généralement selon une séquence chronologique ordonnée de leurs processus de transformation. Ceux-ci conduisent progressivement les individus à leur maturité sexuelle malgré que, chez certaines espèces et même certaines familles d'insectes, un certain nombre de leurs représentants demeurent asexués toute leur vie.

LES GRANDES CATÉGORIES D'INSECTES

On reconnaît trois grandes catégories d'hexapodes selon le type de transformation.

Tableau 1 — Déroulement schématique de la vie d'un insecte amétabole



a) Les insectes **amétaboles** (du grec α = sans et μεταβολη = changement, transformation) (tableau 1) chez lesquels les jeunes individus issus des oeufs ressemblent aux adultes, exceptions faites de leur taille, de leur système glandulaire et de leurs génitalia. Bien que le terme amétabole signifie absence de métamorphose, il faut comprendre que les mécanismes et réactions métaboliques de ces individus immatures peuvent être très différentes de celles des formes adultes. Comme chez tous les insectes, on enregistre des chutes d'exuvies correspondant aux changements de stades. Les **nymphes** qui en résultent se nourrissent et habitent le même milieu que celui des **adultes** ou **imagos**. Les Thysanoures et les autres Hexapodes primitivement dépouvus d'ailes, tels les Protoures, les Diploures et les Collemboles, forment cette première catégorie. Le terme **prénymphe** est parfois utilisé pour les Protoures afin de désigner la première forme émergeante de l'oeuf; dans ce cas, il s'agit d'individus dont les structures caractéristiques des autres stades nymphaux sont incomplètes ou parfois même absentes.

b) Les insectes **hémimétaboles** (du grec ημι = moitié) (tableau 2) renferment des individus immatures qui, exception faite de la taille, ressemblent déjà aux adultes jusqu'à un certain point. Cependant, l'absence d'ailes bien développées et de génitalia, ainsi que la présence de structures particulières à ces formes immatures amènent à reconnaître une métamorphose plutôt partielle ou incomplète. À cause de ressemblances avec les formes adultes, on utilise le terme de **nymphe** pour désigner les formes immatures. L'emploi de ce terme pour les insectes hémimétaboles est appuyé par la présence d'ébauche ou d'ailes plus avancées dans leur développement chez tous les immatures; d'ailleurs ces insectes sont qualifiés d'exoptérygotes étant donné que leurs ailes émergent graduellement à partir de bourgeons externes.

C'est chez les ordres des Odonates, des Éphémères et des Plécoptères renfermant des espèces aux nymphes aquatiques qu'on observe les adaptations structurales et physiologiques les plus poussées. Pour ces ordres dont les structures nymphales diffèrent considérablement de celles des imagos, le qualificatif d'hémimétabole s'applique convenablement; souvent pour ces insectes aquatiques, le terme **naïade** est utilisé au lieu de celui de nymphe. Pour les Éphémères seulement, il existe un stade intermédiaire entre l'état nymphal et l'adulte; on parle alors du stade **subimago** marqué par un individu possédant des ailes fonctionnelles et qui doit muer encore une fois avant d'atteindre la maturité.

Dans cette catégorie d'insectes hémimétaboles, s'ajoutent les ordres des Orthoptères, Dermaptères, Isoptères, Embioptères, Zoraptères, Psocoptères, Mallophages, Anoploures, Thysanoptères et les Hémiptères (incluant les Homoptères). Formes immatures et formes adultes partagent des caractéristiques structurales semblables et généralement le même milieu de vie; d'ailleurs, on leur reconnaît une métamorphose plutôt simple, d'où le qualificatif de

Tableau 2 — Déroulement schématique de la vie d'un insecte hémimétabole

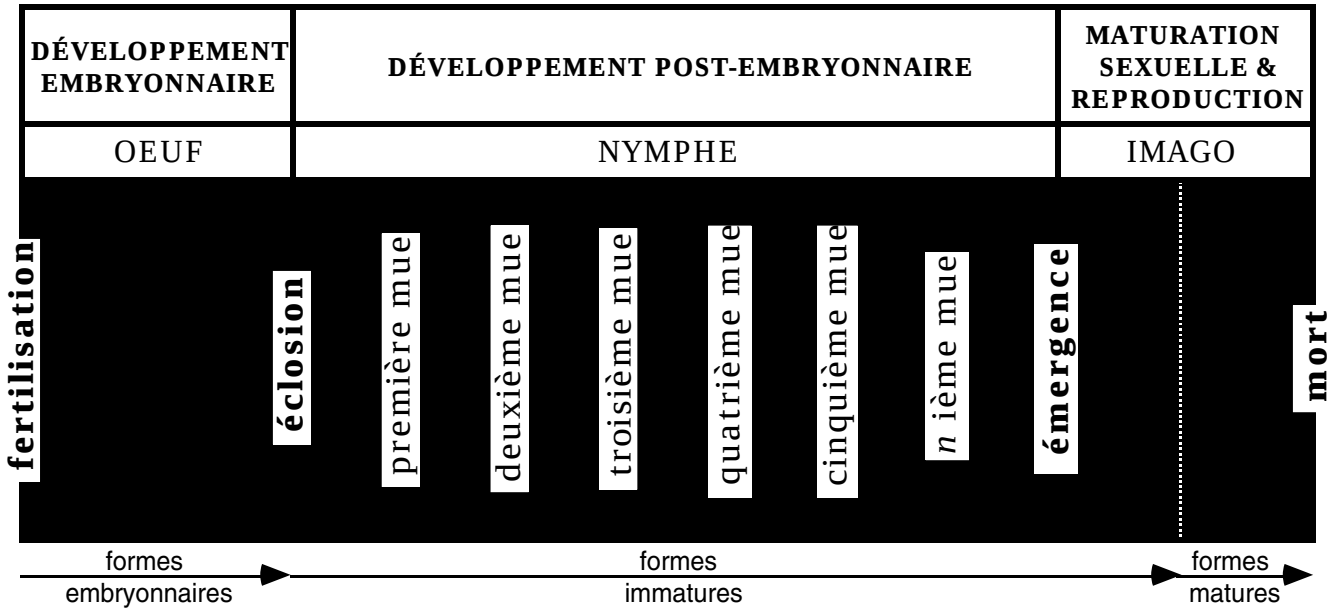
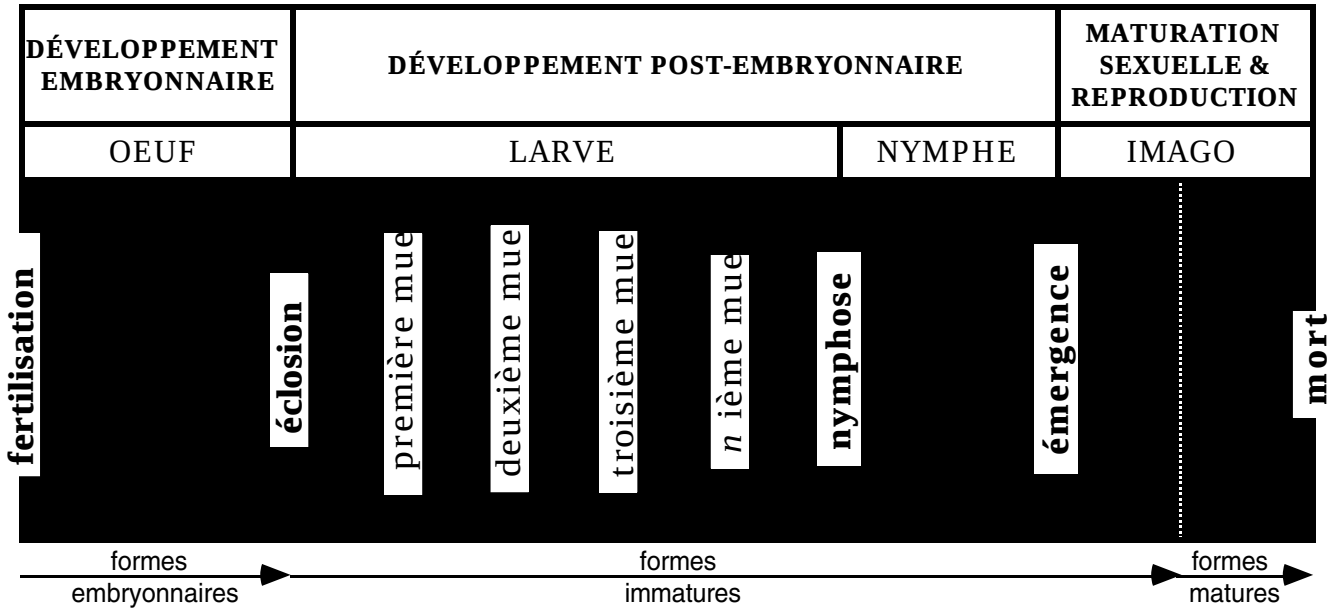


Tableau 3 — Déroulement schématique de la vie d'un insecte holométabole



© EQ Inc.

pauromètabole (du grec παυροσ = petit) que des auteurs leur accordent par rapport aux Odonates, Éphémères et Plécoptères.

Enfin, les Thysanoptères et quelques familles des Hémiptères et Homoptères présentent, entre les nymphes et les imagos, des formes immatures immobiles qui ressemblent à des nymphes d'holométaboles. Des auteurs les nomment stades nymphoïdes et qualifient ces insectes de **néométaboles**.

c) Les insectes **holométaboles** (du grec ωλοσ = entier, complet) (tableau 3) se caractérisent par des individus immatures complètement différents des adultes dans leur forme et leur écologie et ce, à cause d'inféodations très poussées à des niches écologiques, particulièrement de type alimentaire. De l'**oeuf**, les individus deviennent **larves**, passent à travers plu-

sieurs stades de croissance (3 à 7 généralement), puis atteignent le stade de **nymphe**. L'ébauche des ailes n'apparaît qu'au cours du stade nymphal à partir de bourgeons cellulaires internes, d'où le qualificatif d'endoptérygote qu'on accorde à tous les insectes holométaboles. Alors que les larves s'avèrent souvent de grands consommateurs, les nymphes ne se nourrissent pas; celles-ci sont le siège de réactions métaboliques et de changements structuraux profonds précurseurs de l'émergence des formes adultes. Mentionnons que, pour certains groupes dont les Coléoptères Passalides, on reconnaît une **coque nymphale** (Paulian, 1988) abritant une nymphe. Chez les Lépidoptères, la nymphe est appelée **chrysalide** parce qu'elle présente une enveloppe de forme imaginale; souvent, elle s'abrite en plus à l'intérieur d'un **cocon** qu'elle s'est fabriquée au dernier stade larvaire. Bien que le terme **pupe** corresponde chez les anglophones à la nymphe de tous les holométaboles, il doit être réservé en français pour désigner la nymphe de certains Diptères Brachycères et Cyclorrhaphes se développant dans un type de cocon appelé **puparium**. Aussi, le terme **asticot** est consacré à la désignation des larves des Diptères Cyclorrhaphes. Comme insectes holométaboles, on reconnaît ceux appartenant aux ordres des Trichoptères, Neuroptères, Mégaloptères, Coléoptères, Strepsiptères, Mécoptères, Tricoptères, Lépidoptères, Diptères, Siphonoptères et Hyménoptères.

Certains termes sont parfois utilisés dans la littérature ou le langage scientifique. Ainsi, le mot **larvule** désigne la première larve émergeant de l'oeuf, si des caractéristiques la distinguent des autres larves; par exemple, il est utilisé surtout pour les Éphémères chez lesquels la première larve ne possède pas encore de système circulatoire ou respiratoire fonctionnel. Aussi, chez des insectes parasites marqués par une hypermétamorphose, on reconnaît des larves primaire, secondaire ou tertiaire, celles-ci étant marquées de formes et de fonctions particulières à leur stade; les deux premières peuvent être reconnues respectivement sous les noms de **triongulin** et de **pseudo-nymphe**. Enfin, l'adulte ou l'imago peut être qualifié de **ténéral** lorsque l'individu récemment émergé n'a pas encore atteint l'âge de la reproduction et que le tégument, souvent encore mou et peu coloré, n'a pas son apparence définitive.

CONCLUSION

L'apparition et l'évolution de la métamorphose chez les insectes ont permis à un nombre élévé d'espèces et de groupes d'espèces de se diversifier dans des milieux particuliers. Ainsi, un plus grand nombre de niches écologiques ont pu être occupées, délogeant dans des concurrences vitales d'autres espèces d'insectes ou d'invertébrés au profit de celles dotées de caractères physiologiques et structuraux plus adaptatifs. Au moment où les plantes à fleurs et les vertébrés supérieurs se sont eux-mêmes diversifiés au cours des 200 derniers millions d'années, des groupes d'insectes ont été favorisés par des processus physiologiques et écologiques profonds de transformation les amenant à occuper plusieurs milieux et par le fait même plusieurs niches écologiques. Leur plasticité génique a permis nombre d'adaptations, augmentant ainsi leurs possibilités de développement et leur diversité phylogénique. À travers l'établissement de la métamorphose, les insectes, plus que tout autre groupe animal, ont ainsi profité d'une voie évolutive très riche les amenant à assurer des rôles écologiques majeurs pour le fonctionnement des communautés biotiques.

RÉFÉRENCES

Chapman, R.F. 1979. (2d. edition). The insects, structure and function. Elsevier, New York. 819 p.

Imms, A.D. 1957. (9th. edition revised by O.W. Richards & R.G. Davies). A general textbook of entomology. Methuen, London. 886 p.

Paulian, R. 1988. Biologie des Coléoptères. Éditions Lechevalier, Paris. 719 p

BIBLIOGRAPHIE

Carayon, J., P.-P. Grassé, P. Joly, R. Martoja, C. Pérez et O. Tuzet. 1977. Insectes, gamétogenèses, fécondation, métamorphoses. Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie, tome VIII, fascicule V-A. Masson, Paris. 680 p.

Oldroyd, H. 1970. Elements of entomology. Universe Books, New York. 312 p.

Rodhain, F. et C. Pérez. 1985. Précis d'entomologie médicale et vétérinaire. Maloine Éditeur, Paris. 458 p.