

La métamorphose du Machaon

Papilio machaon (Lépidoptères, Papilionides)

par François GRAF* (texte et photographies)

* 75A rue du Faubourg Raines - 21000 DIJON



Figure 1. Imago du Machaon ou Grand Porte-Queue, de 60 à 75 mm d'envergure. Espèce ne présentant pas de dimorphisme sexuel ; sans qu'elle soit très commune, son vol et ses coloris attirent l'attention d'avril à octobre, le fond des ailes peut être jaune foncé.



Figure 2. Chenille en début de stade 4 (20 mm). La selle blanche caractéristique des stades précédents a disparu. Les stigmates sont aisément reconnaissables à mi-hauteur des segments abdominaux. Les 5 paires de fausses pattes assurent une adhérence totale au support.

Les Lépidoptères sont des holométaboles ce qui signifie qu'ils font partie des Insectes à métamorphose complète chez lesquels il y a, dans leur développement, deux formes qui sont complètement différentes (métamorphose = changement de forme). L'éclosion libère une **larve** dont l'organisation, le mode de vie, l'habitat et les mœurs alimentaires diffèrent profondément de ceux de l'**imago**. Chez les Papillons l'étape larvaire s'effectue en **5 stades** séparés par des **mues larvaires** ; le dernier stade engendre, après une **mue nymphale**, une **nymphe** ou chrysalide caractérisée par son immobilité. Après une période plus ou moins longue d'apparente vie ralentie de la nymphe (**nymphose**), la **mue imaginale** ou émergence libère l'imago. Si l'on s'en tient au sens strict de « changement de forme » on peut être tenté de dire que la métamorphose a lieu lors de l'émergence (ce qui se rencontre dans les contes de fées à la suite de l'intervention d'une baguette magique). Plus communément on a tendance à confondre métamorphose et nymphose puisque c'est après ce stade que la nouvelle forme apparaît. Observons le cas du Machaon (semblable à celui des autres Lépidoptères) en envisageant l'être en développement dans sa globalité et non seulement dans sa forme.

Les imagos du Machaon (ou Grand Porte-Queue) (figure 1) peuvent être observés d'avril à septembre ou octobre, le dimorphisme sexuel est quasi inexistant si ce n'est que l'envergure (70 mm env.) et la largeur de l'abdomen sont plus grandes chez les femelles. Dès l'accouplement les œufs (une centaine par femelle) sont pondus isolément au gré des déplacements sur les plantes nourricières (ombellifères, notamment carotte, angéliques, peucedan des marais) en mai ou juin et à la fin de l'été car il y a deux générations par an dans notre région.

L'éclosion qui survient une semaine après la ponte libère une petite **chenille** de 2 mm qui se développera à l'état de chenille en **5 stades** (stade 1 : 2 à 3 mm, stade 2 : 5 à 9 mm, stade 3 : 11 à 16 mm, stade 4 : 18 à 32 mm, stade 5 : 34 à 44 mm), l'ensemble de ce développement larvaire se réalisant en 3 à 4 semaines en conditions optimales. Les chenilles des stades 1 à 3 sont noires avec des petits tubercules sétigères et une selle blanche au niveau des 2^e et 3^e segments abdominaux, au stade 3 apparaît une ligne de macules orangées en position latéro-ventrale qui sera doublée au stade 4 (figure 2) par une ligne de taches plus jaunes alors que la selle blanche disparaît.



Figure 3. Chenille en fin de stade 5 (44 mm) sur une tige de Carotte cultivée où elle est difficilement repérable malgré ses taches très colorées.

Le stade 5 (figure 3) présente un corps trapu, la cuticule est glabre vert clair décorée de bandes dorsales noires ponctuées de macules diverses selon un patron métamérisé. Ces chenilles sont caractérisées par la présence, en plus des 3 paires de pattes articulées, de 5 paires de fausses pattes abdominales (3^e au 6^e et dernier segment abdominal) qui sont de simples saillies charnues terminées par une couronne de griffes entourant une pelote adhésive et qui servent essentiellement à la fixation au substrat et non directement à la locomotion ; leur activité, qui est diurne, consiste à s'alimenter, leurs pièces buccales étant de type broyeur (figure 4).

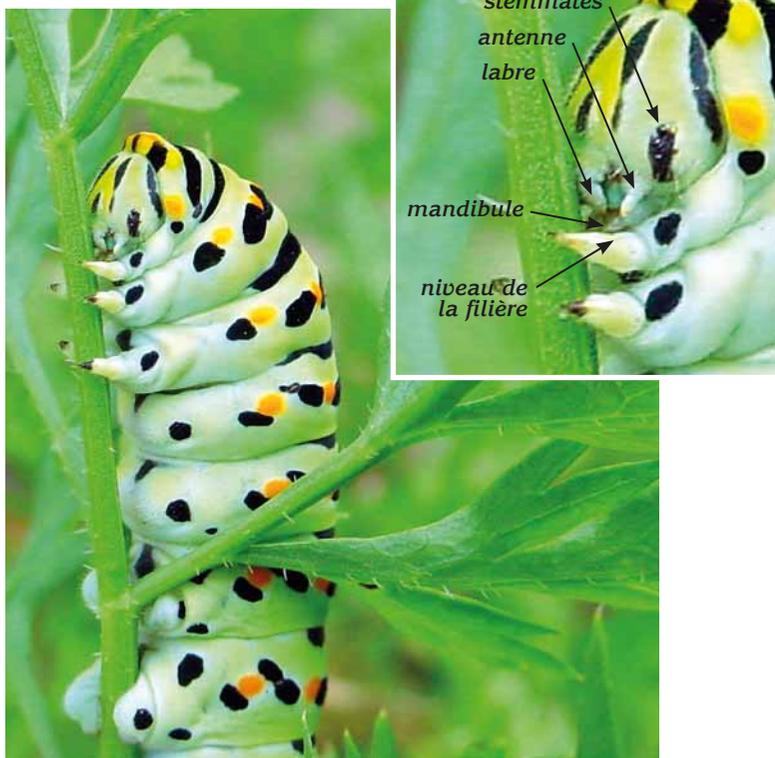


Figure 4. La tête présente de chaque côté, au niveau d'une tache noire, 6 yeux simples ou stemmates. Les pièces buccales sont de type broyeur. La double glande séricigène débouche sous la lèvre inférieure par une unique filière.



Figure 5. L'osmétérium, qui jaillit du premier segment thoracique en cas de danger, est une glande odorante exhalant une odeur fétide.



Figure 6. À l'approche de la mue nymphale la chenille qui est à la recherche d'un support présente une apparence et une attitude caractéristiques de l'état de prénymphe.

En cas de danger les chenilles font jaillir du 1^{er} segment thoracique deux vésicules exsertiles rouge-orangé en V (l'osmétérium)(figure 5) qui correspond à une glande odorante qui éloigne les prédateurs par sa forme et son odeur fétide d'acide butyrique.

Cette description de l'aspect extérieur de l'étape larvaire n'augure en rien la formation d'un papillon. Certes, la chenille accumule des réserves nécessaires à la suite du développement mais elle cultive également, en culture cellulaire contrôlée, les matériaux cellulaires qui édifieront le papillon. En effet au sein de la chenille, et dès les premiers stades, il existe **deux populations distinctes de cellules** : des **cellules larvaires** qui assurent les structures et fonctions de la larve, des **cellules imaginaires**, c'est-à-dire destinées à l'imago, qui sont au départ groupées en divers agrégats individualisés et des **histoblastes** qui sont des cellules souches libres localisées dans le tube digestif mais aussi dispersées dans tout le corps.

Les cellules imaginaires seront à l'origine de **structures externes** du papillon (antennes, bouche, pièces buccales, pattes, ailes, pièces génitales, etc). Dès le 4^e stade larvaire et surtout vers la fin du 5^e les agrégats individualisés de cellules imaginaires se multiplient (prolifération sous contrôle hormonal) et édifient un épithélium tubulaire qui se replie sur lui-même en une spirale compacte quasiment plane formant ainsi un **disque imaginal**. Il y a ainsi une dizaine de paires de disques imaginaires plus ou moins larges et constitués d'un épithélium plus ou moins tubulaire (antenne, patte) ou plus ou moins aplati (aile) selon leur destinée.

Les histoblastes seront à l'origine de **structures internes** (tube digestif, musculature, etc).

Alors que le devenir d'un disque imaginal est déterminé bien avant sa différenciation, la détermination des histoblastes est moins précoce.

Parvenue à la fin de l'étape larvaire la chenille cesse de s'alimenter et quitte la plante nourricière à la recherche d'un support favorable c'est-à-dire susceptible de résister aux mauvaises conditions climatiques. Elle apparaît d'abord nerveuse puis présente un habitus caractéristique (figure 6) c'est le stade **prénymphe** qui tapisse alors le support d'un feutrage de soie qui permettra une bonne adhérence (la soie provenant de 2 glandes séricigènes

est filée par une unique filière située au niveau de la lèvre inférieure entre les palpes labiaux), elle réalise ce revêtement en plusieurs allers retours tête en bas ou en haut et termine par confectionner un coussin sur lequel elle posera ensuite ses pattes anales. Ainsi accrochée par son arrière la prénymphe secrète un harnais circumthoracique qui la maintiendra tête en l'air, cette opération nécessitant de nombreuses contorsions de sa région antérieure pour consolider la ceinture constituée d'environ 5 fils (figure 7) (contorsions compatibles avec l'état d'Invertébré). Après 24 heures de relative immobilité la région antérieure gonfle (suite à un appel d'air) et la peau de la chenille se fend juste en arrière de la tête, c'est la **mue nymphale** au cours de laquelle la cuticule larvaire glisse le long du corps et révèle la **nymphe** (figure 8). Après de nombreuses contorsions et dilatations elle se débarrasse de l'exuvie et se repositionne sur le coussin de soie par son crémaster, anneau terminal pourvu de nombreux petits crochets (ancêtre du velcro). Ainsi la nymphe apparaît 36 heures après les premières manifestations de la prénymphe, durant



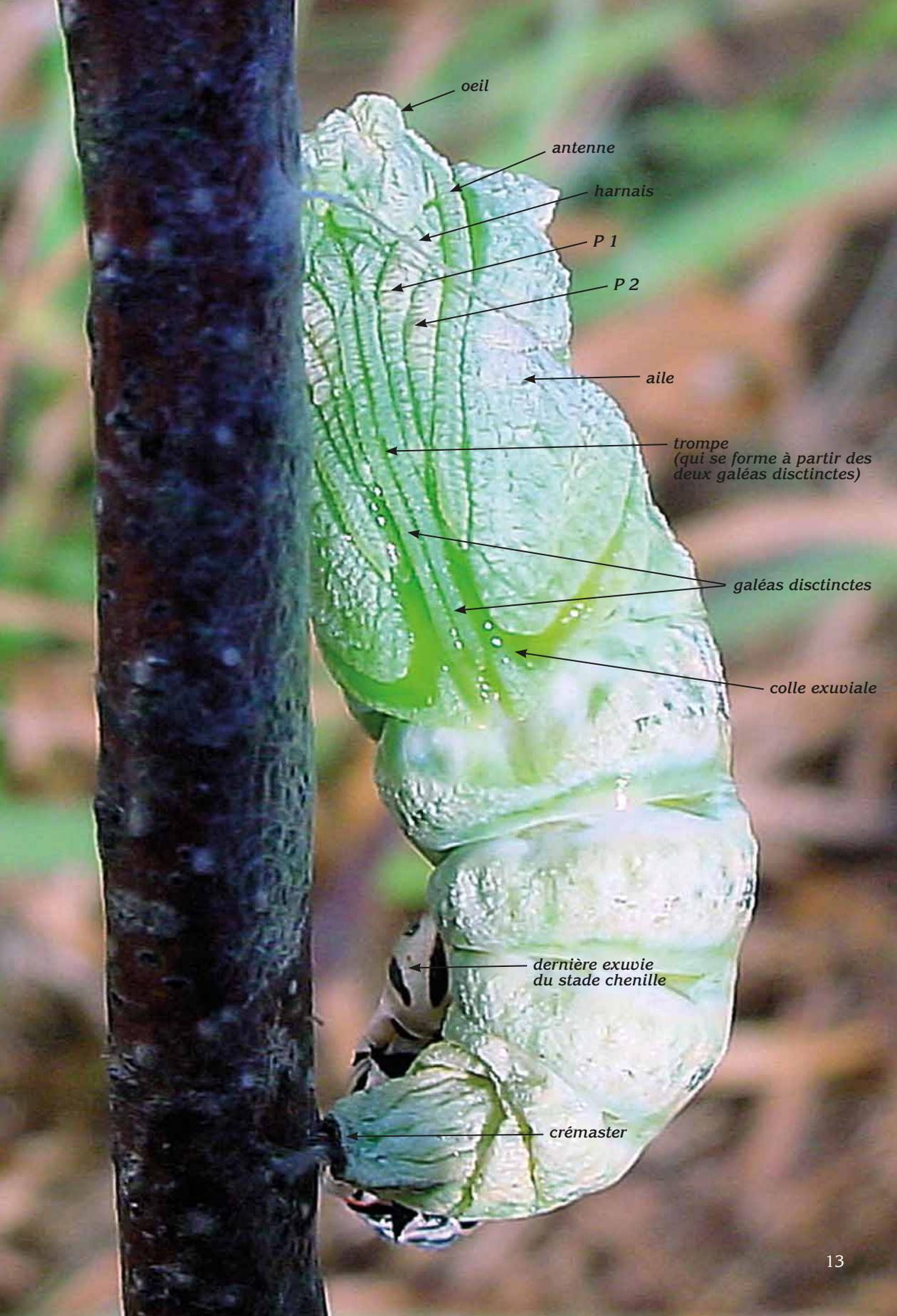
Figure 7. 14 heures après la figure 6. La prénymphe a tapissé le support choisi d'un feutrage de soie où elle a ancré un coussin sur lequel elle fixera son arrière. Le harnais est également fixé à des points d'ancrage renforcés. La cuticule larvaire va se rompre dorsalement au niveau du thorax.



Figure 8. 36 heures après la figure 6, 24 heures après la figure 7. Nymphe vers la fin de l'exuviation nymphale. La cuticule larvaire est encore maintenue au niveau des fausses pattes anales encore agrippées à la soie. Remarquer les bords des 2 ailes (antérieure et postérieure) superposées, une antenne et un œil.

ce temps la préparation de la nouvelle cuticule a entraîné l'**extériorisation des disques imaginaux** en continuité avec le nouvel épiderme et l'élongation des structures correspondantes suite à une intense prolifération cellulaire (figure 8). La nymphe présente alors tous les appendices propres à l'imago (antennes, composants de la trompe, pattes, ailes, etc) collés entre eux et au corps (figure 9) on parle de **nymphe-momie** (ou nymphe emmaillotée, dans la colle exuviale).

Figure 9. 3 minutes après la figure 8. ► La nymphe a été décalée de son support pour l'observer de face. Les divers appendices, pourvus de leur nouvelle cuticule, sont englués dans la colle exuviale. Les P3 (3^e pattes) ne sont pas visibles car situées sous les ailes.



oeil

antenne

harnais

P 1

P 2

aile

trompe
(qui se forme à partir des
deux galéas distinctes)

galéas distinctes

colle exuviale

dernière exuvie
du stade chenille

crémaster



Figure 10. 8 minutes après la figure 8. L'exuvie larvaire a été éliminée, la cuticule nymphale asséchée s'épaissit, le harnais est replacé au niveau thoracique. La nymphe est alors immobile.

Enclenchée dès l'éclosion, ébauchée lors de l'étape larvaire, réalisée pleinement au stade prénympe la **métamorphose structurale** est ainsi révélée lors de la mue nymphale, elle reste le plus souvent discrète car très vite la cuticule nymphale s'épaissit, se durcit et le plus souvent s'assombrit (figures 10 et 11) masquant la réalité de la morphologie nymphale, c'est le stade **chrysalide** (= aspect doré) ainsi nommée car chez quelques espèces la cuticule peut présenter des reflets d'or. La chrysalide du Machaon est dite **découverte** (elle est nue, non enfermée dans un cocon) et **succincte** (fixée la tête en haut maintenue par une ceinture de soie).



Figure 11. 7 heures après la figure 8. La cuticule nymphale est renforcée et diversement teintée. C'est le stade chrysalide sur laquelle les divers appendices apparaissent moins distinctement que lors de la mue.

La nymphose correspond à une étape d'intenses activités cellulaires intervenant pour l'essentiel dans de **minutieuses finitions** de l'anatomie imaginale, contribuant à l'**intégration** des divers organes ou structures entre eux pour en autoriser leurs **fonctions** : c'est ainsi, pour exemple entre cent, que les deux galéas (figure 9) se différencient individuellement en gouttières (pourvues d'une musculature adéquate et de glandes lubrifiantes) bordées ventralement d'une multitude de crochets doubles et qui vont, au moment de l'émergence, s'unir en une seule trompe, les deux bandes de crochets copiant une fermeture « éclair » (ou l'inverse), trompe qui instantanément s'enroulera et se déroulera. Cette étape s'étend de 2 à 3 semaines en conditions favorables à plusieurs mois (octobre à mars) pour les chrysalides de 2^e génération qui entreront en diapause pendant la période la plus froide.

À l'approche de l'**émergence** (mue imaginale) la cuticule nymphale s'amincit ce qui permet de distinguer par transparence les couleurs des ailes, signe que la mue imaginale surviendra très probablement dès l'aube prochaine. L'émergence qui marque l'aboutissement de la **métamorphose fonctionnelle** réalise l'épanouissement de l'imago mais aussi la fin de la larve : le déploiement des ailes résulte d'une injection intense d'hémolymphe dans les vaisseaux alaires rendue possible par plusieurs contractions des muscles intersegmentaires de l'abdomen, ces muscles qui intervenaient dans la reptation de la chenille vont s'atrophier et disparaître dès que le déploiement des ailes sera effectif (figure 12). Que reste-t-il alors de la chenille dans l'imago ? La larve (larva = masque) porte bien son nom car elle dissimule, derrière son masque de chenille (et sa propre organisation), l'imago à l'état de cellules dont certaines seront très tôt spécialisées, cas notamment des disques imaginaires. La métamorphose, qui se réalise en fait très progressivement tout au long du développement par des processus d'histogenèse, d'histolyse et de remaniement, se déroule, dans le cas des papillons en deux étapes : la métamorphose structurale qui apparaît fugace lors de la mue nymphale et la métamorphose fonctionnelle qui se concrétise lors de la mue imaginale et perdure dans l'imago. De la chenille, hors cellules souches imaginaires, il ne subsiste alors que des éléments du système nerveux, de l'appareil respiratoire et du cœur, organes qui sont en fait profondément remaniés.



Figure 12. Peu après l'émergence toutes les structures mises en place lors de l'étape larvaire (ailes, trompe, pattes...) sont devenues fonctionnelles après l'étape nymphale.