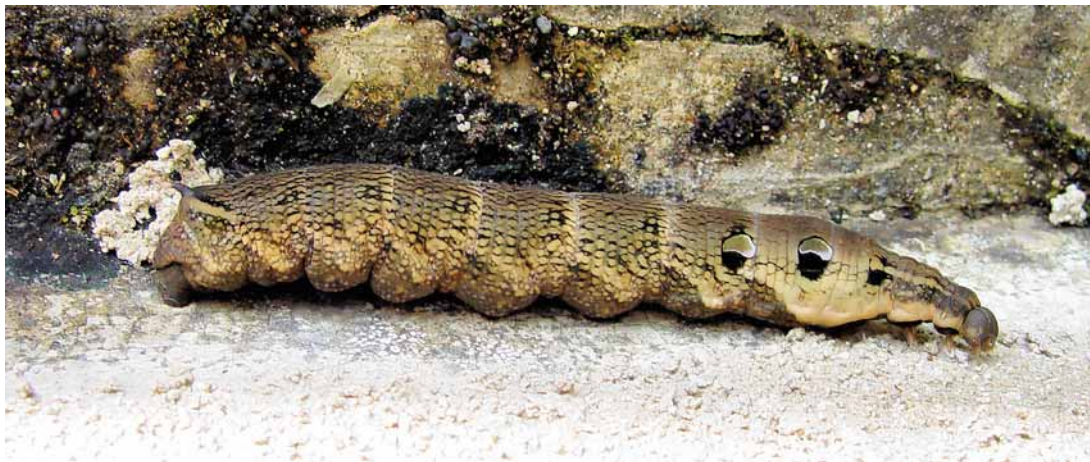




Photographie 1. Chenille du 5^e stade du Grand Sphinx de la Vigne, elle est ici détendue et étendue.

LA PRONYMPHE DU GRAND SPHINX DE LA VIGNE

Deilephila elpenor (Linné, 1758)
(Lépidoptères, Hétérocères, Sphingidés)

par François GRAF*
(Texte et photographies)

avec l'efficace collaboration
de Stéphane ROUË pour la mise en scène

*75 A Rue du Faubourg Raines - 21000 DIJON



Photographie 2.
Régions céphalique et thoracique forment
le « groin » du « Grand-Pourceau ». Les deux
premiers segments abdominaux portent
chacun une paire de grandes ocelles.



Photographie 3.
Chenille inquiète, sa
région antérieure est
rétractée.



Photographie 4.
Chenille dérangée, elle
présente un masque ocellé
face à un éventuel prédateur.

Chacun sait que le développement d'un Lépidoptère est une métamorphose complète, une chenille se transformant en un papillon, et si on demande quelle est la phase principale de cette transformation la plupart des réponses spontanées évoqueront l'émergence hors de la chrysalide. Il est évident que l'on ne peut parler de phase principale car dans un développement chaque phase est conditionnée par la bonne réalisation de la phase précédente et que dans le cas le plus général chaque étape est essentielle. Si toutefois, cela dit, on pose à nouveau la question, pour la plupart des réponses réfléchies c'est la période nymphale qui sera évoquée, ce qui est le plus logique puisque dans une métamorphose complète (insectes holométaboles) la nymphe est le stade intermédiaire entre la larve et l'imago.

Ce « Zoom sur... » basé sur des observations faites notamment sur le Grand Sphinx de la Vigne a pour but d'attirer l'attention sur un stade désigné sous terme de **pronymphe** car non seulement il précède mais aussi conditionne le stade **nymphe** [cf. Rev. sci. Bourgogne-Nature n° 5, p. 7-16 (Le Moro-sphinx *Macroglossum stellatarum*) et hors-série n° 13 (Portfolio, p. 104-109 : La Belle-Dame *Cynthia cardui*, Le Machaon *Papilio machaon*, Le Robert-le-Diable *Polygonia c-album*)].

Le Grand Sphinx de la Vigne, *Deilephila elpenor* (Linné, 1758), est un papillon de nuit relativement commun, surtout actif après la tombée de la nuit, de 45 à 60 mm d'envergure, attirant l'attention par ses ailes postérieures rose vif, les antérieures étant vert-olive barré de trois bandes roses. Les chenilles peuvent être observées de juillet à septembre dans les prés, friches, jardins, bords des cours d'eau sur les Epilobes, Gaillets, Vigne (fort heureusement peu appréciée), Fuchsias... etc. Le tégument est ocre clair, assez souvent vert surtout aux jeunes stades, avec de nombreux dessins et taches brun noirâtre (photographie 1), les 1^{er} et 2^e segments abdominaux portant chacun une paire de grandes ocelles ; marque des sphingidés, le 8^e segment abdominal porte un scolus (corne) qui est chez cette espèce relativement court et terminé par une pointe blanche. Lorsque détendue elle est étendue, la chenille du 5^e stade atteint 80 mm, tête et thorax formant un « groin » à l'origine de la dénomination de « Grand-Pourceau » (photographie 2). Par contre lorsque la chenille est inquiétée sa région antérieure se rétracte pour exhiber une face ocellée assez spectaculaire (photographies 3 et 4).

Dès le plus jeune stade larvaire la chenille prépare la phase nymphale et imaginale en « mettant en réserve » des territoires qui seront à l'origine de divers organes de l'anatomie imaginale sans participer aux fonctions de l'organisme larvaire : ce sont les **disques imaginaux** ainsi nommés car ils correspondent à des territoires tégumentaires discoïdes (ectodermiques) qui se sont invaginés (intériorisés) dans le corps de la larve tout en restant en relation avec l'épiderme larvaire, il y en a une dizaine de paires qui seront à l'origine des ailes, pattes, yeux, antennes, appendices buccaux et copulateurs... etc. Ces ensembles cellulaires auxquels sont associés des cellules adépithéliales à l'origine de tissus divers (muscles, nerfs...) se présentent comme des amas blanchâtres qui s'accroissent lentement au cours de la vie larvaire.

A l'approche de la mue nymphale (mi-août ou septembre) la chenille aménage une loge nymphale qui peut être enterrée à faible profondeur ou située dans la litière à la surface du sol. La loge est constituée d'un enroulement de feuillages divers tapissé intérieurement d'un treillis très lâche de fil de soie très résistant (photographies 5 et 6). Ce n'est que 9 à 10 mois après son enfermement que la chenille sortira de cette loge en juin... à l'état de papillon.

Le stade **pronyphe** débute avec l'isolement de la chenille dans le cocon et se terminera 4 jours plus tard avec l'exuviation nymphale, il correspond donc, dans ce cycle de mue, avec la phase terminale d'une période préexuviale. Si au cours des premières heures on pratique une ouverture dans le treillis elle est rapidement refermée, ce qui n'a pas lieu par la suite. Après 24 heures la chenille apparaît en sueur (photographie 7) ce qui est inhabituel puisque le liquide de mue, qui est sécrété entre l'ancienne et la nouvelle cuticule et qui a pour rôle de dégrader partiellement l'ancien exosquelette, ne s'écoule normalement pas en surface. Par la suite l'animal apparaît en détresse, il sue de plus en plus alors que sa coloration passe au jaune brun et que son corps se raccourcit comme dans le cas de la pronyphe du Moro-sphinx. Après 36 heures la chenille est contractée, immobile et véritablement « en nage » (photographie 8) ce qui correspond à l'extériorisation des disques imaginaux qui entraîne une perte de milieu intérieur. Les disques imaginaux, qui jusqu'alors étaient à l'intérieur du corps tout en restant en liaison avec l'épiderme, se retournent (comme un doigt de gant) par évagination ou éversion qui serait facilitée par une prolifération des



Photographie 5. La pronyphe s'isole dans un cocon lâche constitué de feuilles enroulées tapissées intérieurement d'un treillis de soie résistante.



Photographie 6. Dans les 24 premières heures seulement le treillis sera réparé s'il est endommagé.



Photographie 7. Après 24 heures d'isolement la pronyphe est en sueur et contractée, elle apparaît en détresse.



Photographie 8. Après 36 heures d'isolement la pronymphe est « en nage », sa coloration passe au jaune brun.



Photographie 9. Après 3 jours d'isolement la pronymphe apparaît au sec, plus détendue.

cellules des disques. C'est lors de l'éversion que divers organes, déjà déterminés dans le détail, vont acquérir la forme quasi définitive : le disque imaginal d'une patte, pour exemple, au niveau duquel sont déjà déterminés les territoires de la hanche, du trochanter, du fémur, du tibia et autres articles, va acquérir par élongation une forme tubulaire. Après 56 heures d'isolement la chenille apparaît plus détendue, au sec (photographie 9) alors que l'organisation des structures imaginaires se poursuit notamment par une intense prolifération cellulaire ; son habitus révèle toutefois de profonds changements par rapport à sa vie libre.

L'exuviation nymphale s'effectue, comme le plus souvent, en milieu de nuit par rupture de l'ancienne cuticule selon une ligne de déhiscence médio-dorsale où les résorptions induites par le liquide de mue ont été accentuées. La rupture débute dans la région tho-

racique sous l'effet d'un gonflement de ses segments (photographie 10) et se propage vers l'avant jusqu'à la séparation en deux moitiés de l'ancienne capsule céphalique et vers l'arrière sans toutefois atteindre l'extrémité postérieure dans la mesure où la dépouille larvaire est éliminée par les propres mouvements de la nymphe aidées par des rangées de petites épines abdominales (photographie 17) qui n'autorisent que le rejet de l'ancienne cuticule ; l'exuviation sera totale 10 minutes après le début.

Dès le début de l'exuviation, c'est-à-dire moins d'une minute après l'exuviation, on reconnaît les structures nymphales (qui sont en fait déjà imaginaires) dérivées des disques imaginaires et extériorisées lors du stade pronympe (photographie 11, 1 minute 30 secondes après le début) et on constate que ces ébauches d'organes sont **libres**, non encore encollées les unes aux autres comme elles le seront par la suite, ce stade fait penser aux « nymphes libres » des Coléoptères qui conservent leurs appendices libres. Ce fait apparaît particulièrement nettement au niveau des galéas et des antennes trois minutes après le début de l'exuviation (photographies 12A et 12B). La jeune nymphe présente des contorsions pour se dégager de l'ancienne cuticule ce qui explique une courbure prononcée de sa tête, sur ce profil œil et aile apparaissent distinctement. L'étroitesse de l'antenne et le fort développement de l'abdomen laissent supposer qu'il s'agit d'une femelle. La région antérieure de l'exuvie montre la moitié de l'exosquelette de la capsule céphalique de la chenille ce qui montre que la ligne de déhiscence est médio-dorsale jusqu'à la bouche ; on remarque aussi les gaines cuticulaires des trois pattes gauches larvaires.



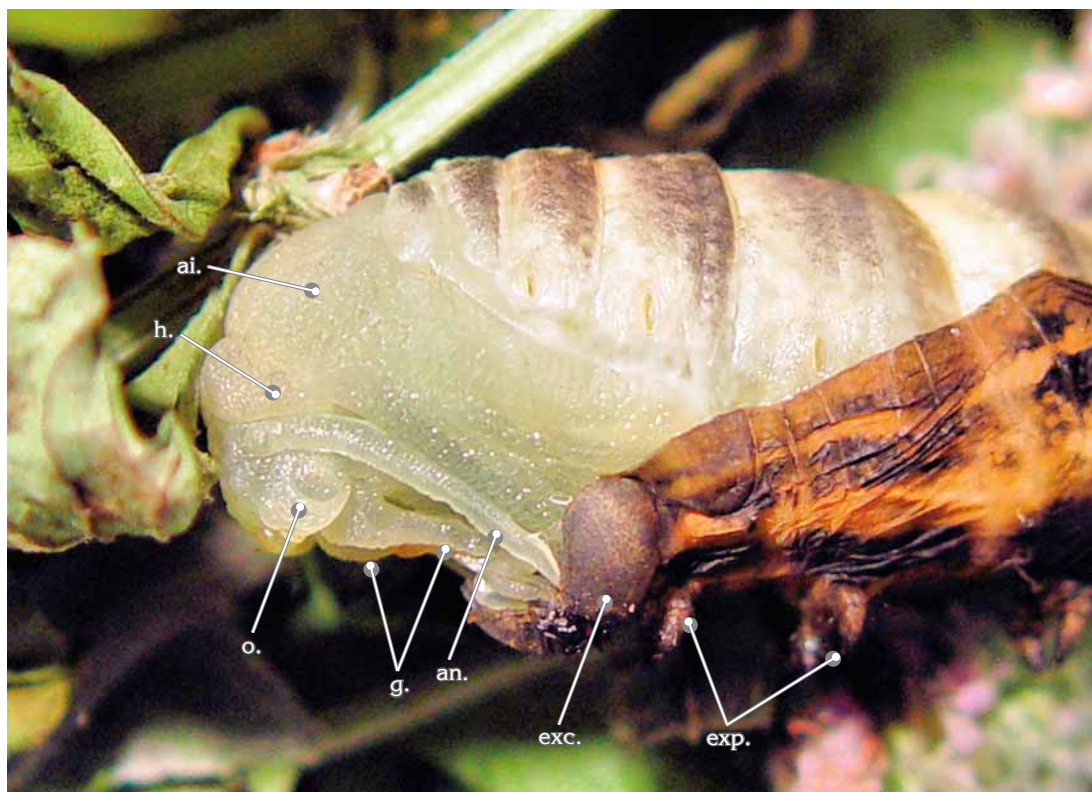
Photographie 10.
T 0 pour marquer le début
de l'exuviation nymphale
après 4 jours d'isolement.



Photographie 11.
T + 1 minute et 30 secondes.
Les organes imaginaires
extériorisés lors du stade
pronympe peuvent être
observés dès le début de
l'exuviation.



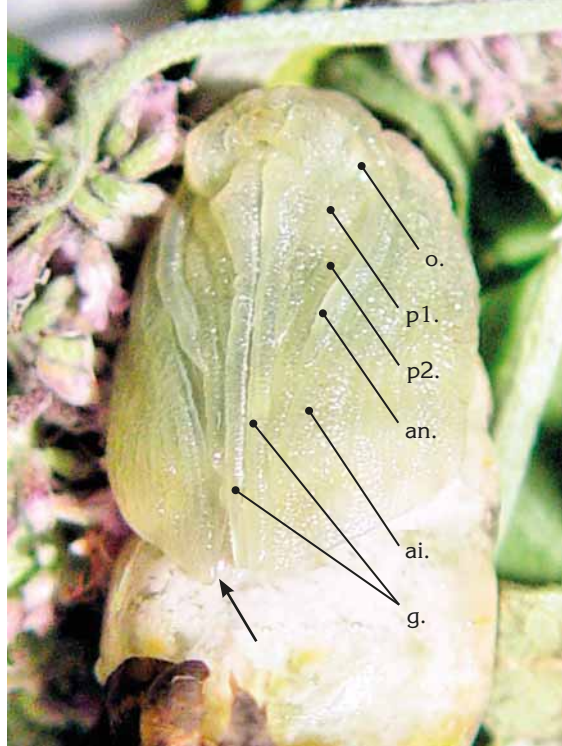
Photographie 12A. T + 3 minutes. L'exuviation a rapidement progressé, l'exuvie étant repoussée vers l'arrière.



Photographie 12B. T + 3 minutes. Les divers organes apparaissent libres. *ai.* aile, *an.* antenne, *exc.* exuvie d'une moitié de la capsule céphalique de la chenille, *exp.* exuvie des pattes de la chenille, *g.* les 2 galéas, *h.* hanche de la première patte, *o.* œil.



Photographie 13. T + 5 minutes.
Les principaux dérivés des disques imaginaux
peuvent être identifiés. Noter que la cuticule
larvaire se termine en un étui car non affecté
par la fente de déhiscence.



Photographie 14. T + 5 minutes. Vue d'ensemble ventrale des divers organes qui sont encore libres. *ai.* aile antérieure, *an.* antenne, *g.* les 2 galéas, *o.* œil, *p1.* patte 1, *p2.* patte 2. La flèche indique que l'aile droite n'est pas accolée au corps.



Photographie 15. T + 6 minutes. Dès ce stade les organes sont accolés entre eux.

Cinq minutes après le début de l'exuviation une vue ventrale (photographies 13 et 14) permet encore de distinguer les principaux organes externes. Outre les yeux (mieux observés de profil photographie 12B), on reconnaît en position médio-ventrale les deux galéas qui sont toujours libres et distinctes, après une phase de croissance qui a d'ailleurs commencé dès la fin du stade pronymphe, elles se différencieront indépendamment l'une de l'autre en deux gouttières qui lors de l'émergence de l'imago s'associeront par une coaptation de crochets cuticulaires qui fonctionnent telle une fermeture « Eclair » pour former la trompe. Dans tous les organes le processus de différenciation débute très tôt non seulement au niveau de l'épiderme mais aussi des cellules associées qui seront à l'origine de muscles, nerfs, nervures, vaisseaux... etc. De part et d'autre des galéas on observe les ébauches de pattes, de la première et seconde paire, celles de la troisième étant situées sous les ailes. Les antennes forment un bourrelet encore libre en bordure des ailes dont le bord antérieur est épaissi ; sur la photographie 14 on constate, côté droit de l'animal, que l'aile n'est pas appliquée sur les structures sous-jacentes.

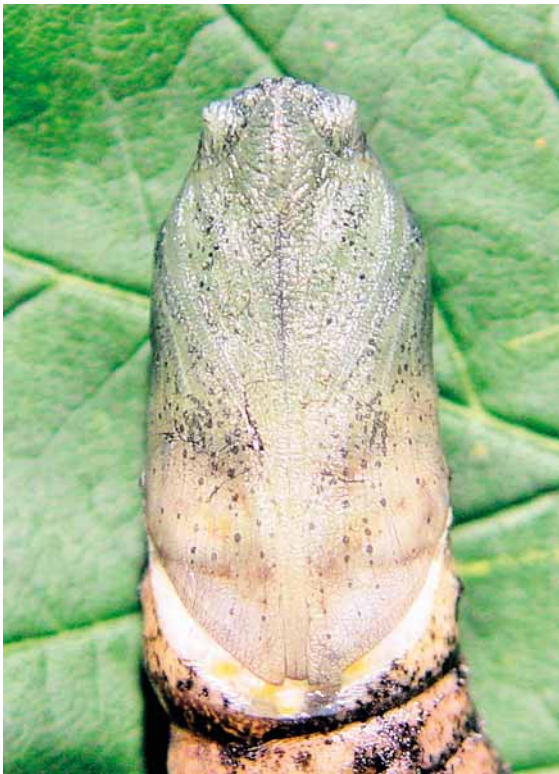
Six minutes après le début de l'exuviation (photographie 15) les divers appendices ne sont plus libres, l'ensemble apparaît plus compact, c'est le début de l'engluement dans la colle exuviale qui fait que la nymphe qui était « libre » lors de l'exuviation nymphale va être transformée en une nymphe-momie (ou nymphe obtectée). A ce stade la prolifération cellulaire est toujours intense accompagnant des différenciations, c'est ainsi qu'un observateur doté d'une bonne vue constatera que les antennes commencent à montrer une structure pectinée et que les ailes acquièrent des nervures. L'exuviation nymphale est totale 10 minutes après son début.

Trois heures après le début de l'exuviation la nymphe a acquis la conformation typique d'une chrysalide (photographie 16) : toutes les structures céphalothoraciques ne forment qu'un seul ensemble au sein duquel il est encore possible de reconnaître les divers constituants qui ont présenté une forte croissance dans les trois heures précédentes, c'est ainsi que la limite postérieure des galéas et des ailes qui se situait au bord antérieur de 5^e segment abdominal (photographie 15) atteint, 3 heures après, le bord postérieur (photographie 16).

Un jour après le début de l'exuviation la consolidation de la cuticule par tannage des scléroprotéines (sclérotisation) fixe la morphologie de la chrysalide pour les 10 mois à venir (photographie 17). Outre la structure pectinée des antennes et la présence de nervures dans les ailes, on remarque sur les derniers segments abdominaux les rangées de petites épines qui ont facilité le rejet de la cuticule larvaire et en position terminale un robuste crochet (homologue du crémaster des chrysalides suspendues des Rhopalocères constitué dans ce cas d'une multitude de petits crochets) qui permet d'arrimer la cuticule nymphale sur le treillis soyeux du fond du cocon lors de l'émergence de l'imago.

En **conclusion** et malgré ce qui est écrit en introduction et qui ne doit pas être renié, il est tentant de dire que la phase la plus importante de ce développement est le stade pronymphe au cours duquel il y a passage de la forme larvaire à la forme quasi-imaginale car la phase chrysalide n'est qu'une période de mise au point de l'imago (si ce n'est l'acquisition de la maturité sexuelle et de la mobilité). **C'est par l'émergence des disques imaginaux de la pronymphe que la forme aptère se transforme en ailée.** Reconnaître la phase pronymphe comme principale c'est bien sûr en fonction de critères morphogénétiques et c'est aussi en tenant compte de l'émotion suscitée par le comportement de l'animal durant ce stade, mais est-il raisonnable d'être sensible à l'apparente détresse d'une chenille ?

Avot, Côte-d'Or, août 2014.



Photographie 16. T + 3 heures. Début de la nymphomorphose : les divers appendices apparaissent enfermés dans un étui qui ne montre aucun relief.



Photographie 17. T + 24 heures. La cuticule nymphale est à ce stade consolidée. Noter la structure pectinée de l'antenne, la présence de rangées de petites épines sur trois segments abdominaux, le crochet du crémaster en position terminale.