

Les insectes ingénieurs. 3

Par Alain Fraval

La perception des forces physiques issues de leur environnement et de leur propre corps est indispensable à la réalisation de toutes les tâches qu'ils accomplissent. Elle pose cependant un problème particulier aux insectes. En effet ceux-ci sont enfermés dans leur cuticule, une disposition qu'ils partagent avec tous les arthropodes et qui a de nombreux avantages par ailleurs. Ils ont développé des mécanorécepteurs, organes qui leur procurent un retour sur leur environnement spatial et sur les forces en jeu. Ces mécanorécepteurs sont des extensions de la cuticule de forme, de résistance, d'élasticité, de solidité et de résonance diverses.

■ LA DÉTECTION DES SIGNAUX MÉCANIQUES

Les récepteurs fonctionnent selon le même principe que les stéréocils de la cochlée qui transforment les sons, vibrations de l'air, en signaux nerveux dans l'oreille interne des vertébrés. Le mécanorécepteur est une excroissance de l'exocuticule dont la base est composée de chitine de faible épaisseur garantissant ainsi une certaine souplesse et le mouvement du cil. Des fibres élastiques de suspension placées à cette base permettent un retour à la position initiale après un déplacement. La stimulation mécanique d'un neurone situé à la base des sensilles provoque l'ouverture de canaux ioniques traversant la membrane et se traduit par des mouvements d'ions potassium. Les différences entre les concentrations ioniques de part et d'autre de la membrane entraînent une dépolarisation se traduisant par la création d'un influx nerveux transmis jusqu'aux centres nerveux.

On pense que les insectes traitent les signaux des mécanorécepteurs en agrégats et perçoivent les flux d'air, leurs mouvements, les signaux des congénères et les caractéristiques physiques de leur environnement sous forme de cartes où les différents phénomènes sont ordonnés géographiquement les uns par rapport aux autres.

L'étude, d'une part, des relations entre les caractéristiques physiques

des mécanorécepteurs et les stimuli qu'ils produisent et, d'autre part, de la façon dont leurs signaux sont traités et traduits en comportements promet des avancées dans le développement des senseurs électroniques subminiatures et/ou déformables. Ceux-ci interviennent en médecine et en robotique notamment, dans les peaux électroniques, les vêtements connectés, les neuroprothèses, les biocapteurs...

Les insectes perçoivent les stimuli impliquant une énergie mécanique par des sensilles, organes implantés en général sur la cuticule. Les sensilles extéroceptives les informent sur ce qu'ils touchent, leurs mouvements, la gravité, la pression et la vitesse et la température de l'air, les vibrations des ailes, les sons. Les sensilles proprioceptives sont situées surtout à l'intérieur de leur corps et participent notamment à la perception de leur posture. Les sensilles sont innervées par la dendrite du (ou des) neurone(s) installés à leur base.

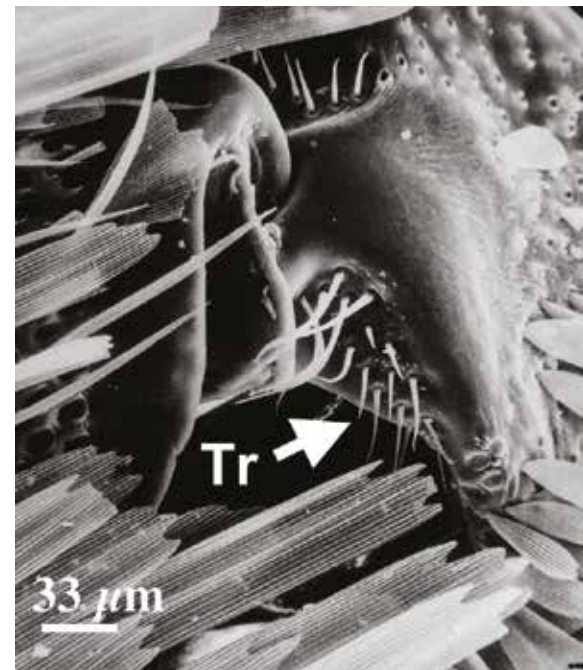
On distingue les sensilles trichoïdes (en forme de poil), les sensilles campaniformes (en forme de cloche), les scolopidies (internes, qui perçoivent les vibrations) et des récepteurs d'étirement, internes et non liés à la cuticule.

■ SENSILLES TRICHOÏDES

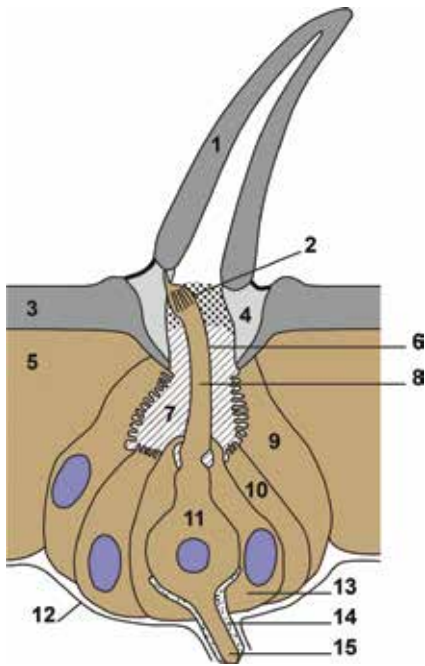
Elles sont constituées d'une soie, solide tige creuse effilée, termi-

née en pointe et reliée à la cuticule par une membrane articulaire. Trois cellules de soutien entourent l'unique neurone bipolaire. Elles fonctionnent comme un levier qui transmet la force qui leur est appliquée au système de canaux mécanotransducteurs – qui transforment le signal déclenché par les contraintes physiques en un autre. Chaque soie répond dans une direction donnée du fait de sa morphologie, de l'angle qu'elle fait avec la cuticule et la disposition des canaux ioniques.

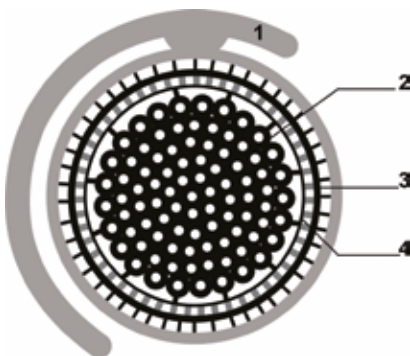
Les sensilles trichoïdes sont implantées sur toutes les parties du corps ; les appendices en sont tout particulièrement munis. Elles peuvent former des brosses à proximité des articulations et servent de récepteurs proprioceptifs. Chez le Syrphe ceinturé *Episyrpus balteatus* (Dip. Syrphidé) de telles brosses situées au niveau du cou assurent la



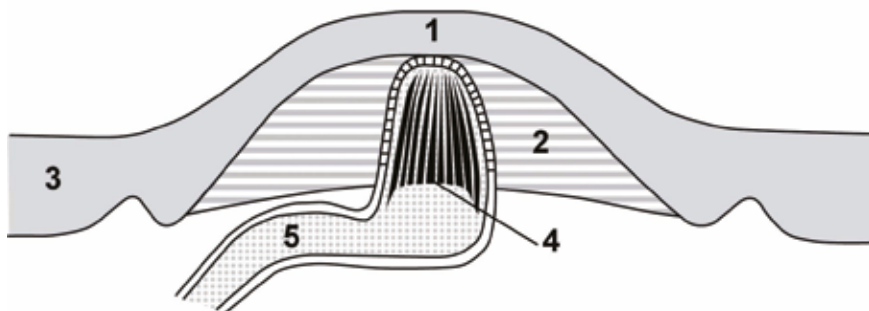
Vue en microscopie électronique à balayage entre le trochanter et le fémur chez une femelle de pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*, Lepidoptera, Pyralidé) montrant les nombreuses sensilles trichoïdes (Tr). - © F. Marion-Poll, in : N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, F. Marion-Poll (éds.), 2013. *Interactions insectes-plantes*. IRD Éditions/Quae, 752 p.



Sensille trichoïde en coupe longitudinale. De haut en bas : 1. Soie 2. Corps tubulaire, qui traverse le capuchon 3. Cuticule 4. Membrane articulaire flexible 5. Épithélium 6. Gaine scolopale 7. Chambre remplie d'hémolymphe 8. Dendrite du neurone 9. Cellule tormogène (fabrique l'articulation de la soie) 10. Cellule trichogène (fabrique la soie) 11. Corps du neurone 12. Membrane basale 13. Cellule thécogène (fabrique la gaine) 14. Cellule gliale, isolante 15. Axone du neurone. - D'après //cronodon.com



Sensille trichoïde (voir page suivante) en coupe transversale au niveau du corps tubulaire. 1. Membrane articulaire 2. Corps tubulaire et microtubules 3. Gaine scolopale 4. Membrane du dendrite du neurone. D'après //cronodon.com



Sensille campaniforme, en coupe transversale. 1. Bouton cuticulaire 2. Cuticule flexible 3. cuticule rigide 4. Corps tubulaire 5. Dendrite du neurone. - D'après //cronodon.com

position de la tête¹. Elles permettent à la Fourmi bouledogue *Myrmecia pyriformis* (Hym. Myrmeciné) de maintenir sa tête droite dans l'obscurité.

Beaucoup d'insectes possèdent deux types de ces soies tactiles : les unes « rapides », répondent quasi immédiatement à la variation du stimulus tandis que les « lentes », ne perçoivent le stimulus que s'il dure. Par exemple, chez le Grillon provençal *Gryllus bimaculatus* (Orth. Gryllidé), la taille des soies va de 30 à 1 500 µm. Les grandes répondent lentement et renseignent l'insecte sur ses déplacements ; elles envoient le signal tant que la perturbation dure. Les courtes, de type rapide, réagissent aux accélérations, envoyant un signal au début du changement de courbure et un autre à la fin ; entre temps, la soie reste courbée mais ne transmet pas d'influx nerveux.

■ SENSILLES CAMPANIFORMES

En forme de bouton de forme elliptique inséré dans une dépression de la cuticule, elles répondent à la pression et à l'étirement. Quand ce bouton est aplati, le signal nerveux est transmis par la dendrite au neurone sous-jacent. Ces sensilles campaniformes mesurent entre 5 et 30 µm ; elles sont constituées de 2 couches de cuticule, la couche interne étant fibreuse et souple, avec dans certains cas une couche fibreuse intermédiaire.

Elles sont nombreuses sur les parties du tégument de l'insecte qui sont soumises à des contraintes mé-

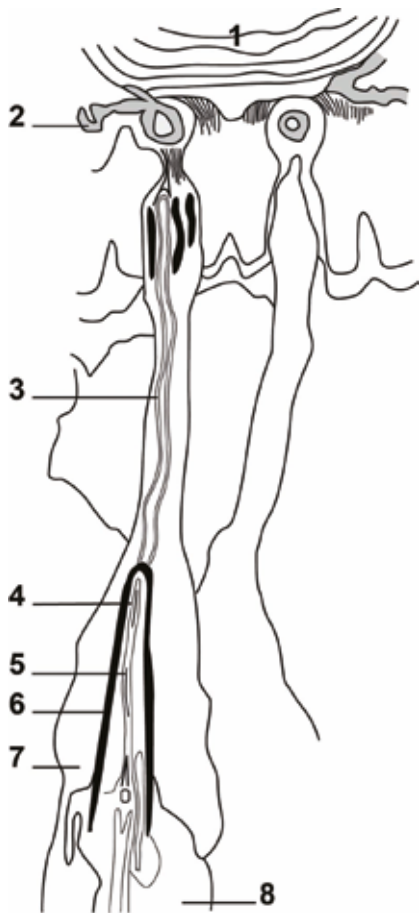
caniques importantes, comme les articulations entre corps et pattes, les pièces buccales, les cerques des criquets. Il y en a de 6 types différents sur les haltères des Diptères (Mouche du vinaigre). Elles servent, avec les organes chordotonaux situés à leur base, à maintenir le cap. On en a compté 1 200, de 24 types, chez la Mouche bleue de la viande *Calliphora vicina* (Dip. Calliphoridé)².

■ SCOLOPIDIES

Ce sont les unités des organes chordotonaux (dont le nom évoque une corde pincée), alias scolopophores, internes. Chacune, de structure complexe est constituée d'un neurone bipolaire fusiforme (ou de plusieurs), d'une cellule coiffe rattachée à l'épiderme sous la cuticule ou à d'autres tissus, et d'une cellule enveloppe (ou fourreau ou cellule scolopale) avec des bâtonnets parallèles à l'axe de la scolopodie, plus une cellule gliale (ou plusieurs). La dendrite en forme de cil est entourée d'un manchon de bâtonnets parallèles à son axe et se termine au contact d'un capuchon dense produit par la cellule coiffe. Les organes chordotonaux dits conjonctifs sont insérés dans un tissu qui relie les deux composants d'une articulation, dans les pattes et, les antennes. Les non-conjonctifs ont les coiffes attachées à l'hypoderme.

Plusieurs types de scolopidies ont été décrits³. Il reste à expliquer comment un stimulus est appliqué à la dendrite, pourquoi les scolo-

1. Mécanisme différent de celui des libellules, qui fonctionne par surfaces adhésives. Voir « Insectes ingénieurs. 2 » dans *Insectes* n° 192.
2. Pour plus de détails, voir « Récepteurs sensoriels chez les insectes : les mécanorécepteurs – Première partie : les mécanorécepteurs cuticulaires », par Benoît Gilles. *Passion entomologie*, 2015. À : //passion-entomologie.fr/mecanorecepteurs-cuticulaires-insectes/
3. Ceci dépasse largement le cadre de cet article. À voir dans L.H. Field et T. Matheson, 1998. *Advances in Insect Physiology*. 27. (en ligne)



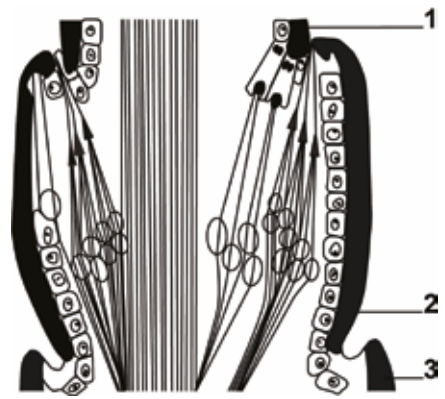
Section transversale d'une scolopédie de l'antenne d'*Aleochara bilineata* (Col. Staphylinidé). De haut en bas : 1. 1^{er} article du flagelle 2. Membrane articulaire 3. Ligament 4. Dendrite du neurone 5. Microtubule 6. Gaine scolopale 7. Cellule scolopale 8. Cellule thécogène. D'après //cronodon.com

pidies sont groupées alors qu'elles reçoivent la même excitation mécanique, ainsi que leur origine embryonnaire et leur rôle dans le contrôle par l'insecte de son comportement.

Les organes chordotonaux sont répartis sur tout le corps de l'insecte et servent à la proprioception (au niveau des articulations), à la détection de la gravité et à l'audition au sens large : perception des vibrations de l'air ou du substrat liquide ou solide (dans des organes spécialisés). La sensibilité de certains est telle qu'elle permet la sensation d'un déplacement de 1 nm.

Il est probable que tous les insectes possèdent des organes chordotonaux dans les pièces buccales au niveau notamment de l'extrémité des palpes labiaux et maxillaires. Ils réagiraient à leur courbure ou à la pression de l'hémolymphe. Dans l'antenne, on les trouve à la jointure des articles avec le pédicelle et le scape. D'autres scolopidies, sur le pédicelle, disposées en couronne, forment l'organe de Johnston. Celles-ci n'ont pas de capuchon mais un tube qui s'attache à une structure cuticulaire complexe à la jointure entre le pédicelle et le flagelle. L'organe de Johnston est présent chez tous les insectes ; il est particulièrement développé chez les moustiques et chironomes (Diptères) où il est innervé par 20 000 neurones et sert à la reconnaissance du partenaire sexuel. Chez l'Abeille mellifère, il détecte les sons émis par les congénères « observant » la danseuse⁴.

Le thorax des punaises Corixidés et des noctuelles porte des organes tympanaux pairs qui permettent la réception des sons. Ils sont faits d'une membrane doublée sur sa face interne par un sac trachéen (rempli d'air) à laquelle sont connectées 2 ou 3 scolopidies. Les mantes portent entre les bases des pattes métathoraciques un tympan central, « cyclopéen » au fond d'une fosse, une disposition particulière à cet ordre ; cet organe est sensible aux ultra-sons, au moins chez la Mante religieuse, et permettrait à cet insecte, pourtant diurne, d'entendre les chauves-souris. Les chrysopes ont des « oreilles » sur les ailes antérieures, dans la nervure radiale ; elles seraient des capteurs d'ultra-sons. Le sac associé au tympan est rempli non d'air mais de liquide, cas unique chez les insectes. De nombreux insectes possèdent



Organe de Johnston de *Chrysoperla* (Neur. Chrysopidé), en coupe longitudinale. 1. Flagelle de l'antenne 2. Pédicelle 3. Scape. Il comporte des scolopidies à petit corps neuronal attachées distalement à la membrane articulaire par leur ligament et, en position axiale autour du nerf de l'antenne, des scolopidies à gros corps insérées à la base du flagelle. - D'après L.H. Field et T.Matheson, 1998. Adv. Ins. Physiol. 27. (en ligne).

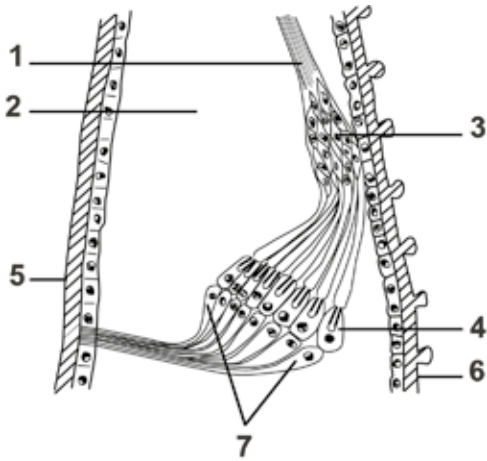


Tête de *Culex pipiens* mâle (Dip. Culicidé). Les organes de Johnston sont inclus dans les renflements toroïdaux à la base des antennes, juste au-dessus des yeux composés. - Natural Resources Institute

un organe subgénéral (« sous le genou »), situé sur la partie proximale du tibia, et comportant quelques dizaines de scolopidies, regroupées en contact avec une trachée. Cet organe sert à la détection des vibrations du substrat, transmises par les tarse. Chez des punaises, notamment Pentatomidés. Mâle et femelle de la très commune Punaise verte *Nezara viridula* se font la cour et se rencontrent lorsqu'ils sont sur la même plante, grâce à des vibrations (entre 100 et 200 Hz) émises par des plaques tergales (1^{er} et 2^e segments abdominaux) et reçues par les organes subgénéaux des pattes⁵. Chez les wetas (Orth. Anostomatidé)

4. Cet organe est si complexe et bien fait qu'il sert à Kent Hovind, militant créationniste états-unien, d'argument pour nier l'évolution.

5. À (re)lire : La communication sexuelle chez la Punaise verte : entendre et sentir, par Michel Renou. *Insectes* n°135, 2004(4). En ligne à pdf/i135renou.pdf



Organe subgénéral d'une fourmi. 1. Nerf acoustique 2. Hémocèle 3. Neurones de l'organe chordotonal 4. Scolopides 5. Cuticule et épiderme du tibia 6. Épiderme et cuticule de la trachée acoustique 7. Cellules d'attache.
D'après //passion-entomologie.fr/
mecanorecepteurs-cuticulaires-insectes/

du genre *Hemiandrus*, l'organe diffère dans son fonctionnement d'une espèce à l'autre, plaque articulée ou masse inertielle, en fonction de la gamme de vibrations à percevoir. L'audition des criquets a été bien étudiée : leurs organes tympaniques, sur les pattes, leur permettent d'estimer la direction du son qui leur parvient, grâce à des neurones à coïncidence (qui ont besoin de recevoir plusieurs excitations dans un court laps de temps pour émettre un potentiel d'action). Ces insectes ont également reçu une attention particulière dans le but de comprendre comment les autres organes chordotonaux des pattes participent au contrôle de la posture et de la marche.

Grâce à cet organe ultra-sensible, les Ichneumonidés détectent les larves xylophages sous-corticales par les ébranlements du bois dus à leurs mouvements dans la galerie ; les fourmis de l'acacia siffleur savent distinguer les vibrations des feuilles dues au vent de celles provoquées par un grand herbivore⁶.

L'abdomen des insectes porte de nombreux organes chordotonaux conjonctifs au niveau des pleurites articulés ; certains sont spécialisés et de structure plus complexe

comme les trois qui sont associés à la cymbale chez les cigales. L'excitation de celui qui est à la base de chaque cerque des blattes inhibe le réflexe de fuite, probablement pour ne pas perturber certains comportements. Les tympans des sauterelles et des Lépidoptères Géométridés sont sur le 1^{er} segment abdominal tandis que les Uraniidés et les cigales les portent sur le 2^e.

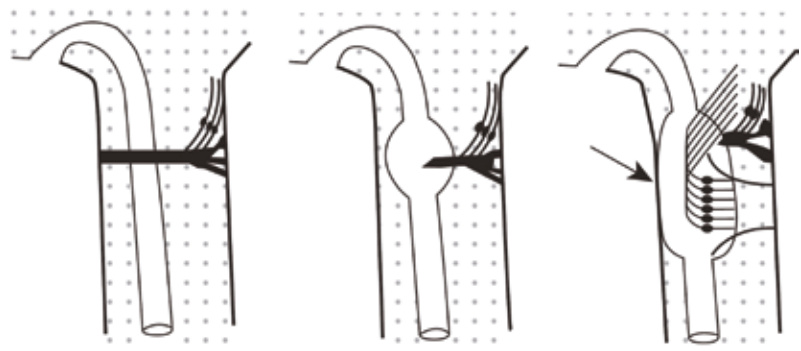
Les tympans auditifs des insectes sont apparus une vingtaine de fois, indépendamment, dans 9 ordres. Leur rôle primordial aurait été la détection des prédateurs, sur une vaste gamme de fréquences, et leur adaptation à la communication intraspécifique aurait été sélectionnée par la suite. Leur structure actuelle résulte d'une évolution convergente. Les insectes les plus petits en sont dépourvus, pour des raisons mécaniques, la membrane devant avoir une surface minimum. Leur innervation est très diversement assurée, par quelques milliers de neurones chez les cigales à 2 chez les noctuelles.

Les bioniciens portent beaucoup d'intérêt à ces organes miniatures et performants. La détection immédiate des tensions et des craquements les plus minimes dans les matériaux, les structures et les pièces mécaniques est une appli-

cation attendue dans tous les secteurs du BTP et de l'industrie. La réalisation de capteurs inspirés des organes chordotonaux, comme des sensilles vues plus haut, permettra le développement de l'ingénierie bio-inspirée (SHM = structural health monitoring).

Pour l'écoute « en stéréophonie », les insectes dépassent nos capacités naturelles et techniques ; en dépit du très faible écartement entre leurs « oreilles », ils sont capables d'estimer les différences d'intensité et de chronologie des sons reçus par chacune. La tachinaire *Ormia ochracea* (Dip. Tachinidé), parasitoïde d'un grillon hawaïen, détecte son hôte grâce à ses stridulations (5 KHz)⁷. La précision est de 2 degrés d'angle, avec des tympans, situés sous le prothorax, écartés seulement de 500 µm. Les membranes sont reliées mécaniquement par un « pont » et liées à une poche d'air commune ; un son arrivant d'un côté engendre un phénomène de bascule qui amplifie directement le signal reçu. De nombreux prototypes de microphones miniatures *Ormia*-inspirés ont été proposés et les travaux continuent pour répondre à un marché en expansion⁸. Ils visent également le développement de prothèses auditives plus petites, plus performantes et mieux supportables, d'un intérêt plus général. Les progrès tardent et la sé-

7. À (re)lire l'Épingle « Fine mouche » de 2001 à www7.inra.fr/opie-insectes/epingle01.htm#fine
8. Pour en savoir plus : Y. Zhang et al., 2018. *Curr. Opin. Ins. Sci.*, 30, 33-38. En ligne.



La transformation d'un récepteur de vibrations en organe auditif dans le tibia (schéma théorique). À gauche, chez des termites actuels, des scolopides (traits parallèles) recueillent les vibrations du lien (en noir épais) qui traverse le tibia parcouru par une trachée. Au centre, chez la blatte, un sac aérien permet d'augmenter la sensibilité. À droite, cas du grillon : la trachée est adaptée à la conduite des vibrations, son extension étant munie d'un tympan (flèche) et branchée sur un organe chordotonal complexe. - D'après S.R. Shaw, 1994. *J. exp. Biol.* 193, 13-47 (en ligne).

6. Voir l'Épingle « Zéphyr ou Barbar ? »,
Épingle de 2019. En ligne à epingle19.htm

Les coléops sont sourds

Sauf des Scarabéidés et des Cicindéli-dés. Chez *Euetheola humilis* (Dynastiné) ravageur américain de la canne à sucre, les tympanes sont une différenciation de la membrane cervicale, sous laquelle sont attachées 3 à 8 scolopidies par l'intermédiaire d'une cellule accessoire. Leur sensibilité va de 20 à 80 kHz. Cet organe fruste ne peut guère servir que d'avertisseur de prédateur.

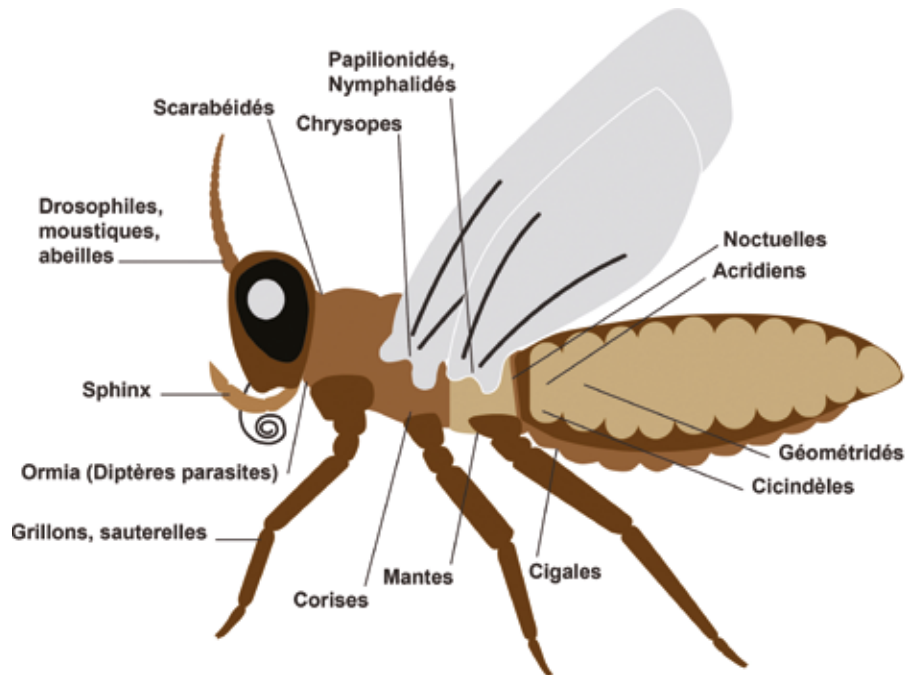
Une évolution différente a donné à *Cicindela marutha* (ci-contre) des tympanes sur les bords du 1^{er} tergite abdominal, sensibles dans la bande des 30 kHz. Cette cicindèle répond aux signaux ultrasonores en modifiant sa posture de vol et par des salves de clics, synchrones avec le battement des ailes.



Cicindela marutha (= *Ellipsisopetra rubicunda*) (in copula), un des très rares Coléoptères possédant l'ouïe. - Cliché Aaron Schusteff à bugguide.net

paration des sons utiles du bruit, de même que la localisation de la source sonore, restent très insuffisantes. On estime à 1/6^e la proportion des personnes sourdes ou malentendantes, laquelle augmentera avec le vieillissement général. Ce marché attire les capitaux vers les entreprises qui s'inspirent d'organes auditifs d'insectes. Un exemple. En février 2019, la start-up Hemideina fondée en 2017 par deux chercheuses a levé 1 million de dollars australiens pour développer un implant cochléaire petit donc discret en s'inspirant de l'organe auditif du weta arboricole *Hemideina crassidens* étudié lors d'une thèse en entomologie acoustique. Les essais sur les animaux sont prévus d'ici un an et demi et sur l'homme à la suite. Mise sur le marché dans 6 ans. ■

À suivre...



Localisation des organes auditifs chez différents insectes - D'après www.scientificamerican.com