

CHAPITRE 6

Le tube digestif des insectes

Paul-André Calatayud et Yvan Rahbé

LA STRUCTURE

DU TUBE DIGESTIF DES INSECTES

Le tube digestif des insectes a tout d'abord été considéré naïvement comme un simple conduit reliant la bouche à l'anus (Chapman, 1998). Néanmoins, en fonction des différents régimes alimentaires, qui peuvent être incroyablement divers chez les insectes (Daly *et al.*, 1998; voir aussi chapitres 5 et 17), il est sujet à de grandes variations. Il se compose communément de trois grands ensembles différant par l'origine embryologique (fig. 6-1 A, pour la cavité orale, fig. 6-1 B) :

- à l'avant, le stomodeum ou intestin antérieur (*foregut* en anglais);
- au centre, le mésentéron ou l'intestin moyen (*midgut*);
- à l'arrière, le proctodeum ou l'intestin postérieur (*hindgut*).

À la jonction du mésentéron et du proctodeum se trouvent le plus généralement des organes excréteurs filamenteux, les tubes de Malpighi. Le mésentéron dérive de l'endoderme embryonnaire, alors que le stomodeum et le proctodeum ont une origine ectodermique. L'épithélium de ces trois ensembles est constitué d'une seule couche de cellules.

Les cellules du stomodeum et du proctodeum, de par leur origine, sécrètent une cuticule formant continuité avec celle qui recouvre l'insecte. Elle est appelée intima, et est renouvelée à chaque mue. Quant au mésentéron, il est bordé chez la

plupart des insectes d'une matrice pérित्रophique très fine entourant le bol alimentaire, et qui est sécrétée par la zone proventriculaire liant l'intestin antérieur à l'intestin moyen (fig. 6-1 B).

En général, le tube digestif est continu de la bouche à l'anus, mais chez certains insectes n'ingérant que des liquides (contenu cellulaire, par exemple, pour des pucerons galligènes racinaires comme le phylloxera), la connexion entre le mésentéron et le proctodeum est occluse. C'est également le cas des larves de Névroptères qui digèrent leurs proies de façon extra-orale.

Devant le tube digestif : glandes et sécrétions salivaires

La bouche des insectes *sensu stricto* n'est pas visible et s'ouvre dans la cavité préorale située entre l'hypo- et l'épipharynx (fig. 6-1 A). Cette cavité, présente directement devant la bouche, constitue le cibarium, où la nourriture passe. La cavité préorale contient également une autre chambre entre l'hypopharynx et le labium, appelée le salivarium, où la salive se déverse à partir d'une paire de glandes labiales ou salivaires. Ces glandes jouent un rôle prépondérant dans l'ingestion, le mouvement de nourriture et la digestion. Les amas de cellules glandulaires regroupées en grappe se situent largement en arrière de la bouche dans le thorax de l'insecte, parfois jusqu'à l'abdomen chez certaines chenilles de papillon. En plus de leur fonction salivaire, ces glandes peuvent être modifiées pour synthétiser la soie, comme c'est le cas chez certains

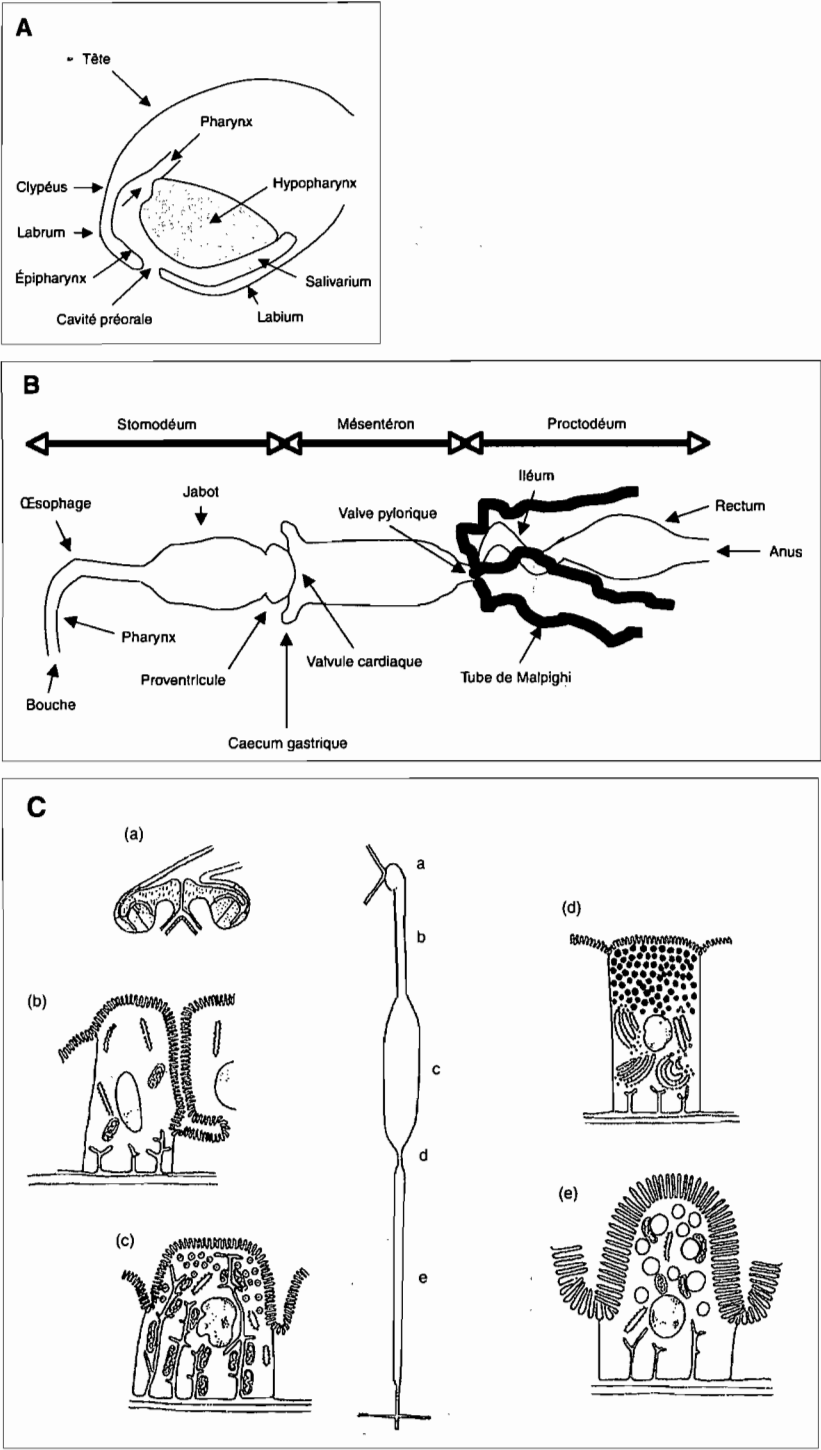


Figure 6-1 – Vues schématiques de la tête (A) (d'après Daly *et al.*, 1998), du tube digestif (B) (d'après Chapman, 1998) et des cellules intestinales (C) (d'après Billingsley et Lehane, 1996).

Lépidoptères, Trichoptères et Hyménoptères (voir chapitre 5). Enfin, les glandes mandibulaires, situées dans la tête de nombreuses espèces d'insectes, jouent un rôle important dans la lubrification des mandibules et constituent les principales glandes salivaires des larves de Lépidoptères (voir chapitre 5). Chez de nombreux insectes parasites, des pièces buccales modifiées (apparues plusieurs fois au cours de l'évolution : punaises, pucerons et moustiques) constituent un appareil piqueur-sueur complexe où le canal et les sécrétions salivaires jouent un rôle primordial dans l'interaction avec l'hôte.

Le stomodeum

La première région qui permet de distinguer le stomodeum est le pharynx (fig. 6-1 B). Il est en général animé par des muscles et, par exemple chez les pucerons, il sert de pompe aspirante de sève. Il se prolonge par l'œsophage dont la partie postérieure se transforme parfois en réservoir alimentaire, le jabot, servant à stocker les aliments. Le flux de nourriture du jabot au mésentéron est contrôlé par un organe animé par des muscles, le proventricule ou gésier. Cet organe est généralement orné intérieurement par de petites dents ou spicules, qui agissent comme un filtre et régulent le passage de nourriture et d'enzymes digestives entre le mésentéron et le jabot. Chez les insectes se nourrissant exclusivement de liquides, le proventricule est un simple sphincter. Il est au contraire hautement spécialisé chez les fourmis, permettant la séparation de la partie partiellement digérée dans le mésentéron de celle du jabot, utilisée pour la trophallaxie. Chez les abeilles, le proventricule retient le nectar dans le jabot et laisse passer les grains de pollen dans le mésentéron. Chez beaucoup d'Orthoptères et certains Coléoptères, il permet le broyage des aliments.

Enfin, la dernière partie du stomodeum est une invagination occlusive le séparant du mésentéron, la valvule cardiaque.

Le mésentéron

Ce sont essentiellement des cellules sécrétrices spéciales, situées entre la région proventriculaire

et la valvule cardiaque qui sont responsables de la formation de la matrice pérित्रophique (dite dans ce cas de type II, le type I étant sécrété par toutes les cellules mésentériques) (Tellam, 1996). Les cellules du mésentéron sont par ailleurs activement impliquées dans la production et la sécrétion d'enzymes, ainsi que dans l'absorption de nutriments. La membrane de ces cellules vers le lumen du tube digestif a un aspect de chevelure en brosse, ou microvillosités, permettant d'accroître considérablement la surface d'absorption entre les cellules et les nutriments circulant dans le lumen. Ces microvillosités sont recouvertes d'une couche filamenteuse de glycoprotéines, le glycocalix. Chez les Hémiptères, ce glycocalix est remplacé par une simple membrane lipoprotéique. Dans la plupart des cas, la synthèse d'enzymes s'effectue au moment de la sécrétion dans le lumen du tube digestif, évitant leur accumulation dans les cellules. Différents processus de sécrétion enzymatique, classiques en biologie cellulaire, sont réalisés, comme l'exocytose et la sécrétion apocrine.

Les cellules épithéliales du mésentéron ont une durée de vie courte et doivent donc être fréquemment régénérées à partir des cellules souches au cours des processus de mue et de métamorphose, qui renouvellent chacun complètement le stock cellulaire des épithéliums intestinaux.

Des cellules endocrines, impliquées dans la régulation de la production d'enzymes, sont également présentes dans l'épithélium du mésentéron.

Éparpillées le long de l'épithélium du mésentéron, on trouve de nombreuses cellules en forme de gobelet dont la membrane vers le lumen du tube digestif est invaginée et dont l'apex constitue une sorte de valve capable de libérer, par un couplage pompe V-ATPase¹ et antiport K⁺/H⁺² membranaires, une forte concentration de potassium dans le lumen. Ce processus permet de générer de forts gradients ioniques locaux,

1. Transporteur membranaire qui expulse un ion H⁺ pour chaque molécule d'ATP hydrolysée. Il est généralement responsable de l'acidification de l'intestin moyen.

2. Les deux ions se déplacent à travers la membrane de la cellule en sens inverse. Dans notre cas, un ion K⁺ est expulsé en échange d'un ion H⁺ qui rentre dans la cellule.

qui sont utilisés par les transporteurs secondaires pour internaliser certains nutriments par des mécanismes de transport K^+ -dépendants. Ces cellules et cette enzyme forment donc un élément essentiel de l'énergétisation du transport digestif.

À la jonction du mésentéron et du proctodeum, il est facile de distinguer deux tubes de Malpighi servant de système « excréteur » aux insectes. Ces tubes sont étroitement associés à la partie terminale du mésentéron. À ce niveau, il existe une valve pylorique, particulièrement développée par exemple chez les chenilles de papillons et les Coléoptères.

Pour plus de détails sur cet organe, le lecteur pourra se reporter au livre de Billingsley et Lehane (1996).

La matrice péritrophique

Le terme de membrane péritrophique (PM selon l'abréviation anglo-saxonne courante) est aussi souvent employé, mais celui de matrice est préférable car elle n'a aucune des caractéristiques d'une membrane biologique. Elle est présente chez la plupart des insectes, à l'exception des Hémiptères qui ont à la place une matrice multicouche plus simple recouvrant les microvillosités apicales des cellules épithéliales mésentériques (Tellam, 1996). Elle n'est cependant pas forcément présente continuellement. Chez les Diptères, par exemple, cette matrice est absente pour les individus à jeun et ne se forme que pendant la prise de nourriture.

Cette matrice est laminaire, d'environ 1 μm d'épaisseur, et entoure la nourriture, l'isolant de l'épithélium du mésentéron. Elle est constituée d'un réseau fibreux amorphe de chitine, de glycoprotéines et de protéines. Chez la plupart des espèces chez qui cette matrice a été examinée, elle est produite à partir des microvillosités des cellules épithéliales et prend place à deux endroits : à partir de cellules sécrétrices situées entre la partie invaginée de la valvule cardiaque et de la partie antérieure du mésentéron (matrice de type II) ; et à partir de cellules sécrétrices dispersées le long du mésentéron (matrice de type I). On notera toutefois une diversité quant au lieu de synthèse de cette matrice. Ainsi, chez les Orthoptères et les larves

de Lépidoptères et d'Hyménoptères, elle ne serait formée qu'à partir de cellules épithéliales le long du mésentéron (matrice de type I). Chez les moustiques, les deux lieux de synthèse ont été reportés. Elle ne serait produite qu'à partir de la valvule cardiaque pour les larves (type II) et par l'épithélium du mésentéron pour les adultes (type I). Quel que soit le lieu de synthèse, cette matrice suit le mouvement de la nourriture d'avant en arrière le long du tube digestif et est évacuée avec les matières fécales. L'activation des cellules sécrétrices est liée à un processus hormonal contrôlé par la métamorphose et en réponse à la prise de nourriture ou à l'extension du tube digestif.

Cette matrice joue un rôle protecteur vis-à-vis des cellules épithéliales du mésentéron, contre l'abrasion que pourraient créer certains aliments, son aspect muqueux permettant de lubrifier la paroi du mésentéron, facilitant la circulation des aliments. Elle permet également d'éviter un contact direct des aliments avec les cellules épithéliales. Elle est poreuse et agit donc comme un filtre contrôlant le passage des enzymes sécrétées et inversement celui des produits de digestion dans les cellules épithéliales. Certains auteurs lui attribuent un rôle complexe dans la (re)circulation des fluides dans l'intestin moyen (fig. 6-2). Elle peut également empêcher la contamination de la couche cellulaire par des micro-organismes pathogènes véhiculés par des aliments.

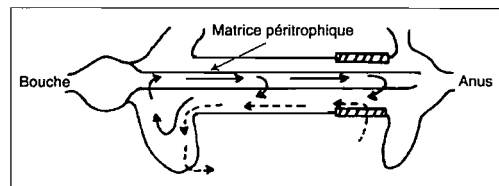


Figure 6-2 – Représentation schématique des flux d'eau dans le bol intestinal, l'espace endopéritrophique et l'épithélium digestif des insectes holométaboles (d'après Terra *et al.*, 1996).

Le proctodeum, la chambre filtrante et le rectum

Le proctodeum est constitué du pylore, de l'iléum et du rectum. Le pylore forme parfois une valve entre le mésentéron et le proctodeum

(fig. 6-1 B). Les tubes de Malpighi émanent le plus souvent de la région pylorique. Chez la plupart des insectes, l'iléum est un tube étroit aboutissant au rectum. Parfois, sa partie postérieure est très différente et est appelée colon. Chez les insectes abritant des symbiotes microbiens, l'iléum possède quelques diverticules, appelés panse, pour les héberger. C'est le cas des termites, des larves de Scarabéidés (chambre de fermentation), des criquets et des blattes hébergeant une flore bactérienne importante. Le rectum, correspondant à la section terminale avant l'anus, est généralement un large sac. L'intima du rectum est perméable à l'eau, aux sels minéraux, aux sucres et aux acides aminés. Avec les tubes de Malpighi, l'iléum et le rectum constituent le système excréteur de l'insecte, excréant entre autres les urates et l'acide urique.

Les Hémiptères, qui se nourrissent exclusivement de sève phloémienne ou xylémienne, doivent ingérer un grand volume de liquide pour compenser la faible concentration en nutriments que ces liquides présentent comparativement aux aliments solides (feuilles, tiges...). Des modifications de leur tube digestif leur permettent souvent une rapide élimination de l'excès d'eau ingéré. Chez de nombreux insectes de cet ordre (certains pucerons, cochenilles, cicadelles...), la partie antérieure du mésentéron forme une sorte de vessie qui entoure la partie postérieure de l'intestin moyen et une partie des tubes de Malpighi, modification appelée chambre filtrante. Cette modification permet une concentration des nutriments et évite la dilution de l'hémolymph par l'établissement d'un gradient osmotique et/ou dans certains cas par une pompe sodium/potassium³.

À côté du tube digestif, caeca et « bactériomes » para-digestifs

Beaucoup d'insectes possèdent des diverticules à la partie antérieure (localisation la plus fréquente) ou postérieure du mésentéron, appelés caeca gastriques et connus pour héberger des bactéries symbiotiques (fig. 6-1 B).

3. La pompe Na⁺/K⁺ est le transporteur ionique le plus connu; elle expulse 3 ions Na⁺ et fait entrer 2 ions K⁺ pour chaque molécule d'ATP hydrolysée.

Pour la plupart des insectes, les micro-organismes symbiotiques sont également hébergés dans des cellules spécialisées appelées *mycéto-cytes* ou *bactériocytes* selon qu'elles hébergent levures ou bactéries, et regroupées en un organe appelé *mycétome* ou *bactériome* respectivement. Cet organe est fréquemment associé au tube digestif, aux tissus adipeux et aux tubes de Malpighi (voir chapitre 7).

L'ÉVOLUTION DU TUBE DIGESTIF DES INSECTES

En fonction du type de nourriture et du mode de vie des insectes, les tubes digestifs ont été modifiés en conséquence (Daly *et al.*, 1998). Ainsi, les insectes primitifs comme les Collembolés et beaucoup de larves d'endoptérygotes ont un simple canal alimentaire, avec de très légères modifications au niveau des régions correspondant à la valvule cardiaque et à la valve pylorique. Les tubes digestifs les plus évolués sont ceux des insectes broyeurs comme les Orthoptères, les Odonates, les Hyménoptères et beaucoup de Coléoptères qui présentent un large jabot et un gésier spécialisé pour prendre en charge les aliments semi-broyés. Ils possèdent en plus fréquemment des caeca gastriques et un rectum élargi. Chez certains insectes qui se nourrissent de liquide uniquement, comme les Siphonaptères et beaucoup d'Hétéroptères (sous-ordre des Hémiptères), le mésentéron est élargi. La modification la plus évoluée du tube digestif par rapport au type d'alimentation est sans nul doute la chambre filtrante présente chez beaucoup de Sternorhynques (sous-ordre des Hémiptères).

Des modifications du tube digestif ont lieu également pour une même espèce selon son stade de développement. Ainsi, pour les larves de Névroptères et de certains Hyménoptères, le mésentéron est un cul-de-sac, non lié au proctodeum jusqu'à la formation de la chrysalide. Les aliments et les restes d'aliments ne sont excrétés dans ce cas qu'à l'émergence de l'adulte.

Chez les termites et les larves de Scarabéidés, l'iléum est modifié pour contenir des organismes

symbiotiques. Enfin, chez les insectes aquatiques comme les larves de libellules, des sortes de branchies associées au rectum permettent à la larve d'acquérir l'oxygène de l'eau circulant dans un rectum élargi pour l'occasion.

MICRO-ORGANISMES ET TUBE DIGESTIF, ENTRE SYMBIOSE ET PATHOGÉNIE

Les micro-organismes sont ingérés lors de la prise de nourriture, et une flore intestinale est donc présente pour la plupart des insectes (Chapman, 1998; Dillon et Dillon, 2004). Les sauterelles, par exemple, ont un tube digestif plutôt stérile à l'éclosion, mais rapidement elles acquièrent une flore bactérienne qui augmente en nombre et diversité au cours de leur vie. Cette acquisition lors de la prise de nourriture est fortuite et dans de nombreux cas la flore digestive n'intervient pas dans la nutrition de l'insecte mais reflète tout simplement la microflore présente à la surface des plantes hôtes ou à l'environnement dans lequel vit l'insecte. Dans d'autres cas, la flore digestive intervient intensément dans la nutrition de l'insecte. Les criquets, par exemple, possèdent des bactéries dans le proctodeum leur permettant de digérer des polysaccharides de plantes comme la pectine... Ces bactéries leur procurent même des acides gras à chaînes courtes. On peut citer également le cas des larves de Scarabéidés, qui peuvent digérer la cellulose dont ils se nourrissent *via* leurs bactéries digestives. C'est le cas de certains termites, dont la flore digestive leur permet en plus de fixer l'azote atmosphérique.

LES FONCTIONS DU TUBE DIGESTIF DES INSECTES

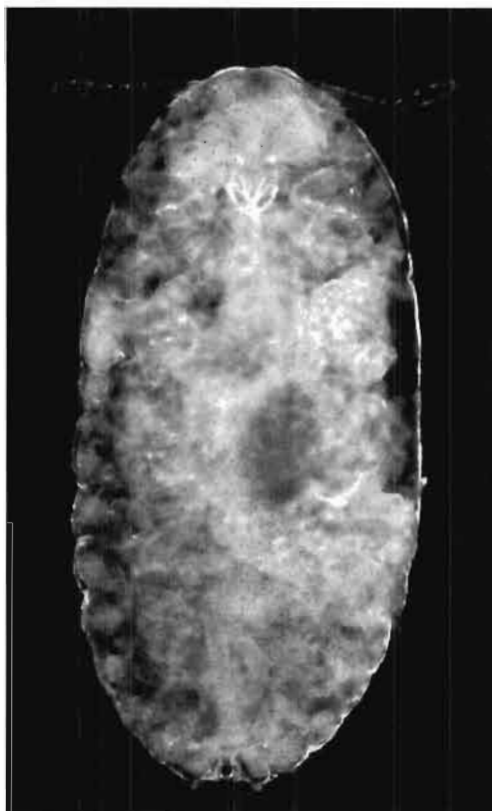
Digestion et absorption, la fonction régalienn

La digestion

Les insectes doivent, pour une majorité d'entre eux, réduire les macromolécules ingérées en petites molécules plus assimilables ou, comme c'est le cas des insectes phloémophages, transformer des petites molécules en d'autres absentes

ou présentes en faible quantité dans leur alimentation (Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998; Terra *et al.*, 1996). Tout cela est assuré soit par leurs enzymes digestives, soit par les bactéries de la flore digestive ou les symbiotes intracellulaires (voir chapitre 7). Les enzymes impliquées dans la digestion sont sécrétées par la salive et par l'épithélium du mésentéron.

Dans le cas de la digestion extra-orale, les enzymes d'origine salivaire doivent assurer la grande partie de la digestion. C'est le cas, par exemple, de certains Hémiptères réduisant en bouillie le parenchyme végétal avant de l'ingérer. Certains insectes carnivores, comme les réduves, injectent également un puissant venin pour paralyser leurs proies et les enzymes qui sont ensuite sécrétées sont fortement protéolytiques.



Vue en transparence du tube digestif d'un phloémophage, la larve mâle stade 3 de la cochenille du manioc, *Phenacoccus herreni* (Hemiptera, Pseudococcidae) (© P.-A. Calatayud/IRD).

Beaucoup d'insectes réalisent une digestion dans le lumen du tube digestif. La plupart d'entre eux doivent digérer des protéines, des sucres et des lipides et ont donc la même panoplie générale d'enzymes. Ces panoplies enzymatiques dépendent cependant souvent du type d'alimentation. Ainsi, les phloémophages présentent en général une faible activité protéolytique digestive du fait que la sève phloémienne contient peu de protéines mais des acides aminés libres en abondance, et quelques peptides.

La digestion a lieu principalement dans le lumen du mésentéron, mais puisque des enzymes salivaires sont ingérées conjointement avec les aliments, une partie de la digestion débute également dans le stomodeum (fig. 6-1 B et 6-3). Au sein du mésentéron, certaines enzymes comme les amylases et les trypsines passent aisément au travers de la matrice péritrophique, et la digestion débute dans la zone endopéritrophique (lumière de la matrice péritrophique). À l'inverse, pour d'autres enzymes qui ne traversent pas la matrice péritrophique comme les carboxypeptidases et les α -glucosidases, la digestion a lieu plutôt dans l'espace ectopéritrophique. La plupart des enzymes du mésentéron fonctionnent efficacement entre 35 et 45 °C. La majorité des insectes ont des enzymes dans l'intestin moyen qui fonctionnent de façon optimale pour un pH de 6 à 7. Pour les larves de papillons, l'optimum est estimé à un pH 10. N'oublions pas cependant que le pH peut varier fortement le long du mésentéron, ainsi qu'en fonction de l'espèce.

La digestion des protéines est réalisée à la fois par des endopeptidases qui « découpent » la chaîne peptidique et par des exopeptidases qui en extraient les acides aminés terminaux. Pour les endopeptidases, on trouve par exemple les sérines protéases, les trypsines, les chymotrypsines et les cathepsines. Pour les exopeptidases, on trouve les carboxypeptidases et les aminopeptidases. À titre d'anecdote, notons que la kératine est une protéine présente dans la laine, les cheveux et les plumes, et qu'il existe des insectes comme les mites dont les larves sont capables de digérer la kératine *via* des enzymes protéolytiques, et de se nourrir ainsi exclusivement de ces substrats.

Parmi les sucres ingérés, on trouve fréquemment des di- ou des polysaccharides. Comme disaccharides, on rencontre souvent le saccharose et le maltose. Les enzymes impliquées pour les digérer ou les hydrolyser en glucose sont des α -glucosidases. Des β -glucosidases sont également présentes chez les insectes pour dégrader le cellobiose (issu de la dégradation de la cellulose). Les α - et β -galactosidases sont également bien représentées chez les insectes. Comme polysaccharides, la cellulose est fréquemment utilisée. Cependant, la plupart des insectes qui la dégradent se font aider par leur flore digestive ou symbiotique. Les enzymes impliquées sont des endoglucanases qui dégradent la cellulose au milieu, des exoglucanases qui en « découpent » les extrémités et enfin des β -glucosidases qui hydrolysent le cellobiose produit en bout de course.

La digestion des lipides est de loin la plus méconnue chez les insectes. Le mésentéron produit plusieurs estérases. Chez les chenilles de papillon, par exemple, les galactosyldiglycérides, les phosphatidylglycérols et les phosphatidylcholines sont hydrolysés en di- ou monoacylglycérides et acides gras libres.

L'absorption

Les produits de digestion sont ensuite absorbés principalement au travers du mésentéron, cependant l'absorption des sels minéraux et de l'eau a lieu également au travers du proctodeum (Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998; Terra *et al.*, 1996) (fig. 6-3). Cette absorption peut être passive ou active. L'absorption passive a lieu lors de l'établissement par l'organisme d'un gradient de concentrations de l'intérieur vers l'extérieur du tube digestif, la diffusion allant de la plus forte à la plus faible concentration. L'absorption active dépend d'un processus métabolique luttant contre le gradient de concentrations *via* une pompe ATPase dont, par exemple, le mouvement du potassium est couplé avec celui des acides aminés, permettant leur incorporation dans les cellules. L'eau est absorbée à la fois par le mésentéron *via* les aliments et ensuite par le rectum *via* les excréments avant leur sortie au

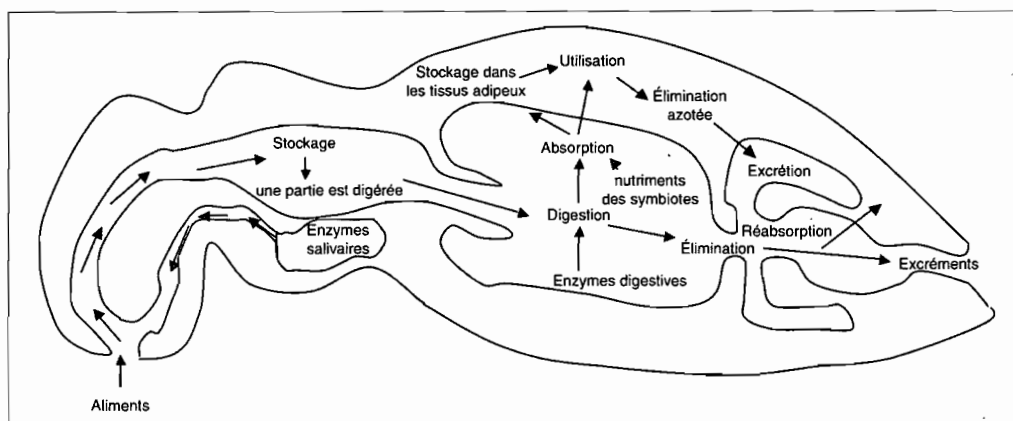


Figure 6-3 - Vue schématique du trajet des nutriments et de leurs déchets chez les insectes (d'après Daly *et al.*, 1998).

travers de l'anus. Son processus d'absorption au niveau du mésentéron dépend de l'établissement d'un gradient osmotique au travers de l'épithélium par éjection ionique dans le lumen. Inversement, au niveau du rectum, une pompe ATPase membranaire produit l'énergie nécessaire pour faire entrer les ions et les acides aminés dans les cellules, créant ainsi une augmentation de la pression osmotique et induisant en même temps l'incorporation de l'eau dans les cellules. Les nutriments quant à eux sont principalement absorbés au travers de l'épithélium du mésentéron. Les acides aminés diffusent à travers l'épithélium grâce à un gradient de concentrations. Cependant, à faibles concentrations dans le lumen, un système de transport membranaire (spécifique à chaque acide aminé) couplé à un mouvement de cations (généralement de potassium) assure l'incorporation des acides aminés dans les cellules épithéliales. Les acides aminés font également partie de l'urine excrétée par les tubes de Malpighi. Consécutivement, ils arrivent en quantités non négligeables dans le proctodeum où ils sont réabsorbés au travers de l'épithélium rectal *via* par exemple un système de co-transport sodium dépendant, comme celui connu chez les criquets.

Les sucres sont absorbés principalement sous forme de monosaccharides. Dans la plupart des cas, ils sont absorbés passivement par gradients de concentrations. Le glucose, par exemple, est si rapidement converti en tréhalose dans les tissus

adipeux entourant le tube digestif que sa concentration dans l'hémolymphe est stable. Il en est de même pour le mannose et le fructose, mais de façon plus lente.

Les lipides sont quant à eux absorbés sous forme d'acides gras et véhiculés dans l'hémolymphe par un système de lipoprotéines assez analogue à celui prévalant chez les mammifères, mais transportant phospholipides et diacylglycérides (au lieu des triglycérides chez les mammifères) jusqu'au corps gras.

Enfin, les ions inorganiques comme le sodium et le calcium sont absorbés au travers du mésentéron et du rectum.

Défenses métaboliques, les intentions cachées

La plupart des plantes renferment des substances potentiellement toxiques pour les insectes (Chapman, 1998). Lors de la prise de nourriture, l'insecte possède l'équipement métabolique pour les neutraliser ou réduire leurs effets. Certaines de ces substances solubles dans l'eau peuvent être métabolisées dans la voie métabolique primaire de l'insecte. C'est le cas de certains acides aminés non-protéiques (acides aminés ne rentrant pas dans la synthèse et la constitution des protéines). Quant aux substances plutôt lipophiles (non solubles dans l'eau), elles sont tout d'abord converties en substances solubles dans l'eau pour être ensuite excrétées ou séquestrées

(voir chapitre 19). Plusieurs systèmes enzymatiques sont impliqués dans toutes ces réactions et certains d'entre eux sont ubiquistes.

L'un des plus connus est le système monooxygénase à polysubstrats plus connu sous le nom d'oxydases à fonctions mixtes. La partie terminale de ce système implique l'intervention du cytochrome P-450, ainsi appelé car il absorbe la lumière à 450 nm lorsqu'il est lié au monoxyde de carbone. Sa fonction consiste à introduire un atome d'oxygène à la substance toxique, oxydant ainsi la molécule. Ce système est important, car il agit vis-à-vis de nombreuses molécules lipophiles et se présente sous différentes formes appelées isoenzymes à spécificités aussi variées qu'il existe de substrats. Ce système est donc capable de métaboliser une large gamme de molécules. Généralement absent lorsque l'insecte n'ingère pas de substances toxiques, il est induit par la présence de molécules indésirables. Bien que présent dans les corps gras et les tubes de Malpighi de l'insecte, il se manifeste plus activement au niveau de l'intestin moyen.

De plus, pour les insectes ingérant des alcaloïdes (comme *Manduca sexta* [Lepidoptera, Sphingidae]), les microsomes oxydases de l'intestin moyen oxydent les alcaloïdes, par exemple la nitotine en nicotine-N-oxyde par une microsome oxydase spécifique, pour être ensuite excrétés, après transport par l'hémolymphe, via les tubes de Malpighi.

L'intestin moyen comme glande endocrine, un possible grand orchestrateur

Tous les insectes possèdent certaines cellules épithéliales du mésentéron qui, pour présenter des propriétés ultra-structurales typiques de celles des cellules endocriniennes, permettent d'attribuer à l'intestin moyen une fonction endocrine (Chapman, 1998). Ces cellules sont disséminées tout le long du mésentéron sans agencement structural particulier (sous forme de glandes par exemple). Leur membrane située à l'opposé du lumen du tube digestif est en contact direct avec l'hémolymphe, évacuant

les produits de digestion par exocytose. Les cellules se présentent sous deux formes : celles qui se mettent en contact avec le lumen du tube digestif par un processus d'étirement, et celles qui ne le font pas. Elles sont appelées ouvertes ou fermées, respectivement. Pour les cellules ouvertes, il y a des microvillosités directement en contact avec le lumen et donc pouvant facilement répondre aux substances qui y circulent. Des études immunocytologiques indiquent que ces cellules produisent des peptides. On estime par exemple que 30 000 cellules endocrines sont ainsi présentes dans le tube digestif de la blatte, *Periplaneta* (Dictyoptères, Blattidés). Il est fréquent de voir que ces cellules synthétisent parfois jusqu'à 10 peptides différents. Bien que la fonction de ces peptides ne soit pas complètement élucidée, on suppose qu'ils peuvent jouer un rôle hormonal dans la digestion et l'absorption, régulant la synthèse d'enzymes et la diurèse post-alimentaire.

Intestin moyen et immunité, de l'autre côté de la barrière

Les animaux présentent deux types d'immunité : l'une dite innée, et l'autre adaptative (faisant intervenir le procédé complexe de reconnaissance adaptée à l'identification du non-soi que constitue le système antigènes-anticorps des vertébrés) (Chapman, 1998). Chez les insectes, seule l'immunité innée existe. Comme les vertébrés, les insectes peuvent être agressés par différents micro-organismes, bactéries, champignon, virus, et même par d'autres insectes comme les larves ou œufs de parasitoïdes. Dépourvus d'anticorps et de lymphocytes, ils présentent cependant un mécanisme de défense très efficace qui repose sur plusieurs types de réponses que le tube digestif, organe de première ligne de défense contre les microbes, peut déployer :

- une réponse oxydante mettant en jeu la production de diverses formes actives de l'oxygène, et qui est souvent la première défense enclenchée;
- la synthèse d'une panoplie de molécules effectrices (peptides antimicrobiens, protéases,

lectines...), qui peut également être produite par le corps gras de l'insecte;

- le plus souvent réalisée par les hémocytes, l'activation de cascades protéolytiques aboutissant à la mélanisation ou à la coagulation. L'exemple le plus connu est celui du système de la phénol-oxydase. Suite à une agression bactérienne, les peptidoglycane à la surface des bactéries entraînent l'activation de la pro-phénol-oxydase puis de la phénol-oxydase. Cette dernière est impliquée dans la voie de biosynthèse de la mélanine, aboutissant donc à la mélanisation et à l'inhibition du développement de la bactérie;

- la phagocytose ou l'encapsulation, également caractéristique des hémocytes. Ici l'exemple le plus connu est celui du processus d'encapsulation suite à la présence d'un corps étranger (larves ou œufs de parasitoïdes et nématodes). Celui-ci est entouré par de nombreux hémocytes qui au bout de quelques minutes forment plusieurs couches cellulaires. Les cellules adjacentes au corps étranger se nécrosent, et la mélanine se forme suite à l'activation du système phénol-oxydasique.

La figure 6-4 résume ce rôle crucial joué par le tube digestif dans la défense antimicrobienne (Vallet-Gely et Lemaitre, 2008).

Tube digestif et communication, les nobles fonctions de la défécation et de l'excrétion

Les produits dérivés de la digestion comme les excréments peuvent guider les ennemis naturels pour rencontrer leurs proies ou leurs hôtes, ou au contraire être utilisés par celui qui les produit pour se protéger vis-à-vis de ses prédateurs.

Chez les insectes broyeurs, comme les chenilles de papillons, il est fréquent d'observer que les parasitoïdes utilisent les odeurs émises par les excréments (comme les phénols) pour s'orienter vers les plantes infestées par l'insecte qu'ils cherchent. Cependant, dans beaucoup de cas, cette orientation est générique et n'est pas liée au statut d'hôte de l'insecte infestant la plante. C'est au contact des excréments que les parasitoïdes pourront localiser et identifier réellement leur hôte.

Chez les insectes piqueurs-suceurs et même chez les phloémophages, prenons le cas bien connu des pucerons, dont le miellat est très recherché par les fourmis, qui s'en nourrissent. Leur présence assure autour de la colonie de pucerons une sorte de garde rapprochée contre tout agresseur. Outre

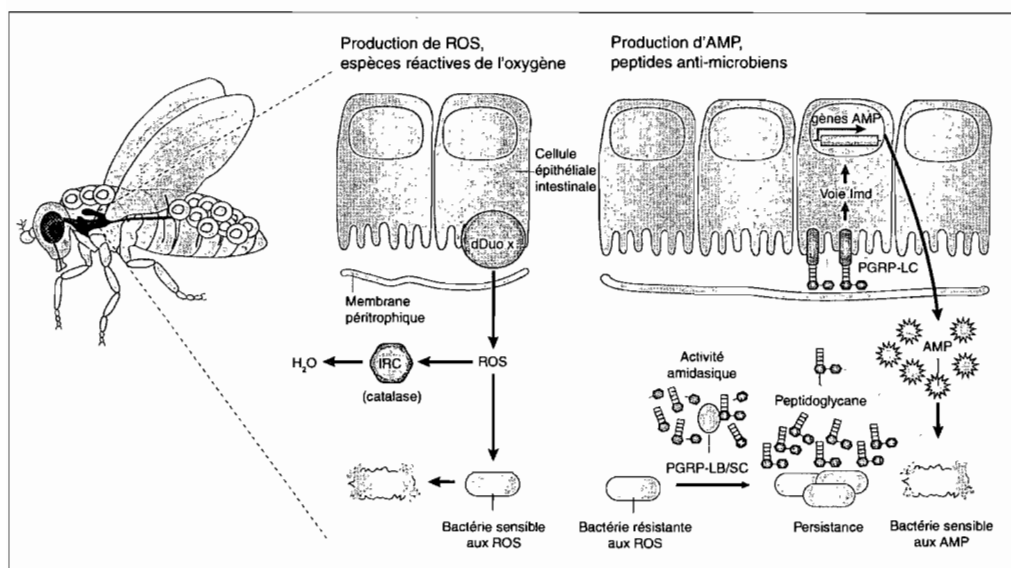


Figure 6-4 – Vue schématique de la réponse immunitaire du tube digestif chez la drosophile (d'après Vallet-Gely et Lemaitre, 2008).



Fourmis récoltant la goutte de miellat rejetée par un puceron (© B. Chaubet/Inra).

les nutriments majeurs que sont les sucres recherchés par les fourmis, ces miellats contiennent des indications quant à la nature de la plante-hôte (composés secondaires spécifiques), quant à l'état de cette plante (composés de défense volatils) ou à l'espèce de puceron : tous ces signaux peuvent être utilisés par les guêpes parasitoïdes de pucerons pour localiser et s'informer sur l'état physiologique du complexe hôte/plante hôte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Billingsley P.F. et Lehane M.J. - 1996, 'Structure and ultrastructure of the insect gut' dans Lehane, M.J. et Billingsley, P.F., *Biology of the insect midgut*, Chapman & Hall, London.
- Chapman R.F. - 1998, *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Daly H.V., Doyen J.T. et Purcell III A.H. - 1998, *Introduction to Insect Biology and Diversity*. Oxford University Press, New York.
- Dillon R.J. et Dillon V.M. - 2004, The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. *Annual Review of Entomology*, 49, 71-92.
- Tellam R.L. - 1996, 'The peritrophic matrix' dans Lehane, M.J. et Billingsley, P.F., *Biology of the insect midgut*, Chapman & Hall, London.
- Terra W.R., Ferreira C. et Baker J.E. - 1996, 'Compartmentalization of digestion' dans Lehane, M.J. et Billingsley, P.F., *Biology of the insect midgut*, Chapman & Hall, London.
- Vallet-Gely I. et Lemaitre B. - 2008, Bacterial strategies to overcome insect defences. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 302-313.

Calatayud Paul-André, Rahbé Y.

Le tube digestif des insectes.

In : Sauvion N. (ed.), Calatayud Paul-André (ed.), Thiéry D. (ed.), Marion-Pol F. (ed.). Interactions insectes-plantes.

Marseille (FRA), Versailles : IRD, Quae, 2013, p. 115-125.

ISBN 978-2-7099-1746-9, 978-2-7592-2018-2