

CHAPITRE 8

La réception sensorielle chez les insectes

Paul-André Calatayud, Frédéric Marion-Poll et Denis Thiéry

LA VISION CHEZ LES INSECTES

En 440 millions d'années d'évolution, la nature a créé autant de formes de vision que de types d'yeux, la vision de chaque espèce étant adaptée à son mode de vie. Il faut des yeux pour fuir, pour tuer et se déplacer. De par les richesses des interactions qu'entretiennent les insectes avec leur environnement, leurs organes sensoriels sont très complexes, et c'est particulièrement vrai pour ceux liés à la vision.

La lumière est perçue par différents types de récepteurs. Dans la plupart des cas, ces récepteurs sont regroupés en organe sur la tête pour constituer une rétine recouverte d'une lentille chitineuse transparente, la cornée. Les insectes possèdent deux types d'organes visuels, simples ou composés (Bernays et Chapman, 1994; Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998; Dethier, 1963). Certaines espèces possèdent simplement des récepteurs épidermiques et, dans d'autres cas, la lumière a un effet direct sur les cellules du cerveau (Chapman, 1998).

Les yeux simples

Les yeux simples se composent d'une simple cornée arrondie et de plusieurs cellules photosensibles en dessous. Il existe deux types d'yeux simples :

- des ocelles dorsaux présents chez la plupart des insectes adultes, localisés au sommet de la tête, généralement au nombre de deux à trois,

sont innervés directement au protocérébron et souvent simultanément présents avec les yeux composés (fig. 8-1). Les larves d'insectes hémimétaboles ne possèdent en revanche que des ocelles ;

- des stemmates ou ocelles latéraux, localisés latéralement, sont innervés par un nerf optique et remplacent le plus souvent les yeux composés des larves d'insectes holométaboles.

Les yeux simples permettent de capter les variations d'intensité lumineuse mais ne conduisent pas à la formation d'image. Ils sont sensibles aux changements d'intensité lumineuse (alternance lumière et obscurité), rendant ainsi l'insecte

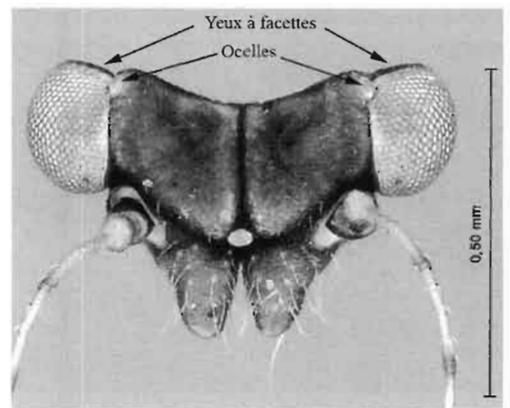


Figure 8-1 - Vue d'une tête de psylle, *Cacopsylla pulchra* (Hemiptera, Psyllinae) montrant le positionnement des ocelles latéraux et des yeux à facettes (© N. Sauvion/Inra).

capable de situer l'emplacement et le mouvement d'un objet. Ils permettent aussi de se diriger par rapport au soleil et, chez les insectes volants, de stabiliser leur ligne de vol par rapport à l'horizon (comme chez les abeilles, par exemple). Dans certains cas, les stemmates font office d'organes de vision au même titre que les yeux d'araignées et leurs lentilles peuvent former une image sur le rhabdomère.

Les yeux composés

Les yeux composés (ou yeux à facettes) regroupent un très grand nombre d'unités photoréceptrices appelées ommatidies, disposées en mosaïque (fig. 8-2). Leur nombre peut varier de 8, voire moins pour les Collembolés, à 4 500 à 7 500 environ chez l'abeille, jusqu'à 28 000 pour les Odonates (ou les libellules) adultes. Les yeux

vont ainsi permettre à partir des informations transmises par chaque ommatidie de reconstituer une image. Par ce dispositif, les insectes possèdent un champ de vision très étendu, ne donnant pas cependant une image précise de leur environnement (Giger et Srinivasan, 1997; von Frisch, 1972). Les yeux à facettes peuvent transmettre au système nerveux de l'insecte jusqu'à 100 images par seconde. Comparé à l'œil humain qui ne transmet qu'environ 20 images par seconde, cela en fait un dispositif très efficace pour détecter des objets en mouvements rapides, surtout lorsque l'insecte vole à une vitesse de 7 mètres par seconde, comme l'abeille. Les pigments visuels ou rhodopsines présents dans le rhabdomère sont sensibles aux longueurs d'ondes comprises entre 300 et 600 nm, ce qui rend les yeux à facettes sensibles aux ultraviolets (de 340

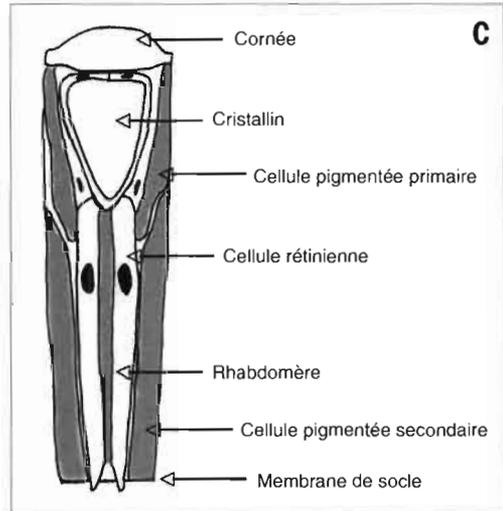
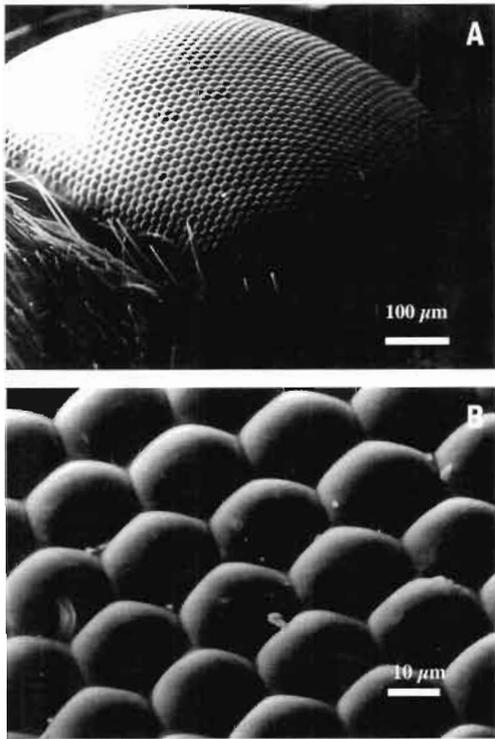


Figure 8-2 - A : vue d'un œil à facettes d'un mâle de papillon de ver à soie (*Bombyx mori*, Lepidoptera, Bombycidae) en microscopie électronique à balayage (© M. Chimtawi).
 B : vue agrandie montrant les ommatidies qui le constituent (© M. Chimtawi).
 C : vue schématique d'une ommatidie.

La lentille frontale recouverte de chitine correspond à la cornée. Le cône cristallin transparent réfracte la lumière. Les cellules rétinienne reçoivent la lumière, elles sont de véritables récepteurs photographiques. Les cellules pigmentées agissent de façon que seuls les rayons lumineux parallèles à l'axe de l'ommatidie atteignent les photorécepteurs du bâtonnet rétinien (le rhabdomère) et déclenchent l'impulsion nerveuse. Les rayons lumineux obliques sont absorbés par la paroi noire des cellules pigmentées.

à 360 nm), au violet et au bleu (de 420 à 460 nm), au bleu vert (de 490 à 550 nm) et au rouge (de 585 à 610 nm). Cependant tous les insectes ne perçoivent pas le rouge. Ainsi, l'abeille et les papillons de nuit par exemple (comme ceux du genre *Spodoptera* sp. [Lepidoptera, Noctuidae] selon Langer *et al.* [1979]) ne le voient pas (Giger et Srinivasan, 1997; von Frisch, 1972) (fig. 8-3).

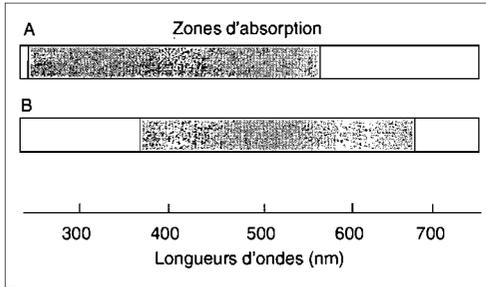


Figure 8-3 – A : zone d'absorption des capteurs de l'œil d'abeille; B : zone d'absorption des cônes de l'œil humain.

Autres récepteurs visuels

Chez certaines espèces d'insectes, comme les larves du genre *Tenebrio* (Coleoptera, Tenebrionidae), la sensibilité à la lumière, malgré l'absence de récepteurs visuels connus, indique la présence de cellules épidermiques sensibles qui réagissent à la lumière. Plusieurs familles de papillon sont également connues pour posséder des photo-récepteurs sur les génitalia des deux sexes (comme les papillons du genre *Papilio* [Lepidoptera, Papilionidae]).

Dans certains cas, la lumière influence directement l'activité cérébrale sans passer par des organes visuels. Cette situation est fréquemment observée chez les insectes dont les rythmes diurnes changent en fonction des saisons. Ainsi, chez certaines espèces, la durée du jour, régulant la diapause ou le polyphénisme, est estimée directement par le cerveau (Chapman, 1998).

Influence des caractéristiques visuelles des plantes sur les insectes

Les trois caractéristiques visuelles des plantes qui influencent le comportement de sélection de

l'hôte chez les insectes sont : la qualité spectrale (les couleurs), les dimensions (la taille) et l'allure (la forme) (Papaj et Prokopy, 1989; Prokopy et Owens, 1983; Schoonhoven *et al.*, 1998).

La réponse des papillons de jour aux couleurs a été largement étudiée. Il a été montré, par exemple pour les Piérides du chou, *Pieris brassicae* et *P. rapae* (Lepidoptera, Pieridae), qu'ils changeaient leurs préférences de couleur, du vert des tiges à celles des fleurs, pour atterrir sur une plante en fonction de leurs motivations à pondre ou à se nourrir du nectar floral. Chez certains Papilionidés, comme *Battus philenor* (Lepidoptera, Papilionidae), la forme des feuilles est déterminante dans le choix de sélection de la plante-hôte. Quant aux larves de papillon ou chenilles, elles sont capables, malgré la présence d'ocelles uniquement, de distinguer la silhouette des plantes, leurs couleurs et leurs formes.

Les mouches des fruits de la famille des Téphritidés repèrent leurs fruits dans leur environnement en fonction de différentes caractéristiques visuelles comme la silhouette de l'arbre; puis, lorsqu'elles se rapprochent, la différence de qualité spectrale et de réfraction lumineuse entre le feuillage et les fruits les guide vers leurs cibles; enfin, à près d'un mètre de distance, la taille et la forme des fruits déterminent leurs choix finaux.

Chez les formes ailées de pucerons, comme chez *Brevicoryne brassicae* et *Myzus persicae* (Sternorrhyncha, Aphididae), la couleur influence de façon prioritaire le choix de la feuille sur laquelle ils vont atterrir, indépendamment du statut taxonomique de la plante. En revanche, chez le puceron *Hyalopterus pruni* (Sternorrhyncha, Aphididae), la discrimination entre deux espèces végétales se fait en fonction de la couleur et de l'intensité de réfraction. L'association de la couleur à l'intensité de réfraction lumineuse est un facteur visuel déterminant chez les pucerons mais aussi d'autres familles d'insectes pour évaluer la qualité de l'organe végétal (sain ou riche en nutriments) sur lequel ils vont se nourrir.

LA COMMUNICATION SONORE CHEZ LES INSECTES

Les insectes furent les premiers du règne animal à utiliser des signaux acoustiques pour communiquer. Le mode de transmission de ces signaux est aérien, et ces sons sont souvent audibles par l'homme. Ce mode de transmission peut également s'établir, pour les insectes de petite taille, au travers des substrats où ils vivent, s'alimentent et se reproduisent. Dans ce dernier cas, les sons sont souvent beaucoup moins audibles, parfois pas du tout, car ils se propagent au travers du sol, du sable, des feuilles et des tiges de plantes et même au travers d'un plan d'eau. Beaucoup d'espèces d'insectes possèdent des appareils émetteurs de signaux acoustiques et de récepteurs *ad hoc*. La signification de ces signaux est avant tout sexuelle, les mâles attirant les femelles, mais dans certains cas, comme chez les Isoptères et certains papillons de nuit, ils peuvent servir de système d'alarme en cas d'agression de la colonie ou de présence de prédateurs. Ils peuvent également servir à défendre un territoire, comme chez les criquets et les mâles d'un papillon de nuit du genre *Hecatesia* (Lepidoptera, Agaristidae), ou tout simplement à communiquer entre les individus d'une même colonie chez des insectes sociaux comme les abeilles. Il existe une grande diversité de moyens pour produire ces signaux ou ces sons (Chapman, 1998; Ewing, 1989; Hoy et Robert, 1996; Michelsen et Larsen, 1985). La détection des sons par les insectes est décrite plus loin dans ce chapitre.

La friction

La friction est réalisée par le frottement de régions spécialisées du corps de l'insecte placées sur les élytres, le thorax, l'abdomen ou les pattes. Le frottement des deux élytres constitue un appareil de type élytro-élytral. C'est le cas des sauteuses (Orthoptera, Ensiferae) et des grillons (Orthoptera, Gryllidae). Chez le charançon de la tige du colza (Coleoptera, Curculionidae), le son est produit par le frottement des élytres sur une protubérance de l'abdomen servant de «grattoir».

Chez d'autres espèces comme les Orthoptères de la famille des Acridiens, les fémurs pourvus de denticulations frottent sur les élytres. C'est également le cas des Géotrupes (Coleoptera, Geotrupidae).

Chez les Coléoptères comme les capricornes (Coleoptera, Cerambycidae), la friction a lieu par frottement du prothorax et du mésothorax. Chez d'autres espèces de Coléoptères comme les Chrysomélidés, l'abdomen frotte le bord postérieur des élytres. De nombreuses espèces de fourmis (Hymenoptera, Formicidae) produisent des sons par frottement de deux segments contigus de l'abdomen.

La plupart des sons produits par friction sont audibles par l'homme. Les exemples les plus connus sont les Gryllidés, qui émettent une fréquence sonore approximativement de 5 à 10 kHz, les Acrididés (7 à 70 kHz) et enfin les Tettigonioidés (10 à 100 kHz) (Chapman, 1998).

Cependant, souvent, les sons ne sont pas audibles par l'homme. C'est le cas, par exemple, des sons émis par certains Lépidoptères du genre *Urania* (Lepidoptera, Uraniidae), qui possèdent un peigne d'écaillés aiguisées le long du fémur capable de frotter l'extrémité de la patte pour produire un son d'une fréquence de 25-30 kHz (fréquence située à la limite supérieure audible par l'homme, qui est estimée à environ 20 kHz).

La déformation

Contrairement aux appareils de friction, qui sont toujours placés en surface et ne correspondent pas *sensu stricto* à un organe générateur de son, certains insectes possèdent de véritables organes émetteurs de sons qui reposent sur la déformation d'une structure rigide (Claridge, 1985). C'est le cas bien connu des cigales (Hemiptera, Cicadidae). Chez les cigales, le générateur de sons, qui n'existe que chez les mâles, est une paire de timbales situées en position dorso-latérale de part et d'autre du premier segment abdominal. La face interne de chaque timbale est actionnée par un muscle puissant en liaison avec une saillie interne de l'abdomen. Il existe aussi un petit muscle tenseur capable de modifier la convexité

de la timbale. Le reste de l'abdomen est occupé par une vaste poche d'air jouant un rôle de résonateur. Chez d'autres Hémiptères de plus petite taille comme les Cicadellidés, les Delphacidés et Cercopidés, les sons générés également par une paire de timbales sont transmis au travers d'un substrat, le plus souvent une tige ou feuilles de plantes (Claridge, 1985; Ichikawa, 1974; Ichikawa, 1976). Les Lépidoptères possèdent également des organes tympaniques métathoraciques qui peuvent avoir une position alaire chez les Nymphalidés, abdominale chez les Géométridés et thoracique chez les Noctuelles. En général, cet organe leur permet de détecter les ultrasons des chauves-souris pour leur échapper (Surlykke *et al.*, 2003). Dans d'autres cas, comme les Pyralidés du genre *Galleria* ou *Symmoracma* (Lepidoptera, Pyralidae), les adultes possèdent une paire de timbales émettrice de sons.

Les sons produits par déformation par les Cicadidés sont audibles par l'homme, car ils émettent à une fréquence approximative de 1 à 10 kHz. Ceux émis par les Lépidoptères en revanche, à une fréquence de 50 à 100 kHz (Chapman, 1998), ne le sont pas.

La circulation d'air

La production du son a lieu au passage de l'air au travers d'un orifice (la trompe), système analogue à celui de la trompette (le sphinx tête-de-mort, *Arechontia atropos* [Lepidoptera, Sphingidae], par exemple). Le son produit une fréquence de l'ordre de 7 à 14 kHz. Il en est de même pour les Blattidés du genre *Gromphadorhina* (Blattaria, Blaberidae), capables d'émettre des sons de 10 à 40 kHz en expulsant l'air *via* l'élargissement du quatrième spiracle abdominal.

La percussion

Le son provient du simple fait que deux régions du corps se heurtent bruyamment ou qu'une partie du corps frappe sur un substrat ou support. Cette production sonore, au même titre que celle produite par des organes plus spécialisés, constitue un mode de communication intraspécifique. C'est le cas des soldats termites (Isoptera, Rhinotermitidae), lorsque la termitière

est menacée. Chez certaines espèces tropicales, le bruit produit par des milliers d'individus est parfois audible à plusieurs mètres. Ce type de communication sonore existe aussi chez certains Orthoptères, comme les mâles de sauterelle du genre *Oedipoda* qui percutent le sol avec leur tibia postérieur beaucoup plus fréquemment que les femelles, à raison de 12 fois par seconde.

La vibration des ailes

Chez les moustiques (Diptera, Culicidae), le nombre de battements des ailes par seconde correspond à un chant d'appel sexuel des femelles, qui émettent à une fréquence entre 200 et 500 Hz. Ce moyen de communication entre individus d'une même espèce est également utilisé par certaines espèces d'Orthoptères (par exemple celles du genre *Schistocerca* [Orthoptera, Acrididae]). Le son est en général complexe et oscille entre 25 et 6 400 Hz. Certains Lépidoptères produisent un battement d'ailes oscillant à 20 Hz, complètement inaudible par l'homme (la limite inférieure audible par l'homme est d'environ 100 Hz). Les abeilles également utilisent leurs muscles alaires pour faire vibrer leurs ailes comme moyen de communication. Les ouvrières revenant du champ réalisent une danse qui met en jeu le battement des ailes. Les fréquences engendrées par ces battements, allant de 250 à 300 Hz, permettent aux ouvrières un échange d'informations.

LA MÉCANORÉCEPTION

Description des sensilles mécanoréceptrices

La mécanoréception correspond à la perception des signaux informationnels impliquant une énergie mécanique, thermique ou hygrométrique. Ces stimuli sont divers : ils font appel au toucher, au mouvement, à la gravité, au vent, à la vibration des ailes, la pression de l'air ou de l'eau, à la température, au son... Les insectes sont dotés de structures spécialisées, les sensilles, capables de détecter ces stimuli. Chaque sensille contient un ou plusieurs neurones dont la partie sensitive (la dendrite), innervant la lumière sensillaire, est reliée à l'appareil cuticulaire de la sensille.

Toutes les sensilles externes sont appelées extérocepteurs. C'est le cas, par exemple, de celles qui répondent aux facteurs de l'environnement (humidité et température). Celles situées dans les parties internes de l'insecte sont appelées propriocepteurs. Elles participent souvent au contrôle de la posture de l'insecte.

On distingue quatre types de mécanorécepteurs (Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998) :

- les sensilles trichoïdes (*sensilla trichoidea*) (Zacharuk, 1985). Elles sont souvent longues, fines avec une extrémité pointue et ne sont pas poreuses (fig. 8-4A). Elles ont une membrane articulaire entre la soie et la cuticule environnante. Elles sont distribuées sur presque tout le corps de l'insecte mais concentrées plutôt vers les pattes, les antennes, les pièces buccales et les organes génitaux ou de ponte. Elles sont le plus souvent impliquées dans le toucher, mais également dans la perception du vent ou des mouvements de l'air, et dans le contrôle du positionnement des points de jonction des organes (les pattes par exemple) avec le reste du corps. Elles sont parfois regroupées à proximité des articulations, pour former des touffes, et servent ainsi à la proprioception (fig. 8-4B);

- les sensilles campaniformes (*sensilla campaniforma*), en forme de cloches renversées (Zacharuk, 1985). Elles apparaissent communément sous forme d'un petit dôme à la surface de la cuticule, généralement entourées d'un épaissement circulaire ou ovale et recouvertes d'une ou plusieurs couches de cuticule fibreuse et parfois spongieuse (fig. 8-5). Elles sont situées dans des endroits où la cuticule subit fréquemment un stress. On les trouve par exemple à la jonction des articulations entre les pattes et le corps de l'insecte, ainsi qu'à la base des haltères de Diptères. Elles seraient impliquées dans l'orientation du vol. En effet, les haltères en vibrant tendent à maintenir leur plan de vibration, et si le corps de l'insecte tourne ou change de direction en vol, une force de torsion se développe, créant un plissement de l'exosquelette qui résulte en un stimulus. Un signal nerveux est alors produit et il est transmis vers le système nerveux central (Gnatzy *et al.*, 1987);

- les organes chordotonaux ou scolopophores, qui sont complètement internes (non visibles extérieurement) et constitués de plusieurs unités, appelées scolopidies (Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998). Chaque scolopodie est composée de trois cellules : un neurone bipolaire, une cellule coiffe et une cellule enveloppe. Le neurone, fusiforme, contient à son extrémité dendritique une vacuole réfringente surmontée d'un bouton terminal

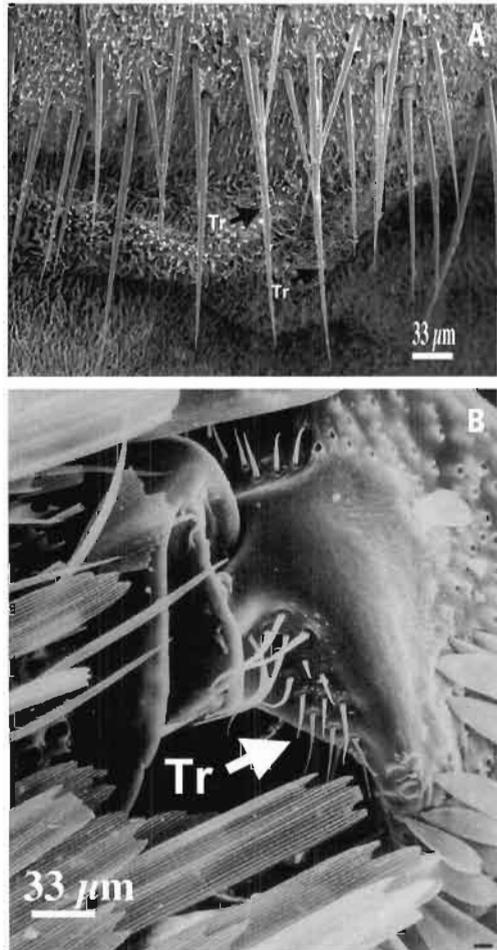


Figure 8-4 – A : vue dorsale en microscopie électronique à balayage de l'extrémité de l'abdomen au-dessus de l'ovipositeur d'une femelle de *Busseola fusca* (Lepidoptera, Noctuidae) (© G. Mascarell); B : entre le trochanter et le fémur chez une femelle de pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*, Lepidoptera, Pyralidae) (© F. Marion-Poll), montrant les nombreux mécanorécepteurs trichoïdes (Tr). La barre horizontale représente 33 µm.

aux parois épaisses et en contact à sa base avec une cellule coiffe. Cet ensemble est surmonté d'une troisième cellule, la cellule enveloppe. Ces organes sont situés dans différentes parties du corps de l'insecte selon les espèces. Ainsi, une telle structure, présente sur la partie proximale du tibia, constitue l'organe subgénéral chez de nombreux insectes comme les criquets, les acridiens, les abeilles, et chez certains parasitoïdes. Cet organe est impliqué dans la détection des vibrations du substrat sur lequel l'insecte repose. Lorsqu'il est présent à la base de l'antenne (entre le pédicelle et le flagellum), il constitue l'organe de Johnston (encadré 8-1), impliqué dans le contrôle du mouvement de l'antenne (McIver, 1985). Cet organe peut aussi contribuer à l'orientation de l'insecte par rapport à la gravité. Enfin, lorsque cette structure est située sur le tympan de l'insecte ou si elle y est associée, elle constitue l'organe tympanique, impliqué dans la perception des sons (Yack, 2004). Cet organe a été particulièrement étudié chez les criquets, qui sont capables de déterminer la direction d'où est émis un son en comparant les informations reçues dans les deux pattes grâce à des neurones détecteurs de coïncidence (Nabatiyan *et al.*, 2003);

– les récepteurs d'étirement, associés aux tissus connectifs ou aux muscles, sont sensibles aux tensions exercées par ce genre de tissus, parti-

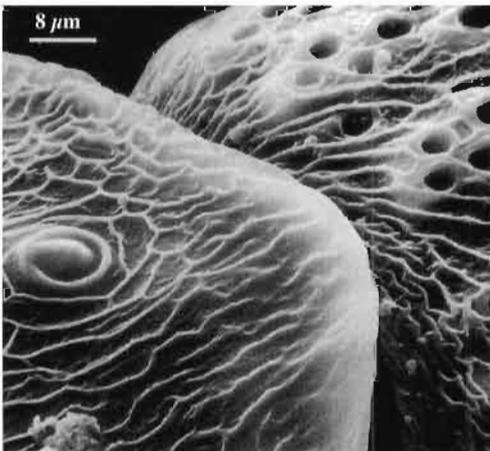


Figure 8-5 – Sensille campaniforme présente à l'articulation entre les tarse 2 et 3 sur une patte de pyrale du maïs (barre d'échelle = 8 μm) (© F. Marion-Poll).

Encadré 8-1 – L'organe de Johnston

C'est en 1989 que Wolfgang Kirchner et William Towne découvrent « l'oreille de l'abeille » : l'organe de Johnston. Cet organe chordonotal est également présent chez les Diptères (mouches, moustiques). Il traduit les mécanismes vibratoires (par exemple 250-300 Hz pour la danse frétilante de l'abeille) en potentiels d'action au niveau des neurones qui génèrent, via le cerveau et plus particulièrement les ganglions sub-oesophagiens, le contrôle du vol des insectes en leur permettant d'évaluer leur vitesse relative dans l'air. Chez le moustique, il sert d'organe auditif, permettant aux mâles d'identifier et de localiser la femelle par le bruit qu'elle fait en volant.

culièrement au niveau de l'abdomen. Ils sont impliqués dans la détection des mouvements des membres, des segments et des viscères. Ils se distinguent des autres mécanorécepteurs en ceci qu'ils ne sont pas associés à la cuticule et possèdent généralement des dendrites ramifiées.

Fonctionnement des sensilles mécanoréceptrices

La distorsion mécanique des soies (par courbure des sensilles trichoïdes par exemple) ou la compression des sensilles campaniformes entraîne une déformation mécanique de la dendrite elle-même. Cela se traduit par une production de potentiels d'action (par dépolarisation membranaire de la dendrite) transmis au système nerveux central. Dans certains cas, ces potentiels sont produits pendant ou juste après la déformation de la dendrite pour ensuite disparaître même si la soie reste déformée. On parle alors d'une réponse phasique. Dans d'autres cas, ces potentiels d'action sont produits continuellement tant que la soie reste déformée. On parle alors d'une réponse phasique/tonique. Cette production de potentiel d'actions dépend du type de sensille : les sensilles trichoïdes génèrent souvent une réponse phasique, les sensilles proprioceptrices plutôt une réponse phasique tonique.

LA CHIMIORÉCEPTION

Description des sensilles chimioréceptrices

Les sensilles chimioréceptrices (olfactives et gustatives) ont pour fonction de détecter la présence de composés chimiques en suspension dans l'air ou dans un liquide. Pour ce faire, les molécules doivent pénétrer à l'intérieur de la sensille et accéder aux membranes nerveuses. Elles se distinguent des mécanorécepteurs par la présence de pores au travers de la paroi. Les sensilles olfactives possèdent de nombreux pores disséminés sur la surface de la soie, et les gustatives ne possèdent qu'un pore apical ou une couronne de pores (fig. 8-6). Une sensille gustative contient généralement 4 à 5 neurones chimiorécepteurs et 1 neurone mécanorécepteur. Une sensille olfactive peut comprendre jusqu'à

130 cellules nerveuses chez *Camponotus japonicus* (Hymenoptera, Formicidae) (Nakanishi *et al.*, 2010), alors que chez les Lépidoptères hétérocères elle contient le plus souvent 1 à 4 chimiorécepteurs. Dans les deux cas, les dendrites des neurones chimiorécepteurs s'insèrent dans le corps de la soie jusqu'à son extrémité. Des protéines réceptrices associées à la membrane des dendrites réagissent à des molécules spécifiques de l'air ou d'un liquide et induisent une impulsion nerveuse. Ces impulsions sont ensuite transmises vers le système nerveux central pour les sensilles olfactives et, pour les sensilles gustatives, vers de nombreux centres nerveux différents en fonction de la position de l'organe : les porte-ganglions sous-œsophagiens pour la tête, les ganglions thoraciques et abdominaux pour les pattes et l'ovipositeur (Mitchell *et al.*, 1999; Stocker, 1994).

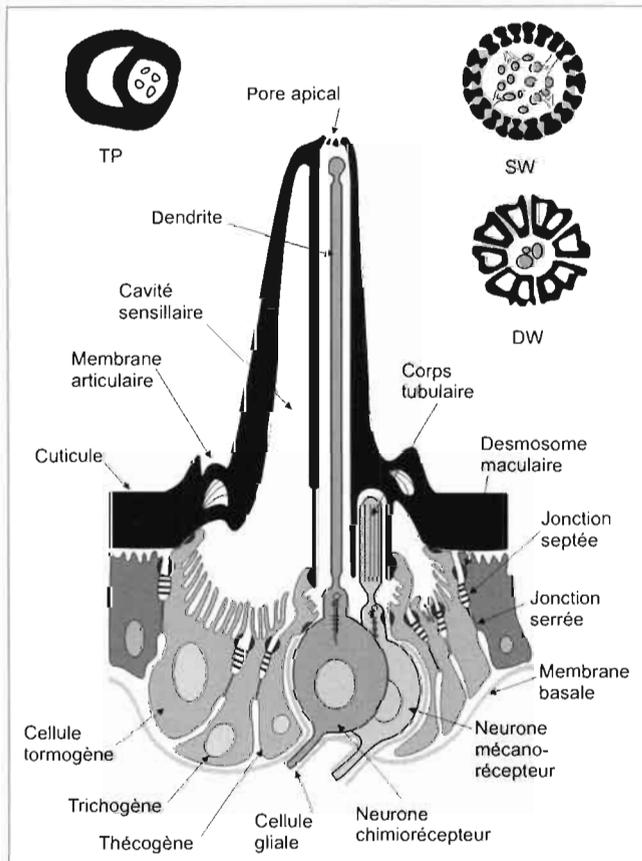


Figure 8-6 – Schéma d'organisation des sensilles cuticulaires chimioréceptrices chez les insectes (F. Marion-Poll, d'après Hansen, 1978).

Le schéma central représente une coupe longitudinale de sensille gustative typique. Celle-ci est composée de plusieurs éléments cellulaires : des cellules épithéliales accessoires (cellule trichogène, thécogène et tormogène) et des cellules nerveuses bipolaires (neurones gustatifs et mécanorécepteurs). Les cellules accessoires ont pour fonction de mettre en place l'appareil cuticulaire (la soie, la membrane articulaire et la gaine interne) puis elles se modifient en cellules sécrétrices, responsables de la composition de la lymphe sensillaire qui établit un milieu aqueux tampon entre le milieu extérieur et les neurones sensoriels. De part et d'autre de ce schéma sont représentées des coupes transversales de sensilles, respectivement gustatives (TP = « terminal pore ») à gauche et olfactives (SW = « single wall sensilla », DW = « double wall sensilla ») à droite. Les sensilles olfactives ont exactement la même organisation que les sensilles gustatives et ne s'en distinguent que par la présence de pores sur toute la surface de la soie externe, contrairement aux sensilles gustatives qui n'ont qu'un pore terminal ou une couronne de pores.

La nomenclature la plus ancienne répertorie quatre types principaux de sensilles chimioréceptrices : les trichoïdes, les basiconiques, les coeloconiques et les placoïdes (Chapman, 1998; Daly *et al.*, 1998); voir aussi chapitre 23 de la partie 4).

Les sensilles trichoïdes (fig.8-7A) (Zacharuk, 1985), se rencontrent souvent sur les organes de l'insecte, antennes, pattes et organe de ponte. Si elles possèdent des pores disséminés à la surface, elles sont olfactives (par exemple les récepteurs de phéromones sexuelles), si elles ont un pore terminal, elles sont gustatives. Si elles possèdent une membrane articulaire basale, elles sont probablement également mécanoréceptrices.

Quand elles sont gustatives, on les dénomme le plus souvent chaétiques (*sensilla chaetica*), car elles présentent dans ce cas une extrémité plus arrondie due à leur unique pore terminal.

Les sensilles basiconiques, en forme de cône, sont plus courtes et sont plutôt impliquées dans l'olfaction (Zacharuk, 1985). On les rencontre le plus souvent sur les antennes (fig. 8-7B). Cependant, elles peuvent être présentes sur les pièces buccales et sur d'autres parties du corps de l'insecte.

Les sensilles coeloconiques présentent une petite sensille multiporeuse au centre d'une invagination circulaire de la cuticule (Zacharuk, 1985); fig. 8-7C). Elles sont impliquées dans l'olfaction. On les trouve le plus souvent sur les antennes.

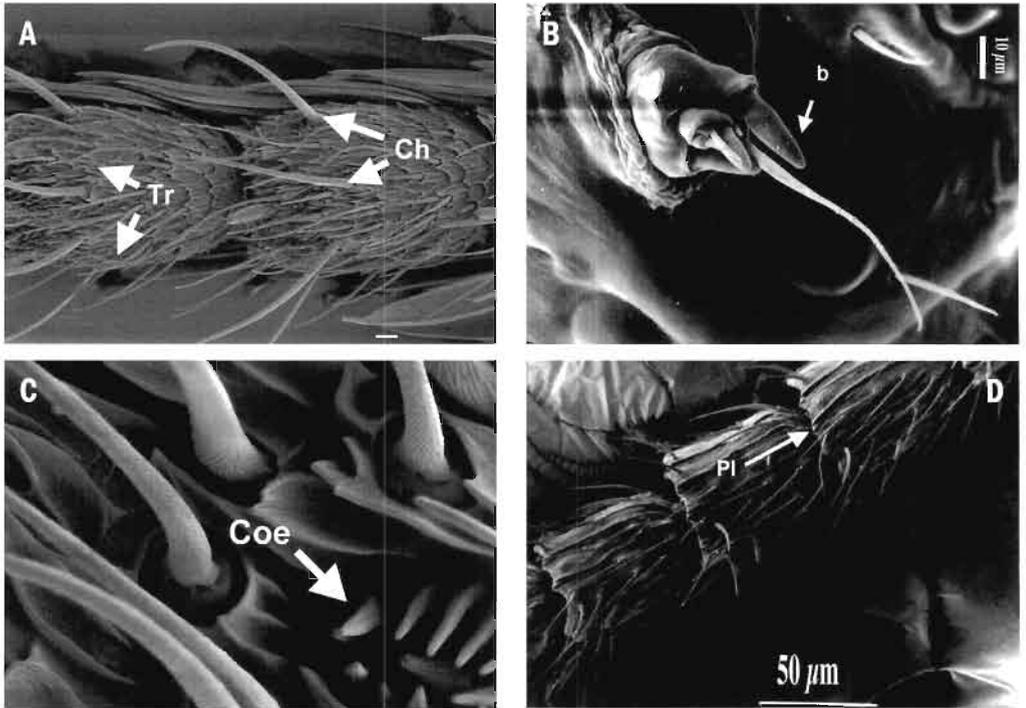


Figure 8-7 – Vues en microscopie électronique à balayage :

A : de la face ventrale d'une antenne de femelle de *B. fusca* (segments proches de l'extrémité montrant les sensilles trichoïdes [Tr] et chaétiques [Ch]) (© G. Mascarell);

B : de l'antenne d'une larve de premier stade de *B. fusca* montrant les sensilles basiconiques (© M. Chimtawi);

C : de sensilles coeloconiques (Coe) sur l'antenne de femelle de *B. fusca* (© G. Mascarell);

D : de sensilles placoïdes (Pl) sur la face ventrale d'une antenne de femelle de *Cotesia flavipes* (Hymenoptera, Braconidae) (© M. Chimtawi).

(barre d'échelle = 10 μm pour A et B, 1 μm pour C et 50 μm pour D).

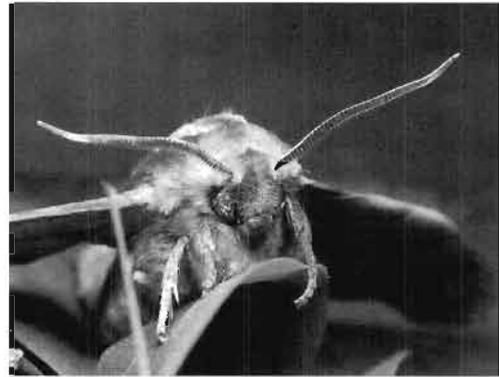
Les sensilles placoides (*sensilla placodea*) ont une forme de plaques plus ou moins invaginées et plus ou moins ovales. Elles sont multiporeuses et impliquées dans l'olfaction (Kaissling et Renner, 1968); fig. 8-7D). On les rencontre sur les antennes de Coléoptères, d'Hyménoptères, de certains Hémiptères comme les pucerons, de certains Thysanoptères comme les thrips, mais elles semblent absentes chez les Lépidoptères.

Fonctionnement des sensilles olfactives

Reconnaissance membranaire

Les chimiorécepteurs olfactifs sont principalement rencontrés chez les insectes sur les antennes. On trouve également des sensilles olfactives en plus petit nombre sur les pièces buccales (Orthoptères par exemple), sur les palpes maxillaires (Diptères évolués, larves de Lépidoptères) et parfois en petit nombre sur l'ovipositeur (ou organe de ponte). Ils sont impliqués dans la localisation à distance de la nourriture, des sites de ponte et du partenaire sexuel (antennes) et dans l'analyse des odeurs du substrat alimentaire ou de ponte (pièces buccales, ovipositeur). La plupart des odeurs étant plutôt lipophiles (solubles dans les lipides), elles seraient facilement adsorbées par les lipides épicuticulaires des sensilles et diffuseraient vers les neurones olfactifs par de minuscules pores répartis sur toute la surface des sensilles (fig. 8-6). Comme le milieu qui entoure les dendrites des neurones olfactifs est aqueux, elles se lieraient à des protéines spécifiques solubles dans l'eau et présentes en grande quantité dans la lymphe de la sensille, protéines liant des odeurs (*Odorant Binding Proteins*, OBP en anglais), analogues fonctionnellement à des lipocalines (protéines qui transportent les ligands hydrophobes chez les vertébrés et les invertébrés). Ces protéines changeraient de conformation à proximité de la membrane nerveuse pour délivrer leur ligand. Les OBP exprimées spécifiquement dans les sensilles répondant aux phéromones sexuelles chez les Lépidoptères sont qualifiées de *Pheromone Binding Proteins* (PBP), tandis que celles qui sont exprimées dans les sensilles

détectant des odeurs de plantes sont qualifiées de *General Odorant Binding Proteins* (GOBP). Ces protéines sont sécrétées par les cellules accessoires de chaque sensille et constituent l'espèce chimique présente à la plus forte concentration dans la lymphe de la sensille. Les membranes dendritiques des neurones olfactifs portent des récepteurs olfactifs maintenant bien décrits chez la drosophile et quelques espèces d'insectes (*Bombyx mori* [Lepidoptera, Bombycidae], *Apis mellifera* [Hymenoptera, Apidae], *Tribolium* [Coleoptera, Tenebrionidae], moustiques...).



Antennes d'un papillon Sphingidae (Lepidoptera) (© Th. Colin).

Transduction

Une des caractéristiques des chimiorécepteurs est de traduire un signal chimique véhiculé par les protéines sensillaires en signal électrique par dépolarisation membranaire des dendrites.

Les récepteurs olfactifs sont des protéines à sept domaines transmembranaires qui formeraient des dimères entre un récepteur olfactif responsable de la spécificité de liaison avec un ligand et un récepteur olfactif partenaire, qui engendrerait avec le précédent un canal ionique et/ou permettrait une interaction avec des protéines G. Ces événements initiaux de la transduction sont amplifiés par différentes cascades de transduction provoquant *in fine* la génération de potentiels d'action transmis jusqu'aux lobes antennaires. La réponse est de type phasique/tonique et perdure pendant une courte période après la suppression du stimulus.

Spécificité des chimiorécepteurs

Les neurones olfactifs varient dans leur spécificité de réponse vis-à-vis des molécules chimiques. La plupart des récepteurs aux phéromones sont hautement spécifiques : ils répondent très fortement à un seul, voire deux composés. D'autres neurones sont généralistes et sont équipés de récepteurs moins spécifiques, répondant à une variété de composés chimiquement proches, comme les odeurs vertes de plantes. C'est le cas de nombreux insectes phytophages, dont les neurones sont sensibles aux volatils de plantes à 6 atomes de carbone comme l'acide hexanoïque, mais pas aux autres types de composés.

La sensibilité de l'insecte aux odeurs va dépendre de l'arrangement et du nombre des sensilles olfactives. Si l'antenne est équipée d'un grand nombre de sensilles olfactives comportant un appareil cuticulaire étendu, l'organe ainsi constitué augmente la probabilité de capture des molécules d'odeur et permet d'explorer un volume d'air plus grand, et donc de détecter des composés à faible concentration dans l'environnement. Par exemple, chez beaucoup d'espèces

de Lépidoptères, la femelle attire le mâle en émettant des phéromones qui sont détectées par des mâles possédant souvent de longues antennes, très riches en sensilles allongées sensibles aux phéromones disposées sur des antennes pectinées. Cette disposition permet aux mâles de bénéficier d'un organe olfactif comportant de nombreuses sensilles agissant comme un véritable filet à odeurs (fig. 8-8). Il est généralement admis que la concentration en phéromones est plus faible que celle des odeurs de plantes, ce qui permet d'expliquer, dans certains cas, pourquoi les femelles possèdent un moins grand nombre de sensilles olfactives que les mâles pour localiser leur plante hôte pour la nourriture et la ponte. Les insectes comme certains Hyménoptères (les parasitoïdes grégaires par exemple) qui vivent dans des environnements confinés où les composés volatils sont présents à des concentrations élevées sont équipés de sensilles dont l'appareil cuticulaire est réduit comme dans les sensilles placoides, et qui comportent un plus grand nombre de neurones olfactifs (35 à 60 au lieu de 2-3 chez les Lépidoptères).

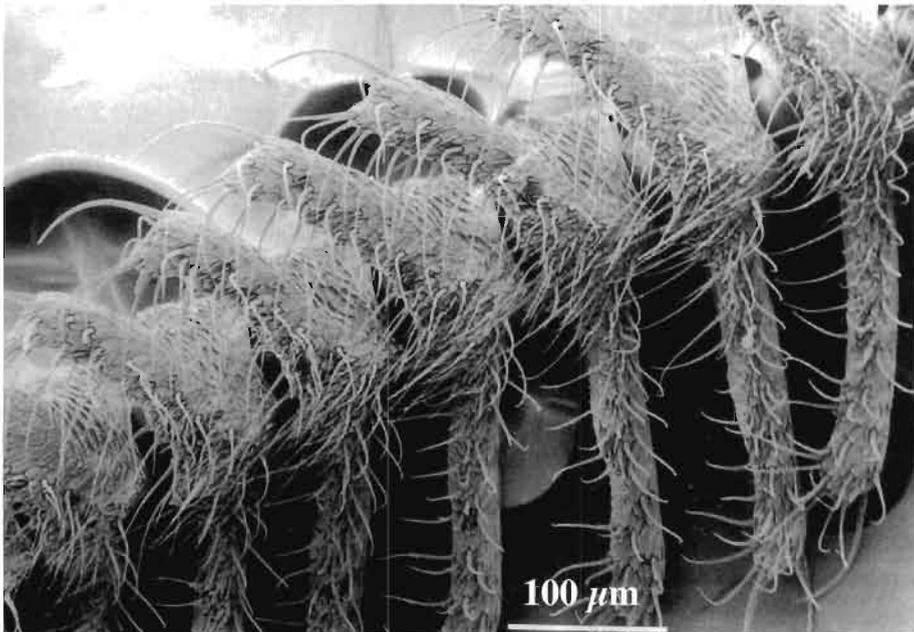


Figure 8-8 – Vue en microscopie électronique à balayage de la face ventrale de segments antennaires d'un mâle de *Busseola fusca* (barre d'échelle = 100 µm) (© M. Chimtawi).

Fonctionnement des sensilles gustatives

Les chimiorécepteurs gustatifs sont présents principalement sur les pièces buccales, les extrémités des pattes et l'ovipositeur, mais on en trouve aussi sur les antennes, sur les ailes et sur tout le reste du corps (Chapman, 2003). La chimioréception de contact permet aux insectes de contrôler la qualité de la nourriture ingérée, d'identifier des substances caractéristiques de leur plante hôte ou encore d'identifier des individus appartenant à la même colonie. Ces récepteurs sont sensibles aux composés en solution dans un liquide ou adsorbés à la surface de substrats plus secs comme les feuilles. L'extrémité des dendrites des sensilles gustatives est recouverte d'un bouchon visqueux de mucopolysaccharide qui exsude plus ou moins à travers le pore terminal, régulant ainsi son ouverture. Les composés présents à l'extérieur sont dissous dans ce liquide visqueux et pénètrent ainsi dans la cavité lymphatique de la sensille. Ces composés diffusent dans la lymphe soit par leurs propriétés hydrophiles, soit à l'aide de protéines de transport (*Gustatory Transport Proteins*, GTP en anglais) de manière analogue aux sensilles olfactives. Les mécanismes de transduction sont bien moins connus que pour les sensilles olfactives. Par analogie aux vertébrés, les ions inorganiques agiraient directement sur des canaux ioniques de la membrane de la dendrite. Les autres types de composés s'associeraient à des récepteurs protéiques membranaires à sept domaines transmembranaires. Chez *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae), environ 68 récepteurs protéiques gustatifs ont été identifiés, formant une famille très diversifiée dont dériveraient les récepteurs protéiques olfactifs. De manière analogue aux récepteurs olfactifs, l'activation des récepteurs gustatifs induirait différentes cascades de transduction et la génération de potentiels d'action acheminés par les axones des neurones gustatifs vers le système nerveux central, principalement les ganglions sous-oesophagiens, thoraciques ou abdominaux. Chaque neurone d'une sensille répondrait à une classe différente de composés. Ainsi, les neurones

sont souvent appelés récepteurs de sels, de sucres, d'acides aminés ou de substances répulsives en fonction de la classe de composés pour lesquels ils sont sensibles ou du type de comportement qu'ils induisent chez l'insecte. La spécificité des neurones cependant n'est pas absolue. On peut par exemple rencontrer des récepteurs de sucres sensibles également aux sels inorganiques. Au sein d'une même classe de neurones, la spécificité peut varier d'une sensille à l'autre. Par exemple, le récepteur de sucres de la sensille styloconique latérale de la galéa des larves de *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae) répond seulement au saccharose et glucose, alors que la sensille styloconique médiale répond à une plus large panoplie de sucres (Schoonhoven et van Loon, 2002). Les récepteurs gustatifs sont essentiels dans la prise de nourriture. Mais ils sont également importants dans la ponte chez beaucoup d'insectes et dans la reconnaissance du partenaire sexuel ainsi que de l'insecte hôte, dans le cas des parasitoïdes par exemple.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernays E.A. et Chapman R.F. - 1994, *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York.
- Chapman R.F. - 1998, *The Insects : Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman R.F. - 2003, Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 48, 455-484.
- Claridge M.F. - 1985, Acoustic signals in the Homoptera: behavior, taxonomy and evolution. *Annual Review of Entomology*, 30, 297-317.
- Daly H.V., Doyen J.T. et Purcell III A.H. - 1998, *Introduction to Insect Biology and Diversity*. Oxford University Press, New York.
- Dethier V.G. - 1963, *The Physiology of Insect Senses*. Methuen, London.
- Ewing A.W. - 1989, *Arthropod Bioacoustics, Neurobiology and Behaviour*. Cornell University Press, New York.
- Giger A.D. et Srinivasan M.V. - 1997, Honeybee vision: analysis of orientation and colour in the lateral, dorsal and ventral fields of view. *The Journal of Experimental Biology*, 200, 1271-1280.
- Gnatzy W., Grünert U. et Bender M. - 1987, Campaniform sensilla of *Calliphora vicina* (Insecta, Diptera). I. Topography. *Zoomorphology*, 106, 312-319.

- Hansen K. - 1978, 'Insect chemoreception' dans Hazelbauer, G.L., *Receptors and Recognition, Ser. B., Vol. 5*, Chapman & Hall, London.
- Hoy R.R. et Robert F. - 1996, Tympanal hearing in insects. *Annual Review of Entomology*, 41, 433-450.
- Ichikawa T. - 1974, Mating signal of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stal) (Homoptera: Delphacidae) vibration of the substrate. *Applied Entomology and Zoology*, 9, 196-198.
- Ichikawa T. - 1976, Mutual communication by substrate vibrations in the mating behavior of planthoppers (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*, 11, 8-21.
- Kaissling K.E. et Renner M. - 1968, Specialized chemoreceptors in the pore plates of *Apis*. *Zeitschrift fuer Vergleichende Physiologie*, 59, 357-361.
- Langer H., Hamann B. et Meinecke C.C. - 1979, Tetrachromic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta, Noctuidae). *Journal of Comparative Physiology*, 129, 520-533.
- McIver S.B. - 1985, 'Mechanoreception' dans Kerkut, G.A. et Gilbert, L.I., *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*, Pergamon Press, Oxford.
- Michelsen A. et Larsen O.N. - 1985, 'Hearing and Sound' dans Kerkut, G.A. et Gilbert, L.I., *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*, Pergamon Press, Oxford.
- Mitchell B.K., Itagaki H. et Rivet M.P. - 1999, Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microscopy Research and Technique*, 47, 401-415.
- Nabatiyan A., Poulet J.F., de Polavieja G.G. et Hedwig B. - 2003, Temporal pattern recognition based on instantaneous spike rate coding in a simple auditory system. *Journal of Neurophysiology*, 90, 2484-2493.
- Nakanishi A., Nishino H., Watanabe H., Yokohari F. et Nishikawa M. - 2010, Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: glomerular organizations of antennal lobes. *The Journal of Comparative Neurology*, 518, 2186-2201.
- Papaj D.R. et Prokopy R.J. - 1989, Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34, 315-350.
- Prokopy R.J. et Owens E.D. - 1983, Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 28, 337-364.
- Schoonhoven L.M., Jermy T. et van Loon J.J.A. - 1998, *Insect-Plant Biology: From Physiology to Evolution*. Chapman & Hall, London.
- Schoonhoven L.M. et van Loon J.J.A. - 2002, An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48 (Suppl. 1), 215-263.
- Stocker R.F. - 1994, The organization of the chemosensory systems in *Drosophila melanogaster*: a review. *Cell & Tissue Research*, 275, 3-26.
- Surlykke A., Yack J.E., Spence A.J. et Hasenfuss I. - 2003, Hearing in hooktip moths (Drepanidae : Lepidoptera). *The Journal of Experimental Biology*, 106, 2653-2663.
- von Frisch K. - 1972, *Bees, their vision, chemical senses, and language*. Cornell University Press, New York.
- Yack J.E. - 2004, The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technique*, 63, 315-337.
- Zacharuk R.Y. - 1985, 'Antennae and sensilla' dans Kerkut, G.A. et Gilbert, L.I., *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford.

Calatayud Paul-André, Marion-Poll F., Thiéry D.

La réception sensorielle chez les 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. 137-149.

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