



Chez cette larve (de Rhinocéros : *Oryctes nasicornis*, Col. Scarabaeidé), la cuticule, très fine et tendue à l'extrême laisse deviner le contenu de la cavité corporelle, remplie d'un liquide translucide, l'hémolymphe. Le fin réseau blanc visible sous la cuticule est constitué des trachées et trachéoles transportant l'air jusqu'aux organes. - Cliché Hervé Guyot-OPHE

Par Alain Fraval

Le système circulatoire

Le « sang » des insectes – appelé hémolymphe – circule dans l'ensemble de leur corps délimité par leur tégument : il irrigue tous les tissus, leur apportant les nutriments, des hormones, des cellules de l'immunité et de la coagulation... et emportant les déchets du métabolisme. Il ne transporte pas l'oxygène. Sa circulation est assurée par plusieurs dispositifs anatomiques et contrôlée finement par le système nerveux.

Chez les insectes, comme chez les arthropodes, le système circulatoire est ouvert à l'intérieur du tégument : ni veines et veinules, ni artères et artérioles (système fermé des vertébrés). Les organes internes – comme le tube digestif, la double chaîne nerveuse, les muscles et les gonades – baignent dans l'hémolymphe (voir encadré). La circulation de ce liquide n'est pas assurée par un vrai cœur mais par des organes pulsatiles et par les mouvements du corps ; les mouvements de l'hémolymphe sont guidés par des vaisseaux et des diaphragmes. Ce système simple est pourtant très efficace et il suffit de quelques minutes pour qu'une substance injectée quelque part se retrouve à l'extrémité des appendices...

À la différence de bien d'autres arthropodes, les échanges gazeux chez les insectes ne font pas intervenir l'hémolymphe : l'oxygène nécessaire est amené directement aux tissus (et le gaz carbonique éliminé) au travers du tégument ou par le réseau des trachées et trachéoles, un système de tuyaux qui aboutit aux stigmates – ouvertures au travers de la cuticule – ou aux branchies chez certains insectes aquatiques.

■ LE VAISSEAU DORSAL

C'est l'organe le plus visible de la mise en mouvement de l'hémolymphe ; on l'a longtemps appelé cœur. Schématiquement, c'est un tube creux ouvert à l'avant qui court tout au long du corps de l'insecte, en position médiane dorsale. Des muscles

annulaires assurent sa contraction (systole) ; des ligaments élastiques attachés à la cuticule le ramènent en position dilatée (diastole).

Chez la plupart des espèces, on distingue deux parties que l'on a nommées d'après l'anatomie des vertébrés, plus familière : l'aorte à l'avant et le cœur à l'arrière. Si la systole propulse l'hémolymphe à la fois vers l'avant et l'arrière chez les Diploures (hexapodes Archéognathes) et quelques insectes « primitifs », comme les Éphéméroptères, le courant va très généralement vers l'avant. La contraction débute à l'extrémité postérieure et se propage vers l'avant (péristaltisme). Chez les nymphes et les imagos des Lépidoptères, des Diptères et des Coléoptères, ce mouvement s'inverse régulièrement.

L'hémolymphe pénètre dans le vaisseau dorsal (VD) par des ostioles, une paire par segment abdominal, et se déverse dans la cavité générale par l'ouverture antérieure, au niveau du protocérébron (cerveau) et du ganglion sous-œsophagien. Cet organe est particulièrement bien irrigué et drainé, ainsi que les corps cardiaques et corps allates, organes neurohormonaux. Chez les Dictyoptères (blattes et mantes) et certains Orthoptères, des vaisseaux latéraux (dépourvus de muscles) s'embranchent à l'avant du vaisseau dorsal et canalisent l'hémolymphe sortante.

Les contractions du vaisseau dorsal sont automatiques, elles débutent chez l'embryon. Leur rythme est de l'ordre de 60 Hz chez la blatte au repos, de 20 chez la larve de Cerf-volant. Il passe de 0 – au repos – à 300 – en vol – chez la Mouche domestique, sous l'influence d'une régulation nerveuse, sans lien avec les contractions des muscles aliformes (voir ci-dessous).

■ LES DIAPHRAGMES

Fait de tissu conjonctif associé à des fibres nerveuses, le diaphragme dorsal délimite un sinus dorsal dans la cavité générale de l'insecte. Le VD est inclus dans ce sinus. Les

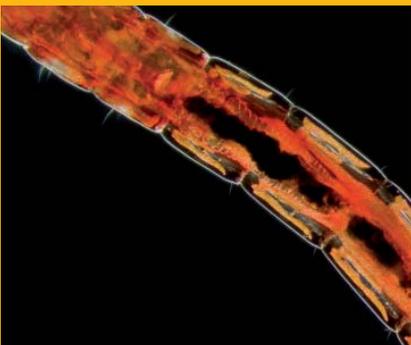
L'hémolymphe, en bref

C'est le « sang » des insectes (et des arthropodes). L'hémolymphe a pour rôles d'apporter les nutriments aux organes qu'elle irrigue, d'emporter les déchets du métabolisme (qui sont évacués notamment via les tubes de Malpighi – voir *Insectes* n° 165), d'assurer l'élimination des pathogènes et des intrus (immunité), de maintenir la turgescence des organes mous, de réparer l'étanchéité du tégument (cicatrisation) et de véhiculer les différentes hormones intervenant dans le développement et la reproduction, notamment. Elle assure l'homéostasie, c'est-à-dire le maintien de conditions constantes de pH et de la concentration en ions organiques, en acides aminés, en protéines, en acides nucléiques, en sucres et en lipides. Elle sert aussi de fluide thermique et, dans certains cas, joue des rôles bien particuliers.

Chez les insectes, elle ne joue pas de rôle respiratoire (sauf exceptions comme les larves de Diptères Chironomidés, dits vaseux, vers rouges) et ne comporte pas de cellules analogues aux hématies des vertébrés. C'est un liquide clair à base d'eau qui n'a en général pas de couleur particulière mais peut être coloré ; dans ce cas, il donne sa couleur aux larves à tégument transparent. Les larves, possèdent souvent plus d'hémolymphe que les imagos ; celle-ci fait la moitié du poids d'un criquet.

H. Landois est le premier à étudier scientifiquement l'hémolymphe en 1864 ; des progrès importants dans la connaissance de sa biochimie sont apportés en 1909 par Tsuji (au Japon) qui a pu travailler sur de grandes quantités d'hémolymphe de ver à soie. Dans les années 1950 et 60, l'usage de la chromatographie permettra des découvertes complémentaires.

Outre quelques cellules adipeuses et des débris tissulaires, les éléments figurés de l'hémolymphe sont les hémocytes. Ces cellules sont en suspension dans le plasma, à raison de 7 000 (larve) à 20 000 (imago de criquet) par mm³. On en a décrit plusieurs types (granulocytes, plasmatocytes, lamellocytes...). Ils interviennent dans la coagulation, la lutte contre l'infection et contre certains endoparasites et corps étrangers, par phagocytage, enrobage et encapsulation.



Larve de chironome. - Cliché Jasper Nance, licence Creative commons 3.0

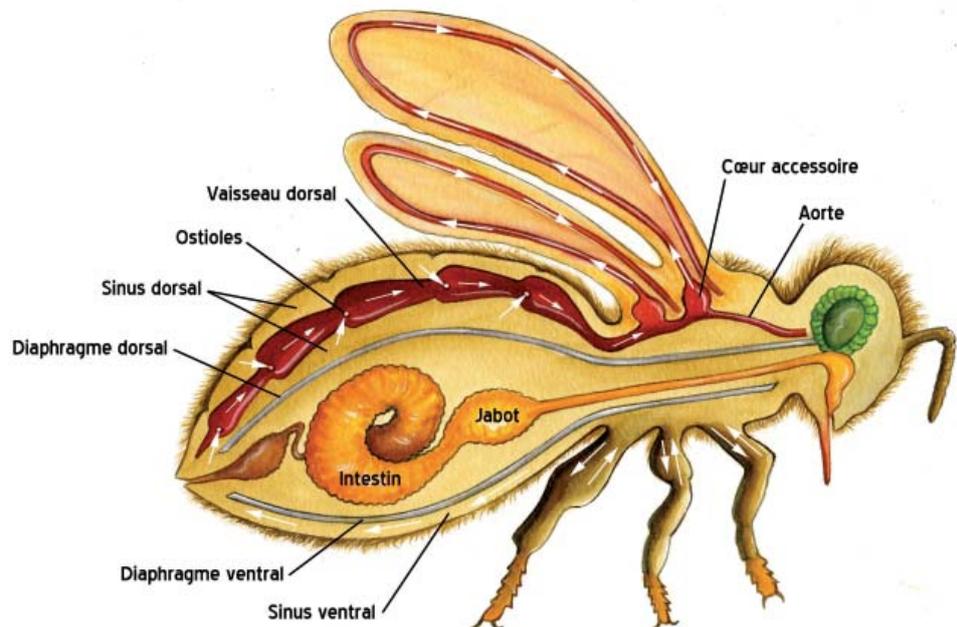


Schéma simplifié du système circulatoire d'un insecte. L'hémolymphe (en jaune bistre) occupe la totalité de la cavité interne jusque dans les appendices.

Illustration Laurence Bar : www.laurence-bar.com

fibres nerveuses sont disposées en éventails, se projetant de chaque côté de celui-ci (notamment chez la blatte), d'où le nom de muscles aliformes. Ceux-ci se contractent lentement et irrégulièrement.

Le diaphragme ventral est bien développé chez les espèces où la double chaîne nerveuse ventrale se prolonge dans l'abdomen ; il est absent chez les Diptères chez qui celle-ci se condense en un gros ganglion thoracique. Il délimite un sinus ventral périneural et son rôle – perfuser le système nerveux – paraît plus clair que celui du diaphragme dorsal. En outre, il participe à la thermorégulation par ses mouvements musculaires (commandés par le système nerveux) qui diffusent l'hémolymphe réchauffée par les muscles du vol (jusqu'à 45°C chez le Sphinx du tabac¹) vers l'abdomen où elle se refroidit.

Chez des insectes bons voiliers (Hyménoptères, Diptères, Lépidoptères), une disposition particulière allège le corps en réduisant le volume et donc le poids de l'hémolymphe. Le corps est séparé entre une partie antérieure

et une partie postérieure par une constriction (avec une soupape, dans certains cas). Le péristaltisme du VD fait passer l'hémolymphe alternativement d'un compartiment à l'autre, ce qu'on a pu nommer flux et reflux tidaux.



1. *Manduca sexta* (Lép. Sphingidé) – chez qui le diaphragme ventral est particulièrement développé.

Chez de nombreuses larves, dont la cuticule est fine, le vaisseau dorsal est visible par transparence. - Clichés Hervé Guyot-OPÉ

L'hémolymphe, ses autres emplois

L'hémolymphe sert de moyen de défense à différents insectes de plusieurs ordres. L'individu agressé (ou pris en main) fait sourdre un liquide répugnant et/ou vésicant par la bouche (méloés), des fentes de l'abdomen (chrysomèles), les articulations des pattes (coccinelles, orthoptères). Ce sont des phénomènes d'autohémorrhée (sorte de saignée-réflexe) connus bien avant l'invention du mot (Hollande, 1911) des enfants jouant avec les crache-sang^a. Les Bochimans empoisonnent leurs flèches à l'hémolymphe de chrysomèles *Diamphidia*^b.

L'hémolymphe est un liquide alimentaire. Les prédateurs à pièces buccales perforantes (comme les punaises) se nourrissent souvent de l'hémolymphe de leur proie qu'ils ponctionnent (en plus du produit de la digestion extra-orale des tissus). Une chenille curieuse, *Epipyrops anomala*, perce la cuticule d'un fulgore et boit son hémolymphe^c. Pas mal d'insectes endoparasitoïdes aux larves installées dans le corps de leur hôte ou les femelles des mêmes s'apprêtant à pondre se nourrissent d'hémolymphe, selon des modalités variées^d.

Une curiosité : les larves des Leptanillinés (Hym. Formicidés), fourmis souterraines prédatrices, nourrissent leur reine – qui grossit très vite – avec leur hémolymphe, ceci au travers d'une paire de fentes sur leur abdomen chez *Leptanilla japonica*. Enfin, à la limite de l'entomologie-fiction, l'hémolymphe sert de combustible dans une pile du même nom...^e

a. Noms de dieu, par Alain Fraval. *Insectes* n°160, 2011(1).

b. Entomologie de pointe : la chasse à la chrysomèle, par Alain Fraval. *Insectes* n°145, 2007(3)

c. Des chenilles carnassières, par A.F. *Insectes* n°160, 2011(1)

d. Les Dryinidés, par Hubert Tussac. *Insectes* n°127, 2002(4) ; Les Strepsiptères, par A.F. *Insectes* n°147, 2007(4).

Ces articles sont disponibles en fac similé à partir de www.inra.fr/opie-insectes/-sommaire.htm

e. « Jus de Blatte ». Épingle de 2012 à www.inra.fr/opie-insectes/epingle12.htm#jus



Réduve irascible ponctionnant l'hémolymphe d'une chenille. - Cliché G. Blondeau-Opie

■ LES CŒURS ACCESSOIRES

Si le vaisseau dorsal et les diaphragmes assurent le brassage de l'hémolymphe dans le corps de l'insecte, les mouvements de celle-ci jusqu'aux antennes, pattes, ailes et cerques sont assurés par des « cœurs » accessoires, dits aussi ampoules. Distincts du vaisseau dorsal, leur fonctionnement est autonome. Placés en général à la base de l'appendice, ils propulsent l'hémolymphe vers son extrémité distale au travers d'un « vaisseau » ou d'une cavité délimitée par un diaphragme. Ces organes absents des ancêtres des insectes, contrairement au VD, sont apparus au cours de l'évolution.

Les cœurs antennaires sont présents chez presque tous les insectes, ils font défaut chez les Anoploures (poux) et les Siphonaptères (puces), aux antennes extrêmement courtes. Chez la blatte (animal le mieux étudié de ce point de vue), ils sécrètent – en plus de leur rôle mécanique – des hormones qui régulent la sensibilité des sensilles présentes sur les antennes. Au niveau des pattes il peut y avoir spécialisation des deux cavités longitudinales délimitées par le diaphragme (ou septum) central : l'organe pulsatile à leur base propulse l'hémolymphe d'un côté, laquelle

est ramenée, sous cette pression, vers le thorax par l'autre canal. Chez d'autres insectes, un sac trachéal participe au flux et au reflux de l'hémolymphe dans la patte.

L'aile de l'insecte, contrairement à une croyance répandue, n'est pas un organe mort et sec, une fois déployée. Elle est parcourue de trachées et de nerfs, et l'hémolymphe circule dans la lumière des nervures, mue par des organes pulsatiles thoraciques (pairs ou impairs). Au moment du déploiement de l'aile, à l'émergence de l'imago, l'hémolymphe draine les cellules épithéliales qui ont produit la cuticule des faces supérieure et inférieure.

Dans la tête, des « cœurs » particuliers assurent le déroulement de la trompe des papillons et le déploiement des lamelles des antennes du hanneton.

■ LES CONTRACTIONS CÉLOPULSATILES

On ne les perçoit pas à l'œil nu et on ne les connaît que depuis 1971. Il s'agit d'un télescopage des segments de l'abdomen engendré par les muscles intersegmentaux, analogue à celui montré – très visiblement – par les abeilles au cours de l'effort et qui assure une ventilation accrue. Ces contractions se produisent stigmates ouverts – dans ce cas elles participent à la respiration – ou fermés et ne s'arrêtent que durant la diapause. Elles paraissent comman-

dées par un ganglion thoracique de la chaîne nerveuse centrale – sorte de centre cardiorespiratoire². Leur puissance est 100 à 500 fois celle du vaisseau dorsal.

■ LE CONTRÔLE NERVEUX DE LA CIRCULATION

L'hémolymphe circule dans la cavité générale des insectes sous la pression de plusieurs dispositifs anatomiques : vaisseau dorsal, diaphragmes, organes pulsatiles accessoires, muscles intersegmentaux, sacs aériens... pour assurer la nutrition des tissus, l'excrétion, l'homéostasie, le refroidissement et participer à la respiration. Tout ceci, fort compliqué, nécessite en plus de régulations périphériques un contrôle nerveux centralisé qu'on localise dans les ganglions méso- et métathoraciques et des capteurs reliés par des nerfs. En plus, des hormones sécrétées par des organes neurohémaux disséminés dans l'hémocèle, pourraient intervenir. Tout un domaine de l'entomologie qui n'est que très partiellement connu. ■

2. Appelé *coelopulse nervous system* par son découvreur, Karel Slama.