

Ci-contre, *Gryllus monticollis*. - In : *The Animal Kingdom Arranged in Conformity with Its Organization*, Georges Cuvier & Edward Griffith, Londres, 1827-1835.

Par Benoît Gilles

Le vol chez les insectes (1)

Anatomie de l'aile

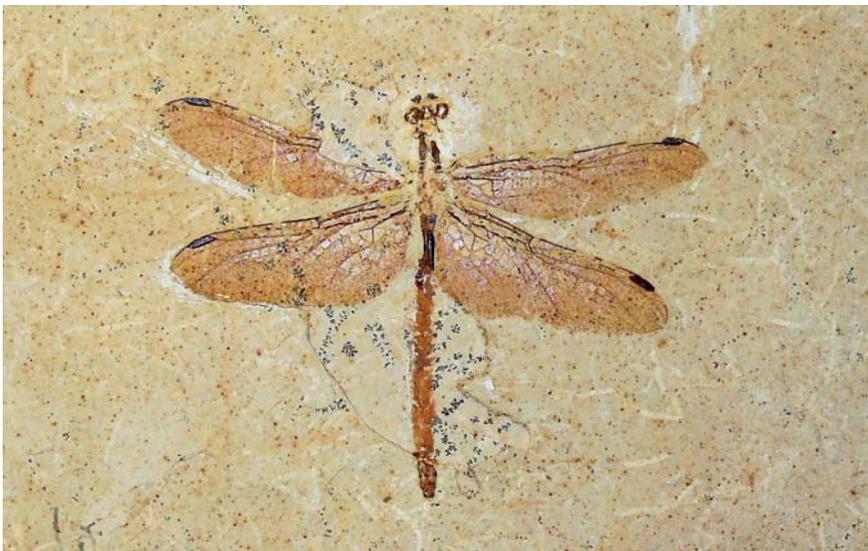
Les insectes sont les seuls invertébrés ayant acquis la capacité de voler. Contrairement aux autres animaux volants comme les oiseaux et les chauves-souris, où les ailes sont issues des membres antérieurs, celles des insectes ont une structure et une origine totalement différentes. Leur origine et leur histoire évolutive restent encore confuses et controversées. Leur fonctionnement en apparence simple s'avère en réalité d'une incroyable complexité !

ORIGINE ET ÉVOLUTION

Les premiers insectes ailés fossiles connus sont datés du Paléozoïque (ère primaire : 545-245 millions d'années) et sont tous terrestres. L'acquisition des ailes et du vol a permis une explosion de la diversité des ordres (Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères...), des familles, des genres et des espèces.

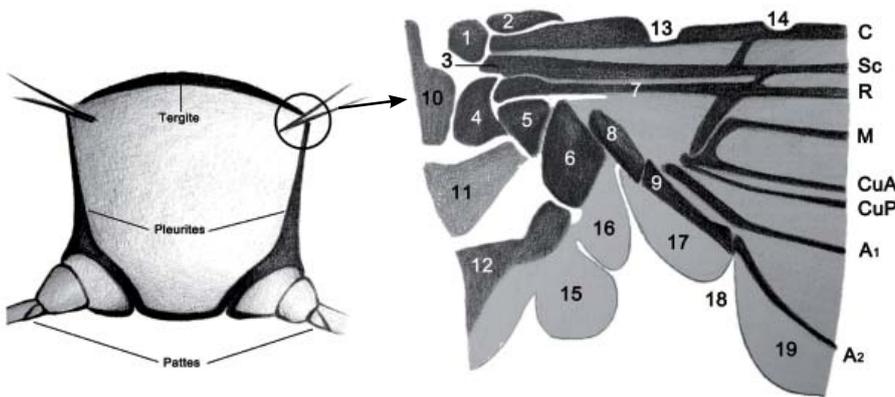
L'avantage évolutif procuré fut gigantesque : en terme de dispersion (recherche de nourriture, d'environnements favorables, etc.), de capacité à fuir les prédateurs, de stratégie reproductive. Cet avantage fut tel qu'aujourd'hui, les insectes ailés ou « Ptérygotes » constituent la quasi-totalité des espèces d'insectes.

L'origine et l'évolution des ailes chez les insectes ne sont pas encore bien décrites, les théories évoluant avec les découvertes paléontologiques et les analyses sur le développement des arthropodes. Elles tournent autour de deux questions principales : quelles ont été les innovations morphologiques nécessaires ? et quelles ont été les forces de sélection ayant permis l'évolution de ces structures aérodynamiques ?



Cordulagomphus sp., Odo. Proterogomphidé du Crétacé inférieur, aux ailes remarquablement conservées. - Cliché H. Zell, licence CC BY-SA 3.0

La théorie traditionnelle, portée par des évidences expérimentales et des modélisations théoriques, suggère que la sélection naturelle aurait agi sur des insectes arboricoles (proptérygotes), munis d'excroissances sur le thorax et effectuant du vol plané, en favorisant l'élargissement de ces organes et en mettant en place les innovations techniques et biologiques aboutissant au battement des ailes. Plus rarement, on considère que le vol serait issu d'insectes semi-aqua-



À gauche : coupe latérale d'un thorax d'insecte - À droite : principales structures de la base d'une aile de diptère - 1 : Tégula. 2 : Plaque humérale (=hp). 3 : Sclérite subcostal. 4-5-6 : 1^{ère}, 2^{ème} et 3^{ème} sclérites axillaires (=1ax, 2ax et 3ax). 7 : Nervure radiale 8 : Plaque médiane proximale (=pmp). 9 : Plaque médiane distale (=dmp). 10, 11, 12 : Eléments du thorax. 13 : Fracture costale. 14 : Fracture humérale. 15 : Calypter inférieur. 16 : Calypter supérieur. 17 : Alula. 18 : Fente alulaire. 19 : Lobe anal. Autres légendes : voir encadré ci-dessous - Dessins Amandine Gilles.

tiques utilisant des excroissances thoraciques à fonction natatoire, à la manière des larves d'Éphéméroptères et de Plécoptères : la sélection naturelle leur aurait permis de quitter le milieu aquatique pour celui des airs.

Ces dernières décennies, la paléontologue tchèque Jarmila Kukulova-Peck a présenté une nouvelle théorie. Selon elle, chez les arthropodes comme les crustacés, les pattes sont ramifiées (« biramées »), avec un appendice dorsal ou externe (exopodite) et un appendice ventral ou interne (endopodite). Or, chez les insectes, les pattes ne sont constituées que d'un appendice. L'idée est que les ailes seraient issues d'exopodites modifiés (ceux des 2^e et 3^e paires), tandis que la première paire aurait été perdue ou incorporée au thorax.

Cette théorie a l'avantage d'expliquer, contrairement aux deux autres, la mise en place d'une musculature complexe avant même l'apparition de l'aile fonctionnelle, mais aussi la présence à la surface

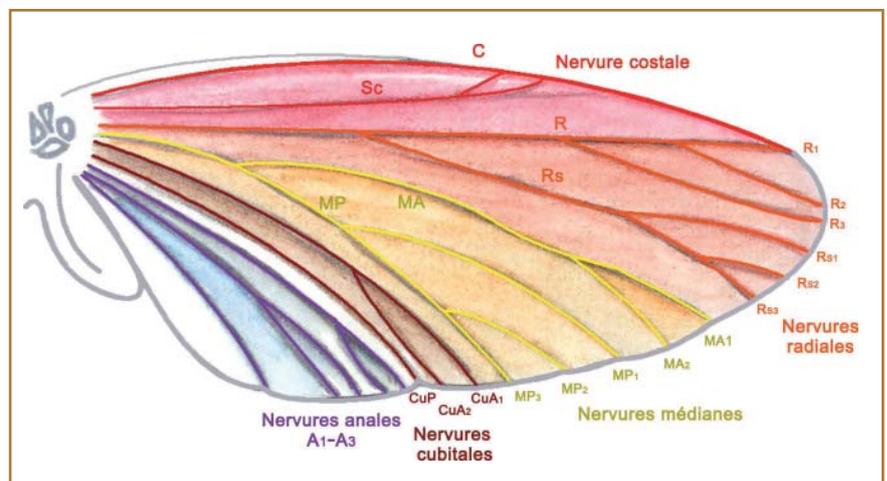
des ailes de structures mécanosensorielles¹ (sensilles campaniformes et organes chordotonaux) similaires à celles retrouvées sur les pattes. Ces organes sensoriels jouent un rôle dans le contrôle des réflexes et des mouvements, des paramètres indispensables pour le vol.

1. Voir les articles consacrés à ces sujet par l'auteur sur son blog à <http://passion-entomologie.fr/category/biologie-des-insectes/> (NDLR)

ANATOMIE

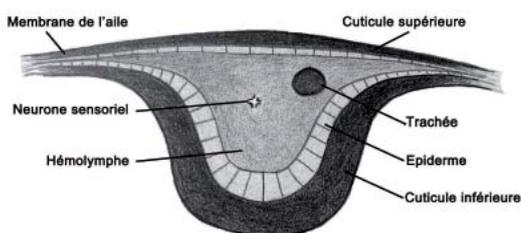
Le développement des insectes passe par plusieurs étapes larvaires. Seul l'adulte (imago), présente des ailes fonctionnelles (hormis chez les Éphéméroptères où les larves de dernier stade ou subadultes ressemblent aux adultes et possèdent des ailes fonctionnelles).

Le thorax est composé de 3 segments (pro-, méso- et métathorax). Les ailes des insectes « modernes » sont insérées sur le 2^e et le 3^e segments thoraciques (appelé ptérothorax). Les deux paires d'ailes s'articulent avec le sclérite dorsal (tergite) et latéral (pleurite) du thorax via une série de petits éléments sclérifiés appelés pteralia (ou structure axillaire). L'organisation et le nombre de pteralia varient fortement entre les espèces, mais un plan général peut être défini. Il est composé de 3 sclérites axillaires (1ax, 2ax et 3ax), d'une plaque médiane distale (dmp), d'une plaque humérale (hp) et d'une plaque médiane proximale (pmp) (voir illustration ci-dessous).



Terminologie générale des nervures d'une aile d'insecte - Dessin A. Gilles d'après Evolution of the Insects, D. Grimaldi & M.S. Engel, Cambridge University Press, 2005.

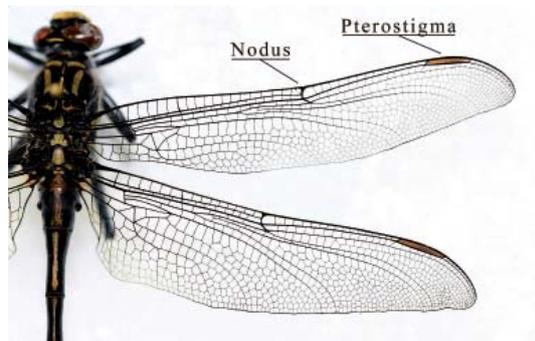
- La costale (C) peut être liée à sa base avec la plaque humérale (hp).
- La sous-costale (Sc) est en contact avec le premier sclérite axillaire (1ax).
- La radiale (R) est en contact à sa base avec le second sclérite axillaire (2ax). Elles se subdivisent en deux, la radiale et le secteur radial (Rs), chacune se subdivisant à son tour. Le nombre de ces subdivisions est variable selon les espèces et sont numérotées (exemple ici : R1, R2 et R3 et Rs1, Rs2, Rs3).
- La médiane (M) dont la base est reliée à la plaque médiane distale (dmp). Typiquement, la médiane se subdivise en : médiane antérieure (MA) et médiane postérieure (MP), dont les subdivisions (en nombre variable) sont nommées MA1 à MAx et MP1 à MPx.
- La cubitale (Cu) est également en contact avec la plaque médiane distale et composée de 2 sous-nervures : cubitale antérieure (CuA) et cubitale postérieure (CuP), dont plusieurs subdivisions peuvent exister (CuAx et CuPx).
- L'anale (A) n'est pas reliée à un sclérite et le nombre de ses subdivisions est variable.



Coupe transversale d'une nervure d'une aile d'insecte - Dessin Amandine Gilles

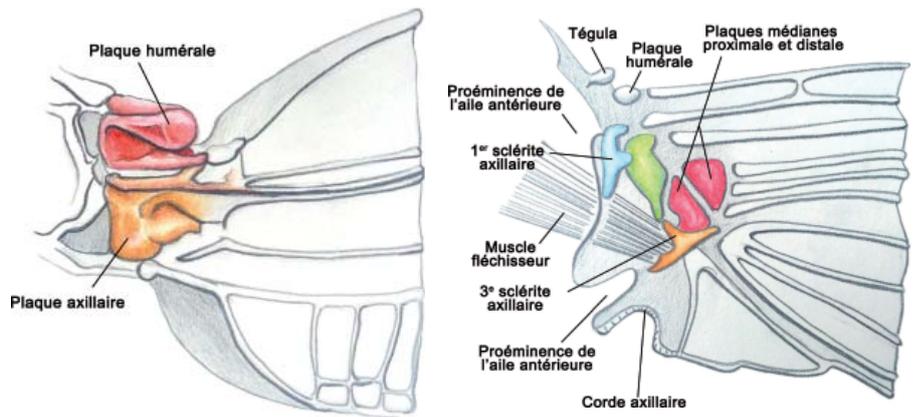
L'aile est une membrane cuticulaire formée par la juxtaposition de deux couches épidermiques dorsale et ventrale. Les muscles, à l'origine des mouvements, sont situés à la base de l'aile et reliés au thorax par les pteralia. Le fonctionnement est ainsi totalement différent de celui des ailes des mammifères et des oiseaux, chez lesquels la musculature se trouve à l'intérieur du membre. Les nervures tubulaires qui parcourent les ailes, sont des voies de passage de l'hémolymphe, des systèmes trachéaux et nerveux.

Les nervures parcourent longitudinalement la surface de l'aile, se subdivisent et se connectent entre elles pour former des cellules fermées ou ouvertes (partiellement bordées



Pterostigma de libellule (Odo. Gomphidé)
Cliché IronChris, licence CC BY-SA 3.0

de nervures). La disposition et le dessin de ces cellules sont spécifiques de chaque lignée évolutive : le système de classification actuel des familles et des genres le plus courant (proposé par l'entomologiste anglais Robin J. Wootton en 1979) repose ainsi fortement sur l'utilisation de ces caractères morphologiques. Leur étude apporte également de nombreuses informations sur l'histoire évolutive de la formation des ailes et de l'adaptation du vol d'un point de vue biomécanique et aérodynamique, d'autant plus que les structures de l'aile possèdent un pouvoir de fossilisation supérieure aux autres éléments de l'insecte. Le principe repose sur la nomination des principales nervures et sur la numérotation de leurs subdivisions (voir sché-



Structure de l'articulation d'une aile de Paléoptère et de Néoptère - Dessins A. Gilles d'après Evolution of the Insects, D. Grimaldi & M.S. Engel, Cambridge University Press, 2005.

ma légendé page précédente). Par ailleurs, le diamètre, l'épaisseur et la forme de la section des nervures donnent à l'aile des propriétés mécaniques et de flexion spécifiques. Lors du vol, elles contribuent à limiter les contraintes et déformations liées à la pression exercée par l'air à sa surface. Par exemple, la nervure costale permet à l'aile de rester rigide durant le vol stationnaire et une cellule fortement rigide de son extrémité, le pterostigma, empêche l'aile de flotter lors d'un changement brusque de direction en ajoutant du poids. Aussi, chez les Diptères et les Hyménoptères par exemple, les extrémités des ailes sont particulièrement flexibles – une adaptation pour éviter la dégradation lors d'impacts ou de l'atterrissage. Certains ordres ont développé indépendamment la capacité de plier leurs ailes sur leur abdomen (Néoptères), une adaptation sélectionnée dans la protection comme chez les Coléoptères : les ailes antérieures sont devenues rigides (élytres) et les ailes postérieures se replient transversalement pour s'insérer sous les antérieures, ou pour faciliter les déplacements au sol. La présence de lignes de pliage, épousant le réseau des nervures leur confère une grande flexibilité.

Chez les Odonates et les Éphéméroptères, les ailes ne peuvent pas se replier en arrière au repos. Ce caractère ancestral confère à ces ordres leur caractère « primitif » (Paléoptères). Chez les Odonates,

la base de l'aile est simplifiée, les plaques médianes ont disparu et les sclérites ont fusionné pour ne former qu'une plaque humérale et une plaque axillaire (voir illustration ci-dessus).

■ ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES

Au cours de l'évolution, les ailes se sont fortement modifiées. Il existe autant de formes, d'ornementations, de textures et de reliefs qu'il existe d'espèces d'insectes. Les modifications ont parfois donné aux ailes des rôles autres que le vol.

Chez les Diptères (moustiques, cousins, mouches...) : les ailes postérieures sont atrophiées et se sont transformées en organes gyroscopiques (les haltères ou balanciers) (voir photo ci-dessous). En vibrant rapidement, ils développent une force de tension qui stabilise l'insecte sur un plan horizontal. Les balanciers jouent un rôle d'équilibrage qui permet aux mouches de réali-



Les flèches montrent les haltères d'une Tipule (Dip. Tipulidé) - Cliché Entomart à entomart.be

ser des voltiges et des acrobaties aériennes. Des organes sensoriels (sensilles campaniformes), situés à la base des balanciers, informent l'insecte sur les forces de tension. Chez les sauterelles et les grillons (Orthoptères Ensifères), les ailes antérieures (élytres) sont modifiées chez les mâles pour produire et amplifier des sons émis par stridulation, qui interviennent dans la reconnaissance des partenaires sexuels. L'insecte frotte des nervures striées (râpe stridulatoire) de la

face ventrale de l'aile droite et de la face dorsale de l'aile gauche. Une ou plusieurs cellules de l'aile jouent un rôle de caisse de résonance. La disposition des dents de la râpe et le rythme de frottement des élytres émettent un son qui est spécifique à chaque espèce. ■

À suivre...

Cet article est repris et adapté du site Internet de l'auteur :
[//passion-entomologie.fr/](http://passion-entomologie.fr/)
Contact : benoit_gilles@hotmail.fr

Sources

- **Grimaldi D., Engel E. S., 2005.** *Evolution of the Insects*, Cambridge University Press.
- **Vincent H. Resh V. H., Cardé R. T., 2009.** *Encyclopedia of Insects*, Academic Press. En ligne sur *Google Books*, p. 1055.

À relire

- Entomologie d'hier : le vol des insectes (1) et (2) par Étienne-Jules Marey, respectivement dans *Insectes* n°166, 2012(3) et n°167, 2012(4) en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i166marey.pdf et [/i167marey.pdf](http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i167marey.pdf)