



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة محمد الصديق بن يحيى - جيجل

Université Mohammed Seddik Benyahia-Jijel



Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département des Sciences de l'Environnement
& des Sciences agronomiques

كلية علوم الطبيعة والحياة

قسم علوم المحيط و العلوم الفلاحية

Physiologie des insectes

Polycopié de cours

3^{ème} année Licence Protection des végétaux

Code du cours selon le canevas de formation

Préparé par Dr DJOUAMA khalida

Maîtres de conférences B

2025/2026

Ref.....

Table des matières

Liste des figures	I
Liste des tableaux	II
Abréviations	III
Glossaire	IV
Prérequis	V
Introduction	1
Objectifs du cours:	2
I. LE TÉGUMENT ET LA MUE CHEZ LES INSECTES	3
I.1. Définition et généralités	3
I.2. Les différentes parties de la cuticule	3
I.3. Principaux rôles de la cuticule	6
I.4. La pigmentation du tégument	7
I.5. La Métamorphose chez les Insectes	8
I.6. La mue (Ecdyse)	10
I.7. Pénétration des insecticides et des agents entomopathogènes à travers le tégument	12
II. L'APPAREIL DIGESTIF ET LA DIGESTION	14
II.1. Les différents types de régimes alimentaires chez les insectes	14
II.2. Composition du tube digestif	14
II.3. Physiologie de la digestion	17
II.4. Absorption des nutriments	17
II.5. Défenses métaboliques et rôle de l'intestin moyen	17
II.6. Rôle écologique des excréments	18
III. LA RESPIRATION ET LE SYSTÈME TRACHÉEN	19
III.1. Introduction	19
III.2. Structure du système trachéen	19
III.3. Aspects physiologiques de la respiration	21
III.4. Régulation du système trachéen	22
III.5. Respiration chez les insectes aquatiques et les endoparasites	23
IV. L'APPAREIL GÉNITAL ET LA REPRODUCTION	26
IV.1. Appareil génital femelle	26
IV.2. Appareil génital mâle	28
IV.3. Ovulation	29
IV.4. La fécondation: l'oviparité, la viviparité, l'ovoviviparité	29
V. LE SYSTÈME NERVEUX	31
V.1. Description générale du système nerveux chez <i>Locusta migratoria</i>	31
V.2. Le système nerveux rétro-cérébral	33
V.3. Physiologie de la Neurotransmission	33
VI. MISE EN ÉVIDENCE DES HORMONES CHEZ LES INSECTES	36
VI.1. Expériences réalisées pour la mise en évidence des hormones chez les insectes	36
VI.2. La neurohormone prothoracicotrope (PTTH) : Hormone cérébrale	42
VI.3. L'ecdysone (hormone de mue)	42
VI.4. L'hormone juvénile (HJ) et les corpora allata	43

VI.5. Contrôle hormonal des mues	43
VII. Les Insecticides de 3 ^e Génération	45
VII.1. Introduction et contexte historique	45
VII.2. Concept et bases des insecticides de 3 ^e génération	45
VII.3. l'hormone juvénile de synthèse	46
VII.4. Les phytoecdysones et les agonistes de l'ecdysone	46
Conclusion	48
Références bibliographiques	49

Liste des figures

Figure 1: Coupe de la cuticule et de l'épiderme d'un insecte.....	4
Figure 2: Développement post-embryonnaire d'un hémimétabole et d'un holométabole.....	9
Figure 3: Phases du processus de mue au niveau de la cuticule.....	11
Figure 4: Cycle infectieux de <i>Beauveria bassiana</i> chez l'insecte.....	13
Figure 5: Subdivisions du tube digestif des insectes.....	15
Figure 6: Structure générale du système trachéen.....	20
Figure 7: Siphon respiratoire des larves de <i>Aedes</i> et <i>Culex</i>	24
Figure 8: Appareil génital de la femelle de criquet.....	26
Figure 9: Types d'ovarioles chez les insectes.....	27
Figure 10: Dimorphisme sexuel de l'extrémité abdominale.....	28
Figure 11: Appareil génital du mâle de criquet.....	29
Figure 12: Régions principales du cerveau des insectes.....	31
Figure 13: Cerveau de <i>Locusta migratoria</i> , vues antérieure et latérale.....	32
Figure 14: Chaîne nerveuse ganglionnaire chez <i>Dictyopterus</i> et <i>Musca</i>	32
Figure 15: Cibles neuronales des insecticides au niveau des synapses.....	35
Figure 16: Expériences de décapitation sur <i>Rhodnius prolixus</i>	36
Figure 17: Expériences de parabiose et rôle du corpus allatum.....	38
Figure 18: Expériences d'allatectomie et d'implantation.....	39
Figure 19: Théorie hormonale de la métamorphose chez les insectes.....	44

Liste des tableaux

Tableau 1: Structure en couches de la cuticule, de l'extérieur vers l'intérieur.....	4
Tableau 2: Pigments cuticulaires : couleurs et origine biologique.....	7
Tableau 3: Principaux types d'ovarioles observés chez les insectes et leurs caractéristiques	27
Tableau 4: Les principaux neurotransmetteurs des insectes.....	34
Tableau 5 : Expériences d'implantation des différentes parties du cerveau.....	40

Abréviations

AChE : Acétylcholinestérase

ADN : Acide désoxyribonucléique

ARNm : ARN messenger

ATP : Adénosine triphosphate

BrC : Broad-Complex (facteur de transcription)

CA : Corpora allata

CC : Corpora cardiaca

CNS : Cellules neurosécrétrices

CSI : Inhibiteurs de synthèse de chitine (Chitin Synthesis Inhibitors)

EcR : Récepteur de l'ecdysone (Ecdysone Receptor)

GP : Glandes prothoraciques

IGR : Régulateurs de croissance des insectes (Insect Growth Regulators)

IPM : Lutte intégrée (Integrated Pest Management)

JH : Hormone juvénile (Juvenile Hormone)

JHA : Analogues de l'hormone juvénile

MO : Matière organique

PC : Période critique

PTTH : Hormone prothoracotrope (Prothoracicotropic Hormone)

SNC : Système nerveux central

SNP : Système nerveux périphérique

SN : Système nerveux

SP : Glandes prothoraciques

USP : Ultraspiracle (partenaire dimérique de EcR)

Glossaire

Acrosome : Vésicule apicale du spermatozoïde contenant des enzymes de lyse permettant la pénétration de l'ovocyte.

Apolyse : Première étape de la mue : séparation de l'ancien épiderme de la nouvelle cuticule en formation, par sécrétion du liquide exuvial.

Chitine : Polysaccharide structural (N-acétylglucosamine en β -1,4) constituant la fraction organique de la cuticule des insectes.

Diapause : Suspension réversible et génétiquement programmée du développement, permettant à l'insecte de traverser une période climatiquement défavorable.

Disques imaginaux : Groupes de cellules épidermiques embryonnaires indifférenciées chez les larves holométaboles ; chaque disque donne un organe adulte (aile, patte, antenne) lors de la nymphose.

Ecdysone (20E) : Hormone stéroïde (polyhydroxylée) produite par les glandes prothoraciques sous le contrôle de la PTTH ; déclenche la mue et, en l'absence de JH, la métamorphose.

Exuvie : Ancienne cuticule abandonnée lors de la mue.

Gonotrophie : Relation entre prise de repas sanguin et maturation des ovaires chez les insectes hématophages femelles.

Hémocoèle : Cavité corporelle remplie d'hémolymphe servant de milieu de transport interne chez les insectes (pas de vaisseaux clos).

Hémolymphe : Liquide circulant dans l'hémocoèle des insectes, équivalent du sang ; assure le transport des nutriments, hormones et cellules immunitaires.

Histogenèse : Formation des organes adultes à partir des disques imaginaux, durant la nymphose.

Histolyse : Dégradation des tissus larvaires par des enzymes lysosomales lors de la nymphose.

Hormone juvénile (JH) : Sesquiterpénoïde produit par les corpora allata ; maintient le caractère larvaire lors de la mue et régule la reproduction chez l'adulte.

IGR : Insect Growth Regulators : insecticides de 3ème génération qui perturbent la croissance,

la mue ou la reproduction des insectes.

Imago : Stade adulte, reproducteur, de l'insecte.

Ovariole : Unité structurale et fonctionnelle de l'ovaire ; chaque ovaire est constitué d'un faisceau d'ovarioles.

Parasitoïde : Insecte dont la larve se développe aux dépens d'un hôte unique qu'elle tue à terme (intermédiaire entre parasite et prédateur).

Période critique (PC) : Moment précis après le repas sanguin de *Rhodnius prolixus* au-delà duquel la décapitation n'empêche plus la mue (mise en évidence par Wigglesworth, 1934).

Phytoecdysone : Ecdystéroïde d'origine végétale (ex : épinastérone chez les épinards) aux propriétés biologiques proches de l'ecdysone des insectes.

PTTH : Hormone prothoracotrope (neuropeptide) sécrétée par les cellules neurosécrétrices du cerveau ; stimule les glandes prothoraciques à produire l'ecdysone.

Sclérification : Durcissement et pigmentation de la nouvelle cuticule après la mue, par tannage de la protéine cuticulaire (sclérotine).

Spiracle (stigate) : Orifice respiratoire externe du système trachéen, contrôlé par des sphincters musculaires.

Trachée : Tube d'écorce chitineuse (avec taenidies hélicoïdales) constituant le réseau de distribution de l'oxygène jusqu'aux tissus.

Trachéole : Terminaison du système trachéen (diamètre $< 1 \mu\text{m}$) en contact direct avec les cellules ; siège des échanges gazeux.

Vitellogenèse : Processus de synthèse et d'accumulation des réserves vitellines (protéines, lipides, glycogène) dans l'ovocyte en croissance.

Prérequis

Ce cours suppose que l'étudiant a acquis, lors des années précédentes, quelques notions de base en biologie animale : la organisation générale d'un organisme vivant (cellules, tissus, organes), les grands principes du développement animal, et une familiarité élémentaire avec les groupes d'invertébrés. Une connaissance minimale du cycle de vie des insectes (œuf, larve, adulte) est également utile, sans être indispensable, car ces notions seront rappelées en début de cours.

Introduction

La physiologie des insectes constitue un champ disciplinaire fondamental pour tout étudiant en protection des végétaux. En effet, la maîtrise des mécanismes physiologiques qui régissent la vie des insectes, de la structure du tégument aux systèmes de régulation hormonale, est un prérequis indispensable à la compréhension des modes d'action des produits phytosanitaires, au développement de stratégies de lutte biologique et à l'interprétation des phénomènes de résistance aux insecticides.

Ce polycopié s'adresse aux étudiants de troisième année de Licence en Sciences Agronomiques, spécialité Protection des Végétaux, dans le cadre de l'UED du Semestre 6. Il respecte le canevas officiel validé par le département, tout en proposant une présentation structurée et actualisée.

Le cours suit une progression construite : on part de la métamorphose comme fil conducteur du développement, avant d'aborder successivement le tégument et la mue, la digestion, la respiration, la reproduction, le système nerveux, la régulation hormonale, et enfin les régulateurs de croissance (IGR) dans leur application phytosanitaire. Tout au long du document, l'effort a été de ne jamais perdre de vue le lien entre mécanismes fondamentaux et réalités agronomiques, particulièrement dans le contexte de la protection intégrée des cultures.

Objectifs du cours:

Ce polycopié vise à fournir aux étudiants de Licence 3 Protection des Végétaux une compréhension approfondie des grandes fonctions physiologiques des insectes. À l'issue de cet enseignement, l'étudiant sera capable de :

- Décrire la structure et les propriétés du tégument des insectes ;
- Distinguer les différents types de métamorphoses et expliquer le mécanisme de la mue ;
- Analyser le fonctionnement des appareils digestif, respiratoire, génital et nerveux ;
- Expliquer le rôle des hormones dans la régulation du développement postembryonnaire ;
- Comprendre les bases physiologiques de l'action des insecticides de troisième génération (IGR).

I. LE TÉGUMENT ET LA MUE CHEZ LES INSECTES

I.1. Définition et généralités

Le tégument des insectes est une structure multifonctionnelle d'une importance biologique considérable : il assure la protection mécanique et chimique de l'organisme, participe aux échanges gazeux et hydriques, sert de support à la musculature et constitue la principale barrière contre les agents pathogènes et les insecticides de contact (Chapman, 1998).

Distinction importante

Chez les vertébrés, le tégument est constitué de plusieurs couches cellulaires (épiderme, derme). Chez les insectes, il comprend en plus une couche non cellulaire externe, la cuticule, qui forme le véritable exosquelette.

I.2. Les différentes parties du tégument

Le tégument des insectes est composé de trois couches principales :

1. L'épiderme : couche cellulaire vivante sous la cuticule
2. La cuticule: enveloppe non cellulaire rigide
3. La membrane basale : tissu conjonctif de soutien

I.2.1. L'épiderme

L'épiderme constitue la partie cellulaire vivante du tégument. Il est formé d'une assise unique de cellules épithéliales. Certaines cellules spécialisées de l'épiderme (les trichogènes et les tormogènes) sont à l'origine des soies et sensilles sensorielles (Locke, 1984).

Les fonctions de l'épiderme sont multiples. Il est responsable de :

- La synthèse de la cuticule (chitine, protéines, cires, pigments)
- La régulation des échanges entre l'insecte et son environnement
- La production de substances comme les phéromones ou les cires
- Le contrôle du processus de mue

I.2.2. Les différentes parties de la cuticule

➤ Définition de la cuticule

La cuticule est une structure extracellulaire complexe, constituée principalement de chitine et

de protéines. L'organisation de la cuticule et sa structure sont illustrées dans la figure 1.

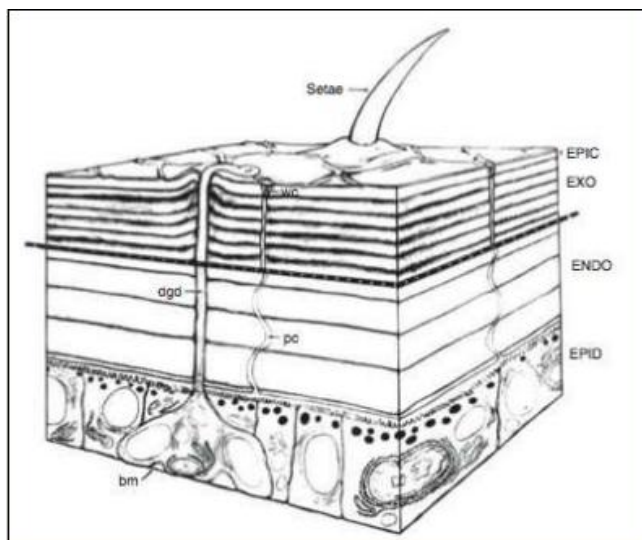


Figure 1 : Coupe de la cuticule et de l'épiderme d'un insecte. Setae : poils cuticulaires ; Epic : épicuticule ; Exo : exocuticule ; Endo : endocuticule ; Epid : épiderme ; dgb : canal glande dermique ; bm : membrane basale (Hadley, 1982).

La cuticule forme l'exosquelette des insectes et se compose classiquement de trois couches : l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule (Neville, 1975).

Ces couches, leurs positions ainsi que leurs propriétés sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1: Structure en couches de la cuticule, de l'extérieur vers l'intérieur

Couche	Position	Propriétés principales
Épicuticule	La plus externe (~1 µm)	Très fine, imperméable, riche en lipides et cires
Exocuticule	Couche externe de procuticule	Dure, sclérifiée, résistante
Endocuticule	Couche interne de procuticule	Flexible, riche en chitine, non sclérifiée

✓ L'épicuticule : couche la plus externe et la plus mince (< 1 µm). Non chitineuse, elle est composée de lipoprotéines et de cires cuticulaires qui assurent l'imperméabilité du tégument à l'eau et jouent un rôle crucial dans la communication chimique intra- et interspécifique.

✓ La procuticule externe ou exocuticule : riche en chitine et en protéines sclérifiées (tannées). Elle confère au tégument sa rigidité mécanique et sa résistance chimique. La sclérification implique le processus de tanning, oxydation enzymatique de quinones réticulant les protéines cuticulaires.

✓ La procuticule interne ou endocuticule : couche la plus épaisse, plus souple que l'exocuticule, non sclérotinisée. Elle est résorbée partiellement lors de la mue afin de recycler les acides aminés et les monosaccharides.

➤ **Composition chimique**

- Chitine : polysaccharide de haut poids moléculaire contenant des groupes aminés, synthétisée dans l'épiderme à partir de sucres et d'amino-sucres.
- Protéines cuticulaires : renforcent la structure ; peuvent être sclérifiées (durcies).
- Cires : imperméabilisent la cuticule pour prévenir la déshydratation.
- Pigments : confèrent la coloration à l'insecte.

I.2.3. La membrane basale

La membrane basale est une fine couche de tissu conjonctif située sous l'épiderme. Elle soutient l'épiderme et le relie aux tissus internes de l'insecte.

I.2.4. Les œnocytes et les canalicules cuticulaires

Les œnocytes sont des cellules d'origine ectodermique différenciées lors du développement embryonnaire. Selon les espèces, ils restent associés à l'épiderme ou s'en séparent (chez les Lépidoptères, Coléoptères et Diptères, ils forment des amas au voisinage des stigmates ; chez d'autres insectes, ils sont inclus dans le corps gras). Leur rôle principal est la synthèse des lipides et des cires cuticulaires (Locke, 2001).

Les canalicules cuticulaires traversent la cuticule et permettent l'excrétion des substances produites par les glandes dermiques. On distingue :

- Canalicules exuviaux : débouchent dans l'espace entre ancienne et nouvelle cuticule lors de la mue.
- Canalicules cirifères : traversent l'épicuticule et mettent en place les structures cireuses.

- Canalicules du ciment : assurent le dépôt de la couche de ciment.
- Canalicules poraires : occupés par un axe cytoplasmique.

Canalicules et insecticides

Les canalicules constituent des voies de pénétration pour les insecticides de contact, notamment pour les molécules lipophiles qui dissolvent les cires épicuticulaires. La compréhension de leur structure est essentielle pour optimiser les formulations phytosanitaires.

I.3. Principaux rôles de la cuticule

La cuticule remplit des fonctions multiples et essentielles :

- ✓ Protection mécanique et barrière contre la déshydratation : elle constitue un exosquelette et empêche la perte d'eau par évaporation grâce à la couche de cires.
- ✓ Déterminisme de la forme et de la couleur : la sclérotisation, la pigmentation et les microstructures cuticulaires définissent l'aspect externe de l'insecte.
- ✓ Communication chimique : les phéromones traversent la cuticule, et les organes sensoriels y sont ancrés.
- ✓ Rôle nutritif lors de la mue : les composants de l'ancienne cuticule sont recyclés grâce au liquide exuvial.
- ✓ Croissance discontinue par mues : la rigidité de la cuticule impose des cycles de mue pour permettre la croissance.

I.3.1. La sclérification

La sclérification est le processus de durcissement de la cuticule par formation de liaisons croisées entre les chaînes protéiques. Le produit de la sclérification, la sclérotine, est un plastique naturel d'aspect corné comparable à la kératine. Ce processus est initié par la bursicon (hormone libérée après la mue) et implique l'oxydation de la DOPA en dopamine puis en quinones réactives qui réticulent les protéines.

i Sclérification et minéralisation

Chez certains insectes (ex. : coléoptères), la cuticule est également minéralisée par des sels de calcium. Chez d'autres (ex. : chenilles), la cuticule reste flexible (non sclérifiée), permettant de grandes extensions de l'abdomen (jusqu'à $\times 20$ lors de la ponte chez les criquets femelles).

I.4. La pigmentation du tégument

I.4.1. Principaux types de pigments

La pigmentation des insectes repose sur plusieurs familles de pigments dont les propriétés et les origines diffèrent. Le tableau 2 synthétise les principaux pigments responsables de la coloration du tégument.

Tableau 2: Pigments cuticulaires : couleurs et origine biologique

Pigment	Couleurs produites	Origine
Mélanine	Noir, brun, rouge, jaune	Synthèse endogène (voie de la tyrosine)
Ommochromes	Brun, jaune, rouge, violet	Dérivés du tryptophane
Caroténoïdes	Jaune, rouge	Alimentation (végétaux)
Ptérines	Blanc, rouge, jaune, vert	Synthèse endogène

I.4.2. Facteurs influençant la pigmentation

- Facteurs internes : âge, maturité sexuelle, densité de population (insectes grégaires).
- Facteurs externes : température, humidité, photopériode, couleur de l'environnement.

✓ *Locusta migratoria*: Variation de pigmentation

Les individus sont généralement verts pendant la saison des pluies (camouflage parmi la végétation) et bruns pendant la saison sèche. Chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria*, la phase grégaire est caractérisée par une pigmentation noire et jaune très contrastée, régulée par l'hormone juvénile (Lebbouz, 2010).

I.5. La Métamorphose chez les Insectes

La métamorphose est l'ensemble des transformations morphologiques et physiologiques subies par un insecte au cours de son développement postembryonnaire, sous contrôle hormonal, depuis l'éclosion jusqu'à l'état adulte (Imms, 1977).

I.5.1. Les grands types de développement postembryonnaire

Sur la base de l'importance des remaniements morphologiques intervenant entre la larve et l'adulte, on distingue classiquement trois grands types de développement chez les insectes (Gullan et Cranston, 2014).

I.5.1.1. L'amétabolie

L'amétabolie (du grec a- : absence ; metabolê : changement) caractérise les insectes les plus primitifs (Apterygotes : Collembolés, Zygentoma (anciennement Thysanoures)). Le jeune, à l'éclosion, est une réplique miniature de l'adulte ; il lui ressemble morphologiquement et ne présente aucune transformation notable au fil des mues, si ce n'est l'accroissement de taille et l'acquisition de la maturité sexuelle. Les mues persistent après l'atteinte de l'état adulte (Gullan et Cranston, 2014).

I.5.1.2. L'hémimétabolie (métamorphose incomplète)

L'hémimétabolie concerne les Ptérygotes à métamorphose incomplète (Orthoptères illustré en figure 2, Hémiptères, Blattes, etc.). Les stades immatures, appelés nymphes (ou larves selon les auteurs), ressemblent à l'adulte mais sont dépourvus d'ailes fonctionnelles et d'organes reproducteurs matures. Les ébauches alaires apparaissent progressivement à l'extérieur du corps au fil des stades nymphaux. L'adulte, ou imago, est atteint sans stade nymphal de repos. Le cycle comprend trois phases : œuf → larve(s)/nymph(e)s → imago (Chapman, 2013 ; Daly et al., 1998).

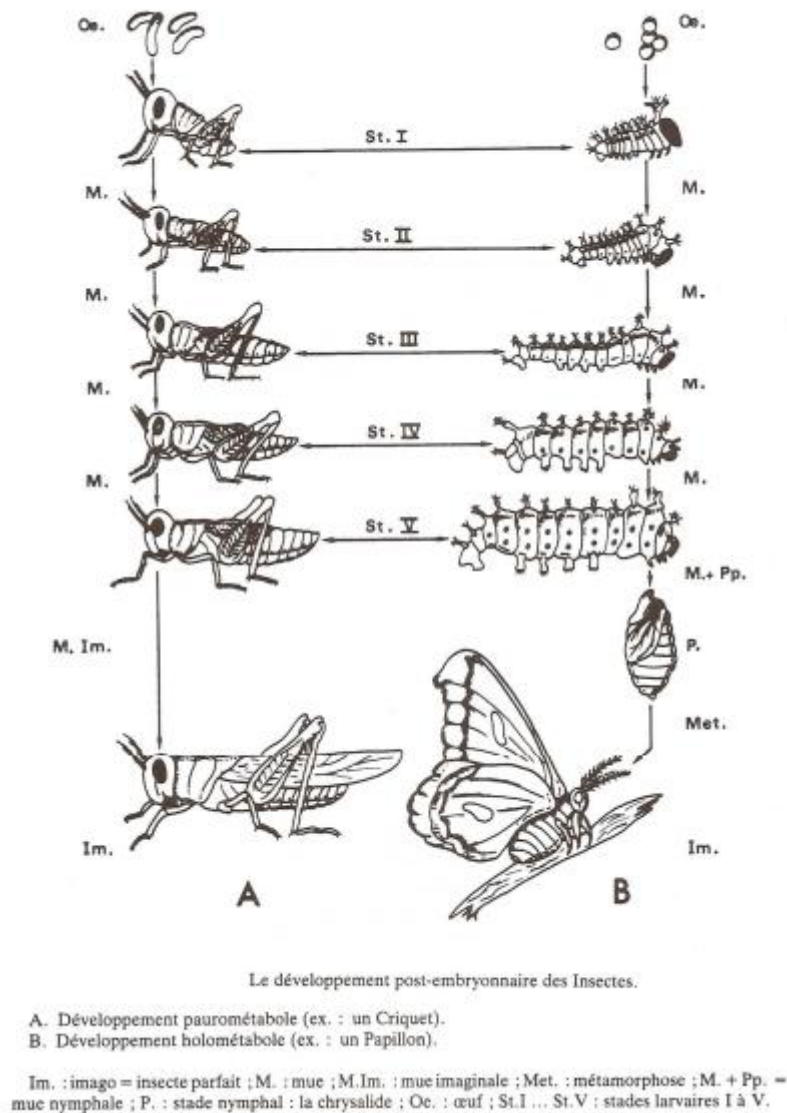


Figure 2 : Le Développement post-embryonnaire, cas d'un hémimétabole (A) et d'un Holométaboles (B) (Beaumont et Cassier, 1983).

Définition : Nymph

Stade immature des insectes hémimétaboles, morphologiquement proche de l'adulte mais sexuellement immature et dépourvu d'ailes fonctionnelles (Snodgrass, 1954).

I.5.1.3. L'holométabolie (métamorphose complète)

L'holométabolie représente le mode de développement le plus évolué et concerne la majorité des espèces d'insectes (Coléoptères, Diptères, Lépidoptères illustrée en figure 2, Hyménoptères, etc.), soit environ 85 % des espèces connues (Grimaldi et Engel, 2005).

Le cycle (figure 2) comprend quatre stades : œuf → larve(s) → nymphe (pupe) → imago.

La larve est morphologiquement très différente de l'adulte (vermiforme, apode, etc.) et occupe souvent un habitat distinct. Le stade nymphal est une phase de profonde réorganisation tissulaire au cours de laquelle les histoblastes adultes se développent aux dépens des tissus larvaires (Chapman, 2013).

Définition : Pupe (nymphe holométabole)

Stade immobile interposé entre la larve et l'adulte chez les insectes holométales, au cours duquel s'opère la histolyse des tissus larvaires et l'histogenèse des structures adultes à partir des disques imaginaux (Nijhout, 1994).

I.6. La mue (Ecdyse)

I.6.1. Définition

Chez les Arthropodes, la présence du tégument impose un mode de croissance particulier, lié à la perte de l'ancien tégument et à la formation d'un nouveau : ce phénomène est la mue (ou ecdyse). C'est un processus périodique par lequel un insecte se débarrasse de son ancienne cuticule (exuvie) et en synthétise une nouvelle, permettant ainsi l'accroissement de taille entre deux stades du développement (Wigglesworth, 1972).

I.6.2. Étapes du processus de mue

La mue est un processus cyclique qui se déroule en plusieurs phases successives rigoureusement coordonnées (Chapman, 2013). Ces phases sont les suivantes:

1. Activation et prolifération cellulaire : division des cellules de l'épiderme par mitose.
2. Apolyse : séparation des cellules épidermiques de l'endocuticule ; formation d'un espace sous-cuticulaire.
3. Sécrétion du liquide exuvial : gel d'enzymes digestives (chitinases, protéases) qui favorise la synthèse de la nouvelle cuticule et digère l'ancienne endocuticule.
4. Recyclage des composants cuticulaires : absorption des produits de digestion par les cellules épidermiques.

5. Formation de la procuticule : la nouvelle cuticule (exo- + endocuticule) se forme progressivement.
6. Formation des lignes ecdysiales : lignes en Y sur la tête et le thorax (zones de moindre résistance).
7. Augmentation de la pression interne : absorption d'air et/ou d'eau, pompage de l'hémolymphe.
8. Libération de l'exuvie : mouvements musculaires stéréotypés permettant à l'insecte de sortir de l'ancienne cuticule.
9. Sclérotisation de la nouvelle cuticule : durcissement par tannage des protéines et formation des liaisons chitine/protéines.

Les principales étapes du processus de mue au niveau de la cuticule sont représentées dans la figure 3. L'observation de la figure permet de distinguer les étapes principales dans le processus de mue.

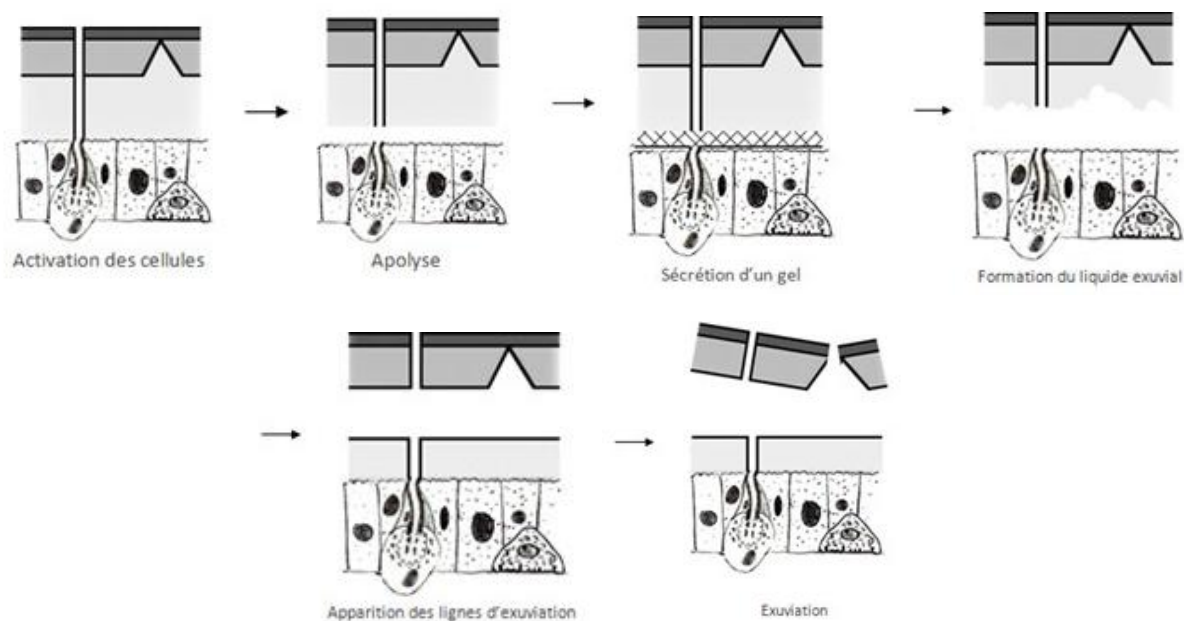


Figure 3: Différentes phases du processus de mue au niveau de la cuticule (Nowak, 2012)

I.7. Pénétration des insecticides et des agents entomopathogènes à travers le tégument

I.7.1. Pénétration des insecticides

La cuticule constitue la principale barrière à la pénétration des insecticides. Plus la larve est âgée et sa cuticule épaisse et sclérifiée, plus elle est résistante aux insecticides.

La pénétration suit deux phases :

- Phase rapide : saturation des couches cuticulaires (épicuticule lipidique)
- Phase lente : migration latérale vers les sites d'action via le système trachéen

Les insecticides peuvent agir en desséchant ou en abrasant la cuticule (ex. : poudres de silice, diatomées), facilitant l'entrée d'autres substances toxiques. La polarité de la molécule influence fortement sa capacité de pénétration.

Note pédagogique : La résistance cuticulaire aux insecticides de contact (organophosphorés, pyréthrinoides) est souvent associée à une épaisseur accrue de l'exocuticule ou à une modification de la composition en cires épicuticulaires chez les biotypes résistants (Balabanidou et al., 2018).

I.7.2. Infection par les champignons entomopathogènes

Les champignons entomopathogènes, notamment *Beauveria bassiana* et *Metarhizium* spp., se distinguent des autres agents pathogènes des insectes par leur capacité à pénétrer directement à travers la cuticule de leur hôte sans être ingérés. Après adhésion à la surface cuticulaire, les spores germent et produisent des structures spécialisées ainsi que des enzymes (protéases, chitinases et lipases) qui facilitent la traversée du tégument. La pénétration est souvent favorisée au niveau des régions moins sclérifiées ou des ouvertures naturelles de l'organisme. (Mannino et al., 2019).

➤ Étapes de l'infection

1. Adhésion : les conidies se fixent à la surface cuticulaire grâce à des protéines hydrophobes (hydrophobines) et des adhésines.
2. Germination : formation d'un appressorium, structure d'adhérence spécialisée.
3. Pénétration : sécrétion d'enzymes (protéases, chitinases, lipases) qui dégradent les couches

cuticulaires.

4. Colonisation : envahissement de l'hémocœle sous forme de blastospores ; production de toxines (ex. : beauvericine).
5. Sporulation : après la mort de l'hôte, le champignon émerge, momifie l'insecte et produit de nouvelles conidies.

La figure ci dessous, illustre le cycle infectieux de *Beauveria bassiana* chez l'insecte.

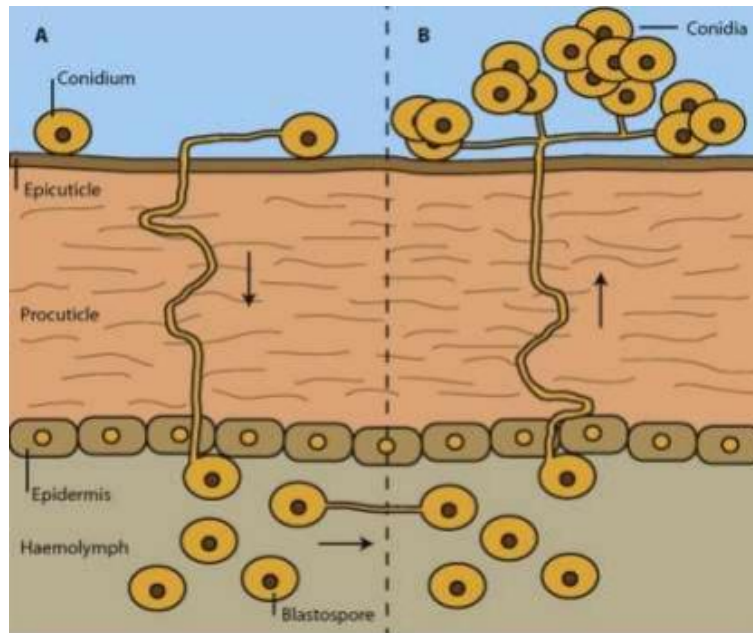


Figure 4 : Cycle infectieux de *Beauveria bassiana* chez l'insecte (Valero-Jiménez et al., 2016).

i Application en lutte biologique

Ces champignons entomopathogènes sont utilisés comme biopesticides en agriculture biologique. Leur efficacité dépend de l'humidité relative (> 90 %), de la température (20-28 °C) et de la composition de la cuticule de l'hôte. Ils sont particulièrement intéressants pour la lutte contre les ravageurs résistants aux insecticides chimiques (Mantzoukas et Eliopoulos, 2023).

II. L'APPAREIL DIGESTIF ET LA DIGESTION

II.1. Les différents types de régimes alimentaire chez les insectes

Les insectes exploitent une diversité de ressources trophiques considérable. En se basant sur la nature de la ressource alimentaire, on distingue les principales guildes trophiques suivantes (Gullan et Cranston, 2014) :

- ✓ **Phytophages** : se nourrissent de tissus végétaux (feuilles, racines, fruits, sève). Constituent la majorité des insectes ravageurs des cultures. Exemples : pucerons (Aphididae), chenilles (Lepidoptera), chrysomèles (Chrysomelidae).
- ✓ **Prédateurs** (entomophages prédateurs) : consomment d'autres arthropodes. Exemples : coccinelles (Coccinellidae), chrysopes (Chrysopidae), carabes (Carabidae).
- ✓ **Parasites et parasitoïdes** : vivent aux dépens d'un hôte animal. Les parasitoïdes (principalement Hyménoptères et certains Diptères) tuent leur hôte à terme. Exemples : *Trichogramma* spp. (Hymenoptera), *Aphidius* spp. (Aphidiinae).
- ✓ **Saprophages et détritivores** : se nourrissent de matières organiques en décomposition. Exemples : bousiers, larves de Diptères nécrophages.
- ✓ **Mycophages et cleptophages** : consomment des champignons ou dérobent des provisions d'autres insectes.
- ✓ **Rhizophages** : phytophages spécialisés dans la consommation de racines.
- ✓ **Opophages** : consommateurs de sève brute ou élaborée (pucerons piqueurs-suceurs).

Note pédagogique : Les insecticides à ingestion (organophosphorés systémiques, néonicotinoïdes) ciblent prioritairement les espèces phytophages par absorption à travers le tube digestif, ce qui justifie l'étude approfondie de l'anatomie et de la physiologie digestive.

II.2. Composition du tube digestif

Le tube digestif des insectes est un tube complet (figure 5), orienté antéro-postérieurement, divisé en trois grandes régions distinctes par leur origine embryologique et leurs fonctions respectives (Dow, 1992).

Le système digestif complet (présent chez tous les insectes) permet une spécialisation des zones en ingestion, stockage, digestion et absorption. Il s'oppose au système incomplet d'autres invertébrés (hydres, vers plats) qui ne disposent que d'une seule ouverture servant à la fois de bouche et d'anus.

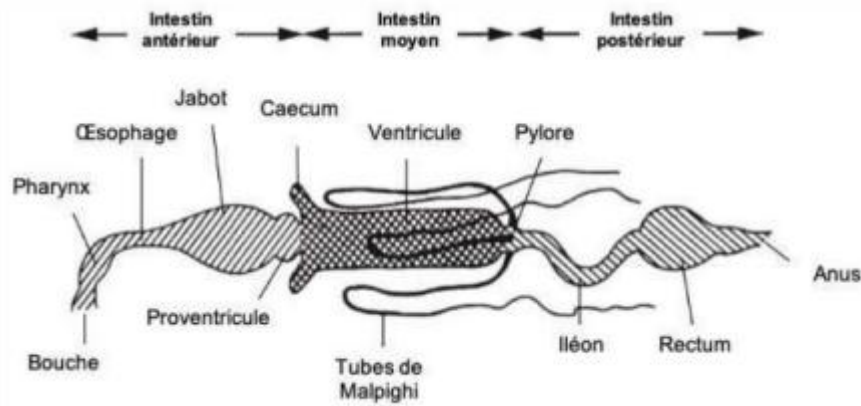


Figure 5 : Description des différentes subdivisions du tube digestif des insectes (Chapman, 2013).

II.2.1. L'intestin antérieur (stomodeum)

D'origine ectodermique, l'intestin antérieur comprend :

- La cavité buccale et les glandes salivaires : la salive contient des enzymes digestives (amylases, invertases), des anticoagulants (chez les hématophages) et parfois des toxines végétales neutralisantes. Chez les pucerons et les thrips, la salive joue aussi un rôle dans la formation d'une gaine de salivation et dans la transmission de virus phytopathogènes.
- Le pharynx et l'oesophage : structures à rôle essentiellement locomoteur (pompage, transit).
- Le jabot (crop) : réservoir de stockage temporaire des aliments. Particulièrement développé chez les espèces à alimentation liquide et chez les insectes sociaux (fourmis mellifères).
- Le proventricule (gésier) : armé de dents cuticulaires chez les espèces granivores et les insectes broyeurs ; filtre mécanique empêchant le passage des particules non broyées vers l'intestin moyen.

II.2.2. L'intestin moyen (mésenteron)

D'origine entodermique, l'intestin moyen est le principal siège de la digestion enzymatique et de l'absorption des nutriments. Il est délimité par un épithélium de cellules

digestives (entérocytes) et, chez de nombreuses espèces, il est enveloppé par une membrane péritrophique, structure chitineuse protégeant les cellules épithéliales de l'abrasion et des toxines alimentaires, tout en laissant passer les enzymes et les produits de dégradation (Dow, 1992).

L'intestin moyen peut présenter des caecums gastriques (diverticules latéraux), qui augmentent considérablement la surface d'absorption chez certains groupes (Orthoptères, Diptères).

II.2.3. L'intestin postérieur (proctodeum)

D'origine ectodermique, l'intestin postérieur comprend l'iléon, le côlon, le rectum et l'anus. Il est spécialisé dans la réabsorption de l'eau et des ions minéraux, fonction vitale pour les insectes terrestres exposés à la dessiccation. Les papilles rectales, richement innervées et irriguées par l'hémolymphe, sont les structures actives de cette réabsorption ionique et hydrique (Phillips, 1981).

➤ Les tubes de Malpighi

Structures filiformes (semblables à des spaghettis) s'insérant à la jonction mésentéron/proctodeum. Ils s'étendent dans la cavité abdominale et constituent les organes excréteurs principaux. Leur rôle essentiel est :

- Extraction des déchets azotés (NH_4^+) de l'hémolymphe.
- Conversion du NH_4^+ (toxique) $\rightarrow$ urée $\rightarrow$ acide urique (semi-solide, non toxique).
- L'acide urique est évacué dans l'intestin postérieur et éliminé dans les fèces.

Avantage de l'acide urique

La production d'acide urique (au lieu d'urée ou d'ammoniac) est une adaptation clé à la vie terrestre : l'acide urique est peu toxique, faiblement soluble dans l'eau et peut être éliminé sous forme solide ou semi-solide, minimisant ainsi les pertes d'eau, très important pour les insectes terrestres.

II.3. Physiologie de la digestion

La digestion chez les insectes est assurée par des enzymes sécrétées principalement par les glandes salivaires et les cellules de l'intestin moyen. Les principales catégories d'enzymes digestives sont (Terra et Ferreira, 1994) :

- Amylases et glucosidases : hydrolyse des polysaccharides (amidon, cellulose partielle chez certains termites) en mono- et disaccharides.
- Protéases (trypsines, chymotrypsines, endopeptidases) : dégradation des protéines alimentaires en acides aminés.
- Lipases et estérases : hydrolyse des lipides en acides gras et glycérol.
- Cellulases : présentes surtout chez les termites, via des symbiotes intestinaux (protistes, bactéries), permettant la digestion de la cellulose.

Le pH intestinal varie selon les compartiments et les groupes taxonomiques. Les Lépidoptères présentent un pH intestinal moyen très alcalin (pH 9-11), ce qui potentialise l'action des toxines Cry de *Bacillus thuringiensis* en favorisant leur solubilisation et leur activation (Dow, 1992).

II.4. Absorption des nutriments

Le mésentéron est le principal site d'absorption. On distingue deux types de mécanismes :

- Absorption passive : diffusion selon le gradient de concentration.
- Absorption active : nécessite de l'énergie (pompes ATPases) ; permet le transport contre le gradient. Exemple : acides aminés couplés au transport de K^+ .

L'eau est absorbée avec les aliments dans le mésentéron (gradient osmotique créé par éjection d'ions dans la lumière), puis réabsorbée à plus de 90 % dans le rectum.

II.5. Défenses métaboliques et rôle de l'intestin moyen

Les plantes produisent des substances toxiques secondaires pour se défendre des insectes phytophages. L'intestin moyen est le siège de mécanismes de détoxification :

- Substances hydrosolubles : métabolisées directement dans les voies métaboliques primaires.

- Substances lipophiles : converties en composés hydrosolubles par des systèmes enzymatiques (cytochromes P450, oxydases microsomiales) pour faciliter leur excrétion.

i. *Manduca sexta* et la nicotine

Les larves de *Manduca sexta* (Sphingidae) consomment du tabac (*Nicotiana*). La nicotine, très toxique, est oxydée dans l'intestin moyen par des microsomes oxydases en nicotine-N-oxyde, une forme moins toxique qui est ensuite excrétée via les tubes de Malpighi. .

II.6. Rôle écologique des excréments

Les excréments ne sont pas simplement des déchets. Ils jouent un rôle dans les interactions écologiques :

- Les parasitoïdes (guêpes) utilisent les composés chimiques des excréments (ex. : phénols) pour localiser leurs hôtes larvaires dans les cultures.
- Le miellat des pucerons (liquide sucré excrété) attire les fourmis qui, en échange, protègent les pucerons contre leurs prédateurs (relation mutualiste).

i Application en protection des végétaux

Les guêpes parasitoïdes utilisent également le miellat pour évaluer l'état du complexe puceron/plante. La connaissance des sémiochimiques présents dans les excréments et le miellat peut être exploitée pour la surveillance des populations de ravageurs (piégeage olfactif) et pour le développement de stratégies de confusion ou d'attraction-destruction.

III. LA RESPIRATION ET LE SYSTÈME TRACHÉEN

III.1. Introduction

Contrairement aux vertébrés, les insectes n'ont pas de vaisseaux sanguins pour transporter l'oxygène vers les organes. Ils possèdent un réseau de fins tubes, appelés trachées et trachéoles, qui relient directement les cellules à l'extérieur via des orifices latéraux appelés stigmates.

Il existe typiquement 9 paires de stigmates : 2 paires thoraciques et 7 paires abdominales, complétées par des sacs aériens chez certaines espèces.

Originalité du système respiratoire des insectes

Contrairement au système circulatoire des mammifères où le sang transporte l'O₂, chez les insectes l'oxygène est acheminé directement aux cellules par les trachées. Le sang des insectes (hémolymph) ne joue donc qu'un rôle mineur dans le transport des gaz respiratoires ; il est principalement dédié au transport des nutriments.

III.2. Structure du système trachéen

Le système respiratoire (figure 6) est constitué d'organes spécialisés qui assurent l'entrée de l'air et les échanges gazeux entre l'organisme et le milieu extérieur.

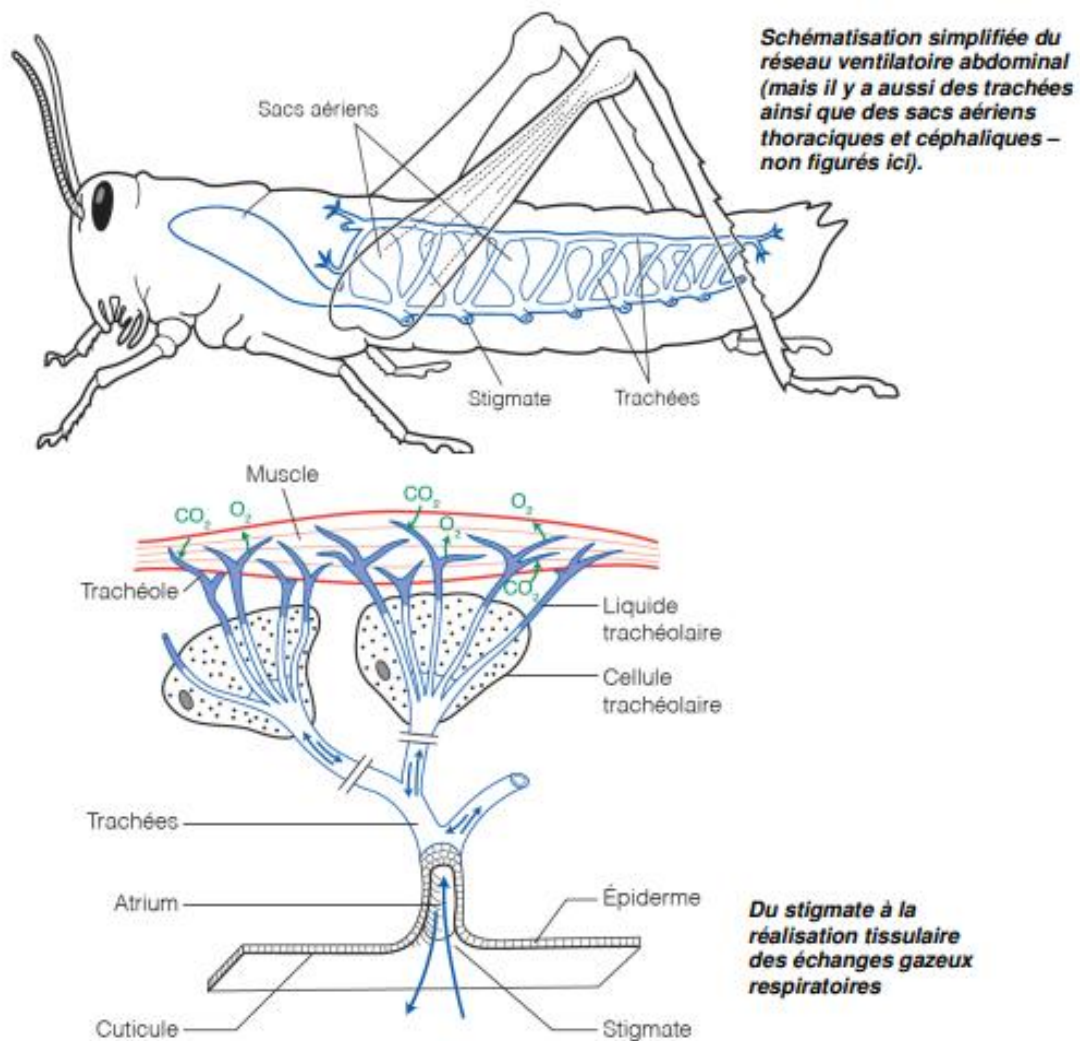


Figure 6: Structure générale du système respiratoire montrant les principales voies aériennes et les organes impliqués dans les échanges gazeux (Segarra et al, 2014).

III.2.1. Les stigmates (spiracles)

Les stigmates sont les ouvertures externes du système trachéen. Chez les Aptérygotes primitifs, ce sont de simples orifices sans dispositif de fermeture, responsables de pertes hydriques importantes. Chez la plupart des insectes évolués, ils débouchent dans une cavité (atrium) dont les parois portent des poils filtrants (trichomes) qui empêchent l'entrée de poussières et d'eau. Un appareil de fermeture musculaire permet de réguler l'ouverture.

i Résistance aux insecticides liée aux stigmates

Certains ravageurs développent une résistance en modifiant la structure de leurs stigmates pour limiter l'entrée des insecticides gazeux, ou en métabolisant rapidement les molécules

actives. La connaissance de ces mécanismes est utile pour développer des stratégies d'application ciblées.

III.2.2. Les trachées

Les trachées sont des tubes creux renforcés par des anneaux cuticulaires spiralés appelés taenidies. Ces épaissements maintiennent la lumière ouverte tout en permettant une certaine flexibilité. Le diamètre des trachées diminue progressivement des stigmates vers la périphérie. Chez certains insectes, des dilatations forment des sacs aériens.

III.2.3. Les trachéoles

Les trachéoles sont les ramifications terminales du système trachéen (diamètre $< 1 \mu\text{m}$). Elles sont en contact direct avec les cellules, et même parfois intracellulaires et constituent le site des échanges gazeux effectifs. Leur extrémité contient un liquide aqueux (hémolymph) où se réalise la présolubilisation des gaz. En période d'activité métabolique intense, ce liquide est résorbé, augmentant la surface d'échange. Chaque groupe de trachéoles est associé à une cellule trachéolaire étoilée.

III.2.4. Les sacs aériens

Les sacs aériens sont des dilatations du réseau trachéen, dépourvues de taenidies (ou à taenidies réduites), ce qui leur permet de se comprimer facilement. Leurs fonctions sont multiples :

- Réduction de la densité corporelle (facilitant le vol)
- Augmentation de la ventilation active (advection)
- Déplacement de l'hémolymph dans le corps

III.3. Aspects physiologiques de la respiration

Les échanges gazeux au niveau des trachéoles reposent essentiellement sur la diffusion selon les gradients de pression partielle : l' O_2 passe des trachées vers les cellules, et le CO_2 chemine en sens inverse. Chez les insectes de grande taille ou très actifs, la diffusion seule est insuffisante et la ventilation active (mouvements de compression thoraco-abdominale) assure un renouvellement forcé de l'air dans les trachées (Mill, 1985).

La consommation d'O₂ des insectes est variable selon l'activité. Le vol des insectes est parmi les activités locomotrices les plus coûteuses du règne animal : la consommation d'O₂ peut être multipliée par 20 à 100 par rapport au repos chez les espèces voilières actives (Dudley, 2000).

III.3.1. Diffusion passive

L'O₂ entre par les stigmates, traverse les trachées et atteint les trachéoles où il diffuse dans les cellules. Le CO₂ produit suit le chemin inverse. Ce mécanisme est suffisant chez les insectes de petite taille au repos.

III.3.2. Ventilation active

Chez les insectes à besoins métaboliques élevés (abeilles, sauterelles), des contractions musculaires rythmiques de l'abdomen pompent l'air activement.

- ✓ **Expiration (active)** : la contraction des muscles abdominaux internes augmente la pression interne et expulse l'air vicié par les stigmates postérieurs.
- ✓ **Inspiration (passive)** : lors du relâchement musculaire, l'élasticité de la chitine fait reprendre sa forme à l'abdomen, créant une dépression qui aspire l'air frais par les stigmates antérieurs.

✓ Ventilation chez le criquet *Schistocerca* sp.

Inspiration (passive, ~0,25 s) : par les 4 premières paires de stigmates (thoraciques et abdominaux 1-2).

Expiration (active, ~1 s) : contraction des muscles abdominaux, expulsion par les stigmates abdominaux 3 à 8.

Ce système en flux unidirectionnel garantit un renouvellement efficace de l'air, essentiel lors de vols prolongés.

III.4. Régulation du système trachéen

III.4.1. Régulation par le CO₂

La concentration de CO₂ dans l'hémolymphe est le signal clé. Une augmentation de CO₂ (activité physique intense) provoque l'ouverture des stigmates ; une faible concentration les ferme partiellement pour conserver l'eau. Les extrémités des trachéoles sont partiellement remplies de liquide trachéolaire dont le niveau régule les échanges gazeux en fonction du statut

osmotique tissulaire : en anaérobiose ou lors d'un exercice intense, l'augmentation de l'osmolarité tissulaire aspire le liquide trachéolaire hors des trachéoles, améliorant la diffusion gazeuse (Wigglesworth, 1983).

III.4.2. Régulation hormonale

L'octopamine (hormone de stress) stimule l'ouverture des stigmates. L'ecdysone, lors des mues, influence le développement des trachées et trachéoles.

III.4.3. Adaptation aux conditions environnementales

Milieus secs : stigmates à dispositif de fermeture complexe ; réduction du métabolisme pour limiter les besoins en O₂.

Milieus aquatiques : branchies trachéales, bulles d'air, plastrons, siphons (voir section III.5).

III.5. Respiration chez les insectes aquatiques et les endoparasites

Environ 3 % des espèces d'insectes ont secondairement colonisé le milieu aquatique tout en conservant un système trachéen. Deux grandes stratégies existent :

III.5.1. Utilisation de l'oxygène atmosphérique

- **Bulles d'air** : l'insecte emporte une réserve d'O₂ sous l'élytres ou sous le tégument (ex. : Dytique, Dystiscidés). L'adulte se place en position oblique ventre en bas pour capter l'air en surface.
- **Plastrons** : lame d'air maintenue par des poils hydrofuges, ils fonctionnent comme un poumon physique.
- **Siphons** : Pour respirer, les larves des Culicidés (figure 7) se tiennent obliquement par rapport à la surface de l'eau, tête en bas. Elles peuvent se déplacer par mouvements saccadés grâce à de brusques contractions de leur corps (Urquhart et al., 1996).

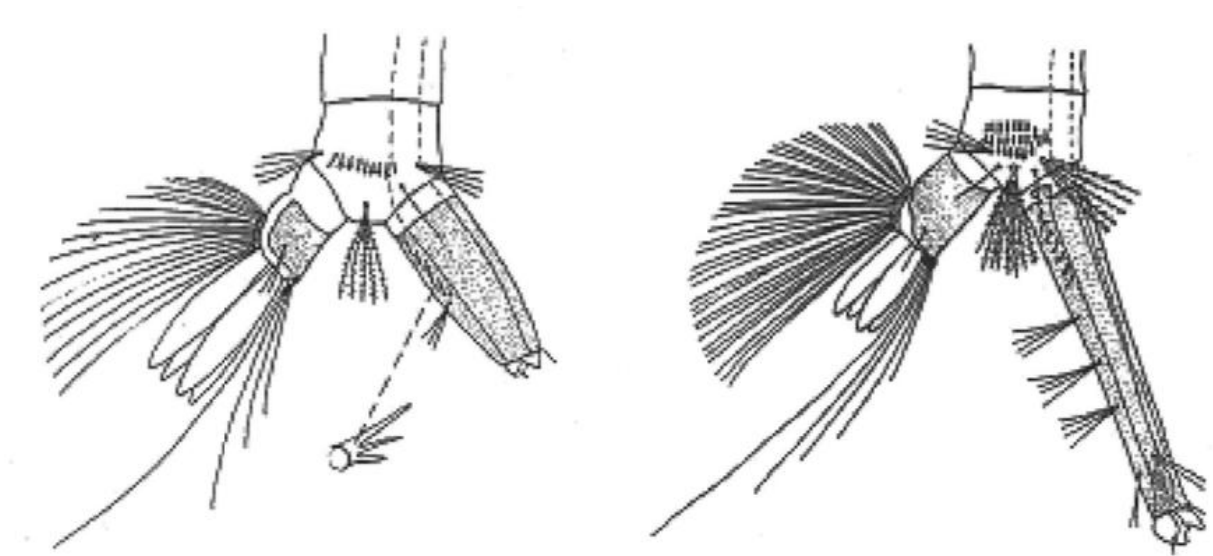


Figure 7: Derniers segments abdominaux et siphon respiratoire des *Aedes* et des *Culex*, d'après Service, 1980 dans Carnevale et Robert (2009)

III.5.2. Utilisation de l'oxygène dissous

- Respiration tégumentaire : échanges gazeux directs à travers un tégument très fin ; souvent le seul mode chez les très petites larves.
- Trachéobranchies : excroissances tégumentaires vascularisées reliées au système trachéen (larves d'Éphéméroptères, Pléoptères, Trichoptères).
- Branchies rectales : chez les larves de libellules Anisoptères, la chambre branchiale rectale est irriguée en eau par pompage actif.
- Branchies sanguines : extensions tégumentaires sans trachéoles ; relie l' O_2 dissous directement à l'hémolymphe.

III.5.3. Pigments respiratoires

Rares chez les insectes, les pigments respiratoires permettent la survie en milieux pauvres en O_2 . Les larves de Chironomidés (vers de vase) synthétisent de l'hémoglobine dès le 2^e stade, leur donnant une couleur rouge vif. Cette hémoglobine à forte affinité pour l' O_2 leur permet de coloniser les sédiments anoxiques riches en matière organique.

i Avantages et limites du système trachéen

Avantages : acheminement direct de l'O₂ aux cellules (très efficace pour les petits organismes) ; indépendance vis-à-vis du système circulatoire.

Limites : taille corporelle maximale limitée (dépendance à la diffusion) ; risque de déshydratation par les stigmates ; absence de pompe efficace comparable au diaphragme des vertébrés.

IV. L'APPAREIL GÉNITAL ET LA REPRODUCTION

La reproduction des insectes constitue un champ d'étude fondamental en entomologie appliquée : la dynamique des populations de ravageurs, la fécondité des espèces utiles (pollinisateurs, parasitoïdes) et les stratégies de contrôle par la technique de l'insecte stérile (TIS) ou par les analogues hormonaux sont directement dépendantes de la physiologie reproductive.

IV.1. Appareil génital femelle

L'appareil génital femelle, illustré dans la figure 8 comprend principalement :

Les ovaires (paire) : formés de tubes ovariens (ovarioles) (figure 9), sites de l'ovogenèse. On distingue les ovarioles panoïstiques (sans cellules nourricières distinctes) chez les insectes primitifs, et les ovarioles méroïstiques (avec cellules nourricières trophocytes), mieux adaptés à une production accélérée d'œufs.

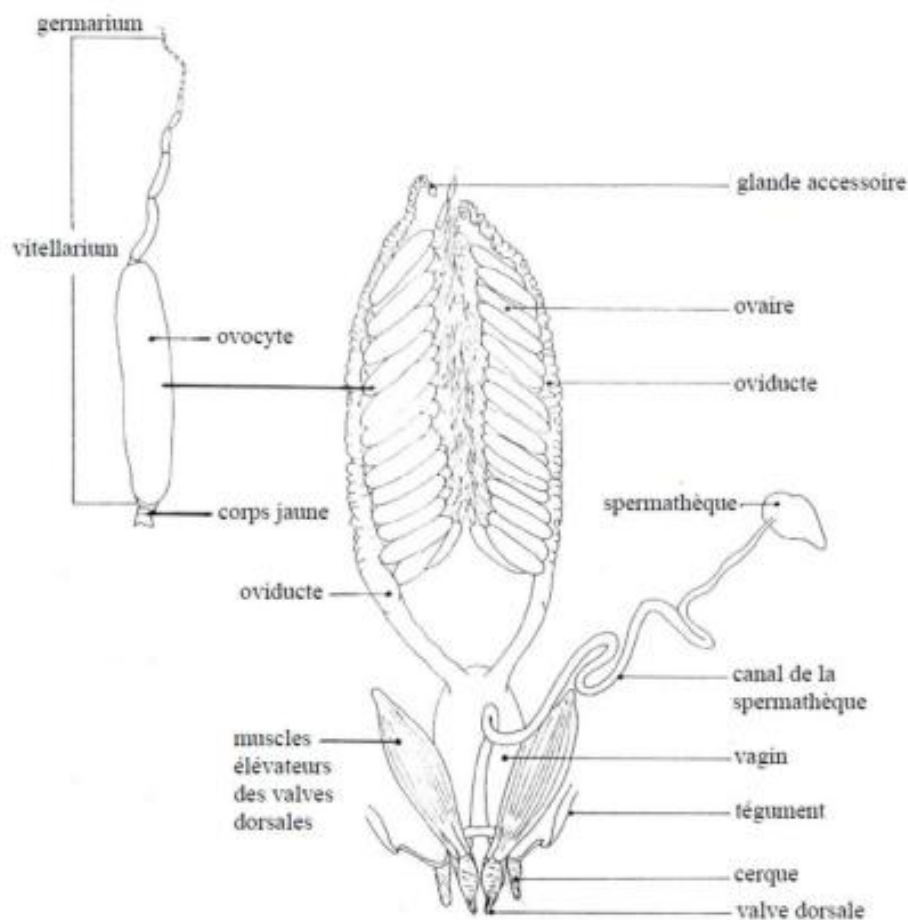


Figure 8 : Appareil génital du Criquet femelle (Jean, 2017)

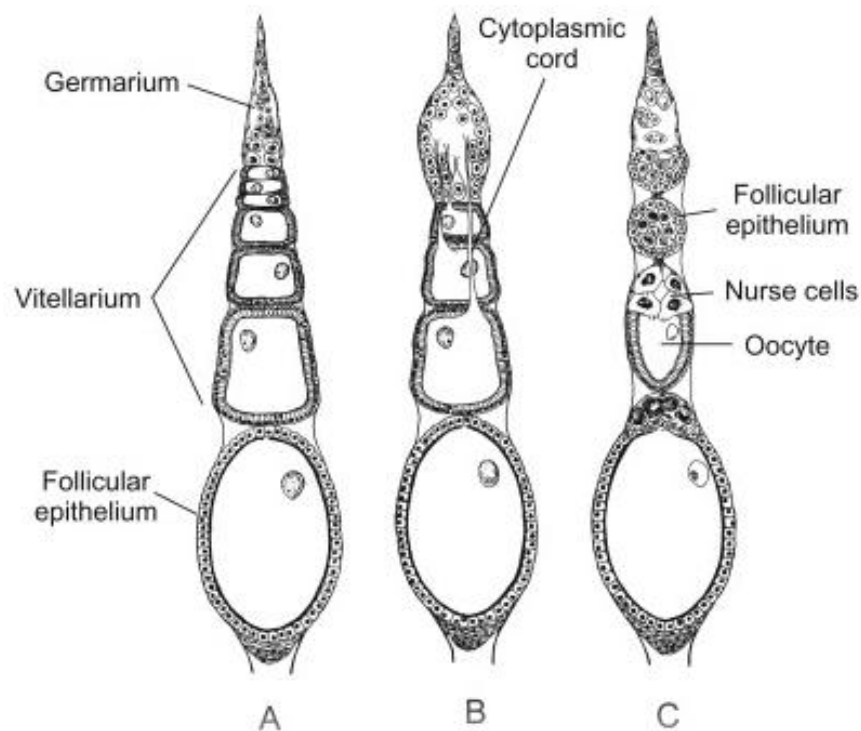


Figure 9 : Types d' ovarioles (Klowden, 2013)

Les caractéristiques des principaux types d'ovarioles chez les insectes sont présentées dans le tableau ci-dessous.

Tableau 3 : Principaux types d'ovarioles observés chez les insectes et leurs caractéristiques.

Type	Cellules nourricières	Distribution	Exemple
Panoïstique	Absentes	Orthoptères, Blattodea	Criquet
Méroïstique télotrophique	Dans le germarium	Hémiptères, Coléoptères	Punaise
Méroïstique polytrophique	Associées à chaque ovocyte	Diptères, Lépidoptères	Drosophile, Papillon

- Les oviductes latéraux et l'oviducte commun : canaux de transit des ovocytes matures.
- La spermathèque : organe de stockage du sperme après la fécondation. La femelle peut ainsi maintenir des spermatozoïdes viables plusieurs semaines à plusieurs années, permettant la fécondation différée des œufs (Gillott, 2005).

- Les glandes annexes (glandes accessoires) : produisent des sécrétions protégeant les œufs (oothèque chez les blattes et les mantes), facilitant leur adhérence au substrat ou assurant une couverture nutritive (Daly et al., 1998).

IV.2. Appareil génital mâle

L'appareil génital mâle (illustré en figure 10 et 11) comprend :

- Les testicules (paire) : formés de follicules testiculaires, sièges de la spermatogenèse.
- Les canaux déférents et le canal éjaculateur : canaux de transit des spermatozoïdes.
- Les glandes accessoires mâles : produisent le plasma séminal, qui contient des nutriments, des substances anti-aphrodisiaques (chez certaines espèces) et des facteurs agissant sur la physiologie reproductive de la femelle (Chen, 1984).
- L'édéage (organe copulateur) : structure sclérotinisée de l'armature génitale, dont la morphologie spécifique est utilisée en systématique pour l'identification des espèces.

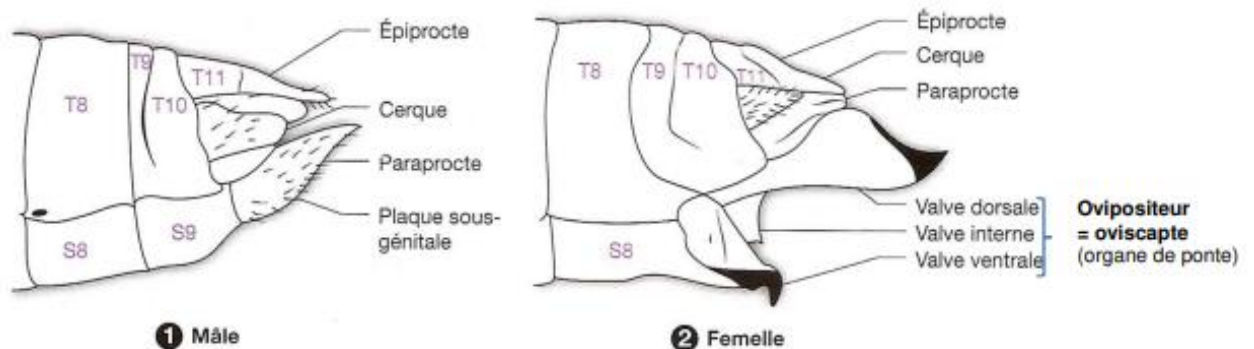


Figure 10 : Extrémité abdominale montrant la différence sexuelle; 1: Male; 2: Femelle (Breuil, 2007)

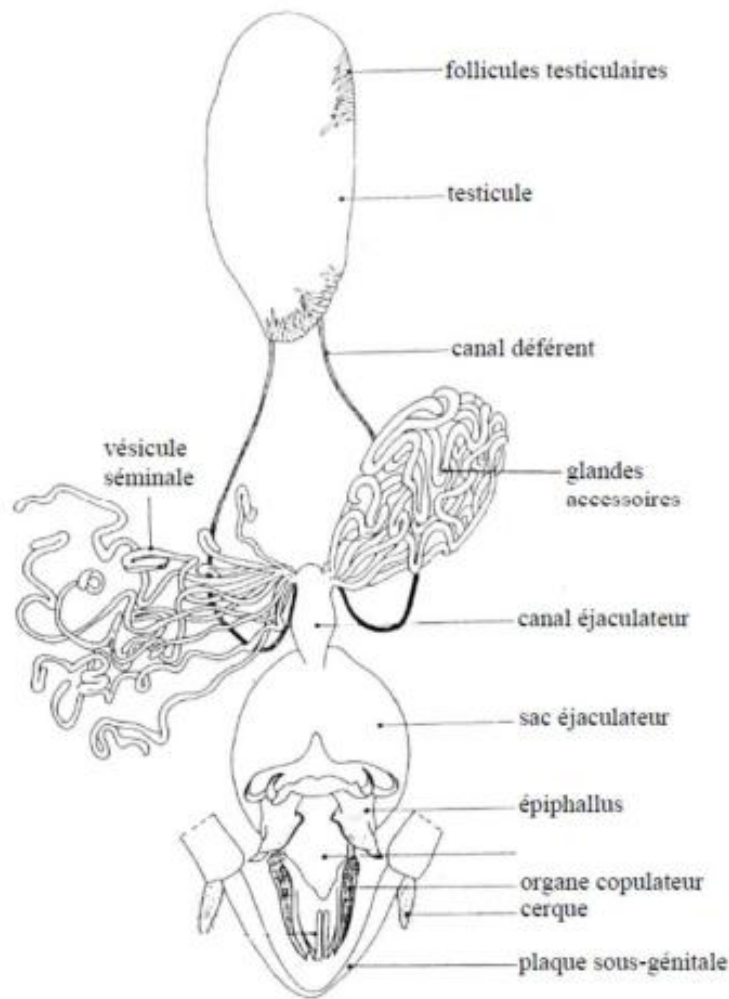


Figure 11 : Appareil génital du Criquet mâle (Jean, 2017)

IV.3. Ovulation

À maturité, le follicule se rompt à la base de l'ovariole (ovulation). L'ovocyte passe dans l'oviducte commun où il peut être fécondé par les spermatozoïdes stockés dans la spermathèque. Les cellules folliculaires dégénèrent ensuite (analogue du corps jaune des mammifères).

Contrôle du sexe chez les fourmis

Les œufs fécondés (diploïdes) donnent des femelles (ouvrières ou reines) ; les œufs non fécondés (haploïdes, parthénogenèse) donnent des mâles. La reine contrôle la fécondation en ouvrant ou fermant sa spermathèque.

IV.4. La fécondation: l'oviparité, la viviparité, l'ovoviviparité

La fécondation est interne chez la grande majorité des insectes. Les principaux modes de

reproduction sont selon Gullan et Cranston (2014) :

- ✓ Oviparité : le plus commun. L'œuf fécondé est pondu dans le milieu extérieur et son développement est externe.
- ✓ Viviparité : la larve se développe entièrement à l'intérieur du corps de la mère et est expulsée vivante. Exemple : certaines espèces de Diptères (*Glossina*, *Sarcophaga*).
- ✓ Ovoviviparité : les œufs sont retenus dans l'appareil génital maternel jusqu'à leur éclosion, mais sans véritable apport nutritif maternel. Exemples : blattes germanique (*Blattella germanica*).

Parmi les modes de reproduction particuliers, la parthénogénèse mérite une attention spéciale en entomologie appliquée : les pucerons (Aphididae) alternent des phases de reproduction parthénogénétique asexuée (vivipare) et sexuée, ce qui contribue à leur extraordinaire potentiel multiplicatif (Dixon, 1998).

V. LE SYSTEME NERVEUX

Le système nerveux des insectes est un système centralisé, organisé en chaîne ganglionnaire ventrale avec une masse céphalique (cerveau). Malgré sa taille réduite, il supporte des comportements remarquablement sophistiqués, comme la navigation, l'apprentissage, la communication, les réponses défensives ainsi que la reproduction. La connaissance de son organisation est importante pour comprendre les mécanismes d'action des insecticides neurotoxiques, qui représentent la majorité des molécules actuellement utilisées en protection des cultures (Chapman, 2013).

V.1. Description générale du système nerveux chez *Locusta migratoria*

Le système nerveux des insectes comprend :

A. Le cerveau (supraœsophagien ganglion ou protocérébrum):

Le cerveau des insectes correspond à une masse nerveuse principale, située dorsalement dans la tête, composée de trois régions: protocérébrum (centres optiques, corps pédonculés), deutocérébrum (lobes antennaires) et tritocérébrum (connexion au système nerveux stomatogastrique). Ces trois régions sont schématisés dans la figure 12 et 13.

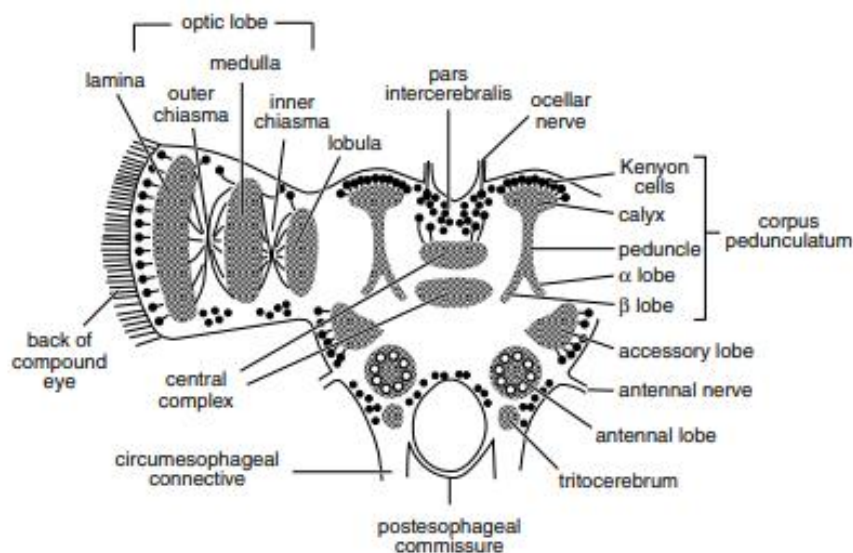


Figure 12: Région principales de cerveau chez les insectes (Chapman, 2013).

Légendes: Lobe optique, lamina, chiasma externe, médulla, chiasma interne, lobula, face postérieure de l'œil composé, complexe central, connectif circumœsophagien, pars intercerebralis, nerf ocellaire, cellules de Kenyon, calice, pédoncule, lobe α, lobe β, corps pédonculé, lobe accessoire, nerf antennaire, lobe antennaire, tritocérébrum, commissure postœsophagienne.

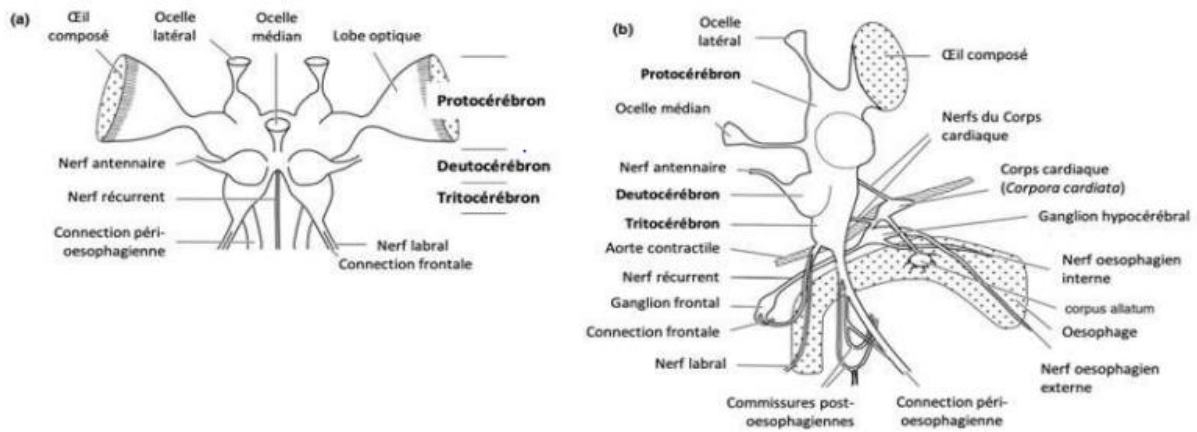


Figure 13 : Représentation du cerveau de *Locusta migratoria*. (a) Vue antérieure; (b) Vue latérale (Albrecht, 1953).

- Le ganglion sous-oesophagien : issu de la fusion des ganglions des segments mandibulaires, maxillaires et labiaux. Contrôle les pièces buccales, les glandes salivaires et le début du tube digestif.

B. La chaîne ganglionnaire ventrale (figure 14) : série de ganglions thoraciques (2 à 3) et abdominaux (jusqu'à 8), reliés par des connectifs nerveux longitudinaux. Chaque ganglion thoracique contrôle les appendices locomoteurs correspondants.

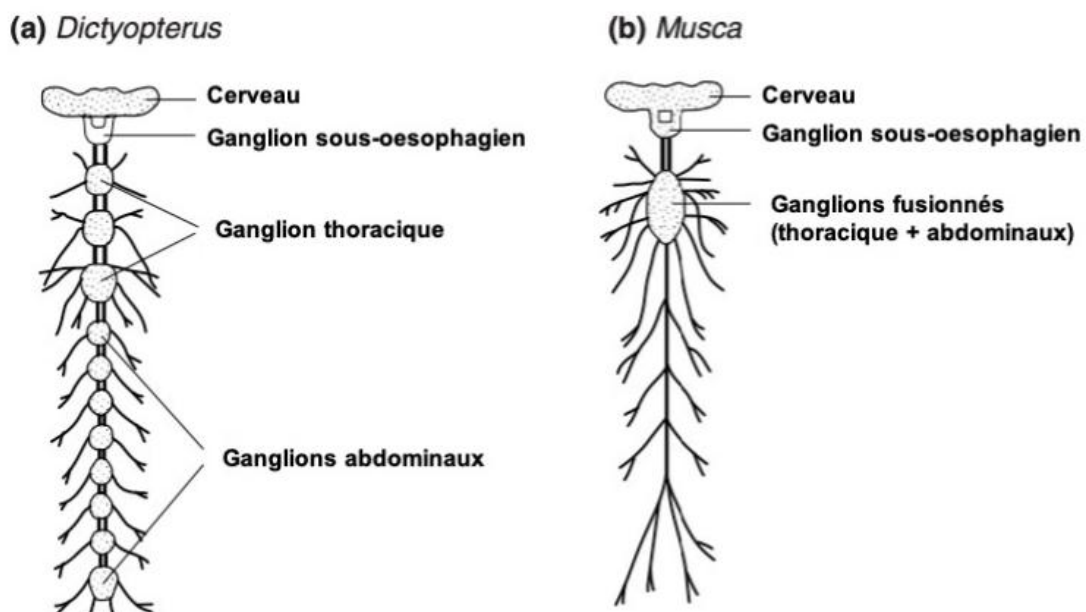


Figure 14 : Illustration schématique de la chaîne nerveuse ganglionnaire chez deux insectes, a: *Dictyopterus* sp.; b: *Musca* sp. (Albrecht, 1953).

- Le système nerveux stomatogastrique (viscéral) : innerve le tube digestif antérieur et les organes internes.
- Les nerfs sensoriels périphériques : relient les sensilles (récepteurs tactiles, chimiques, thermiques, propriocepteurs) au système nerveux central.

V.2. Le système nerveux rétrocébral

Le système nerveux rétrocébral désigne l'ensemble des organes neurosécréteurs associés au cerveau et situés en arrière de celui-ci. Il comprend les corpora cardiaca et les corpora allata (voir Chapitre VI). Ces structures constituent l'interface entre le système nerveux central et le système endocrine de l'insecte, assurant la transduction des signaux nerveux en réponses hormonales (Nijhout, 1994).

Les cellules neurosécrétrices du protocérébrum synthétisent la neurohormone prothoracicotrope (PTTH), hormone commandant la sécrétion d'ecdysone par les glandes prothoraciques (voir Chapitre VII). Ce couplage neuroendocrine est au cœur de la régulation du développement postembryonnaire des insectes.

V.3. Physiologie de la Neurotransmission

V.3.1. Transmission électrique (potentiel d'action)

La propagation du signal suit le schéma classique : dépolarisation (ouverture des canaux Na^+) $\rightarrow$ repolarisation (fermeture Na^+ + ouverture K^+). Particularité des insectes : absence de myéline, mais certains axones sont enveloppés de cellules gliales accélérant la conduction.

Les synapses électriques (gap junctions) à connexons/innexines permettent une transmission ultra-rapide et bidirectionnelle (ex. : réflexe de fuite de la blatte).

V.3.2. Transmission chimique (synapses)

1. Arrivée du potentiel d'action dans la terminaison présynaptique.
2. Entrée de Ca^{2+} via les canaux calciques voltage-dépendants.
3. Fusion des vésicules synaptiques (protéines SNARE) $\rightarrow$ libération des neurotransmetteurs dans la fente synaptique.
4. Fixation sur les récepteurs postsynaptiques $\rightarrow$ EPSP (excitateur) ou IPSP (inhibiteur).

Les types de neurotransmetteur, leurs cibles et rôle

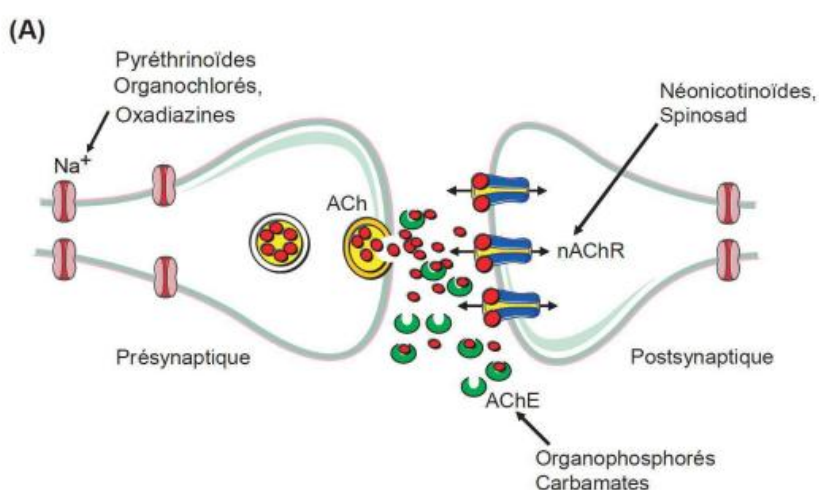
Tableau 4: Les principaux neurotransmetteurs des insectes

Neurotransmetteur	Type	Cible / Rôle
Acétylcholine (ACh)	Excitateur	Synapses centrales principales
GABA	Inhibiteur	Interneurones, muscles
Glutamate	Excitateur	Jonctions neuromusculaires
Dopamine / Sérotonine	Modulateur	Comportement, apprentissage

i Implication en protection des végétaux

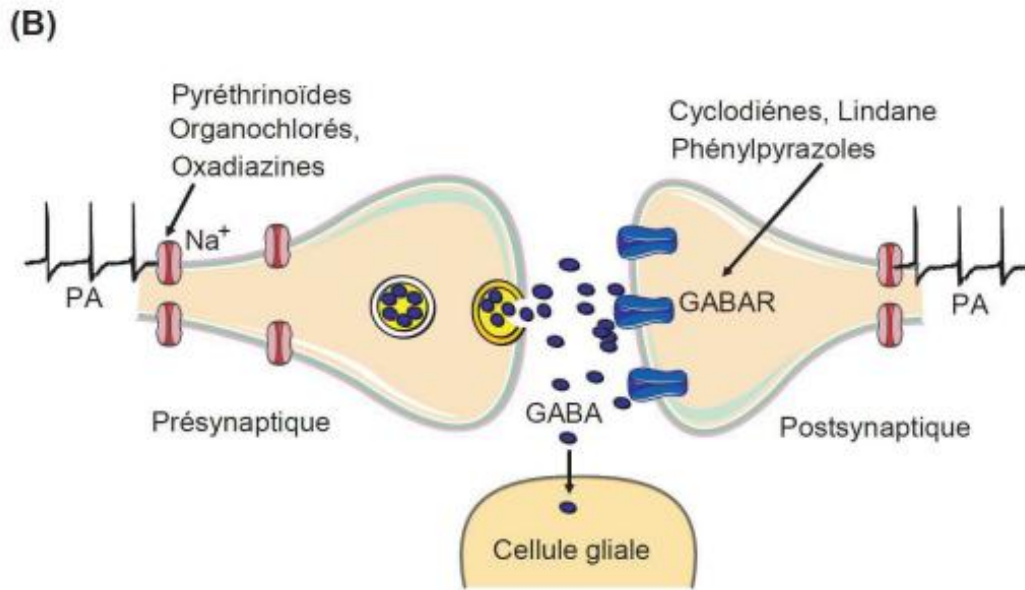
La résistance aux insecticides est un problème majeur. Une gestion raisonnée impose une rotation des familles chimiques, la combinaison avec des méthodes biologiques, et le développement de molécules ciblant des mécanismes spécifiques (ex. : modulateurs de croissance).

Afin de mieux comprendre le mode d'action des insecticides, la figure ci-dessous montre leurs principales cibles au niveau des synapses cholinergiques et GABAergiques.



A: Synapse cholinergique entre deux neurones montrant les sites d'action des insecticides.

ACh : acétylcholine ; AChE : acétylcholinestérase ; nAChR : récepteur nicotinique de l'acétylcholine ; Na : canal sodique



B : Synapse GABAergique illustrant les principales cibles des insecticides. GABA : acide γ -aminobutyrique ; GABAR : récepteur du GABA ; Na : canal sodique ; PA : potentiel d'action ; Pré : élément présynaptique ; Post : élément postsynaptique.

Figure 15 : Représentation schématique des principales cibles neuronales des insecticides (adapté de Raymond-Delpech et al., 2005).

Note pédagogique : La sélectivité des néonicotinoïdes vis-à-vis des insectes (versus les vertébrés) repose sur la plus grande abondance des sous-unités α des récepteurs nicotiniques spécifiques aux invertébrés. Toutefois, leur impact sur les insectes pollinisateurs constitue une préoccupation environnementale majeure (Woodcock et al., 2017).

VI. MISE EN EVIDENCE DES HORMONES CHEZ LES INSECTES

Le développement postembryonnaire des insectes est régi par un système hormonal précis impliquant trois hormones majeures : la neurohormone prothoracicotrope (PTTH), l'ecdysone (hormone de mue), et l'hormone juvénile (HJ). L'interaction de ces hormones détermine le type de métamorphose, le nombre de stades larvaires, et l'initiation de la nymphose. Ces mécanismes constituent les bases biologiques des insecticides de troisième génération (IGR) (Nijhout, 1994).

VI.1. Expériences réalisées pour la mise en évidence des hormones chez les insectes

VI.1.1. Mise en évidence de l'intervention des hormones au cours du développement postembryonnaire

A. Cas des insectes à métamorphose incomplète

➤ Expériences de décapitation

Principe et protocole :

Dans des conditions normales, une nymphe de *Rhodnius* mue environ 6 jours après son repas sanguin. Wigglesworth a réalisé des décapitations à différents moments après le repas afin de déterminer à quel moment une substance indispensable à la mue était libérée depuis la tête (Figure 16).

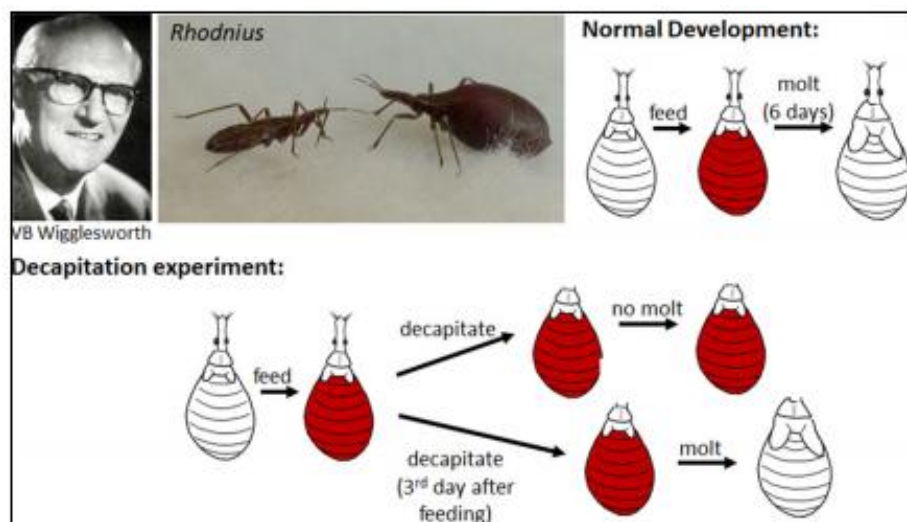


Figure 16 : Expériences de décapitation réalisée sur *Rhodnius prolixus* (Riddiford, 2020).

Résultats :

- Lorsque la décapitation est effectuée **immédiatement après le repas sanguin**, la nymphe ne mue jamais, quel que soit le délai d'observation.
- Lorsque la décapitation est effectuée **3 jours après le repas**, la mue se déroule normalement jusqu'à son terme.

Interprétation :

Ces résultats démontrent qu'une substance hormonale, produite ou libérée depuis la tête dans les 3 premiers jours suivant le repas, est absolument nécessaire au déclenchement de la mue. En l'absence de cette substance (décapitation précoce), toute la cascade de mue est bloquée. Cette hormone sera plus tard identifiée comme la PTTH (Prothoracicotropic Hormone), produite par le cerveau.

➤ Expériences de parabiose, mise en évidence de deux hormones distinctes

Principe et protocole :

La technique de parabiose consiste à relier chirurgicalement deux individus par leur extrémité antérieure, de sorte qu'ils partagent leur hémolymphe. Wigglesworth a réalisé des parabioses entre des nymphes de stades différents, principalement entre des nymphes de 4ème stade (N4, stade pénultième) et de 5ème stade (N5, stade final), en faisant varier le moment de la décapitation de chaque partenaire (figure 17).

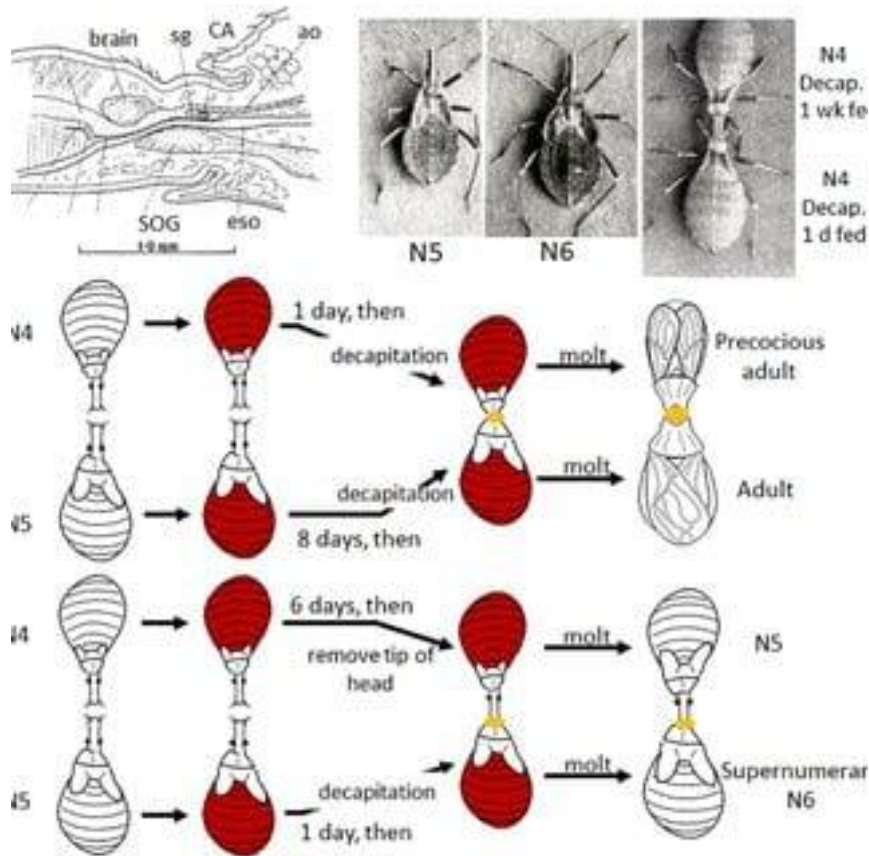


Figure 17 : Schéma du cerveau et du corpus allatum (CA) de *Rhodnius* ainsi que des nymphes de différents stades. En bas, deux expériences de parabiose montrant le rôle du corpus allatum dans la régulation de la mue et du développement (Riddiford, 2020)

✓ Résultats et interprétation, expérience 1 :

Une nymphe N4 décapitée précocement (ne pouvant donc pas muer seule) est mise en parabiose avec une nymphe N5 décapitée tardivement (dont la mue est déjà engagée). Résultat : la nymphe N4 mue et forme un **adulte précoce** (miniature). L'hémolymph de la N5 contient donc une hormone qui déclenche la mue mais qui, en l'absence d'une autre substance, conduit à la métamorphose directe.

✓ Résultats et interprétation, expérience 2 :

À l'inverse, une nymphe N5 décapitée précocement est mise en parabiose avec une nymphe N4 dont seule la pointe de la tête a été retirée (le corpus allatum restant intact). Résultat : la nymphe N5 mue mais forme une **nymphe surnuméraire de 6ème stade** au lieu de

l'adulte attendu. Elle est donc maintenue dans un état larvaire/nymphal alors que ses conditions hormonales l'auraient normalement conduit à la métamorphose.

B. Cas des insectes à métamorphose complète

➤ Expériences d'implantation et identification de la source de l'hormone juvénile

Principe et protocole :

Pour identifier précisément l'organe producteur de l'hormone juvénile, Wigglesworth a réalisé des **implantations de différents organes céphaliques** dans des nymphes N4 décapitées précocement après leur repas sanguin. Ces nymphes, privées de leur tête, ne peuvent normalement pas muer. L'objectif était de déterminer quel organe, une fois implanté, était capable de provoquer la formation d'une nymphe surnuméraire plutôt que d'un adulte.

La figure ci-dessous présente les expériences classiques d'allatectomie et d'implantation qui ont permis de démontrer le rôle des corps allates et de l'hormone juvénile dans le contrôle de la métamorphose chez les insectes.

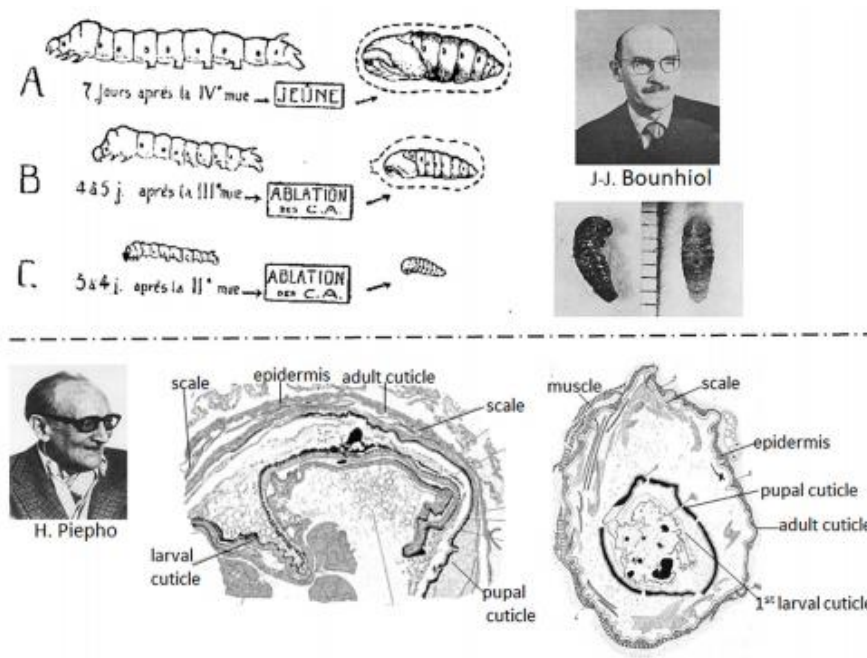


Figure 18 : Expériences d'allatectomie et d'implantation révélant l'action de l'hormone juvénile (Riddiford, 2020).

Résultats :

Les résultats de cette expériences sont résumés dans le tableau.

Tableau 5 : Expériences d'implantation des différentes partie du cerveau

Organe implanté	Résultat observé
Corpus allatum seul	Formation d'une nymphe surnuméraire
Cerveau (moitié dorsale) seul	Déclenchement de la mue, formation d'un adulte
Autres organes céphaliques	Aucun effet sur la mue ni sur le type de cuticule

Interprétation :

Ces résultats confirment de manière non ambiguë que :

- Le **corpus allatum** est l'organe producteur de l'hormone juvénile. Sa présence impose le maintien du caractère nymphal en orientant l'épiderme vers la production d'une cuticule larvaire/nymphale plutôt qu'adulte.
- Le cerveau (via ses cellules neurosécrétrices) produit l'hormone qui déclenche la mue, en activant les glandes prothoraciques. Cette hormone sera plus tard appelée PTTH.
- L'HJ agit donc comme une **hormone de "statu quo"** : tant qu'elle est présente lors de la mue, l'insecte reste à son stade actuel.

Wigglesworth (1940) conclut ainsi que la métamorphose n'est possible que lorsque l'hormone de mue (ecdysone) est présente en l'absence d'hormone juvénile. Si les deux hormones sont présentes simultanément, l'ecdysone déclenche la mue mais l'HJ en oriente le résultat vers le maintien du stade nymphal.

VI.4. Démonstration du rôle du cerveau**Protocole :**

Williams a réalisé des ablations et des implantations de cerveaux dans des pupes en diapause maintenues à 25°C (température normalement favorable au développement).

Résultats :

- Une pupa en diapause sans cerveau, maintenue à 25°C, **ne reprend jamais son développement**, même après plusieurs mois.
- L'implantation d'un cerveau provenant d'une pupa préalablement **refroidie** (cerveau "activé") dans une pupa décérébrée en diapause **relance le développement adulte**.
- L'implantation d'un cerveau non refroidi (non activé) est sans effet.

Interprétation :

Le cerveau, une fois activé par le froid, libère une **hormone cérébrale** (la PTTH- Prothoracicotropic Hormone) qui est indispensable à la reprise du développement. Sans cette hormone, la diapause est irréversible dans les conditions expérimentales.

VI.5. Démonstration du rôle des glandes prothoraciques

Protocole : Dans un second temps, Williams a réalisé l'ablation des **glandes prothoraciques** chez des pupes possédant un cerveau actif.

Résultats :

- Les pupes privées de glandes prothoraciques, même en présence d'un cerveau activé, ne développent pas l'adulte.
- La réimplantation de glandes prothoraciques dans ces pupes restaure le développement normal.
- **Interprétation :**

Les glandes prothoraciques sont les glandes effectrices de la PTTH cérébrale. Stimulées par la PTTH, elles sécrètent l'**ecdysone** (hormone de mue), qui orchestre le déroulement de la métamorphose. On établit ainsi l'axe endocrinien fondamental :

Cerveau (PTTH) → Glandes prothoraciques (ecdysone) → Mue et métamorphose

En résumé:

- PTTH → stimule glandes prothoraciques → ecdysone (20E) → déclenche la mue.

- En présence de HJ élevée : mue larvaire ; en absence de HJ : nymphose ou mue imaginale.
- Les corpora allata synthétisent l'HJ, dont le taux décroît au fil des stades.
- Les expériences de Wigglesworth sur *Rhodnius* sont fondatrices de l'endocrinologie des insectes.

VI.2. La neurohormone prothoracicotrope (PTTH) : Hormone cérébrale

La PTTH est une neurohormone peptidique synthétisée par des cellules neurosécrétrices du protocérébrum et stockée dans les corpora cardiaca avant d'être libérée dans l'hémolymphe. Son rôle principal est de stimuler les glandes prothoraciques pour déclencher la synthèse et la sécrétion d'ecdysone (Bollenbacher et Granger, 1985 ; Chapman, 2013).

La libération de PTTH est elle-même soumise à des signaux internes (stade de développement, taille corporelle) et externes (photopériode, température, stress), permettant la synchronisation des mues avec les conditions environnementales.

VI.3. L'ecdysone (hormone de mue)

Définition : Ecdysone

Hormone stéroïdienne (C₂₇) synthétisée par les glandes prothoraciques sous contrôle de la PTTH. L'ecdysone est convertie en 20-hydroxyecdysone (20E), sa forme biologiquement active, dans les tissus périphériques (Denlinger et Zdzarek, 1994).

L'ecdysone, et plus spécifiquement la 20-hydroxyecdysone (20E), déclenche le processus de mue en activant un programme transcriptionnel complexe dans les cellules épidermiques : arrêt de la synthèse d'endocuticule, prolifération épidermique, sécrétion du liquide de mue, puis formation de la nouvelle cuticule (Riddiford, 2012).

Le rôle de l'ecdysone se manifeste dans deux contextes distincts selon la présence ou l'absence d'hormone juvénile :

- En présence d'hormone juvénile élevée : l'ecdysone déclenche une mue larvaire (larve → larve, stade suivant).

- En présence d'hormone juvénile faible ou nulle : l'ecdysone déclenche la nymphose (larve → nymphe) chez les holométaboles, ou la mue imaginale (nymphe → adulte).

VI.4. L'hormone juvénile (HJ) et les corpora allata

Définition : Hormone juvénile (HJ)

Hormone produite par les corps allates (corpora allata) qui maintient les caractères larvaires chez les insectes et retarde la métamorphose. Lorsque sa concentration diminue, l'action de l'ecdysone permet la transformation vers le stade adulte.

Les corpora allata sont des glandes endocrines paires situées derrière les corpora cardiaca. Chez les jeunes larves (stades L1 à L3 selon les espèces), le taux d'HJ est élevé et maintient l'identité larvaire. Au cours des derniers stades larvaires, le taux d'HJ diminue progressivement sous l'effet d'un JH-estérase (enzyme de dégradation). Lorsque le taux d'HJ est suffisamment bas, la sécrétion d'ecdysone déclenche la nymphose ou la mue imaginale plutôt qu'une mue larvaire supplémentaire (Nijhout, 1994)

VI.5. Contrôle hormonal des mues

1. Stimulus (repas, photopériode, température) → distension abdominale → influx nerveux → pars intercerebralis.
2. Production de PTTH (Prothoracicotropic Hormone) par les cellules neurosécrétrices → stockage dans les corpora cardiaca.
3. Libération de PTTH dans l'hémolymph → stimulation des glandes prothoraciques.
4. Production d' α -ecdysone par les glandes prothoraciques → conversion en β -ecdysone (20-hydroxyecdysone, forme active) dans les tissus périphériques.
5. β -ecdysone → déclenchement de la mue (larvaire, nymphale ou imaginale selon le taux de JH). Dans la figure 19 sont illustrées les différentes glandes et hormones intervenant dans la mue chez les insectes.

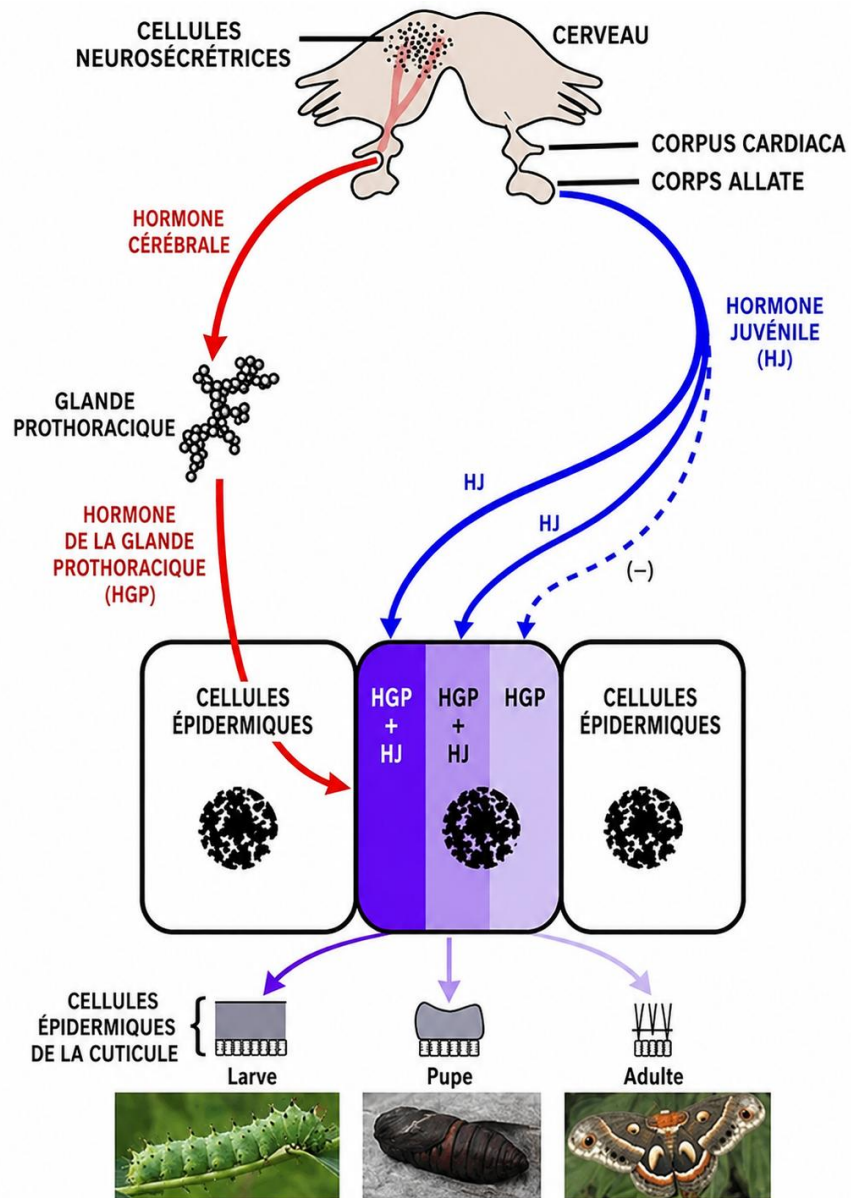


Figure 19 : Théorie hormonale de la métamorphose chez les insectes (Sláma, 2013)

VII . Les Insecticides de 3^e Génération

VII.1. Introduction et contexte historique

Face aux ravages causés par les insectes ravageurs et vecteurs de maladies, l'homme a développé des méthodes de lutte chimique de plus en plus sophistiquées. L'histoire des insecticides se divise en plusieurs générations :

1. 1^{re} génération : composés naturels d'extraction (nicotine, roténone, pyrèthre, sels arsénicaux). Faible persistance, nécessitant des applications répétées.
2. 2^e génération : insecticides de synthèse. En 1939, la découverte du DDT par Paul Müller marque un tournant (Prix Nobel 1948). Puis : organochlorés, organophosphorés (Schrader, années 1940), carbamates. Très efficaces mais : développement de résistances, effets écotoxicologiques graves, bioaccumulation dans la chaîne alimentaire.
3. 3^e génération : insecticides à action biochimique ciblée, interférant avec des processus fondamentaux spécifiques aux insectes.

L'insecticide idéal selon Bowers (1971)

- Spécificité d'action : ciblant exclusivement les insectes (idéalement une espèce).
- Sécurité totale pour l'homme et les animaux non cibles.
- Prévention de la résistance : mode d'action non susceptible de contournement rapide.

Conclusion de Bowers : un composé interférant avec un processus biochimique fondamental du métabolisme insectile est la solution idéale.

VII.2. Concept et bases des insecticides de 3^e génération

Williams (1956) fut le premier à proposer l'utilisation des hormones d'insectes comme méthode de lutte. Williams (1967) les nomme « pesticides de troisième génération » et met en avant deux atouts :

- Spécificité élevée : l'hormone juvénile n'affecte pas les autres formes de vie connues.
- Faible risque de résistance : le mode d'action hormonal est difficile à contourner sans coût évolutif majeur.

Deux hormones clés sont exploitables :

- L'ecdysone (hormone de mue) et ses analogues (ecdystéroïdes)
- La néoténine / hormone juvénile (JH) et ses analogues (juvénoïdes)

Définition : Insecticides de troisième génération (IGR)

Substances actives qui perturbent le développement normal des insectes en mimant, en bloquant ou en perturbant l'action des hormones de croissance (ecdysone, hormone juvénile) ou en inhibant la biosynthèse de la chitine cuticulaire (Dhadialla et al., 1998).

VII.3. L'hormone juvénile de synthèse

L'hormone juvénile de synthèse est une substance chimique qui mime l'action de l'HJ naturelle. Appliquée à des stades larvaires tardifs ou sur des nymphes, elle bloque la métamorphose en maintenant un titre hormonal artificiel élevé, empêchant ainsi la mue imaginale et la formation d'un adulte viable (Riddiford, 2012).

Les principaux composés commerciaux sont le méthoprène, le pyriproxyfène et le fénoxycarbe. Leur spectre d'action cible préférentiellement les insectes holométaboles (Diptères, Coléoptères, Lépidoptères, Hémiptères à stade nymphal), les stades préimaginaux étant les seuls sensibles à leur action (Tunaz et Uygun, 2004).

Note pédagogique : Le pyriproxyfène est largement utilisé contre les mouches blanches (*Bemisia tabaci*, *Trialeurodes vaporariorum*) et les cochenilles en agriculture protégée, grâce à sa persistance et sa translocation partielle dans les tissus végétaux.

VII.4. Les phytoecdysones et les agonistes de l'ecdysone

Une découverte inattendue a mis en évidence l'existence de composés végétaux capables d'imiter l'action de l'hormone juvénile. En étudiant la punaise *Pyrrhocoris apterus*, Slama observa que les insectes restaient bloqués au stade larvaire. Après investigation, il démontra que le papier journal utilisé dans les élevages, fabriqué à partir de sapin baumier (*Abies balsamea*), libérait une substance appelée **juvabione**. Cette molécule possède une activité analogue à celle de l'hormone juvénile et empêche ainsi la réalisation de la métamorphose imaginale. Cette découverte, connue sous le nom de « paper factor », a contribué à l'identification de composés naturels mimétiques des hormones d'insectes.

✓ Importance écologique de la juvabione

La juvabione est produite par le sapin baumier comme mécanisme de défense chimique contre les insectes phytophages. Elle illustre comment les plantes ont évolué des mécanismes biochimiques sophistiqués pour contrer leurs ravageurs. Cette découverte a ouvert la voie à la recherche de substances juvénilisantes dans les plantes cultivées.

✓ Limite des juvénoïdes

Le manque de spécificité d'espèce est un problème : l'action peut s'exercer sur des insectes utiles (auxiliaires, pollinisateurs) en plus des ravageurs. De plus, l'efficacité varie selon le stade traité (efficaces uniquement sur les stades sensibles à la JH).

i Perspectives en protection des végétaux

Les PEs ouvrent plusieurs pistes applicatives :

- Sélection/amélioration de variétés végétales naturellement riches en PEs.
- Extraction et formulation de biopesticides à base de PEs.
- Combinaison PEs + juvénoïdes pour des effets synergiques.

Ces approches s'inscrivent dans une stratégie de biocontrôle intégré, respectueuse de l'environnement.

Conclusion

Ce polycopié a présenté les principaux systèmes physiologiques des insectes, en suivant une progression allant du développement général jusqu'aux mécanismes de régulation hormonale et à leurs applications en protection des végétaux.

La maîtrise de ces notions constitue un socle indispensable pour aborder les enseignements de spécialité des semestres suivants, notamment en lutte biologique, en toxicologie des insecticides et en protection intégrée des cultures.

L'étudiant est invité à compléter ce cours par la consultation des références bibliographiques proposées en fin de document, et à approfondir les chapitres jugés essentiels selon son orientation professionnelle.

Références bibliographiques

1. **Albrecht, F. O. (1953).** *The anatomy of the migratory locust*. Althone Press.
2. **Balabanidou, V., Grigoraki, L., & Vontas, J. (2018).** Insect cuticle: A critical determinant of insecticide resistance. *Current Opinion in Insect Science*, 27: 68–74.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.03.001>
3. **Beaumont, A., & Cassier, P. (1983).** *Biologie animale : Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens* (Tome 2, 3e éd.). Dunod.
4. **Bollenbacher, W. E., & Granger, N. A. (1985).** Endocrinology of the prothoracicotrophic hormone. Dans G. A. Kerkut & L. I. Gilbert (Éds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, 1 (7):109–151
5. **Carnevale, P., & Robert, V. (2009).** *Les Anophèles : biologie, transmission du Plasmodium et lutte antivectorielle*. IRD Éditions .
<https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.10374>
6. **Chapman, R. F. (1998).** *The insects: Structure and function* (4e éd.). Cambridge University Press.
7. **Chapman, R. F. (2013).** *The insects: Structure and function* (5e éd., révisé par S. J. Simpson & A. E. Douglas). Cambridge University Press.
8. **Chen, P. S. (1984).** The functional morphology and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. *Annual Review of Entomology*, 29(1): 233–255.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001313>
9. **Daly, H. V., Doyen, J. T., & Purcell, A. H. (1998).** *Introduction to insect biology and diversity* (2e éd.). Oxford University Press.
10. **Denlinger, D. L., & Zdarek, J. (1994).** Metamorphosis behavior of flies. *Annual Review of Entomology*, 39(1): 243-266. .
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.39.010194.001331>
11. **Dhadialla, T. S., Carlson, G. R., & Le, D. P. (1998).** New insecticides with ecdysteroidal and juvenile hormone activity. *Annual Review of Entomology*, 43(1): 545–569.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.545>

12. **Dixon, A. F. G. (1998).** *Aphid ecology: An optimization approach* (2e éd.). Chapman & Hall.
13. **Dobson, M. (2013).** Family-level keys to freshwater fly (*Diptera*) larvae: A brief review and a key to European families avoiding use of mouthpart characters. *Freshwater Reviews*, 6(1), 1–32. <https://doi.org/10.1608/FRJ-6.1.628>
14. **Dow, J. A. T. (1992).** pH gradients in lepidopteran midgut. *Journal of Experimental Biology*, 172(1):355–375.
15. **Dudley, R. (2000).** *The biomechanics of insect flight: Form, function, evolution*. Princeton University Press.
16. **Gillott, C. (2005).** *Entomology* (3e éd.). Springer.
17. **Grimaldi, D., & Engel, M. S. (2005).** *Evolution of the insects*. Cambridge University Press.
18. **Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2014).** *The insects: An outline of entomology* (5e éd.). John Wiley & Sons.
19. **Hadley, N. F. (1982).** Cuticle ultrastructure with respect to the lipid waterproofing barrier. *Journal of Experimental Zoology*, 222(3): 239–248.
<https://doi.org/10.1002/jez.1402220305>
20. **Imms, A. D. (1957).** *A general textbook of entomology: Including the anatomy, physiology, development and classification of insects* (9e éd., révisé par O. W. Richards & R. G. Davies). Methuen.
21. **Jean, T. (2017).** *Les insectes : morphologie, anatomie, développement post-embryonnaire, diversité, importance agronomique* (TP A6 et A7) [Support de cours]. Classe préparatoire ATS Bio, LEGTA Olivier de Serres.
22. **Klowden, M. J. (2013).** *Physiological systems in insects* (3e éd.). Academic Press/Elsevier.
23. **Lebbouz, I. (2010).** *Activité biologique des extraits foliaires de Cleome arabica L. (Capparidaceae) chez Schistocerca gregaria (Forskål, 1775) (Orthoptera, Acrididae)* [Thèse de doctorat, Université Mohamed Khider de Biskra].
24. **Locke, M. (1984).** Epidermal cells. Dans J. Bereiter-Hahn, A. G. Matoltsy & K. S. Richards (Éds.), *Biology of the integument : Invertebrates*, pp:502–522).https://doi.org/10.1007/978-3-662-00989-5_26

25. **Mannino, M. C., Huarte-Bonnet, C., Davyt-Colo, B., & Pedrini, N. (2019).** Is the insect cuticle the only entry gate for fungal infection? Insights into alternative modes of action of entomopathogenic fungi. *Journal of Fungi*, 5(2): 1-33. <https://doi.org/10.3390/jof5020033>
26. **Mantzoukas, S., Lagogiannis, I., Kitsiou, F., & Eliopoulos, P. A. (2023).** Entomopathogenic action of wild fungal strains against stored product beetle pests. *Insects*, 14(1): 91. <https://doi.org/10.3390/insects14010091>
27. **Mill, P. J. (1985).** Structure and physiology of the respiratory system. Dans G. A. Kerkut & L. I. Gilbert (Éds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology* 3:517–593.
28. **Neville, A. C. (1975).** *Biology of the arthropod cuticle* (Zoophysiology and Ecology, Vol. 4/5). Springer-Verlag.
29. **Nijhout, H. F. (1994).** *Insect hormones*. Princeton University Press.
30. **Nowak, E. (2012).** *Les arthropodes* (Support de cours de biologie animale). 45 p.
31. **Phillips, J. E. (1981).** Comparative physiology of insect renal function. *American Journal of Physiology*, 241(4): R241-R257. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1981.241.4.R241>
32. **Raymond-Delpech, V., Matsuda, K., Sattelle, B. M., Rauh, J. J., & Sattelle, D. B. (2005).** Ion channels: Molecular targets of neuroactive insecticides. *Invertebrate Neuroscience*, 5(3–4): 119–133. <https://doi.org/10.1007/s10158-005-0004-9>
33. **Riddiford, L. M. (2012).** How does juvenile hormone control insect metamorphosis and reproduction? *General and Comparative Endocrinology*, 179(3): 477–484. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.06.001>
34. **Riddiford, L. M. (2020).** Rhodnius, golden oil, and Met: A history of juvenile hormone research. *Frontiers in cell and developmental biology*, 8, 679.
35. **Segarra, J., Chauvet, E., Colson-Proch, C., Huille, M., Labrousse, M., Louet, F., Metz, F., & Piètre, E. (2014).** *Biologie BCPST 1 : conforme au nouveau programme 2013*. Ellipses.
36. **Sláma, K. (2013).** Insect hormones: more than 50-years after the discovery of insect juvenile hormone analogues (JHA, juvenoids). *Terrestrial Arthropod Reviews*, 6(4): 257-333.

37. **Snodgrass, R. E. (1954).** *The dragonfly larva* (Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. 123, No. 2). Smithsonian Institution.
38. **Terra, W. R., & Ferreira, C. (1994).** Insect digestive enzymes: Properties, compartmentalization and function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 109(1): 1–62. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(94\)90141-4](https://doi.org/10.1016/0305-0491(94)90141-4)
39. **Tunaz, H., & Uygun, N. (2004).** Insect growth regulators for insect pest control. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 28(6): 377–387.
40. **Valero-Jiménez, C. A., Wieggers, H., Zwaan, B. J., Koenraadt, C. J. M., & van Kan, J. A. L. (2016).** Genes involved in virulence of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 133: 41–49.
41. **Wigglesworth, V. B. (1940).** Local and general factors in the development of "pattern" in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Journal of Experimental Biology*, 17(2): 180–201.
42. **Wigglesworth, V. B. (1972).** *The principles of insect physiology* (7e éd.). Chapman & Hall.
43. **Wigglesworth, V. B. (1983).** The physiology of insect tracheoles. *Advances in Insect Physiology*, 17: 85–148. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60105-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60105-1)
44. **Woodcock, B. A., Isaac, N. J. B., Bullock, J. M., Roy, D. B., Garthwaite, D. G., Crowe, A., & Pywell, R. F. (2017).** Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science*, 356(6345): 1393–1395. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1190>