

Par Benoît Gilles

Le vol chez les insectes (2)

Aérodynamique, musculature et système de contrôle de l'aile

Sujet vaste et complexe, difficile à observer en raison de leur taille et de la vitesse de leurs mouvements, le vol des insectes demeure encore peu expliqué. Léonard de Vinci a établi que le vol en général nécessitait trois éléments : des ailes capables de générer des forces aérodynamiques suffisantes, un moteur léger et puissant, un système de contrôle perfectionné pour maintenir le corps en l'air. Qu'en est-il pour les insectes ?



Chez les insectes, l'aile est plane et présente un angle d'attaque de 30-40°, donc bien supérieur aux 15° : Comment peuvent-ils se maintenir en vol dans ces conditions ?

AILES ET AÉRODYNAMISME

Le vol des insectes est bien plus compliqué que celui des avions qui peut se résumer simplement ainsi : l'aile est profilée de telle manière qu'en se déplaçant, elle provoque une division du flux d'air : le courant circulant au-dessus, en accélérant, crée une dépression et donc une aspiration (force perpen-

diculaire à la surface de l'aile) : c'est la portance. L'inclinaison de l'aile (son angle d'attaque) augmente la force d'aspiration. Mais au-delà de 15°, la portance disparaît, entraînant le décrochage de l'avion et donc sa chute. Les principes physiques conditionnant le vol reposent sur la mécanique des fluides car un gaz se comporte comme un liquide visqueux.

LE BATTEMENT DES AILES

Contrairement aux idées reçues, les insectes, hormis les libellules, ne battent pas des ailes de haut en bas, mais pratiquement sur un plan horizontal d'avant en arrière (mouvement sinusoïdal). Lorsque l'insecte bat de l'aile, il se forme un « vortex de bord d'attaque » (fig. 1) : un tourbillon de l'air, au niveau du bord d'attaque de l'aile, ce qui en-

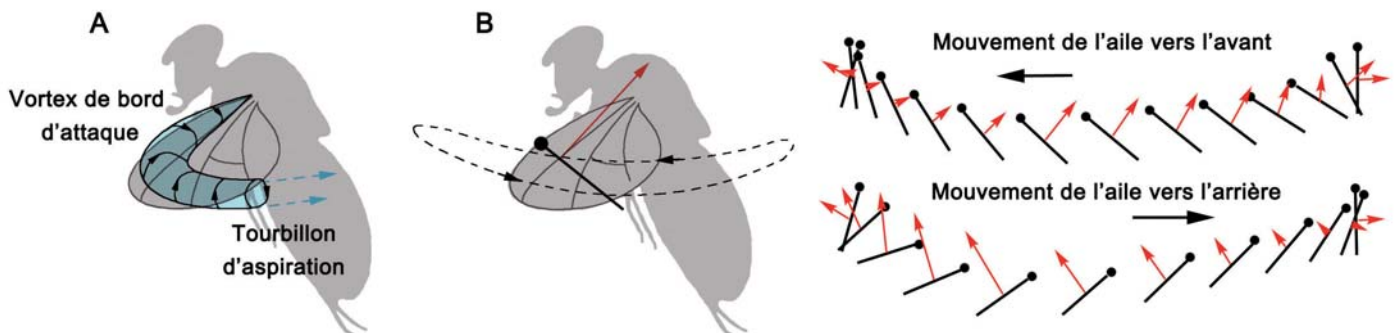


Figure 1. A) Formation du « vortex de bord d'attaque » au niveau de l'angle d'attaque de l'aile, B) Le vecteur rouge correspond à la somme des forces présentes lors d'un cycle de battement de l'aile, forces et mouvements décomposés à droite. - Modifié d'après M. Dickinson, 2011, Current Biology.

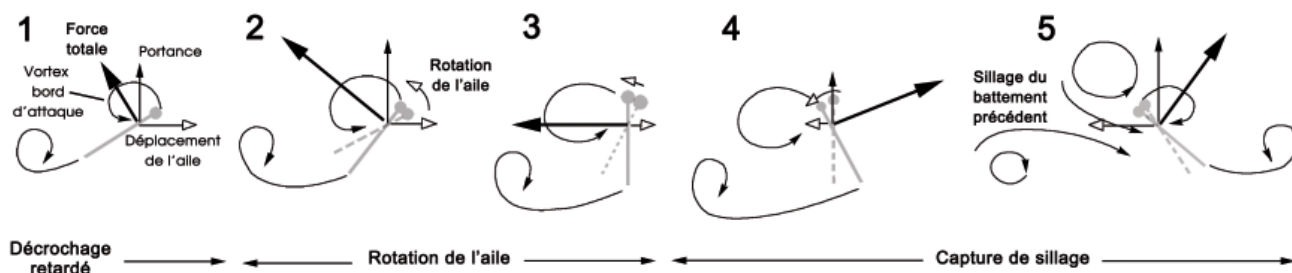


Figure 2. La capture de sillage : récupération de l'énergie et des forces par l'aile lors de son mouvement retour. 1, 2 et 3 : Déplacement de l'aile vers la droite ; 4 : rotation de l'aile pour débiter le mouvement retour ; 5 : l'aile repose sur le tourbillon généré par le mouvement précédent. - Modifié d'après *Encyclopedia of insects*, 2nd ed., Academic Press, 2009.

Le nombre de Reynolds (de l'ingénieur irlandais Osborne Reynolds, 1883) est sans dimension, il permet de déterminer le régime d'écoulement d'un fluide, qui peut être : laminaire, transitoire ou turbulent. Il donne une mesure du rapport des forces d'inertie aux forces visqueuses, par conséquent permet de quantifier l'importance relative de ces deux types de forces pour des conditions de déroulement données.

gendre un phénomène d'aspiration perpendiculaire à la surface alaire. L'angle d'attaque étant supérieur aux 15°, l'insecte décroche aussitôt, amorce une chute qui sera très rapidement compensée par un nouveau battement.

L'insecte se maintient donc en vol grâce à des battements d'ailes à très haute fréquence mais ce seul phénomène ne suffit pas à expliquer son vol.

Les insectes pourraient diminuer leur angle d'attaque et augmenter l'efficacité en terme d'aspiration, mais au prix d'une fré-

quence de battement supérieure, au-delà des capacités physiques et biologiques de la contraction musculaire (voir chapitre suivant).

■ LA VISCOSITÉ DE L'AIR

À l'échelle des insectes, la viscosité de l'air entre également en compte. La performance aérodynamique de l'aile et la portance sont liées à la façon dont s'écoule l'air, donc le fluide, suite au passage de l'aile. Ce phénomène est caractérisé par le nombre de Reynolds : Re (voir encadré). Ainsi, lorsque Re est inférieur à 2 000, les forces liées à la viscosité de l'air dominent, l'écoulement est laminaire (sans turbulence), au-dessus de 3 000 les forces liées à la portance dominent et l'écoulement devient turbulent (avec des perturbations).

Compte tenu de leur taille, des vitesses atteintes et de la viscosité de l'air, les ailes d'insectes ont un nombre de Reynolds très faible,

compris entre 10 et 5 000 ; pour comparaison, sa valeur pour une aile d'avion est de plusieurs millions. Ces paramètres procurent un avantage à l'insecte en lui offrant une portance plus élevée que pour des Reynolds plus grands. L'évolution a engendré la miniaturisation de certains groupes et espèces – moins de 1 mm pour certains thrips (Thysanoptères¹) ou des microhyménoptères² parasitoïdes. À cette échelle, les lois physiques sont différentes car le Reynolds est encore plus faible et la viscosité particulièrement forte. Ces insectes possèdent des adaptations en forme de « brosse » sur les ailes avec une frange ciliée dont le rôle n'est pas encore élucidé. Ces structures auraient pour fonction de générer un excès de trainée visqueuse.

■ CAPTURE DE SILLAGE

En se déplaçant, l'aile provoque dans son sillage des perturbations et des turbulences. Lors de son mouvement retour, l'insecte profite d'une partie de cette énergie et des forces générées pour augmenter sa portance et son aspiration (voir fig. 2). L'utilisation de ce phénomène confère un avantage à l'insecte bien que les turbulences et les perturbations compliquent le contrôle, la sensibilité et la maniabilité du vol. Bien que certains principes de l'aérodynamique s'appliquent à l'ensemble des insectes, les particuli-



Thrips du poirier *Taeniothrips inconsequens* (Thys. Tripidés). - Dessin H.T. Fernald in : *Applied entomology*, an introductory text-book of insects in their relations to man, 1921.

1. À (re)lire : Les thrips, par Alain Fraval. *Insectes* n°143, 2006(4). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i143fraval2.pdf
2. À (re)lire : Micro-insectes, par Alain Fraval. *Insectes* n°176, 2015(1).

tés et les adaptations vont de pair avec la diversité morphologique et comportementale des espèces. De plus, l'aile n'a pas pour seule fonction le vol, mais également le maintien de la direction et de la vitesse tout en compensant les turbulences et les dérives dues aux courants aériens.

L'étude de l'aérodynamique du vol des insectes doit être mise en relation avec leur aptitude à la manœuvre et leur comportement pour la survie et la reproduction.

LES MUSCLES

La capacité de voler résulte d'une musculature à la fois puissante et pouvant se contracter à de très grandes fréquences. Au cours de l'évolution, il y a eu miniaturisation chez beaucoup de familles comme les Diptères, les Hyménoptères, les Coléoptères, etc. En raison des principes physiques, plus les espèces sont petites, plus elles doivent battre rapidement des ailes pour combattre la gravité. À cette échelle, la viscosité de l'air augmente et la performance aérodynamique faiblit. De nombreuses adaptations anatomiques et physiologiques ont permis de pallier ces contraintes. Ainsi, les ailes des grands papillons comme les sphinx (Sphingidés) battent à une fréquence de 30 Hz et les moustiques à plus de 1 000 Hz. Or, la limite biologique de la fréquence des contractions musculaires se situe en deçà de ces valeurs. Pour rappel, l'arrivée d'un influx nerveux acheminé par un motoneurone à une cellule musculaire provoque une succession d'événements : a) libération d'ions calcium Ca^{2+} du réticulum sarcoplasmique (RS) ; b) liaison des ions Ca^{2+} à une protéine : la troponine ; c) celle-ci engendre le déplacement de la tropomyosine ; d) la tropomyosine libère à son tour la myosine qui peut se lier à l'actine, déclenchant finalement la contraction des fibres contractiles de la cellule musculaire. Cette chaîne chimique est particu-

lièrement rapide car le calcium possède une force électrochimique très forte (il diffuse passivement dans le sens du gradient de concentration ou gradient électrochimique). Le retour à la situation de départ, la désactivation de la cellule musculaire, est plutôt lent car il fait appel à un afflux actif des Ca^{2+} dans le réticulum sarcoplasmique (sens opposé au gradient) : ce processus limite la fréquence de contraction des muscles alaires. Les muscles des vertébrés et de certains insectes possèdent des cellules musculaires à forte concentration en réticulum sarcoplasmique pour offrir de la rapidité, au détriment des fibres contractiles et des mitochondries responsables de la puissance. Il existe donc un compromis entre la puissance et la rapidité lié aux contraintes physiques et physiologiques. Ainsi, durant l'histoire évolutive des insectes, des innovations ont vu le jour pour répondre à ces contraintes. Une des principales d'entre elles est l'apparition de nouveaux types de muscles, appelés « asynchrones » ou moteurs. Cette innovation est survenue à quatre repri-

ses au sein des différentes lignées. Le principe d'asynchronie consiste à faire fonctionner deux groupes de muscles antagonistes successivement, les muscles dorso-longitudinaux (MDL) puis les muscles dorso-ventraux (MDV). Ces muscles, « indirects », ne sont pas liés aux ailes mais s'insèrent sur la paroi interne des éléments constituant l'exosquelette du thorax. La contraction des MDL déplace l'aile vers l'avant, ce qui active les MDV et enclenche le mouvement retour (voir figures 3 et 4). Ce mécanisme

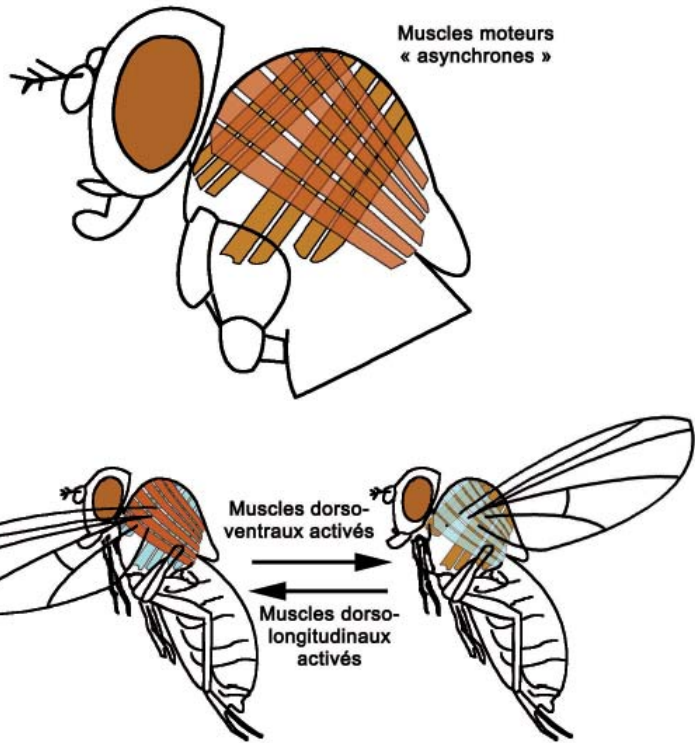


Figure 3. Schéma en vue longitudinale des muscles dorso-longitudinaux et dorso-ventraux chez une mouche. - Modifié d'après M. Dickinson, 2011, Current Biology.

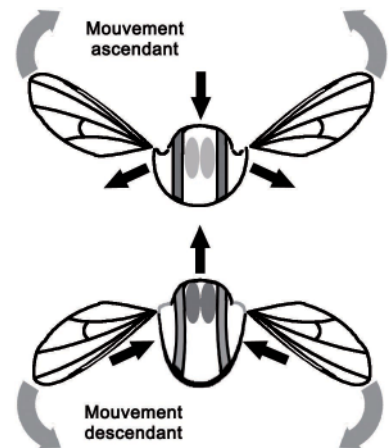


Figure 4. Schéma en vue longitudinale des muscles dorso-longitudinaux et dorso-ventraux chez une mouche. - Modifié d'après Encyclopedia of insects, 2nd ed., Academic Press, 2009.

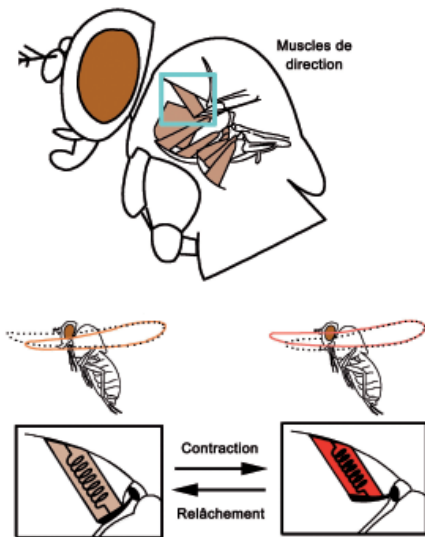


Figure 5. Présentation des muscles de la base de l'aile contrôlant la direction du vol chez la mouche. - Modifié d'après M. Dickinson, 2011, Current Biology.

permet de ne solliciter qu'un des deux groupes de muscles à la fois, et permet de doubler la fréquence de battement. Ces muscles « indirects » vont fournir la puissance et l'énergie mécanique suffisante pour permettre à l'insecte de voler.

La trajectoire est contrôlée par 12 muscles, dits « directs » car reliés à la base de l'aile. Ces muscles, contrairement aux muscles « indirects », sont synchrones et ne sont pas capables de générer de grandes forces et des vitesses de contraction rapide en raison d'une concentration de réticulum sarcoplasmique dans leurs cellules. Par contre, ils agissent de manière très fine sur l'aile pour modifier la forme de sa base, la cinétique et la cinématique de son mouvement, ce qui va permettre à l'insecte de changer de trajectoire de vol. Ils jouent en quelque sorte le rôle des ressorts des volets situés à l'arrière des ailes d'avion (voir figure 5).

Le vol impose l'analyse de nombreux paramètres (vitesse de l'animal et des courants aériens, position tridimensionnelle dans l'espace, altitude, informations visuelles...). L'évolution a fourni aux insectes un

système nerveux à la fois rapide et performant.

LE SYSTÈME DE CONTRÔLE

Les insectes volants diurnes comme les libellules, les mouches, les guêpes et les papillons ont un système nerveux fortement spécialisé : des yeux composés et des ganglions visuels hypertrophiés dont le rôle est d'informer l'insecte sur la vitesse et l'altitude, de permettre l'atterrissage et d'éviter des obstacles ou des prédateurs, ainsi qu'une bonne mémoire spatiale. Le système d'analyse des insectes est l'un des plus rapides et des plus efficaces du monde animal. Le traitement de l'information visuelle fonctionne à une fréquence de 300 Hz.

Le système de contrôle de vol est composé :

- d'ocelles (œil simple sensible aux variations de luminosité) présents sur le sommet de la tête dont le rôle est de détecter tout changement dans la position horizontale du corps et donc de contenir le tangage et le roulis ;
- de soies et de mécanorécepteurs présents sur la tête dont le rôle est de mesurer l'amplitude et la vitesse de l'air durant le vol ;

- de nombreux organes à la base de l'aile comme des organes campaniformes (détection de la déformation de la structure de la cuticule), des soies et des tegulae (petites « écailles » présentes à la surface de l'aile) ;
- des haltères chez les Diptères dont le rôle est de contrer la force de Coriolis.

Un problème biologique demeure cependant pour les petites espèces. La fréquence à laquelle les ailes battent est bien trop rapide pour être contrôlée par le système nerveux central (cerveau). La vitesse de transmission nerveuse de l'information et de son analyse entre les ailes et le cerveau requiert trop de temps en raison des nombreuses chaînes de réactions chimiques successives nécessaires. D'où l'intervention d'un système autonome dans le thorax basé sur des boucles réflexes (voir figure 6). La contraction des muscles de direction, situés à la base de l'aile, est directement contrôlée par des motoneurons provenant des haltères (ailes postérieures modifiées chez les Diptères) et des autres organes sensoriels de l'aile et de sa base renseignant sur les paramètres de vol. Ainsi, la position, la cinétique et la

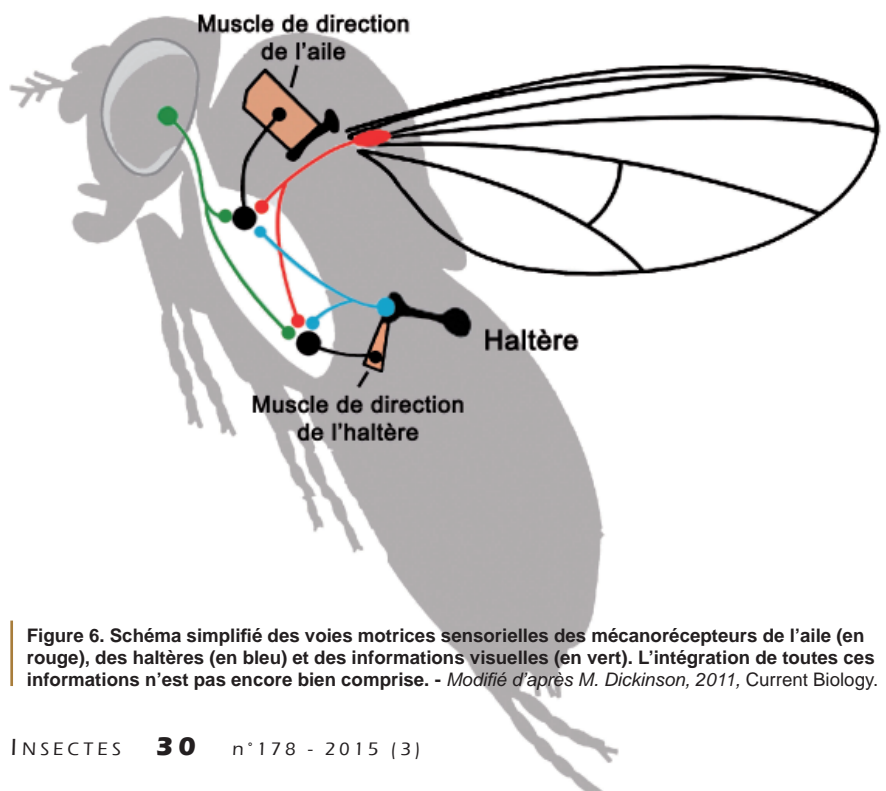


Figure 6. Schéma simplifié des voies motrices sensorielles des mécanorécepteurs de l'aile (en rouge), des haltères (en bleu) et des informations visuelles (en vert). L'intégration de toutes ces informations n'est pas encore bien comprise. - Modifié d'après M. Dickinson, 2011, Current Biology.

cinématique de l'aile sont modifiées sans que le traitement de l'information ait à se déplacer jusqu'au cerveau. Ce procédé permet de gagner en rapidité, donc en performance et en efficacité.

L'intégration de ces deux systèmes nerveux (système central et des ailes) n'est toutefois pas encore bien comprise. De nombreuses zones d'ombres demeurent. Une étude scientifique récente (2015) montre que chez les espèces n'ayant pas d'haltères, les ailes interviennent dans la détection et le contrôle de la

force de Coriolis, elles jouent ainsi le rôle de gyroscopes³. Les études sur le vol des insectes intéressent les concepteurs des microdrones, inférieurs à 15 cm, pour des besoins civils et militaires. Ces machines doivent avoir la capacité d'effectuer du vol stationnaire et offrir une bonne manœuvrabilité. Le vol battu des insectes semble être la solution la plus adaptée. Les ingénieurs travaillent sur le biomimétisme, qui consiste à s'inspirer des modèles biologiques pour la conception de systèmes mécaniques. ■

3. À lire : « Les ailes des insectes sont aussi des gyroscopes ! » par Benoît Gilles, en ligne à <http://passion-entomologie.fr/ailes-insectes-gyroscope/>

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, p. 1055. En ligne sur *Google Books*.

L'auteur

Passionné d'entomologie depuis l'enfance, Benoît Gilles est diplômé du Master Recherche de l'IRBI de l'université de Tours. Il a mené différentes missions scientifiques en entomologie pour plusieurs centres de recherche en France et à l'international. Il travaille actuellement sur un projet d'aquaculture innovante agro-écologique porté par un groupe français de renommée internationale.

Cet article est repris et adapté de son site : passion-entomologie.fr/

Contact : benoit_gilles@hotmail.fr