



*Ampulex compressa* piquant une blatte dans le cou après l'avoir péalablement paralysée - Cliché © Ram Gal

Par Alain Fraval

## Le chlorion et autres manipulateurs

Des parasites, dits manipulateurs, prennent le contrôle d'un insecte hôte et lui dictent, par messages chimiques en général, des comportements aberrants qui favorisent leur dispersion et augmentent leur succès reproductif. On parle familièrement de « zombification ». Les théoriciens de l'évolution relient ces cas, exceptionnels, au concept de génome étendu. En effet, une information génétique passe de l'espèce parasite à l'espèce hôte et s'y exprime. Examinons les drôles de choses que des insectes (des Hyménoptères) mais aussi des champignons, des virus, des nématodes, des trématodes et des gordiens font faire à d'autres insectes<sup>1</sup>.

■ MANIFESTER UNE INFINIE SOUMISSION  
L'étonnant manège d'*Ampulex compressa* (autrefois *Chlorion compressum*, Hym. Sphécidé) a été repéré il y a longtemps et publié par Réaumur en 1742 (t. VI, 8<sup>e</sup> mémoire). Le texte (voir encadré page sui-

vante) a été repris par les ouvrages d'entomologie postérieurs<sup>1</sup>.

Ces observations, faites sur l'Île de France – actuellement Île Maurice – ont été affinées depuis. On s'est intéressé à l'insecte – et à d'autres

Ampulicins – comme agent de lutte biologique à la fin des années 1930 ; l'existence d'une double piqûre a été découverte en 1984. Les travaux les plus récents portent sur les modes d'action des venins.

La blatte, saisie par le pronotum ou par la base d'un élytre reçoit une piqûre dans le thorax : ses pattes antérieures sont paralysées durant 1 à 2 min. La femelle du chlorion en profite pour pratiquer la seconde injection, très précise, longue, dans le cou – puis lâche sa proie et s'en va à la recherche d'un terrier. La blatte se met alors à se toiletter, pendant 20 à 30 min. Le chlorion revient et, dès qu'elle a fini, lui coupe les antennes, boit l'hémolymphe qui sourd, attrape la blatte par un des moignons et, à reculons, la guide vers un terrier préalablement choisi. La blatte suit docilement, pas à pas, sans trébucher. Arrivé à desti-

1. Une revue récente (2009) : Manipulation of Host Behavior by Parasitic Insects and Insect Parasites, par Frédéric Libersat, Antonia Delago et Ram Gal. *Annual Review of Entomology*, 54, 189-207. Le phénomène de manipulation parasitaire est connu depuis les années 1970. Le concept de phénotype étendu a été défini par Richard Dawkins dans son ouvrage éponyme paru en 1982.

2. Certains auteurs n'ont signalé que l'« intelligence » du Chlorion comprimé capable de faire entrer un kakerlac dans un trou trop petit pour lui en lui coupant les appendices et en le tirant à reculons. C'est le cas notamment d'Ernest Menault dans *L'intelligence des animaux* (1872) en ligne à //gallica.bnf.fr/

« Cossigni a communiqué à Réaumur des observations curieuses sur cet insecte. Voici ce qu'elles offrent de plus intéressant. [...] Tous ceux qui ont voyagé dans nos îles connoissent les kakerlaques<sup>1</sup> ; souvent même ils les ont connues avant que d'y être arrivés : nos vaisseaux n'en sont que trop fréquemment infectés.... On doit aimer des mouches qui, comme les guêpes ichneumons dont il s'agit actuellement, attaquent les insectes destructeurs, et les mettent à mort.... Quand la mouche, après avoir rôdé de différens côtés, soit en volant, soit en marchant, comme pour découvrir du gibier, aperçoit une kakerlaque, elle s'arrête un instant, pendant lequel les deux insectes semblent se regarder; mais sans tarder davantage, l'ichneumon s'élançe sur l'autre, dont elle saisit le museau ou le bout de la tête avec ses serres ou dents ; elle se replie ensuite sous le ventre de la kakerlaque pour la percer de son aiguillon. Dès qu'elle est sûre de l'avoir fait pénétrer dans le corps de son ennemie, et d'y avoir répandu un poison fatal, elle semble savoir quel doit être l'effet de ce poison ; elle abandonne la kakerlaque, elle s'en éloigne, soit en volant, soit en marchant; mais après avoir fait divers tours, elle revient la chercher, bien certaine de la trouver où elle l'a laissée. La kakerlaque, naturellement peu courageuse, a alors perdu ses forces; elle est hors d'état de résister à la guêpe ichneumon, qui la saisit par la tête, et marchant à reculons, la traîne jusqu'à ce qu'elle l'ait conduite à un trou de mur, dans lequel elle se propose de la faire entrer. La route est quelquefois longue et trop longue pour être faite d'une traite; la guêpe ichneumon, pour prendre haleine, laisse son fardeau, et va faire quelques tours, peut être pour mieux examiner le chemin ; après quoi elle revient reprendre sa proie, et ainsi, à différentes reprises, elle la conduit au terme.

« Quelquefois M. Cossigni s'est diverti à dérouter la mouche ; pendant qu'elle étoit absente, il changeoit la kakerlaque de place ; les mouvemens inquiets qu'elle se donnoit à son retour, prouvoient assez son embarras : ordinairement elle avoit peine à retrouver sa proie; et elle la perdoit absolument lorsqu'elle avoit été transportée un peu loin. »

Il arrive quelquefois que le trou dans lequel le chlorion comprimé veut introduire son butin est trop petit. Il prend alors le parti de couper les élytres et les ailes de la kakerlaque, et même ses pattes. Il entre dans son trou à reculons, et parvient, en faisant de grands efforts, à la conduire au fond du trou. Cette proie n'est pas pour lui; elle est destinée à être la nourriture d'un de ses petits en état de larve. »

Extrait du *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle* [...] par Jacques Eustache de Sève, Deterville, 1816.

1. *Blatta orientalis*, Dict. Blattidé, la Blatte des cuisines ou cancrelat. Ravet a depuis remplacé kakerlaque (ou kakerlac) dans les Antilles. À la Réunion, l'insecte est appelé mouche cantharide.

nation, le chlorion pond un œuf sur la cuticule de la blatte et obture le terrier avec des graviers. L'éclosion a lieu au bout de 4 jours ; la larve perce alors la cuticule de l'hôte pour se nourrir de l'hémolymph de la blatte zombifiée, non pas paralysée, mais comme privée de la volonté de bouger. Elle pénètre ensuite dans le corps de la blatte pour y achever son développement, ce qui prend 1 ou 2 jours. Elle s'y nymphose ; la blatte a alors tout juste cessé de vivre. Cet enchaînement d'opérations est stéréotypé et une femelle expérimentée ne l'accomplit pas plus vite :

il semble bien programmé génétiquement. En nourrissant des chlorions avec des protéines marquées au <sup>14</sup>C radioactif, il a été possible de montrer que la piqûre délivre le venin zombifiant exactement dans le cerveau de la victime (et non dans la cavité générale), au niveau des corps pédonculés.

Le venin paralysant (un complexe de protéines et de peptides) bloque l'acétylcholine et le GABA, médiateurs chimiques au niveau des synapses. Le toilettage est déclenché par le second venin – les autres causes ont été écartées expérimentale-

ment – qui agit sur les circuits dopaminergiques dans le protocérébron. La valeur adaptative de ce comportement pour le chlorion n'est pas claire ; peut-être sert-il à occuper la victime et à augmenter les chances de la retrouver à sa place – un cafard normal à sa toilette, en effet, ne se déplace pas volontiers. L'intérêt de disposer d'une proie docile est en revanche évident. Comment agit le venin, injecté dans le cerveau et non dans les ganglions thoraciques qui gouvernent la marche ? Différentes expériences où des blattes piquées et des témoins ont été soumises à des stimuli induisant normalement la fuite à la marche, le vol ou la nage montrent que le venin réduit non pas l'aptitude à effectuer des mouvements mais la motivation en agissant entre le cerveau et les neurones moteurs thoraciques. Il semble que les circuits octopaminergiques sont affectés.

Un cas semblable et également bien étudié est fourni par un autre Sphécidé, *Liris niger*, qui a pour proie un grillon non fouisseur. La piqûre injecte un venin qui provoque une paralysie temporaire – durant laquelle il est traîné dans le terrier – puis une léthargie qui le maintient inerte – mais non paralysé – tandis



L'agent Chlorion comprimé

*Ampulex compressa* a également été étudié en tant qu'agent de lutte biologique contre les blattes domiciliaires. Une femelle, au laboratoire, capture jusqu'à 85 blattes durant les quelque 150 jours de sa vie imaginaire. En 1940, il a été introduit à Hawaï en provenance de Nouvelle Calédonie. 200 femelles fécondées, marquées, issues d'un élevage, ont été lâchées notamment à Honolulu. Les résultats intéressants notés en 1953 dans le poulailler de l'université ont conduit à son introduction à Guam et sur les îles Cook. L'auxiliaire est toujours présent à Hawaï. On en reste là car l'insecte est difficile à élever et sa taille (2,5 cm) le rend presque aussi indésirable dans les maisons que les cafards... En plus, sa piqûre, lorsqu'on le saisit, est particulièrement douloureuse.

Cliché Muhammad Mahdi Karim, licence GNU Free Documentation, Version 1.2



Liris niger ayant capturé et paralysé un grillon - Cliché Valerie Bugh à austinbug.com

qu'il est dévoré par la larve. Le grillon reçoit successivement 4 piqûres : dans le métathorax (probablement dans le ganglion nerveux), dans chacun des 2 autres segments du thorax puis, une fois bien calmé, dans le cou. La léthargie est très vraisemblablement due au blocage des canaux sodium.

#### ■ SE FAIRE BERNER DOUBLEMENT

Voici ici une double manipulation, sans la violence de piqûres. La chenille de l'Azuré des mouillères, alias le Protée, *Phengaris (Maculinea) alcon* – un Lépidoptère Lycénidé largement réparti en France mais dont les populations locales sont menacées – débute dans la vie sur la gentiane pneumonanthe. Elle en dévore, de l'intérieur, les semences. Au bout de trois semaines, elle se laisse tomber au sol. Là, elle est recueillie par des fourmis (Hym. Formicidés) du genre *Myrmica* qui l'emportent dans la fourmilière, comme si elle était une de leurs larves. Elle en a en effet pris un peu l'allure et beaucoup le goût, perçu au toucher par les antennes. Commence alors une sorte de cleptoparasitisme : elle est soignée et nourrie (par trophallaxie) par les

fourmis qui viennent sucer le mielat qu'elle leur offre et s'euphoriser à une kairomone qu'elle leur dispense. À la fin de son développement, notre chenille émet des sons qui concourent à charmer les fourmis ce dont elle profite pour dévorer le couvain et terminer sa croissance. Ici, pas de venin injecté mais des messages chimiques et sonores émis par la chenille pour faire de ses hôtes ses esclaves. En plus, les fourmis semblent protéger leur « invitée » de toute attaque de parasitoïde. Pourtant, *Ichneumon eumerus* (Hym. Ichneumonidé) parvient à pondre dans la chenille, qu'il détecte, selon toute vraisemblance, en interceptant les « mensonges » (ou « éruciphonèmes ») que celle-ci profère pour tromper les fourmis<sup>3</sup>. La femelle de l'ichneumon sécrète au moins 6 composés volatils (kairomones) qui agissent sur les fourmis : celles-ci se tiennent à distance de l'intrus et deviennent agressives les unes envers les autres, produisant elles-mêmes des phéromones d'alarme qui ne font qu'augmenter le chaos (qui peut durer plusieurs jours). Pendant ce temps, *I. eumerus* pond dans la chenille.

Ses descendants émergeront de la dépouille de la chenille au moment de la nymphose et, usant du même stratagème chimique, sortiront de la fourmilière sans encombre.

#### ■ MOURIR AU FOND OU AU SOMMET

Le phénomène est connu au moins depuis le XI<sup>e</sup> siècle : un grillon – comme le Grillon des bois *Nemobius sylvestris*, insecte qui n'aime pas du tout l'eau va, de nuit, sauter dans un seau, une mare ou une piscine et s'y noyer. Il est en l'occurrence manipulé par *Paragordius tricuspidatus*, un gordien (nématomorphe Gordidé). Ces vers, à l'état adulte, sont aquatiques. Ils vivent libres dans l'eau. Leurs larves passent par 2 hôtes successifs, des insectes en général. Un premier insecte aquatique et un second terrestre. Le passage de l'un à l'autre est laissé au hasard et ne réussit que très rarement : il faut que le premier soit avalé par le second. Pour le retour, le gordien qui est devenu un ver fin et long (jusqu'à 4 fois la longueur de son hôte), modifie le comportement de l'insecte qui est resté normal jusque-là, l'amenant à rechercher de l'eau et à s'y précipiter. Ou, selon une autre interprétation, à perdre le sens du danger que représente l'eau pour lui et à y tomber au terme d'un parcours erratique.

Le gordien émerge alors de l'insecte. Si jamais celui-ci a été gobé, il s'extrait du prédateur par la bouche, les ouïes ou les narines... S'il est attaqué par une notonecte (punaise d'eau), il sort précipitamment. Mais

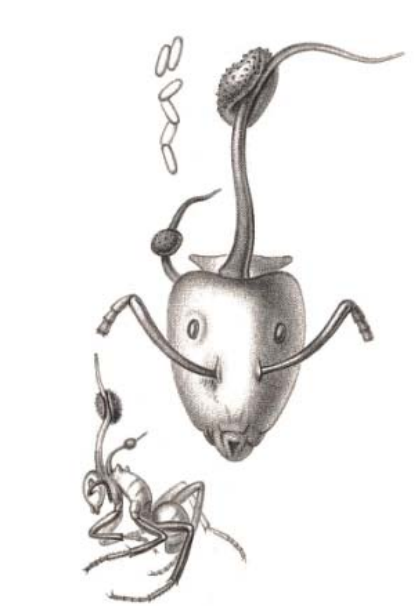


Le nématophore *Paragordius tricuspidatus*  
Cliché D. Andreas Schmidt-Rhaesa licence  
Creative Commons 3.0

3. À (re)lire l'Épingle de 2005 « Les insectes parlent aux insectes » en ligne à [www.inra.fr/opie-insectes/epingle05.htm#par](http://www.inra.fr/opie-insectes/epingle05.htm#par)



Insecte parasité par le champignon *Ophiocordyceps australis* (Bolivie) - Cliché Danny Newman / Myxomop, licence Creative Commons 3.0



Fourmi parasitée par le champignon *Ophiocordyceps unilateralis* - Planche extraite de *Selecta fungorum carpologia* [...], vol. 3, par L.-R. et C. Tulasne, 1861-1865.

il arrive que le grillon sorte de l'eau : il vit ensuite normalement pendant des mois – un cas très rare de parasitisme manipulant réversible. Avec les outils de la protéomique<sup>4</sup>, les variations de taux de différents acides aminés entre individus manipulés et individus sains ont été évaluées. Le grillon infecté montre une concentration plus élevée en taurine, un neurotransmetteur important et la meilleure hypothèse est que le gordien sécrète et introduit dans le cerveau de son hôte de quoi l'assoiffer. Des neuromédiateurs qui imitent ceux du grillon, très probablement ; les preuves directes de l'implication de ces substances font encore défaut.

Le même genre de manipulation parasitaire est connu chez des araignées hébergeant des nématodes Mermithidés.

Les fourmis, encore elles, vont en un lieu élevé se livrer à la mort pour assurer la dispersion d'un parasite. Le champignon *Ophiocordyceps* envahit les trachées de la fourmi infectée et se nourrit des organes non vitaux de son hôte. À la fin, il

fait en sorte (le mécanisme n'est pas connu) que la fourmi grimpe au sommet d'une plante ou d'un arbre et s'y fixe par les mandibules. Le champignon achève la fourmi, en en dévorant le cerveau, puis fructifie au travers de sa cuticule, libérant des capsules qui explosent au cours de leur descente. Une spore atterrit sur la cuticule d'une fourmi et le cycle recommence<sup>5</sup>.



Petite Douve du foie

La Petite Douve du foie, *Dicrocoelium dendriticum* (= *lanceolatum*), est un trématode (ver plat) qui vit à l'état adulte dans la bile du mouton. Ses larves (miracidium) passent par un escargot puis, à l'état de métacercaires, infectent une fourmi (du genre *Formica*). Une métacercaire

s'installe dans le ganglion sous-oesophagien. La fourmi grimpe au sommet d'une herbe et provoque des spasmes des muscles des mandibules tout au long de la nuit. Dans cet état, la fourmi « attend » d'être broutée. Si aucun mouton ne l'a ingérée, elle reprend son activité diurne et se remet en position dès le soir.

Mais l'avantage pour le parasite, dans ces deux cas, n'est pas bien établi car les fourmis s'exposent aussi à des prédateurs banals qui les détruiront en même temps que leur hôte manipulé. Le virus de la polyédrose nucléaire de *Lymantria dispar* (baculovirus) manipule la chenille du Bombyx disparate avant de la liquéfier : il la fait grimper en haut de l'arbre, ce qui favorise la dispersion des particules virales. La chenille saine, de jour, se repose dans une anfractuosité de l'écorce ou dans la litière. Une équipe d'entomologistes de la côte est des États-Unis<sup>6</sup> vient d'identifier le gène du virus très probablement responsable. Il s'appelle *egt* et code pour un enzyme qui inhibe l'ecdysone (hormone de mue des insectes).

4. Science des protéines et de leur expression.

5. La manipulation est ancienne, comme l'attestent des fossiles trouvés en Allemagne et datant de l'Éocène. Autre cas, où le parasite manipule surtout la forme de son hôte : un nématode transforme une ouvrière agitée en un fruit rouge : Épingle « Fourmi fructifiée », de 2008, en ligne à [www.inra.fr/opie-insectes/epingle08.htm#fru](http://www.inra.fr/opie-insectes/epingle08.htm#fru). Travail publié dans *Science* n° 333 du 9 septembre 2011.

6. *Lymantria dispar* (Lép. Lymantriidé) est originaire de France (voir *Insectes* n° 145) et le virus (spécifique) LdMNPV l'a suivi, on ne sait comment. En Europe où il sévit sur les chenilles affamées des populations en surnombre, et où on l'a utilisé comme agent de lutte biologique – ainsi qu'au Maroc où il a été introduit –, ce comportement n'a pas été remarqué.

#### ■ ÊTRE PLEIN DE SOLLICITUDE POUR SES BOURREAUX

Les chenilles du Géométridé brésilien *Thyrinteina leucocerae*, folivore sur goyavier et sur eucalyptus (Myrtacées), veillent comme

des tigresses sur les cocons d'un Braconidé du genre *Glyptapanteles*, parasitoïdes de leur état. Observons-les. Pendant longtemps, il ne se passe rien en apparence : la chenille, dans laquelle la femelle du parasitoïde a pondu, alors qu'elle était au stade II, quelque 80 œufs, mange, rampe, grossit, mue comme si la troupe des larves de *Glyptapanteles* qu'elle nourrit en son sein de son hémolymphe n'était pas là. Ces dernières, l'heure ayant sonné de la nymphose, percent la cuticule de leur hôte, sortent et se tissent chacune un cocon tout près. Alors, la chenille, qui a perdu tout à coup l'appétit, reste là, effarouchant tout prédateur (au laboratoire, une punaise *Supputius cincticeps*, Hém. Pentatomidé) par de violents mouvements de la tête et de l'avant-corps – ce qui n'est pas un geste normal chez cette espèce. Campée sur ses 2 paires de fausses-pattes, la chenille de garde veille ainsi sur sa « progéniture ». À l'émergence, elle crève. Dans ce cas, l'avantage procuré par la manipulation semble beaucoup plus clair. La mortalité des cocons sous protection est la moitié de celle de nymphes sans chenille de garde. Comment procède le manipulateur ? En disséquant les chenilles, il est apparu qu'1 ou 2 larves de *Glyptapanteles* demeurent dans la chenille nourricière, sans se nymphoser. Ces individus seraient les « pilotes » du comportement de la chenille. En se sacrifiant pour leurs frères et sœurs...

Les parasitoïdes tuent leur hôte à la fin. Ce n'est pas le cas de *Dinocampus coccinellae* (Hym. Braconidé) qui ménage son hôte, la Coccinelle maculée *Coleomegilla maculata*<sup>7</sup>. La femelle pond un œuf dans la coccinelle ; la larve dévore une partie des organes de son hôte et sort se nymphoser dans un cocon tissé



Sortie de la larve de *Dinocampus coccinellae* de l'abdomen de la coccinelle *Coleomegilla maculata* - © Mathieu Bélanger Morin - CNRS/IRD

entre ses pattes, à l'abri des prédateurs. La coccinelle joue effectivement le rôle de garde du corps de son parasite dont la survie est nettement améliorée. Mais ceci se paye : la fécondité ultérieure du *Dinocampus* est d'autant réduite que la protection dure longtemps. Une substance (non déterminée) est laissée dans l'hôte par le braconide. Tout aussi exceptionnel est le fait que, pour un quart, les coccinelles survivent à l'émergence du parasitoïde.

La femelle d'*Hymenoepimecis argyraphaga* (Hym. Ichneumonidé d'Amérique centrale) fond sur l'araignée Aranéidée *Plesiometa argyra* aux aguets sous sa toile orbiculaire horizontale. Elle la pique à l'avant du prosome. Profitant de sa paralysie, elle y colle un œuf et quitte le lieu. L'araignée reprend ses esprits et vaque à ses occupations piégeuses et prédatrices, cependant que la larve de l'Hyménoptère grandit sur place, perçant la cuticule de l'araignée tout autour et se nourrissant de son hémolymphe. Elle est fixée par une croûte d'hémolymphe coagulée. Au bout de 2 semaines, la larve mue pour la 2<sup>e</sup> fois, grossit d'un coup et l'araignée se met à tisser une toile aberrante, constituée

de 3 ou 4 rayons renforcés. Puis la larve de l'ichneumonide pompe le reste de l'hémolymphe, s'accroche à la toile par ses crochets dorsaux invaginables, libère le cadavre de sa victime et tisse son cocon de nymphose suspendu. Cette toile spéciale adaptée aux besoins du parasitoïde est tissée en utilisant un sous-programme particulier de la fabrication de la toile normale, les autres ayant été déconnectés par une substance chimique (inconnue) à action très rapide et aux effets différés sécrétée par la larve<sup>8</sup>.

#### ■ ET NOS PARASITES...

...nous manipulent-ils ? Les parasitologues évoquent quelques cas. Le virus de la grippe fait éternuer et multiplie ainsi ses chances de tomber sur un nouvel hôte. L'agent du paludisme modifierait l'odeur de son hôte humain de façon à le rendre plus attractif pour les moustiques vecteurs. Le virus de la rage rend agressifs et mordent les chiens et chats atteints, ce qui favorise la transmission. Le cas le plus net est à observer chez des animaux familiers : infecté par le protozoaire *Toxoplasma gondii*, le rat (hôte intermédiaire), comme sous l'effet d'un euphorisant, devient assez indifférent au chat, prédateur que normalement il évite soigneusement et hôte définitif du parasite. ■

7. Résultats publiés tout récemment – voir le communiqué de presse du CNRS du 11 juin 2011 : Parasitisme : comment une guêpe utilise une coccinelle comme « garde du corps ».

8. D'après le travail de William G. Eberhard, publié en 2000, en ligne (en anglais) à <http://biostor.org/reference/271>