



Ce syrphe *Sphaerophoria* sp. (Dip. Syrphidé) nettoie ses pattes arrière en les frottant l'une contre l'autre - Cliché Monique Berger

« La mouche était une taquine. Elle décida de procéder à une toilette générale en se frottant tout le corps avec les pattes, accordant une attention particulière à la tête et aux yeux. Qui a dit que les mouches étaient sales ? »

Le Pic du vautour, John Burdett. Les Presses de la Cité, 2013.

Par Bruno Didier

Le toilettage chez les insectes

Des comportements de toilettage¹ individuel ou social ont été observés chez pratiquement tous les groupes d'insectes. Suites de mouvements répétitifs et précis, ils impliquent souvent des organes spécialisés répartis sur le corps et les appendices. On attribue au toilettage deux fonctions principales : l'élimination d'objets ou d'organismes étrangers et la distribution ou redistribution de substances à la surface du corps².

les qualités d'adhésion au support. Les mouvements associés au toilettage ont également un rôle d'« épancheur » de substances chimiques. Les hydrocarbures cuticulaires (HCC) forment une barrière contre

L'élimination de corps étrangers répond à plusieurs impératifs : supprimer les pathogènes et les parasites, ainsi que les débris qui pourraient leur servir de support de développement ; nettoyer les senseurs olfactifs situés sur les antennes ; nettoyer les yeux ; prévenir l'obstruction des stigmates respiratoires ; éliminer les débris de

poils sensitifs responsables de la perception de la position relative des différentes parties du corps (proprioception). Le toilettage joue également un rôle dans l'entretien mécanique des organes de locomotion. Le nettoyage des ailes, par exemple, permet de les lisser et diminue la résistance à l'air durant le vol ; celui des tarsi entretient



Le pollen qui couvre le corps de ce *Sialis lutaria* (Méga. Sialidé) peut gêner son vol - Cliché Entomart à entomart.be

1. *Grooming*, en anglais.

2. Des comportements de toilettage sont également observés en réponse à une situation de stress, mais leur fonction est alors d'un autre ordre que pratique (activité ou comportement de déplacement ou de substitution) et qui ne sera pas abordée ici.



Caloptéryx vierge (*Calopteryx virgo*, Odo. Caloptérygidae) nettoyant ses yeux à l'aide de ses pattes antérieures - Clichés Alain Cochet, à <http://odonatas403.unblog.fr/>

la déshydratation et les pathogènes et jouent un rôle dans la communication chimique : reconnaissance coloniale, attribution des tâches chez les insectes sociaux, signaux d'agrégation, camouflage et mimétisme chimiques, attracti-



Sauterelle ponctuée (*Leptophyes punctatissima*, Orth. Tettigoniidae) au toilettage. Sa morphologie permet le contact direct des pattes arrière avec les pièces buccales - Cliché Entomart à entomart.be

tivité sexuelle, etc. Les HCC sont des lipides de surface synthétisés dans les œnocytes, cellules particulières situées dans le corps gras, sous l'épiderme. L'hémolymphe les transporte principalement vers la glande postpharyngienne et la cuticule, puis ils sont redistribués par trophallaxie chez les insectes sociaux qui la pratiquent et/ou lors du toilettage mutuel. Chez tous les insectes, le toilettage individuel permet de bien répartir ces substances sur l'ensemble du corps.

■ MODALITÉS ET BOÎTE À OUTILS

Pour se nettoyer, les insectes utilisent leurs pièces buccales et/ou des structures spécifiques disposées sur différentes parties du corps. Chez les insectes dont le régime alimentaire est de type broyeur, les pièces buccales permettent de saisir les appendices avec les mandibules ou de nettoyer directement les parties du corps accessibles à la bouche. Le toilettage de tout ou partie du corps est organisé en séquences, chacune étant constituée d'une suite stéréotypée de mouvements, souvent répétitifs, avec une progression de la tête vers l'extrémité de l'abdomen. Plusieurs critères ont été utilisés pour décrire les comportements de toilettage.

- Par les organes qui y participent : utilisation des pièces buccales et/ou des pattes ; intervention d'un ou plusieurs appendices.

- Selon le type de mouvement : le grignotage fait intervenir uniquement les pièces buccales ; le frottement consiste à frotter un appendice de manière répétitive sur une autre partie du corps ; le grattage est le déplacement unidirectionnel d'un organe de nettoyage sur une autre partie du corps.

- Selon l'organisation des mouvements : séquences simples, constituées d'un seul mouvement, ou multiples, faisant appel à plusieurs mouvements simultanés, etc. ; mouvements unilatéraux ou bilatéraux.

Si le sort des débris est d'être pris en charge par les pièces buccales (ils seront alors soit ingérés, soit compactés et régurgités), la morphologie de l'insecte conditionne leur mode de transfert vers la bouche. Si le corps peut être replié ou si les articulations sont suffisamment souples, si les pattes sont longues et mobiles, elles peuvent être directement mises à portée des pièces buccales. Pour les moins souples, les débris sont transférés de patte en

patte vers les tibias avant qui seront portées à la bouche et nettoyées. Si les pièces buccales sont inaptes à un tel « grignotage » (trompes des suceurs-lécheurs, stylets des suceurs-piqueurs) le toilettage consiste alors à diriger les débris vers l'extrémité des tibias et les tarsi de chaque patte et à les éjecter ou les déposer sur le substrat par frottement.

L'essentiel de la « boîte à outil » est constitué de rangées de soies inclinées, organisées en peignes ou en brosses. Ces soies peuvent être diversement réparties sur les appendices et sur le corps, isolées, en touffe, ou disposées en lignes simples ou multiples. Sur les pattes en particulier elles peuvent être insérées sur des rainures ou des renforcements parfaitement calibrés, destinés à recevoir les organes à nettoyer comme les antennes.

L'orientation et l'espacement des soies permettent de capturer efficacement les particules brossées par les peignes et brosses et, en les frottant les uns contre les autres, de les filtrer et de s'en débarrasser. La répartition et l'inclinaison des soies de deux brosses en interaction coïncident parfaitement. Les mouvements de l'insecte concentrent et transportent les débris, toujours dans le même sens, de l'organe à nettoyer vers l'organe filtrant.

■ L'ANTENNE, STRATÉGIQUE

Organes de la perception et de la communication, les antennes des insectes doivent être maintenues propres. Couvertes de pores olfactifs (sensilles) elles sont très exposées à la déshydratation ce dont la présence des hydrocarbures cuticulaires (HCC, voir plus haut) à leur surface. Cependant ces HCC peuvent constituer un handicap lorsqu'ils s'y accumulent. Ainsi, chez des cafards, une antenne non toilettée en aura accumulé de 3 à 4 fois plus en 24 h qu'une antenne toilettée – sans compter les contaminants environnementaux variés. Sans toilettage, cette accu-



Pour porter ses tarsi arrière au contact de ses pièces buccales, cette Mante ocellée (*Iris oratoria*, Mant. Mantidé) utilise les pinces de ses pattes antérieures - Cliché Entomart à entomart.be



Mouvement bilatéral des pattes arrière chez *Helophilus hybridus* (Dip. Syrphidé) qui viennent frotter les ailes simultanément - Cliché Entomart à entomart.be

mulation empêcherait la perception olfactive, notamment celle des hormones sexuelles. Cette activité d'élimination des HCC a été constatée et semble répandue parmi plusieurs groupes d'insectes.

Les techniques de nettoyage des antennes varient beaucoup selon les groupes et au sein d'un même groupe. Si les pièces buccales sont impliquées, les antennes doivent d'abord en être rapprochées. Parfois elles peuvent s'incliner d'elles-mêmes, d'autres fois elles sont tirées par le tibia ou les tarsi de la patte antérieure du même côté et maintenues en place le temps de la progression de la bouche (grigno-

tage) – toujours de la base vers la pointe. Parfois c'est la patte opposée à l'antenne qui les saisit. Parfois les deux pattes antérieures servent à maintenir une antenne, d'autres fois les deux antennes sont nettoyées simultanément.

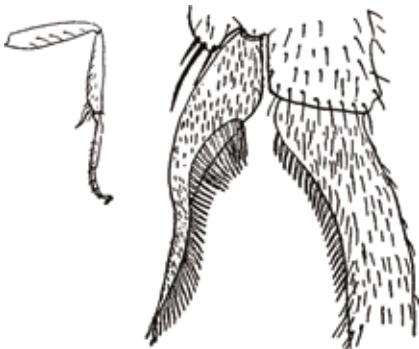
Chez la fourmi *Camponotus rufifemur* (Hym. Formiciné), qui possède pourtant de belles mandibules, le nettoyage des antennes est sous-traité aux pattes avant. Au niveau de l'articulation tibia-tarse, une encoche fait face à un épéron, les deux formant une pince. Peignes et brosses les garnissent et complètent le dispositif au travers duquel passe l'antenne et où



Nettoyage synchronisé des antennes chez une fourmi : la patte droite frotte l'antenne droite tandis que la patte gauche est « grignotée » par les mandibules qui la débarrassent des impuretés issues du frottage de l'antenne gauche - Cliché Monique Berger



Nettoyage d'une antenne chez la Mante religieuse (*Mantis religiosa*, Mantidé) - Cliché Monique Berger



« Peigne à antenne » en pince d'une fourmi, à l'extrémité distale du tibia - In : *Handbook of nature-study for teachers and parents [...]*, New-York, 1911.

elle dépose toutes les particules qui l'encombrent. Le mouvement est symétrique : à droite, l'antenne est passée une ou deux fois dans la pince, pendant que la pince de la patte gauche est nettoyée entre les mandibules ; puis le mouvement s'inverse.

La Punaise verte *Nezara viridula* (Hém. Pentatomidé, de type piqueur-suceur) possède un peigne à l'extrémité distale des tibias antérieurs. L'insecte joint les peignes des deux pattes avant en enserrant une antenne puis les fait coulisser de la base vers l'extrémité. Puis les pattes se séparent, et reviennent prendre leur position à la base de l'antenne pour répéter le mouvement autant de fois que nécessaire.

À l'issue de la séance, chaque peigne tibial est frotté par des soies situées sur les tarses de la patte opposée, jusqu'à l'élimination des saletés vers le substrat.

Le moustique *Ochlerotatus triseriatus* (Dip. Culicidé) agrippe une antenne avec ses deux tibias antérieurs et la racle ainsi répétitivement de la base vers la pointe, puis fait de même avec l'autre antenne.

■ TOILETTAGE SOCIAL

Avec les insectes sociaux, le toilettage n'est plus uniquement une pratique individuelle (auto-toilettage) mais devient également mutuel (allo-toilettage). Dans la colonie, la promiscuité augmente les risques de contamination rapide en cas de maladie. Ainsi les fourmis coupeuses de feuilles de retour au nid procèdent-elles à un auto-toilettage systématique avant de pénétrer dans leur nid, en particulier si celui-ci comporte des cultures de champignons ou d'autres réserves alimentaires sensibles. Elles subissent ensuite un nettoyage de la part de leurs congénères. À cette occasion, leur odeur coloniale, qui a pu être effacée ou altérée par des facteurs environnementaux, est « mise à jour ». Cette signature chimique est d'ailleurs soumise, même à l'intérieur de la colonie,

à des variations liées à l'âge, à des variations saisonnières, au substrat, au régime alimentaire, à la présence de symbiontes ou de pathogènes, etc. Une mise à jour est effectuée en permanence dans le nid par les opérations de toilettage mutuel – et par trophallaxie – qui homogénéisent l'odeur entre individus en redistribuant les hydrocarbures cuticulaires.

Les fourmis disposent également de substances antifongiques et antimicrobiennes produites par les glandes métapleurales qui s'ouvrent sur le troisième segment



Toilettage en règle par ses congénères d'une fourmi préalablement exposée à un champignon pathogène (en rouge) - Cliché Chris Pull, licence CC BY-SA 3.0

thoracique. Elles sont collectées par les pattes antérieures pendant le toilettage, transmises aux pièces buccales, puis distribuées aux autres individus – adultes et larves – par léchage. Le cocktail est complété par de l'acide formique récolté au niveau du cloaque et qui participe à la désinfection du couvain lors de séances de toilettage.

Chez l'Abeille mellifère, le toilettage social est un des éléments de la division du travail de la colonie et reste de la responsabilité d'ouvrières toiletteuses spécialisées. Généralement, une abeille en demande de toilettage procède dans un premier temps à un auto-toilettage, puis elle effectue une danse de toilettage (frétillements, tortillements) avant d'adopter une position spécifique, ouvrant les ailes perpendiculairement à l'axe de son corps pour se laisser nettoyer. La toiletteuse peut être elle-même à l'origine de la proposition de toilettage qui l'accepte en adoptant cette position. Chez *Apis mellifera carnica*, près de la moitié du temps de l'allo-toilettage est dédié au nettoyage de la région des ailes et près de 20 % à la région du pétiole, entre thorax et abdomen. Mais il semble ignorer ou être inefficace vis-à-vis de l'acarien parasite *Varroa jacobsoni*, alors qu'il est performant chez *Apis cerana*, l'Abeille asiatique, hôte naturel de ce parasite avec qui elle a appris à vivre en équilibre.

Le toilettage individuel joue un rôle important pour la lutte contre l'acarien *Acarapis woodi* responsable de l'acariose des abeilles. Ce parasite vit et se reproduit dans la première

Toilettage et parasitisme

Le toilettage limite la distribution des ectoparasites permanents (acariens suceurs d'hémolymphe) aux zones du corps qui sont le moins accessibles à l'insecte, telles que la tête ou le dessus du dos. Ceci permet à la réponse immunitaire d'être plus localisée et efficace : les parasites s'y nourrissent moins bien ou cherchent à migrer vers des zones du corps où ils seront plus facilement éliminés. Le résultat est la baisse du nombre de parasites.



Varroa destructor installé en arrière des yeux chez une Abeille mellifère
Cliché cryo-microscopie électronique, domaine public

paire de trachées qu'il perfore pour se nourrir de l'hémolymphe de son hôte. Certaines abeilles, selon un déterminisme génétique, s'en débarrassent plus facilement que d'autres grâce à leurs pattes médianes qu'elles frottent à l'entrée du stigmate prothoracique pour les en déloger.

Enfin, dans les ruches, le toilettage mutuel est un outil de dissémination de la phéromone royale, transmise dans un premier temps par trophallaxie de la reine à une équipe sans cesse renouvelée de nettoyeuses. Malgré les avantages décrit ci-dessus, on s'interroge sur les risques de transmission, notamment de virus, que fait courir le toilettage mutuel au sein des colonies...

■ UN COMPORTEMENT SOUS CONTRÔLE

Le toilettage est un comportement inné. Lorsqu'un insecte est privé d'un appendice nécessaire à son toilettage, il continue d'effectuer les gestes qui l'auraient impliqué. Chez la Drosophile, les cycles de toilettage semblent liés d'une part aux rythmes circadiens (pics et creux d'activité) et à un autre système de contrôle qui ajuste le niveau de toilettage par rapport aux autres comportements en fonction des conditions internes et externes.



L'acarien *Acarapis woodi* dans une trachée d'Abeille mellifère - Cliché domaine public

Des comportements stéréotypés de toilettage peuvent être provoqués par des stimulations mécaniques de soies dorsales de mouches, de poils sur les pattes, les ailes ou les yeux de criquets. On peut aussi le déclencher en exposant les insectes à des particules, des poussières : les apiculteurs utilisent du sucre glace pour inciter les abeilles à se nettoyer et ainsi à se débarrasser de certains parasites. Mise en présence de composés toxiques, la Mouche du vinaigre entreprend de se toiletter et de se frotter. Chez de nombreux insectes, la détection de tels produits entraîne une réaction d'éloignement de la partie du corps mise en contact. Si le stimulus persiste, une réaction de nettoyage est déclenchée, une patte vient alors brosser la partie concernée. Chez le termite *Zootermopsis angusticollis* l'exposition à des conidies de champignons pathogènes *Metarhizium anisopliae* provoque une augmen-



Bourdon au butinage avec formation d'une pelote de pollen sur les pattes arrière - Cliché David Cappaert, Bugwood.org, licence CC-A-NC 3.0

tation de la fréquence des séances de nettoyage mutuel, diminuant la quantité de spores sur la cuticule des insectes et augmentant ainsi leur taux de survie. Cette réaction a été observée chez la plupart des insectes sociaux à des degrés divers.

■ QUELQUES CAS PARTICULIERS

Chez certains **Hyménoptères** et en particulier l'Abeille mellifère, la récolte du pollen emprunte la gestuelle du toilettage, avec des adaptations morphologiques particulières. Au contact des anthères, le pollen se décroche et se colle sur les poils couvrant le corps de la butineuse. Il est brossé et dirigé vers l'arrière par les pattes antérieures et médianes, compacté, et parvient aux pattes arrière où il est pris en charge par la scopa, brosse située sur leur face

La piqûre de venin administrée par la guêpe *Ampulex compressa* à la Blatte américaine *Periplaneta americana* provoque chez cette dernière une séquence de toilettage qui dure de 20 à 30 minutes. Cela ne procure aucun avantage, ni à l'un ni à l'autre : le venin excite les récepteurs de la dopamine, neurotransmetteur dont l'injection dans l'hémocèle de la blatte provoque le comportement de toilettage.

À relire : « Le Chorion et autres manipulateurs », par Alain Fraval, *Insectes* n°163, 2011(4), en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/163fraval3.pdf

interne. Situé sur la patte opposée, un peigne le repousse alors dans une corbeille de poils sur la face externe du tibia où il forme une pelote pollinique que l'Abeille déposera dans la ruche. Une partie du pollen échappe cependant au brossage, s'il est collé sur certaines zones du corps difficilement accessible à l'abeille, principalement sur son dos et au niveau de la taille : il servira à la pollinisation lors de la visite de nouvelles fleurs. Chez d'autres espèces, la scopa peut être sur la partie ventrale de l'abdomen (Mégachiles) ou sur le côté du thorax (Andrènes).

Organe à tout faire des **Collemboles** (Hexapodes), le collophore est une sorte de tube ventral attaché à la face ventrale du dernier segment abdominal. Sous le jeu d'échanges hydriques et de muscles rétracteurs, il sert à la régulation hydrique et osmotique, respiratoire ou encore locomotrice (amortisseur de saut). Chez les espèces où il est le plus long, il pourrait également servir à la toilette par frottement et sécrétion d'une substance particulière.

Chez un certain nombre d'**insectes aquatiques** (Col. Dysticidés, No-

Chez la **blatte** *Cryptocerus punctulatus* (Blatt. Cryptocercidés), ce sont les larves qui toilettent les parents dont elles raclent la cuticule avec leurs pièces buccales. Ce comportement pourrait participer à la transmission parents-jeunes de protozoaires symbiotiques qui digèrent la cellulose, l'autre moyen étant la trophallaxie.

téridés, Haliplidés ; Hém. Pléidés, Naucoridés, Corixidés), les sécrétions issues des glandes pygidiales, situées à l'extrémité de l'abdomen, ont notamment des propriétés antimicrobiennes. Les insectes sortent de l'eau régulièrement et entreprennent de se frotter le corps à l'aide de leurs pattes. Les sécrétions sont récoltées au passage et étalées sur les parties accessibles du corps lors de séances de toilettage. Les zones privilégiées sont toujours celles qui sont importantes pour la respiration, en particulier les structures qui captent et emprisonnent les bulles qui servent de réserve d'air pendant la plongée. En préservant ces espaces de toute infection par des microorganismes hydrophiles, l'application de ces sécrétions garantit la bonne formation des bulles.

■ EN GUISE DE CONCLUSION

Le toilettage individuel implique des séries de mouvements simples ou très complexes, indispensables à la survie, qui figurent parmi les plus stéréotypés de tout le répertoire comportemental des insectes. Les mouvements de base varient assez peu, mais c'est leur présence/absence qui est à prendre en compte pour l'étude des séquences de toilettage chez une espèce, y compris sociales avec l'allo-toilettage. Ces caractéristiques pourraient fournir d'excellentes informations à inclure aux descriptions taxonomiques et de nouveaux éléments pour l'étude de l'évolution des insectes. Cependant leur observation expérimentale reste difficile et le répertoire complet des séquences de toilettage peut rarement être décrit chez un seul individu d'une même espèce, même après des heures d'observation... ■