



HAL
open science

Rapport Bibliographique - Microbiote : simple passager ou copilote du comportement des insectes ?

Maxime Rates

► To cite this version:

Maxime Rates. Rapport Bibliographique - Microbiote : simple passager ou copilote du comportement des insectes ?. Microbiologie et Parasitologie. 2020. hal-03376107

HAL Id: hal-03376107

<https://hal.inrae.fr/hal-03376107>

Submitted on 13 Oct 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rapport Bibliographique

**Microbiote : simple passager ou copilote
du comportement des insectes ?**

Maxime Rates

Encadrants : Claire Valiente Moro et Guillaume Minard

Sommaire

I. Introduction	1
II. L'éthologie des insectes : historique et dispositifs d'étude	2
III. Impact du microbiote des insectes sur leur comportement	4
A) Reconnaissance des apparentés et choix du partenaire sexuel	4
B) Contrôle de l'oviposition	6
C) Impact sur la nutrition	7
D) Impact sur d'autres comportements	9
IV. Impact des signaux microbiens de l'environnement sur le comportement des insectes	11
A) Signaux microbiens impliqués dans l'attraction des insectes.....	14
B) Signaux microbiens impliqués dans la répulsion des insectes.....	14
C) Autres effets des signaux microbiens de l'environnement sur les insectes	15
V Conclusion	15

Glossaire et abréviations

Axénique : Organisme vivant qui se développe ou est élevé dans un milieu stérile et qui est totalement dépourvu de microorganismes.

Composés organiques volatils : Composés organiques à faible tension de vapeur qui peuvent facilement se retrouver sous forme gazeuse dans l'atmosphère.

Conventionnel : Se dit d'un individu dont le microbiote n'a pas été altéré ou dont le microbiote a été altéré puis réintroduit à l'identique.

Emergence : Passage du stade larvaire au stade adulte chez les insectes.

Fécondité : Nombre d'œufs pondus.

Fertilité : Nombre d'œufs viables.

Holobionte : Défini pour la première fois par Lynn Margulis en 1991, l'holobionte représente un ensemble formé par un organisme eucaryote supérieur et l'ensemble de son microbiote. Chaque acteur de l'holobionte peut contribuer au fonctionnement biologique de l'ensemble.

Kairomone : Substance volatile ou mobile émise par un être vivant, dans l'environnement et qui déclenche une réponse comportementale chez une autre espèce réceptrice, procurant un bénéfice à ce dernier.

Mono-associé : Qualifie un organisme eucaryote supérieur dont le microbiote a été modifié pour n'être composé que d'une seule souche de microorganisme.

Microbiome : Ensemble des gènes du microbiote d'un écosystème donné (individu, espace géographique ect.).

Microbiote : Ensemble des microorganismes (archées, bactéries, champignons, protozoaires, virus) d'un écosystème donné (e.g. organisme ou tissus animaux, végétaux)

Phéromone : Molécule produite par un organisme, qui induit un comportement spécifique chez un autre membre de la même espèce.

Symbiose : Définie pour la première fois par Anton de Barry en 1879, la symbiose représente la vie en communauté d'organismes hétérospécifiques. Lorsqu'il y a une différence de taille entre les deux organismes, l'organisme le plus grand est qualifié d'hôte tandis que le plus petit est qualifié de symbiote. La symbiose peut être neutre, avantageuse ou couteuse pour chacun des organismes en interaction.

Table des illustrations

Liste des figures

Figure 1. Schéma simplifié illustrant les étapes importantes des comportements dans le cycle de vie des insectes.

Figure 2. Dispositifs expérimentaux utilisés dans l'éthologie des insectes.

Figure 3. Rôle de la bactérie *Wolbachia* dans l'attraction du partenaire sexuel chez *D. paulistorum*.

Figure 4. Le microbiote intestinal module le comportement locomoteur de la drosophile *D. melanogaster*.

Liste des tableaux

Tableau 1. Microorganismes de l'environnement impliqués dans la modification du comportement chez les insectes.

I. Introduction

Parmi les métazoaires, les insectes (Insecta) forment la classe d'organismes la plus importante en termes de diversité. Avec près de 1,3 million d'espèces décrites ils représentent 85% de la biodiversité animale. Ils sont également capables de coloniser des habitats très contrastés (déserts, habitations, cultures etc.) (1). Différentes approches (phylogénétique, métabolique, étude des réseaux trophique, etc.) ont été adoptées afin d'étudier l'influence des insectes sur leurs écosystèmes. Certains insectes considérés comme espèces clé de voûte, revêtent une importance particulière pour la compréhension des interactions trophiques et l'équilibre des écosystèmes. Parmi ces catégories d'insectes, on retrouve notamment les pollinisateurs qui assurent la reproduction de 87,5% des plantes à fleurs (2), les coprophages qui contribuent au recyclage de la matière organique, les saproxylophages qui participent au recyclage de la matière végétale dans les sols forestiers ou encore les phytophages qui régulent la croissance des végétaux (3).

Les insectes, comme tous les organismes eucaryotes supérieurs, hébergent un ensemble de microorganismes (archaées, bactéries, virus, champignons et protozoaires) formant leur microbiote et qui varie en fonction d'un certain nombre de facteurs comme par exemple le sexe de l'hôte, son stade de développement ou encore son régime alimentaire (4). De nombreuses études témoignent de l'importance de prendre en compte les interactions hôte-microbiote afin de mieux décrire la biologie de l'hôte. Ces études font ainsi écho au concept d'holobionte (5). Ce concept prend en compte la physiologie et l'écologie de l'hôte mais également l'influence de ses microorganismes associés. Si l'on conçoit facilement que ces interactions impactent négativement la valeur sélective de l'hôte lorsqu'elles impliquent des microorganismes parasites ou pathogènes [(e.g. certaines bactéries parasites du genre *Wolbachia* sp. induisent un phénotype d'incompatibilité cytoplasmique chez leur hôte qui a pour effet de réduire sa fécondité (6)], elles peuvent aussi avoir des effets bénéfiques sur l'hôte [e.g. les microorganismes facilitant la digestion de certains composés nutritifs ou assurant une protection contre l'infection par des pathogènes ou favorisant le développement (7)]. De façon intéressante, il a été démontré chez l'homme qu'un changement dans la composition et la structure du microbiote pouvait moduler le comportement des individus et que réciproquement, les individus pouvaient eux aussi exercer une influence sur leur microbiote selon leur mode de vie (8). Parallèlement, des études récentes menées chez les insectes témoignent de l'influence majeure de certaines communautés microbiennes sur le comportement de leur hôte (9).

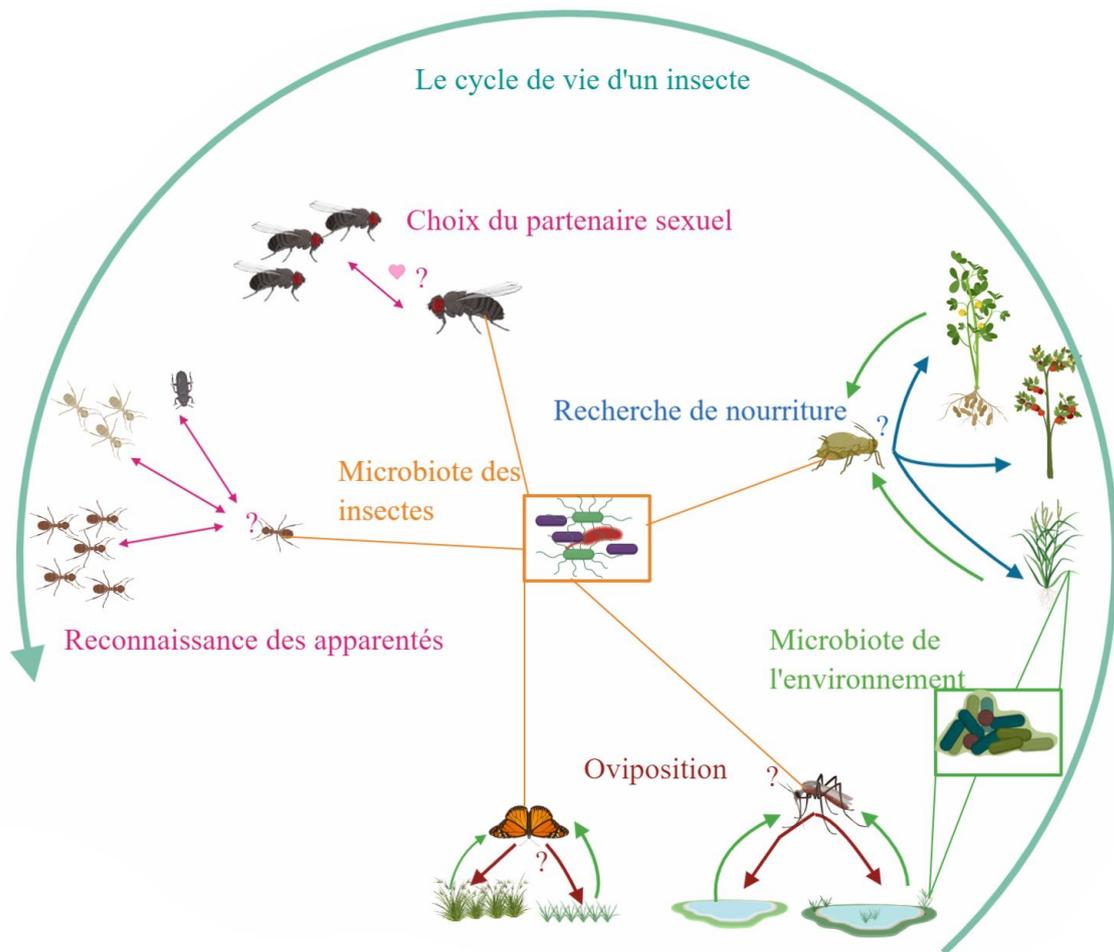


Figure 1. Schéma simplifié illustrant des comportements clés au cours du cycle de vie des insectes. Les exemples illustrant l'influence du microbiote des insectes sur leur comportement sont détaillés dans la partie III. Les exemples illustrant l'influence des microorganismes de l'environnement sur leur comportement sont décrits dans la partie IV.

Pour répondre efficacement aux changements du milieu, les insectes, comme la plupart des animaux doivent faire face à ces variations par des mécanismes de résistance, d'adaptation ou de plasticité. Leur forte plasticité est notamment à l'origine du succès évolutif de nombreuses espèces d'insectes. Certaines de ces réponses impliquent des réactions comportementales complexes et très diversifiées englobant notamment l'ingénierie d'habitats, les interactions sociales, la locomotion, la recherche de nourriture ou la reproduction.

Ce mémoire bibliographique a pour objectif de faire un état des lieux des connaissances sur les liens entre microbiote et comportement chez les insectes. Dans une première partie, nous nous intéresserons à l'étude de l'éthologie chez les insectes. La deuxième partie sera consacrée à l'impact du microbiote sur le comportement des insectes en ciblant différentes étapes clés de leur cycle de vie (Figure 1) : la reconnaissance des apparentés et le choix du partenaire sexuel, la recherche du gîte de ponte, la recherche de nourriture ainsi que d'autres comportements liés spécifiquement à l'écologie de certaines espèces. Enfin, la dernière partie du mémoire sera dédiée à l'impact des signaux microbiens de l'environnement sur le comportement des insectes.

II. L'éthologie des insectes : historique et dispositifs d'étude

Avant d'introduire les études récentes témoignant de l'impact du microbiote sur le comportement des insectes, il est important d'appréhender dans un premier lieu l'éthologie des insectes. L'éthologie est l'étude du comportement des animaux et regroupe l'étude des mécanismes physiologiques et neurosensoriels, l'étude des mécanismes de l'ontogenèse et l'approche computationnelle des fonctions cognitives (10). Les premiers témoignages historiques d'études du comportement animal datent de l'antiquité et ont été menés par Aristote (11). Ce dernier s'est notamment intéressé à l'éthologie des insectes sociaux et en particulier des abeilles. Le XIX^{ème} siècle voit naître un regain d'intérêt pour l'éthologie grâce notamment aux travaux de Jean-Baptiste de Lamarck qui appuie sa théorie sur le transformisme des espèces par des exemples en lien avec l'implication du comportement dans les processus d'acclimatation (12). Un second évolutionniste de renom, Charles Darwin, est parfois considéré comme le fondateur des études comportementales et y consacre également certains de ses ouvrages, dans lesquels il rapproche comportements humains et comportements animaux avec sa théorie de l'évolution des espèces par la sélection naturelle (13). Les études sur les insectes ont été marquées par les travaux de Jean Henri Fabre aux XIX-XX^{ème} siècles qui se concentrent essentiellement sur les comportements innés plus que sur des comportements acquis. L'éthologie moderne doit beaucoup aux travaux de Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen

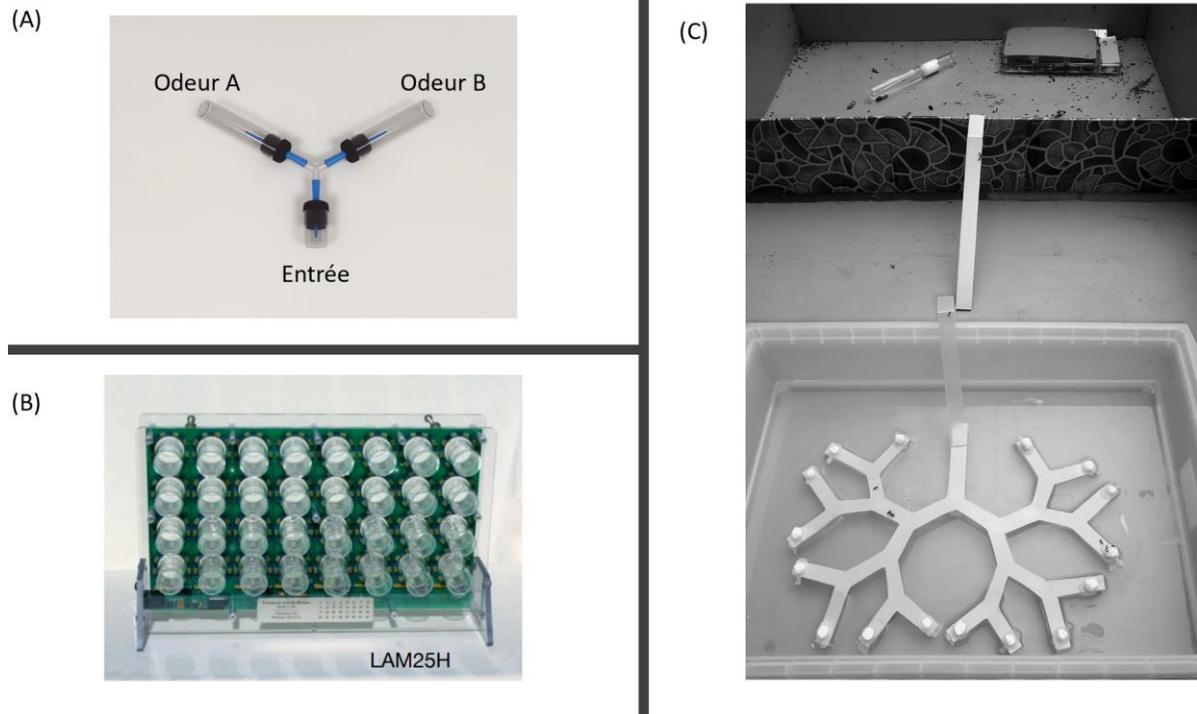


Figure 2. Dispositifs expérimentaux utilisés dans l'éthologie des insectes.

(A) Labyrinthe en Y permettant d'enregistrer le choix de l'insecte parmi deux possibilités (deux odeurs dans l'exemple représenté). (B) Dispositif d'enregistrement des activités locomotrices (LAM25H). Un individu est positionné au sein de chaque tube. Leurs déplacements sont enregistrés par des faisceaux de lumière infrarouge. (C) Labyrinthe à choix multiples permettant d'étudier la mémorisation.

et Karl von Frisch (14) qui posent les fondements scientifiques de la discipline montrant que (i) le comportement repose sur des bases génétiques, (ii) les comportements ont un fondement physiologique indépendant et nécessitent un stimulus ayant un seuil d'activation propre, (iii) les mécanismes d'apprentissage peuvent modifier ces seuils. Il existe donc un psychisme animal ne se basant pas uniquement sur l'innée et l'acquis mais sur la coexistence des deux. Les variations individuelles des comportements étudiés surtout chez des insectes sociaux permettent de mettre en lumière l'existence d'une personnalité propre à chaque individu (15).

Chez les insectes, toutes les catégories de comportements ne sont pas étudiées de la même manière. Certains reposent sur l'utilisation de tests standardisés et faciles à mettre à œuvre tandis que d'autres nécessitent l'utilisation de dispositifs plus sophistiqués (voir exemple Figure 2). Les études les plus approfondies portent plus particulièrement sur la recherche de nourriture, la reproduction, la sélection du partenaire sexuel et la mémorisation. Ces comportements, en plus de pouvoir faire l'objet de tests standardisés, impactent directement la valeur sélective des individus. A titre d'exemple, il est possible d'étudier la recherche de nourriture par des tests de choix entre deux sources nutritionnelles en mesurant le temps que passe un individu sur chacune des sources ou en dénombrant les individus s'orientant vers celle-ci. De même, il est aujourd'hui possible de tracer chaque individu dans une population à l'aide de caméras et de marqueurs et (i) de mesurer le nombre de contacts entre individus, (ii) de comparer plusieurs conditions et (iii) d'estimer leur fécondité et leur fertilité (16). Les tests de choix peuvent également être utilisés pour mesurer la réponse olfactive des insectes face à des kairomones d'intérêt. En effet, certains olfactomètres permettent de mesurer l'attraction ou la répulsion des insectes face à une ou plusieurs molécules. L'apprentissage et la mémorisation peuvent pour leur part être étudiés en utilisant des labyrinthes : une substance attractive (généralement nutritive) est placée à l'extrémité du labyrinthe. Il est alors possible d'estimer si les méthodes exploratoires suivent des motifs prédéterminés, si il existe des marqueurs de repérage et/ou si toutes les informations spatiales sont mémorisés par l'insecte (17). Par ailleurs, l'activité locomotrice et le sommeil peuvent être suivis par des caméras qui mesurent la fréquence et la durée des périodes d'activité (16). Chacun de ces tests correspond à un comportement spécifique qui est étudié de manière isolé des autres comportements ce qui permet la normalisation nécessaire à l'extrapolation des données. Cette extrapolation doit cependant être remise dans son contexte et il est important de prendre en compte l'interdépendance des différents comportements. Cependant, les tests de comportements croisés sont quasiment inexistant car ils sont fastidieux et difficilement extrapolables.

L'étude du comportement des insectes peut être couplée à différentes approches (génétique, protéique, transcriptomique, métabolomique et chimique) afin d'identifier les mécanismes impliqués dans le comportement étudié. Si de nombreux comportements ont une

base génétique, un nombre croissant d'études mettent en avant l'importance des changements épigénétiques (18) dans les variations du comportement des insectes.

III. Impact du microbiote des insectes sur leur comportement

A) Reconnaissance des apparentés et choix du partenaire sexuel

Pour se reproduire, les insectes doivent reconnaître leur partenaire sexuel. Chez certaines espèces, la reconnaissance des individus apparentés représente également un enjeu important. C'est notamment le cas chez les insectes sociaux qui doivent maintenir et défendre leurs colonies. Pour mettre en œuvre ces stratégies de reconnaissance, les insectes ont développé différentes formes d'interactions. Certaines sont basées sur des signaux physiques. Par exemple, les moustiques réalisent une parade d'accouplement durant laquelle le mâle et la femelle augmentent la fréquence de leurs battements d'ailes afin qu'ils deviennent synchrones (19). Les abeilles pour leur part utilisent les vibrations émises par les danses réalisées sur le cadre de leurs ruches pour communiquer (20). Certaines interactions dépendent plutôt de signaux chimiques, par exemple, les hydrocarbures cuticulaires assurent un rôle dans la protection des insectes mais constituent aussi une signature moléculaire spécifique impliquée dans la reconnaissance entre individus (21). D'autres composés chimiques appelés phéromones ont la particularité d'être volatils et jouent un rôle essentiel dans la reconnaissance et le choix du partenaire lors de la reproduction. Ces molécules sont sécrétées via des cellules spécialisées appelées oenocytes. Elles sont ensuite perçues par d'autres individus via les protéines réceptrices des antennes également appelées « *odorant binding proteins* »(22). Le choix du partenaire sexuel peut parfois représenter un enjeu important pour des membres du microbiote de l'insecte. Récemment, des recherches ont montré que des microorganismes peuvent influencer sur le choix du partenaire sexuel en modulant la perception et/ou la sécrétion de phéromones par l'hôte. Cette stratégie a souvent pour objectif de faciliter la transmission transgénérationnelle des microorganismes. Chez la mouche tsé-tsé *Glossina morsitans* vectrice du trypanosome responsable de trypanosomiasis humaines, il a récemment été montré que le microbiote peut moduler le choix du partenaire sexuel (23). Les auteurs ont montré qu'un traitement des glossines par un mélange d'antibiotiques à large spectre a un impact direct sur la composition en phéromones et plus particulièrement sur la 15,19,23-triméthylheptatriacontane, une phéromone sexuelle de contact dont la production est significativement réduite (24). Par ailleurs, des tests d'attractivité ont montré que des mâles s'accouplent préférentiellement avec des femelles dont le microbiote n'a pas été perturbé par traitement antibiotique.

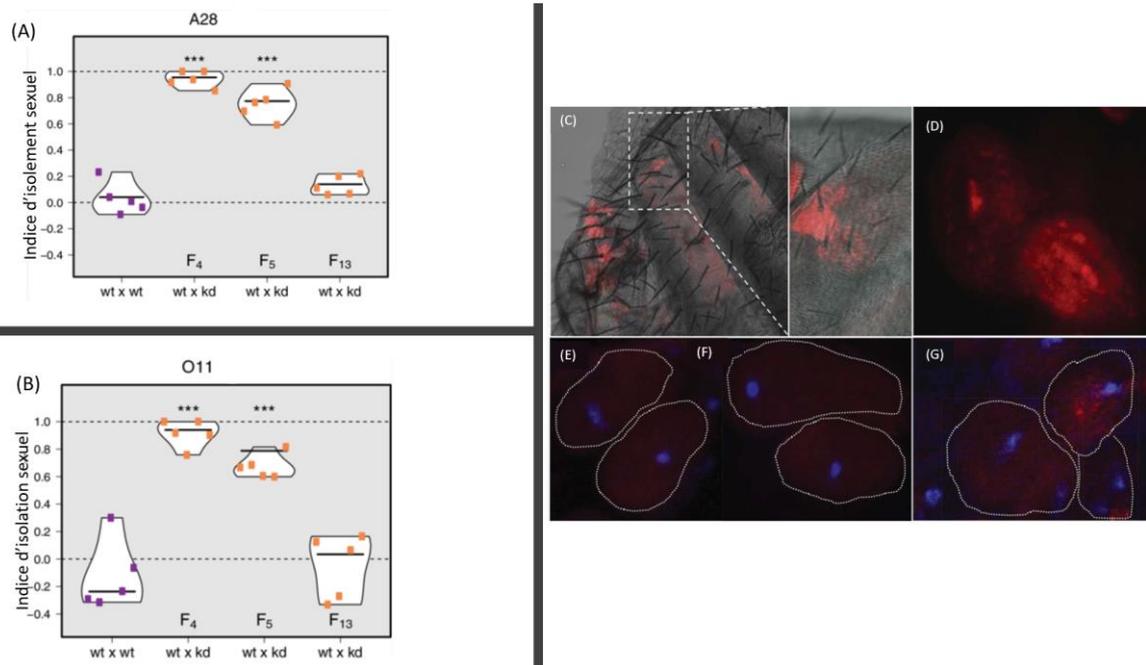


Figure 3. Rôle de la bactérie *Wolbachia* dans l'attraction du partenaire sexuel chez *D. paulistorum*.

(A) et (B). Estimation de l'index d'isolement reproducteur dans des essais à choix multiples entre *D. paulistorum* sauvage (wt) et *D. paulistorum* pour laquelle *Wolbachia* a été éliminée (*kd*). Les essais ont été réalisés entre individus wt (en violet) ou entre individus wt et les souches *Wolbachia* A28 (A) et O11 (B) aux générations F4, F5 et F13. Les résultats montrent que pour les 2 souches, l'index d'isolement est proche de 1 à la génération F4 et atteint une valeur moyenne proche de 0 à la génération F13 équivalente à celle mesurée pour les croisements entre individus wt. (C-G) Observation par Hybridation *in situ* en fluorescence des oenocytes de drosophiles. *Wolbachia* est marqué par un fluorochrome rouge et présente dans les oenocytes de *D. paulistorum* O11^{wt} mâles (C, D) et absente à la génération F4 chez les mâles (E) et les femelles (F). A la génération F13 après élimination de *Wolbachia*, les oenocytes sont en partie recolonisés par *Wolbachia* (G). (D'après Schneider *et al.* 2019).

L'importance du microbiote intestinal vis-à-vis de ce phénotype a également été mise en évidence chez des drosophiles *Drosophila melanogaster* (25). Dans cette étude, des drosophiles ont été élevées durant plusieurs générations sur différents milieux nutritifs. Des tests d'accouplement ont ensuite été réalisés et ont mis en évidence un accouplement préférentiel entre partenaires s'étant développés sur le même milieu. Après traitement préalable des drosophiles avec un cocktail d'antibiotiques, les auteurs ont observé une réduction significative du taux d'accouplements entre drosophiles issues du même milieu nutritif. La transplantation du microbiote de drosophiles non traitées vers des drosophiles traitées restaure la fréquence d'accouplement de ces dernières à des niveaux comparables à ceux observés pour des individus issus de milieux sans antibiotique. Des analyses complémentaires réalisées sur chacune de ces populations ont permis d'identifier *Lactobacillus plantarum* comme étant potentiellement impliquée dans cette interaction. Cette hypothèse a été confirmée par des tests d'accouplements entre individus mono-associés qui ont montré que les individus colonisés par *L. plantarum* s'accouplent préférentiellement entre eux. L'analyse des phéromones produites par ces individus a également permis aux auteurs d'identifier une signature chimique olfactive spécifique aux individus infectés par la bactérie. Ils ont ainsi émis l'hypothèse que la bactérie pourrait diriger le choix du partenaire sexuel chez la drosophile en modulant la composition des phéromones produites par l'insecte.

L'impact des bactéries symbiotiques intracellulaires *Wolbachia* sp. A28 et O11 dans le choix du partenaire sexuel a également été étudié chez une autre espèce de drosophile : *Drosophila paulistorum* (26). A chaque génération, des tests d'accouplements ont été réalisés entre des mâles pour lesquels les bactéries du genre *Wolbachia* avaient été préalablement éliminées et des femelles conventionnelles naturellement colonisées par ces symbiotes. Au cours des premières générations, les auteurs ont noté un faible taux d'accouplements entre individus ce qui mène à un isolement reproductif entre individus infectés ou non par *Wolbachia*. Les résultats ont montré que l'isolement reproductif initialement observé tend à diminuer au fur et à mesure que la prévalence de *Wolbachia* augmente suite aux différents croisements (Figure 3). Aucune différence significative dans le choix du partenaire n'a été détectée en réitérant l'expérience avec des individus traités aux antibiotiques suggérant que chez *D. paulistorum* le microbiote digestif bactérien n'interviendrait pas dans la préférence sexuelle. Par ailleurs, cette étude a également montré que la bactérie *Wolbachia* colonise les oenocytes (cellules productrices de phéromones) de la drosophile et modifie les profils d'expression de 27 phéromones sexuelles. Les résultats suggèrent donc que l'absence de reconnaissance et d'accouplement entre drosophiles infectées ou non par *Wolbachia*, pourrait être liée à une modification de la composition des signaux chimiques de l'insecte.

Certaines interactions interindividuelles chez les insectes sont indépendantes des phéromones. Par exemple, les termites ont co-évolué avec des microorganismes intestinaux qui participent à la digestion de la lignocellulose. Il a été démontré que ces bactéries sont également impliquées dans la reconnaissance entre termites appartenant à une même colonie (27). En effet, les termites utilisent leurs excréments comme ciment afin de consolider la paroi de leurs colonies. Ces excréments constituent ainsi une signature chimique directement issue du métabolisme bactérien et caractéristique de leur appartenance à la colonie. Il a été démontré que des individus qui reviennent dans la colonie après avoir subi un traitement aux antibiotiques sont plus fréquemment agressés que des individus non traités. Cependant, à ce jour, ni les molécules permettant ce marquage ni les bactéries impliquées dans cette interaction n'ont été clairement caractérisées.

B) Contrôle de l'oviposition

Après la fécondation, les œufs des insectes doivent éclore pour que les larves puissent se développer. Le choix d'un gîte de ponte permettant d'assurer le développement des larves et leur émergence en adultes est donc une étape clé favorisant l'introduction et le maintien des populations d'insectes sur un territoire donné. Selon leur biologie, les insectes pondent au sein d'habitats naturels très variés tels que des environnements aquatiques (moustiques, demoiselles, grands hydrophiles...), le sol (fourmis, termites humivores...), des plantes hôtes (de nombreux lépidoptères et coléoptères...) ou encore sur des cadavres d'animaux (mouches domestiques, Staphylin noir...). Chez la mouche de l'olive *Bactrocera oleae*, il a été montré que l'absence de microbiote (individus axéniques) induit une aversion de l'insecte pour les olives vertes, habituellement choisies comme lieu de ponte préférentiel des individus conventionnels. De plus, des comparaisons entre individus axéniques et mono-associés avec des bactéries issues du microbiote de la mouche ont permis de montrer que les bactéries du tube digestif à elles seules restaurent un taux de ponte normal. Les auteurs ont émis l'hypothèse que les symbiotes intestinaux favoriseraient la reconnaissance des signaux d'oviposition (28). Cependant le dialogue moléculaire à l'origine de cette interaction n'a pas été clairement identifié. Chez les termites, le choix du gîte de ponte est plus restreint car seules les reines pondent des œufs qui sont directement placés au sein des couveuses. Si l'influence du microbiote sur le fonctionnement du système digestif des termites est bien caractérisée, peu d'informations témoignent de l'impact de microorganismes sur leur comportement de ponte. Cependant, une étude récente a mis en évidence l'impact du microbiote sur la dynamique de ponte des reines. Les auteurs ont montré l'influence de la rifampicine (un antibiotique à large spectre) sur le cycle biologique des espèces *Zootermopsis*

angusticollis et *Reticulitermes flavipes*. En effet, une corrélation positive entre la perte de diversité au sein du microbiote intestinal et une altération de la fécondité des termites (ponte plus tardive et de taille réduite) est observée (29).

Les guêpes parasitoïdes *Encarsia pergandiella* chaque sexe se développe dans un hôte spécifique : soit les nymphes d'aleurodes pour les femelles soit des nymphes de parasitoïdes conspécifiques (même espèce) ou hétérospecifics (espèces différentes) pour les mâles. De plus, toutes les femelles de cette espèce sont infectées par le symbiote bactérien *Cardinium* sp. (30). Lorsque la bactérie était éliminée, il a été montré que les femelles pondent moins fréquemment dans les aleurodes (favorables au développement des individus femelles) mais aussi fréquemment dans les parasitoïdes (favorables au développement d'individus mâles). Ces travaux montrent que cette bactérie manipule le choix du gîte de ponte de *E. pergandiella* et est non seulement nécessaire pour une répartition optimale des œufs nécessaire au maintien du sexe ratio de l'espèce (30).

C) Impact sur la nutrition

Pour se déplacer, se développer, se reproduire ou encore assurer le maintien de l'homéostasie, tous les organismes nécessitent de la matière et de l'énergie issues de leur alimentation. Les insectes sont dotés de systèmes sensoriels gustatifs et olfactifs permettant de détecter les nutriments dont ils ont besoin. La composition et la structure du microbiote intestinal des insectes sont sensibles aux changements d'alimentation (4). Afin de faciliter leur maintien au sein du microbiote, certains microorganismes ont mis en place des stratégies visant à manipuler l'appétit de leur hôte ou encore leur capacité à rechercher de la nourriture.

Les genres bactériens *Acetobacter pomorum* et *Lactobacillus plantarum* sont très prévalents et abondants au sein des populations de drosophiles *Drosophila melanogaster* (31). Des drosophiles conventionnelles, axéniques et mono-associées soit à *A. pomorum* soit à *L. plantarum* ont été nourries sur des milieux contenant (i) l'une ou l'autre des deux bactéries, (ii), un mélange des deux bactéries ou (iii) un mélange plus complexe de bactéries issues de l'environnement. Les résultats ont montré que les drosophiles conventionnelles et mono-associées à *A. pomorum* se nourrissent préférentiellement à partir des milieux contenant le mélange des deux bactéries ou uniquement *A. pomorum* et qu'à l'inverse les mouches mono-associées à *L. plantarum* choisissent plutôt de se nourrir à partir de milieux contenant

uniquement *L. plantarum* (32). Des tests de choix réalisés sur des larves ont permis de montrer que les préférences pour l'un ou l'autre des milieux sont observées dès le deuxième jour après éclosion des œufs. Des expériences réalisées sur des drosophiles mutantes délétées pour des gènes codant des protéines sensorielles ont permis de mettre en évidence que cette attraction est médiée par des gènes impliqués dans les systèmes olfactifs de l'insecte (32). Des tests supplémentaires ont montré que lorsque les mouches mono-associées à *A. pomorum* ou *L. plantarum* ont le choix entre différents régimes alimentaires, les premières préfèrent une nourriture riche en protéines alors que les secondes préfèrent plutôt un régime riche en carbohydrates. Les conventionnelles quant à elles sélectionnent indifféremment l'une ou l'autre des nourritures. Ces résultats mettent ainsi en lumière l'implication de chaque bactérie dans le choix d'un régime alimentaire particulier chez la drosophile (32).

Une étude récente a montré que les levures peuvent également contrôler les préférences alimentaires des drosophiles. En effet, il semblerait qu'un régime alimentaire riche en levures *Saccharomyces cerevisiae* et *Hanseniaspora uvarum* soit plus attractif vis-à-vis de *D. melanogaster* qu'un régime alimentaire riche en *Metschnikowia pulcherrima* (33–35). De façon intéressante, l'impact des levures sur les préférences alimentaires varie selon les espèces de drosophiles considérées (36). D'autres travaux ont montré que des drosophiles *D. melanogaster* dont l'intestin n'est pas naturellement colonisé par des levures ont plus d'appétence pour des régimes riches en levures. En revanche, cette préférence n'est plus observée lorsque la nourriture est enrichie en acides aminés, une modification des autres éléments constitutifs du milieu n'ayant montré quant à eux aucun impact sur le comportement des drosophiles. Après avoir été nourries sur un milieu dépourvu de ces acides aminés, des drosophiles avec un microbiote réduit préfèrent des milieux contenant des levures. Il semblerait donc que des carences en acides aminés soient à l'origine de l'appétence des drosophiles pour des milieux riches en levures. Des expériences menées sur des drosophiles mono-associées à des bactéries du tube digestif ont montré que cette préférence est due aux bactéries *Lactobacillus plantarum*, *Lactobacillus brevis*, *Acetobacter pomorum*, *Commensalibacter sp.* et *Enterococcus faecalis* (37)

D) Impact sur d'autres comportements

En plus des comportements clés du cycle de vie de l'insecte que nous venons de décrire, d'autres comportements peuvent également être impactés par le microbiote. Il a été rapporté que des champignons appartenant à l'ordre des Entomophthorales entraînent une hyperactivité sexuelle chez les cicadelles *Magicicada sp.* (38). Cette hyperactivité serait due à la sécrétion de composés alcaloïdes (e.g. cathinone) qui

agissent en tant que neuromodulateurs. Cette stratégie faciliterait la dissémination du champignon à travers les individus et les générations d'une même population. Le criquet *Nemobius sylvestris*, lorsqu'il est infecté par le parasite eucaryote *Nemobius sylvestris*, est plus fréquemment attiré vers des gîtes aquatiques propices à la reproduction de l'insecte (39). Le parasite utilise cette stratégie afin d'accélérer sa propre dissémination. Cette attraction serait déclenchée par la sécrétion de neuromédiateurs, monoamines et aminoacides par le champignon (39). Le sommeil est une période qui est caractérisé essentiellement par la suspension ou la baisse de la vigilance et le ralentissement de certaines fonctions, il peut aussi être modulé par des partenaires bactériens. Chez *D. melanogaster*, le sommeil est mesuré par des réponses plus faibles aux stimuli environnementaux. Il a été démontré que *Wolbachia*, en surexprimant des gènes impliqués dans la production de dopamine, est capable de prolonger la durée de sommeil des drosophiles en augmentant la fréquence de leurs épisodes d'endormissement nocturnes (40). Outre son impact sur le sommeil, *Wolbachia* jouerait également un rôle dans les capacités de mémorisation et d'apprentissage de *D. melanogaster*. En effet, Il a été montré que les gènes impliqués dans ces comportements chez la drosophile sont surexprimés en présence de *Wolbachia*. La bactérie agit en produisant l'ARN interférant *dme-miR-92b* reconnu comme inhibiteur spécifique de l'ARNm *crebA*, impliqué dans la répression des gènes de mémorisation (41). Enfin, d'autres études ont montré que *Wolbachia* rend les mâles *D. melanogaster* moins agressifs en diminuant leur synthèse d'octopamine, une molécule impliquée dans l'agressivité (42).

Tout au long de son cycle de vie, l'insecte doit se mouvoir pour assurer son cycle de vie ou coloniser de nouveaux territoires. En effet, la quête du partenaire sexuel, du gîte de ponte ou de la nourriture nécessite *de facto* que l'insecte se déplace pour atteindre sa cible. Ainsi, un microorganisme capable de moduler le comportement de locomotion pourra indirectement influencer sur tous ces processus mais également sur les flux de populations de l'espèce qu'il colonise. A titre d'exemple, si un insecte est infecté par un microorganisme qui impacte négativement sa locomotion, son territoire et la dissémination du microorganisme seront principalement limités à un périmètre restreint autour du site d'infection. A l'inverse, si le microorganisme favorise la locomotion, l'hôte et ses microorganismes associés seront capables de coloniser de nouveaux territoires dont certains milieux pouvant être plus favorables que le milieu d'origine. Pour exister, ces stratégies nécessitent une forte interaction entre le microorganisme et son hôte. *Lactobacillus brevis* est l'une des bactéries les plus prévalentes du microbiote intestinal de *Drosophila melanogaster* (43) et participe au développement des stades juvéniles de drosophiles (44). Il a été montré que l'activité locomotrice de drosophiles adultes axéniques est plus intense et plus longue que celle observée chez des drosophiles conventionnelles. Seule la mono-association des drosophiles

avec *L. brevis* a permis la restauration du phénotype conventionnel. Des études de génomique fonctionnelle bactérienne ont montré qu'une mutation sur un gène codant la xylose isomérase est impliquée dans ce comportement locomoteur hyperactif. En effet, cette enzyme joue un rôle central dans le métabolisme énergétique puisqu'elle permet l'isomérisation de certains sucres y compris la conversion du D-glucose en D-fructose. Il est supposé que la modulation du comportement par cet enzyme serait due à la modulation de carbohydrates importants pour le métabolisme tel que le tréhalose (44). De la même manière, de fortes densités de parasites nématodes *Brugia pahangi* diminueraient la capacité de vol chez les moustiques *Aedes aegypti* (45).

Les microorganismes et en particulier les pathogènes peuvent influencer sur l'orientation des insectes. Le champignon *Ophiocordyceps unilateralis sensu lato* (s.l.) infecte les fourmis du genre *Camponotus spp.* Ce champignon entomopathogène, dont le cycle de vie n'est pas encore totalement compris, développe son mycélium dans les organes internes de la fourmi jusqu'à atteindre une taille critique, où il commence à manipuler le comportement de son hôte en l'incitant à quitter sa colonie, à grimper sur la végétation et à s'ancrer à une feuille pour finir par mourir (46). Ainsi en hauteur, le champignon produit des spores facilement disséminables sur le cadavre de la fourmi pour infecter de nouveaux hôtes. Des gènes du champignon impliqués dans des processus d'oxydoréduction et de pathogénie joueraient un rôle dans la manipulation de ce comportement (47). Plusieurs mécanismes permettent ensemble d'aboutir au comportement observé lors de l'infection. Les fourmis affectées présentent une atrophie musculaire de plus le champignon produit des métabolites secondaires et notamment des alcaloïdes qui servent de neuromodulateurs du comportement de l'insecte (48). La perturbation du cycle circadien observé lors de l'infection vient appuyer l'hypothèse d'une modification physiologique du champignon sur le fonctionnement neurologique de son hôte (48). De même, le virus entomopathogène SeMNPV (*Spodoptera exigua* nuclear polyhedrosis virus) infectant les chenilles *Spodoptera exigua* induit chez ces dernières une phototrophie positive les amène à se déplacer en hauteur guidée par la lumière du soleil avant que le virus ne les achève. Ainsi positionnées, les chenilles sont plus facilement repérables par les oiseaux prédateurs qui assureront par la suite la dissémination du virus via leurs fèces (49).

Dans le tableau 1 sont résumés l'ensemble des exemples témoignant d'un impact du microbiote des insectes sur leur comportement.

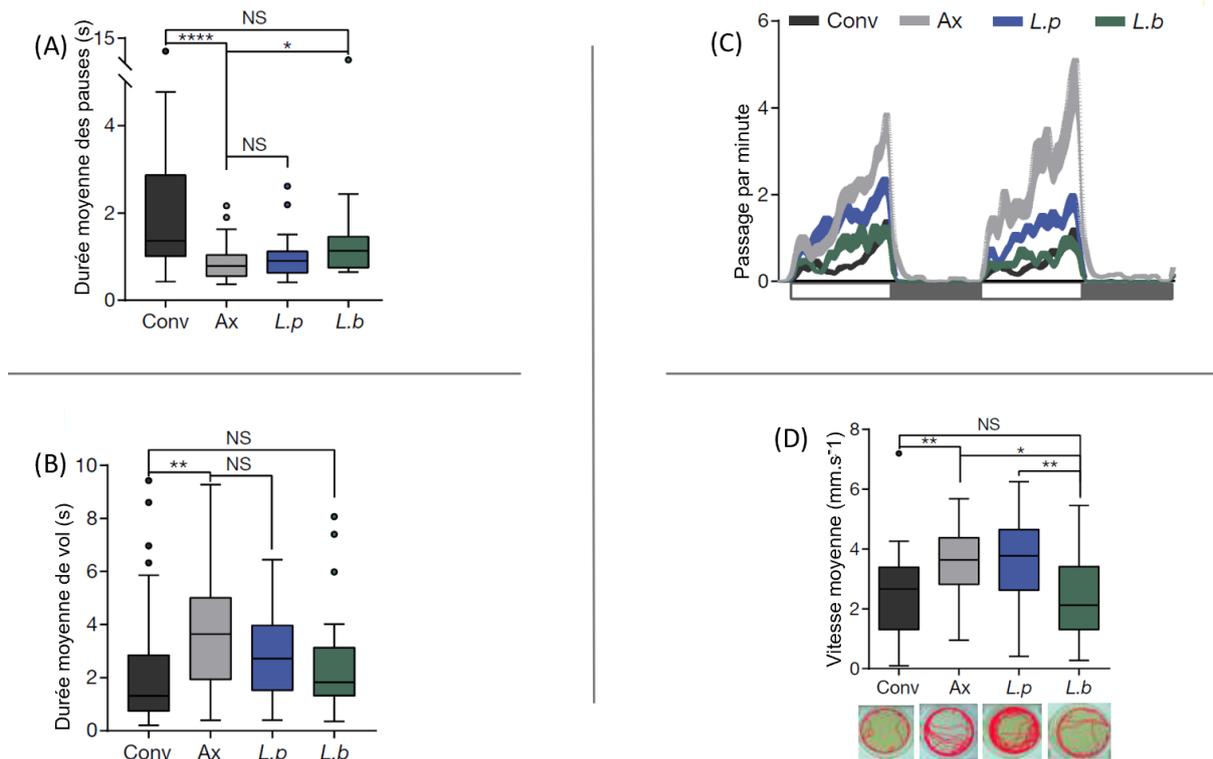


Figure 4. Le microbiote intestinal module le comportement locomoteur de la drosophile *D. melanogaster*.

Différentes modalités d'association ont été générées chez les drosophiles : conventionnelle (Conv), axénique (Ax), soit mono-associés à *Lactobacillus. plantarum* (L.p) ou *Lactobacillus.brevis* (L.b). (A) Analyse du temps de pause moyen. Les individus axéniques ou mono-associés à L.p ont des temps de pause significativement plus courts que les individus L.b et Conv. (B) Analyse de la durée moyenne de vol. Les individus axéniques ou mono-associés à L.p ont des temps de vol significativement plus longs que les individus L.b et Conv. (C) Activité locomotrice de femelles nullipares mesurée pendant 2 jours avec un cycle jour-nuit (12h :12h). L'estimation de cette activité est le comptage du nombre de fois la drosophile a coupé un faisceau infrarouge qui traverse sa cage. Les individus Ax sont plus actifs que les individus L.p, L.b et Conv L.b. (D) Analyse de la vitesse moyenne. Les individus axéniques ou mono-associés à L.p ont des vitesses de vol significativement plus longues que les individus L.b et Conv. Sous le graphique D est représenté les traces du passage des mouches sur toute la durée de l'expérience, plus la drosophile est active plus l'intensité des traces est importante. (D'après Schretter et al, 2018)

IV. Impact des signaux microbiens de l'environnement sur le comportement des insectes

Les microorganismes de l'environnement présentent une diversité généralement supérieure au microbiote de l'hôte *per se*. L'abondance et la composition de ces microorganismes sont directement impactées par l'hétérogénéité des conditions biotiques et abiotiques retrouvées au sein de l'habitat de l'insecte. Certaines de ces communautés peuvent émettre des signaux microbiens impactant directement ou indirectement le comportement des insectes qui les perçoivent. Avec le développement de l'écologie chimique (l'étude du rôle des composés chimiques dans la médiation des interactions biotiques) plusieurs interactions intraspécifiques et interspécifiques ont pu être étudiées en prenant en compte les composés chimiques sécrétés par un individu ou une communauté de même que ceux issus de l'environnement. Les composés chimiques que les insectes sécrètent permettent par exemple : le marquage du territoire, la recherche et le choix d'un partenaire sexuel, la reproduction ou encore la reconnaissance interindividuelle ou inter-espèce (50). Les microorganismes peuvent aussi sécréter des composés chimiques parfois volatils dans l'environnement. Ceux-ci peuvent alors être perçus par les organes chémorécepteurs des insectes et modifier leurs comportements.

A) Signaux microbiens impliqués dans l'attraction des insectes

Certains microorganismes sont capables d'émettre des signaux attractifs vis-à-vis des insectes. Ils peuvent attirer préférentiellement les femelles gravides et impacter ainsi le choix du gîte de ponte de l'insecte. Par exemple, la drosophile *D. melanogaster* pond ses œufs dans les fruits en décomposition et une étude récente a démontré que le taux de ponte est corrélé au taux de conversion du fructose en acide lactique au sein des fruits par des bactéries lactiques du genre *Enterococci sp.* (51). De plus, lorsque les bactéries lactiques sont éliminées de la surface des œufs pondus, les larves émergentes présentent un retard de développement en comparaison des larves issues des œufs n'ayant pas subi de traitement (51). Ces résultats signifieraient donc que la drosophile est capable de reconnaître certains métabolites sécrétés par des microorganismes spécifiquement impliqués dans la décomposition des fruits et qui conféreront par la suite un avantage sélectif à sa descendance.

L'arachide *Arachis hypogaea* qui présente un intérêt agronomique majeur pour la production de cacahuètes peut être infectée par le champignon phytopathogène *Sclerotium rolfsii*. Ce champignon est responsable de la pourriture blanche mais son impact sur la plante est décuplé par sa capacité à attirer un ravageur de culture : la noctuelle exigüe *Spodoptera exigua* (52). Cette dernière reconnaît spécifiquement les composés organiques volatils émis

par les plantes infectées par le champignon. Les femelles gravides vont alors déposer spécifiquement leurs œufs sur les feuilles de ces plants. Les plantes infectées possèdent une valeur nutritive supérieure aux plantes non infectées qui promeuvent par la suite la croissance des chenilles émergentes. Ce phénomène est notamment dû à une augmentation de la sécrétion de sucres et une diminution du taux de métabolites de défense (composés phénoliques solubles) au sein des feuilles des plantes infectées (53).

Si certains signaux microbiens peuvent être favorables aux insectes, d'autres peuvent au contraire leur être défavorable mais bénéficier aux microorganismes de l'environnement qui vont attirer leurs hôtes afin de se multiplier et / ou se disséminer. Les champignons *Monilinia spp.* sont responsables de la monillaiose. Cette maladie qui touche les fruits blessés, se caractérise par l'apparition de taches concentriques et d'un pourrissement du fruit qui se maintient cependant sur l'arbre sans tomber. Ce phytopathogène est responsable de la principale maladie touchant les arbres fruitiers de la famille des Rosacées. Il a été montré que chez le Myrtilier *Vaccinium spp.* ou l'arbuste *Gaylussacia sp.*, les ascospores du champignon *Monilinia spp.* infectent d'abord les feuilles au niveau d'une blessure dont l'ouverture créée permet de pénétrer dans la plante. Le champignon entraîne ensuite une sécrétion de sucres et de composés chromogéniques qui réfléchissent la lumière ultra-violet au sein des feuilles de sa plante hôte (54). Ce symptôme a pour effet de modifier les feuilles afin qu'elles imitent la présence de fleurs. Les insectes pollinisateurs de ces plantes sont leurrés par cette fausse fleur et sont colonisés par les conidiospores du champignon lorsqu'ils s'y posent. Ils vont ainsi polliniser de vraies fleurs qui vont à leur tour être infectées par le champignon et déclencher la monillaiose. Les insectes servent donc de véhicule pour le champignon et contribuent ainsi à la dissémination des conidiospores entre les plantes visitées (54).

L'une des principales voies d'acquisition de microorganismes est la nutrition. Dès lors, des microorganismes manipulant la nutrition des insectes sont fréquemment retrouvés dans l'environnement (55). Il a été montré que des larves de *D. melanogaster* conventionnelles soumises à un choix entre régime équilibré ou régime enrichi en protéines avaient une préférence pour le régime équilibré. Cependant, lorsque *Lactobacillus plantarum* ou *Acetobacter pomorum* sont ensemencées dans chacun des milieux les larves ne montrent plus de préférence pour l'un ou l'autre des milieux (56). Des tests par délétion des différents éléments sensoriels de la drosophile ont permis de mettre en évidence que cette attraction était due à l'olfaction.

Certains pathogènes peuvent être vectorisés par des insectes. La manipulation de la nutrition du vecteur permet alors d'assurer sa dissémination. Des exemples ont été retrouvés chez les phytopathogènes comme le virus à ARN positif PLRV (« Potato Leaf Roll Virus ») responsable de la maladie de l'enroulement de la pomme de terre. Ce phytopathogène infecte

des plantes de la famille des Solanaceae telles que les cultures de pommes de terre au sein desquelles il entraîne des pertes de rendement pouvant aller jusqu'à 50% de la production totale (57). Les principaux symptômes de la maladie sont la chlorose, la nécrose et un enroulement des feuilles (57). Le vecteur principal est le puceron *Myzus persicae* qui acquiert le virus en se nourrissant sur une plante infectée. Le virus colonise alors les glandes salivaires de l'insecte en passant par son système circulatoire et est ensuite sécrété lorsque le puceron se nourrit sur une nouvelle plante (57). Lorsque le virus infecte la plante, il induit la sécrétion de nombreux composés organiques volatils (e.g. Cis-2-Hexen-1-ol) qui ont pour rôle d'attirer l'insecte vecteur et faciliter ainsi la transmission du pathogène (58).

Les phytoparasites peuvent aussi avoir un intérêt à répondre aux signaux que produisent les microorganismes des plantes. C'est le cas de la guêpe *Cotesia marginiventris* qui parasite les jeunes chenilles de papillons, dont celles de l'espèce *Spodoptera exigua* (52). Il a été montré que ce papillon suit les odeurs émises par les champignons qui infectent les arachides qui sont favorables au développement de l'espèce. La guêpe parasitoïde qui infecte le papillon est également sensible à ces composés qui sont caractéristiques des gîtes larvaires préférentiels de son hôte (52). De la même manière, la psylle asiatique des agrumes *Diaphorina citri* et son parasite *Tamarixia radiata* sont attirés par la sécrétion de méthyl salicylate par des citrons infectés avec la bactérie *Candidatus Liberibacter* (59). Le vecteur de *C. Liberibacter* étant *D. citri*, ce dernier attirerait donc à la fois le vecteur et son parasite.

Il a été montré qu'à courte distance, l'odeur humaine, issue du métabolisme du microbiote cutané est plus efficace pour attirer la plupart des moustiques anthropophiles. L'attractivité différentielle des humains face aux moustiques pourrait donc s'expliquer par des variations dans la composition des communautés microbiennes présentes sur la peau de chaque individu (Figure 5). Les composés organiques volatils émanant de la sueur humaine résulteraient des activités métaboliques du microbiome bactérien et influeraient ainsi directement sur l'attractivité des individus pour les moustiques (60). Deux espèces de moustiques à haut degré d'anthropophilie *An. gambiae* et *Aedes aegypti* répondraient à un spectre commun de kairomones (61). Récemment, une étude menée sur le moustique tigre *Aedes albopictus* a permis d'identifier deux composés volatils bactériens, le dodecenol et le 2-méthyl-1-butanol, pouvant être responsables de la préférence des moustiques pour certaines peaux (62). Les femelles moustiques *Anopheles gambiae* quant à elles, sont

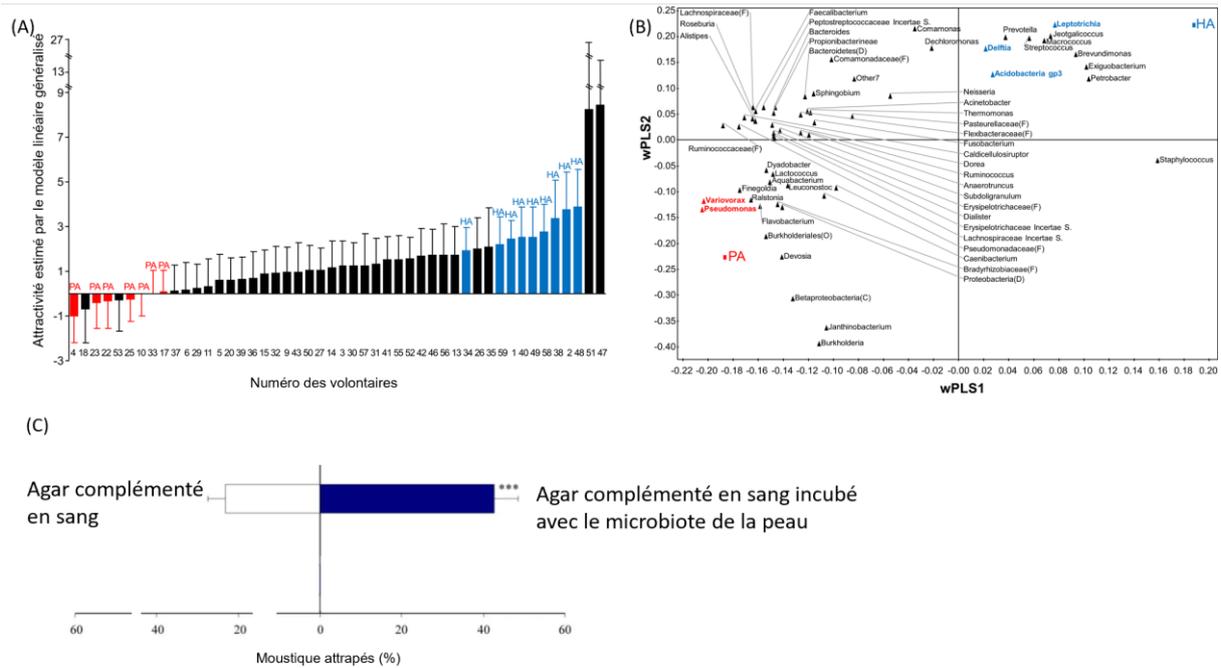


Figure 5. Le moustique *Anopheles gambiae* est attiré par le microbiote de la peau humaine.

(A) Attractivité relative de *An. gambiae* vis-à-vis de 48 personnes volontaires. Les barres montrent l'attractivité de chaque volontaire estimée par un modèle linéaire généralisé (GLM). Des volontaires ont été classés comme étant hautement attractif (HA, barres bleues) ou peu attractifs (PA, barres rouges) ($p < 0.05$). (B) Analyse multivariée par régression partielle des moindres carrés (PLS) mettant en avant les genres bactériens spécifiquement associés aux volontaires appartenant aux catégories HA et PA. (D'après Verhulst et al, 2011). (C) Moyenne des captures de *An. gambiae* dans des pièges contenant différents milieux gélosés supplémentés par du sang avec ou sans ensemencement du microbiote de la peau. Les moustiques sont significativement plus attirés par le milieu contenant la microbiote de la peau. (D'après Verhulst et al, 2019).

particulièrement attirées par l'odeur des pieds qui est principalement dû à *Brevibacterium linens* et *Brevibacterium epidermis* (63).

Chez la mouche tsé-tsé *Glossina morsitans* il a été montré que la recherche d'hôtes pouvait être influencée par des bactéries présentes dans les urines des mammifères. En effet, cette mouche serait attirée par 9 composés phénoliques volatils (dont le 4-cresol, le ortho-cresol et le 3-cresol, phenol), produits par 8 des 19 bactéries présentes dans les urines parmi lesquelles *Enterococcus faecalis* et *Psychrobacter alimentarius* (64).

B) Signaux microbiens impliqués dans la répulsion des insectes

A l'inverse, certains microorganismes peuvent dissuader les insectes de choisir un environnement pour se nourrir, se reposer ou y déposer leurs œufs. La plante herbacée *Silene latifolia* peut être infectée naturellement par le champignon parasite *Microbotryum violaceum* (65). Celui-ci dissuade alors le lépidoptère ravageur *Hadena bicruris* de pondre ses œufs sur les feuilles. Une étude a démontré que les lépidoptères pondent six fois moins fréquemment sur les plantes infectées que sur les plantes saines. Cette répulsion peut notamment s'expliquer par le fait que le champignon limite le développement des fruits, qui constituent à la fois l'habitat et la source de nourriture des chenilles de *H. bicruris* (66).

Des mécanismes de répulsion ont aussi été décrits vis-à-vis des insectes adultes comme par exemple chez le coléoptère *Plagiodera versicolor* qui évite les saules infectés par le champignon *Melampsora allii-fragilis* (67). En présence du champignon, le temps de développement et la mortalité du coléoptère augmentent (68). Les composés organiques volatils émis par le microbiote des insectes hématophages peuvent présenter un effet attractif ou répulsif selon le cycle de vie de l'insecte, leur concentration et le comportement étudié. En effet, si les composés volatils émis par le microbiote de la peau au niveau des pieds attire les femelles *Anopheles gambiae* pour son repas de sang, il a été montré que cette même odeur est répulsive pour les femelles gravides sur le point de pondre (69).

C) Autres effets des signaux microbiens de l'environnement sur les insectes

Les effets des microorganismes de l'environnement sur le comportement des insectes ne se limitent pas à la répulsion ou à l'attraction. Ils peuvent également influencer sur l'activité locomotrice. Par exemple, il a été montré chez le puceron *Rhopalosiphum maidis* que sa fréquence de vol était plus élevée quand il se posait sur une plante infectée par le virus de la mosaïque du soja plutôt que sur une plante saine. Cette stratégie augmenterait ainsi la probabilité pour le virus de rencontrer une plante saine avant que le vecteur ne perde sa capacité à transmettre le virus (70). De la même manière, le virus bacilliforme du tungro du riz

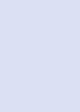
augmente la fréquence de vol de son vecteur la cicadelle *Nephotettix virescens* favorisant ainsi le taux de dissémination de la maladie aux plantes saines (71).

Les exemples témoignant d'un impact du microbiote de l'environnement sur le comportement des insectes sont résumés dans le Tableau 1.

V Conclusion

Les insectes sont en contact permanent de microorganismes ou de composés microbiens provenant de leur microbiote *per se* et de leur environnement. Cependant l'insecte et son microbiote possèdent des besoins propres et/ou partagent des intérêts communs. Par exemple le microbiote est très sensible aux variations des conditions environnementales induites par le comportement des insectes. Les microorganismes quant à eux peuvent coloniser de nouveaux milieux grâce aux insectes et les insectes ont besoin de certains nutriments apportés par les microorganismes et utilisent les composés microbiens comme marqueurs sensoriels. La manipulation du comportement de l'hôte par son microbiote a été observée dans toutes les étapes cruciales de la vie d'un insecte mais aussi d'autres étapes importantes de leurs cycles de vie. L'influence du microbiote peut donc dans certains cas être essentielle dans la prise de décision chez les insectes. De même les, microorganismes de l'environnement agissent comme biomarqueurs des conditions environnementales de leur écosystème permettant aux insectes de choisir d'interagir préférentiellement avec certains écosystèmes. Cependant, malgré le regain d'intérêt récent pour l'éthologie chez les insectes, la plupart des interactions entre microbiote et comportements sont encore peu élucidés et beaucoup de travaux mettent en évidence des interactions sans pouvoir approfondir la nature des mécanismes qui aboutissent au phénotype observé. De plus, les espèces d'insectes et de microorganismes étudiés sont très peu nombreux et peu diverses. Les connaissances acquises sur les différents modèles sont très loin de représenter la diversité réelle des insectes et des microorganismes avec notamment une surreprésentation du modèle de la drosophile pour les insectes. Ces études modèle centrées présentent certaines limites car elles sont difficilement extrapolables aux autres taxa. En effet, de nombreux exemples d'interactions reposent sur une coévolution aboutissant à une relation modèle spécifique.

Tableau 1. Microorganismes impliqués dans la modification du comportement chez les insectes

Microbiote	Ordre d'insectes	Espèces d'insecte	Comportement cible	Effet	Mécanismes de la relation	Références	
Microbiote de l'hôte	Diptères		<i>Aedes aegypti</i>	Locomotion	Attire	Inconnue	40
			<i>Bactrocera oleae</i>	Oviposition	Attire	Inconnue	23
				Choix du partenaire sexuel	Attire	Production de phéromones	21
				Locomotion	Diminue	Isomérisation de glucide	39
				Nutrition	Attire	Inconnue	27
			<i>Drosophila melanogaster</i>	Nutrition	Attire	<i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>Lactobacillus brevis</i> , <i>Acetobacter pomorum</i> et <i>Enterococcus faecalis</i>	32
				Sommeil	Augmente	Complémentation en acide aminé essentiels	35
				Capacités cognitives et mémorielles	Augmente	Surexpression de dopamine	36
				Aggressivité des mâles	Diminue	ARN régulateurs inhibent le répresseur de gènes mémorielles	37
			<i>Drosophila paulistanum</i>	Choix du partenaire sexuel	Attire	Diminution d'octopamine	20
			<i>Glossina morsitans morsitans</i>	Choix du partenaire sexuel	Attire	Inconnue	18,19
				Activité sexuelle	Augmente	Production de phéromones	33
			<i>Camponotus</i> spp.	Attachement à la végétation en hauteur	Orienté	Sécrétion de neuromodulateurs	42, 43
			<i>Encarsia pergandeella</i>	Oviposition	Orienté	Synthèse de neuromédiateurs	25
			Microbiote de l'environnement	Diptères		<i>Spodoptera exigua</i>	Phototrophisme
<i>Nemobius sylvestris</i>	Activité sexuelle	Augmente				<i>Paragardus tricuspidatus</i>	34
<i>Zootermopsis angusticollis</i> et <i>Reticulitermes flavipes</i>	Ponte	Augmente				Bactéries intestinales	24
<i>Reticulitermes speratus</i>	Reconnaissance d'apparentés	Marque				Microbiote digestif	22
<i>Plagiadera versicolor</i>	Répulsion	Répulse				Inconnue	62, 63
<i>Anopheles gambiae sensu stricto</i> et <i>Aedes albopictus</i>	Attractivité	Attire				Microbiote de la peau humaine	57, 58
<i>Anopheles gambiae</i>	Répulsion	Répulse				Microbiote de la peau humaine	65
<i>Drosophila melanogaster</i>	Oviposition	Diminue				Bloquage du développement du fruit	46
<i>Glossina morsitans morsitans</i>	Nutrition	Attire				<i>Enterococci</i> sp.	51
<i>Myzox persicae</i>	Attraction	Attire				<i>enterococcus faecalis</i>	59
<i>Nephotettix virescens</i>	Vol	Augmente la fréquence				<i>Potato leafroll virus</i>	53
<i>Rhopalosiphum maidis</i>	Vol	Augmente la fréquence				<i>Rice tungro bacilliform virus</i>	67
<i>Cotesia marginiventris</i>	Attraction	Attire				Soybean Mosaic Virus	66
<i>Tamarix radiata</i>	Attractivité	Attire				champignons infectant les arachides	47
<i>Vaccinium</i> spp. et de <i>Camelidatus Liberibacter</i>	Oviposition	Attire				Inconnue	54
<i>Hadena bicarui</i>	Répulsion	Attire	Inconnue	49			
<i>Spodoptera exigua</i>	Oviposition et nutrition	Répulse	Emission de composés mimant une fleur	61			
		Attire	<i>Microbotryum violaceum</i>	48			
			<i>Sclerotium rolfsii</i>				

*Insectes est une classe

Bibliographie

1. Ginzel MD, Blomquist GJ. 2016. Insect Hydrocarbons: Biochemistry and Chemical Ecology, p. 221–252. *In* Cohen, E, Moussian, B (eds.), *Extracellular Composite Matrices in Arthropods*. Springer International Publishing, Cham.
2. Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326.
3. Weisser WW, Siemann E. 2013. *Insects and Ecosystem Function*. Springer Science & Business Media.
4. Shapira M. 2016. Gut Microbiotas and Host Evolution: Scaling Up Symbiosis. *Trends Ecol Evol* 31:539–549.
5. Rosenberg E, Zilber-Rosenberg I. 2018. The hologenome concept of evolution after 10 years. *Microbiome* 6.
6. Bourtzis K, Nirgianaki A, Markakis G, Savakis C. 1996. Wolbachia Infection and Cytoplasmic Incompatibility in *Drosophila* Species. *Genetics* 144:1063–1073.
7. Engel P, Moran NA. 2013. The gut microbiota of insects – diversity in structure and function. *FEMS Microbiol Rev* 37:699–735.
8. Parashar A, Udayabanu M. 2016. Gut microbiota regulates key modulators of social behavior. *Eur Neuropsychopharmacol* 26:78–91.
9. Douglas AE. 2011. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Funct Ecol* 38–47.
10. Cézilly F. 2017. Cognition et écologie comportementale, p. 25–47. *In* Kreutzer, M, Vauclair, J (eds.), *L'éthologie cognitive*. Éditions de la Maison des sciences de l'homme, Paris.

11. Aristote. -343. Histoire des animaux. Flammarion.
12. Lamarck JBPA de M de. 1809. Philosophie zoologique: Ou exposition; des considerations relative ... l'histoire naturelle des animaux. Cambridge University Press.
13. Darwin C. 1872. The Expression of the Emotions in Man and Animals. Cambridge University Press.
14. Lorenz K. 1981. Les Fondements de l'éthologie de Konrad Lorenz - Editions Flammarion.
15. Jandt JM, Bengston S, Pinter-Wollman N, Pruitt JN, Raine NE, Dornhaus A, Sih A. 2014. Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biol Rev Camb Philos Soc* 89:48–67.
16. Pfeiffenberger C, Lear BC, Keegan KP, Allada R. 2010. Locomotor Activity Level Monitoring Using the Drosophila Activity Monitoring (DAM) System. *Cold Spring Harb Protoc* 2010:pdb.prot5518.
17. Vorhees CV, Williams MT. 2006. Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nat Protoc* 1:848–858.
18. Jones BM, Robinson GE. 2018. Genetic accommodation and the role of ancestral plasticity in the evolution of insect eusociality. *J Exp Biol* 221.
19. Pennetier C, Warren B, Dabiré KR, Russell IJ, Gibson G. 2010. “Singing on the Wing” as a Mechanism for Species Recognition in the Malarial Mosquito *Anopheles gambiae*. *Curr Biol* 20:131–136.
20. Park RB. 1990. The Dance of the Honey Bee: A Precis. Northern Bee Books.
21. Samways MJ. 1996. Insects on the brink of a major discontinuity. *Biodivers Conserv* 5:1047–1058.

22. Pelosi P, Calvello M, Ban L. 2005. Diversity of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in insects. *Chem Senses* 30 Suppl 1:i291-292.
23. Engl T, Michalkova V, Weiss BL, Uzel GD, Takac P, Miller WJ, Abd-Alla AMM, Aksoy S, Kaltenpoth M. 2018. Effect of antibiotic treatment and gamma-irradiation on cuticular hydrocarbon profiles and mate choice in tsetse flies (*Glossina m. morsitans*). *BMC Microbiol* 18:145.
24. Sex pheromone of the tsetse fly: isolation, identification, and synthesis of contact aphrodisiacs. - PubMed - NCBI.
25. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* | PNAS.
26. Schneider DI, Ehrman L, Engl T, Kaltenpoth M, Hua-Van A, Le Rouzic A, Miller WJ. 2019. Symbiont-Driven Male Mating Success in the Neotropical *Drosophila paulistorum* Superspecies. *Behav Genet* 49:83–98.
27. Matsuura K. 2001. Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos* 92:20–26.
28. Jose PA, Ben-Yosef M, Jurkevitch E, Yuval B. 2019. Symbiotic bacteria affect oviposition behavior in the olive fruit fly *Bactrocera oleae*. *J Insect Physiol* 117:103917.
29. Rosengaus RB, Zecher CN, Schultheis KF, Brucker RM, Bordenstein SR. 2011. Disruption of the Termite Gut Microbiota and Its Prolonged Consequences for Fitness ▽. *Appl Environ Microbiol* 77:4303–4312.
30. Kenyon SG, Hunter MS. 2007. Manipulation of oviposition choice of the parasitoid wasp, *Encarsia pergandiella*, by the endosymbiotic bacterium *Cardinium*. *J Evol Biol* 20:707–716.

31. Low-diversity bacterial community in the gut of the fruitfly *Drosophila melanogaster* - Wong - 2011 - Environmental Microbiology - Wiley Online Library.
32. Wong AC-N, Wang Q-P, Morimoto J, Senior AM, Lihoreau M, Neely GG, Simpson SJ, Ponton F. 2017. Gut Microbiota Modifies Olfactory-Guided Microbial Preferences and Foraging Decisions in *Drosophila*. *Curr Biol* 27:2397-2404.e4.
33. Lachance MA, Gilbert DG, Starmer WT. 1995. Yeast communities associated with *Drosophila* species and related flies in an eastern oak-pine forest: a comparison with western communities. *J Ind Microbiol* 14:484–494.
34. Chandler JA, Eisen JA, Kopp A. 2012. Yeast communities of diverse *Drosophila* species: comparison of two symbiont groups in the same hosts. *Appl Environ Microbiol* 78:7327–7336.
35. Ashburner M. 1989. *Drosophila: A laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory.
36. Murgier J, Everaerts C, Farine J-P, Ferveur J-F. 2019. Live yeast in juvenile diet induces species-specific effects on *Drosophila* adult behaviour and fitness. *Sci Rep* 9:8873.
37. Leitão-Gonçalves R, Carvalho-Santos Z, Francisco AP, Fioreze GT, Anjos M, Baltazar C, Elias AP, Itskov PM, Piper MDW, Ribeiro C. 2017. Commensal bacteria and essential amino acids control food choice behavior and reproduction. *PLOS Biol* 15:e2000862.
38. Boyce GR, Gluck-Thaler E, Slot JC, Stajich JE, Davis WJ, James TY, Cooley JR, Panaccione DG, Eilenberg J, De Fine Licht HH, Macias AM, Berger MC, Wickert KL, Stauder CM, Spahr EJ, Maust MD, Metheny AM, Simon C, Kritsky G, Hodge KT, Humber RA, Gullion T, Short DPG, Kijimoto T, Mozgai D, Arguedas N, Kasson MT.

2019. Psychoactive plant- and mushroom-associated alkaloids from two behavior modifying cicada pathogens. *Fungal Ecol* 41:147–164.
39. Thomas F, Ulitsky P, Augier R, Dusticier N, Samuel D, Strambi C, Biron DG, Cayre M. 2003. Biochemical and histological changes in the brain of the cricket *Nemobius sylvestris* infected by the manipulative parasite *Paragordius tricuspidatus* (Nematomorpha). *Int J Parasitol* 33:435–443.
40. Bi J, Sehgal A, Williams JA, Wang Y-F. 2018. *Wolbachia* affects sleep behavior in *Drosophila melanogaster*. *J Insect Physiol* 107:81–88.
41. Bi J, Zheng Y, Wang R-F, Ai H, Haynes PR, Brownlie JC, Yu X-Q, Wang Y-F. 2019. *Wolbachia* infection may improve learning and memory capacity of *Drosophila* by altering host gene expression through microRNA. *Insect Biochem Mol Biol* 106:47–54.
42. *Wolbachia* Influences the Production of Octopamine and Affects *Drosophila* Male Aggression. - PubMed - NCBI.
43. Erkosar B, Storelli G, Defaye A, Leulier F. 2013. Host-intestinal microbiota mutualism: “learning on the fly.” *Cell Host Microbe* 13:8–14.
44. Schretter CE, Vielmetter J, Bartos I, Marka Z, Marka S, Argade S, Mazmanian SK. 2018. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila*. *Nature* 563:402–406.
45. Breaux JA, Schumacher MK, Juliano SA. 2014. What does not kill them makes them stronger: larval environment and infectious dose alter mosquito potential to transmit filarial worms. *Proc R Soc B Biol Sci* 281:20140459.
46. de Bekker C, Quevillon LE, Smith PB, Fleming KR, Ghosh D, Patterson AD, Hughes DP. 2014. Species-specific ant brain manipulation by a specialized fungal parasite. *BMC Evol Biol* 14:166.

47. Bekker C de, Ohm RA, Loreto RG, Sebastian A, Albert I, Merrow M, Brachmann A, Hughes DP. 2015. Gene expression during zombie ant biting behavior reflects the complexity underlying fungal parasitic behavioral manipulation. *BMC Genomics* 16.
48. de Bekker C. 2019. Ophiocordyceps–ant interactions as an integrative model to understand the molecular basis of parasitic behavioral manipulation. *Curr Opin Insect Sci* 33:19–24.
49. van Houte S, van Oers MM, Han Y, Vlak JM, Ros VID. 2014. Baculovirus infection triggers a positive phototactic response in caterpillars to induce ‘tree-top’ disease. *Biol Lett* 10.
50. Trager JC. 1988. *Advances in Myrmecology*. BRILL.
51. Liu W, Zhang K, Li Y, Su W, Hu K, Jin S. 2017. Enterococci Mediate the Oviposition Preference of *Drosophila melanogaster* through Sucrose Catabolism. *Sci Rep* 7:1–14.
52. Cardoza YJ, Teal PEA, Tumlinson JH. 2003. Effect of Peanut Plant Fungal Infection on Oviposition Preference by *Spodoptera exigua* and on Host-Searching Behavior by *Cotesia marginiventris*. *Environ Entomol* 32:970–976.
53. Fungus-Induced Biochemical Changes in Peanut Plants and Their Effect on Development of Beet Armyworm, *Spodoptera Exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) Larvae.
54. Batra LR, Batra SWT. 1985. Floral Mimicry Induced by Mummy-Berry Fungus Exploits Host’s Pollinators as Vectors. *Science* 228:1011–1013.
55. Madden AA, Epps MJ, Fukami T, Irwin RE, Sheppard J, Sorger DM, Dunn RR. 2018. The ecology of insect–yeast relationships and its relevance to human industry. *Proc R Soc B Biol Sci* 285.

56. Hoover K, Grove M, Gardner M, Hughes DP, McNeil J, Slavicek J. 2011. A gene for an extended phenotype. *Science* 333:1401.
57. *Diseases, Pests and Disorders of Potatoes: A Colour Handbook*. CRC Press.
58. Ngumbi E, Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, Ding H, Rodriguez A. 2007. *Myzus persicae* is arrested more by blends than by individual compounds elevated in headspace of PLRV-infected potato. *J Chem Ecol* 33:1733–1747.
59. Martini X, Pelz-Stelinski KS, Stelinski LL. 2014. Plant pathogen-induced volatiles attract parasitoids to increase parasitism of an insect vector. *Front Ecol Evol* 2.
60. Verhulst NO, Qiu YT, Beijleveld H, Maliepaard C, Knights D, Schulz S, Berg-Lyons D, Lauber CL, Verduijn W, Haasnoot GW, Mumm R, Bouwmeester HJ, Claas FHJ, Dicke M, van Loon JJA, Takken W, Knight R, Smallegange RC. 2011. Composition of Human Skin Microbiota Affects Attractiveness to Malaria Mosquitoes. *PLoS ONE* 6.
61. Smallegange RC, Verhulst NO, Takken W. 2011. Sweaty skin: an invitation to bite? *Trends Parasitol* 27:143–148.
62. Michalet S, Minard G, Chevalier W, Meiffren G, Saucereau Y, Tran Van V, Comte G, Tran F-H, Valiente Moro C. 2019. Identification of human skin bacteria attractive to the Asian Tiger mosquito. *Environ Microbiol* 21:4662–4674.
63. Knols BGJ, De Jong R. 1996. Limburger cheese as an attractant for the malaria mosquito *Anopheles gambiae* s.s. *Parasitol Today* 12:159–161.
64. Musonye HA, Njeru EM, Hassanali A, Langata LM, Mijele D, Kaitho T, King'ori E, Nonoh J. 2019. 16S rRNA gene profiling of bacterial communities mediating production of tsetse attractive phenols in mammalian urine. *Onderstepoort J Vet Res* 86.

65. Elzinga JA, Turin H, Damme JMM van, Biere A. 2005. Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia* 144:416–426.
66. Biere A, Honders SC. 2006. Coping with third parties in a nursery pollination mutualism: *Hadena bicruris* avoids oviposition on pathogen-infected, less rewarding *Silene latifolia*. *New Phytol* 169:719–727.
67. Shikano I, Shumaker KL, Peiffer M, Felton GW, Hoover K. 2017. Plant-mediated effects on an insect-pathogen interaction vary with intraspecific genetic variation in plant defences. *Oecologia* 183:1121–1134.
68. Simon M, Hilker M. 2003. Herbivores and pathogens on willow: Do they affect each other? *Agric For Entomol* 5:275–284.
69. Dieng H, Satho T, Abang F, Miake F, Ghani IA, Latip NA, Alias NE, Noor S, Ahmad AH, Ahmad H, Zuharah WF, Majid AHA, Nolasco-Hipolito C, Enrique Morales Vargas R, Phumala Morales N, Noweg GT. 2017. Anti-oviposition activities of used sock media against a dengue vector: prospects of eco-friendly control and solutions to pollution. *Environ Sci Pollut Res Int* 24:21375–21385.
70. Fereres A, Kampmeier G, Irwin M. 1999. Aphid Attraction and Preference for Soybean and Pepper Plants Infected with Potyviridae. *Ann Entomol Soc Am* 92:542–548.
71. Cooter RJ, Winder D, Chancellor TCB. 2000. Tethered flight activity of *Nephotettix virescens* (Hemiptera: Cicadellidae) in the Philippines. *Bull Entomol Res* 90:49–55.