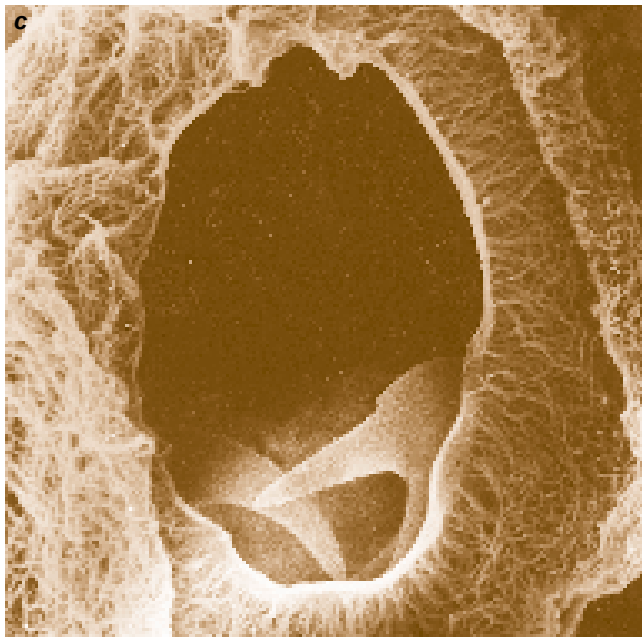
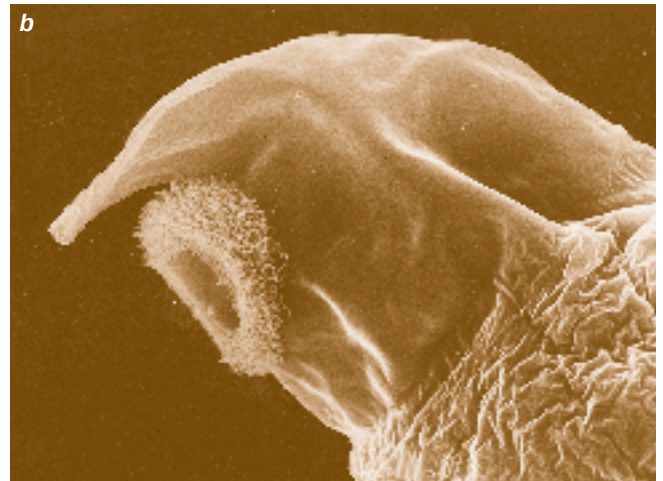
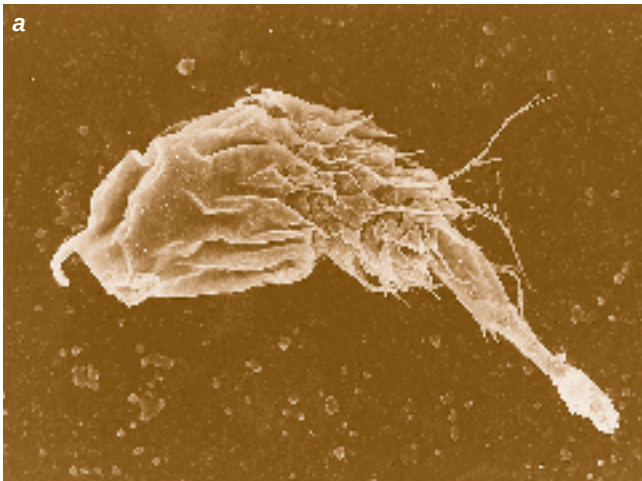




3. LES LARVES D'*ANAPHES VICTUS* (a, x 500), qui mesurent à peine un dixième de millimètre sont voraces. Leur bouche (b, x 1 500) est pourvue de mandibules (c, x 7 500). Lorsqu'elles sont plusieurs dans un œuf de charançon, la première larve qui éclôt détruit les autres. Pour s'assurer le meilleur succès reproducteur possible, les guêpes *Anaphes victus* doivent pondre un seul œuf par œuf de charançon.

en fonction du nombre de tentatives, on observe une augmentation rapide, puis la courbe tend vers une asymptote. Au-delà de cette valeur asymptotique, on n'enregistre plus aucun progrès : l'apprentissage est terminé. Ce critère exclut les apprentissages qui se produisent

tel *Anaphes victus*, apprennent à reconnaître les proies qui assureront la meilleure survie de leur descendance.

La plupart des insectes parasitoïdes appartiennent à l'ordre des Hyménoptères, qui comporte les abeilles, les guêpes et les fourmis, mais la plupart des espèces d'Hyménoptères ont un mode de vie parasitoïde. Les entomologistes ont décrit environ 80 000 espèces de parasitoïdes.

Les Hyménoptères parasitoïdes ont une vie adulte généralement courte, de quelques jours à quelques mois. Les adultes émergent, s'accouplent, et les femelles partent ensuite à la recherche d'autres insectes, notamment des œufs et des larves de papillons et de coléoptères, où elles pondent leurs œufs.

L'apprentissage chez les parasitoïdes

Comment les femelles d'Hyménoptères trouvent-elles leurs hôtes ? La sélection naturelle a favorisé les hôtes qui émettent peu d'odeurs, car les femelles de parasitoïdes les trouvent moins facilement ; elle a aussi sélectionné les femelles de parasitoïdes qui détectent dans l'environnement les plus petits indices de la présence des hôtes (hormis leur odeur). Les parasitoïdes reconnaissent notamment les odeurs des plantes dont se nourrissent leurs hôtes.

Lorsqu'elles émergent, les femelles cherchent au hasard des hôtes dans l'environnement ; lorsqu'elles en rencontrent, elles y déposent leurs œufs et recherchent ensuite préférentiellement

une plante peut augmenter le taux de survie de l'animal tant que cette plante est présente en abondance dans l'environnement, mais cette préférence peut être fatale si l'animal se déplace et ne retrouve pas la même plante.

Quand peut-on parler d'apprentissage chez les insectes ? Selon Daniel Papaj, de l'Université de Tucson, et Ronald Prokopy, de l'Université d'Amherst, aux États-Unis, quand on constate, premièrement, qu'un changement de comportement consécutif à une expérience se reproduit chez plusieurs individus de la même espèce. Ce critère exclut les changements de comportement qui se produisent accidentellement chez un seul individu. Deuxièmement, le changement de comportement doit être graduel et doit se produire petit à petit sous l'effet d'une stimulation permanente. Quand on trace une courbe d'apprentissage en portant l'évolution de la performance

à l'issue d'un unique essai et pour lesquels les essais complémentaires modifient peu la performance.

Enfin, on doit observer que le changement de comportement appris doit pouvoir s'oublier si les expériences de renforcement cessent : après une nouvelle expérience, un insecte change son comportement. Ce critère exclut les mécanismes de maturation immédiats et irréversibles qui sont déclenchés par un événement comme l'accouplement. Toute expérience qui produit un changement de comportement progressif et réversible est un apprentissage.

L'apprentissage a surtout été étudié chez les insectes sociaux, tels que l'abeille. Pour cette espèce, l'apprentissage est utilisé lors de la phase de recherche de fleurs productrices de nectar et de pollen ainsi que pour la navigation vers la nourriture et vers la ruche. On a récemment découvert que les insectes prédateurs ou parasitoïdes,

l'odeur de la plante associée pour trouver d'autres hôtes. C'est un exemple d'apprentissage associatif : les femelles associent l'odeur d'une plante, généralement facile à repérer, à la présence d'un insecte particulier, leur hôte, dont l'odeur n'est pas détectable à distance.

La découverte de l'existence d'un apprentissage associatif dans la phase de recherche de l'hôte chez les Hyménoptères parasitoïdes a soulevé une question : les capacités d'apprentissage sont-elles identiques chez tous les insectes parasitoïdes ? Il existe des espèces dites généralistes, qui s'attaquent à différents insectes et qui se développent sur une grande variété de plantes, et des espèces spécialistes qui ne pondent que dans une espèce unique d'insectes.

On a d'abord pensé que les facultés d'apprentissage devaient être plus développées chez les espèces généralistes qui mémorisent l'odeur de toutes les plantes contenant des hôtes potentiels. Inversement, chez les espèces spécialistes, les capacités d'apprentissage devaient être moins importantes, les insectes ne devant retenir que l'odeur d'une plante unique.

En fait, en 1992, l'équipe de Louise Vet, de l'Université de Wageningen, aux Pays-Bas, a montré que les espèces spécialistes et les espèces généralistes ont des capacités d'apprentissage identiques, mais qu'elles ne les utilisent pas de la même façon. Cette équipe a comparé différentes espèces de parasitoïdes de drosophiles : les unes, généralistes, recherchent leurs hôtes sur divers types de substrats (des fruits fermentés, des plantes ou des champignons pourris-sants), tandis que les autres, spécialistes, ne les recherchent que sur un seul type

de ces substrats. Ces entomologistes ont montré que les espèces généralistes «mémorisent» chaque type de substrat rencontré, tandis que les espèces spécialistes ne recherchent et ne mémorisent un nouveau substrat qu'à partir du moment où le substrat qui leur est spécifique n'est plus disponible.

Ainsi, des mécanismes d'apprentissage sont activés lors de la recherche de l'hôte (ou du substrat), mais nous avons montré, avec *Anaphes victus*, que ces mécanismes sont également activés lors de la sélection de l'hôte. Nous avons observé que le comportement change au cours de cette phase de sélection.

Quand une femelle arrive sur une zone où des charançons ont déposé des œufs, elle cherche ceux qui assureront le meilleur développement de ses descendants. Or, d'autres femelles ont peut-être déjà exploité cette zone et pondu dans les œufs présents ; une seule larve de parasitoïde peut se développer dans un œuf de charançon. Si plusieurs larves éclosent dans un même œuf, elles se combattent jusqu'à ce qu'il n'en reste qu'une.

C'est généralement la larve la plus âgée, celle de la première femelle ayant pondu, qui survit et tue les autres. Au moment de la ponte, les femelles déposent sur les hôtes une phéromone (une odeur), afin de ne pas pondre dans le même hôte, évitant ainsi les combats ultérieurs entre ses propres descendants. Elles reconnaissent aussi les phéromones déposées par d'autres femelles, évitant ainsi les hôtes déjà parasités.

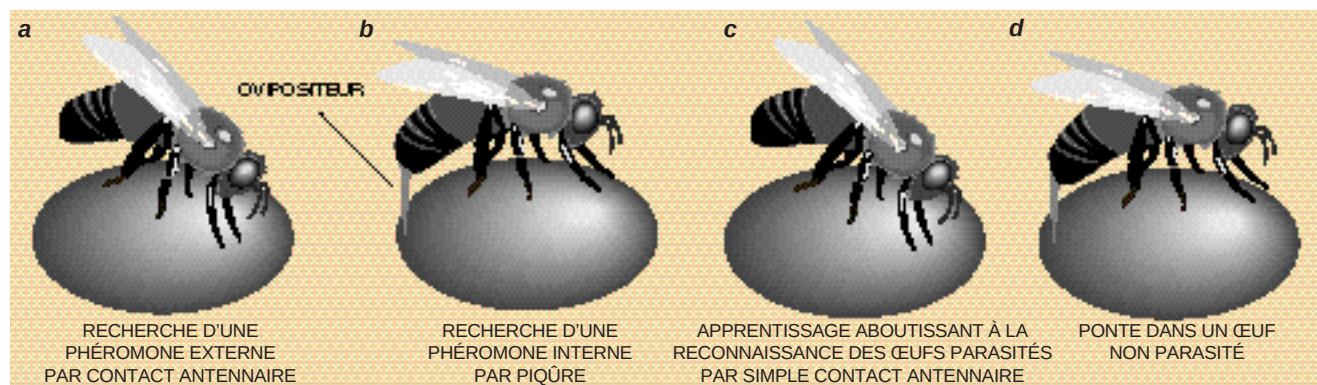
Jusqu'à présent, on pensait que la reconnaissance de cette phéromone était instinctive. La reconnaissance des hôtes parasités semblait dépendre d'une seule phéromone, peu variable. Or, nous

avons montré qu'il existe chez *Anaphes victus* différentes phéromones de marquage. Les femelles reconnaissent les hôtes déjà parasités grâce à une phéromone déposée à la surface de l'hôte et détectée à l'aide de récepteurs sensoriels situés sur les antennes. La composition chimique de cette phéromone varie d'un individu à l'autre. Les femelles déposent aussi à l'intérieur de l'hôte une phéromone interne ; bien qu'elle soit variable, cette molécule est reconnue par tous les individus de l'espèce. Cette seconde phéromone est détectée par des récepteurs sensoriels placés sur l'ovipositeur, l'organe de ponte.

La stratégie de ponte d'*Anaphes victus*

Lorsqu'une femelle d'*Anaphes victus* rencontre un hôte potentiel, elle le palpe avec ses antennes. Si elle perçoit une phéromone externe indiquant que l'hôte a déjà été parasité par elle-même, elle rejette l'hôte après ce simple contact antennaire. Un rejet antennaire dure 2,5 secondes en moyenne. Si elle ne perçoit pas de phéromone externe, elle insère son ovipositeur dans l'hôte. Ou bien elle perçoit une phéromone interne indiquant que l'hôte a déjà été parasité par une femelle congénère et elle abandonne l'hôte : il s'agit d'une piqûre sans ponte, qui dure en moyenne 49 secondes. Ou bien elle ne perçoit pas de phéromone et elle dépose un œuf : cette phase, la ponte ou l'oviposition, dure en moyenne deux minutes.

Les femelles d'*Anaphes victus* ont environ 50 œufs à pondre au cours des deux jours de leur existence (elles les pondent généralement le premier jour). Lorsqu'on présente de nombreux œufs



4. LA STRATÉGIE DE PONTE D'*ANAPHES VICTUS* : après avoir trouvé des œufs de charançons, la femelle recherche, par contact antennaire (a), une éventuelle phéromone externe qui lui indiquerait qu'elle a déjà parasité l'œuf. En l'absence de phéromone externe, elle recherche une phéromone interne (indiquant que l'œuf a été parasité par une

autre femelle) en introduisant son organe de ponte, l'ovipositeur, dans l'œuf (b). Au bout de quelques essais, elle apprend à reconnaître les œufs parasités par d'autres femelles uniquement par contact antennaire (c). Elle rejette rapidement les hôtes parasités et pond ses propres œufs dans les œufs de charançons «libres» qu'elle rencontre (d).