

LA SYMBIOSE : RÔLE DANS LA NUTRITION ET LA PHYSIOLOGIE DES INSECTES

par Paul Nardon

La symbiose caractérise une association permanente, pendant au moins une partie du cycle biologique, entre des organismes spécifiquement distincts. Dans le cas qui nous intéresse l'hôte est un insecte, lequel peut héberger une ou plusieurs espèces de symbiotes.

Les symbiotes peuvent être très divers : des virus ou des bactéries au sens large, mais aussi des levures, des protozoaires ou des champignons. Un très grand nombre d'insectes sont symbiotiques et la symbiose ne peut plus être considérée comme une curiosité biologique. En réalité il n'existe probablement aucun organisme axénique, c'est-à-dire dépourvu de micro-organismes symbiotiques. Ce qui ne veut pas dire que tout micro-organisme partenaire d'un insecte jouera un rôle physiologique. On estime généralement qu'une densité suffisante est nécessaire.

De l'ectosymbiose à l'endocytobiose, des associations variées avec les micro-organismes

La structure de la relation symbiotique peut présenter divers aspects. Dans l'ectosymbiose, les partenaires demeurent extérieurs l'un à l'autre. Ainsi en est-il chez les espèces champignonnistes : fourmis, termites ou coléoptères scolytides. Les symbiotes peuvent être hébergés dans la lumière du tube digestif (endosymbioses digestives), comme chez les termites ou les *Scarabaeidae* xylophages. Ils peuvent être aussi intracellulaires, soit disséminés dans divers tissus (comme les *Wolbachia* des drosophiles) soit restreints à certains types de cellules spécialisées, appelées bactériocytes ou mycétocytes selon qu'il s'agit de bactéries ou de levures. On parle alors d'endocytobiose. On peut trouver tous les intermédiaires entre les ectosymbioses et les endocytobioses. Les symbioses dites intégrées caractérisent les cas où le symbiote intracellulaire, ou endocytobiotique, se comporte par certains aspects comme un organe cellulaire. C'est la forme la plus parfaite de symbiose, celle où, paradoxalement, le micro-organisme est complètement domestiqué par l'hôte, au point de

perdre totalement son indépendance, (on ne peut cultiver in vitro les bactéries endocytobiotiques), de même que l'hôte, en général, est lui-même devenu dépendant de son symbiote. C'est la situation rencontrée chez les blattes ou les pucerons.

La qualité de la relation entre l'hôte et ses symbiotes est difficile à préciser. Elle n'est probablement pas toujours aussi mutualiste qu'on l'a dit, et, dans les cas d'endocytobiose, c'est surtout l'hôte qui paraît tirer avantage de la présence du symbiote. En effet, même si celui-ci a perdu son indépendance il n'en est pas moins fonctionnel et son métabolisme va interférer avec celui de l'hôte. Un système d'interaction se crée.

Des Fourmis qui entretiennent des meules à champignons

Le rôle physiologique du symbiote va dépendre en partie de sa localisation. Chez les champignonnistes, le champignon est la nourriture de l'insecte. Ainsi, la femelle du xylébore transporte-t-elle son champignon dans des structures spécialisées du thorax, les *mycetangia*. Elle creuse une galerie circulaire dans le bois qu'elleensemence ensuite avec le champignon (du genre *Ambrosia*). Celui-ci tapissera la galerie et servira de nourriture exclusive aux larves. Les Termites (voir Insectes n°82) et les Fourmis champignonnistes entretiennent des meules à champignons dans leur nid. Prenons l'exemple de la fourmi *Acromyrmex octospinosus*, redoutable fléau d'Amérique du Sud. En effet les ouvrières sortent la nuit en



■ **En haut :** Coupe histologique montrant des embryons de pucerons dans la mère. On aperçoit les bactériocytes (b) qui se présentent déjà à ce stade comme des cellules de grande taille, très basophiles. On reconnaît deux cellules du même type chez la mère. Il s'agit du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum*. On peut éliminer les bactéries symbiotiques par des antibiotiques, mais alors les insectes ne se reproduisent plus. Les symbiotes interviennent notamment dans le métabolisme des acides aminés soufrés qu'ils sont capables de synthétiser, au contraire de l'insecte. (Cliché P. Nardon - INSAL).

■ **En bas :** *Acromyrmex octospinosus* est une fourmi d'Amérique du Sud qui cultive un champignon sur une meule constituée de débris végétaux ramenés au nid et malaxés avec la salive. Le couvain est nourri du champignon qui sert aussi de berceau aux larves. On en voit une au centre de la photo, autour de laquelle s'affairent des petites ouvrières. Le champignon forme un mycélium blanchâtre. C'est en quelque sorte un aliment reconstitué, standardisé, plus digestible que les feuilles découpées par les ouvrières et ramenées au nid afin de constituer la meule. (Cliché G. Febvay - INRA).

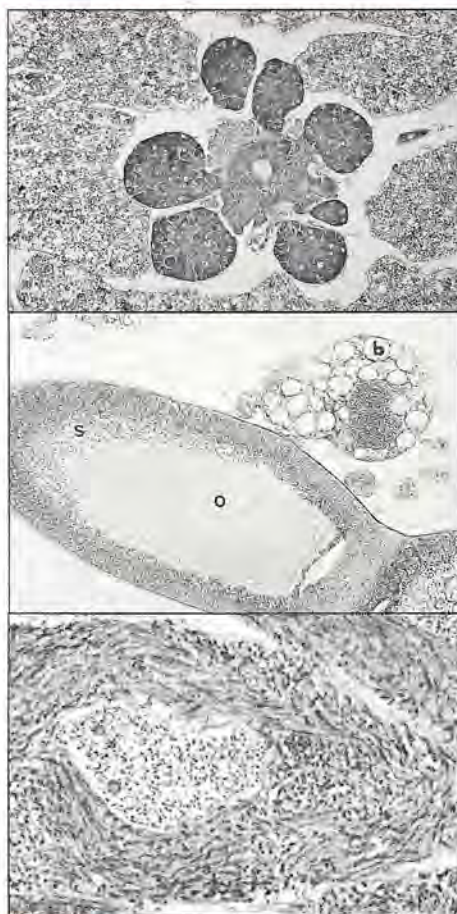
véritables cohortes et dévastent les plantations, découpant habilement les feuilles pour les ramener à la fourmilière. Là, les débris de végétaux sont malaxés avec la salive et les boulettes ainsi formées sont incorporées

à la meule à champignon, soigneusement entretenue, sans fructification. Le champignon est ainsi protégé et cultivé par les fourmis qui se régalent en absorbant des petites formations sphériques appelées mycotètes. Le champignon est non seulement la nourriture exclusive des larves, mais il entretient le micro-écosystème du nid, il sert de berceau en quelque sorte. Les fourmis adultes se nourrissent aussi du jus des végétaux qu'elles malaxent, contribuant d'ailleurs ainsi, grâce à leurs enzymes salivaires, à les prédigérer pour être assimilés par le champignon en croissance.

Remarquons que ce champignon est un aliment reconstitué pour la fourmi, provenant de la transformation de toutes sortes de types de végétaux qu'elle ne pourrait pas assimiler directement, n'ayant pas de cellulases par exemple. Par contre, elle peut digérer la chitine du champignon. La symbiose a donc, en quelque sorte, permis aux fourmis d'inventer une biotechnologie de transformation alimentaire !

Les symbiotes du tube digestif sont surtout connus chez les Termites

Le fait marquant des symbioses du tube digestif est la participation des symbiotes à la digestion, notamment au niveau de chambres de fermentation (Termites, *Scarabaeidae*). Celles-ci sont en anaérobiose plus ou moins prononcée. La plupart des termites (sauf les *Termitidae* qui n'ont que des bactéries) possèdent à la fois des bactéries et des protozoaires endosymbiotiques, ces derniers pouvant vivre eux-mêmes en symbiose avec des bactéries intracellulaires et ectocellulaires (notamment des *Spirochaetes*) comme chez *Myxotricha paradoxa*. Contrairement à ce qu'on a cru pendant longtemps, la digestion de la cellulose n'est probablement pas le seul fait des protozoaires symbiotiques, même si ceux-ci jouent un rôle primordial chez les termites inférieurs. Le termite lui-même possède des activités endoglucanasique et β -glucosidasique qui interviennent dans la dégradation de la cellulose (*Coptotermes* et *Mastotermes*). Chez les termites supérieurs champignonnistes (*Macrotermes natalensis*) l'endoglucanase est synthétisée à la fois par le champignon et l'insecte, tandis que l'exoglucanase ne provient que du champignon ingéré. Chez les *Termitidae* non champignonnistes (*Nasutitermes*), les activités cellulases semblent uniquement liées à l'insecte, et les bactéries n'interviennent probablement pas. De façon générale le rôle des bactéries symbiotiques des termites n'est pas encore très bien analy-



En haut : Bactériome larvaire du charançon de la canne à sucre *Metamasius hemipterus*. Il entoure le début de l'intestin moyen et se présente sous la forme de sept lobes rayonnants. Il est formé de cellules géantes, les bactériocytes, et se trouve au contact du tissu adipeux. Il ne communique pas avec l'intestin et n'a pas de rôle dans la digestion. Il fournit probablement des facteurs de croissance.

Au milieu : Dans l'ovocyte (o) de la blatte *Periplaneta americana*, vu ici en coupe histologique, on distingue très bien les bactéries symbiotiques (S) qui sont concentrées à la périphérie, au contact des cellules folliculeuses. Elles ne sont transmises aux descendants que par la mère et proviennent de cellules du tissu adipeux transformées en bactériocytes (b). Chez ces derniers, elles occupent une plage basophile du cytoplasme, ici colorée par le bleu de toluidine. Privées de leurs symbiotes, les blattes ne survivent pas longtemps.

En bas : Bactériocyte géant du charançon *Metamasius hemipterus* vu en coupe histologique. On distingue très bien le noyau (partie plus claire au centre, avec trois nucléoles). Le cytoplasme est entièrement occupé par des symbiotes qui sont ici des bactéries Gram négatives de grande taille, à coloration légèrement mauve. Chez un autre charançon, *Sitophilus oryzae*, il a pu être montré qu'elles fournissent des vitamines et interfèrent avec le métabolisme énergétique. (Clichés P. Nardon - INSAL).

sé, mais plusieurs faits semblent acquis, notamment leur participation dans la réduction du dioxyde de carbone (provenant de la fermentation) soit en méthane (présence d'Archéobactéries méthanogènes) soit en acétate. Les termites participent pour quelques pour-cent à la méthanogenèse terrestre, mais l'acétogenèse demeure la voie principale d'utilisation du dioxyde de carbone et de l'hydrogène (95% chez *Reticulitermes flavipes*). Dans les pays tropicaux, les ter-

mites ont un rôle écologique essentiel dans le recyclage des litières végétales. Ceci n'est possible que grâce à la symbiose dont l'influence s'exerce donc au-delà des organismes symbiotiques eux-mêmes.

En dehors des Termites, assez peu d'études ont été consacrées aux endosymbioses des insectes. Le scarabéide *Oryctes nasicornis*, grâce à sa microfaune, transforme les matières lignocellulosiques en dioxyde de carbone, méthane et acides gras volatils, ces derniers étant directement assimilables.

Certains endocytobiotiques sont indispensables à leur hôte et lui fournissent des vitamines et des acides aminés essentiels

Leur rôle n'est le plus souvent qu'imparfaitement connu. Toutefois, un certain nombre de repères ont pu être établis grâce à la comparaison des performances d'insectes normalement symbiotiques d'une part, et d'insectes aposymbiotiques d'autre part, c'est-à-dire chez lesquels les symbiotes ont pu être éliminés par différentes techniques (traitement à la chaleur ou aux antibiotiques notamment). Chez le charançon *Sitophilus oryzae* étudié au laboratoire, il est possible d'obtenir des souches aposymbiotiques permanentes, mais ce cas est rare et le plus souvent les insectes aposymbiotiques sont quasiment stériles (blattes, pucerons). Cette seule observation montre l'importance de l'endocytobiose puisque le symbiote est devenu indispensable à l'hôte.

Moyennant certaines précautions, la symbiose peut être rompue chez *Sitophilus oryzae*, mais les insectes aposymbiotiques sont très affectés, ce qui, là aussi, met l'accent sur le rôle des symbiotes. Dans cette espèce, ceux-ci sont des bactéries Gram négatives, proches de *Escherichia coli*. Elles demeurent en permanence dans la lignée germinale femelle mais sont exclues de la lignée mâle. Elles ne sont donc transmises que par la mère, tout comme les mitochondries. En dehors de l'ovaire, on ne rencontre les bactéries que dans un organe spécialisé, le bactériome, localisé chez les larves à la jonction de l'intestin antérieur et moyen, mais sans communication avec lui. En fin de stade larvaire les bactériocytes apparaissent bourrés de symbiotes. Selon les souches, on en dénombre de 1 à 3 millions. Le charançon possède donc autant de cellules bactériennes que de cellules d'insecte. C'est un être composite. Le bactériome larvaire disparaît au cours des métamorphoses et chez les adultes de plus de 3 semaines on ne

trouve des symbiotes que dans l'ovaire.

En leur absence, on constate un allongement du développement moyen, qui passe (de l'œuf à l'imago sortant des grains de blé) de 29 jours environ à plus de 40 jours tandis que la fertilité est diminuée d'environ de moitié. La dynamique des populations s'en trouve donc très affectée. Nous avons recherché les causes de cette diminution de capacité de survie (fitness) et pu mettre en évidence plusieurs interférences métaboliques entre les bactéries et leur hôte. La plus importante est certainement la fourniture par les symbiotes de vitamines à l'insecte, notamment l'acide pantothénique, la biotine et la riboflavine. Ces trois vitamines interviennent dans le métabolisme énergétique mitochondrial, ce qui explique en grande partie que celui-ci soit plus efficace en présence de symbiotes. Ces vitamines ne sont pas en effet en quantité suffisante dans le blé, et l'apport par les bactéries est donc significatif, le charançon n'étant pas capable, quant à lui, de les synthétiser. Chez d'autres insectes également (*Blattella germanica*, *Pediculus vestimenti*, *Anobiidae*) la fourniture de vitamines a pu être démontrée. La symbiose permet ainsi à l'insecte d'exploiter des nourritures peu riches.

D'autres facteurs de croissance peuvent être fournis par les bactéries symbiotiques, notamment certains acides aminés, constituants des protéines : chez les pucerons et les blattes par exemple (tyrosine, valine, arginine, acides aminés soufrés). Les levures symbiotiques fournissent également de la méthionine et de la cystéine chez *Lasioderma serricornis*. Chez *Sitophilus* il est possible que les bactéries donnent de la phénylalanine à leur hôte, mais surtout elles interfèrent avec le métabolisme de la méthionine, permettant l'élimination d'un excès de celle-ci sans dépense d'énergie. La fourniture de stéroïdes a été décrite chez les *Anobiidae* et chez une cicadelle (*Laodelphax striatellus*), mais est sujette à controverse chez les pucerons.

De façon générale on peut noter une interférence des symbiotes avec le métabolisme azoté, et en particulier protidique. Ainsi, chez *Blaberus craniifer*, un traitement à la pénicilline qui réduit le nombre des bactéries symbiotiques, entraîne également la disparition de deux protéines de l'hémolymphe. Chez le puceron *Acyrtosiphon pisum*, une protéine est caractéristique de la symbiose : la symbionine. Chez *Sitophilus*, l'absence de symbiotes se traduit par des modifications de la teneur de l'hémolymphe en acides aminés. Par ailleurs, chez les blattes, les symbiotes participent au métabolisme des urates grâce à la possession d'une uricase.



Des interactions parfois très élaborées au niveau génétique chez les blattes, les pucerons ou les charançons

Chez plusieurs insectes, les symbiotes interfèrent avec le métabolisme des acides nucléiques. Ainsi, chez *Blattella germanica*, les bactériocytes ne se divisent qu'en présence d'un nombre suffisant de symbiotes, lesquels peuvent également entraîner un phénomène de polyploïdie conduisant à la formation de cellules géantes. Ainsi, chez les charançons, les bactériocytes sont toujours de très grande taille (jusqu'à 120 µm chez *Metamasius*). Le bactériome larvaire ne se différencie pas en l'absence des bactéries chez *Sitophilus*. Celles-ci ont donc un rôle inducteur. Chez plusieurs espèces, les symbiotes ont été décrits comme agissant sur la reproduction et la sex ratio. Ainsi chez la cochenille *Stictococcus*, les œufs infectés donnent des femelles alors que les œufs non infectés donnent des mâles. Chez les Trichogrammes, la présence de bactéries entraîne un développement parthénogénétique, alors qu'en leur absence mâles et femelles réapparaissent. Enfin, la présence de rickettsies infectant certaines souches (drosophiles, moustiques, Coléoptères, Lépidoptères) peut entraîner des phénomènes d'incompatibilité lors du croisement de ces insectes avec d'autres provenant d'une souche non infectée. Nous voyons donc ici un autre aspect de la symbiose qui peut conduire à certains phénomènes d'isolement sexuel.

Au terme de cette rapide revue, on peut néanmoins percevoir l'extrême importance de la symbiose sur la biologie des insectes. Les symbiotes sont tout à la fois fournisseurs et interventionnistes. Ils sont capables de synthétiser certaines substances (vitamines, acides aminés essentiels, stéroïdes, certaines enzymes) que ne savent pas fabriquer les insectes. Par ailleurs, ils peuvent agir sur la physiologie de leur hôte grâce à des métabolites qu'ils sécrètent dans le milieu intérieur de l'insecte. Enfin, des interactions au niveau génétique (par des mécanismes encore inconnus) ont pu être mises en évidence. L'intégration du symbiote bactérien

La larve du charançon *Sitophilus oryzae* vit à l'intérieur de graines, généralement des céréales. Son développement et sa reproduction sont facilités par la présence de bactéries symbiotiques héréditaires qui se comportent comme des organites cellulaires, et fournissent notamment des vitamines à l'insecte. Elles sont un facteur d'adaptation nutritionnelle. Par traitement d'un mois à 35°C on peut toutefois éliminer les symbiotes, et, sur sorgho, obtenir des souches asymbiotiques, ce qui permet d'analyser les conséquences de la symbiose. (Cliché C. Nardon - CNRS-INSAL).

est parfois si poussée que, chez les blattes, les pucerons ou les charançons, il fait presque figure d'organite cellulaire.

L'acquisition d'un symbiote est probablement le fait d'une longue co-évolution entre les partenaires qui ont dû ajuster leurs niveaux métaboliques et leur tolérance réciproque. C'est du moins l'interprétation classique. Or, le seul exemple connu de l'établissement d'une symbiose obligatoire sous nos yeux, celui d'*Amoeba proteus* (l'amibe) avec la bactérie x, a été plutôt rapide (quelques années). Ceci nous incite à la prudence et met en évidence que l'établissement d'une symbiose est peut-être un phénomène plus simple qu'on ne saurait l'imaginer, au moins dans certains cas. Quoi qu'il en soit, l'acquisition d'un symbiote correspond à l'acquisition d'un nouveau groupe de gènes tout prêts à fonctionner en complément des autres génomes cellulaires, ou à s'y intégrer. La symbiose apparaît ainsi comme un mécanisme sophistiqué pour acquérir de nouveaux gènes (prédation génique) et donc comme un processus extrêmement innovateur au plan de l'évolution, qu'il n'est plus possible d'ignorer. ◆

L'auteur

Paul Nardon est professeur à l'INSA de Lyon, directeur du Département de Biochimie et d'un laboratoire associé à l'INRA (JA 227). Ses travaux concernent essentiellement l'étude du charançon des céréales, *Sitophilus oryzae*, et notamment l'influence de la symbiose (interactions métaboliques et génétiques).

Pour en savoir plus

Plusieurs articles ou chapitres intéressants dans les ouvrages suivants :

- ◆ **Batra L.R.** Ed., 1979. Insect-Fungus symbiosis - Nutrition, Mutualism and Commensalism. John Wiley.
- ◆ **Lesel R.** Ed., 1990. Microbiology in Poecilothermes. Elsevier.
- ◆ **Margulis L. et Fester R.** Eds., 1991. Symbiosis as a source of Evolutionary Innovation. MIT Press.
- ◆ **Nardon P.** et al. Eds., 1990. Endocytobiologie IV. INRA.
- ◆ **Nardon P. et Wicker C.**, 1981. La symbiose chez le genre *Sitophilus* (Coléoptère Curculionide). Année Biologique, 20, 327-373.
- ◆ **Schwemmler W.** Ed., 1989. Insect endocytobiosis : Morphology, Physiology, Genetics, Evolution. C.R.C. Press.
- ◆ **Smith D.C. et Douglas A.F.**, 1987. The biology of symbiosis. E. Arnold.