

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

**Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de
reconnaissance chez les Fourmis : le code d'information
complexe de *Camponotus vagus*.**

* BONAVIDA-COUGOURDAN A., * CLEMENT J.L. et * POVEDA A.

* UPR 38, CNRS, 31, chemin Joseph Aiguier, 13009 Marseille et Laboratoire
"Communication chimique", Univ. de Provence, Pl. Victor Hugo, 13001, Marseille.

Résumé : Les hydrocarbures cuticulaires constituent un mélange spécifique. Certains d'entre eux, non majoritaires, essentiellement des diméthylalcanes, sont en proportions différentes d'une société à une autre. Ils sont à l'origine de la signature chimique de la société, commune à tous ses membres. Les proportions des hydrocarbures quantitativement les plus importants, n-alcanes et monométhylalcanes, caractérisent le stade de développement - larvaire ou adulte - et chez les adultes, d'une part les ouvrières et les sexués ailés mâles et femelles, d'autre part la reine. D'autres hydrocarbures d'importance quantitative moindre, essentiellement des monométhylalcanes, distinguent les sexués ailés des ouvrières et les sexués selon leur sexe. Chaque catégorie d'individus possède ainsi une signature chimique qui lui est propre ; elle varie en fonction des caractéristiques physiologiques des individus concernés.

Chacune de ces signatures chimiques intervient ou est susceptible d'intervenir dans la reconnaissance des individus qui la portent par les autres membre de la société.

Mots clés : Fourmis - hydrocarbures cuticulaires - reconnaissance des partenaires.

Summary : Cuticular hydrocarbons and recognition processes in Ants : a complex information code in *Camponotus vagus*. Cuticular hydrocarbons constitute a specific mixture. Some of them, especially dimethylalkanes, are present in small quantities, and vary from one society to another. They are responsible of the colonial chemical signature. The most abundant hydrocarbons, n-alkanes, and monomethylalkanes, characterize three groups : larvae, workers and sexual males or females, and queen. Other monomethylalkanes, in small amounts, differentiate three subgroups : workers, sexual males and sexual females. So in this ant species each group possesses a characteristic chemical signature, which varies according to the physiological status of individuals involved.

These various patterns could account for intracolony recognition.

Keys words : Ants - cuticular hydrocarbons - intracolony recognition.

Introduction

Les hydrocarbures cuticulaires ont chez les insectes des fonctions fondamentales. Constituants de l'épicuticule, ils préviennent la dessiccation des parties internes de l'animal et constituent une barrière physico-chimique contre la pénétration des produits toxiques et des micro-organismes (cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985) ; ils ont également un rôle antifongique (LECUONA, 1988).

Leur fonction de communication a d'abord été mise en évidence chez des insectes non sociaux : les phéromones sexuelles de Diptères sont constituées essentiellement d'alcènes et de méthylalcanes (ROGOFF et al, 1980, ANTONY et JALLON 1981, TRABALON et al., 1988). Leur rôle dans les processus de reconnaissance chez les Insectes sociaux a été suggéré par plusieurs auteurs (cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985). Nous avons montré que chez la Fourmi *Camponotus vagus* les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine de l'odeur qui caractérise chaque société. Les proportions de certains d'entre eux diffèrent d'une société à l'autre et en forment la signature chimique (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). Ces résultats ont été confirmés pour d'autres espèces de Fourmis (MOREL et al., 1988, LENOIR et al., 1988). Nous avons montré également que les larves, les ouvrières et la reine portent la signature chimique de leur société, modulable, au moins chez les larves, par l'environnement social, mais présentent aussi une signature chimique qui leur est propre (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1988, BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1989).

Ce travail présente les résultats d'une analyse comparative des spectres cuticulaires de toutes les catégories d'individus qui composent la société et de leurs variations. Il conduit à proposer des hypothèses concernant les processus de reconnaissance dans la société.

Matériel et méthodes.

Les sociétés de *Camponotus vagus* Scop., monogynes et très peuplées, proviennent de trois localités différentes : Riboux (Bouches-du-Rhône), La Motte (Var), Valbonne (Alpes Maritimes).

Les extraits cuticulaires ont été réalisés, au printemps, à partir de larves d'ouvrières petites (1,7-2mm) et grosses (5,6-5,9 mm) et des différentes catégories d'adultes : ouvrières prélevées dans l'aire de récolte ou à l'intérieur du nid, à proximité du couvain, sexués ailés mâles et femelles, reines. Nous avons également extrait les substances cuticulaires de reines à l'automne. Nous avons réalisé d'autre part des extraits cuticulaires des mêmes catégories d'individus d'une société de *Camponotus lateralis* Ol. recueillie à Marseille (Bouches-du-Rhône).

Tous les extraits ont été préparés et analysés selon les techniques déjà indiquées (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). A partir des chromatogrammes obtenus, nous avons comparé les proportions relatives des 45 principaux pics enregistrés chez les différentes catégories d'individus d'une même société ou bien de sociétés appartenant à des populations différentes ; nous avons fait la même comparaison chez des reines de sociétés provenant d'une même population mais présentant une activité de ponte intense (printemps) ou réduite (automne).

Les comparaisons ont été réalisées en utilisant le test non paramétrique U de Mann-

Whitney bilatéral. Nous avons d'autre part effectué à partir des données enregistrées pour une même société (29 individus ou groupes d'individus), une analyse multivariée en composantes principales.

Résultats.

1 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent l'espèce*. Les hydrocarbures des ouvrières de *Camponotus vagus* se situent entre 25 et 35 carbones, ceux de *C. lateralis* entre 25 et 31 carbones. Le mélange des hydrocarbures est propre à l'espèce et forme sa signature chimique.

2 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent la société*. Entre sociétés réciproquement agressives, les principales différences dans les proportions relatives des produits cuticulaires portent sur des hydrocarbures non majoritaires, principalement des diméthylalcanes en C29, C30, C31 et C33 et sur un petit nombre de monométhylalcanes.

Tous les membres adultes, ainsi que les larves, portent la signature chimique de la société.

3 - Les hydrocarbures cuticulaires *caractérisent les différentes catégories d'individus de la société* (fig. 1).

3 a. - Les proportions de certains d'entre eux, quantitativement importants, différent, quelle que soit la société, selon le stade de développement - larves ou adultes - et permettent de distinguer chez les adultes d'une part la reine (en période d'activité ovarienne), d'autre part les ouvrières et les sexués ailés mâles et femelles.

Ces hydrocarbures sont, pour l'essentiel, des n-alcanes ou des monométhylalcanes. L'un de ces produits (4 MeC30) est d'importance majeure chez toutes les catégories d'individus.

3 b. - Quelques hydrocarbures d'importance quantitative moindre permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Ce sont essentiellement, dans tous les cas, des monométhylalcanes.

4. - La signature chimique *varie en fonction des caractéristiques physiologiques des individus concernés* (fig. 2).

4 a. - Chez les larves, les variations sont fonction de la taille, du stade de développement, avec augmentation de l'importance quantitative des produits les plus lourds.

4 b. - Chez les ouvrières, ces variations distinguent les sous-castes fonctionnelles (ouvrières nourrices et ouvrières récolteuses) et sont très probablement en relation avec l'âge. Elles concernent toutes les familles chimiques constituant le spectre cuticulaire.

4 c. - Chez la reine, les variations de la signature chimique, en relation avec la saison et l'activité de ponte, sont importantes : elles portent en effet sur les pics majeurs. A l'automne, à l'entrée de la période d'hivernage, le spectre de la reine est proche de celui des ouvrières et des sexués ailés.

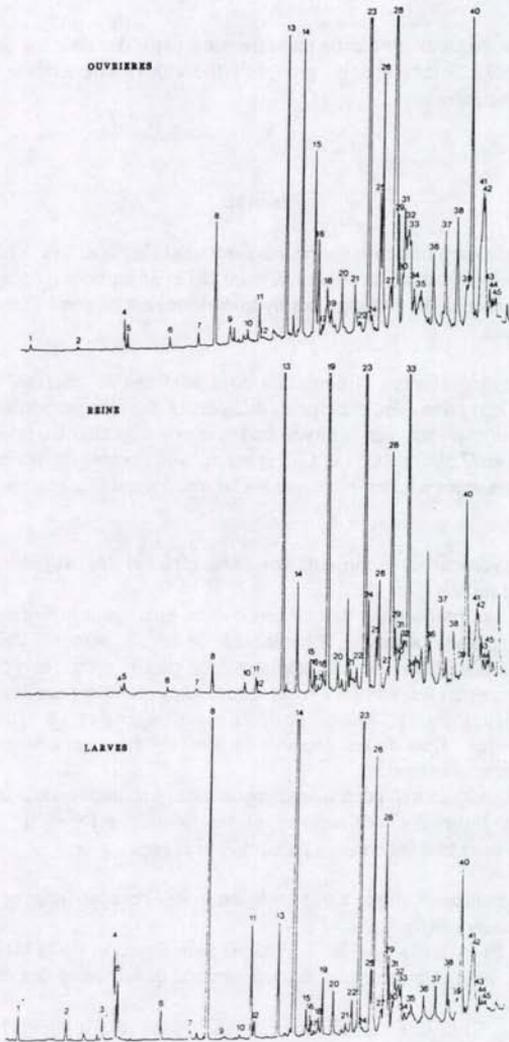


Fig. 1 : Chromatogrammes des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières, de la reine et des larves d'une société de *Camponotus vagus* (Riboux, Bouches-du-Rhône). Pic 8 : nC27, pic 13 : 4MeC28, pic 14 : nC29, pic 23 : 4 MeC30, pic 28 : 11 MeC31, 13 MeC31, 15 MeC31, pic 33 : diMeC31, pic 40 : 11 MeC33, 13 MeC33, 15 MeC33.

Fig. 1 : G.C. traces of cuticular hydrocarbons of *Camponotus vagus* workers, queen and larvae (society from Riboux, Bouches-du Rhône). Peak 8 : nC27, peak 13 : 4MeC28, peak 14 : nC29, peak 23 : 4 MeC30, peak 28 : 11 MeC31, 13 MeC31, 15 MeC31, peak 33 : diMeC31, peak 40 : 11 MeC33, 13 MeC33, 15 MeC33.

Discussion

Dans le mélange complexe d'hydrocarbures cuticulaires qui caractérise l'espèce, un petit nombre de produits majeurs, essentiellement des n alcanes et des monométhylalcanes, permettent de distinguer 3 types de spectres : celui de la reine, celui des ouvrières et des sexués ailés (mâles et femelles) et celui des larves. D'autres hydrocarbures, non majoritaires, permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Chaque spectre varie en relation avec les caractéristiques physiologiques des individus concernés : le stade de développement pour les larves, probablement l'âge (et en tous cas la fonction) pour les ouvrières, l'activité ovarienne pour la reine.

Coexistent donc dans la société une série de signatures chimiques caractérisant les différents types d'individus qui la composent ; tous les individus portent une signature chimique commune : celle de leur société. Les hydrocarbures cuticulaires interviennent dans la reconnaissance réciproque des membres de la société et permettent de les distinguer des membres de sociétés étrangères. En outre, ils sont susceptibles de participer à la discrimination par les membres de la société des différentes catégories d'individus, permettant de moduler leur comportement en fonction du type de partenaire.

Chez les Termites, on a déjà montré que les espèces se distinguent par la nature de leurs hydrocarbures cuticulaires et que, dans chaque espèce, leur proportions caractérisent les castes (HOWARD et al., 1978, BLOMQUIST et al., 1979, HOWARD et al., 1982, HAVERTY et al., 1988, BAGNERES et al., 1988).

Les mécanismes de production des hydrocarbures cuticulaires paraissent complexes (BONAVITA-COUGOURDAN, 1988 ; BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1989). L'analyse comparée des spectres cuticulaires de larves élevées normalement par leurs soeurs ouvrières et de larves élevées par des ouvrières de la même espèce mais étrangères (qui ont donc été soumises à un changement de leur environnement social) conduit à reconnaître dans le spectre des hydrocarbures cuticulaires des larves 2 catégories principales d'hydrocarbures : ceux qui, par leurs proportions élevées, sont à l'origine de la signature chimique de cette catégorie d'individus et ceux qui participent à la signature chimique de la société.

Pour ce qui est de l'origine des hydrocarbures de la première catégorie, il est raisonnable de penser que, chez les larves comme chez les adultes, les cellules sécrétrices (cellules épidermiques ou cellules du corps gras périphérique, cf. BLOMQUIST et DILLWITH, 1985) ont la potentialité de produire tous les hydrocarbures spécifiques. Le fonctionnement des gènes qui sont à l'origine de ces produits pourrait être modulé directement par des gènes de régulation. Le fonctionnement différentiel de ces gènes de régulation conduirait à l'existence, dans le sexe femelle, de 3 principaux types de spectre : celui des larves, celui des ouvrières et des sexués et celui de la reine.

Quant à l'origine des hydrocarbures qui participent à la signature chimique de la société et dont les proportions changent en fonction de l'environnement social, les hypothèses les plus plausibles sont les suivantes :

- 1) modulation de la synthèse des hydrocarbures ou de leurs précurseurs par des mécanismes de régulation génétiquement contrôlés en fonction de stimulations venues de l'environnement social, en l'occurrence celles que fournit le spectre des ouvrières,

- 2) passage des ouvrières aux larves, par l'alimentation, d'hydrocarbures entièrement synthétisés ou de leur précurseurs qui s'incorporeraient ensuite à la cuticule.

L'analyse des modifications de la signature spécifique de Fourmis d'espèces

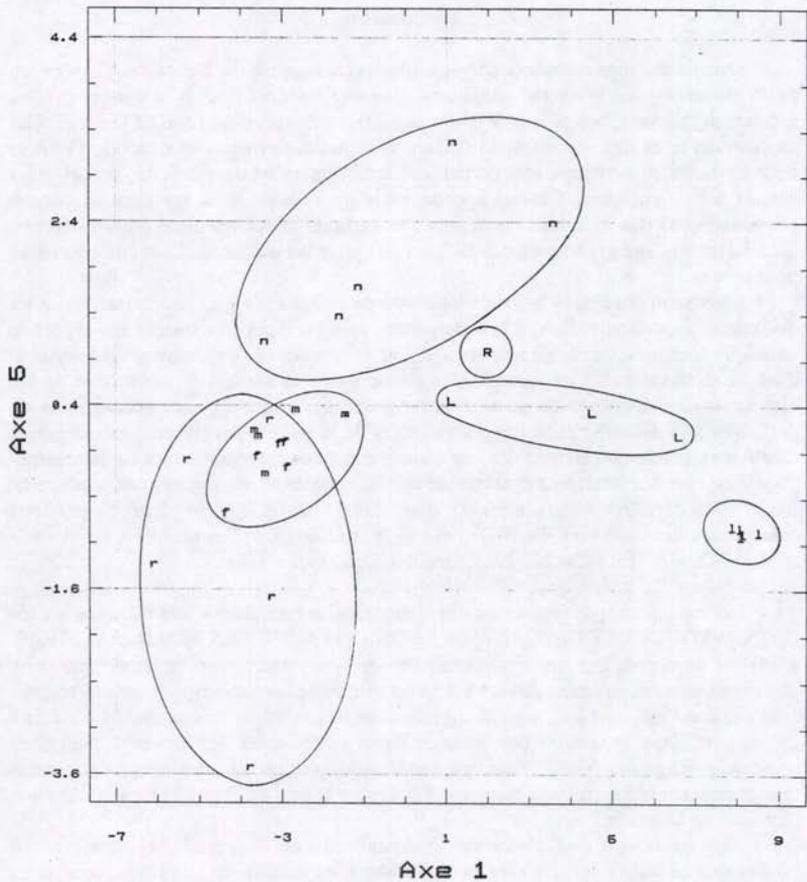


Fig. 2 : Projection des vecteurs "individus" (R : reine, r : ouvrière récolteuse, n : ouvrière nourrice, m : sexué ailé mâle, f : sexué ailé femelle, L : larves âgées, l : larves jeunes) sur les axes 1 et 5 de l'Analyse en composantes principales d'après les matrices des proportions relatives des hydrocarbures cuticulaires.

Fig. 2 : Representation of individual vectors (R : queen, r : forager, n : nurse, m : winged male sexual, f : winged female sexual, L : old larvae, l : young larvae), within the framework of the first and fifth axes by principal components Analysis using the matrix of the cuticular hydrocarbon relative proportions.

différentes réunies en colonie mixte élimine l'hypothèse d'un transfert par contact (BAGNIERES, 1989).

C'est donc très probablement à partir d'un signal constitué par le mélange des hydrocarbures cuticulaires, dont le mode de production est multiple, qu'est véhiculé, chez *Camponotus vagus*, un message complexe : il est susceptible d'indiquer à la fois l'espèce, la société, le stade de développement (larvaire ou adulte) et, pour les adultes, le sexe, la caste et la sous-caste, enfin, pour la reine, l'état de son activité ovarienne.

Les hydrocarbures constituent donc un système relativement souple qui est modulé à la fois par les facteurs internes et par les facteurs d'environnement social.

Références.

- ANTONY C., JALLON J.M., 1981. - Evolution des hydrocarbures comportementalement actifs de *Drosophila melanogaster* au cours de la maturation sexuelle. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 202, 239-242.
- BAGNIERES A. G., 1989. - Les hydrocarbures cuticulaires des Insectes sociaux. Thèse de Doctorat, Université P. et M. Curie, Paris, 151p.
- BAGNIERES A.G., LANGE C., CLEMENT J.L., JOULIE C., 1988. - Les hydrocarbures, cuticulaires des *Reticulitermes* français: *Act. Coll. Ins. Soc.*, 4, pp.34-42.
- BLOMQUIST G.J., HOWARD R.W., Mc DANIEL C.A. 1979. - Structure of the cuticular hydrocarbons of the termite *Zootermopsis angusticollis*. *Insect Biochem.*, 9, 371-374.
- BLOMQUIST G.J., DILLWITH J.W., 1985. - Cuticular lipids. - In : *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Kerkut, Vilbert Eds., Pergamon, Oxford, N.Y., 3, 117-154.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., 1988. - Contribution à l'étude des communications et de leur rôle dans l'organisation sociale chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Thèse de doctorat d'Etat, Université Aix-Marseille I, 280 p.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1987. - Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 10-10.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1988 - Reconnaissance des larves chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 306, 299-305.
- BONAVITA-COUGOURDAN A., CLEMENT J.L., LANGE C., 1989 - Reconnaissance des larves par les ouvrières chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. Rôle des hydrocarbures cuticulaires et facteurs environnementaux. *Actes coll. Ins. Soc.*, 5 : 293-300.
- HOWARD, R.W., Mc DANIEL C.A., BLOMQUIST G.J., 1978. - Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* Kollar (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.* 4, 233-245.
- HOWARD, R.W., Mc DANIEL, C.A., NELSON D.R., BLOMQUIST G.J., GELBAUM L.T., ZALKOW D.R. 1982. - Cuticular hydrocarbons as possible species - and caste - recognition cues in *Reticulitermes* sp. *J. Chem. Ecol.*, 8, 1227-1239.
- LECUONA R., 1989 - Rôle des lipides épicuticulaires des insectes dans la parthénogenèse des Hyphomycètes. Thèse d'Université, Paris, 220 p.
- LENOIR A., CLEMENT J.L., NOWBAHARI M., LANGE C., 1988. - Les hydrocarbures cuticulaires de la Fourmi *Cataglyphis cursor* : variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 4, 71-78.
- MOREL L., VANDER MEER R.K., LAVINE B.K., 1988. - Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*): Behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22, 175-183.

- TRABALON M., CAMPAN M., CLEMENT J.L., THON B., LANGE C. LEVEUVRE J., 1989. - Changes in cuticular hydrocarbon composition in the female blowfly *Calliphora vomitoria* (Diptera) during ontogenesis. *Behav. Proc.*, 17, 107-115.