

UNIVERSITE FRANÇOIS RABELAIS

TOURS

École doctorale : Information Biologique  
Environnement et Santé

Année Universitaire : 1998-1999

**THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR  
DE L'UNIVERSITÉ DE TOURS**

*Discipline : Biologie des Organismes*

présentée et soutenue publiquement par :

Raphaël BOULAY

le 22 novembre 1999

**IMPLICATION DU SYSTÈME OCTOPAMINERGIQUE DANS LA  
COHÉSION SOCIALE ET LA RECONNAISSANCE CHEZ LA FOURMI  
*CAMPONOTUS FELLAH***

---

Dirigée par M. Alain LENOIR

---

JURY :

M. CLÉMENT Jean-Luc	Professeur d'Université	Marseille
M. HEFETZ Abraham	Professeur d'Université	Tel Aviv
M. JAISSON Pierre	Professeur d'Université	Villetaneuse
M. LE CONTE Yves	Ingénieur de Recherches, INRA	Avignon
M. LENOIR Alain	Professeur d'Université	Tours
M. THIBOUT Éric	Directeur de Recherches, CNRS	Tours





*Merci à mes parents, Gisèle et Raymond*

*Merci à Anne*

*Sans qui ce manuscrit n'aurait pu exister*



## REMERCIEMENTS

Un travail de recherche n'est jamais solitaire. Il est le fruit d'intenses échanges intellectuels et humains passionnants. Que toutes les personnes qui ont participé à ce projet, de près ou de loin, en soient pleinement remerciées :

Je tiens tout d'abord à remercier le Professeur Pierre Jaisson d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse. Il m'a initié à la myrmécologie et au raisonnement scientifique. Les conseils qu'il me prodiguait, il y a maintenant 4 ans sont restés dans ma mémoire.

C'est aussi un honneur de compter le Professeur Jean-Luc Clément parmi les rapporteurs de ce travail. Les travaux qu'il a mené avec son équipe sur la reconnaissance coloniale chez les insectes sociaux ont constamment guidé mon raisonnement.

Merci également à Monsieur Yves Le Conte, troisième rapporteur, pour sa sympathie et l'intérêt extrêmement réconfortant qu'il a porté à mes travaux.

Je souhaite que Monsieur Eric Thibout soit assuré de ma reconnaissance de participer au jury.

Bien sur, c'est un très grand plaisir que me fait le Professeur Abraham Hefetz d'accepter d'assister à cette thèse. Merci de m'avoir accueilli, à Tel Aviv. Son professionnalisme, sa clarté d'esprit et son goût de l'écriture resteront des exemples.

Enfin, et évidemment, je dois toute ma gratitude au Professeur Alain Lenoir. Initiateur de ce projet téméraire, il a su m'offrir, pendant trois années, à la fois la liberté et la disponibilité dont j'avais besoin. Son ouverture d'esprit et ses larges connaissances ont été des appuis constants. Je n'oublierai pas non plus ses qualités humaines et son intégrité.

Je tiens à remercier par ailleurs le Dr Ewa Godzinska, du prestigieux institut Nencki de Varsovie avec qui des échanges parfois intenses ont toujours été très productifs. La venue du Dr Agnieszka Wagner-Ziemka pendant deux mois fut d'un grand apport.

Merci au Dr Victoria Soroker du département de zoologie de l'université de Tel Aviv, pour avoir participé, avec A. Hefetz, à la détermination des hydrocarbures cuticulaires et avoir conduit les expériences sur la biosynthèse et les transferts d'hydrocarbures. Ses conseils, sa gentillesse et sa disponibilité ont été d'un très grand réconfort.

Je dois également beaucoup au Professeur Jacques Auger de l'IRBI pour son dynamisme et sans qui aucune analyse chromatographique (liquide à haute performance ou

gazeuse) n'aurait été possible. Je n'oublie pas l'aide du Dr Sylvie Delion-Vancassel qui a suivi mes espoirs et mes déceptions électrochimiques. Le Dr Christine Errard (LEPCO) par sa générosité et sa volonté dans la mise en service de la chromatographie gazeuse a également contribué au déroulement des analyses chimiques. Merci également au Dr Benoît Jaillais (IRBI) pour ses conseils ainsi qu'au Professeur Gene Robinson et au Dr David Schultz (université d'Urbana IL).

Je souhaite remercier TOUS LES MEMBRES PERMANANTS OU PASSAGERS DU LEPCO qui ont rendu ce travail réalisable, en particulier les Drs Arnaud Aubert et Patrizia D'Ettorre pour leur échanges scientifiques. Cette étude doit énormément à M. Raymond Jégat et à Mme Dominique Le Glaunec, qui furent déterminants dans la résolution des petits problèmes quotidiens qui jalonnèrent ce travail. Merci à Milles Karine Ozoue et Vanessa Chabanne pour leur assistance lors de certaines observations comportementales.

Merci enfin à mes camarades, les Drs Thibaut Monnin et Abdallah Dahbi, pour leur amitié bienveillante et leur passion de la science qu'ils m'ont amicalement fait partager.

# SOMMAIRE

<b><u>PREMIERE PARTIE : INTRODUCTION GENERALE</u></b>	<b>9</b>
<i>CONTEXTE BIBLIOGRAPHIQUE</i>	9
<b>DISCRIMINATION DE PARENTELE ET RECONNAISSANCE COLONIALE</b>	<b>11</b>
<b>APPRENTISSAGE D'UN MODELE DE REFERENCE</b>	<b>13</b>
<b>NATURE CHIMIQUE DU VISA DE RECONNAISSANCE</b>	<b>14</b>
<b>ORIGINE DES SIGNAUX DE RECONNAISSANCE</b>	<b>17</b>
<b>HOMOGENEISATION ET DYNAMIQUE DE L'ODEUR COLONIALE</b>	<b>19</b>
<b>COHESION SOCIALE ET SYSTEME MONOAMINERGIQUE</b>	<b>20</b>
<b>ROLE DE L'OCTOPAMINE CHEZ LES INVERTEBRES</b>	<b>23</b>
<i>PROBLEMATIQUE</i>	27
<b><u>DEUXIEME PARTIE : EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS</u></b>	<b>31</b>
<i>L'ESPECE ETUDIEE</i>	31
<i>CHAP. 1 : INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SOCIAL SUR LA SURVIE ET LE COMPORTEMENT</i>	33
<b>INTRODUCTION</b>	<b>33</b>
<b>EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS</b>	<b>34</b>
<i>Expérience 1 : Influence de l'isolement sur la mortalité des ouvrières</i>	34
<i>Expérience 2 : Influence de l'isolement sur la masse corporelle des ouvrières</i>	35
<i>Expérience 3 : Influence de l'isolement sur le comportement (trophallaxies et toilettages)</i>	35
<b>INTERPRETATION ET CONCLUSION</b>	<b>38</b>
<i>CHAP. 2 : CONTRIBUTION INDIVIDUELLE ET HOMOGENEISATION DE L'ODEUR COLONIALE</i>	41
<b>INTRODUCTION</b>	<b>41</b>
<b>EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS</b>	<b>43</b>
<i>Expérience 1 : Analyse des profils d'hydrocarbures cuticulaires</i>	43
<i>Expérience 2 : Comportement et développement ovarien</i>	47
<b>INTERPRETATION ET CONCLUSION</b>	<b>51</b>
<i>CHAP. 3 : DYNAMIQUE DU MODELE DE REFERENCE</i>	55
<b>INTRODUCTION</b>	<b>55</b>
<b>EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS</b>	<b>56</b>

<b>CONCLUSION</b>	<b>59</b>
<b>CHAP. 4 : INFLUENCE DE L'OCTOPAMINE SUR LES TROPHALLAXIES INDUITES PAR L'ISOLEMENT</b>	<b>61</b>
<b>INTRODUCTION</b>	<b>61</b>
<b>EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS</b>	<b>62</b>
<i>Expérience 1 : Effets de l'octopamine sur le comportement après isolement</i>	62
<i>Expérience 2 : Effets d'une co-administration d'octopamine et de phentolamine</i>	65
<i>Expérience 3 : Activité locomotrice</i>	65
<i>Expérience 4 : Biosynthèse et transferts d'hydrocarbures</i>	66
<i>Expérience 5 : Quantification de l'octopamine</i>	67
<b>INTERPRETATION ET RESULTATS</b>	<b>72</b>
<b><u>TROISIEME PARTIE : SYNTHESE</u></b>	<b><u>75</u></b>
<b>EFFETS DE LA COHESION SOCIALE SUR LA SURVIE DE L'INDIVIDU</b>	<b>76</b>
<b>ROLE DE LA COHESION SOCIALE SUR L'INTEGRATION DE L'OUVRIERE DANS SA COLONIE</b>	<b>77</b>
<i>Arguments basés sur des données chimiques</i>	78
<i>Arguments basés sur des données comportementales</i>	80
<b>ROLE DE L'OCTOPAMINE DANS LE MAINTIEN DE LA COHESION SOCIALE</b>	<b>84</b>
<b>CONCLUSION ET PERSPECTIVES</b>	<b>86</b>
<b><u>BIBLIOGRAPHIE</u></b>	<b><u>89</u></b>
<b><u>ARTICLES</u></b>	<b><u>107</u></b>

# INTRODUCTION GENERALE

## Contexte bibliographique

Parmi l'ensemble des espèces animales, les fourmis occupent dans notre esprit une place particulière. Dès l'antiquité, elles ont fasciné leurs observateurs et ont suggéré moult métaphores philosophiques<sup>1</sup>. Aujourd'hui, les firmes hollywoodiennes s'en inspirent pour la réalisation d'animations cinématographiques à grande diffusion. Les fourmis évoquent systématiquement les superlatifs, par la diversité de leurs espèces, par la multitude des biotopes qu'elles habitent ou par la taille et la longévité des colonies qu'elles fondent. Les ouvrages des myrmécologues abondent de chiffres astronomiques pour les décrire. L'une des comparaisons les plus étonnantes pour représenter le succès écologique de ces insectes est celle proposée par Fittkau & Klinge (1973) : ces auteurs ont calculé qu'en forêt amazonienne, la biomasse de l'ensemble des fourmis et des termites équivaldrait au tiers de la biomasse animale totale de cette région du globe! Les données récentes sur la biodiversité relativisent toutefois la dimension de ces chiffres puisque ce sont les procaryotes qui domineraient en fait largement le reste du monde vivant, que ce soit en nombre d'espèces ou en biomasse (Whitman & Wiebe 1999).

Le formidable développement écologique des fourmis repose sur l'eusocialité<sup>2</sup>, dont la définition est aujourd'hui soumise à polémique. Bourke & Franks (1995) résument l'eusocialité à une « socialité avec altruisme reproducteur ». Sherman et coll. (1995) y voient un continuum et considèrent que le terme peut être appliqué aux nombreuses espèces qui pratiquent la coopération pendant la reproduction, dès lors que le succès reproducteur des membres d'un même groupe est inégal. Toutefois, Crespi & Yanega (1995) proposent d'utiliser des différences comportementales pour estimer l'existence de castes plus ou moins spécialisées dans la reproduction, et limitent donc principalement l'eusocialité à certaines espèces d'hyménoptères et aux isoptères. Les sociétés supérieures d'insectes se caractérisent par la division des tâches entre un faible nombre d'individus reproducteurs, et une caste,

---

<sup>1</sup> Selon André (1885), on retrouve la première allusion au courage et à la prévoyance des fourmis dans les Proverbes de Salomon.

<sup>2</sup> Ce terme aurait été employé pour la première fois par Batra (1966) pour décrire certaines espèces d'halictes. Batra différenciait plusieurs comportements de fondation, le plus évolué étant le comportement eusocial où la fondatrice coopère avec ses filles adultes. Cette terminologie fût ensuite reprise par Michener (1969) puis par Wilson (1971).

généralement la plus peuplée, constituée d'ouvriers(ères) peu ou pas féconds. Les individus stériles sont eux même issus des reproducteurs dont ils favorisent la survie et la reproduction.

Comme cela est souvent rappelé, l'eusocialité et les comportements altruistes constituèrent un des principaux obstacles à la théorie darwinienne de l'Evolution (Darwin 1859). Selon Darwin, l'adaptation des espèces à leur environnement reposait sur l'existence de différences interindividuelles héréditaires. Les individus porteurs des caractères les plus avantageux étaient alors supposés davantage se reproduire. L'hypothèse darwinienne proposait que les caractères actuels des êtres vivants aient envahi les populations parce qu'ils avaient procuré un « avantage » en terme de nombre de descendants. Dès lors, il était difficile de concevoir comment pouvait se répandre, à l'intérieur d'une espèce, un trait empêchant la reproduction des individus porteurs au profit de leurs congénères.

Bien que les premières tentatives d'explication remontent à Darwin lui-même<sup>3</sup> (1859), c'est à Hamilton (1963, 1964) que l'on doit les premières véritables argumentations en faveur de l'évolution par la sélection naturelle des comportements altruistes chez les hyménoptères sociaux (chez qui l'eusocialité serait apparue à 11 reprises au moins contre une seule chez les isoptères ; Wilson 1971). La théorie énoncée par Hamilton<sup>4</sup> est basée sur la sélection des gènes de l'altruisme. Elle établit que les comportements altruistes peuvent évoluer si les individus bénéficiaires sont apparentés aux individus qui les expriment. Ainsi, l'haplodiploidie des hyménoptères, qui confère un lien de parenté particulièrement important aux individus soeurs, constitue certainement un des principaux éléments favorisant l'existence de l'altruisme et de l'eusocialité. Tout en contribuant à la descendance d'une soeur, une ouvrière assure en effet la reproduction de ses propres gènes, y compris ceux responsables des comportements altruistes (Hamilton 1963, 1964 ; Dawkins 1989 ; Bourke & Franks 1995).

---

<sup>3</sup> Selon Darwin, l'eusocialité pouvait évoluer si les comportements altruistes augmentaient la survie du groupe.

<sup>4</sup> Théorie de la sélection de parentèle ou *Kin selection theory* (Maynard Smith 1964).

## DISCRIMINATION DE PARENTELE ET RECONNAISSANCE COLONIALE

L'eusocialité implique donc la capacité chez l'individu altruiste de différencier parmi ses congénères homospecifics, ceux qui lui sont apparentés. De telles capacités sont discutées dans différents groupes animaux (Holmes & Sherman 1983 ; Fletcher & Michener 1987 ; Hepper 1990 ; Jaisson 1993 ; Sherman et coll. 1997). Chez les insectes eusociaux, la discrimination de parentèle<sup>5</sup> *sensu stricto* (c'est à dire le népotisme) n'a été démontrée que dans très peu d'espèces (Lenoir et coll. 1999). C'est le cas chez l'abeille primitive *Lasioglossum zephyrum* où Greenberg (1979) a montré que les chances d'être acceptée, pour une ouvrière expérimentalement introduite à l'intérieur du nid, dépendaient de son degré de parenté avec l'ouvrière gardienne. Par ailleurs, certaines études comportementales indiquent que les femelles reproductrices *Polistes fuscatus* discriminaient entre des congénères inconnues sur la base de leur proximité génétique (Gamboa et coll. 1987 ; Gamboa 1988), mais ces conclusions ont été contestées chez l'espèce proche *Polistes annularis* par Queller et coll. (1990).

Chez *Apis mellifera* plusieurs éléments indiquent l'existence possible de la reconnaissance de parentèle. D'une part les ouvrières séparées puis réintroduites dans leur colonie d'origine sont moins agressées par leurs sœurs que par leurs demi-sœurs (Getz & Smith 1983). D'autre part les comportements non agonistiques comme les trophallaxies sont généralement plus importants envers des individus apparentés (Moritz & Hillsheim 1990 ; Moritz & Heisler 1992). Récemment, un biais dans la représentation de certaines sous-familles de reines émergentes à l'intérieur des ruches d'*A. mellifera* a été décrit par Tilley & Oldroyd (1997). Selon Osborne & Oldroyd (1999), cette sur-représentation de certaines reines pourrait être due à un phénomène de népotisme où les ouvrières favoriseraient la production de « super-sœurs ». Bien que des signaux de reconnaissance caractérisant les différentes lignées parentales existent dans les ruches (Arnold et coll. 1996), le bénéfice et donc la possibilité de l'existence même de la reconnaissance de parentèle furent discutés d'un point de vue théorique par Keller (1997). Premièrement, la recherche de l'apparement des congénères implique certainement un coût qui se traduirait par la diminution de la reproduction au niveau colonial. Deuxièmement, si le nombre de lignées est important, (comme c'est le cas normalement chez les abeilles), des erreurs de reconnaissance sont certainement beaucoup plus probables que dans les colonies étudiées dans le cadre de la reconnaissance de parentèle où les reines étaient expérimentalement

---

<sup>5</sup> Traitement différentiel de congénères en fonction de leur degré d'apparement (Waldman 1987).

inséminées et fécondées par les spermatozoï des de 2 ou 3 mâles seulement. Ceci entraînerait à nouveau un coût pour l'ensemble de la société. Les individus d'une même colonie étant tous relativement apparentés (du fait de la monogynie), le coût de la discrimination entre des individus plus ou moins apparentés ne serait pas forcément compensé par un réel avantage en terme de descendance.

Chez les fourmis, aucun népotisme n'a encore été mis en évidence. Dans les colonies de *Solenopsis invicta* importées aux USA et comptant plusieurs centaines de reines DeHeer & Ross (1997) ont même montré que, paradoxalement, les ouvrières élèvent des sexués avec lesquels elles n'ont aucun lien de parenté supérieur à celui qui relie deux individus pris au hasard dans la population.

Dans la plupart des cas, l'orientation préférentielle des comportements altruistes envers des congénères génétiquement proches est assurée par la reconnaissance coloniale des individus plutôt que par la reconnaissance de parentèle proprement dite (Jaisson 1987<sup>6</sup> ; Vander Meer & Morel 1998 ; Lenoir et coll. 1999<sup>7</sup>). Ce processus est fondé sur l'existence de signaux communs portés et reconnus par tous les membres de la colonie. D'un point de vue conceptuel, la reconnaissance d'un tel visa peut être soit génétiquement déterminée (effet « barbe verte », Dawkins 1982), soit due à un phénomène d'apprentissage, selon deux modalités possibles : effet « aisselle » (Dawkins 1982) et *phenotype matching* (Holmes & Sherman 1983). Dans ces deux derniers cas, l'animal compare certaines caractéristiques phénotypiques d'un congénère rencontré avec un modèle de référence appris et basé, soit sur ses propres caractéristiques, soit sur celles des individus qui constituent son milieu social proche.

Le seul exemple connu de déterminisme génétique de la reconnaissance chez les insectes sociaux a été décrit récemment par Keller & Ross (1998) dans les colonies hautement polygynes de la fourmi de feu *S. invicta*. Ces auteurs ont mis en évidence un gène (ou un groupe de gènes) « égoïste ». Les ouvrières de génotype *Bb* pour le *locus Gp-9* attaquent systématiquement les femelles homozygotes *BB* nouvellement fécondées et issues de leur colonie. À l'inverse, les jeunes reines hétérozygotes sont acceptées. Toutefois, le phénomène décrit par Keller & Ross ne traduit pas un phénomène de reconnaissance coloniale mais simplement la reconnaissance des individus porteurs d'un ou quelques allèles particuliers (effet « barbe verte »).

---

<sup>6</sup> Jaisson (1987) propose la notion de *fellowship*, plutôt que *kinship* pour traduire la nature des relations altruistes à l'intérieur des colonies d'insectes sociaux.

<sup>7</sup> Lenoir et ses collaborateurs (1999) proposent le terme de *nestmateship*.

## APPRENTISSAGE D'UN MODELE DE REFERENCE

A l'inverse des phénomènes de reconnaissance génétiquement déterminés, l'apprentissage d'un modèle de référence<sup>8</sup> (ou *template*) a été démontré à plusieurs reprises. L'observation des douloses<sup>9</sup>, déjà décrites par Huber (1810), a notamment permis d'étudier le phénomène de reconnaissance du couvain. Par exemple, des ouvrières *Formica fusca* élevées en colonies conspécifiques ne reconnaissent pas et détruisent les cocons de leur espèce parasite *Formica sanguinea* alors que si elles sont asservies, les ouvrières *F. fusca* acceptent et soignent le couvain de l'espèce esclavagiste. Ce changement de comportement vis à vis du couvain est déterminé par l'environnement précoce de la jeune ouvrière *F. fusca* au cours d'une période sensible (Jaisson 1973, 1991). L'influence d'une période sensible suivant l'émergence a aussi été démontrée chez des espèces non parasitées, *Formica polyctena* (Jaisson 1973, 1975), *F. rufa* et *F. lugubris* (Le Moli & Passetti 1977). Chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* les ouvrières acceptent des larves hétérocoloniales, mais elles leur apportent moins de soins qu'à des larves familiales (Isingrini 1987). Dans ce cas, la formation du modèle de référence serait pré-imaginale (Isingrini et coll. 1985).

La reconnaissance coloniale des imagos résulte aussi de l'apprentissage de caractères particuliers. Ainsi, les ouvrières esclaves *F. fusca* et *F. cunicularia* reconnaissent et soignent, une fois adulte, des ouvrières *F. sanguinea* qui constituèrent leur environnement social pendant la période suivant leur émergence. Asservies, les nurses *F. cunicularia* rejettent même leurs congénères inconnues apparentées (Jaisson 1975 ; Le Moli & Mori 1985). Le caractère éphémère de la période sensible et la réversibilité de l'apprentissage des signaux propres à l'espèce suggèrent que la formation du *template* s'effectue par un mécanisme d'empreinte. Un phénomène identique fût également proposé par Topoff (1990) dans le cas des relations entre des ouvrières *Formica* et des esclavagistes *Polyergus*.

Par ailleurs, dans la xénobiose<sup>10</sup> entre *Formicoxenus provancheri* (parasite) et *Myrmica incompleta* (hôte), les ouvrières hôtes apportent plus de soins à leurs parasites

---

<sup>8</sup> Afin d'alléger la suite de l'exposé, le terme français « modèle de référence » et le terme anglais *template* seront indifféremment employés.

<sup>9</sup> Les espèces doulotiques pratiquent des raids dans des nids d'autres espèces (généralement phylogénétiquement proches) et y capturent des cocons. Une fois écloses dans la colonie esclavagiste, les ouvrières hôtes soignent le couvain et fourragent à la place des ouvrières de l'espèce esclavagiste.

<sup>10</sup> Les xénobioses sont des relations où des colonies d'une espèce vivent dans les nids d'une autre espèce. Les parasites circulent librement parmi les hôtes, obtenant de la nourriture (par régurgitation ou autre) mais gardant toujours leur couvain séparé (Hölldobler & Wilson 1990).

lorsqu'elles ont été élevées en présence de ces dernières (Errard et coll. 1990), démontrant une nouvelle fois l'importance du milieu précoce dans l'ontogenèse de la reconnaissance coloniale.

Parallèlement à l'étude des sociétés mixtes naturelles, la constitution artificielle de groupes hétérospecifics a également permis de progresser dans la compréhension de l'ontogenèse de la reconnaissance coloniale chez les fourmis. Reprenant des travaux initiés par Fielde (1903), Jaisson (1971) a montré que des ouvrières immatures n'appartenant pas à une espèce normalement esclave (*Formica polyctena*) pouvaient être intégrées à des colonies de *F. sanguinea*. Des groupes mixtes ont ensuite été formés entre des jeunes ouvrières appartenant à des espèces de *Camponotus* différentes (Carlin & Hölldobler, 1986, 1987) ainsi qu'entre des ouvrières de genre, voire de sous-famille différents (*Camponotus* et *Pseudomyrmex* (Errard 1984), *Manica rubida* et *Formica selysi* (Errard 1986 ; Errard & Jaisson 1991)). Élevées en groupes conspecifics, les ouvrières *F. selysi* montrent de l'agressivité envers des ouvrières *M. rubida* dès 48 heures après leur émergence. Si à l'inverse elles sont maintenues, à partir de la naissance, en groupes mixtes avec des ouvrières *M. rubida* également immatures, elles sont peu agressives vis à vis d'ouvrières *M. rubida* non familières (Errard 1994a, b).

En permettant à des ouvrières *Camponotus vagus* d'éclore sans aucun contact avec des congénères, Morel (1983) a aussi montré que l'environnement social intervenait dans l'ontogenèse de la reconnaissance puisque ces individus sont agressifs envers des ouvrières qu'elles ne connaissent pas mais qui sont issues de leur colonie d'origine. Chez *Camponotus floridanus*, les fourrageuses seraient capables de discriminer parmi des ouvrières inconnues celles qui sont apparentées et celles qui ne le sont pas, en utilisant comme référence leurs propres caractères phénotypiques. Les nurses, au contraire, auraient des capacités de discrimination plus faibles (Morel & Blum 1988). Ces travaux montrent que la nature de l'environnement social est primordiale à la mise en place de la reconnaissance coloniale. Par ailleurs, la possibilité de transférer d'une colonie à l'autre des ouvrières jeunes mais pas des âgées indique qu'en même temps que la formation du *template*, la signature d'appartenance à la colonie serait progressivement acquise.

#### NATURE CHIMIQUE DU VISA DE RECONNAISSANCE

Depuis les travaux de Fielde (1903, 1904), il est admis que les signaux permettant le maintien de l'intégrité coloniale sont majoritairement des substances de contact présentes

sur le tégument des fourmis. Depuis la fin des années 1970 leur nature chimique a fait l'objet d'intenses recherches corrélatives, souvent controversées.

La cuticule des insectes est constituée de plusieurs couches de structures différentes. La partie interne est généralement glycoprotéique alors que l'épicuticule est surtout composée de lipides : esters, glycérides, alcools, acides gras, aldéhydes, cétones et hydrocarbures (Jackson 1970 ; Lockey 1985, 1988). Chez les fourmis, les hydrocarbures semblent constituer l'espèce lipidique majoritaire sur la cuticule. Par exemple, chez *Solenopsis richteri* et *S. invicta*, Lock et coll. (1975) ont estimé qu'ils représentaient 65 à 75% du total des lipides cuticulaires.

Un des principaux rôles des lipides épicuticulaires serait d'éviter la dessiccation (Wigglesworth 1965 ; Hadley 1981 ; Hood & Tschinkel 1990 ; Howard 1993). Toutefois, les hydrocarbures sont aussi un support de communication chimique important (Howard & Blomquist 1982 ; Blomquist & Dillwith 1985 ; Howard 1993 ; Blomquist et coll. 1998). Par exemple, les populations sauvages de *Drosophila melanogaster* utilisent certains hydrocarbures cuticulaires (en particulier le 7, 11-heptacosène) comme phéromone sexuelle (Jallon 1984 ; Cobb & Jallon 1990 ; Yamamoto et coll. 1997).

Chez les insectes eusociaux, plusieurs études sur les relations hôte/symbiontes ont suggéré le rôle des hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance. L'une des premières fût menée chez *Reticulitermes flavipes* et montrant que la composition hydrocarbonée de la cuticule du termite (alcanes et alcènes comportant de 21 à 26 carbones plus ou moins méthylés) était également celle du coléoptère termitophile *Trichopsenius frosti* (Howard & Blomquist, 1978 ; Howard et coll. 1980). Howard et coll. (1982) ont par la suite démontré d'autres concordances entre les profils de *R. virginicus* et ceux de trois autres staphylinidés termitophiles *Trichopsenius depressus*, *Xenistusa hexagonalis* et *Philoterme howardi* suggérant que l'intrusion dans la colonie hôte se fasse par mimétisme<sup>11</sup> chimique.

Les colonies de *Solenopsis* et d'*Iridomyrmex* abritent parfois un coléoptère *Martinezia duterteri* (*Myrmecaphodius excavaticollis*). Vander Meer & Wojcik (1982) ont remarqué que des individus prélevés dans des nids de *S. richteri* portent des profils d'hydrocarbures proches de ceux de leurs hôtes. Lorsque ces scarabées sont expérimentalement isolés de *S. richteri* puis introduits dans une colonie de *S. invicta*, de *S. geminata* ou de *S. xyloni*, ils

---

<sup>11</sup> Selon Howard et coll. (1990a) le camouflage correspond à une acquisition passive des hydrocarbures, alors que le mimétisme est une synthèse active des hydrocarbures de l'hôte. Cette classification a toutefois été remise en question par Dettner & Liepert (1994) préférant celle de Vane Wright (1980) basée sur « l'intérêt » du signal imité pour l'organisme dupé.

perdent dans un premier temps les hydrocarbures de la première espèce et acquièrent ensuite ceux propres à la nouvelle espèce hôte. Vander Meer & Wojcik (1982) parlent ici d'un phénomène de camouflage.

D'autres ressemblances existent entre les hydrocarbures cuticulaires chez les guêpes parasitoïdes des *Orasema* sp. et les larves de leur hôte *S. invicta* (Vander Meer et coll. 1989a), entre *Microdon piperi* (diptère) et *Camponotus modoc* (Howard et coll. 1990a), entre *M. albicomatus* et *Myrmica incompleta* (Howard et coll. 1990b) ainsi qu'entre l'araignée *Cosmophiasis bitaeniata* et la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* (Allan & Elgar 1998).

Une forte proximité existe aussi entre les hydrocarbures de la fourmi parasite *Leptothorax kutteri* et ceux de son hôte *L. acervorum* (Franks et coll. 1990), entre *Polyergus samurai* et *Formica japonica* (Yamaoka 1990) et entre *Harpagoxenus sublaevis* et *Leptothorax muscorum* et *L. acervorum* (Kaib et coll. 1993). Deux mécanismes ont été proposés pour expliquer ces proximités biochimiques entre espèce esclave et espèce hôte. Le premier est la biosynthèse de *novo*, comme chez *P. rufescens* dont les ouvrières ajusteraient leurs hydrocarbures en fonction de leur hôte *Formica rufibarbis* ou *F. cunicularia* (Habersetzer 1993 ; Bonavita-Cougourdan et coll. 1996, 1997). A l'inverse, dans les deux cas de xénobiose *Formicoxenus quebecensis/Myrmica alaskensis* et *F. provencheri/M. incompleta*, les parasites acquièrent des hydrocarbures de l'hôte notamment par d'intenses léchages (Lenoir et coll. 1997).

D'autres études corrélatives montrent également une convergence des profils d'hydrocarbures cuticulaires des termites (Vauchot et coll. 1996 ; 1998) et des fourmis (Errard & Jallon 1987 ; Bagnères et coll. 1991a ; Errard 1994a ; Vienne et coll. 1995) lorsqu'ils sont élevés en groupes mixtes artificiels.

Comme cela fût démontré pour d'autres produits glandulaires de fourmis<sup>12</sup>, les hydrocarbures sont donc spécifiques de chaque espèce, ce qui permet d'ailleurs de les utiliser comme marqueur phylogénétique (Dahbi et coll. 1996 chez *Cataglyphis*). Leurs quantités relatives sont également propres à chaque colonie. Ainsi, chez *S. invicta* des colonies ont pu être identifiées à partir de la signature d'hydrocarbures cuticulaires de leurs ouvrières (Vander Meer et coll. 1989b).

---

<sup>12</sup> Voir par exemple Barlin et coll. (1976) et Cammaerts et coll. (1990) pour les phéromones de piste, Crewe & Blum (1970) pour les phéromones d'alarme et Bagnères et coll. (1991b) et Hefetz & Lenoir (1992) pour les produits des glandes de Dufour.

Chez *Camponotus vagus* Bonavita-Cougourdan et coll. (1987a) ont montré que les ouvrières sont moins agressives envers des leurres imprégnés du produit de lavage au pentane de cuticules d'ouvrières homocoloniales que d'ouvrières étrangères. Un résultat similaire a été trouvé par Nowbahari et coll. (1990) sur *Cataglyphis cursor*. D'autre part, des tests menés sur le terrain montrent que chez *Formica montana* des cadavres homocoloniaux débarrassés des lipides cuticulaires (lavage avec des solvants apolaires) sont agressés alors que des cadavres lavés avec des solvants polaires sont toujours acceptés (Henderson et coll. 1990). Des études similaires ont été menées chez les guêpes sociales qui montrent que les lipides cuticulaires seraient impliqués dans la reconnaissance coloniale (voir par exemple Ruther et coll. 1998 chez *Vespa crabro* et les revues de Breed 1998, de Singer 1998 et de Singer et coll. 1998 chez *Polistes* et *Dolichovespula*). Toutefois, ces travaux n'ont pas permis d'identifier le rôle précis des hydrocarbures parmi les autres lipides de la cuticule.

Meskali et coll. (1995) ont enduit la cuticule d'ouvrières *Camponotus vagus* avec du (Z)-9-tricosène, alcène naturellement absent dans cette espèce. Cette modification de la composition des hydrocarbures est suivie d'une augmentation significative des antennations et des menaces exprimées par des individus non traités envers leurs congénères traitées. D'autre part, chez *Camponotus lateralis*, *C. vagus*, *Formica selysi* et *Manica rubida*, la glande post-pharyngienne (GPP) située à l'avant de la tête comporte les mêmes hydrocarbures que ceux présents sur la cuticule (Bagnères & Morgan 1991). Chez *M. rubida*, Hefetz et coll. (1996) ont montré qu'en déposant un extrait d'hydrocarbures d'une GPP d'une ouvrière provenant d'une colonie A sur la cuticule d'une ouvrière d'une colonie B, celle-ci n'était plus agressée par les autres individus de la colonie A.

Lahav et coll. (1999) ont réitéré cette expérience sur *Cataglyphis niger* en séparant les différentes espèces lipidiques de la GPP sur une colonne de silice. À elle seule, la fraction des hydrocarbures permet la dissimulation des ouvrières dans une colonie hôte. Lahav et ses collaborateurs ont ainsi apporté un élément déterminant en faveur du rôle des hydrocarbures comme signal de reconnaissance.

## **ORIGINE DES SIGNAUX DE RECONNAISSANCE**

La fermeture coloniale des sociétés d'insectes serait donc basée sur la reconnaissance d'un visa chimique composé, du moins en partie, d'hydrocarbures. Les signaux de reconnaissance dans leur ensemble peuvent être d'origine environnementale ou génétique et dans ce cas être produit par la reine ou par les ouvrières.

L'influence de facteurs environnementaux sur la formation de l'odeur coloniale serait possible chez *Apis mellifera* (Kalmus & Ribbands 1952 ; Breed et coll. 1995) et chez les guêpes *Ropalidia marginata* (Venkataraman et coll. 1988) et *Polistes fuscatus* dont les ouvrières peuvent acquérir leur label de reconnaissance à partir d'un fragment de nid (Pfennig et coll. 1983).

Chez les fourmis, des résultats comportementaux suggèrent que les signaux de reconnaissance aient une origine environnementale chez *S. invicta* (Obin & Vander Meer 1989), chez *Rhytidoponera confusa* (Crosland 1989a) ainsi que chez les fourmis champignonnistes *Acromyrmex octospinosus* (Jutsum et coll. 1979).

Au contraire, le label de reconnaissance est déterminé génétiquement chez *Pseudomyrmex ferruginea*, espèce de fourmi vivant en relation étroite avec une plante, *Acacia hindsii*. En clonant la plante, Mintzer (1982) puis Mintzer & Vinson (1985) ont pu élever plusieurs fondations de *P. ferruginea* dans des conditions rigoureusement identiques. Grâce à des tests d'agressivité entre des ouvrières issues des différentes fondations, ils ont déduit que le label de reconnaissance avait une forte composante génétique. L'influence du génome a également été démontrée chez *A. mellifera* (Breed 1983 ; Getz & Smith 1986 ; Page et coll. 1991) ainsi que chez *Solenopsis invicta* et *S. richteri* (Vander Meer et coll. 1985 ; Ross et coll., 1987 ; Obin & Vander Meer 1988).

En 1979, Crozier & Dix présentèrent deux modèles théoriques susceptibles d'expliquer l'évolution du déterminisme génétique de la reconnaissance. Le premier modèle, « *individualistic* », stipulait qu'un individu pouvait être reconnu par ses congénères s'il partageait avec eux au moins un allèle à chacun des *loci* impliqués dans la reconnaissance. Ce modèle assez restrictif pouvait correspondre par exemple au cas des colonies primitives de *Myrmecia* où les ouvrières éliminent les individus non apparentés, même ceux nés à l'intérieur de leur colonie et donc familiers (Haskins & Haskins 1950) ou à celles de *Lasioglossum zephyrum* (Greenberg 1979). Un élargissement du modèle suppose qu'un individu peut apprendre les caractéristiques de chacun de ses congénères de façon à le reconnaître individuellement (Crozier 1987). Bien qu'ayant été proposé chez *Pseudomyrmex ferruginea* (Mintzer & Vinson, 1985 ; Mintzer, 1987) et chez *A. mellifera* (Breed et coll. 1985) ce modèle présente encore d'importantes limites lorsque la taille de la colonie devient très importante.

Le second modèle « *Gestalt* » indiquait que les membres d'une colonie pouvaient s'échanger leurs propres labels de sorte qu'un mélange spécifique émerge de la colonie :

l'odeur coloniale<sup>13</sup>. Un tel modèle permet une grande précision de reconnaissance même avec un nombre limité d'allèles, et correspond mieux à la plupart des situations (notamment dans le cas des colonies polygynes et polyandres où un grand nombre de lignées coexistent). Par ailleurs, le développement du modèle *Gestalt* permet d'intégrer les origines à la fois génotypique et environnementale du label de reconnaissance.

Ce modèle fût vérifié grâce à des résultats comportementaux chez *Leptothorax ambiguus* et *L. longispinosus* (Stuart 1987a, b, 1988), chez *Rhytidoponera confusa* (Crosland 1989b), chez *Pristomyrmex pungens* (Tsuji 1990), et à partir de données chimiques chez *Solenopsis invicta* (Obin & Vander Meer 1989) et chez *Cataglyphis niger* (Lahav et coll. 1998).

Parmi l'ensemble des individus qui contribuent à l'odeur coloniale *Gestalt*, la reine peut avoir un rôle prépondérant. C'est le cas dans plusieurs espèces de camponotes nord-américaines où Carlin & Hölldobler (1986 ; 1987) ont pu établir la hiérarchie suivante : reine > ouvrières > environnement, pour la contribution relative au signal de reconnaissance. Le rôle de la reine a également été mis en évidence chez *Nothomyrmecia macrops* (Hölldobler & Taylor 1983), *Leptothorax lichtensteini* (Provost 1987), et *Linepithema humile* (*Iridomyrmex humilis*) (Keller et coll. 1989). A l'inverse, la reine a dans certaines espèces, peu ou pas d'influence sur le visa de reconnaissance en particulier chez *P. ferruginea* (Mintzer 1982) et chez plusieurs espèces de *Cataglyphis* (Berton et coll. 1991 pour *C. cursor* ; Dahbi & Lenoir 1998a pour *C. iberica* ; Lahav et coll. 1998 pour *C. niger*). Chez *Manica rubida*, *Myrmica rubra* et *Myrmica ruginodis* la reine ne semble pas produire de signaux chimiques particuliers mais pourrait contribuer à la reconnaissance coloniale par son effet attractif et organisateur sur les ouvrières (Errard & Vienne 1994 ; Vienne et coll. 1998).

## **HOMOGENEISATION ET DYNAMIQUE DE L'ODEUR COLONIALE**

L'odeur coloniale qui permet la fermeture de la société n'est pas statique mais au contraire sujette à d'importantes fluctuations temporelles. Vander Meer et coll. (1989b) ont échantillonné des ouvrières *Solenopsis invicta* à plusieurs mois d'intervalle dans une même colonie située en Floride. En analysant les hydrocarbures cuticulaires en chromatographie en phase gazeuse, ces auteurs ont montré une forte dérive des spectres au cours du temps. Un changement progressif de la signature chimique a également été démontré chez

---

<sup>13</sup> Vander Meer & Morel (1998) proposent que le label de reconnaissance soit une partie de l'odeur coloniale, elle-même définie comme l'ensemble des « odeurs » relatives à la colonie.

*Leptothorax. lichtensteini* (Provost et coll. 1993) et chez *Formica truncorum* (Nielsen et coll. 1999). L'évolution du profil des hydrocarbures pourrait être due aux variations relatives des différentes sources énoncées précédemment : modification de l'environnement (nourriture, matériaux du nid, etc.) ou de la physiologie des ouvrières, de la reine...

Le modèle *Gestalt* est basé sur une homogénéisation de l'odeur coloniale grâce à des échanges constants entre les individus. Des transferts interindividuels d'hydrocarbures ont été démontrés à plusieurs reprises. Comme nous l'avons déjà mentionné, la GPP contient les mêmes hydrocarbures que ceux présents sur la cuticule (Bagnères & Morgan, 1991). Lorsque des ouvrières *Formica selysi* et *Manica rubida* sont élevées en groupes mixtes, on retrouve de nombreux alcènes dans les GPP des *Manica* alors qu'ils sont naturellement absents dans cette espèce (Hefetz et coll. 1992). Par ailleurs, en marquant des précurseurs des hydrocarbures avec du  $^{14}\text{C}$ , des échanges d'hydrocarbures ont été confirmés dans des groupes mixtes (Vienne et coll. 1995) et entre des ouvrières conspécifiques chez *Cataglyphis niger* (Soroker et coll. 1995) et chez *Pachycondyla apicalis* (Soroker et coll. 1998). Chez les formicines et les myrmicines les trophallaxies et les toilettages interindividuels constitueraient des voies privilégiés pour ces transferts entre GPP et entre GPP et cuticule (Soroker et coll. 1995). Chez les ponérines, les trophallaxies étant très rares, seuls les toilettages assureraient la majorité des transferts (Soroker et coll. 1998). La GPP, qui communique avec l'œsophage constituerait un « organe *Gestalt* », sorte de mélangeur des hydrocarbures que l'individu synthétise lui même et qu'il reçoit de ses congénères (Soroker et coll. 1994 ; Dahbi et coll. 1998 ; Dahbi & Lenoir 1998b). Trophallaxies, toilettages et dans une moindre mesure contacts physiques (entre ouvrières et entre ouvrières et matériaux du nid) permettraient alors une homogénéisation constante de l'odeur coloniale.

#### **COHESION SOCIALE ET SYSTEME MONOAMINERGIQUE**

Selon le modèle *Gestalt*, l'intégrité coloniale est donc permise par le brassage des signaux de reconnaissance et nécessite des contacts fréquents entre les membres de la colonie. Chez les formicides, la cohésion sociale, qui sous-entend la forte propension qu'ont ses animaux à maintenir un contact avec leurs congénères familiers, est effectivement très importante mais son déterminisme est encore mal connu. Comme nous l'avons signalé précédemment, dans les heures qui suivent son émergence, la jeune ouvrière apprend les caractéristiques de son environnement social par un mécanisme d'empreinte. Ce mécanisme relativement rare chez les insectes fût démontré plusieurs fois chez les vertébrés et permet

l'établissement de liens sociaux entre individus de la même espèce. Comme toutes les formes d'apprentissage, l'empreinte implique des modifications du fonctionnement du système nerveux et/ou hormonal de l'individu (voir par exemple les travaux de Horn et coll. 1985 et Bolhuis et coll. 1986 chez les oiseaux ainsi que les revues de Kraemer 1992 et de Nelson & Panksepp 1998 chez les mammifères). Plusieurs études corrélatives montrent que l'attachement mère-jeune chez les primates pourrait dépendre de réseaux de neurones noradrénergiques centraux (revue de Kraemer 1992). Chez les jeunes macaques rhésus, la séparation et l'isolement de congénères familiers provoque une chute du taux de noradrénaline dans le liquide cébrospinal (Kraemer et coll. 1989). Chez les ovins, le développement d'une empreinte filiale olfactive entre la brebis et son jeune agneau nécessite également l'établissement de connexions neuronales noradrénergiques (Pissonier et coll. 1985 ; Kendrick et coll. 1992 ; Levy et coll. 1990, 1993). L'apprentissage olfactif des caractéristiques des apparentés et des partenaires sexuels chez la souris dépend aussi de la noradrénaline (Rosser & Keverne 1985 ; Sullivan et coll. 1989). Enfin, chez le rat, une augmentation expérimentale du taux de noradrénaline centrale permet une consolidation du lien entre une rate et un jeune lors d'une situation d'adoption (Moffat et coll. 1993).

La noradrénaline n'a pas encore été systématiquement trouvée dans les tissus nerveux des invertébrés. Cependant, son analogue phénolique, l'octopamine (OA, Fig. 1a) qui fût découverte par Erspamer & Boretti en 1951 (d'après Orchard 1982) dans les glandes salivaires postérieures de pieuvre, a été décrite dans le système nerveux et/ou l'hémolymphe de tous les invertébrés où elle a été recherchée. La biosynthèse de cette phénolamine semble assez proche de celle des catécholamines (principalement adrénaline, noradrénaline et dopamine) et se ferait par décarboxylation de la tyrosine en tyramine. Cependant, le recyclage des phénolamines serait 10 fois supérieur à celui des catécholamines (Evans 1980 Fig. 1b).

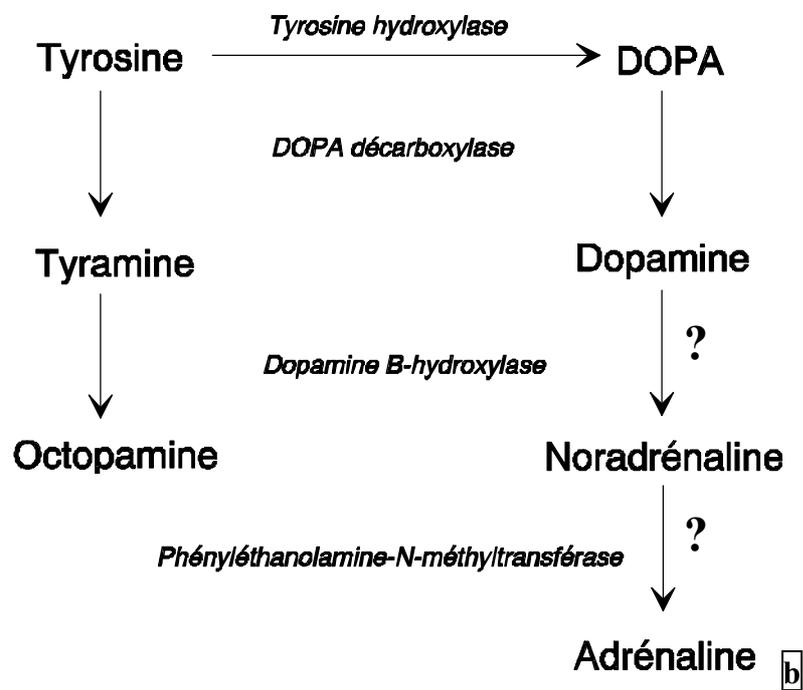
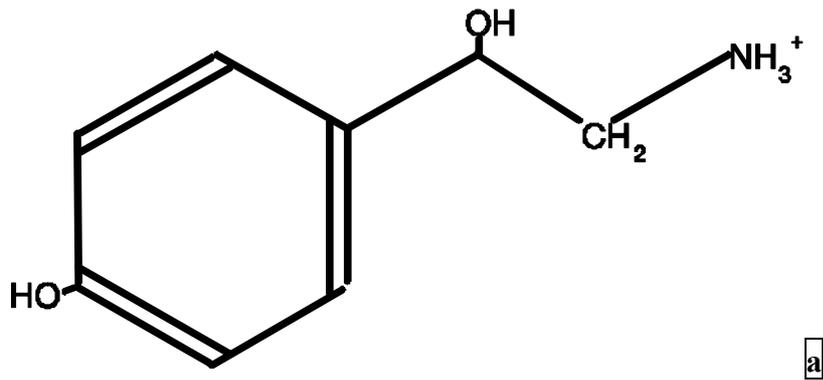


Figure 1 : a : Formule développée de l'octopamine (phénolamine). b : Schéma vraisemblable de la biosynthèse des phénolamines (tyramine, octopamine) et des catécholamines (dopamine, noradrénaline et adrénaline) chez les invertébrés.

## ROLE DE L'OCTOPAMINE CHEZ LES INVERTEBRES

L'OA agit à la fois comme un neurotransmetteur, comme une neurohormone et comme un neuromodulateur<sup>14</sup> (Evans & O'Shea 1978 ; Evans 1980 ; Orchard 1982) dans divers systèmes physiologiques et comportementaux (voir Tableau 1, pages suivantes). Plusieurs études indiquent qu'elle se comporte comme un équivalent fonctionnel de la noradrénaline des vertébrés en modulant l'état motivationnel ainsi que les comportements de fuite ou d'attaque.<sup>15</sup>

Chez les acridiens, une situation perturbante (manipulation de l'animal par un expérimentateur, conflit avec un congénère) provoque une libération d'OA dans l'hémolymphe (Bailey et coll. 1983 ; Adamo et coll 1995). Chez *Periplaneta americana*, la stimulation des récepteurs situés sur les cerques provoque une augmentation de l'activité locomotrice et une réaction de fuite de l'animal. Goldstein & Camhi (1991) ont montré que l'OA médiait cette réaction par l'intermédiaire de circuits neuronaux stimulant directement les neurones moteurs des pattes.

Parallèlement à son action comportementale, l'OA agit sur la physiologie de l'animal pour permettre de faire face à un changement brutal d'environnement en mobilisant l'énergie de réserve : son effet hyperglycémiant et hyperlipidémiant a été démontré chez *P. americana* (Downer 1980 ; Orchard 1982) chez *L. migratoria* (Orchard 1982) et chez *A. mellifera* (Bounias 1987). *In vitro* l'OA semble d'ailleurs pouvoir stimuler la production d'AMPC (second messenger cytoplasmique) dans les omocytes (toutefois ce résultat a été contredit récemment par Zeng et coll. 1996).

Administrée en dose relativement importante, l'OA inhibe la prise alimentaire de larves de Lépidoptères (Ikemoto et coll. 1995 ; Adamo et coll. 1997) et d'imagos de blatte (Ismail & Matsumura 1991). Cet effet résulterait de la mobilisation par l'OA des sucres et des lipides de réserve stimulant ainsi une boucle rétroactive d'inhibition de la prise alimentaire.

---

<sup>14</sup> Evans (1980) définit les neuromodulateurs comme des messagers chimiques modifiant la qualité de l'information transmise par une synapse, ou modifiant le rythme normal d'activité d'un neurone récepteur ou d'un muscle.

<sup>15</sup> « *Fight or flight* » reactions.

FONCTIONS AFFECTEES	ESPECES	AUTEURS
Comportement alimentaire	<i>Schistocerca gregaria</i> (Orthoptère)	Davenport & Evans 1984
	<i>Manduca sexta</i> (Lépidoptère)	Adamo et coll. 1997
	<i>Apis mellifera</i> (Hyménoptère)	Bounias 1987
	<i>Spodoptera litura</i> (Lépidoptère)	Ikemoto et coll. 1995
Production de lumière froide	<i>Photinus</i> (Coléoptère)	Nathanson 1979
Glycémie, tréhalosémie et/ou lipidémie	<i>Periplaneta americana</i> (Dictyoptère)	Downer 1980
	<i>Apis mellifera</i> (in vitro)	Bounias 1987
	<i>Acheta domesticus</i> (Orthoptère)	Woodring et coll. 1989 ; Fields & Woodring 1991
	<i>Carcinus maenas</i> (Crustacé)	Lüschen, et coll. 1993
	<i>Gryllus bimaculatus</i> (Orthoptère)	Woodring & Hoffmann 1994 ; 1997
Réponse immunitaire - Phagocytose	<i>Periplaneta americana</i>	Baines et coll. 1992 ; Baines & Downer 1992 ; 1994
Production et/ou la libération d'hormone juvénile ou d'ecdysteroides	<i>Periplaneta americana</i>	Downer et coll. 1984
	<i>Tenebrio molitor</i> (Coléoptère)	Hidoh & Fukami 1987
	<i>Tribolium freemani</i> (Coléoptère)	Hirashima et coll. 1998
	<i>Locusta migratoria</i> (Orthoptère)	Hiripi & Rosza 1984
	<i>Apis mellifera</i>	Kaatz et coll. 1994 ; Rachinsky 1994

Tableau 1 : Influence de l'octopamine dans différents systèmes physiologiques et comportementaux

FONCTIONS AFFECTEES	ESPECES	AUTEURS
Réponse et émission de phéromones sexuelles	<i>Helicoverpa zea</i> (Lépidoptère) ( <i>in vivo</i> ) <i>Trichoplusia ni</i> (Lépidoptère) <i>Lymantria dispar</i> (Lépidoptère)	Christensen, & coll. 1992 Linn & Roelofs 1992 ; Linn et coll. 1996 Linn et coll. 1994
Activité locomotrice	<i>Lasius niger</i> (Hyménoptère)	David & Verron 1982
Réaction d'éveil, d'agression ou de fuite	<i>Apis mellifera</i> <i>Gryllus bimaculatus</i> <i>Procambarus clarkii</i> (Crustacé, Malacostracère) <i>Locusta migratoria</i> <i>Periplaneta americana</i> <i>Schistocerca gregaria</i>	Harris & Woodring 1992 ; Burrell & Smith 1995 Adamo et coll. 1995 Livingstone et coll. 1980 ; Arnesen & Olivo 1988 Hirashima & Eto 1993 ; Bacon et coll. 1995 Goldstein & Camhi 1991 Goosey & Candy 1980 ; 1982
Activité du système nerveux central - Apprentissage - Vision	<i>Apis mellifera</i>  <i>Spodoptera litura</i> (Lépidoptère)	Mercer & Menzel 1983 ; Roeder & Nathanson 1993 ; Erber & Kloppenburg 1995 ; Roeder et coll. 1995 ; Pribbenow & Erber 1996 Ozoe et coll. 1995
Activité des neurones moteurs	<i>Periplaneta americana</i> <i>Schistocerca americana</i> (Orthoptère) ( <i>in vitro</i> )	Achenbach et coll. 1997 Evans & O'Shea 1978

Tableau 1 (suite)

De nombreux travaux ont porté sur le rôle de l'OA sur les comportements et les capacités cognitives des abeilles. Les capacités d'apprentissage de l'abeille domestique sont connues depuis longtemps. La présentation à des abeilles en contention, d'un stimulus olfactif neutre juste avant une stimulation sucrée (stimulus inconditionnel) entraînant l'expression de comportements appétitifs comme l'extension réflexe du proboscis (réponse conditionnelle) provoque un conditionnement très rapide des ouvrières pour la stimulation neutre (Kuwabara 1957 ; Takeda 1961). Dans ces conditions, des injections locales d'OA dans les corps pédonculés d'abeilles en contention augmentent les extensions du proboscis suite à des stimulations neutres, avant la présentation du stimulus inconditionnel (Mercer & Menzel 1982). Par ailleurs, l'administration de réserpine à des ouvrières entraîne la libération de l'ensemble des monoamines présentes à l'intérieur des neurones, et réduit les capacités d'apprentissage. L'administration d'OA permet alors de rétablir spécifiquement les capacités d'apprentissage, et en particulier l'acquisition (Menzel et coll. 1999).

D'un point de vue cellulaire, Hammer (1993) identifia une famille de neurones<sup>16</sup> ayant des corps cellulaires dans le ganglion sous-oesophagien et essentiels au phénomène de conditionnement classique. Parmi ces neurones qui libèrent de l'octopamine (Kreissl et coll. 1994) les VUMmx1, répondent spécifiquement à la présentation d'une solution sucrée en produisant un grand nombre de potentiels d'actions, pendant une trentaine secondes, bien après l'arrêt de la stimulation. Ces neurones ont des projections dans les zones du cerveau où s'effectue le traitement des informations olfactives. Sa stimulation expérimentale peut se substituer à la présentation du SI et permettre le conditionnement.

L'octopamine, dont la concentration dans le cerveau augmente avec l'âge pourrait intervenir dans la régulation de la division du travail (Taylor et coll. 1992 ; Wagener-Hulme et coll. 1999). Récemment, l'effet facilitateur de l'OA sur l'état d'éveil a été proposé par Robinson et coll. (1999) pour expliquer pourquoi l'administration d'OA améliorerait les capacités des jeunes abeilles à discriminer entre des individus familiers ou étrangers.

Chez les fourmis, l'OA fût mise en évidence dans la tête de *Lasius niger* (David & Verron 1982) puis de façon plus précise dans le cerveau de *Camponotus floridanus* par (Punzo & Williams 1994) mais son action est encore mal connue.

---

<sup>16</sup> Ces neurones sont des *Ventral Unpaired Median (VUM) neurons*.

## Problématique

Dans les colonies très peuplées, la fermeture coloniale reposerait donc sur l'unité d'un signal chimique spécifique de la colonie. Il s'agirait d'un sous-ensemble de l'odeur coloniale (principalement des hydrocarbures) ayant potentiellement des origines multiples (environnement, reine, ouvrières elles-mêmes...). Notre objectif était d'étudier L'IMPORTANCE DE LA COHESION SOCIALE SUR LA RECONNAISSANCE ET LE MAINTIEN DE L'INTEGRITE COLONIALE ET D'EN RECHERCHER CERTAINES BASES NEUROBIOLOGIQUES POSSIBLES.

La situation de privation sociale totale qui jusqu'alors avait fait l'objet de peu d'investigations, offrait des perspectives intéressantes pour étudier la contribution individuelle d'une ouvrière dans la formation de l'odeur coloniale. Elle constituait un moyen d'étudier le rôle de la cohésion sociale sur la dynamique des hydrocarbures cuticulaires et sur le maintien de la référence interne formée au contact des congénères. Enfin, elle permettait d'étudier la modulation neurohormonale des comportements liés à la reconnaissance et à l'homogénéisation des hydrocarbures cuticulaires.

Cette étude est basée sur un ensemble d'hypothèses opérationnelles formulées ci-dessous et qui correspondent à chacun des chapitres :

Hypothèses du chapitre 1 - (Article 1) : L'ouvrière ne pouvant se reproduire que par l'intermédiaire de ses sœurs, son succès reproducteur dépend essentiellement des performances de la colonie. On peut donc prédire que des mécanismes de contrôle permettent le maintien de la cohésion sociale qui serait à la base de l'évolution des colonies de fourmis. La situation inhabituelle d'isolement social provoquerait alors un stress important. Si tel est le cas on peut s'attendre :

1°) à ce que la prolongation de ce stress entraîne la mort prématurée de l'ouvrière.

2°) à ce qu'un isolement de plus courte durée entraîne des comportements de recherche des congénères et surtout la « sur-expression » de comportements sociaux comme les trophallaxies et les toilettages interindividuels.

Hypothèses du chapitre 2 - (Article 2) : Si la reconnaissance coloniale correspond au modèle *Gestalt* et que chaque ouvrière produit ses propres hydrocarbures, la privation sociale devrait empêcher l'individu d'homogénéiser son visa chimique avec celui de ses congénères et de rester au centre de l'odeur coloniale. Cela aurait comme conséquences :

1°) que les profils des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières isolées divergent progressivement de celui de la colonie mais également les uns des autres.

2°) que les ouvrières isolées ne soient plus acceptées dans leur colonie d'origine.

Hypothèses du chapitre 3 - (Article 3) : Si le profil des hydrocarbures est dynamique, le *template* doit l'être également de façon à rester au plus près du profil colonial. Les contacts sociaux pourraient alors être nécessaires à la remise à jour du *template*. On peut en effet supposer que la formation du modèle interne grâce aux stimulations par les odeurs des congénères.

Cela supposerait que l'isolement social induise une augmentation de la tolérance intercoloniale.

Hypothèses du chapitre 4 - (Article 4) : Par analogie avec la mise en place des liens sociaux chez les vertébrés, l'établissement et le maintien de la cohésion sociale nécessiteraient le fonctionnement de neurones octopaminèrgiques. On peut prédire alors :

1°) que la privation de contacts sociaux induise une diminution du fonctionnement des neurones octopaminèrgiques qui entraînerait à son tour l'expression de comportements de recherche :

2°) que l'administration d'octopamine à des ouvrières isolées réduise les effets comportementaux de l'isolement social : une ouvrière isolée ayant subi une injection d'OA ne trophallaxerait pas plus qu'une ouvrière non isolée.

Nous avons réalisé plusieurs expérimentations afin de tester ces hypothèses. Après avoir présenté l'espèce sur laquelle nous avons travaillé, nous présentons successivement les différentes expériences. Nous donnons à chaque fois un résumé des principaux résultats obtenus, accompagné d'une discussion et de conclusions sommaires. Tous les points abordés sont ensuite replacés dans le cadre général de la reconnaissance coloniale chez les insectes sociaux (partie « synthèse »). L'ensemble des résultats a donné lieu plusieurs articles parus ou soumis dans des revues internationales et qui sont présentés dans leur intégralité à la fin de ce document. Le dernier article sous press dans *Journal of Chromatographie* concerne l'utilisation de la technique SPME (Solid Phase Micro-

Extraction) couplée à l'HPLC pour la détection des monoamines. Il ne fait pas l'objet d'un chapitre.

Par ailleurs, pour des raisons de clarté et d'homogénéité de ce document, certains résultats préliminaires sur le rôle de la sérotonine dans l'expression des comportements agonistiques n'ont pas été présentés.



## EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

### L'espèce étudiée

Nous avons choisi d'effectuer notre étude sur *Camponotus fellah* Dalla Torre, 1893 (Formicidae : Formicinae). Des études préliminaires ont montré que les ouvrières de cette espèce pratiquent naturellement de nombreuses trophallaxies en comparaison de trois autres formicines : *Formica polyctena* Först., *F. fusca* Latr., *Camponotus aethiops* L. (Boulay et coll. 1999). De plus, les ouvrières sont de grande taille ce qui facilite les observations comportementales et surtout les injections de monoamines ainsi que les prélèvements du cerveau. Par ailleurs, cette espèce ne présente pas de diapause, ce qui permet de disposer d'une production continue d'ouvrières.

*Camponotus fellah* est une espèce monogyne formant des colonies très populeuses et communes au Proche-Orient. Il existe, comme chez la plupart des *Camponotus* un fort polymorphisme continu bimodal où les media sont les plus nombreuses (Boulay et coll. 1999). Plusieurs campagnes sur le terrain en Israël (mars 1996, 97, 98, septembre 1996 et novembre 1997) nous ont permis de récolter des femelles fondatrices juste après le vol nuptial, des fragments de colonies et une jeune colonie avec reine comptant environ 300 ouvrières. Les nids récoltés étaient situés dans des terrains sableux, très ensoleillés et chauds. Aucune activité n'a été observée à l'extérieur du nid pendant la journée. Ce rythme de fourragement semble adapté aux régions chaudes. D'autres espèces de *Camponotus* vivant dans les régions arides fourragent la nuit lorsque les températures sont fraîches (*Camponotus sylvaticus*, Retana et coll. 1988 ; *Camponotus vicinus*, Hölldobler & Wilson 1990). Une même colonie de *C. fellah* occupait généralement plusieurs nids très dispersés et répartis à proximité de buissons. Nous avons trouvé de nombreuses galeries creusées le long des racines où les ouvrières prélèvent certainement le miellat de pucerons.

Au laboratoire, les colonies étaient élevées dans des nids horizontaux en plâtre (Fig. 2). Chaque nid comportait 6 chambres, chacune recouverte d'une plaque de verre indépendante, de façon à prélever des ouvrières sans déranger la colonie entière. Les nids étaient reliés à des aires de fourragement (40 x 25 x 15 cm) dont les bords étaient recouverts de fluon. Les colonies étaient nourries deux fois par semaines avec des vers de farine (*Tenebrio*) et du nectar pour bourdon (Beehappy®, Koppert Biological Systems).

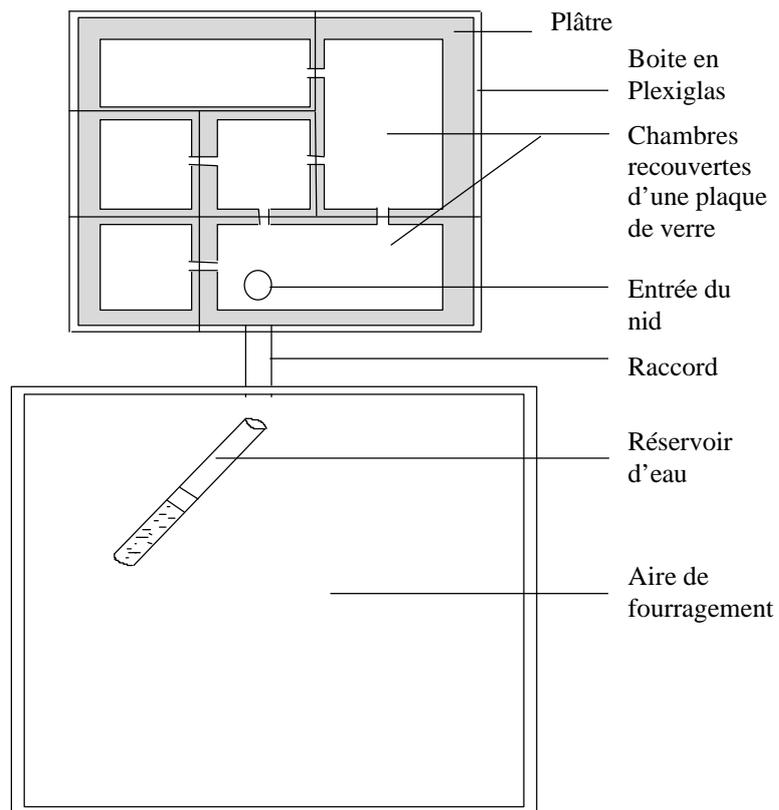


Figure 2 : Schéma d'un nid de type Janet utilisé pour l'élevage de *Camponotus fellah*.

Chapitre 1 : Influence de l'isolement social sur la survie et le  
comportement

(ARTICLE 1)

SOCIAL ISOLATION IN ANTS: EVIDENCE OF ITS IMPACT ON SURVIVORSHIP AND BEHAVIOR IN  
*CAMPONOTUS FELLAH* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

R. BOULAY, M. QUAGEBEUR, E.J. GODZINSKA & A. LENOIR

PARU DANS *SOCIOBIOLOGY* (1999) **33** : 111-124.

**INTRODUCTION**

Dans son livre «Les Sociétés d'Insectes», Wheeler (1926) émis l'hypothèse que les animaux sociaux possédaient une sorte « d'appétit social »<sup>17</sup> similaire aux motivations alimentaires et sexuelles exprimées chez toutes les espèces animales, et que cet appétit était particulièrement développé chez les isoptères et chez les hyménoptères sociaux. Cette proposition conduisit quelques auteurs à mener des études relativement empiriques sur l'influence de l'isolement social chez les insectes eusociaux. C'est ainsi que Grassé & Chauvin (1944) observèrent que chez *Reticulitermes lucifugus*, *Apis mellifera*, *Formica rufa* et *Leptothorax tuberum* l'isolement accélérât la mortalité des ouvrières.

Chez les fourmis, plusieurs études plus récentes indiquent que l'isolement social peut provoquer, selon les espèces, des effets physiologiques et comportementaux très importants. Chez *Ectatomma ruidum* la séparation des congénères pendant plusieurs jours provoque un ralentissement de l'éthogénèse<sup>18</sup> (Champalbert & Lachaud 1986). Par ailleurs, des ouvrières *Leptothorax nylanderi* qui pondent des œufs haploïdes lorsqu'elles sont séparées de la reine, ont une activité ovarienne et de ponte réduites lorsqu'elles sont isolées individuellement

---

<sup>17</sup> p 9: « Les animaux sociaux élevés, lorsqu'ils sont séparés des stimuli continuels et ordinaires de leur espèce, manifestent une inquiétude qui montre de la façon la plus frappante cet appétit social. »

<sup>18</sup> Ontogénèse du comportement (Jaisson 1974)

(Salzeman & Plateaux 1988). L'isolement social induit également une modification du rythme d'activité (chez *Leptothorax allardicei* (Cole 1991)).

L'objet de ce chapitre était de rechercher les effets stressant de la séparation sociale chez *Camponotus fellah*. Pour cela, le taux de survie d'ouvrières isolées a été comparé à celui d'ouvrières maintenues par deux, en situation de jeûne ou avec accès à de la nourriture (expérience 1).

Pour vérifier que les effets de l'isolement étaient « directs » et non liés à l'arrêt possible de l'alimentation entraînant la mort, l'influence de l'isolement a été mesurée sur la masse des ouvrières en relation avec l'accès à la nourriture (expérience 2).

Enfin, les modifications comportementales induites par une durée d'isolement plus ou moins longue ont été quantifiées (expérience 3).

## EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

### Expérience 1 : Influence de l'isolement sur la mortalité

Des ouvrières *media* (âgées d'environ trois semaines) provenant de trois colonies avec reine ont été placées en isolement individuel ou par deux dans des tubes à essai en verre. Au fond de chaque tube un morceau de coton maintenait un réservoir d'eau (Fig. 3, page 36). Ces ouvrières isolées étaient soit maintenues à jeun, soit nourries 3 fois par semaine.

Sans accès à de la nourriture, ces ouvrières isolées mourraient en moyenne au bout de  $27,1 \pm 2,9$  jours (Tableau 2). Cette durée est très courte, puisque d'après nos observations les ouvrières pourraient vivre environ 1 an dans leur colonie.

Lorsqu'elles avaient accès à de la nourriture, elles mourraient après  $59,2 \pm 4,6$  jours. Les ouvrières maintenues par deux dans les tubes à essai mourraient après  $74,3 \pm 3,1$  jours (avec nourriture) et après  $33,1 \pm 2,7$  jours (à jeun). L'accès à la nourriture avait un effet significatif dans les deux cas (isolé ou par deux). L'effet de l'isolement était significatif uniquement dans le cas des individus ayant accès à la nourriture.

Donc, la présence d'une seule congénère augmentait la survie des ouvrières ayant accès à la nourriture.

	Isolées seules	Isolées par deux	<i>P</i>
Avec accès à la nourriture	59,2 ± 4,6 (n = 25)	74,3 ± 3,1 (n = 18)	< 0,001
Sans accès à la nourriture	27,1 ± 2,9 (n = 20)	33,1 ± 2,7 (n = 19)	0,26
<i>P</i>	< 0,001	< 0,001	

**Tableau 2 :** Influence de l'isolement social et de l'accès à la nourriture sur la survie des ouvrières (moyennes en jours ± erreurs types). Comparaison statistique par ANOVA à deux facteurs ; Facteur 1 (accès à la nourriture) :  $P < 0,001$  ; Facteur 2 (isolement) :  $P = 0,004$  ; Interaction :  $P = 0,18$ . Les valeurs *P* indiquées dans le tableau ont été obtenues par le test *Post Hoc* de Neuman Keuls.

### Expérience 2 : Influence de l'isolement social sur la masse corporelle

Dans un deuxième temps nous avons mesuré l'effet de l'isolement social sur la masse corporelle des fourmis. Lorsqu'elles étaient isolées et maintenues à jeun, les ouvrières ont perdu 15% de leur masse corporelle en trois jours (Tableau 3). A l'inverse, lorsqu'elles étaient maintenues en groupes de 10 (à jeun ou non) ou qu'elles étaient isolées avec de la nourriture, les ouvrières ne perdaient pas de poids.

masse [mg]	Isolées seules		Isolées par 10	
	Avec accès à la nourriture (n=16)	Sans accès (n= 18)	Avec accès à la nourriture (n=20)	Sans accès (n=20)
Masse avant isolement	8,78 ± 0,66	9,06 ± 0,47	8,59 ± 0,44	8,95 ± 0,50
Masse après isolement	8,52 ± 0,74	7,94 ± 0,48	7,95 ± 0,52	8,46 ± 0,68
Pourcentage de variation	4,96 %	15,01 %	8,45 %	9,31 %
<i>P</i> (ANOVA)	0,54	<0,001	0,06	0,33

**Tableau 3 :** Influence de l'isolement social et de l'accès à la nourriture sur la masse corporelle d'ouvrières (moyennes en mg ± erreurs types) *C. fellah* avant et après un isolement social de 3 jours (ANOVA,  $P = 0,33$  entre les quatre groupes).

### Expérience 3 : Influence de l'isolement social sur le comportement

Dans un troisième temps nous avons analysé l'effet de l'isolement social sur les comportements trophallactiques et les toilettages inter-individuels. Là encore, les fourmis étaient isolées et soit maintenues à jeun, soit nourries deux fois par semaine avec une solution sucrée. Chaque test comportemental consistait en deux rencontres dyadiques de 15 minutes chacune (Fig. 3).

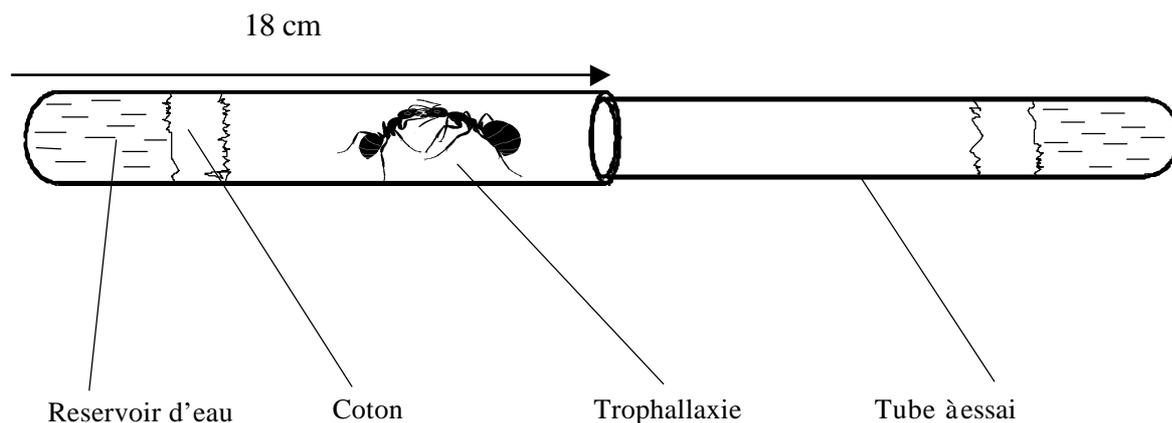


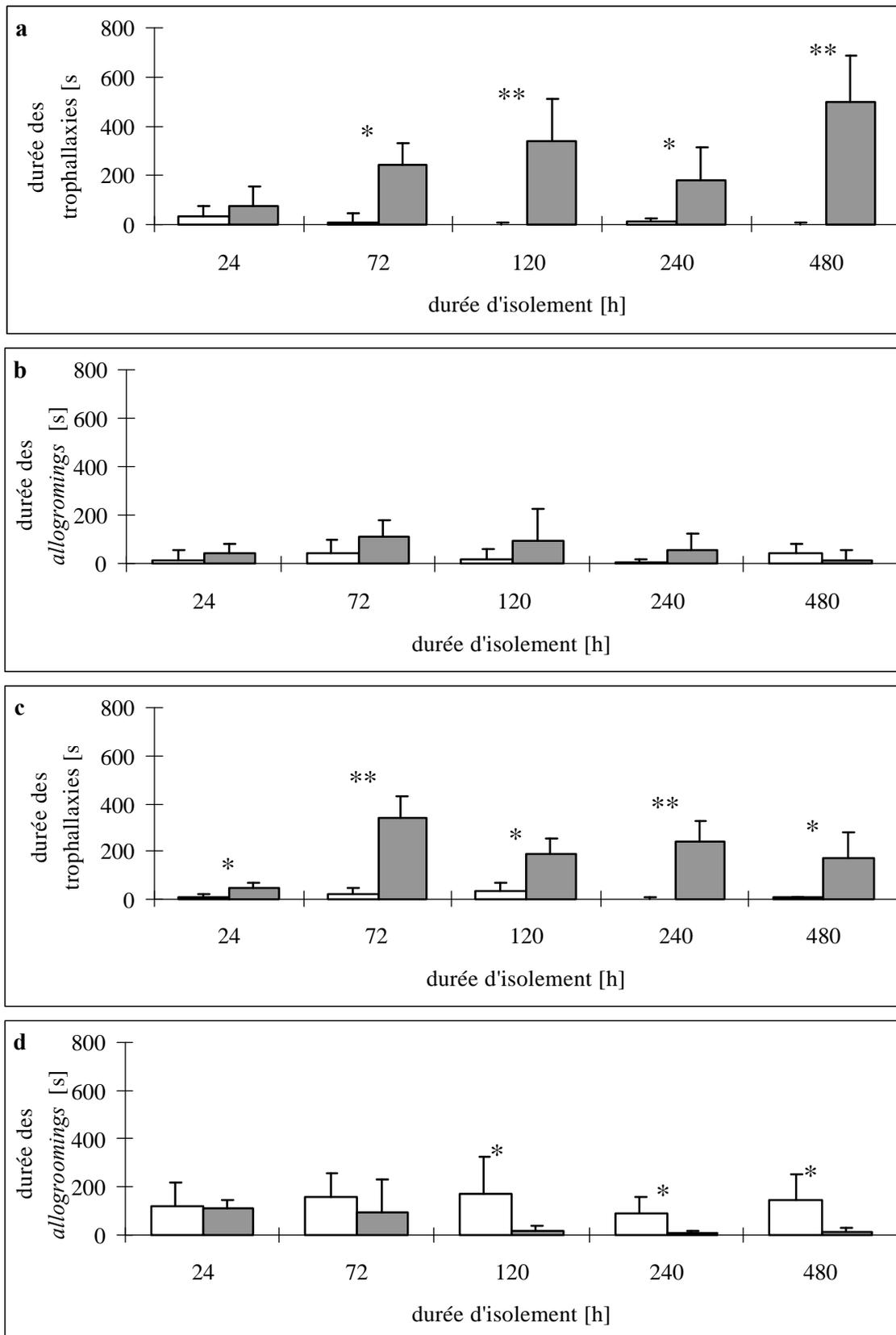
Figure 3 : Représentation schématique d'une rencontre dyadique entre des ouvrières isolées.

Une première rencontre (contrôle) était effectuée juste avant l'isolement social et était suivie d'une deuxième rencontre (test) effectuée entre les mêmes ouvrières à la fin de la période d'isolement c'est à dire 24, 72, 120, 240 ou 480 heures plus tard.

Lors de toutes les rencontres effectuées avant la période d'isolement les durées totales des trophallaxies et des toilettages interindividuels étaient assez faibles et non significativement différentes d'un groupe à l'autre, que ce soit pour les fourmis isolées avec nourriture (Fig. 4a et 4b) ou sans nourriture (Fig. 4c et 4d).

Au fur et à mesure que la durée d'isolement augmentait la différence contrôle vs témoin pour les trophallaxies augmentait également. Chez les fourmis alimentées cette différence était maximum à 480 heures d'isolement (Fig. 4b). Pour cette durée d'isolement la moyenne des durées cumulées des trophallaxies représentait plus de 55% de la durée totale de chaque test. Chez les fourmis maintenues à jeun la différence était maximum à 72 heures (Fig. 4c). Toutefois, la différence contrôle vs témoin des trophallaxies n'était jamais significativement différente pour une même durée d'isolement entre les individus à jeun et les individus alimentés.

A l'inverse, l'isolement social n'a eu aucun effet significatif sur la durée totale des toilettages interindividuels (ANOVA ; Fig. 4b et 4d).



**Figure 4** : Influence de l'isolement social sur la durée des trophallaxies (a et c) et des toilettes interindividuelles (*allogroomings*) (b et d) avant (barres blanches) et après isolement (barres grises), pour des ouvrières isolées avec accès à la nourriture (a et b) et sans accès à la nourriture (c et d). Les étoiles indiquent des différences significatives (ANOVA). Les valeurs sont les moyennes  $\pm$  erreurs types. n = 10 dyades par rencontre.

## INTERPRETATION ET CONCLUSION PARTIELLE

Les résultats que nous avons obtenus montrent que **l'isolement social a un effet important sur la mortalité des ouvrières *C. fellah***. Lorsqu'elles ont accès à la nourriture, elles meurent plus vite que quand elles sont maintenues par deux. L'isolement social constituerait **un stress dont les effets dépendraient des conditions d'alimentation** et qui se manifesterait plus intensément dans une situation de jeûne. Par ailleurs, la conjonction de l'isolement social et de la privation de nourriture provoque une perte de poids par rapport aux ouvrières maintenues à jeun mais en groupe. Cette perte de poids pourrait être due à une modification du rythme d'activité. En effet Gallé (1978) a montré que l'isolement social provoquait une augmentation de la consommation d'oxygène chez *Camponotus vagus*. De plus, Cole (1991) a montré que l'activité générale des ouvrières dépendait de la taille du groupe chez *Leptothorax allardycei*.

**L'isolement social ne modifie pas la durée des allogroomings mais induit une très forte augmentation de la durée des trophallaxies**, indépendamment de l'accès à la nourriture. Il est alors peu probable que les trophallaxies échangées soient, dans notre situation expérimentale, motivées par les échanges alimentaires.

Beaucoup d'auteurs attribuent une fonction d'apaisement aux trophallaxies. Des trophallaxies d'apaisement ont en effet été constatées sur le terrain entre des ouvrières appartenant à des espèces différentes notamment entre *Solenopsis invicta*, *S. geminata* et *Pheidole dentata* (Bhatkar 1979a, b). En laboratoire, des échanges alimentaires ont été décrit par Carlin & Hölldobler (1986) chez *Camponotus pennsylvanicus* entre des ouvrières issues de colonies différentes. Cependant, ces échanges ne sont pas tout à fait des trophallaxies mais plutôt des régurgitations sans contact entre les ouvrières. Il en résulte généralement une diminution de l'intensité des comportements agressifs. Par ailleurs, dans des colonies orphelines de *Ponera coarctata* il se met en place une hiérarchie très importante entre les ouvrières, avec beaucoup de comportements agonistiques. Liebig et coll. (1996) ont rapporté l'existence de trophallaxies ritualisées pendant cette période et qui permettent d'éviter l'agression. Des comportements agressifs induisent également des trophallaxies dans l'espèce esclavagiste *Chalepoxenus muellerianus* (Heinze 1996). Il est toutefois peu probable que les trophallaxies manifestées par les ouvrières isolées aient une fonction d'apaisement puisque pratiquement aucun comportement agressif n'a été observé pendant ces rencontres dyadiques.

Les longues trophallaxies succédant à l'isolement pourraient être motivées par un « besoin social », ces comportements constituant un des comportements les plus puissants

pour le maintien du lien social chez les fourmis (Wheeler 1910). Comme nous l'avons vu, la composition en hydrocarbures de la cuticule semble être dynamique et a pu changer pendant la période où l'ouvrière était maintenue en isolement social. Elles seraient nécessaires à l'homogénéisation des hydrocarbures et à la bonne intégration de l'ouvrière dans sa colonie. Les trophallaxies permettraient alors à l'ouvrière isolée de réajuster son profil d'hydrocarbures avec celui de la colonie. Cette question a fait l'objet de la deuxième partie de cette étude.



Chapitre 2 : Contributions individuelles et homogénéisation  
de l'odeur coloniale

(ARTICLE 2)

INDIVIDUALITY IN HYDROCARBON PRODUCTION OBLIGES *CAMPONOTUS FELLAH* WORKERS  
CONTINUAL EXCHANGE TO BE INTEGRATED IN THEIR COLONY

R. BOULAY, A. HEFETZ, V. SOROKER & A. LENOIR

SOU MIS A *ANIMAL BEHAVIOUR*

**INTRODUCTION**

On s'en souvient, le profil des HCs cuticulaires est dynamique, c'est à dire qu'il change au cours du temps (Vander Meer et coll. 1989b ; Provost et coll. 1993 ; Nielsen et coll. 1999). Le modèle de l'odeur coloniale *Gestalt* introduit par Crozier & Dix (1979) suppose une homogénéisation fréquente des signaux de reconnaissance produits par tous les individus et peut expliquer comment, bien qu'évoluant sans cesse, l'odeur coloniale reste uniforme. Cependant une hypothèse alternative est que les profils des HCs de chaque individu évoluent tous parallèlement, conservant ainsi une même proximité inter-individuelle.

Cette question n'a encore été que très peu étudiée, et la plupart des recherches qui y ont été consacrées ont consisté à séparer des fractions de colonie, maintenant une forme de *Gestalt* à l'intérieur des groupes (Dahbi & Lenoir 1998b). La possibilité de maintenir en vie des ouvrières *C. fellah* isolées (et donc séparées de l'odeur *Gestalt*) pendant plusieurs semaines (chapitre 1, Boulay et coll. 1999) a permis de rechercher si les contacts sociaux étaient nécessaires au maintien de l'ouvrière au centre de la *Gestalt* et à son intégration dans la colonie.

Dans certaines espèces d'hyménoptères sociaux, les ouvrières, même non fécondées, sont capables de pondre des œufs qui donnent généralement des mâles<sup>19</sup>. Toutefois, la reine exerce souvent un contrôle important sur cette ponte (Passera 1988 ; Bourke & Franks 1995). Lorsque des ouvrières sont soustraites à l'action inhibitrice de la reine, certaines d'entre elles peuvent développer des ovaires et pondre des œufs. Hölldobler & Carlin (1989) ont effectué cette expérience chez l'espèce monogyne *Aphaenogaster cockerelli*. En réunissant par la suite les deux groupes, ces auteurs ont remarqué que les ouvrières du groupe sans reine dont les ovaires étaient développés étaient systématiquement agressées par les ouvrières maintenues au contact de la reine. De même, chez *Apis mellifera*, une forme de « *worker policing*<sup>20</sup> » consiste en l'agressivité exprimée envers les ouvrières ayant des ovaires développés par les autres ouvrières (van der Blom 1991 ; Visscher and Dukas 1995). Dès lors il nous était impossible de ne pas considérer l'hypothèse selon laquelle d'éventuels comportements agressifs exprimés par les ouvrières restées dans le nid envers des congénères isolées ne soient pas dus à la non homogénéisation des signatures chimiques mais au développement ovarien en l'absence de contrôle royal.

---

<sup>19</sup> voire des femelles par parthénogenèse thélytoque chez *Cataglyphis cursor* (Cagniant 1979 ; 1983), chez *Pristomyrmex pungens* (Tsuji 1988), chez *Cerapachys biroi* (Tsuji 1995) chez *Messor capitatus* (Grasso et coll. 1998) et chez *Platythyrea punctata* (Schilder & Hölldobler 1999).

<sup>20</sup> politique ouvrière : selon la *Kin selection theory* chaque ouvrière va tenter de maximiser la reproduction de son génotype par exemple en diminuant la production d'œufs mâles par les autres ouvrières (Ratnieks 1988 ; Ratnieks & Visscher 1990 ; van der Blom 1991 ; Montague & Oldroyd 1998).

## EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

### Expérience 1 : Analyse du profil d'hydrocarbures cuticulaires

Les hydrocarbures cuticulaires des ouvrières *C. fellah* ont été identifiés par chromatographie gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (Tableau 4). Nous avons identifié 12 alcanes (C<sub>17</sub> à C<sub>31</sub>), 15 monométhylalcanes, un diméthylalcane, un triméthylalcane et un seul alcène. Cependant certains composés n'ont pu être séparé par nos conditions chromatographiques, montrant uniquement 25 pics. Treize de ces pics furent utilisés dans les analyses statistiques ultérieures (en gras sur le Tableau 4).

Produits (par temps de rétention croissant)	Quantité relative
C <sub>17</sub>	t
C <sub>18</sub>	t
C <sub>19</sub>	t
C <sub>20</sub>	t
<b>C<sub>21</sub></b>	**
C <sub>23</sub>	t
C <sub>25</sub>	*
7Me-C <sub>25</sub>	t
<b>C<sub>26</sub></b>	**
3Me-C <sub>26</sub>	t
<b>C<sub>27</sub></b>	****
<b>11 + 13Me-C<sub>27</sub></b>	*
<b>7Me-C<sub>27</sub></b>	***
<b>3Me-C<sub>27</sub></b>	****
<b>C<sub>28</sub></b>	**
8 Me-C <sub>28</sub>	*
4 Me-C <sub>28</sub>	t
<b>C<sub>29:2</sub></b>	*
<b>C<sub>29</sub></b>	**
<b>15 + 13 + 11Me-C<sub>29</sub></b>	**
<b>7, 15 DiMe-C<sub>29</sub></b>	***
3Me-C <sub>29</sub>	*
C <sub>31</sub>	*
<b>15 + 13 + 11Me-C<sub>31</sub></b>	**
<b>7 + 15 + 19Me-C<sub>31</sub></b>	***

**Tableau 4 :** Hydrocarbures identifiés sur la cuticule des ouvrières *C. fellah* et leurs quantités relatives exprimées par : t (trace) < 1% ; \* < 2% ; \*\* < 5% ; \*\*\* < 10% ; \*\*\*\* > 10%.

Nous avons calculé les quantités des quatre espèces d'hydrocarbures cuticulaires chez des fourmis prélevées dans leur colonie à 40 jours d'intervalle (non isolées à J0 et J40) et chez des fourmis isolées pendant 3, 20 et 40 jours à partir de J0. Cette expérience a été effectuée sur deux colonies. Les résultats sont exprimés dans le tableau 5, et indiquent que la quantité totale d'HCs n'était pas différente ni entre les colonies (ANOVA,  $P = 0,59$ ), ni entre les groupes de fourmis échantillonnés à J0, J3, J20 et J40, qu'elles soient isolées ou non (ANOVA  $P = 0,18$ ). L'isolement social n'a pas non plus d'influence significative sur la quantité d'alcanes, qu'ils soient méthylés ou non (Tableau 5).

	Hydrocarbures	Ouvrières non isolées		Ouvrières isolées			<i>P</i>
		J0	J40	J3	J20	J40	
Colonie 1	Alcanes	34 ± 4	30 ± 4	42 ± 8	40 ± 2	48 ± 10	0.44
	Méthylalcanes	91 ± 15	104 ± 16	107 ± 9	136 ± 25	74 ± 13	0.10
	Total	126 ± 24	135 ± 20	150 ± 23	177 ± 10	123 ± 32	0.07
Colonie 2	Alcanes	36 ± 8	46 ± 11	19 ± 24	40 ± 14	61 ± 11	0.61
	Méthylalcanes	142 ± 19	91 ± 26	122 ± 17	88 ± 17	95 ± 22	0.30
	Total	180 ± 30	138 ± 39	143 ± 30	129 ± 31	166 ± 37	0.73

**Tableau 5 :** Quantités en mg (moyennes ± erreurs types) d'hydrocarbures cuticulaires récupérés après un lavage de 10 mn dans 1 ml de pentane. Les valeurs de *P* sont données par une ANOVA.  $n = 5$  pour tous les groupes sauf pour colonie 1, J40 non isolée :  $n = 4$ .

Les pourcentages relatifs des 13 produits majoritaires des ouvrières des deux colonies étaient significativement différents (MANOVA,  $P < 0,001$ ). Par ailleurs, les différentes conditions expérimentales (isolement) avaient aussi un effet significatif sur les pourcentages relatifs des produits (MANOVA,  $P < 0,002$ ). Cependant, il n'y avait pas d'interaction significative entre ces deux facteurs (colonie et condition expérimentale, MANOVA,  $P < 0,08$ ).

Pour estimer la divergence des profils d'HCs en fonction des conditions expérimentales, nous avons effectué une analyse discriminante pour chaque colonie à partir des pourcentages relatifs. Pour la colonie 1 (Fig. 5) le profil des HCs des ouvrières non isolées à J0 était significativement différent de celui des ouvrières isolées et échantillonnées à J3, J20 et J40 ( $P = 0,026$ ,  $P < 0,001$  et  $P < 0,001$  respectivement). La différence entre les ouvrières non isolées à J0 et à J40 n'était par contre pas significative ( $P = 0,24$ ). A l'inverse, la différence entre les ouvrières échantillonnées au bout de 40 jours était significativement différente chez les individus isolés et ceux maintenus dans leur colonie ( $F_{8,12} = 11,23$ ,  $P = 0,001$ ).

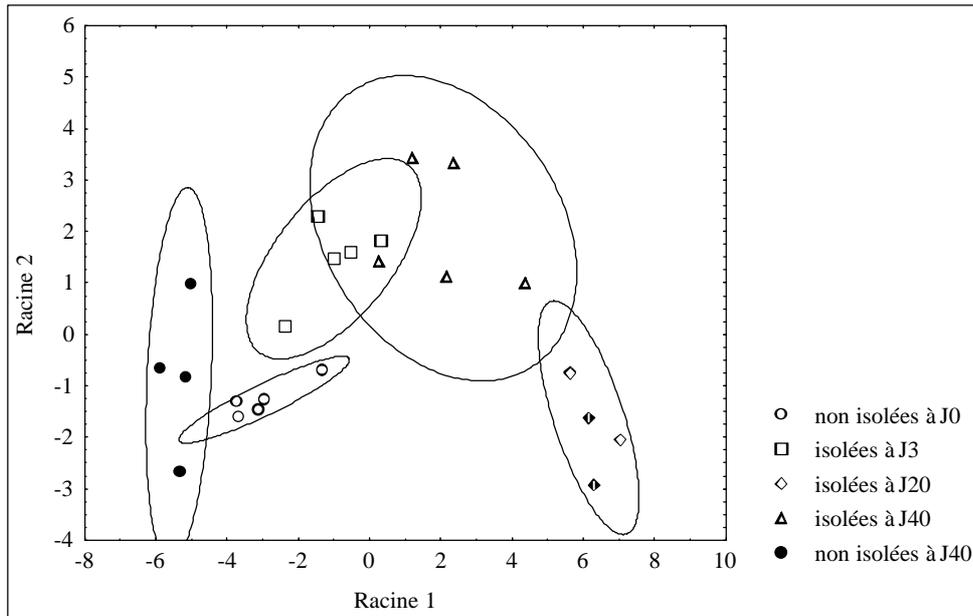


Figure 5 : Représentation graphique des profils cuticulaires des fourmis isolées (J3, J20 et J40) et non isolées (J40) pour la colonie 1.

Pour la colonie 2 (Fig. 6), le profil des HCs cuticulaires était différent chez les ouvrières non isolées mais échantillonnées à 40 jours d'intervalle ( $P < 0,001$ ). Bien que 3 jours d'isolement n'aient pas suffi pour induire une divergence significative du profil d'HCS ( $P = 0,45$ ), une durée d'isolement plus longue (20 et 40 jours) induisit une divergence significative par rapport aux ouvrières non isolées, qu'elles aient été échantillonnées au début (J0) ou à la fin (J40) de l'expérience.

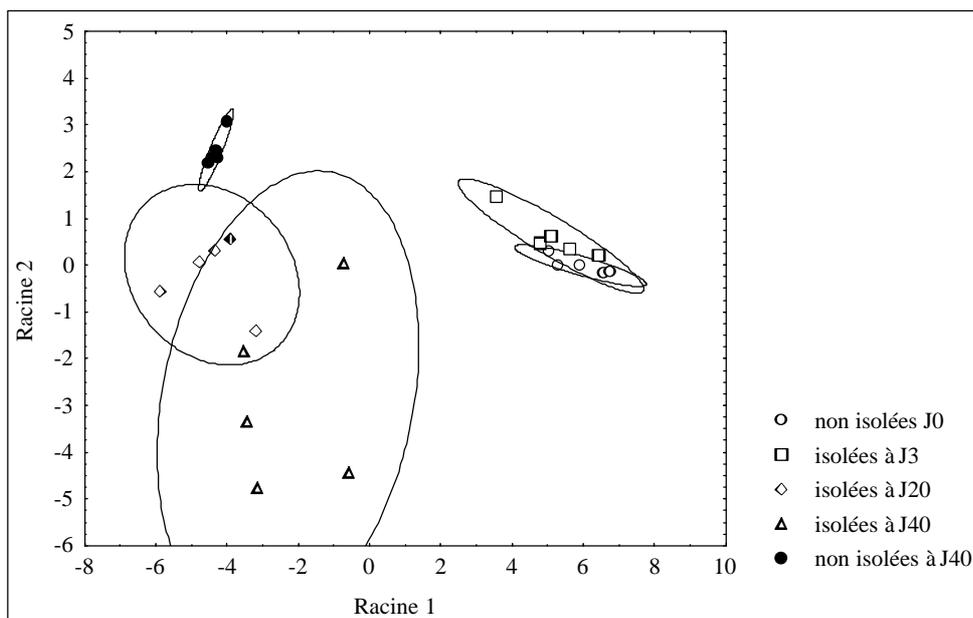


Figure 6 : Représentation graphique des profils cuticulaires des fourmis isolées (J3, J20 et J40) et non isolées (J40) pour la colonie 2.

Pour estimer l'homogénéité des profils cuticulaires entre des individus d'un même groupe expérimental, nous avons calculé les distances euclidiennes moyennes séparant chaque point. Que ce soit pour l'une ou l'autre des deux colonies, la distance euclidienne moyenne séparant les profils d'HCs de deux individus isolés pendant 40 jours était significativement plus grande que celle séparant les profils de deux individus non isolés (Tableau 6 ; ANOVA,  $P < 0,001$  et  $P < 0,001$  ; test *post hoc* LSD,  $P < 0,001$ ).

	Non isolées J0	Non isolées J40	Isolées J3	Isolées J20	Isolées J40
Colonie 1	6,38 ± 1,44 ab	2,98 ± 0,81 a	8,44 ± 1,33 bc	10,53 ± 1,65 c	10,02 ± 2,09 c
Colonie 2	4,01 ± 0,68 a	9,99 ± 1,71 b	4,27 ± 0,97 a	13,10 ± 2,60 bc	14,15 ± 2,52 c

Tableau 6 : Distances euclidiennes moyennes ( $\pm$  erreurs types) séparant les profils cuticulaires de deux ouvrières appartenant à un même groupe expérimental. Les lettres indiquent des différences significatives (ANOVA suivie du test *post hoc* LSD). Les effectifs sont donnés sur le tableau 5.

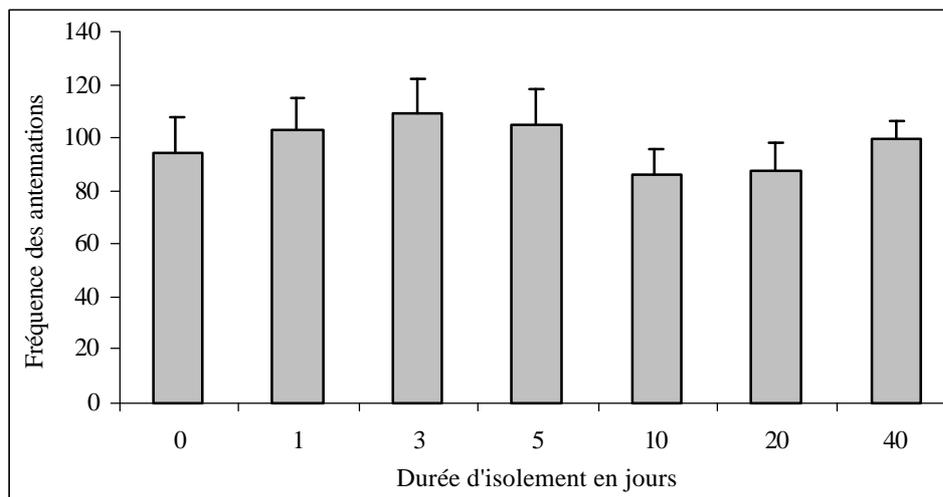
## Expérience 2 : Comportement et développement ovarien

Parallèlement à l'étude chimique, des ouvrières provenant de 5 colonies ont été isolées pendant 0 (témoin), 1, 3, 5, 10, 20 et 40 jours (selon le même protocole que celui décrit précédemment, article 1). Chaque ouvrière recevait de la nourriture 2 fois par semaine (nectar). Vingt quatre heures avant la fin de la période d'isolement, elles étaient marquées d'un point de couleur sur le thorax afin de les reconnaître individuellement, puis étaient replacées dans leur tube d'isolement. À l'issue de la période d'isolement, les tubes contenant les fourmis étaient connectés à l'entrée de leur nid respectif. On enregistrait alors le comportement des ouvrières résidentes envers l'ouvrière introduite. À partir du premier contact, on relevait les comportements pendant 5 périodes de 5 minutes espacées chacune de 25 minutes. À l'intérieur d'une période d'observation, les comportements des ouvrières résidentes envers les fourmis introduites étaient relevés toutes les 10 secondes. Les comportements relevés étaient :

Contacts antennaires ; Léchages interindividuels ; Trophallaxies ; Postures agressives (flexion de l'abdomen et/ou ouverture des mandibules) ; Morsures

Les témoins (0 jour) étaient des ouvrières maintenues seulement 1 heure dans les tubes à essai (pour leur permettre de se calmer après la manipulation).

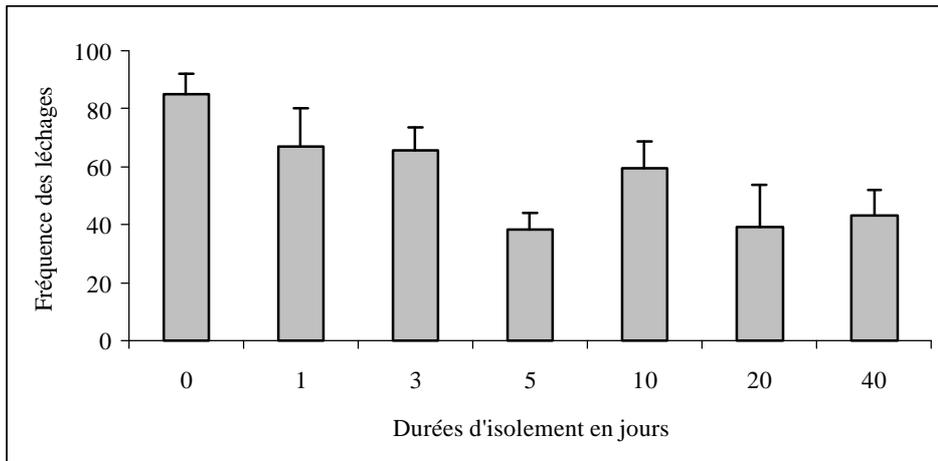
Une fois réintroduite dans leur colonie, les ouvrières étaient systématiquement explorées par leurs congénères. Les antennations étaient donc nombreuses mais ne variaient pas de façon significative avec la durée d'isolement (Fig. 7, Kruskal-wallis,  $P = 0,54$ ).



**Figure 7 :** Fréquence des antennations des résidentes envers les introduites (nombre total d'actes relevés). Les barres représentent les moyennes  $\pm$  erreurs types ( $n = 10$  par durée d'isolement).

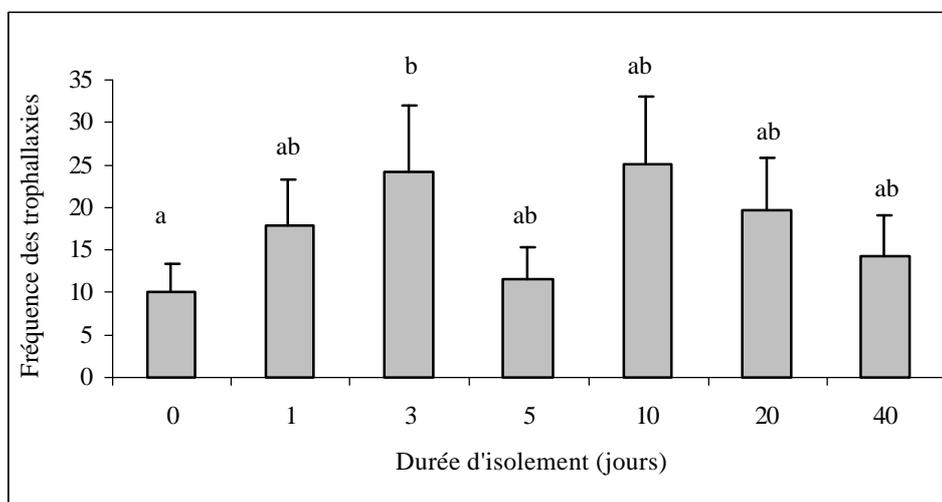
Nous avons observé en moyenne  $84,8 \pm 22,1$  léchages des ouvrières résidentes envers des ouvrières prélevées dans la même colonie et réintroduites seulement une après (Fig. 8 ;

0 jours d'isolement). Cette fréquence ne changeait pas significativement avec la durée d'isolement (Kruskal-Wallis,  $P = 0,053$ ).



**Figure 8** : Fréquence des léchages des ouvrières résidentes envers les ouvrières introduites (nombre total d'actes relevés). Les barres sont les moyennes  $\pm$  erreurs standards.  $n = 10$  par durée d'isolement.

Comme dans le cas des rencontres dyadiques (chapitre 1, expérience 3), le nombre de trophallaxies augmentait avec la durée d'isolement jusqu'à 5 jours d'isolement (Fig. 9 ; Kruskal-Wallis ;  $P = 0,0002$ ). Cependant, à partir de ce moment, la fréquence des trophallaxies diminuait pour atteindre, à 40 jours, un niveau similaire à celui des témoins.



**Figure 9** : Fréquence des trophallaxies des ouvrières résidentes envers les ouvrières introduites (nombre total d'actes relevés). Les barres sont les moyennes  $\pm$  erreurs types. Les lettres représentent les différences significatives (Test de Kruskal-Wallis suivi du test de Mann Whitney avec correction du seuil de significativité,  $\alpha = 0,002$ , pour une distribution non normale).  $n = 10$  par durée d'isolement.

Au fur et à mesure que la durée d'isolement augmentait, la fréquence des menaces (non représentées) et des morsures augmentaient significativement (Fig. 10) (Kruskal-Wallis,  $P < 0,0001$  dans les deux cas). Jusqu'à 5 jours d'isolement les menaces et les

morsures étaient quasiment inexistantes. À partir de 10 jours d'isolement nous avons observé une augmentation des morsures jusqu'à la fréquence de  $60,2 \pm 10,1$  à 40 jours d'isolement. Les fortes morsures enregistrées à partir de 10 jours d'isolement conduisirent à la mort de la plupart des ouvrières introduites bien qu'il ne fût pas possible de le mesurer de façon précise. En effet avec les nombreuses interactions, la marque de peinture déposée sur le thorax des ouvrières était souvent éliminée avant la mort certaine de l'ouvrière.

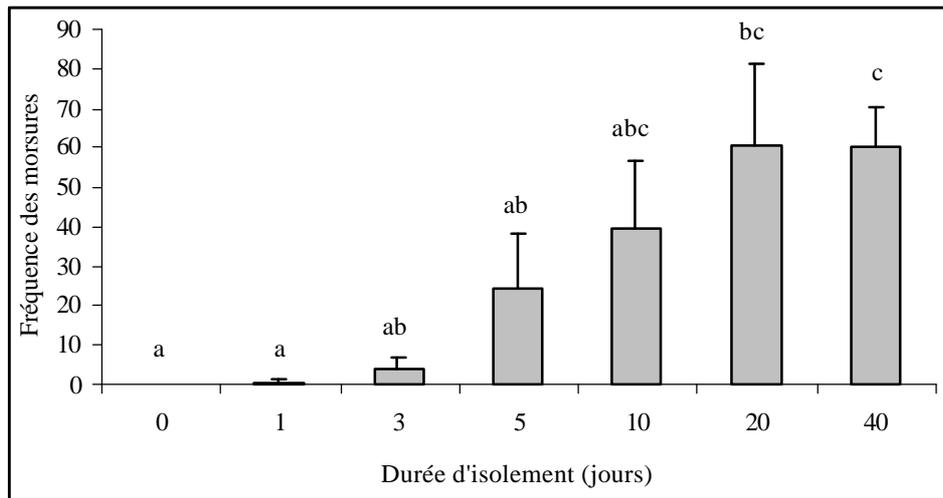


Figure 10 : Fréquence des morsures des ouvrières résidentes envers les ouvrières introduites (nombre total d'actes relevés). Les barres sont les moyennes  $\pm$  erreurs types. Les lettres représentent les différences significatives (Test de Kruskal-Wallis suivi du test de Mann Whitney avec correction du seuil de significativité,  $\alpha = 0,002$  pour une distribution non normale).  $n = 10$  par durée d'isolement.

Il faut noter que les comportements des ouvrières résidentes envers les ouvrières introduites étaient souvent contradictoires, et d'autant plus pour les durées d'isolement intermédiaires de 5 à 20 jours. En effet, à de nombreuses reprises, certaines ouvrières exprimaient des comportements agressifs alors que d'autres effectuaient des trophallaxies.

Trente ouvrières ont alors été isolées pendant 20 jours. À l'issue de cette période, 15 d'entre elles étaient réintroduites dans leur colonie comme précédemment décrit. Chacune des 15 autres fourmis était remplacée pendant 5 jours supplémentaires avec 5 ouvrières *major* homocoloniales non isolées et dont l'extrémité des mandibules avaient été préalablement coupée afin d'éviter d'éventuelles morsures. Pour chaque ouvrière isolée, ses 5 congénères *major* étaient remplacées tous les jours. Après ces 5 jours, les ouvrières étaient réintroduites une par une dans leur colonie et les comportements des résidentes étaient relevés.

Lorsque les ouvrières avaient pu être en contact avec des congénères non isolées pendant 5 jours avant de regagner leur colonie d'origine, elles étaient significativement moins agressées que celles ayant isolées et directement réintroduites (Fig. 11).

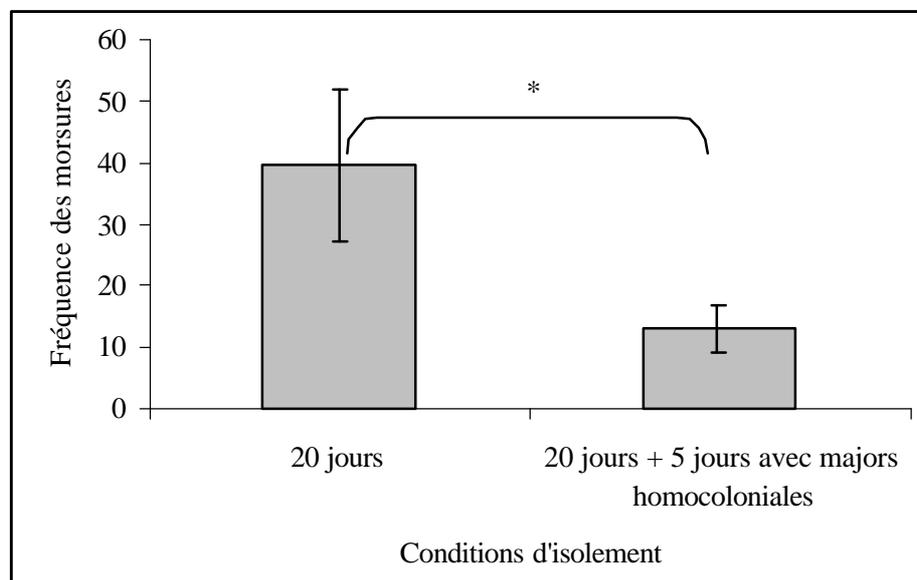


Figure 11 : Fréquence des morsures des ouvrières résidentes envers les ouvrières introduites (nombre total d'actes relevés). Les barres sont les moyennes  $\pm$  erreurs types. La différence est significative (Test de Mann Whitney,  $P = 0,017$ ).

Enfin, nous avons disséqué l'abdomen de 20 ouvrières prélevées à l'intérieur du nid avec reine ainsi que l'abdomen de 20 ouvrières des mêmes nids mais isolées pendant 20 jours. Nous n'avons trouvé aucun degré de développement ovarien dans l'une ou l'autre des deux situations expérimentales. Par ailleurs dans tous les fragments de sociétés récoltés sur le terrain et maintenus en laboratoire en l'absence de reine nous n'avons jamais constaté la ponte des ouvrières et/ou la production de mâles.

## INTERPRETATION ET CONCLUSION

L'évolution temporelle du profil des hydrocarbures cuticulaires qui a été démontrée chez *S. invicta* (Vander Meer et coll. 1989b), chez *L. lichtensteini* (Provost et coll. 1993) et chez *F. truncorum* (Nielsen et coll. 1999) existe aussi chez *C. fellah* (expérience 1). Nos résultats indiquent également que **l'isolement social est suivi d'une divergence progressive des hydrocarbures cuticulaires.**

Il était possible que le stress provoqué par un isolement social prolongé induise lui-même une dérégulation de la biosynthèse des hydrocarbures. Cependant l'isolement social ne semble pas affecter la quantité de chaque classe d'hydrocarbure. Or, il est peu probable qu'une dérégulation induite par le stress n'affecte pas les premières mais les dernières étapes enzymatiques de la synthèse des hydrocarbures, permettant la production d'un alcane contre un autre.

L'absence d'échanges d'HCs avec les congénères peut être à l'origine de la modification de l'odeur individuelle. Les échanges d'HCs ont été démontrés chez *C. niger* (Soroker et coll. 1994), chez *Pachycondyla apicalis* (Soroker et coll. 1998) mais aussi chez *C. fellah* (article 4, Boulay et coll. soumis) où ils sont particulièrement intenses (en situation dyadique, une ouvrière échange en moyenne 41.9% de ses HCs en 24 heures). Vingt jours d'isolement semblent suffisant pour que les HCs provenant de la colonie disparaissent de la cuticule de l'ouvrière (au moins partiellement), laissant la place aux seuls HCs produits par l'ouvrière elle-même.

Bien que toutes les ouvrières aient été isolées le même jour et dans les mêmes conditions, leurs profils individuels divergent les uns des autres indiquant que la biosynthèse des HCs est polymorphe et que l'homogénéité du profil est assurée par le mélange des HCs individuellement produits. Ceci démontre aussi que chez *C. fellah*, l'odeur coloniale est de type *Gestalt*. Ainsi, l'uniformité de l'odeur coloniale, malgré son évolution temporelle, ne résulte pas d'un changement parallèle de toutes les odeurs individuelles mais bien des échanges continus d'HCs.

**Au fur et à mesure que la durée d'isolement augmente et que les profils d'HCs individuels divergent de la colonie, les ouvrières sont de moins en moins tolérées dans leur nid.** Par ailleurs, des contacts sociaux avec des congénères réduisent les contacts agressifs et peuvent rendre à nouveau possible l'intégration des ouvrières isolées dans leur

colonie. Il serait alors intéressant de vérifier chimiquement que leurs profils cuticulaires d'hydrocarbures sont bien à nouveau au centre du profil colonial.

L'intolérance des résidentes ne résulte pas d'un conflit entre ouvrières puisque **l'isolement social n'est suivi d'aucun développement ovarien**. Dans la plupart des espèces de *Camponotus*, la reine exerce un contrôle absolu sur la ponte des ouvrières (revues de Passera 1988 et Hölldobler & Wilson 1990). Lorsque la reine est expérimentalement ôtée de la colonie ou qu'elle meurt, les ouvrières peuvent pondre des œufs mâles. L'oviposition reste toutefois un phénomène rare chez *Camponotus* puisque Bier (1953) indique qu'en moyenne seulement 0,3 à 0,6 œufs sont pondus par ouvrière. Nous ne l'avons jamais observé chez *C. fellah*. Par ailleurs, chez *Camponotus aethiops* Dartigues (1978) indique que pour que l'oviposition des ouvrières ait lieu il faut que le nombre d'ouvrières soit au minimum d'une trentaine d'individus.

Les comportements agressifs des ouvrières résidentes dans le nid envers leurs congénères isolées interviennent lorsque ces dernières ont été maintenues seules pendant 10 à 20 jours, durée correspondant au début de la divergence des HCs. Puisque ces molécules sont, pour le moment, les seules connues pour intervenir dans la reconnaissance coloniale, il est fort probable que la différence d'odeur des ouvrières isolées soit à l'origine de l'intolérance par leurs congénères. Ceci montre l'importance pour l'ouvrière de rester en contact avec ses congénères afin d'être au centre de l'odeur *Gestalt*.

Chez *Cataglyphis niger*, les trophallaxies constituent un moyen privilégié assurant les échanges d'HCs entre individus de la même colonie. Comme nous en avons déjà émis l'hypothèse précédemment, les fréquentes trophallaxies observées après une période d'isolement relativement courte (3 à 5 jours) pourraient permettre à l'ouvrière isolée de se remettre en phase avec l'odeur de sa colonie.

Il est intéressant de noter que l'intolérance observée dans cette expérience n'était manifestée que par peu d'ouvrières (gardiennes ?). La sensibilité aux différences de profil cuticulaires est certainement très différente d'une ouvrière à une autre. Contrairement à la plupart des protocoles qui sont basés sur l'observation du comportement des fourmis en rencontres dyadiques, l'observation directe dans le nid et sur une période assez longue permet d'enregistrer des différences reflétant mieux la réalité, puisque tenant compte de la réaction coloniale dans sa globalité. Par ailleurs, l'observation dans le nid permet de tenir compte de l'influence du contexte sur la réponse des ouvrières. En effet, le seuil de d'acceptation est variable et dépend de la présence de congénères et du nid comme cela fût

démontré chez *Acromyrmex octospinosus* (Viana & Lenoir 1996) et chez *Polistes dominulus* (Starks et coll. 1998).

Bien que nos résultats indiquent que chaque ouvrière participe à la formation de l'odeur coloniale, il n'est pas possible d'exclure que la reine participe de manière prépondérante à la *Gestalt* comme chez *Camponotus floridanus* (Carlin & Hölldobler 1987). Nous n'avons pas analysé les profils d'HCS des reines *C. fellah* et nous ne pouvons conclure quant à leur rôle dans la *Gestalt*, cependant si elles en sont la source principale, leurs productions sont également éliminées après 20 jours d'isolement.



## Chapitre 3 : Dynamique du modèle de référence

(ARTICLE 3)

CAMPONOTUS FELLAH WORKERS NEED CONTINUAL TRAINING TO MAKE THE DIFFERENCE  
BETWEEN CONSPECIFIC LABELS

R. BOULAY & A. LENOIR

A SOUMETTRE A *NATURWISSENSCHAFTEN*

### INTRODUCTION

La reconnaissance coloniale consiste en la comparaison du phénotype d'un individu rencontré avec une référence interne (ou *template*). Le problème posé aux fourmis dans cette situation est proche de celui auxquels leurs observateurs sont soumis lorsqu'ils doivent décider de la validité d'une hypothèse statistique : comment accepter un individu de la même colonie et rejeter un individu d'une colonie étrangère avec le minimum de chances de se tromper. La situation se complique si l'on considère d'une part, que du fait de la polyandrie même dans les colonies monogynes pourtant très fermées l'hétérogénéité génétique entre fourmis homocoloniales est parfois proche de l'hétérogénéité intercoloniales (Sanada et coll. 1997) et que d'autre part, les équipements enzymatiques et leurs systèmes de régulation à l'origine des labels individuels sont certainement assez polymorphes.

Un des moyens de réduire le risque de traitement non approprié est, comme nous l'avons vu précédemment, d'échanger les signatures individuelles afin que chaque membre de la colonie porte un signal commun, le plus homogène et le plus précis possible. Cependant, l'odeur coloniale étant dynamique, de faibles différences entre les profils des ouvrières sont maintenues (certainement du fait de l'inertie de l'homogénéisation des hydrocarbures, et peut être aussi à cause des différences entre sous-castes et entre adultes et larves). Cela implique que le modèle de référence ne soit pas fixé mais soit constamment remis à jour, de la même façon que le label colonial (Vander Meer & Morel 1998 ; Lenoir et coll. 1999).

La possibilité de maintenir des ouvrières isolées a permis de rechercher si de fréquents contacts sociaux étaient nécessaires pour actualiser le *template* aussi proche que possible du label colonial par une habitude aux odeurs des congénères toutes très proches les unes des autres et permettant la discrimination de différences plus importantes entre des labels intercoloniaux.

## EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS

Des ouvrières *C. fellah* âgées de trois semaines à un mois ont été privées de contacts sociaux pendant 5, 10 et 20 jours avant d'être placées en dyade avec des ouvrières soumises à la même situation d'isolement social mais appartenant soit à la même colonie, soit à une autre colonie, soit à une autre espèce : *Camponotus vagus*. Les interactions étaient alors relevées pendant 5 mn à partir du premier contact. Des rencontres dyadiques hétérocoloniales et hétérosécifiques ont également été effectuées entre des ouvrières non isolées (témoins). Les rencontres étaient effectuées en réunissant les tubes où les ouvrières étaient maintenues comme précédemment décrit. Les scores suivants étaient attribués aux comportements : 0 : antennations, trophallaxies et léchages ; 1 : ouvertures des mandibules ; 2 : flexions de l'abdomen ; 3 morsures. Ces scores permettaient de calculer un indice d'agression (*A.I.*) par la formule suivante (Hefetz et coll. 1996) :

$$A.I. = \frac{\sum_{i=1}^n A.I_i \times t_i}{T}$$

où *A.I<sub>i</sub>* et *t<sub>i</sub>* sont le score et la durée de chaque acte et *T* est la durée totale d'interaction. Cet indice pouvait donc varier de la valeur minimale 0 (aucun contact agressif) à la valeur maximale 3 où toutes les interactions étaient des morsures.

En situation homocoloniale, les ouvrières *C. fellah* n'étaient pas agressives à l'exception de quelques flexions parfois observées au début des tests. Au contraire, elles étaient beaucoup plus agressives lorsqu'elles étaient en situation allocoloniale que lorsqu'elles étaient en situation homocoloniale (Fig. 12A ; ANOVA, *P* < 0,001). Lors des rencontres entre ouvrières *C. fellah* non isolées et appartenant à des colonies différentes, nous avons observé très peu de trophallaxies (Tableau 7) et la plupart des contacts étaient agressifs (*A.I.* = 0,57 ± 0,11). L'isolement social provoquait une diminution significative des comportements agressifs (ANOVA, *P* = 0,008) qui devenaient, après 20 jours, non significativement différents de ceux exprimés entre des ouvrières homocoloniales également

après 20 jours d'isolement social (Fig. 12A). Les trophallaxies augmentaient significativement avec la durée de l'isolement social (ANOVA,  $P < 0,001$ ) mais étaient significativement plus longues lors des rencontres homocoloniales.

Lors des rencontres entre ouvrières *C. fellah* avec *C. vagus*, nous n'avons observé aucune trophallaxie, que ce soit pour les individus isolés 20 jours ou non isolés (Tableau 7). De plus, l'indice d'agressivité était très élevé et non significativement différent dans les deux cas (Fig. 12B) indiquant une forte agressivité indépendante de la durée d'isolement.

	Rencontres homopécifiques				Hétérospécifiques	
	0 jour	5 jours	10 jours	20 jours	0 jour	20 jours
Homocoloniales	3,0 ± 1,2 a	76,9 ± 7,1 ab	50,7 ± 9,6 b	133,4 ± 20,3 c	0 ± 0	0 ± 0
Allocoloniales	1,7 ± 0,8 a	12,7 ± 12,3 a	46,0 ± 9,6 a	55,5 ± 9,2 a		
<i>P</i>	0.946	0.603	0.031	0.008		

Tableau 7: Durées totales des trophallaxies observées entre les ouvrières *C. fellah* allo- et homocoloniales et entre des ouvrières *C. fellah* et *C. vagus* soumises à des durées d'isolement de 0 à 20 jours. Les valeurs indiquent des moyennes ± erreurs types. Des lettres différentes indiquent des valeurs significativement différentes en fonction de l'isolement social (ANOVA suivie du test LSD). Les valeurs de *P* indiquent la significativité des différences entre allo-et homocoloniales pour chaque durée d'isolement (test LSD). Les effectifs sont indiqués sur la Fig. 12.

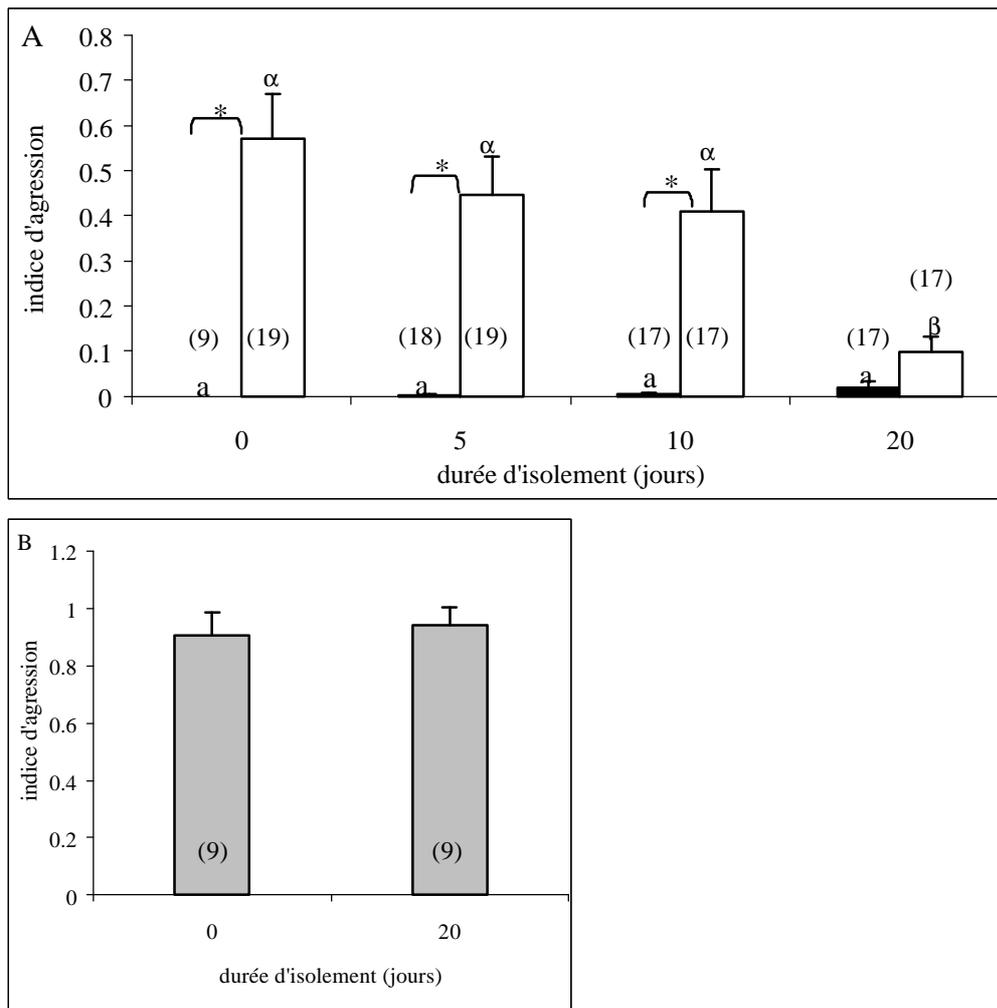


Figure 12 : Histogrammes des indices moyens d'agressivité ( $\pm$  erreurs types). A : entre des ouvrières allocoloniales (rectangles blancs) et homocoloniales (rectangles noirs). Des lettres romaines et grecques différentes indiquent des différences significatives en fonction de l'isolement pour les rencontre homo- et allospécifiques respectivement (ANOVA suivie du test LSD). Les étoiles indiquent pour chaque durée d'isolement si la différence entre allo- et homocolonial est significative (ANOVA suivie du test LSD). Les chiffres entre parenthèses sont les effectifs. B : entre des ouvrières hétérospécifiques (rectangles gris).

## INTERPRETATION ET CONCLUSION PARTIELLE

La reconnaissance coloniale chez les fourmis nécessite la formation d'un modèle de référence juste avant l'émergence (Isingrini et coll. 1985) ou plus souvent dans les heures qui suivent (Jaisson 1971 ; Morel et coll. 1988 ; Errard 1994a, b). Des ouvrières *C. fellah* âgées d'un mois sont capables de reconnaître leurs congénères et de les différencier d'individus d'une autre colonie ou d'une autre espèce. Cependant, **l'isolement social semble provoquer une perte des capacités de discriminer entre des individus allo- et homocoloniaux**. Il ne s'agit pas d'une simple diminution d'agressivité puisque les ouvrières hétérospécifiques étaient toujours reconnues et agressées. Ces résultats démontrent donc que le modèle de référence est bien dynamique.

Par ailleurs, la réactualisation du *template* semble nécessiter un entraînement permanent des ouvrières à l'odeur de leurs congénères pour extraire des caractéristiques globales aux membres de la colonie. Ce modèle prédit que les capacités de discrimination seront plus faibles lorsque l'hétérogénéité des profils rencontrés à l'intérieur d'une même colonie sera plus grande. C'est en effet le cas dans les colonies polygynes qui sont généralement plus ouvertes que les sociétés monogynes. D'un autre côté, la reconnaissance entre des ouvrières hétérospécifiques implique des signaux qualitativement différents qui sont persistants au cours du temps. Ceci explique pourquoi l'agression entre *C. fellah* et *C. vagus* n'était pas dépendante de l'isolement social.

Ces résultats démontrent une nouvelle fois l'importance de la cohésion sociale sur l'intégrité coloniale. La suite de cette étude a été consacrée à rechercher certains éléments physiologiques permettant d'expliquer le maintien des liens sociaux particuliers qui existent entre des congénères homocoloniales.



*Chapitre 4 : Influence de l'octopamine sur les trophallaxies induites par l'isolement social*

(ARTICLE 4)

OCTOPAMINE REVERSES THE ISOLATION-INDUCED INCREASE IN TROPHALLAXIS IN THE  
CARPENTER ANT *CAMPONOTUS FELLAH*

R. BOULAY, V. SOROKER, E. J. GODZINSKA, A. HEFETZ & A. LENOIR

SOUMIS A *THE JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY*.

**INTRODUCTION**

La privation de contact social entraîne des modifications comportementales importantes, et notamment une intensification des trophallaxies (chapitres 1 et 2). Ces nombreuses sollicitations qui semblent indépendantes de l'accès à la nourriture peuvent être interprétées comme une manifestation du rétablissement du lien social entre l'ouvrière isolée et ses congénères.

Or, chez les vertébrés les comportements de recherche induits par la séparation sociale sont souvent corrélés à des modifications du fonctionnement du SNC. En particulier, l'établissement de liens sociaux nécessite le fonctionnement du système noradrénergique. Lorsque ces liens sont brisés on constate à la fois une chute du taux de noradrénaline et l'expression de comportements de recherche des congénères (appels vocaux, surexcitation...). La noradrénaline n'étant pas présente dans le système nerveux de la plupart des insectes, nous nous sommes intéressés à l'influence de son analogue chez les invertébrés, l'octopamine (OA). La première partie de cette étude avait donc pour but de rechercher si les trophallaxies induites par l'isolement social étaient, du moins partiellement, modulées par l'administration d'octopamine.

La phentolamine est un antagoniste des récepteurs adrénérgiques des vertébrés qui a également une forte affinité pour les récepteurs à l'octopamine des tissus nerveux (pKi = 7,72 pour les récepteurs des tissus nerveux de *Locusta migratoria*, Roeder & Nathanson 1993). Pour savoir si l'effet de l'OA était bien dû à son action sur des récepteurs

octopaminergiques plutôt qu'à une surdose agissant sur d'autres récepteurs aminergiques nous avons recherché si les effets de l'OA pouvaient être limités suite à une co-injection de phentolamine.

L'OA agirait sur l'éveil et le comportement locomoteur dans plusieurs espèces d'insectes. Pour savoir si l'OA agit sur des réseaux nerveux spécifiquement liés à l'expression des trophallaxies et non pas sur l'activité motrice, nous avons également recherché si l'administration d'OA modifie l'activité locomotrice des fourmis.

L'OA contrôle un grand nombre de systèmes physiologiques périphériques. Elle stimule entre autre la libération de lipides par les œocytes (Orchard 1982), qui seraient les lieux de biosynthèse des HCs (Nelson 1969 ; et revue de Blomquist et coll. 1998). Nous avons donc recherché si l'OA modifiait la biosynthèse des hydrocarbures. Par ailleurs, parallèlement à l'observation comportementale des effets de l'OA sur les trophallaxies, nous avons étudié les effets de l'OA sur les transferts d'HCs entre ouvrières.

Le dernier volet de cette étude fût consacré à la quantification des amines biogènes présentes dans le cerveau des fourmis, en particulier l'OA, la sérotonine et la dopamine. Ces mesures ne figurent pas dans la publication soumise à *J. exp. Biol.* Nous avons abordé les deux questions suivantes :

La privation sociale a-t'elle un effet sur les taux d'OA, ainsi que sur ceux de sérotonine et de dopamine ?

Une injection périphérique d'OA ayant un effet comportemental se traduit-elle par une augmentation des taux d'OA, de dopamine et de sérotonine ?

## **EXPERIMENTATIONS ET RESULTATS**

### *Expérience 1 : Effets de l'octopamine sur le comportement après isolement*

Des ouvrières *C. fellah* ont été isolées pendant 5 jours comme décrit dans l'article 1, avec ou sans accès à de la nourriture. Cette durée correspondait à un bon compromis entre les effets de l'isolement sur la mortalité et ceux sur le comportement. À l'issue de cette période d'isolement, chaque ouvrière était endormie dans de la glace et recevait 0,5µl d'une solution d'OA. Les doses étaient de 0,75, 7,5, 75, 750 et 7500 ng par fourmi. Une heure après l'injection les fourmis étaient regroupées en dyade pendant 15 minutes (comme décrit dans le chapitre 1, Fig. 3) et leur comportement était enregistré en continu. Les témoins étaient des ouvrières isolées pendant 5 jours non injectées, et les contrôles étaient des

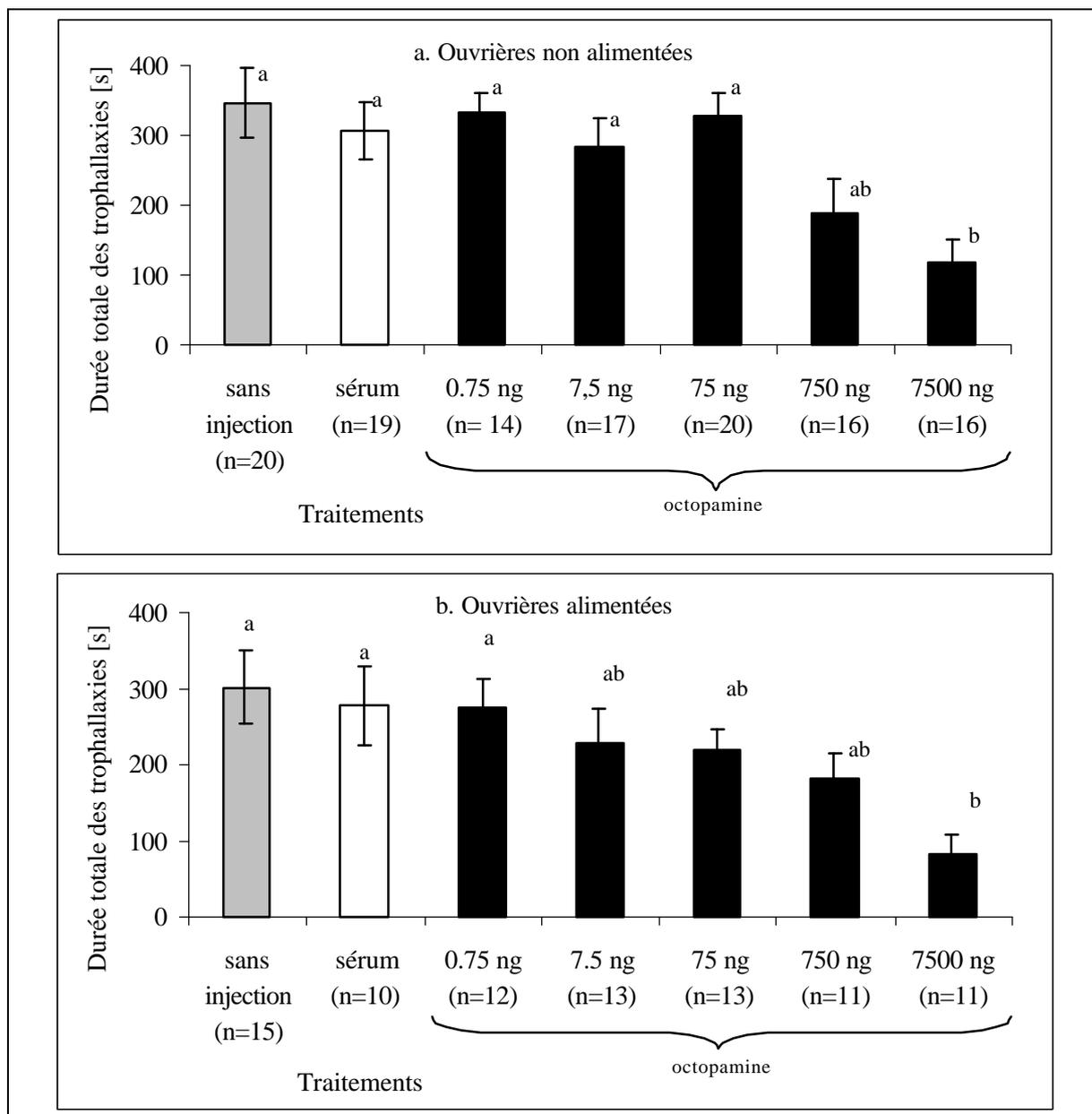
ouvrières isolées et recevant une injection de liquide physiologique. Les injections étaient effectuées entre le 5<sup>ème</sup> et le 6<sup>ème</sup> tergite abdominal grâce à un microcapillaire en verre.

Les toilettages interindividuels (*allogroomings*) n'étaient pas influencés par l'administration de drogue ou de liquide physiologique (Tableau 8), que ce soit pour les fourmis alimentées (ANOVA,  $P = 0,097$ ) ou pour les fourmis maintenues à jeun (ANOVA,  $P = 0,420$ ).

	Sans injection	Saline	OA 0,75 ng	7,5 ng	75 ng	750 ng	7500 ng
Ouvrières non alimentées	102,1 ± 50,9	123,5 ± 94,1	114,3 ± 115,5	67,1 ± 53,1	68,6 ± 58,5	93,4 ± 79,6	69,4 ± 34,4
Ouvrières alimentées	46,1 ± 13,3	84,7 ± 45,2	95,9 ± 47,0	118,0 ± 95,4	35,0 ± 9,4	97,4 ± 93,5	67,4 ± 36,1

Tableau 8 : Durées totales des toilettages interindividuels (*allogroomings*) entre des fourmis isolées 5 jours puis regroupées par deux. Les valeurs représentent les moyennes ± erreurs types, pour les ouvrières alimentées ou à jeun et recevant différentes doses d'octopamine une heure avant le test de 15 mn. Les effectifs sont sur la Fig. 13.

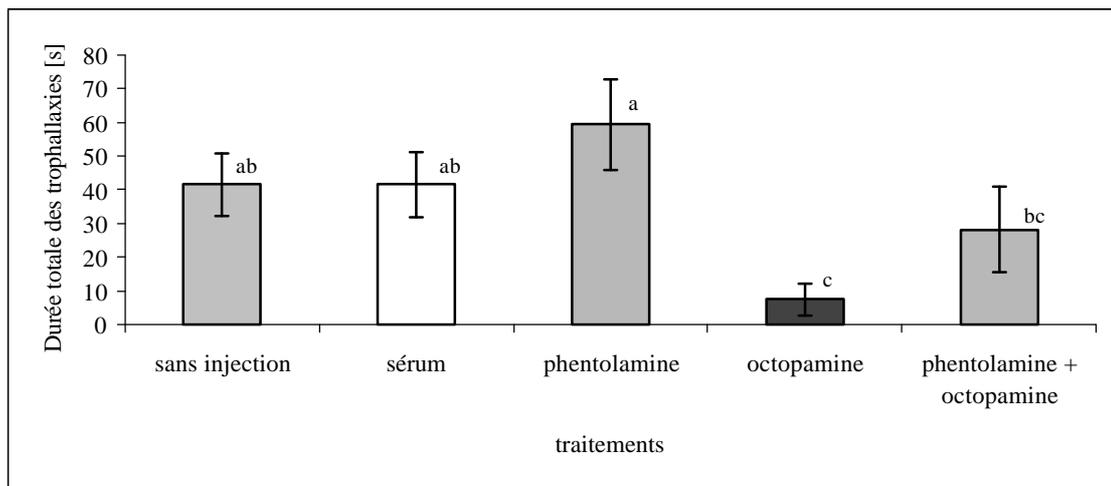
La durée des trophallaxies représentait environ 1/3 de la durée du test, que ce soit chez les fourmis isolées avec nourriture ou sans nourriture. L'administration de sérum physiologique n'affectait pas les trophallaxies. Par contre, l'administration d'octopamine provoquait une très forte diminution de la durée totale des trophallaxies pour les deux plus fortes doses utilisées, et quel que soit l'état de satiété (Fig. 13a et 13b). L'absence de différence significative due à l'état de satiété nous a conduit à cumuler les deux groupes dans la publication.



**Figure 13 :** Durées totales (moyennes  $\pm$  erreurs types) des trophallaxies entre des ouvrières isolées depuis 5 jours et réunies par deux pendant 15 minutes. a : ouvrières à jeun et b : alimentées. Les lettres indiquent des différences significatives (ANOVA suivie du test *Post Hoc* LSD).

### Expérience 2 : Effets d'une co-administration d'octopamine et de phentolamine (PA)

Dans cette expérience, les tests comportementaux étaient identiques aux précédents mais d'une durée de 5 min à partir du 1<sup>er</sup> contact entre les deux ouvrières isolées depuis 5 jours. L'administration de PA (750 ng) provoquait une augmentation non significative des trophallaxies. Cependant, les ouvrières recevant de la PA (750 ng) en même temps que de l'OA (7500 ng) trophallaient significativement plus que les ouvrières ne recevant que l'OA à 7500 ng (Fig. 14).



**Figure 14 :** Durées totales des trophallaxies entre des ouvrières isolées depuis 5 jours et réunies par deux pendant 5 minutes. Les barres représentent les moyennes  $\pm$  erreurs types. Les lettres indiquent des différences significatives entre les traitements (ANOVA suivie du test *Post Hoc* LSD). n = 10 par rencontre.

### Expérience 3 : Activité locomotrice

Nous avons également recherché l'effet de l'OA sur le comportement locomoteur, mesuré dans un actographe circulaire muni d'une cellule photoélectrique. Deux ouvrières issues de la même colonie et ayant reçu le même traitement (OA (7500 ng), ou liquide physiologique) étaient maintenues ensemble pendant deux heures dans le dispositif. Les deux cellules étaient reliées à un compteur enregistrant les coupures du faisceau lumineux.

Au cours des 2 heures de test, les fourmis avaient une activité locomotrice identique et qui n'était absolument pas différente qu'elles aient reçu du liquide physiologique ou de l'OA (Fig. 15).

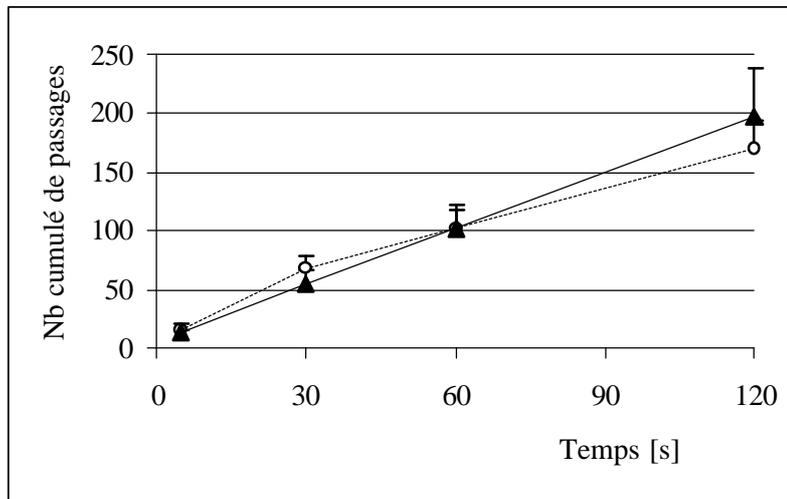
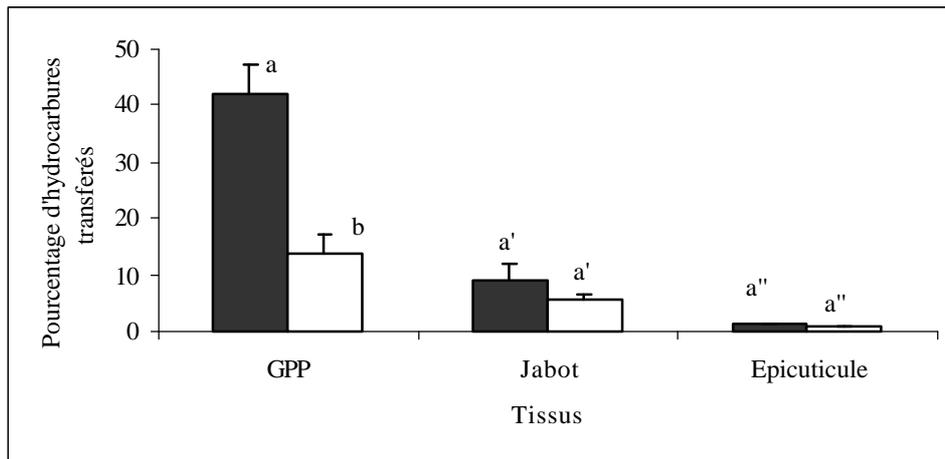


Figure 15 : Nombre cumulé de passages devant le faisceau lumineux par des ouvrières recevant du sérum physiologique (ronds blancs) ou de l'OA (7500 ng, triangles noirs).

#### Expérience 4 : Biosynthèse et transfert des HCs

Cette expérience a été réalisée par Victoria Soroker au département de zoologie de l'université de Tel Aviv (Israël), en utilisant des précurseurs de la biosynthèse des hydrocarbures marqués radioactivement. Les détails du protocole sont expliqués dans l'article soumis à *J. exp. Biol.* Les résultats indiquent que l'OA n'affecte pas la biosynthèse des HCs. Cependant la quantité d'hydrocarbures marqués transférés d'une ouvrière isolée depuis 24 heures vers une ouvrière non isolée est significativement plus faible lorsque cette dernière reçoit une administration d'OA (Fig. 16).



**Figure 16 :** Pourcentage d'HCs transférés d'une ouvrière isolée depuis 24 h vers une congénère non isolée ayant reçu soit 7500ng d'OA (rectangles blancs) soit du liquide physiologique (rectangles noirs).

#### Expérience 5 : Quantification de l'octopamine

Dans un premier temps, nous avons mesuré le taux d'OA présent dans le cerveau des ouvrières suite à une situation d'isolement social. Ces travaux ne figurant pas dans une publication nous donnons ici plus de détails techniques concernant les expérimentations.

200 ouvrières *media* ont été réparties également en deux lots. Le lot n°1 (témoin) était constitué d'ouvrières prélevées dans leur nid juste avant la dissection de leur cerveau alors que les ouvrières du lot 2 étaient maintenues en isolement total pendant 5 jours avant la dissection. Les ouvrières étaient directement plongées dans de l'acétone à  $-80^{\circ}\text{C}$ <sup>21</sup> puis maintenues à  $-20^{\circ}\text{C}$  pendant la dissection de leur cerveau (dissection à sec sur de la glace carbonique). Les cerveaux étaient regroupés par 5 dans des tubes Eppendorf et conservés à  $-80^{\circ}\text{C}$  jusqu'au moment de l'analyse. 200  $\mu\text{l}$  d'acide perchlorique (0,1M) étaient alors ajoutés à chaque extrait, avant centrifugation (10 mn, 13000  $\text{tr.mn}^{-1}$ ). 50  $\mu\text{l}$  du surnageant étaient injectés dans une colonne C8+ (250 x 4,5 mm) connectée à un détecteur électrochimique travaillant au potentiel oxydant de 850 mV et dans laquelle circulait 0,5  $\text{ml.mn}^{-1}$  de phase mobile (Phosphate de sodium 70 mM, Acide 1-octanesulfonique 0,1 mM, EDTA 0,5  $\mu\text{M}$ , 15% Alcool méthylique, 5% Acétonitrile). La nature et la quantité de chaque produit élué étaient déterminées par comparaison des temps de rétention et des surfaces des pics avec un chromatogramme étalon (Fig. 17).

<sup>21</sup> Ce mode de congélation permet de stopper instantanément toutes les réactions enzymatiques sans dénaturer les amines.



Figure 17 (page 68) : Chromatogramme d'un mélange de 50 ng de 9 amines standards (en haut) : synéphrine, octopamine, dihydroxybenzylamine (DHBA), normétanéphrine, dopamine, N-acétyl sérotonine (N-acétyl 5-HT), tyramine, acide homovanilique (HVA) et sérotonine (5-HT). Le chromatogramme du bas est celui d'un broyat de 5 cerveaux d'ouvrières. On ne retrouve que l'OA, la dopamine et la sérotonine. Les pics avec des chiffres ne sont pas identifiés

Les quantités moyennes d’octopamine, de dopamine et de sérotonine dans le cerveau des ouvrières sont indiquées dans le tableau 9. Ces quantités ne différaient pas significativement entre les ouvrières non isolées et les ouvrières soumises à une privation sociale de 5 jours.

	Octopamine	Dopamine	Sérotonine
Ouvrières non isolées (lot 1, n = 20 extraits)	3,9 ± 0,3	7,3 ± 1,2	2,6 ± 1,3
Ouvrières isolées pendant 5 jours (lot 2, n = 20 extraits)	3,6 ± 1,2	6,9 ± 1,6	3,0 ± 1,7
<i>P</i> (test <i>T</i> )	0,63	0,42	0,41

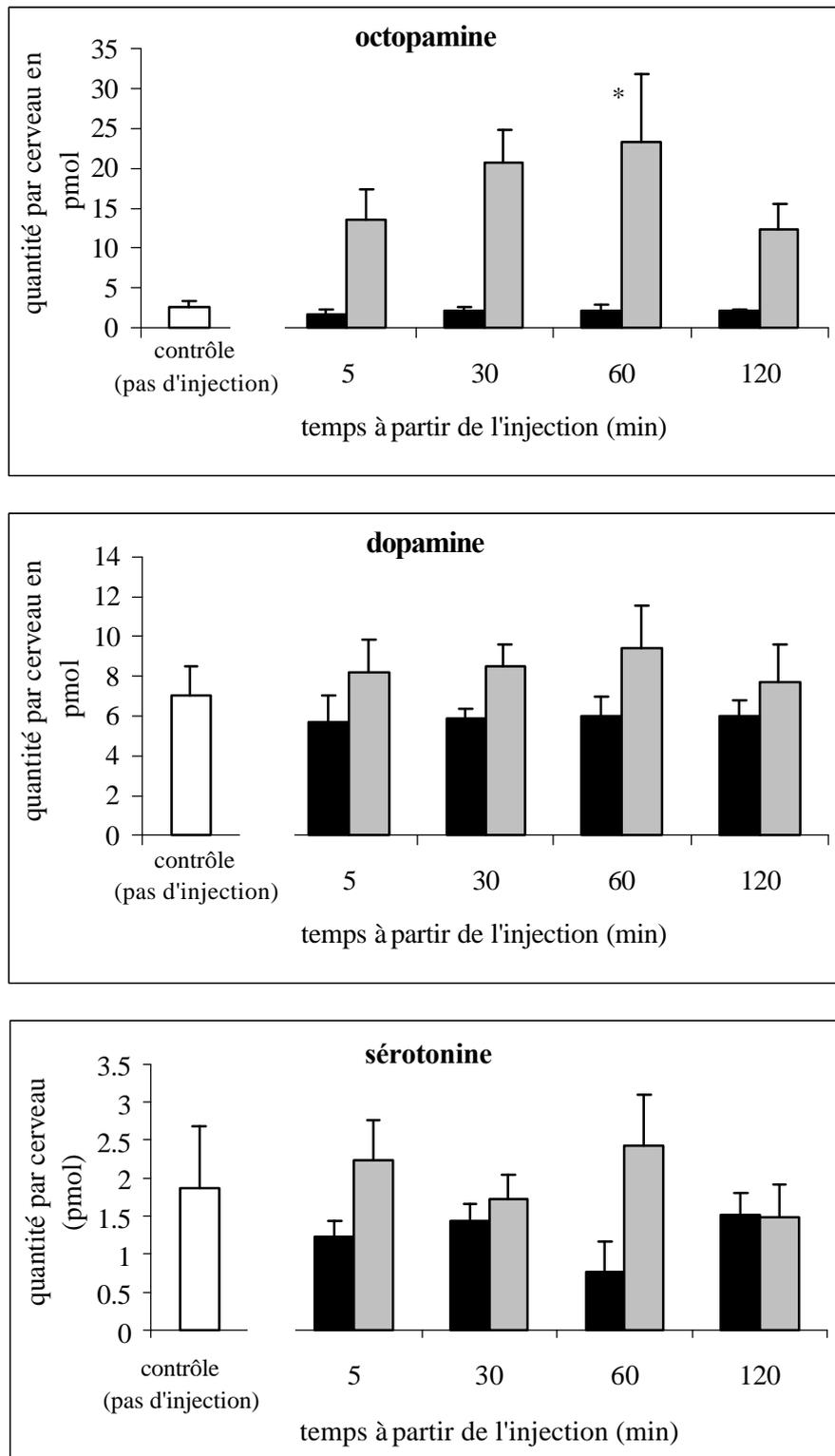
**Tableau 9:** Quantités d’octopamine, de dopamine et de sérotonine mesurées dans le cerveau des ouvrières non isolées et des ouvrières privées socialement pendant 5 jours. (quantités moyennes en pmol/cerveau ± erreurs types).

Ces valeurs, trop variables pour dégager une différence significative due à l’isolement social, sont relativement proches de celles connues chez *Camponotus floridanus* (Punzo & Williams 1994) et chez l’abeille mellifère (Harris & Woodring 1995).

En utilisant la même méthode chromatographique que précédemment, nous avons essayé d’estimer les modifications des taux cérébraux d’octopamine, de dopamine et de sérotonine causées par une administration d’octopamine (7500 ng).

Pour cela, les quantités de monoamines ont été mesurées chez des fourmis non traitées (contrôles), chez des fourmis ayant reçu une administration de liquide physiologique et chez des fourmis ayant reçu une administration d’OA. Dans ces deux derniers cas, les mesures ont été faites 5, 30, 60 ou 120 minutes après l’injection. Pour chaque mesure 5 répétitions étaient effectuées soit au total 225 ouvrières disséquées.

L’administration d’OA n’a pas provoqué d’augmentation significative de la quantité de dopamine ni de sérotonine (Fig. 18). Au contraire, le taux d’octopamine dans le cerveau augmentait significativement (ANOVA,  $P < 0,001$ ). Cette augmentation était significative et maximum une heure après l’administration.



**Figure 18 :** Quantités d'octopamine, de dopamine et de sérotonine mesurées dans le cerveau des ouvrières non isolées 5, 30, 60 et 120 minutes après une injection de liquide physiologique ou d'OA (7500 ng). L'étoile représente une différence significative (ANOVA ; quantités moyennes en pmol/cerveau  $\pm$  erreurs types).

## INTERPRETATION ET CONCLUSION PARTIELLE

Les résultats de notre expérience 1 confirment ceux du chapitre 1 (Boulay et coll. 1999) qui démontraient que l'isolement social stimulait, chez *C. fellah*, la recherche de comportements trophallactiques, indépendamment de la motivation alimentaire.

L'administration d'OA (750 et 7500 ng) une heure avant le test comportemental provoquait une très forte diminution de la durée des trophallaxies et les ramenait à un niveau basal proche de celui qui était observé entre des ouvrières non isolées.

Chez certains lépidoptères et chez la blatte américaine, l'OA inhibe la motivation alimentaire et provoque des anorexies (Ismail et coll. 1991 ; Ikemoto et coll. 1995, Adamo et coll. 1997). Les trophallaxies permettant les transferts de nourriture d'un individu à l'autre, leur diminution aurait pu être causée par une diminution de la motivation alimentaire. Cette hypothèse semble toutefois peu probable puisque le même effet de l'OA a été retrouvé à la fois chez les ouvrières alimentées et chez les ouvrières non alimentées pendant la période d'isolement.

Dans beaucoup d'espèces d'insectes, l'OA est connue pour être associée à des augmentations de l'activité locomotrice (Evans & O'Shea 1978 ; Bailey et coll. 1983 ; Davenport & Evans 1984 ; Woodring et coll. 1988) et/ou à l'éveil comportemental (Goldstein & Camhi 1991 ; Bacon et coll. 1995 ; Adamo et coll. 1995). Ainsi, les effets de l'octopamine sur le comportement pouvaient être dus à des modifications non spécifiques de l'activité générale ou à des effets plus spécifiques sur l'état de motivation de l'animal sous-tendant l'expression des comportements trophallactiques. Cependant, l'administration de 7500 ng d'octopamine n'a pas affecté le niveau d'activité locomotrice des ouvrières. Ceci suggère que les modifications comportementales induites par l'OA ne sont pas dues à des effets non spécifiques sur l'activité générale mais au contraire à des effets plus spécifiques sur les systèmes de régulation des trophallaxies.

La pharmacologie des récepteurs octopaminergiques a été étudiée dans plusieurs espèces d'insectes et a permis de les classer en OAR<sub>1</sub>, OAR<sub>2A</sub> et OAR<sub>2B</sub> (récepteurs des tissus non neuraux) et en OAR<sub>3</sub> dans les tissus neuraux (Evans, 1981 ; Nathanson 1985a, b ; Roeder 1992). Plusieurs similitudes pharmacologiques existeraient entre les récepteurs octopaminergiques et les récepteurs  $\alpha$ -adrenergiques des vertébrés (Roeder et coll. 1995). Des études ont montré que la phentolamine était un antagoniste dans beaucoup d'espèces et de tissus, *in vitro* (Dunphy & Downer 1994 ; Woodring & Hoffman 1994 ; voir aussi la

revue d'Evans & Robb 1993) et *in vivo* (Adamo et coll. 1995). Bien que de l'OA soit présente dans le cerveau des fourmis charpentières (Punzo & Williams 1994), aucun récepteur octopaminergique n'y a encore été identifié, ni même certainement recherché. Cependant, dans notre expérience, une administration compétitive de phentolamine et d'OA a réduit significativement les effets de l'OA seule. Ceci indique que l'activité de l'OA sur la réduction des comportements trophallactiques était très certainement médiée par des récepteurs à l'OA et non pas à une surdose d'OA qui se serait fixée à d'autres récepteurs aminergiques.

L'hypothèse d'un effet non spécifique provoqué par une surdose d'OA est d'autant moins probable que la dose maximale d'OA (7500 ng) ne provoque qu'une augmentation d'environ 10 fois par rapport au niveau basal, et que la dose 10 fois plus faible (750 ng) est suffisante pour provoquer un effet comportemental significatif. Bien que cette dose ne soit pas physiologique, seule une très faible part va atteindre le cerveau des fourmis. Cela peut être dû à une activité monoamine oxydase (MAO) très importante dans l'abdomen.

Enfin, il apparaît que l'OA n'affecte pas la synthèse des HCs chez *C. fellah*. Dans la majorité des espèces d'insecte, les HCs constituent la principale espèce chimique de la cuticule (Lockey 1988). Plusieurs revues récentes suggèrent que les HCs soient synthétisés à l'intérieur des oenocytes et soient transportés dans l'haémolymphe par des lipophorines vers des lieux de stockage que sont la couche externe de la cuticule et, chez les fourmis, la glande post-pharyngienne (Dahbi et coll. 1998 ; Lenoir et coll. 1999). Chez le cafard américain, chez le criquet migrateur et chez le grillon, l'injection d'OA induit une augmentation spécifique du second messager adénosine mono-phosphate cyclique (AMPc) dans le cytoplasme des oenocytes qui conduit à la libération de lipides dans l'hémolymphe (Gole & Downer 1979 ; Orchard et coll. 1981 ; Orchard 1982 ; Fields & Woodring 1991). Chez la larve du coléoptère *Tribolium freemani*, Hirashima et ses collaborateurs (1998) ont montré que l'OA stimulait la synthèse d'ecdysone. Or, cette hormone est suspectée de réguler la libération des HCs chez les fourmis. Il est donc surprenant que l'OA n'affecte pas la synthèse des HCs. Une explication pourrait être que l'OA stimule spécifiquement la libération de lipides servant d'énergie pour la production de mouvement par les muscles. Cette hypothèse est par ailleurs supportée par les résultats de Goosey & Candy (1980 ; 1982) et de Orchard et coll. (1981) qui indiquent que l'OA augmente dans l'hémolymphe parallèlement à une forte demande d'énergie, notamment pendant le vol.

Bien que l'OA ne provoque pas de réduction de la synthèse des HCs elle provoque indirectement une forte diminution des transferts d'HCs d'un individu à l'autre. Cet effet est

certainement la conséquence de la diminution des trophallaxies démontrée plus haut. Les transferts d'HCs d'un individu à l'autre permettent l'homogénéisation et la formation d'un mélange propre à chaque colonie. Grâce aux trophallaxies, une ouvrière isolée pourrait retrouver le visa chimique de sa colonie et être ré-acceptée par ses congénères.

Les expériences que nous avons menées dans le but de savoir si le taux d'octopamine diminuait dans le cerveau des ouvrières isolées n'ont pas donné de résultats significatifs. Bien que les quantités trouvées soient proches de celles citées dans la littérature chez l'abeille et chez la fourmi charpentière, nos valeurs étaient trop variables compte tenu des quantités très faibles. Toutefois des améliorations techniques pourraient être apportées et qui augmenteraient la précision des mesures. La principale serait l'utilisation d'une colonne chromatographique plus courte et surtout d'un diamètre inférieur (2 mm au lieu de 4,5) permettrait la concentration des extraits et augmenterait certainement la sensibilité et la précision des analyses d'un facteur 4 ou 5. Il reste enfin à tester si l'OA et ses agonistes comme la synéphrine peuvent diminuer la probabilité pour une ouvrière d'être acceptée dans sa colonie en inhibant ses demandes de trophallaxie.

## SYNTHESE

Parmi les milliers d'espèces de fourmis décrites,<sup>22</sup> la diversité des organisations sociales est très grande. Les colonies varient en nombre d'individus depuis une dizaine, comme chez *Amblyopone pallipes* (Traniello 1982), jusqu'à plusieurs dizaines de milliers (*Camponotus noveboracensis*, Sanders 1970), voire des centaines de milliers d'ouvrières (comme chez les fourmis légionnaires *Eciton burchelli*, Schneirla 1971), sans compter les supercolonies de *Formica yessensis* et de *Formica lugubris* estimées à plusieurs centaines de millions d'individus (Higashi & Yamauchi 1979 et Chérix 1980 respectivement). Elles diffèrent également par le nombre de femelles reproductrices,<sup>23</sup> par leur type<sup>24</sup> et par le nombre de fois qu'elles sont fécondées. Enfin, on peut différencier des espèces formant des colonies très fermées où tous les individus étrangers sont rejetés (*Myrmecia*, *Amblyopone* Haskins & Haskins 1950), et des colonies au contraire très ouvertes adoptant facilement des ouvrières provenant d'autres sociétés (c'est le cas des espèces pandémiques, ou « *tramp species* » comme *Monomorium pharaonis*, *Linepithema humile*, *Wasmania auropunctata*... Passera 1994).

Ces modes d'organisation reflètent des systèmes de communication et des niveaux de reconnaissance très variés. Chez la fourmi ponérine *Pachycondyla tesserinoda*, les ouvrières sont capables de reconnaître individuellement leurs propres traces chimiques (Jessen & Maschwitz 1986). Chez *Camponotus vagus*, il existe une forme de reconnaissance des sous-castes fonctionnelles à l'intérieur des colonies (Bonavita-Cougourdan et coll. 1987). La reconnaissance peut également avoir lieu au niveau de la population comme chez *Cataglyphis cursor* où l'intensité de l'agressivité est supérieure lorsque les ouvrières proviennent de colonies géographiquement éloignées (Nowbahari et coll. 1990). Enfin, la reconnaissance peut se situer au niveau interspécifique, par exemple dans les cas de comportements ritualisés entre ouvrières d'espèces différentes (Mercier et coll. 1996 entre

---

<sup>22</sup> 9536 espèces avaient été recensées au 31 décembre 1993 selon le catalogue de Bolton (1995), mais il en resterait encore au moins autant à découvrir selon Hölldobler & Wilson 1994.

<sup>23</sup> On distingue la monogynie (une seule reine, comme souvent chez *Camponotus*), l'oligogynie (un petit nombre de reines qui partagent la reproduction mais s'excluent dans différentes parties du nid comme parfois chez *Leptothorax*) et la polygynie (un grand nombre de reines se partagent la reproduction comme dans les colonies de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* importées aux USA).

<sup>24</sup> On peut opposer les *gamergates* (ouvrières fécondées comme chez *Diacamma australe*, Peeters 1989) aux reines vraies qui existent dans la majorité des espèces.

*Polyrhachis laboriosa* et *Camponotus brutus*) ou dans les cas de reconnaissance entre une espèce hôte et son parasite (Habersetzer 1993).

Un autre caractère qui, bien que commun à la plupart des espèces de fourmis pourrait être d'intensité assez variable selon les espèces est ce que Wheeler (1926) nomma « l'appétit social », c'est à dire l'intense motivation qu'ont les ouvrières pour maintenir un contact avec leurs congénères homocoloniales. L'objet de la présente étude était de rechercher l'influence de cette cohésion sociale sur l'individu lui-même et sur son intégration dans la colonie ainsi que d'en rechercher des éléments neuro-hormonaux régulateurs.

### **EFFETS DE LA COHESION SOCIALE SUR LA SURVIE DE L'INDIVIDU**

La cohésion sociale dans les colonies de fourmis peut se manifester de différentes façons. Un des aspects les plus étudiés fût l'effet de groupe introduit par Grassé (1946) où les membres d'un groupe affectent directement leurs congénères par des stimulations sensorielles. Wilson (1971) critiquant cette définition, selon lui applicable à pratiquement toutes les formes de communication intraspécifique, la précisa comme l'ensemble des modifications physiologiques ou comportementales à l'intérieur d'une espèce, provoquées par des signaux non spécifiques, ni dans le temps, ni l'espace. Il élimine ainsi les effets des substances de piste ou d'alarme mais y intègre les effets limitants du nombre sur, par exemple les comportements de construction (décrits chez l'abeille par Darchen 1957) ou de creusement (chez *Camponotus japonicus*, Chen 1937). L'effet de groupe a également conduit à la notion de nombre social minimum nécessaire, notamment pour la ponte des ouvrières chez diverses espèces comme *Camponotus aethiops* (Dartigues 1978) ou *Leptothorax nylanderi* (Salzemann & Plateaux 1988).

Toutefois, un effet très marquant de la colonie sur les individus qui la composent est d'être nécessaire à leur survie. Ceci a été démontré empiriquement par Grassé & Chauvin (1944) chez différentes espèces d'hyménoptères sociaux et d'isoptères, puis beaucoup plus récemment par Franks & Partridge (1994) chez la fourmi légionnaire *Eciton burchelli* où la fourmi ne peut survivre à l'isolement que quelques heures. Nous avons confirmé ces observations chez *Camponotus fellah*, où l'isolement social entraîne la mort prématurée de l'individu (chapitre 1, Boulay et coll. 1999). Le maintien de contacts sociaux avec une seule ouvrière peut permettre de prolonger la durée de vie de près de 25% lorsque les deux fourmis ont accès à de la nourriture. Cependant, les deux ouvrières meurent en moyenne après 56 jours alors qu'elles survivent environ 1 an dans leur colonie (observation

personnelle). Un «effet protecteur» du groupement a été précisément décrit par Arnold (1976) chez l'abeille mellifère. Dans cette espèce également, la présence d'une seule congénère suffit à prolonger la vie des ouvrières. Pour cet auteur, la possibilité d'échanger de la nourriture entre des congénères permettrait à celles qui ont le moins de réserves de survivre malgré tout.

Cependant l'effet de la privation sociale ne semble pas venir seulement d'un arrêt de la prise alimentaire qui pourrait être indirectement provoqué par l'isolement et qui entraînerait la mort de l'animal. En effet, les ouvrières maintenues en isolement avec de la nourriture ne perdent pas plus de poids que celles maintenues groupées dans les mêmes conditions (Boulay et coll. 1999 ; chapitre 1, expériences 1 et 2).

Dès lors, les effets de l'isolement social sur la survie restent difficiles à comprendre. Il est possible que les stimulations issues des congénères entretiennent un certain rythme physiologique. Chez *Apis mellifera*, Arnold (1976) a montré que l'absence de stimulations sensorielles par les congénères provoquait des modifications du développement ovarien ainsi qu'une diminution des neuro-sécrétions de la *Pars Intercerebralis*. On peut aussi supposer que certaines interactions comme les toilettages permettent de débarrasser la cuticule des parasites éventuels et de les protéger contre des pathogènes.

Chez *C. fellah* comme dans beaucoup d'autres espèces, les ouvrières sont stériles (chapitre 2, expérience 2). Leur seule façon de transmettre leurs gènes est indirectement de contribuer au développement de la colonie et à la production de sœurs ou de frères sexués. Il est possible qu'au cours de l'Evolution, des mécanismes de contrôle, physiologiques ou comportementaux, aient été mis en place et conservés pour maintenir la cohésion sociale. Le phénomène d'empreinte en serait un. Le développement d'un attachement privilégié avec des congénères pourrait constituer un renforcement positif dont la privation entraînerait un stress important. Ce mécanisme est adaptatif puisqu'il provoque l'expression de comportements d'appel et de recherche. Chez les insectes sociaux, l'importance du lien entre l'ouvrière et la colonie en terme évolutif est aussi important que le lien mère-jeune chez les vertébrés. La privation sociale pourrait donc être à l'origine d'un stress qui, s'il était prolongé, entraînerait dans un premier temps des troubles comportementaux (demandes des trophallaxies) et, dans un deuxième temps des troubles physiologiques et la mort de l'animal.

Ces résultats nous permettent également de proposer un nouveau critère pouvant entrer dans la définition de l'eusocialité, à savoir l'intensité de la cohésion sociale. L'intensité des interactions entre ouvrières est très différente d'une sous-famille à l'autre et

se traduit par des distances interindividuelles beaucoup plus grandes dans les espèces primitives (Jaisson et coll. 1991). La survie des ouvrières serait plus ou moins dépendante des contacts sociaux selon l'espèce. Ce critère pourrait donc être utilisé pour classer la socialité.

## **ROLE DE LA COHESION SOCIALE SUR L'INTEGRATION DE L'OUVRIERE DANS SA COLONIE**

La fermeture des colonies semble avoir constitué un des points clefs de l'évolution de la socialité. Dans les espèces formant des colonies monogynes, le coefficient de parenté entre ouvrières peut être assez important (de 0,62 à 0,65 par exemple chez *Camponotus yamaokai*, Sanada et coll. 1997). Ainsi, l'exclusion des individus non porteurs d'un signal propre à la colonie assure le rejet d'individus non apparentés. Cette capacité de discriminer entre des individus familiers et inconnus serait très dépendante du maintien de contacts sociaux fréquents.

### Arguments basés sur des données chimiques

Le signal porté et reconnu par tous les membres de la colonie est essentiellement constitué de lipides cuticulaires (comme cela fût, semble t-il, initialement proposé par Howse 1975), et plus particulièrement d'hydrocarbures (Lahav et coll. 1999). Chez *C. fellah*, ces substances apparaissent communes à l'espèce mais leurs quantités relatives varient spécifiquement d'une colonie à l'autre (article 2, expérience 1) comme cela a été observé dans de nombreuses autres espèces. Les différences de profil pourraient alors permettre la reconnaissance coloniale. Il est possible que seule une certaine classe d'hydrocarbures soit responsable de la discrimination entre colonies comme le suggèrent les résultats Bonavita-Cougourdan et coll. (1987a) chez *Camponotus vagus*, de Dani et coll. (1996) chez les guêpes *Polistes dominulus* et de Gamboa et coll. (1996) chez *P. fuscatus*.

Comme cela fût démontré chez *Solenopsis invicta* (Vander Meer et coll. 1989b), chez *Leptothorax lichtensteini* (Provost et coll. 1993) et chez *Formica truncorum* (Nielsen et coll. 1999) les proportions relatives des hydrocarbures cuticulaires de *C. fellah* changent au cours du temps. Cette évolution ne semble pas uniquement due à un changement des conditions environnementales puisqu'elle fût détectée en laboratoire où les conditions sont relativement stables. Le caractère dynamique de l'odeur coloniale pourrait provenir d'un changement progressif de la composition de la colonie comme par exemple une augmentation de la proportion de soldats. Certains produits glandulaires de fourmis sont connus pour varier considérablement entre individus (phéromone d'alarme de *Crematogaster*, Brand & Pretorius 1986) ou entre sous-castes (sécrétions des glandes

mandibulaires de *Atta sexdens rubropilosula*, Do Nascimento et coll. 1993). Chez *Camponotus vagus* les soldats seraient porteurs de certains hydrocarbures méthylés spécifiques (Bonavita-Cougourdan et coll. 1993). Si tel est le cas chez *C. fellah* et que le nombre de *major* augmente avec l'accroissement de la taille de la colonie par exemple, l'odeur de la colonie pourrait aussi progressivement changer.

Bien que dynamique, l'odeur coloniale des *C. fellah* n'en reste pas moins relativement homogène. Toutefois, lorsque des ouvrières sont maintenues en isolement social pendant plusieurs semaines, leurs profils d'hydrocarbures se séparent non seulement du profil moyen de la colonie mais s'écartent en plus les uns des autres (chapitre 2, expérience 2). Selon le modèle *Gestalt* introduit par Crozier & Dix (1979), les substances d'origine génétique permettant la reconnaissance coloniale sont transférées d'une ouvrière à l'autre pour produire un mélange spécifique. Des transferts d'hydrocarbures ont effectivement été démontrés à plusieurs reprises chez des formicines (Soroker et coll. 1994 ; cette étude, chapitre 4 expérience 4), chez des myrmicines (Vienne et coll. 1994) et chez des ponérines (Soroker et coll. 1998). Par ailleurs il semble que l'internalisation des hydrocarbures cuticulaires soit très rapide<sup>25</sup> comme cela fût récemment démontré par Sevala et coll. (sous presse) chez *Zootermopsis nevadensis*. Même si la cuticule des fourmis, beaucoup plus sclérotisée que celle des termites, fonctionne différemment, il est probable qu'après une vingtaine de jours sans contact social, l'ouvrière ne porte plus sur sa cuticule que les hydrocarbures qu'elle continue de synthétiser elle-même. Nos résultats chez *C. fellah* montrent que des contacts sociaux très fréquents sont nécessaires pour maintenir l'odeur individuelle à l'intérieur de l'odeur coloniale.

En revanche, nos données ne permettent pas d'éliminer l'hypothèse selon laquelle l'uniformité de l'odeur coloniale ne résulterait pas de l'homogénéisation des produits de sources variées (en l'occurrence, hydrocarbures des ouvrières) mais qu'elle proviendrait au contraire de l'unicité de sa source (la reine). Carlin & Hölldobler (1986, 1987) ont proposé que dans les colonies monogynes de plusieurs espèces de *Camponotus* américaines la reine soit la principale source du signal de reconnaissance coloniale. Les fréquents contacts avec la reine permettraient alors une distribution de ce signal entre toutes les ouvrières. Bien que ce modèle soit possible dans les espèces formant des colonies peu peuplées (*Nothomyrmecia macrops*, Hölldobler & Taylor 1983) ou dans les fondations, il devient

---

<sup>25</sup> Sevala et ses collaborateurs ont déposés du 9-tricosène sur la cuticule de *Z. nevadensis* qui n'en contient pas normalement. Au bout de 8 heures, 50 % sont déjà internalisés et après quelques jours il ne reste que des traces sur la cuticule. Cette expérience a été répétée sur deux autres espèces de termites, avec d'autres hydrocarbures et donne des résultats identiques (communication personnelle).

beaucoup moins facilement envisageable dans les colonies comptant des milliers d'individus. Les reproducteurs de nombreuses espèces de fourmis, d'abeilles ou de termites produisent des phéromones modificatrices qui agissent sur des milliers d'individus (Brossut 1996). Les reines *Apis mellifera* par exemple, produisent «la phéromone de reine<sup>26</sup> » en suffisamment grande quantité pour que chacune des 50 000 ouvrières que compte une ruche adulte en reçoive en moyenne 0,1 µg par jour. Cependant, dans ce cas, l'essentiel du travail enzymatique de la reine réside en la seule transformation de l'acide 9-hydroxydécanoï que (métabolite de la phéromone) en acide 9-oxo-(E)-2-décénoï que (substance active). En effet, le métabolite, assez stable, est constamment re-transféré par trophallaxie dans le sens inverse de la phéromone, c'est-à-dire des ouvrières vers la reine (Johnston et coll. 1965). Dans le cas des hydrocarbures, il s'agit d'un mélange beaucoup plus complexe et subtil demandant certainement un contrôle et un fonctionnement enzymatiques beaucoup plus importants. Par ailleurs, la quantité nécessaire serait certainement très importante puisque toute la surface cuticulaire de toutes les ouvrières doit en être recouverte. Enfin, il faut noter que la démonstration de Carlin & Hölldobler (1987) ne reflète pas la réalité des «grandes colonies » de *Camponotus* puisque leurs observations n'ont été menées que sur des sociétés de 200 ouvrières alors qu'elles peuvent en présenter plusieurs milliers dans la nature (Hölldobler & Wilson 1990). Bien que le rôle de la reine dans la production des substances de reconnaissance soit possible, une origine *Gestalt* de l'odeur coloniale semble donc plus vraisemblable dans les espèces populeuses comme *C. fellah*.

Quelle que soit la part relative des ouvrières et de la reine dans la production de l'odeur coloniale, les substances signalant l'appartenance coloniale semblent métabolisées ou internalisées rapidement et nécessiter, pour être pleinement maintenues sur la cuticule, un apport fréquent par des contacts sociaux.

#### Arguments basés sur des données comportementales

Chez *C. fellah*, parallèlement à la perte progressive du signal colonial, les ouvrières isolées sont de moins en moins facilement réacceptées par leurs congénères. Après 20 jours, le profil d'une ouvrière isolée devient significativement différent de celui de sa colonie. Elle est alors éliminée du nid par ses congénères. Toutefois, si elle peut avoir des contacts sociaux avec des ouvrières non isolées avant d'être réintroduite dans sa colonie mère elle est

---

<sup>26</sup> Cette phéromone transmise aux ouvrières par trophallaxie inhibe le développement ovarien des ouvrières ainsi que le comportement de construction de cellule royale et fut identifiée par Barbier & Lederer 1960 et Callow et Johnston (1960).

mieux tolérée. Bien que nous n'ayons pas de données à ce propos, il est fort probable que les contacts avec des ouvrières dont les mandibules sont sectionnées permettent les échanges d'hydrocarbures et le rétablissement de l'odeur coloniale (chapitre 2).

Par ailleurs, après avoir été isolées pendant plusieurs jours, les ouvrières réunies avec leurs congénères sollicitent un grand nombre de trophallaxies qui ne semblent pas principalement motivées par l'alimentation (chapitre 1, expérience 3 et article 2 expérience 2). Les trophallaxies constituent une voie privilégiée permettant les échanges interindividuels d'hydrocarbures. L'isolement social entraînant une divergence entre le profil individuel et le profil colonial, les trophallaxies assureraient la réintégration de l'ouvrière au centre de la *Gestalt*. Par ce rôle dans l'homogénéisation de l'odeur coloniale, les trophallaxies constitueraient donc un comportement essentiel au maintien de la cohésion sociale et de l'intégrité coloniale. L'ouvrière semble ainsi une nouvelle fois «enfermée» dans la socialité, puisque si elle s'écarte de sa colonie elle ne sera plus tolérée par ses congénères. En situation naturelle, l'environnement étant plus variable, il est possible que la divergence des profils d'hydrocarbures de l'ouvrière isolée et de sa colonie soit plus rapide qu'en laboratoire et que le risque de non réacceptation soit plus grand.

Bien que systématiques après 20 jours d'isolement, les actes agressifs ne sont exprimés que par très peu d'ouvrières résidentes. Alors même que certaines ouvrières engagent des trophallaxies avec l'individu introduit, d'autres ont des comportements agressifs. Une telle différence comportementale peut provenir soit de références internes différentes, soit de seuils de réponse différents. Pour un chevauchement *template*/phénotype donné, la règle de décision (c'est à dire accepter ou rejeter l'individu introduit) dépendrait de l'ampleur de la perte de *fitness* provoquée par une erreur et donc serait liée au contexte dans lequel se trouve l'ouvrière résidente (Reeve 1989). Ceci est illustré par exemple par la forte dépendance entre la quantité de réserves dans le nid et l'agressivité des abeilles *Dialictus zephyrus* envers des voleurs potentiels (Bell et coll. 1974), ou encore par la différence d'agressivité des ouvrières *Polistes fuscatus* et *P. dominulus* envers des conspécifiques selon qu'elles se trouvent sur leur nid ou qu'elles en sont éloignées (Gamboa et coll. 1991 et Starks et coll. 1998 respectivement pour ces deux espèces). Dans la notion de contexte, entre aussi la probabilité qu'un individu résident a d'interagir avec les individus entrants. Ainsi, les ouvrières occupant l'entrée du nid doivent être plus sélectives que celles qui sont en contact avec le couvain et la reine puisque ces dernières ont peu de chances de rencontrer un intrus. Dans notre dispositif expérimental assez restreint, toutes les sous-castes fonctionnelles étaient mélangées dans un petit espace, contrairement aux nids naturels. Il est

alors probable que les différences comportementales résultent des différences de tâches (gardiennes vs fourrageuses et nurses).

La notion de seuil de réponse a été développée et élargie à l'ensemble des tâches effectuées par les insectes sociaux pour tenter d'expliquer le polyéthisme<sup>27</sup> (Beshers et coll. 1999). Les différences interindividuelles du seuil de réponse peuvent s'expliquer de différentes façons. Bien sûr, le seuil peut varier en fonction des sous-castes temporelles et morphologiques. Des différences génétiques ont également été avancées pour expliquer la division du travail (Robinson & Page 1989 ; Page & Robinson 1991). Chez l'abeille domestique des différences comportementales peuvent être attribuées aux différentes sous-familles d'une ruche. Certaines lignées paternelles ont des seuils de réponse faibles pour les comportements de garde alors que d'autres lignées ont des seuils faibles pour le fourragement (Robinson & Page 1988 ; Robinson et coll. 1989). Ces différences d'origine génétique pourraient expliquer la différence d'agressivité bien connue entre les races d'abeilles et en particulier entre l'abeille africaine et l'abeille européenne (Beshers et coll. 1999). Par ailleurs, si ce phénomène se retrouvait chez les fourmis, il permettrait peut-être d'expliquer l'importante variabilité intercoloniale quant à la tolérance des conspécifiques décrite par exemple chez *Rhytidoponera confusa* (Crosland 1990).

Après 20 jours d'isolement, les ouvrières *C. fellah* sont beaucoup moins agressives envers des congénères allocoloniales alors qu'elles restent toujours très intolérantes vis-à-vis d'ouvrières *C. vagus* (article 3). Ceci ne traduit donc pas une diminution d'agressivité mais plutôt une modification de la reconnaissance coloniale.

La discrimination entre individus homo- et hétérocoloniaux nécessite la formation d'un modèle de référence qui reflète le mieux possible les caractéristiques du signal homocolonial. Bien que les hydrocarbures soient homogénéisés par des échanges fréquents, un certain degré de variabilité interindividuelle subsiste à l'intérieur des colonies. Le modèle de référence doit en quelque sorte représenter l'ensemble des odeurs individuelles des ouvrières de la colonie. Par ailleurs, les profils d'hydrocarbures étant dynamiques, cela suppose que le *template* ne soit pas définitivement fixé après la phase d'empreinte, mais constamment réajusté.

---

<sup>27</sup> Division des tâches.

Wallis (1963) proposa que les ouvrières *Formica fusca* et *F. sanguinea* soient constamment soumises à un apprentissage par habitude des petites différences d'odeur de leur congénères homocoloniales. Ce modèle prédit que le *template* sera plus large si les profils interindividuels sont plus variés. C'est notamment le cas dans les colonies polygynes de *S. invicta* qui sont généralement plus ouvertes que les colonies monogynes de la même espèce (Morel et coll. 1990). Il est aussi possible que cette capacité d'apprentissage ait été définitivement perdue dans les espèces où la reconnaissance coloniale n'existe plus comme chez *Tetramorium bicarinatum* (Astruc et coll. en préparation). Cependant le terme «habitude» au sens strict ne peut être utilisé dans le cas de la reconnaissance coloniale puisqu'il s'agit d'une diminution de la réponse suite à la répétition d'un stimulus, ce qui n'est pas réellement le cas.

Chez *C. fellah* les contacts sociaux entre ouvrières sont nécessaires au maintien du *template* en relation avec le visa colonial. La reconnaissance n'est pas seulement la comparaison d'un phénotype rencontré avec un *template* qui serait actualisé par la constante perception du phénotype propre de l'ouvrière. En effet, suite à l'isolement, l'ouvrière est toujours capable de percevoir son odeur individuelle mais n'alloue plus de traitement différents aux conspécifiques, qu'ils soient allo- ou homocoloniaux..

Les stimulations répétées par des signaux proches les uns des autres pourraient alors permettre à l'ouvrière de constamment faire émerger les principales caractéristiques de la colonie par un processus proche de la «catégorisation». Ce processus d'apprentissage correspond à une situation, le plus souvent expérimentale, où l'animal est capable de classer des stimulations auxquelles il est soumis, puis de décider si un nouvel objet appartient à telle ou telle catégorie. La catégorisation peut être basée sur une capacité perceptive de rassembler les caractéristiques des stimulations (Hernstein et coll. 1976 ; Morgan et coll. 1976). Un tel processus est théoriquement possible chez l'abeille puisqu'on sait qu'elle est capable de généralisation et donc de traiter les stimulations sous forme de classes (Smith 1993 ; Bitterman 1996). Smith & Menzel (1989a, b) ont montré que des abeilles en contention apprenaient à généraliser entre des odeurs dont la structure chimique était très proche et ne différaient que par la longueur des chaînes carbonées et non pas par leurs fonctions terminales. Dans le cas de la reconnaissance coloniale, la situation d'apprentissage est différente puisque toutes les stimulations sociales appliquées à la jeune ouvrière ne diffèrent pas par la nature du renforcement qu'elles induisent. Toutefois, l'ouvrière pourrait apprendre, parmi l'ensemble des odeurs de ses congénères, les signaux qui sont constants. L'absence de stimulation sociale provoquerait alors un élargissement du *template* et

l'absence de traitement différentiel des individus homosécifiques allocoloniaux. La reconnaissance des individus alloécifiques serait, elle, non perturbée puisque faisant intervenir des différences qualitatives plus stables.

#### **IMPLICATION DE L'OCTOPAMINE DANS LE MAINTIEN DE LA COHESION SOCIALE**

L'eusocialité constitue l'événement ultime de la coopération animale où les ouvrières sont complètement dépendantes de leurs sœurs pour la reproduction. Des exemples pris chez les vertébrés montrent que l'établissement et le maintien de liens sociaux ayant une valeur adaptative évidente (lien mère-jeune par exemple) reposent sur des modifications du système nerveux central. En particulier, plusieurs études montrent que la construction d'un attachement interindividuel fort fait souvent intervenir une neuromédiation noradrénergique (revues de Kraemer 1992 et de Nelson & Panksepp 1998) elle-même entretenue, par la suite, par les stimulations sociales. Chez le macaque rhésus, la séparation sociale provoque une diminution de la concentration noradrénergique dans le liquide céphalo-rachidien (Kraemer 1989). Chez le mouton, la mise en place de l'empreinte filiale olfactive entre la brebis et son jeune nécessite, entre autre, le fonctionnement de projections neuronales noradrénergiques (Pissonier et coll. 1985 ; Kendrick et coll. 1992 ; Levy et coll. 1990, 1993). Des résultats proches ont été trouvés chez la souris où la reconnaissance olfactive entre partenaires lors de la reproduction nécessite la formation de projections noradrénergiques (Rosser & Keverne 1985 ; Sullivan & coll. 1989). Enfin, l'administration de noradrénaline à des rates permet la consolidation du lien mère-jeune.

Chez les insectes, l'octopamine est l'analogue fonctionnel de la noradrénaline. Son administration à des ouvrières *C. fellah* isolées réduit de façon spécifique les sollicitations de trophallaxies qui semblent être, comme le proposait Wheeler (1910), un des moyens les plus importants de maintenir un lien social (chapitre 4). Par analogie avec le système des vertébrés, nos résultats suggèrent que les stimulations sociales que reçoit l'ouvrière dès sa naissance se traduisent par l'entretien de voies neuronales octopaminergiques dans le système nerveux central. La privation sociale provoquerait alors une diminution de cette transmission et indirectement l'augmentation de la motivation sociale. En administrant de l'octopamine juste avant de réunir les ouvrières le « manque » aurait été réduit et les sollicitations de trophallaxies moins intenses.

La jeune ouvrière restant dans la colonie pendant plusieurs semaines avant de fourrager, la majeure partie de son apport alimentaire lui est d'abord fournie par ses congénères. Les comportements trophallactiques pourraient alors constituer un renforcement

positif important à l'origine de la formation du lien social. Or, l'octopamine est fortement impliquée dans le conditionnement olfactif chez l'abeille. L'administration périphérique, ou directement dans le cerveau, augmente les capacités d'apprentissage (Mercer & Menzel 1983 ; Hammer & Menzel 1994, 1998). Ceci conduit à émettre une nouvelle hypothèse ; l'octopamine pourrait entrer dans la médiation d'un « renforcement social » qui maintiendrait les contacts entre les ouvrières : les stimulations sociales (principalement l'odeur des congénères) seraient apprises et associées, dans les premiers temps de la vie de l'ouvrière, à l'accès à la nourriture par les trophallaxies, permettant ainsi la reconnaissance coloniale et le maintien de la cohésion sociale (Fig. 19).

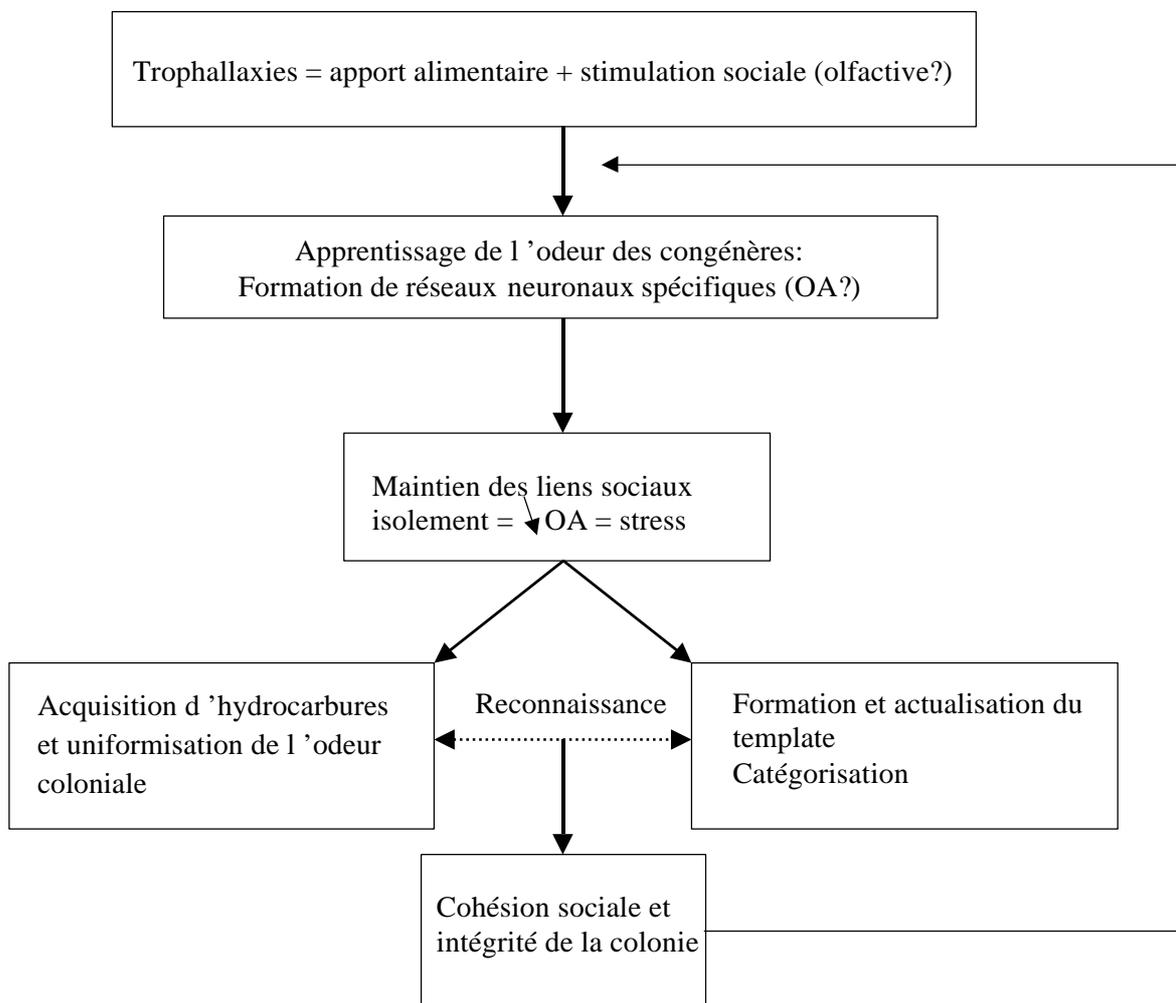


Figure 19 : Modèle hypothétique de l'implication de la cohésion sociale dans le système de reconnaissance.

Une fois ce conditionnement associatif opérant réalisé, l'ouvrière rechercherait constamment les renforcements sociaux en évitant la séparation sociale. Cette hypothèse prédit que les effets de l'isolement seront moins importants dans les espèces ne

trophallaxant pas et, au contraire, maximum dans les espèces pratiquant la trophallaxie, comme les abeilles mellifères, les formicines et la plupart des termites. Le cas des fourmis légionnaires ne répond pas à nos hypothèses puisque les trophallaxies y semblent rares (Gotwald 1995) et la survie des ouvrières y est très dépendante du groupement. Dans ces espèces, l'origine même de l'odeur coloniale n'est pas connue. Par ailleurs, si notre proposition est vraie, elle n'est qu'un mécanisme facilitateur se superposant entre autre à l'empreinte.

## CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Au cours de cette étude, nous avons montré que chez *C. fellah* le maintien d'une forte cohésion sociale est nécessaire à l'intégrité de la colonie. L'isolement social provoque un stress important entraînant des modifications comportementales (forte sollicitation de trophallaxies) et à plus long terme provoquant la mort de l'individu. L'ouvrière n'ayant plus la possibilité d'homogénéiser ses hydrocarbures cuticulaires avec ceux de ses congénères, son profil s'éloigne de celui des ouvrières maintenues dans la colonie qui ne la tolèrent plus. Si on lui donne la possibilité d'avoir des contacts sociaux avec des congénères non isolées dont l'agressivité est neutralisée, elle peut réintégrer son nid. Au contraire, l'ouvrière isolée devient tolérante envers des individus homosécifiques mais allocoloniaux. Enfin, l'administration d'octopamine à des ouvrières isolées diminue spécifiquement les sollicitations de trophallaxie induites par 5 jours de privation sociale et les ramène à un niveau basal entre ouvrières non isolées.

L'ensemble de nos résultats a, par ailleurs, permis d'émettre les hypothèses suivantes :

1°) Un processus proche de la catégorisation permettrait à l'ouvrière de réactualiser son modèle de référence interne.

2°) Les premières trophallaxies seraient associées par un conditionnement opérant aux phénotypes (essentiellement chimique) des congénères, permettant la formation des liens sociaux.

3°) Les liens sociaux entre ouvrières entretiendraient le fonctionnement d'un système neuronal octopaminergique, dont la diminution d'activité, provoquée par la privation sociale, serait à l'origine des sollicitations trophallactiques.

Il est clair aujourd'hui que l'état interne (composition) des colonies d'insectes sociaux influence fortement leur organisation et leur fonctionnement. La perception qu'ont les

individus de leurs congénères régule leur probabilité d'effectuer une tâche. Dans les colonies d'abeilles, le modèle « *activator-inhibitor* » de Huang & Robinson en donne une explication (voir par exemple la synthèse de Huang & Robinson 1999). Les taux d'hormones comme la JH, et de neurotransmetteurs (octopamine, mais aussi dopamine et sérotonine) évoluent avec l'âge de l'ouvrière et en fonction de son expérience (Huang & Robinson 1992 ; Taylor et coll. 1992 ; Wagener-Hulme et coll. 1999 ; Schultz et coll. 1999). Ils déterminent son implication dans les différentes tâches à l'intérieur de la colonie. Il est tout-à-fait possible que ces molécules, dans leur ensemble participent également à la modulation des comportements impliqués dans la reconnaissance coloniale. En ayant des effets parfois opposés (comme c'est souvent le cas entre la sérotonine et l'octopamine), elles pourraient moduler à la fois la « motivation sociale » et la tolérance des individus pour les étrangers. On sait déjà que l'administration d'octopamine à des jeunes abeilles augmente leurs capacités de discrimination entre des congénères allo- et homocoloniales (Robinson et coll. 1999). Des expériences préliminaires n'ont pas permis pour l'instant de retrouver ce résultat chez *C. fellah*. Cependant, les nouvelles possibilités techniques permettant l'administration de drogues à des doses extrêmement faibles (de l'ordre du nanolitre) dans des zones très précises du cerveau ainsi que l'amélioration des techniques d'analyses et de séparation pourront certainement permettre d'améliorer notre compréhension du « où » et du « comment » se forme et évolue le modèle de référence en relation avec l'odeur coloniale.



## BIBLIOGRAPHIE

### A

- Achenbach H, C Walther & D Wicher 1997. Octopamine modulates ionic currents and spiking in dorsal unpaired median (DUM) neurons. *NeuroReport* 8 : 3737-3741
- Adamo SA, CE Linn & NE Beckage 1997. Correlation between changes in host behaviour and octopamine levels in the tobacco hornworm *Manduca sexta* parasitized by the gregarious braconid parasitoid wasp *Cotesia congregata*. *J exp Biol* 200 : 117-127.
- Adamo SA, CE Linn & RR Hoy 1995. The role of neurohormonal octopamine during "fight or flight" behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *J exp Biol* 198 : 1691-1700.
- Allan RA & MA Elgar 1998. Cuticular hydrocarbon mimicry of the ant *Oecophylla smaragdina* by a myrmecophile spider. *Proc XIII Int Cong IUSSI* : 28.
- André E 1885. *Les Fourmis*. Hachette Paris.
- Arnesen SJ & RF Olivo 1988. The effects of serotonin and octopamine on behavioral arousal in the crayfish. *Comp Biochem Physiol* 91C : 259-263.
- Arnold G 1976. Contribution à l'étude du déterminisme de l'effet de groupe chez *Apis mellifica*. Thèse de Doctorat Université René-Descartes Paris.
- Arnold G, B Quenet, J-M Cornuet, C Masson, B De Schepper et coll. 1996. Kin recognition in honeybees. *Nature* 379 : 498.

### B

- Bacon JP, KSJ Thompson & M Stern 1995. Identified octopaminergic neurons provide an arousal mechanism in the locust brain. *J Neurophysiol* 74 : 2739-2743.
- Bagnères A-G, C Errard, C Mulheim, C Joulie & C Lange 1991a. Induced mimicry of colony odors in ants. *J Chem Ecol* 17 : 1641-1664.
- Bagnères A-G & RC Morgan 1991. The post-pharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia* 47 : 108-111.
- Bagnères A-G, ED Morgan & J-L Clément 1991b. Species-specificity of the Dufour Glands of three species of Formicine ants (Hymenoptera : Formicidae). *Biochem Syst Ecol* 19 : 25-33.
- Bailey BA, RJ Martin & RGH Downer 1983. Haemolymph octopamine levels during and following flight in the american cockroach, *Periplaneta americana* L. *Can J Zool* 62 : 19-22.
- Baines D, T DeSantis & RGH Downer 1992. Octopamine and 5-hydroxytryptamine enhance the phagocytic and nodule formation activities of cockroach (*Periplaneta americana*) haemocytes. *J Insect Physiol* 38 : 905-914.
- Baines D & RGH Downer 1992. 5-hydroxytryptamine-sensitive adenylate cyclase affects phagocytosis in cockroach hemocytes *Arch Insect Biochem Physiol* 21 : 303-316.
- Baines D & RGH Downer 1994. Octopamine enhances phagocytosis in cockroach hemocytes: involvement of inositol triphosphate. *Arch Insect Biochem Physiol* 26 : 249-261.
- Barlin MR, MS Blum & JM Brand 1976. Fire ant trail pheromones: Analysis of species specificity after gas chromatographic fractionation. *J Insect Physiol* 227 : 839-844.

- Barbier M & E Lederer 1960. Structure chimique de la substance royale des reine d'abeilles. *C R Acad Sc Paris* 250 : 4467-4469.
- Batra SWT 1966. Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera : Halictinae). *Ind J Entomol* 28 : 375-393.
- Bell WJ 1974. Recognition of resident and non-resident individuals in intraspecific nest defense of a primitively eusocial halictine bee. *J Comp Physiol* 93 : 195-202.
- Berton F, A Lenoir, E Nowbahari & S Barreau 1991. Ontogeny of queen attraction to workers in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins Soc* 38 : 293-305.
- Beshers SN, GE Robinson & Mittenthal JE 1999. response thresholds and division of labor in insect colonies. In *Information Processing in Social Insects*. Eds Detrain C, J-L Dendebourg & J-M Pasteels. Birkhäuser Verlag Basel : 115-139.
- Bhatkar AP 1979a. Trophallactic appeasement in ants from distant colonies. *Fol Entomol Mexicana* 41 : 135-143.
- Bhatkar AP 1979b. Evidence of intercolonial food exchange in fire ants and other Myrmicinae, using radioactive phosphorus. *Experientia* 35 : 1172-1173.
- Bier K 1953. Beziehungen zwischen Nährzellkerngrösse und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufo-pratensis* minor Gösswald Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Freiburg, 1952) (Zoologischer Anzeiger Supplement, vol. 17). Ed Geest & KG Portig Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig 369-374.
- Bitterman ME 1996. Comparative analysis of learning in honeybees. *Anim Learn Behav* 24 : 123-141.
- Blom (van der) J 1991. Social regulation of egg-laying by queenless honeybee workers (*Apis mellifera* L). *Behav Ecol Sociobiol* 29 : 341-346.
- Blomquist GJ & JW Dillwith 1985. Cuticular lipids. In : *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Kerkut GA & LI Gilbert Pergamon press : 117-151.
- Blomquist GJ, JA Tillman, S Mpuru & SJ Seybold 1998. The cuticle and cuticular hydrocarbons of insects : structure function and biochemistry. In : *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees and Termites*. Eds Vander Meer RK, M Breed, M Winston & KE Espelie. Westview press Boulder Colorado : 34-54.
- Bolhuis JJ, BJ McCabe & G Horn 1986. Androgens and imprinting. Differential effects of testosterone on filial preferences in the domestic chick. *Behav Neurosc* 100 : 51-56.
- Bolton B 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press Cambridge London.
- Bonavita-Cougourdan A, A-G Bagnères, E Provost, G Dusticier & J-L Clément 1997. Plasticity of the cuticular hydrocarbon profile of the slave-making ant *Polyergus rufescens* depending on the social environment. *Comp Biochem Physiol* 116B : 287-302.
- Bonavita-Cougourdan A, J-L Clément & C Lange 1987a. Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J Entomol Sc* 22 : 1-10.
- Bonavita-Cougourdan A, J-L Clément & C Lange 1987b Sub-caste discrimination in the ant *Camponotus vagus* Scop. In *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eds Rembold H & J Eder Verlag J Peperny München : 475.
- Bonavita-Cougourdan A, J-L Clément & C Lange 1993. Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus* Scop : Polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. *J Chem Ecol* 19: 1461-1477.
- Bonavita-Cougourdan A, G Rivière, E Provost, A-G Bagnères, M Roux et coll. 1996. Selective adaptation of the cuticular hydrocarbon profiles of the slave-making ants *Polyergus rufescens* Latr and their *Formica rufibarbis* Fab and *F. cunicularia* Latr slaves. *Comp Biochem Physiol*. 113B : 313-329.

- Boulay R, M Quagebeur, EJ Godzinska & A Lenoir 1999. Social Isolation in Ants : Evidence of its impact on survivorship and behaviour in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 33 : 111-124.
- Bounias M 1987. Propranolol and somatostatin interactions with the hyperglycemic effects of glucagon, octopamine, noradrenaline and cAMP in worker honeybees *in vivo*. *Biochimie* 69 : 655-660.
- Bourke AFG & NR Franks 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University press, Princeton.
- Brand JM & V Pretorius 1986. Individual variation in the major alarm pheromone components of two *Crematogaster* species. *Biochem Syst Ecol* 14 : 341-343.
- Breed MD 1998 Chemical cues in kin recognition: criteria for identification, experimental approaches, and the honey bee as an example *In : Pheromone Communication in Social Insects. Ants, Wasps, Bees and Termites*. Eds Vander Meer RK, MD Breed, K Espelie & ML Winston Westview Press, Boulder, Colorado : 57-77.
- Breed MD 1983. Nestmate recognition in honey bees. *Anim. Behav.* 31 : 86-91.
- Breed M, L Butler & TM Stiller 1985. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. *Proc Natl Acad Sc USA* 82 : 3058-3061.
- Breed MD, MF Garry, AN Pearce, BE Hibbard, LB Bjostad, et coll. 1995. The role of wax comb in honey bee nestmate recognition. *Anim Behav* 50 : 489-496.
- Brossut R 1996. Phéromones. La communication chimique chez les animaux. CNRS Editions Paris.
- Burrell BD & BH Smith 1995. Modulation of the honey bee (*Apis mellifera*) sting response by octopamine. *J Insect Physiol* 41 : 671-680.

## C

- Cagniant H 1979. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. (Hym. Form.) Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Ins Soc* 26 : 51-60.
- Cagniant H 1983. La parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque des ouvrières de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hym.Form.) Etude biométrique des ouvrières et de leurs potentialités reproductrices. *Ins Soc.* 30 : 241-254.
- Callow RK & RC Johnston 1960. The chemical constitution and synthesis of queen substance of honeybee. *Bee World* 41 : 152-153.
- Cammaerts R, C Detrain & M-C Cammaerts 1990. Host trail following by the myrmecophilous beetle *Edaphopausus favieri* (Fairmaire) (Carabiade, Paussinae). *Ins Soc* 377 : 200-211.
- Carlin NF & B Hölldobler 1986. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp) I. Hierarchical cues in small colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 19 : 123-134.
- Carlin NF & B Hölldobler 1987. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp) II. Larger colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 20 : 209-217.
- Champalbert A. and J.-P. Lachaud 1990. Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Anim Behav* 39 : 850-859.
- Chen SC 1937. Social modification of the activity of ants in nest building. *Physiol Zoöl* 10 : 420-436.
- Chérix D 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins Soc* 27 : 226-236.
- Christensen TA, HK Lehman, PEA Teal, H Itagaki, JH Tumlinson, et coll. 1992. Diel changes in the presence and physiological actions of octopamine in the female sex-pheromone glands of heliothine moths. *Insect Biochem Molec Biol* 22 : 841-849.

- Cobb M & J-M Jallon 1990. Pheromones, mate recognition and courtship stimulation in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Anim Behav* 39 : 1058-1067.
- Cole BJ 1991. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. *Am Nat* 137: 244-258.
- Crespi BJ & D Yanega 1995. The definition of eusociality. *Behav Ecol* 6 : 109-115.
- Crewe RM & MS Blum 1970. Alarm pheromones in the genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). Their composition and species specificity. *Z Vgl Physiol* 707 : 363-373.
- Crosland MWJ 1989a. Kin recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. I. Environmental odour *Anim Behav* 377 : 912-919.
- Crosland MWJ 1989b. Kin recognition in the ant. *Rhytidoponera confusa*. II. Gestalt odour *Anim Behav* 377 : 920-926.
- Crosland MWJ 1990 variation in ants aggression and kin discrimination within and between ant colonies. *J Insect behav* 3 : 359-379.
- Crozier RH 1987. Genetic aspects of kin recognition. In : *Kin Recognition in Animals*. Eds Fletcher DJC & CD Michener John Wiley & Son New York : 55-73.
- Crozier RH & MW Dix 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav Ecol Sociobiol* 47 : 217-224.

## D

- Dahbi A, A Hefetz, X Cerdà & A Lenoir 1999. Trophallaxis mediates uniformity of colony odor in *Cataglyphis iberica* ants (Hymenoptera, Formicidae). *J Insect Behav* 12 : 559-267.
- Dahbi A, P Jaisson, A Lenoir & A Hefetz 1998. Comment les fourmis partagent leur odeur. *La Recherche* 314 : 32-34.
- Dahbi A & A Lenoir 1998a. Queen and colony odour in the multiple nest ant species *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins Soc* 45 : 301-313.
- Dahbi A & A Lenoir 1998b. Nest separation and dynamics of the Gestalt odor in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 42 : 349-355.
- Dahbi A, A Lenoir, A Tinaut, T Taghizadeh, W Francke, et coll. 1996. Chemistry of the postpharyngeal gland secretion and its implication for the phylogeny of Iberian *Cataglyphis* species (Hymenoptera : Formicidae). *Chemoecology* 7 : 163-171.
- Dani FR, S Fratini & S Turillazzi 1996. Behavioural evidence for the involvement of Dufour's gland secretion in nestmate recognition in the social wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 38 : 311-319.
- Darchen R 1957. La reine d'*Apis mellifera*, les ouvrières pondeuses et les productions cirières. *Ins Soc* 4 : 321-325.
- Dartigues D 1978. Etude du polymorphisme chez *Camponotus aethiops* Latreille (Hymenoptera Formicidae). Aspects biométriques et biologiques. Thèse de Doctorat Université Paul Sabatier Toulouse.
- Darwin C 1859. *On the Origin of Species*. John Murray London.
- Davenport AP & PD Evans 1984. Changes in haemolymph octopamine levels associated with food deprivation in the locust *Schistocerca gregaria*. *Physiol Ent* 9 : 269-274.
- David J-C & H Verron 1982. Locomotor behavior in relation to octopamine levels in the ant *Lasius niger*. *Experientia* 38 : 650-651.
- Dawkins R 1982. *The Extended Phenotype*. Freeman Oxford.
- Dawkins R 1989. *The Selfish Gene*. Oxford University Press Oxford.
- DeHeer CJ & KG Ross 1997. Lack of detectable nepotism in multiple-queen colonies of the *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 40 : 27-33.

- Dettner K & C Liepert 1994. Chemical mimicry and camouflage *Annu Rev Entomol* 39 : 129-154.
- Do Nascimento R, ED Morgan, J Billen, E Schoeters, TMC Della Lucia & JMS Bento 1993. Variation with caste of the mandibular gland secretion in the leaf-cutting ant *Atta sextens rubropilosa*. *J Chem Ecol* 19 : 907-918..
- Downer RGH 1980. In : *Insect Neurobiology and Pesticide Action* London : 335-339.
- Downer RGH, GL Orr, JWD Gole & I Orchard 1984. The role of octopamine and cyclic AMP in regulating hormone release from corpora cardiac of the American cockroach *J Insect Physiol* 30 : 457-462.
- Dunphy GB & RGH Downer 1994. Octopamine, a modulator of the haemocytic nodulation response of non-immune *Galleria mellonella* larvae. *J Insect Physiol* 40 : 267-272.

## E

- Erber J & P Kloppenburg 1995. The modulatory effects of serotonin and octopamine in the visual system of the honey bee (*Apis mellifera* L) *J Comp Physiol* 176A : 111-118.
- Errard C 1984. Age et évolution des relations sociales dans les colonies mixtes de *Camponotus* et *Pseudomyrmex* (Hym., Formicidae). *Act Coll Ins Soc* 17 : 67-72.
- Errard C 1986. Artificiel mixed colonies : a model for the investigation of colony odour in ants. In : *The Individual and Society*. Eds Passera L & J-P Lachaud, Privat Toulouse : 55-66.
- Errard C 1994a. Development of interspecific recognition behavior in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi* (Hymenoptera: Formicidae) reared in mixed-species groups. *J Insect Behav* 7 : 83-99.
- Errard C 1994b. Long-term memory involved in nestmate recognition in ants. *Anim Behav* 48 : 263-271.
- Errard C & P Jaisson 1991. Les premières étapes de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis *Manica rubida* et *Formica selysi* (Hymenoptera, Formicidae) élevées en colonies mixtes. *C R Acad Sc Paris* 313 : 73-80.
- Errard C & J-M Jallon 1987. An investigation of development of the chemical factors in ants intra-society recognition. In : *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eds Rembold H & J Eder Verlag J Peperny München : 478.
- Errard C, A Lenoir & A Francoeur 1990. Ontogenese des interactions entre *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae). *Act Coll Ins Soc* 6 : 107-113.
- Errard C & C Vienne 1994. Species recognition in heterospecific groups of ants: relative contribution of allospecific workers and queen. *Ethology* 98 : 277-290.
- Evans PD 1980. Biogenic amines in the insect nervous system *Adv Insect Physiol* 15 : 317-473.
- Evans PD & M O'Shea 1978. The identification of an octopaminergic neurone and the modulation of a myogenic rhythm in the locust *J exp Biol* 73 : 235-260.
- Evans PD & S Robb 1993. Octopamine receptor subtypes and their modes of action *Neurochem Res* 18 : 869-874.

## F

- Fielde AM 1903. Artificial mixed nests of ants. *Biol Bull* 10 : 1-16.
- Fielde AM 1904. Power of recognition among ants. *Biol Bull Mar Lab, Woods Hole* 7 : 300-309.

- Fields PE & J Woodring 1991. Octopamine mobilization of lipids and carbohydrates in the house cricket, *Acheta domesticus*. *J Insect Physiol* 37 : 193-199.
- Fittkau EJ & H Klinge 1973. On the biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5 : 2-14.
- Fletcher DJC & CD Michener Eds. 1987. *Kin Recognition in Animals*. John Wiley New York.
- Franks N, M Blum, RK Smith & AB Allies 1990. Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum*. *J Chem Ecol* 167 : 1431-1444.
- Franks NR & LW Partridge 1994. Lanchester's theory of combat, self-organization, and the evolution of army ants and cellular societies. In *Behavioural Mechanism in Evolutionary Ecology* Ed L Areal Univ-Chicago Press : 390-408.

## G

- Gallé LJr 1978. Respiration as one of the manifestations of the group effect in ants. *Acta Biol Szeg* 24 111-114.
- Gamboa GJ 1988. Sister, aunt-niece, and cousin recognition by social wasps. *Behav Gen* 18 : 409-423.
- Gamboa GJ, HK Reeve & WG Holmes 1991. Conceptual issues and methodology in kin recognition research, a critical discussion. *Ethology* 887 : 109-127.
- Gamboa GJ, TA Grudzien, KE Espelie & EA Bura 1996. Kin recognition in social wasps: combining chemical and behavioural evidence. *Anim Behav* 51 : 625-629.
- Gamboa GJ, JE Klahn, AO Parman & RE Ryan 1987. Discrimination between nestmate and non-nestmate kin by social wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behav Ecol Sociobiol* 21 : 125-128.
- Getz WM & KB Smith 1983. Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters. *Nature* 302 : 147-148.
- Getz WM & KB Smith 1986. Honey bee kin recognition: learning self and nestmate phenotypes. *Anim Behav* 34 : 1617-1626.
- Goldstein RS & JF Camhi 1991. Different effects of the biogenic amines dopamine, serotonin and octopamine on the thoracic and abdominal portions of the escape circuit in the cockroach. *J Comp Physiol* 168A : 103-112.
- Gole JWD & RGH Downer 1979. Elevation of adenosine monophosphate in fat body of the American cockroach, *Periplaneta americana* L. *Comp Biochem Physiol* 64C : 23-226.
- Goosey MW & DJ Candy 1980. The D-octopamine content of the haemolymph of the locust *Schistocerca americana gregaria* and its elevation during flight *Insect Biochem.* 10 : 393-397.
- Goosey MW & DJ Candy 1982. The release and removal of octopamine by tissues of the locust *Schistocerca americana gregaria*. *Insect Biochem.* 12 : 681-685.
- Gotwald WH Jr 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press Ithaca & London.
- Grassé P-P & R Chauvin 1944. L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes. *Rev. Scient.* 82: 261-264.
- Grasso DA, A Mori, R Visicchio & F Le Moli 1998. thelitokous parthenogenesis in worlers of *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins Soc Life* 2 : 87-92.
- Greenberg L 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* 206 : 1095-1097.

## H

- Habersetzer C 1993. Cuticular spectra and inter-individual recognition in the slave-making ant *Polyergus rufescens* and the slave species *Formica rufibarbis*. *Physiol Entomol* 18 : 167-175.
- Hadley NF 1981. Cuticular lipids of terrestrial plants and arthropods : a comparison of their structure, composition, and waterproofing function. *Biol Rev* 56 : 23-47.
- Hammer M 1993. An identified neuron mediates the unconditioned stimulus in associative olfactory learning in honeybees. *Nature* 366 : 59-63.
- Hammer M & R Menzel 1994. Octopamine local injections into the mushroom body calyces and the antennal lobe substitute for the unconditioned stimulus (US) in honeybee olfactory conditioning. *Soc Neurosci Abstr* 20 : 582.
- Hammer M & R Menzel 1998. Multiple sites of associative odor learning as revealed by local brain microinjections of octopamine in honeybees *Learn Mem* 5 :146-156.
- Hamilton WD 1963. The evolution of altruistic behavior. *Am Nat* 97 : 354-356.
- Hamilton WD 1963. The evolution of altruistic behavior. *Am Nat* 97 : 354-356.
- Hamilton WD 1964. The genetical evolution of social behaviour I & II. *J Theoret Biol* 7 : 1-52.
- Harris JW & J Woodring 1995. Elevated brain dopamine levels associated with ovary development in queenless worker honey bees (*Apis mellifera* L). *Comp Biochem Physiol* 111B : 271-279.
- Haskins CP & EF Haskins 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann Entomol Soc Am* 437 : 461-491.
- Hefetz A, C Errard, A Chambris & A Le Négrate 1996. Postpharyngeal gland secretion as a modifier of aggressive behavior in the myrmicine ant *Manica rubida*. *J Insect Behav* 9 : 709-717.
- Hefetz A, C Errard & M Cojocararu 1992. Heterospecific substances in the Postpharyngeal gland secretion of ants reared in mixed groups. *Naturwissenschaften* 79 : 417-420.
- Hefetz A & A Lenoir 1992. Dufour's gland composition in the desert ant *Cataglyphis* : species specificity and population differences. *Z Naturforsch* 47C : 285-289.
- Heinze J 1996. Reproductive hierarchies among workers of the slave making ant, *Chalepoxenus muellerianus* *Ethology* 102 : 117-127.
- Henderson G, JF Andersen, JK Philips & RL Jeanne 1990. Internest aggression and identification of possible nestmate discrimination pheromones in polygynous ant *Formica montana*. *J Chem Ecol* 16 : 2217-2228.
- Hepper PG 1990 Ed. *Kin Recognition*. Cambridge Univ. Press Cambridge.
- Hernstein RJ, DH Loveland & C Cable 1976. Acquisition, generalization, and discrimination reversal of a natural concept. *J exp Psychol* 7 : 150-164.
- Hidoh O & J Fukami 1987. Presynaptic modulation by octopamine at a single neuromuscular junction in the mealworm (*Tenebrio molitor*). *J Neurobiol* 18 : 315-326.
- Higashi S & K Yamauchi 1979. Influence of super colonial ant *Formica* (*Formica*) *yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Jap J Ecol* 29 : 257-268.
- Hiripi L & KS Rosza 1984. Octopamine and dopamine-sensitive adenylate cyclase in the brain of *Locusta migratoria* during its development. *Cell Mol Neurobiol* 4 : 199-206.
- Hirashima A & M Eto 1993. Effect of stress on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the american cockroach (*Periplaneta americana* L.). *Comp Biochem Physiol* 105C : 279-284.
- Hirashima A, S Hirokado, R Tojikubo, R Takeya, E Taniguchi & M Eto 1998. Metamorphosis of the red flour beetle, *Tribolium freemani* Hinton (Coleoptera:

- Tenebrionidae) : Alteration of octopamine content modulates activity of juvenile-hormone esterase, ecdysteroid level and pupation. *Arch Insect Biochem Physiol* 37 : 33-46.
- Holmes WG & PW Sherman 1983. Kin recognition in animals. *Am Sci* 717: 46-55.
- Hood WG. & WR Tschinkel 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiol Entomol* 15 : 23-35.
- Horn G, P Bradly & BJ McCabe 1985. Changes in the structure of synapses associated with learning. *J Neurosc* 5 : 3161-3168.
- Howard RW 1993. Cuticular hydrocarbons and chemical communication. *In Insect Lipids : Chemistry, Biochemistry and Biology*.
- Howard RW, RD Akre & WB Garnett 1990a. Chemical mimicry in an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann Entomol Soc Am* 837 : 607-616.
- Howard RW & GJ Blomquist 1982. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol* 277 : 149-172.
- Howard RW, CA McDaniel & GJ Blomquist 1978. Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera : Rhinotermitidae). *J Chem Ecol* 4 : 233-245.
- Howard RW, C A McDaniel & GJ Blomquist 1980. Chemical mimicry as an integrating mechanism : cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science* 210 : 431-433.
- Howard RW, C A McDaniel & GJ Blomquist 1980. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks): *Psyche* 89 : 157-167.
- Howard RW, DW Stanley-Samuelson & RD Akre 1990b. Biosynthesis and chemical mimicry of cuticular hydrocarbons from the obligate predator, *Microdon albicomatus* Novak (Diptera: Syrphidae) and its ant prey, *Myrmica incompleta provancher* (Hymenoptera: Formicidae). *J Kans Entomol Soc* 637 : 437-443.
- Howse P E 1975. Chemical defences of ants, termites and other insects : some outstanding questions. Pheromones and defensive secretions in social insects. Université de Dijon. 23-40.
- Hölldobler B & NF Carlin 1989. Colony founding, queen control and worker reproduction in the ant *Aphaenogaster* (= *Novomessor*) *cockerelli* (Hymenoptera: Formicidae) *Psyche* 96 : 131-151.
- Hölldobler B & RW Taylor 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Ins Soc* 307 : 384-401.
- Hölldobler B & EO Wilson 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler B & EO Wilson 1994. *Journey to the ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Huber A 1874. *Les Fourmis de la Suisse*. Ed Georg H, Bâle.
- Huang Z-Y & GE Robinson 1992. Honeybee colony integration: worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor *Proc Natl Acad Sc USA* 89 : 11726-11729.
- Huang Z-Y & GE Robinson 1999. Social control of division of labor in honey bee colonies. *In Information Processing in Social Insects*. Eds Detrain C, J-L Dendebourg & J-M Pasteels. Birkhäuser Verlag Basel Boston Berlin : 165-186.

## I

- Ikemoto Y, Y Matsuzawa & J Mizutani 1995. The effect of antifeedants against the level of biogenic amines in the central nervous system of the lepidopteran insect (*Spodoptera litura*) *Pest Bioch Physiol* 52 : 60-70.

- Ismail SMM & F Matsumura 1991. Studies on the biochemical mechanisms of anorexia caused by formamidine pesticides in the american cockroach *Periplaneta americana* L. *Pest Bioch Physiol* 39 : 219-231.
- Isingrini M 1987. La reconnaissance coloniale des larves chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins Soc* 34 : 20-27.
- Isingrini M, A Lenoir & P Jaisson 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc Natl Acad Sc USA* 827 : 8545-8547.

## J

- Jackson LL & GL Backer 1970. Cuticular lipids of insects. *Lipids* 5 : 239-246.
- Jaisson P 1971. Expériences sur l'agressivité chez les fourmis. *C R Acad Sc Paris* 273 : 2320-2323.
- Jaisson P 1973. L'imprégnation dans l'ontogénèse du comportement de soins aux cocons chez les formicines. In *VII th International congress of IUSSI* London.
- Jaisson P 1974. Proposition de néologisme : éthogénèse. *Rev. Comp. Anim.* 8, 351.
- Jaisson P 1975. L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). *Behaviour* 52 : 1-37.
- Jaisson P 1987. The construction of fellowship between nestmates in social Hymenoptera. *Experientia Suppl (Behavior of Social Insects)* 547 : 313-331.
- Jaisson P 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps. In *Kin recognition*. Ed Hepper PG, Cambridge University Press Cambridge : 60-93.
- Jaisson P, F Nicolosi, RW Taylor, D Fresneau & A Lenoir 1991. Distance to the nearest neighbour and workers' specialization along the evolution of primitive ants. JSPS-CNRS. Japon.
- Jaisson P 1993. *La Fourmi et le Sociobiologiste*. Odile Jacob Paris.
- Jallon J-M 1984. A few chemical words exchanged by *Drosophila* during courtship. *Behav Genet* 14 : 441-478.
- Jessen K & U Maschwitz 1986. Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant *Pachycondyla tesserinoda* (Emery) : laying of individual-specific trails during tandem running. *Behav Ecol Sociobiol* 197 : 151-155.
- Johnston NC, JH Law & N Weaver 1965. Metabolism of 9-ketodec-2-enoic acid by worker honeybee (*Apis mellifera* L). *Biochemistry* 4 : 1615-1621.
- Jutsum AR, TS Saunders & JM Cherrett 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim Behav* 277 : 839-844.

## K

- Kaatz H, S Eichmüller & S Kreissl 1994. Stimulatory effect of octopamine on juvenile hormone biosynthesis in honey bees (*Apis mellifera*): physiological and immucytochemical evidence. *J Insect Physiol* 40 : 865-872.
- Kaib M, J Heinze & D Ortius 1993. Cuticular hydrocarbon profiles in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis* and its hosts. *Naturwissenschaften* 80 : 281-285.
- Kalmus H & CR Ribbands 1952. The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. *Proc Royal Soc* 140 : 50-59.
- Keller L & L Passera 1989. Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) *Anim Behav* 377 : 733-740.
- Keller L 1997. Indiscriminate altruism: unduly nice parents and siblings. *TREE* 12: 99-103.

- Keller L & KG Ross 1998. Selfish genes : a green beard in the red fire ant. *Nature* 394: 573-575.
- Kendrick KM, EB Keverne, MR Hinton & JA Goode 1992. Oxytocin, amino acids and monoamine release in the region of the medial preoptic area and bed nucleus of the stria terminalis of the sheep during parturition and sucking. *Brain Res* 569 : 199-209.
- Kraemer GW 1992. A psychobiological theory of attachment. *Behav Brain Sc* 15 : 93-541.
- Kraemer GW, MH Ebert, DE Schmidt & WT McKinney 1989. A longitudinal study of the effect of different social rearing conditions on cerebrospinal fluid norepinephrine and biogenic amine metabolites in rhesus monkeys. *Neuropsychopharm* 2 : 175-189.
- Kreissl S, S Eichmüller, G Bicker, J Rapus, M Eckert 1994. Octopamine-like immunoreactivity in the brain and suboesophageal ganglion of the honey bee. *J Comp Neurol* 348 : 583-595.
- Kuwabara M 1957. Bildung bes bedingten reflexes von pavlovs typus bei der Honigbiene., *Apis mellifera. J Fac Sci Hokkaido* 13 : 458-464.

## L

- Lahav S, V Soroker, A Hefetz & BK Vander Meer 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* 86 : 246-249.
- Lahav S, V Soroker, R Vander Meer & A Hefetz 1998. Nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*: do queens matter *Behav Ecol Sociobiol* 43 : 203-212.
- Le Moli F & A Mori 1985. The influence of the early experience of worker ants on enslavement. *Anim Behav* 337: 1384-1387.
- Le Moli F & M Passeti 1977. The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L. *Atti Soc Ital Sc Nat Mus Civ Stor Nat, Milano* 1187 : 49-64.
- Lenoir A, D Fresneau, C Errard & A Hefetz 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. *In : Information Processing in Social Insects*. Eds Detrain C, J-L Dendebourg & J-M Pasteels. Birkhäuser Verlag Basel : 219-237.
- Lenoir A, C Malosse & R Yamaoka 1997. Chemical mimicry between parasitic ants of the genus *Formicoxenus* and their host *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) *Biochem System Ecol* 25 : 379-389.
- Levy F, R Gervais, U Kindermann, P Orgeur & V Piketty 1990. Importance of  $\beta$ -adrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs *Behav Neurosc* 104 : 464-469.
- Levy F, R Guevera-Guzman, MR Hinton, KM Kendrick & EB Keverne 1993. Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. *Behav Neurosc* : 662-668.
- Liebig J, J Heinze & B Hölldobler 1997. Trophallaxis and aggression in the ponerine ant, *Ponera coarctata*: Implications for the evolution of liquid food exchange in the hymenoptera. *Ethology* 103 : 707-722.
- Linn CE, MG Campbell, KR Poole & WL Roelofs 1994. Studies on biogenic amines and their metabolites in nervous tissue and haemolymph of male cabbage looper moths - II. Photoperiod changes relative to random locomotor activity and pheromone-response thresholds. *Comp Biochem Physiol* 108C : 87-98.
- Linn CE, MG Campbell, KR Poole, W-Q Wu & WL Roelofs 1996. Effects of photoperiod on the circadian timing of pheromone response in male *Trichoplusia ni*: relationship to the modulatory action of octopamine. *J Insect Physiol* 42 : 881-891.

- Linn CE & WL Roelofs 1992. Role of photoperiod cues in regulating the modulatory action of octopamine on pheromone-response thresholds in the cabbage looper moth. *Arch Insect Biochem Physiol* 20 : 285-302.
- Livingstone MS, RM Harris-Warrick & EA Kravitz 1980. Serotonin and octopamine produce opposite postures in lobsters *Science* 208 : 76-79.
- Lock JB, EW Cupp & GJ Blomquist 1975. Cuticular lipids of the imported fire ants, *Solenopsis invicta* and *richteri*. *Insect Biochem* 5 : 821-829.
- Lockey KH 1985. Insect cuticular lipids. *Comp Biochem Physiol* 81B : 263-273.
- Lockey KH 1988. Lipids of the insect cuticle : origin, composition and function. *Comp Biochem Physiol* 89B : 595-645.
- Lüschen W, A Willig & PP Jaros 1993. The role of biogenic amines in the control of blood glucose level in the decapod crustacean, *Carcinus maenas* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 105C : 291-296.

## M

- Maynard Smith J 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 1964: 1145-1147.
- Mercer AR & R Menzel 1983. The effects of amines on evoked potentials recorded in the mushroom bodies of the bee brain. *J Comp Physiol* 151 : 469-476.
- Mercier JL 1996. Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae *Ins Soc* 43 : 17-29.
- Meskali M, E Provost, A Bonavita-Cougourdan & J-L Clément 1995. Behavioural effects of an experimental change in the chemical signature of the ant *Camponotus vagus* Scop. *Ins Soc* 42 : 347-358.
- Michener CD 1969. Comparative social behavior of bees. *Annu Rev Entomol* 14 : 299-342.
- Mintzer A & SB Vinson 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav Ecol Sociobiol* 17 : 75-78.
- Mintzer AC 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex Ferruginea*. *Behav Ecol Sociobiol* 107 : 165-168.
- Mintzer AC 1987. Experimental inbreeding, alate sex ratios and incompatibility between colonies of acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. In : *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eds Rembold H & Verlag J Peperny, München : 337-338..
- Moffat SD, EJ Suh & AS Fleming 1993. Noradrenergic involvement in the consolidation of maternal experience in postpartum rats. *Physiol & Behav* 53 : 805-811.
- Montague CE & BP Oldroyd 1998. The evolution of worker sterility in honey bees: an investigation into behavioral mutant causing failure in worker policing. *Evolution* 52 : 1408-1415.
- Morel L 1983. Relation entre comportement agressif et privation sociale précoce chez les jeunes immatures de la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera : Formicidae). *C R Acad Sc Paris* 296 : 449-451.
- Morel L & MS Blum 1988. Nestmate recognition in *Camponotus floridanus* callow worker ants: are sisters or nestmates recognized. *Anim Behav* 36 : 718-725.
- Morel L & RK Vander Meer 1987. Nestmate recognition in *Camponotus floridanus* : biochemical and chemical evidence for the role of age and social experience. In : *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eds Rembold H & J Eder Verlag J Peperny München : 473-474.
- Morel L, RK Vander Meer & BK Lavine 1988. Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant *Camponotus floridanus*. *Brain Behav Evol* 22: 175-183.

- Morel L, RK Vander Meer & CS Lofgren 1990. Comparison of nestmate recognition between monogyne and polygyne populations of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann Entomol Soc Am* 83 : 642-647.
- Morgan MJ, MD Fitch, JG Holman, SEG Lea 1976. Pigeon learn the concept of an "A". *Perception* 5 : 57-66.
- Moritz RFA & T Heisler 1992. Super and half-sister discrimination by honey bee workers (*Apis mellifera* L) in a trophallactic bioassay. *Ins Soc* 39 : 365-372.
- Moritz RFA & E Hillsheim 1990. Olfactory discrimination between group odours in honey bees : Kin or nestmate recognition? *Ins Soc* 37 : 90-99.

## N

- Nathanson JA 1985. Characterization of octopamine-sensitive adenylate : elucidation of class of potent and selective octopamine-2 receptor agonists with toxic effects in insects. *Proc Natl Acad Sc USA* 82 : 599.
- Nathanson JA 1979. Octopamine receptors, adenosine 3',4'-monophosphate, and neural control of firefly flashing. *Science* 203 : 65-67.
- Nelson DR 1969. Hydrocarbon synthesis in the American cockroach. *Nature* 221 : 854-855.
- Nelson EE & J Panksepp 1998. Brain substrates of infant-mother attachment contributions of opioids, oxytocin, and norepinephrine. *Neurosc Biobehav Rev* 22 : 437-452.
- Nielsen J, JJ Boomsma, NJ Oldham, HC Petersen & ED Morgan 1999. Colony-level and season-specific variation in cuticular hydrocarbon profiles of individual workers in the ant *Formica truncorum*. *Ins Soc* 46 : 58-65.
- Nowbahari E, A Lenoir, JL Clément, C Lange, AG Bagnères et coll. 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) : their use in nest and subspecies recognition. *Biochem System Ecol* 18 : 63-73.

## O

- Obin MS & RK Vander Meer 1988. Sources of nestmate recognition cues in the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Anim Behav* 36 : 1361-1370.
- Obin MS & RK Vander Meer 1989. Nestmate recognition in fire ants (*Solenopsis invicta* Buren). Do queens label workers. *Ethology* 80 : 255-264.
- Oldroyd BP, TE Rinderer, SM Bucu & LD Beaman 1994. Task specialization in a wild bee, *Apis florea* (Hymenoptera: Apidae), revealed by RFLP banding. *Behav Ecol Sociobiol* 34 : 25-30.
- Orchard I 1982. Octopamine in insects: neurotransmitter, neurohormone, and neuromodulator. *Can J Zool* 60 : 659-668.
- Orchard I, BG Loughton & RA Webb 1981. Octopamine and short -term hyperlipemia in locust. *Gen Comp Endocrinol* 45 : 175-180
- Osborne KE & BP Oldroyd 1999. possible causes of reproductive dominance during emergency queen rearing by honeybees. *Anim Behav* 58 : 267-272.
- Ozoe Y, K Kitagaki, T Matsui, T Sato, K Mochida, et coll. 1995. Octopamine receptors in the head of the larva of the common cutworm, *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae): effects of agonists and antagonists. *Appl Entomol Zool* 30 : 189-195.

## P

- Page RE & GE Robinson 1991. the genetics of division of labour in honey bee colonies. *Adv Insect Physiol* 23 : 117-169.

- Page REJ, RA Metcalf, RL Metcalf, EHJ Erickson & RL Lampmann 1991. Extractable hydrocarbons and kin recognition in honeybee (*Apis mellifera* L). *J Chem Ecol* 17 : 745-755.
- Passera L 1988. *L'organisation Sociale des Fourmis*. Privat Toulouse.
- Passera L 1994 Characteristics of tramp species In *Exotic ants*. Ed DF Williams Westview press Boulder : 23-43.
- Pfennig DW, HK Reeve & JS Shellman 1983. Learned component of nestmate discrimination in workers of a spicial wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Anim Behav* 31 : 412-416.
- Pissonnier D, JC Thiery, C Fabre-Nys, P Poindron & EB Keverne 1985. The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep *Physiol Behav* 35 : 361-363.
- Peeters C 1989. Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*. 767 : 177 - 180.
- Pribbenow B & J Erber 1996. Modulation of antennal scanning in the honeybee by sucrose stimuli, serotonin and octopamine: behavior and electrophysiology. *Neurobiol Learn Mem* 66 : 109-120
- Provost E 1987. Role of the queen in the intra-colonial aggressivity and nest-mate recognition in *Leptothorax lichtensteini* ants. Eds Rembold H & J Eder Verlag J Peperny München: 479.
- Provost E, G Rivière, M Roux, ED Morgan & A-G Bagnères 1993. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. *Insect Biochem Mol Biol* 23 : 945-957.
- Punzo F & DF Williams (1994). Free amino acids and biogenic amines in the brain of the carpenter ant, *Camponotus floridanus* (Buckley) (Hymenoptera, Formicidae). *Comp Biochem Physiol* 107C : 387-392.

## Q

- Queller DC, CR Hughes & JE Strassmann 1990. Wasps fail to make distinctions. *Nature* 344 : 388.

## R

- Rachinsky A (1994). Octopamine and serotonin influence on corpora allata activity in honey bee (*Apis mellifera*) larvae *J Insect Physiol* 40 : 549-554.
- Ratnieks FL 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial hymenoptera. *Am Nat* 132 : 217-236.
- Ratnieks FLW & PK Visscher 1990. Worker policing in the honeybee. *Nature* 342 : 796-797.
- Reeve HK (1989). The evolution of conspecific acceptance thresholds. *Am Nat* 133 : 407-435.
- Retana J, X Cerdà, A Alsina & J Bosch 1988. Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hym. : Formicidae) diet and activity patterns. *Acta œol.* 9 : 101-109.
- Robinson GE, LM Heuser, Y LeConte, F Lenquette & RM Hollingworth 1999. Neurochemicals aid bee nestmate recognition. *Nature* 399 : 534-535.
- Robinson GE & RE Page 1988. genetic determination of guarding and undertaking in honey bee colonies. *Nature* 333 : 356-358.
- Robinson GE & RE Page 1989. genetic basis for division of labor in an insect society. *In : The genetics of social insects*. Eds Breed MD & RE Page Westview press Boulder : 61-81.

- Robinson GE, RE Page, C Strambi & A Strambi 1989. Hormonal and genetic control of behavioral integration in Honeybee colonies. *Science* 246 : 109-112.
- Roeder T, J Degen, C Dyczkowski & M Gewecke 1995. In : *Progress in brain research*. Eds PM Yu, KF Tipton & AA Boulton : 249-258.
- Roeder T & JA Nathanson 1993. Characterization of insect neuronal octopamine receptors (OA<sub>3</sub> receptors). *Neurochem Res* 18 : 921-925.
- Ross KG, RK Vander Meer, DJC Fletcher & EL Vargo 1987. Biochemical phenotypic and genetic studies of two introduced fire ants and their hybrid (Hymenoptera: Formicidae). *Evolution* 417 : 280-293.
- Rosser AW & EB Keverne 1985. the importance of central noradrenergic neurons in the formation of an olfactory memory and the prevention of pregnancy block. *Neuroscience* 16 : 1141-1147.
- Ruther J, S Sieben & B Schrickler 1998. Role of cuticular lipids in nestmate recognition of the european hornet *Vespa crabro* L (Hymenoptera: Vespidae). *Ins Soc* 45 : 169-180.

## S

- Salzemann A. and L. Plateaux, 1988. Sur le mécanisme de l'effet de groupe stimulant la ponte des ouvrières de la fourmi *Leptothorax nylanderi*. *Ann Sci Nat Zool* 9: 37-43.
- Sanada S, T Satoh & Y Obara 1997. Trophallaxis and genetic relationships among workers in colonies of the polygynous ant *Camponotus yamaokai*. *Ethol Ecol Evol* 9 : 149-158.
- Sanders 1970. The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northwestern Ontario. *Ecology* 51 : 865-873.
- Schilder K, J Heinze & B Hölldobler 1999. Colony structure and reproduction in the thelytokous parthenogenetic ant *Platythyrea punctata* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae). *Ins Soc* 46 : 150-158.
- Sceirla TC 1971. *Army ants A study in social organization*. WH Freeman & Co. San Francisco.
- Schulz DJ & GE Robinson 1999. Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies : behaviorally related changes in the antennal lobes and age-related changes in the mushroom bodies. *J Comp Physiol* 184A : 481-488.
- Sevala V, A-G Bagnères, M Kuenzli, GJ Blomquist & C Schal1. Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis* (Hagen): caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *J Chem Ecol* sous presse.
- Singer TL 1998 Roles of hydrocarbons in the recognition system of insects. *Am Zool* 38 : 394-405.
- Singer TL, KE Espelie & GJ Gamboa 1998 Nest and nestmate discrimination in independent-founding paper wasps In *Pheromone Communication in Social Insects*. Eds Vander Meer RK, MD Breed, ML Winston & K Espelie Wetsview Press : 104-125.
- Sherman P, EA Lacey, HK Reeve & L Keller 1995. The eusociality continuum. *Behav.Ecol.* 6 : 102-108.
- Sherman PW, HK Reeve & DW Pfennig 1997. Recognition systems. In : *Behavioral Ecology*. Krebs JR & N B Davies. Blackwell Science Cambridge.
- Smith BH 1993. Merging mechanism and adaptation : an ethological approach to learning and generalization. In : *Insect Learning*. Eds Papaj DR & AC Lewis Chapman & Hall New York London : 126-157.
- Smith BH & R Menzel 1989a. The use of electromyogram recordings to quantify odorant discrimination in the honey bee, *Apis mellifera*. *J Insect Physiol* 35 : 369-375.

- Smith BH & R Menzel 1989b. An analysis of variability of motor program of the honey bee: the role of learning in releasing a modal action pattern. *Ethology* 82 : 68-81.
- Soroker V, D Fresneau & A Hefetz 1998. Formation of colony odor in ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *J Chem Ecol* 24 : 1077-1090.
- Soroker V, C Vienne & A Hefetz 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera, Formicidae). *J Chem Ecol* 21 : 365-378.
- Soroker V, C Vienne, A Hefetz & E Nowbahari 1994. The postpharyngeal gland as a "gestalt" organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften* 81 : 510-513.
- Starks PT, DJ Fischer, RE Watson, GL Melikian & SD Nath 1998. Context-dependant nestmate discrimination in the paper wasp, *Polistes dominulus* : a critical test of the optimal acceptance threshold model. *Anim Behav* 56 : 449-458.
- Stuart RJ 1987a. Nestmate recognition in leptothoracine ants: testing Fielde's progressive odor hypothesis *Ethology* 76 : 116-123.
- Stuart RJ 1987b. Individually-produced nestmate recognition cues and a colony odour "Gestalt" in leptothoracine ants. In *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eds Rembold H & J Eder Verlag J Peperny München : 480.
- Stuart RJ 1988. Collective cues as a basis for nestmate recognition in polygynous leptothoracine ants. *Proc Natl Acad Sc USA* 85 : 4572-4575.
- Sullivan RM, D Wilson & M Leon 1989. Norepinephrine and learning-induced plasticity in infant rat olfactory system. *J Neurosc* 9 : 3998-4006.

## T

- Takeda K 1961. Classical conditioned response in the honey bee. *J Insect Physiol* 6 : 168-179.
- Taylor DJ, GE Robinson, BJ Logan, R Laverty & AR Mercer 1992. Changes in brain levels associated with the morphological and behavioural development of the worker honeybee. *J Comp Physiol* 170A : 715-721.
- Tilley CA & BP Oldroyd 1997. Unequal representation of subfamilies among queen (*Apis mellifera*) colonies. *Anim Behav* 54 : 1483-1490.
- Topoff H 1990. Slave making ants. *Am Sc* 78: 520-528.
- Traniello JFA 1982. Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 89 : 61-65.
- Tsuji K 1988. Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Behav Ecol Sociobiol* 23 : 247-255.
- Tsuji K 1990. Kin recognition in *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae): asymmetrical change in acceptance and rejection due to odour transfer *Anim Behav* 40 : 306-312.
- Tsuji K & K Yamauchi 1995. Production of females by parthenogenesis in the ant, *Cerapachys biroi*. *Ins Soc* 42 : 33-336.

## V

- Vander Meer RK, DP Jouvenaz & DP Wojcik 1989a. Chemical mimicry in a parasitoid (Hymenoptera: Eucharitidae) of fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *J Chem Ecol* 15 : 2247-2261.
- Vander Meer RK, CS Lofgren & FM Alvarez 1985. Biochemical evidence for hybridization in fire ants. *Florida Entomol* 68 : 501-506.

- Vander Meer RK & L Morel 1998. Nestmate recognition in ants. *In : Pheromone Communication in Social Insects*. Eds Vander Meer RK, M Breed, M Winston & KE Espelie. Westview press Boulder Colorado : 79-103.
- Vander Meer RK, D Saliwanchik & B Lavine 1989b. Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta* : Implications for nestmate recognition. *J Chem Ecol* 157 : 2115-2125.
- Vander Meer RK & DP Wojcik 1982. Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecophodius excavaticollis*. *Science* 218 : 806-808.
- Vane-Wright RI 1980. On the definition of mimicry. *Biol J Linn Soc* 13 : 1-6.
- Vauchot B, E Provost, A-G Bagnères & J-L Clément 1996. Regulation of the chemical signatures of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *Reticulitermes lucifugus grassei*, living in mixed experimental colonies. *J Insect Physiol* 42 : 309-321.
- Vauchot B, E Provost, A-G Bagnères, G Rivière, M Roux, et coll. 1998. Differential adsorption of allospecific hydrocarbons by cuticles of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *R. lucifugus grassei*, living in mixed colony. *J Insect Physiol* 44 : 59-66.
- Venkataraman AB, Swarnalathav.B., R Gadagkar & P Nair 1988. The mechanism of nestmate discrimination in the tropical social wasp *Ropalidia marginata* and its implications for the evolution of sociality. *Behav Ecol Sociobiol* 23 : 271-279.
- Viana AMM & A Lenoir 1996. Reconnaissance coloniale du champignon chez *Acromyrmex subteraneus subteraneus*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10 : 185-188.
- Vienne C, C Errard & A Lenoir 1998. Influence of the queen on worker behaviour and queen recognition behaviour in ants. *Ethology* 104 : 431-446.
- Vienne C, V Soroker & A Hefetz 1995. Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants: transfer and/or biosynthesis? *Ins Soc* 42 : 267-277.
- Visscher PK & R Dukas 1997. Survivorship of foraging honey bees. *Ins Soc* 44 : 1-5.

## W

- Wagener-Hulme C, JC Kuehn, DJ Schulz & GE Robinson 1999. Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies. *J Comp physiol* 184A : 471-479.
- Waldman B 1987. Mechanism of kin recognition. *J Theor Biol* 128 : 159-185.
- Wallis DI 1963. A comparison of the response to aggressive behavior in two species of ants, *Formica fusca* and *Formica sanguinea*. *Anim behav* 11 : 164-171.
- Wheeler WM 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press New York.
- Wheeler WM 1926. *Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution*. Doin Paris.
- Whitman WB & WJ Wiebe 1999. Un recensement planétaire des microbes. *La Recherche* 317 : 26-29.
- Woodring J & KH Hoffmann 1994. The effects of octopamine, dopamine and serotonin on juvenile hormone synthesis, *in vitro*, in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J Insect Physiol* 40 : 797-802.
- Woodring J & KH Hoffmann 1997. Apparent inhibition of *in vitro* juvenile hormone biosynthesis by the corpus cardiacum of adult crickets (*Gryllus bimaculatus* and *Acheta domesticus*). *J Insect Physiol* 43 : 19-29.
- Woodring JP, LA McBride & P Fields 1989. The role of octopamine in handling and exercise-induced hyperglycemia and hyperlipemia in *Acheta domesticus*. *J Insect Physiol* 35 : 613-617.
- Wigglesworth VB 1965. *The Principle of Insect Physiology*. Methuen & Co London.
- Wilson EO 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press Cambridge.

## Y

Yamamoto D, J-M Jallon & A Komatsu 1997. Genetic dissection of sexual behavior in *Drosophila melanogaster*. *Annu Rev Entomol* 42: 551-585.

Yamaoka R 1990. Chemical approach to understanding interactions among organisms. *Physiol Ecol Japan* 27 : 31-52.

## Z

Zeng H, BG Loughton & KR Jennings 1996. Tissue specific transduction systems for octopamine in the locust (*Locusta migratoria*). *J Insect Physiol* 42 : 765-769.





---

## **Implication of the octopaminergic system on the social cohesion and recognition in the ant *Camponotus fellah***

---

**Summary :** One of the main characteristics of social insects is to maintain frequent contacts with nestmates. We studied the impact of social cohesion on nestmate recognition and colony integrity in the ant *C. fellah*.

A 20-day social isolation period makes hydrocarbons exchanges impossible between nestmates. In *C. fellah*, we showed that such a deprivation induced a divergence between the cuticular hydrocarbons of the isolated workers and those of workers maintained in their colony. Hydrocarbons taking part of the nestmate recognition signal, the isolated workers could not re-integrate their colony. A shorter isolation period (5 days) induced long trophallaxis between the isolated worker and her nestmates. Those behaviours allow to restore the social link and permit the isolated worker to replace herself at centre of the colony odour. The possibility to have social contacts with neutralized nestmates for 5 days at the end of a 20-day isolation period and before being reunited with nestmates increased tolerance toward the isolated ant. On the contrary, the isolated ant became more tolerant toward allocolonial conspecifics which suggest that frequent social contacts are necessary to maintain the template.

Social-deprivation-induced trophallaxies were specifically reduced by an octopamine administration. By analogy with the vertebrate system, our results suggest that this neurotransmitter is involved in keeping social cohesion in ant colonies.

**Key words :** Social cohesion, Recognition, *Gestalt* Odour, *Camponotus fellah*, Octopamine, Social isolation

---

## Implication du système octopaminergique dans la cohésion sociale et la reconnaissance chez la fourmi *Camponotus fellah*

---

**Résumé :** Une des caractéristiques des insectes sociaux est le maintien d'un contact quasi permanent entre les ouvrières d'une même colonie. Cette forte cohésion sociale a des répercussions sur la reconnaissance et sur l'intégrité coloniale.

L'isolement social complet pendant 20 jours empêche une ouvrière d'échanger les hydrocarbures qu'elle produit et qui recouvrent sa cuticule, avec ceux de ses congénères. Chez *C. fellah*, nous avons montré que ceci se traduisait par une divergence entre le profil des hydrocarbures cuticulaires de l'ouvrière isolée et ceux de ses congénères maintenues en groupe. Les hydrocarbures faisant partie du signal colonial, cette divergence provoque l'impossibilité pour l'ouvrière isolée de réintégrer sa colonie. Une durée d'isolement plus courte (5 jours) provoque de nombreuses trophallaxies entre l'ouvrière isolée et ses congénères. Ces trophallaxies, qui marquent le rétablissement des liens sociaux, permettraient à l'ouvrière isolée d'échanger des hydrocarbures et de se replacer au centre de l'odeur coloniale. Si, à l'issue de 20 jours d'isolement elle peut avoir des contacts sociaux avec des congénères non isolées mais dont l'agressivité est expérimentalement neutralisée, elle est mieux tolérée. À l'inverse, une ouvrière isolée pendant 20 jours devient plus tolérante envers d'autres ouvrières allocoloniales, suggérant que des contacts sociaux fréquents sont également nécessaires pour maintenir le patron interne servant de référence lors de la reconnaissance coloniale.

Les nombreuses et longues trophallaxies provoquées par la privation sociale peuvent être spécifiquement inhibées par une administration d'octopamine et ramenées à leur niveau de base entre des ouvrières non isolées. Par analogie avec la formation des liens sociaux chez les vertébrés, nos résultats suggèrent que ce neurotransmetteur soit impliqué dans le maintien de la cohésion sociale dans les colonies de fourmis.

**Mots clés :** Cohésion sociale, Reconnaissance, Odeur *Gestalt*, *Camponotus fellah*, Octopamine, Isolement social