

# LA RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LES HYMÉNOPTÈRES SOCIAUX (\*)

PAR Michel ISINGRINI (1) (2) et Alain LENOIR (2)

## SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION . . . . .	219
I. - RECONNAISSANCE SPÉCIFIQUE ET GÉNÉRIQUE . . . . .	220
II. - RECONNAISSANCE COLONIALE . . . . .	222
III. - NATURE DES SIGNAUX IMPLIQUÉS DANS LA RECONNAISSANCE COLONIALE . . . . .	224
a) ODEURS PROVENANT DE L'ENVIRONNEMENT . . . . .	225
b) ODEURS DÉTERMINÉES GÉNÉTIQUEMENT . . . . .	227
<i>Les travaux</i> . . . . .	227
<i>La reine : individu susceptible d'être à l'origine de l'odeur coloniale.</i> . . . . .	231
<i>Modèles théoriques</i> . . . . .	232
IV. - RELATION PARENTALE ET RECONNAISSANCE COLONIALE DU COUVAIN . . . . .	234
a) <i>Signaux impliqués dans les relations parentales.</i> . . . . .	235
b) <i>Odeur coloniale et odeur du couvain.</i> . . . . .	236
V. - DÉVELOPPEMENT DU COMPORTEMENT DE RECONNAISSANCE COLONIALE . . . . .	238
VI. - FONCTIONS PROBABLES DE LA RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LES ORGANISATIONS SOCIALES D'INSECTES . . . . .	243
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	247

## INTRODUCTION

Chez les Insectes sociaux, la structure sociale fait appel à une organisation complexe, dans laquelle les tâches, nécessaires à la survie des individus et au maintien de l'organisation elle-même, apparaissent comme hautement diversifiées. Chacune de ces opérations repose sur

(1) Laboratoire d'Éthologie et de Sociobiologie, Université Paris 13.

(2) Laboratoire d'Éthologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours.

(\*) Travail réalisé avec le soutien de l'ATP « Biologie des Populations ».

des séquences comportementales spécifiques aboutissant à une division des rôles.

Ainsi on voit apparaître, au cours de l'évolution des sociétés d'Insectes, un phénomène de spécialisation touchant des individus ou des groupes d'individus et qui amène entre eux une interdépendance de plus en plus poussée. On peut comprendre que le maintien et le fonctionnement d'organisations complexes nécessitent l'existence de mécanisme de discrimination et de reconnaissance entre les individus hautement diversifiés et complexes, et partant, la mise en place de signaux de communication spécifiques.

Dans un tel contexte, bien qu'ils puissent faire appel à des signaux visuels, sonores et tactiles, il semble que la modalité perceptive la plus fréquemment utilisée pour la communication interindividuelle chez les Insectes sociaux, soit la détection chimique, principalement au niveau des antennes. Les signaux chimiques provenant, soit de certaines glandes, soit d'éléments environnementaux (sources de nourriture, matériaux de construction du nid) vont se trouver impliqués dans les différentes fonctions sociales : alarmes, attraction, recrutement, toilettage, assistance, échanges de nourriture, reconnaissance des castes, reconnaissance du couvain et de ses différents stades de développement, reconnaissance coloniale, reconnaissance spécifique, reconnaissance générique.

Dans ce cadre, nous traiterons ici plus particulièrement des mécanismes liés au phénomène de reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. Nous serons amenés à soulever plusieurs types de questions concernant :

- l'existence de la reconnaissance coloniale,
- son étendue dans les sociétés d'Insectes,
- la nature des signaux impliqués dans ce phénomène,
- les mécanismes ontogénétiques permettant la reconnaissance des stimulus.

Nous nous intéresserons également aux rapports pouvant exister entre relations parentales et la reconnaissance coloniale du couvain. En dernier lieu, nous nous interrogerons sur les fonctions possibles de ce type de reconnaissance et sur sa relation avec la théorie de la sélection de parentèle de HAMILTON. Tout d'abord on analysera deux autres mécanismes de reconnaissance interindividuelle qui sont également impliqués dans les processus généraux de cohésion des groupes : la reconnaissance spécifique et générique.

## I. — RECONNAISSANCE SPÉCIFIQUE ET GÉNÉRIQUE

Déjà FOREL en 1874 puis FIELDE en 1903 observaient qu'il existe chez les Fourmis une ségrégation naturelle entre les espèces, genres et sous-familles différentes.

Ces auteurs ont composé des colonies mixtes d'espèces différentes à la condition de placer ensemble soit de jeunes adultes, soit des individus amputés d'une partie de leurs antennes.

Ces expériences mettaient en évidence, non seulement l'existence d'un mécanisme de reconnaissance spécifique, mais elles permettaient également l'élaboration d'hypothèses se rapportant à la nature des signaux impliqués et à l'ontogenèse du comportement de reconnaissance.

Plus récemment, tentant une approche plus analytique des observations de FOREL et FIELDE, l'étude de la reconnaissance spécifique a été poursuivie par les travaux de JAISON (1972, 1975) chez *Formica polyctena* puis par LE MOLI et PASSETTI (1977, 1978) chez *Formica rufa*, LE MOLI et MORI (1982) chez *F. lugubris*, *Camponotus* (JAISON, 1984). JAISON (1975) recherchant dans un premier temps chez *F. polyctena* la nature du déterminisme de la reconnaissance spécifique, observe que lorsque de jeunes ouvrières sont laissées en contact pendant les quinze premiers jours de leur vie avec des cocons d'une autre espèce (et en l'absence de leurs propres cocons), elles n'acceptent plus de s'occuper ultérieurement que de cocons identiques à ceux-ci et ne reconnaissent pas ceux de leur espèce, qui sont assimilés à de simples aliments.

L'auteur aboutit à la conclusion que les quinze premiers jours de la vie constituent une période sensible au cours de laquelle la jeune Fourmi a la possibilité de recevoir de façon significative les stimulations émises par les cocons, celles-ci étant indispensables à la mise en place de la reconnaissance spécifique et des comportements de soins aux cocons qui se manifestent chez l'adulte. JAISON suppose qu'il s'agit d'un mécanisme d'acquisition comparable à celui de l'empreinte que l'on observe chez les Vertébrés. LE MOLI et PASSETTI aboutissent aux mêmes conclusions chez *F. rufa*.

JAISON (1980 a) a montré également qu'immédiatement après l'éclosion les individus, chez *F. polyctena*, paraissent d'emblée sensibles à une stimulation non spécifique de l'espèce mais commune, à tout le genre *Formica*.

A partir de ces considérations, JAISON (1980 a) élabore un modèle théorique de la reconnaissance spécifique et générique. Les signaux impliqués seraient des substances chimiques émises par la nymphe. Il en résulterait deux catégories, la première serait spécifique au genre, sa reconnaissance serait innée ou apprise avant l'éclosion, la seconde serait particulière à l'espèce, apprise durant les premiers jours de la vie adulte.

La reconnaissance interspécifique a été aussi abordée grâce à des colonies mixtes artificielles réalisées avec de jeunes individus (FOREL, 1874; FIELDE, 1903). DELAGE et JAISON (1969) puis JAISON (1980 b) ont réalisé de très nombreuses associations qui sont d'autant plus faciles que les adultes sont jeunes et que les espèces choisies sont plus proches sur le plan phylogénétique. ERRARD (1984) a confirmé ce fait : des associations entre ouvrières de genres différents de *Camponotus* sont possibles jusqu'au 5<sup>e</sup> jour. Entre *Pseudomyrmex* et *Camponotus* les individus

ne doivent pas être âgés de plus de 3 heures pour que l'association réussisse. CARLIN et HÖLLDOBLER (1983) ont obtenu dans les mêmes conditions des colonies mixtes avec plusieurs espèces de *Camponotus*. LE MOLI et MORI (1984, 1985) ont par ailleurs observé que la reconnaissance interspécifique, et donc l'orientation de l'agressivité des adultes est influencée par les relations sociales du jeune imago chez *Formica lugubris* ainsi que chez *F. sanguinea* avec l'espèce esclave *F. cunicularia*.

D'un point de vue méthodologique, la démarche suivie pour l'analyse des mécanismes impliqués dans la discrimination interspécifique peut paraître pertinente pour la définition d'un modèle structural utilisable pour l'étude du processus de reconnaissance coloniale.

## II. — RECONNAISSANCE COLONIALE

De la même façon que l'on peut relever dans la nature une ségrégation entre espèces chez les Insectes sociaux, on observe pour la plupart d'entre elles une ségrégation entre les colonies. Les observations faites en général sur les phénomènes d'ouverture et de fermeture des sociétés ont permis de poser l'hypothèse de l'existence de mécanismes de reconnaissance coloniale.

WILSON (1971) souligne que la reconnaissance coloniale et les comportements territoriaux constituent un trait correspondant aux espèces les plus évoluées. S'il est possible de comprendre que la mise en place de mécanismes permettant une reconnaissance et une discrimination interspécifiques concoure à éviter les relations improductives entre espèces, et peut-être à maintenir une certaine concurrence pour l'exploitation du milieu, il semble qu'il faille rechercher avant tout la (ou les) fonctions de la reconnaissance coloniale à l'intérieur de l'organisation même de la société.

Les mécanismes de reconnaissance coloniale seront, d'une façon globale, soutenus par deux classes de signaux : les signaux familiers entraînant des conduites d'acceptation, et les signaux non familiers entraînant des conduites de rejet.

Le degré d'hostilité entre membres de colonies différentes à l'intérieur de la même espèce peut varier d'une espèce à l'autre. WILSON (1971) fait la distinction entre trois types de sociétés selon que les étrangers sont soit reconnus, soit acceptés immédiatement, soit rejetés. Dans les premières les étrangers sont acceptés immédiatement, mais sont moins bien nourris tant qu'ils n'ont pas acquis l'odeur de la colonie. LANGE (1960) a pu mettre en évidence ce phénomène chez *Formica polyctena*. Dans les secondes, les étrangers sont examinés longuement sans attaque et l'acceptation est progressive; dans les troisièmes, les étrangers sont inspectés et tués ou rejetés hors du nid. On verra plus loin qu'il est possible d'introduire des ouvrières nouveau-nées dans une colonie étran-

gère, elles sont adoptées facilement, mais une observation plus fine de leur comportement montre qu'elles discriminent leurs sœurs (LENOIR et coll., 1982; ERRARD, 1985). Quand on introduit une reine d'Abeilles dans une ruche il faut la protéger le temps que les ouvrières apprennent à la reconnaître.

L'agressivité entre colonies peut également être modifiée par des éléments liés à l'environnement, ainsi chez les Abeilles, l'agressivité semble plus importante lorsque les sources de nourriture sont rares (RIBBANDS, 1965).

Le fait que la société soit monogyne ou polygyne semble être également un élément important pour déterminer le degré de fermeture des sociétés. Les espèces monogynes présenteraient une plus grande hostilité à l'égard des individus étrangers (HÖLLDOBLER et WILSON, 1977).

Cependant, on observe également que chez certaines espèces il semble exister une absence de reconnaissance entre colonies. Chez *Dialictus versatus*, une Abeille sociale primitive (Halictides), les étrangers sont librement acceptés par les gardiennes (MICHENER, 1966). PLATEAUX-QUENU (1962) indique que chez *Evylaeus marginatus* (autre Halictide) il existe une interchangeabilité entre ouvrières provenant de différentes colonies, qui indique l'absence de reconnaissance coloniale. Ce phénomène se retrouve chez quelques espèces de Termites et de Fourmis : *Bellicositermes natalensis* (GRASSÉ, 1959), *Pogonomyrmex rugosus* (WHITFORD et coll., 1966), *Myrmica americana* (AYRE, 1971), *Ponera eduardi* (LE MASNE, 1952), *Monomorium pharaonis* (SUDD, 1957). Chez *Iridomyrmex humilis*, MARKIN (1968) observe des échanges permanents d'ouvrières entre les nids; chez cette espèce les colonies peuvent fusionner sans problèmes (DECIENE, 1970).

Parmi les espèces polycaliques, on observe deux cas : celui, plus général, des *Formica* du groupe *rufa* où les colonies issues d'une même colonie mère sont intolérantes entre elles mais défensives vis-à-vis des autres sociétés de la même espèce (CHERIX et GRIS, 1977) et celui où toutes les colonies, sans exception, sont ouvertes comme chez *Formica exsecta* (PISARSKI, 1972), formant une seule immense société pour l'espèce.

Malgré ces exemples l'absence de ségrégation entre colonies est un fait peu fréquent chez les Insectes sociaux. D'après WILSON (1971) ce fait serait un trait primitif chez les Abeilles sociales. Cette même absence chez les Fourmis semblerait correspondre à un processus secondaire de l'évolution, dans la mesure où l'on peut observer que l'hostilité entre colonies est bien marquée chez les Fourmis très primitives du genre *Myrmecia* (HASKINS et HASKINS, 1950), et que ceci est fréquent chez d'autres groupes de Fourmis primitives (JAFFÉ et MARCUSE, 1983; FRESNEAU, 1980; PEETERS, 1984).

Avant d'aller plus loin, précisons que le concept de reconnaissance coloniale est à différencier de celui de reconnaissance du nid. Ce dernier est généralement utilisé pour les signaux ou indices, chimiques ou visuels, permettant à l'individu de reconnaître et donc de retrouver son nid en

tant qu'élément matériel, même si cette reconnaissance se fait parfois à l'aide d'indices provenant des caractéristiques coloniales. Ainsi HARKNESS et WEHNER (1977) soulignent que les *Cataglyphis bicolor* utilisent des repères visuels à proximité du nid pour en retrouver l'entrée. L'utilisation d'indices chimiques a été mise en évidence par HANGARTNER et coll. (1970) chez *Pogonomyrmex badius* où les ouvrières préfèrent le sable de leur nid. Les Bourdons *Psithyrus ashtoni* parasites de certaines espèces de *Bombus* discriminent l'entrée des nids des diverses espèces à l'odeur (FISHER, 1984).

Diverses expériences ont aussi montré que les Fourmis reconnaissent l'entrée de leur colonie, par exemple lorsqu'on échange les tubes d'entrée des nids en laboratoire, chez *Eurhopalothrix heliscata* (WILSON et BROWN, 1984), *Pachycondyla tesserinoda* (JESSEN et MASCHWITZ, 1984) et *Cataglyphis cursor* (NOWBAHARI et LENOIR, en préparation).

La reconnaissance coloniale indique l'inter-reconnaissance des Insectes eux-mêmes, c'est-à-dire l'identification des congénères homocoloniaux. Nous verrons qu'en l'état actuel des connaissances, la reconnaissance coloniale semble fondée uniquement sur des signaux chimiques, pour cette raison on trouve fréquemment employé pour désigner ce phénomène dans la littérature anglo-saxonne, le concept d'odeur coloniale.

Nous n'étudierons pas ici la reconnaissance coloniale à l'aide des marques déposées par les individus sur les pistes et/ou sur leur territoire.

### III. — NATURE DES SIGNAUX IMPLIQUÉS DANS LA RECONNAISSANCE COLONIALE

Comme nous l'avons déjà souligné, il apparaît que les signaux sont principalement de nature chimique.

Ainsi RIBBANDS (1965) rapporte les travaux de MCCOOK en 1879 qui observait que les batailles prolongées existant entre les colonies de *Tetramorium caespitum* cessaient lorsqu'il introduisait dans le nid un papier saturé en eau de Cologne. Chez les Abeilles, WILSON (1971) souligne que l'on a pu penser que c'était les particularités comportementales présentées par certains individus venant voler de la nourriture dans un nid étranger, qui déclenchaient les comportements hostiles des gardiennes, mais FREE (1958) chez les Bourdons et BELL (1974) chez les Abeilles ont montré que les gardiennes s'attaquaient aussi bien à des étrangers vivants, morts ou anesthésiés, et ce, dès que l'intrus parvenait à quelques millimètres des défenseurs. JAFFÉ et MARCUSE (1983) montrent aussi chez les *Odontomachus* que le phénomène est chimique.

C'est HOWSE (1975) qui a le premier émis l'hypothèse que les substances seraient d'origine cuticulaire. LONGHURST (1978) le vérifie chez *Megaponera*. Pour JAFFÉ au contraire les substances seraient les phénomènes d'alarme de la glande mandibulaire chez *Atta cephalotes* (1982) et chez *Camponotus rufipes* (JAFFÉ et SANCHEZ, 1984) et des substances

provenant de la tête plus de l'abdomen chez *Odontomachus baurus* (JAFFÉ et MARCUSE, 1983). Chez l'Abeille, YADAVA et SMITH (1971) ont montré que l'ablation des glandes mandibulaires d'une reine permet à celle-ci d'être acceptée dans n'importe quelle colonie. Si une ouvrière est recouverte d'extrait de glande mandibulaire elle est attaquée par ses sœurs. De même la reine imprégnée dans les mêmes conditions est attaquée par ses propres ouvrières (BREED, 1985). Nous avons probablement simultanément des phéromones d'alarme et des substances de reconnaissance coloniale (cuticulaires) qui vont toutes déclencher des comportements agressifs.

On admet à l'heure actuelle, qu'il existe, deux type d'odeurs associées à la reconnaissance coloniale :

— les odeurs dites environnementales, qui ont une source extrinsèque aux individus, elles proviendraient de la nourriture et/ou des matériaux utilisés dans la fabrication du nid,

— les odeurs ayant une origine intrinsèque produites par les individus eux-mêmes, dont la production serait contrôlée par des processus génétiques.

Bien qu'elles soient associées à des mécanismes structuraux différents, ces deux types d'odeurs concourent à un but similaire : la reconnaissance suivie d'une acceptation des individus homocoloniaux ou le rejet des individus étrangers.

#### a) ODEURS PROVENANT DE L'ENVIRONNEMENT

Les substances qui ont leur origine dans les éléments environnementaux ne deviennent réellement des stimulus significatifs dans le processus de discrimination interindividuelle qu'à la condition qu'elles soient imprégnées dans la cuticule des membres de la colonie ; sinon elles demeurent des indices liés probablement à la reconnaissance du nid.

On peut d'ailleurs penser que durant l'évolution des sociétés d'Insectes, il s'est produit une sorte d'extension de l'odeur des matériaux utilisés chez les Insectes solitaires pour retrouver leur nid, aux individus qui y séjournent, dans un but non seulement semblable mais également dans l'objectif de permettre une acceptation interindividuelle nécessaire à l'intégrité sociale. SHINN (1967) a montré que chez les Abeilles solitaires, chaque nid possède une odeur particulière. Il en est de même chez les *Pogonomyrmex* comme on l'a vu plus haut (HANGARTNER et coll., 1970).

Dans le cas des odeurs provenant de la nourriture, WILSON (1971) souligne que l'imprégnation cuticulaire peut se produire de deux façons, soit après ingestion de l'aliment qui est métabolisé et dont certaines molécules passeraient à l'épicuticule de l'animal par des voies inconnues, soit directement par l'extérieur, grâce aux cires cuticulaires qui piègent

les odeurs. C'est également de cette dernière façon que l'odeur provenant des matériaux constituant le nid passerait aux individus. Les résultats observés dans certaines expériences et qui semblent ne pouvoir s'expliquer que par un tel mécanisme, laissent supposer que ce dernier peut se produire dans les conditions naturelles. Certaines espèces de Fourmis semblent même capables d'utiliser cette capacité de leur cuticule à absorber des odeurs. Ainsi MASUKO (1984) pense que les pourvoyeuses de certaines *Dacetini* et de *Labidogenys* ont le corps enduit de substances organiques provenant de l'environnement, cela permettrait une approche plus discrète des proies. On verra plus loin que cette stratégie de camouflage peut être utilisée par des myrmécophiles.

Les travaux de FREE chez les Bourdons et de RENNER chez les Abeilles, montrent que des individus qui ont séjourné dans un autre nid sont attaqués par leurs propres sœurs lorsqu'on les replace dans leur nid d'origine (in WILSON, 1971). BELL (1974) a observé que les Abeilles *L. zephyrum* ayant séjourné 24 heures parmi des matériaux provenant d'un nid étranger déclenchent dans 50 pour 100 des cas l'agressivité de leur propre gardienne avant d'être acceptées, lorsqu'on les replace à l'entrée de leur nid d'origine.

Il semble que l'on puisse interpréter sous ce même angle les résultats obtenus par LE ROUX (1980) chez *Myrmica ruginodis*. Dans cette espèce une ouvrière est rejetée lorsqu'on tente de la réintroduire dans sa colonie d'origine si on l'isole depuis le stade nymphe, mais elle est acceptée si on l'isole âgée de 8 jours. D'autre part, une ouvrière chez cette espèce est rejetée si elle a reçu des soins d'ouvrières étrangères au moment de l'émergence.

MOREL (1982) fait sensiblement les mêmes observations chez *Campoplex vagus*.

Précisons de nouveau que les expériences, décrites ci-dessus ne font pas obligatoirement référence à des espèces où l'origine de l'odeur coloniale est expressément connue, leur présentation visait à soutenir l'idée que l'adsorption cuticulaire constitue un modèle explicatif recevable. Une telle hypothèse semble pertinente aussi bien pour expliquer les transferts d'odeurs provenant de l'environnement que pour celles qui sont produites de façon endogène.

Ainsi chez les Abeilles, KALMUS et RIBBANDS (1952) ont été en mesure de démontrer que l'odeur coloniale était influencée par le type de nourriture ingérée par les individus. Pour ce faire, ils divisent la colonie en trois groupes : D, E et F. Les groupes D et E se nourrissent à partir d'une source de nourriture identique, alors que le groupe F se nourrit à une source différente. Deux semaines plus tard environ, ils observent qu'une différence significative existe entre les groupes D et F; E et F, en ce qui concerne la reconnaissance interindividuelle, alors que la différence n'est pas significative entre les groupes D et E. En d'autres termes, les ouvrières étaient devenues capable de faire une discrimination entre les individus appartenant à leur groupe et ceux appartenant à un autre

groupe, à condition que ce dernier soit nourrit différemment. RIBBANDS, KALMUS et NIXON (1952) ont montré que deux colonies contraintes de se nourrir à la même espèce de fleurs (*Calluna*), perdraient la possibilité de faire une discrimination entre ouvrières homocoloniales et ouvrières étrangères. « Dans ces expériences, précise WILSON (1971), on peut penser que les substances odorantes associées avec le nectar et le miel sont passées à l'épicuticule sous forme pure et métabolisée ». BOCH et MORSE (1981) retrouvent la même influence environnementale dans la discrimination des reines chez les Abeilles.

Chez les Termites xylophages : la substance odorante étant un produit de dégradation du bois, VERRON (1963) a montré que les animaux privés de nourriture ou nourris avec de la cellulose pure perdent toute action attractive sur leurs semblables.

Chez les Fourmis, LANGE (1960) a montré chez *Formica polyctena* que des différences dans la composition de la nourriture ou dans les matériaux étaient suffisantes pour causer des modifications dans la structure de l'odeur coloniale et ceci par adsorption cuticulaire directe, sans ingestion préalable. Ce fait a été confirmé par MABELIS (1979); HANGARTNER et coll. (1970) posent la même hypothèse chez *Pogonomyrmex badius* après avoir observé que l'odeur de la colonie provenait de matériaux qui composent le nid. HUBBARD (1974) a fait la même observation chez *Solenopsis invicta*. Cependant cet auteur émet une réserve qui paraît justifiée sur la conclusion à tirer de ces observations. En effet rien dans ses expériences ni dans celles d'HANGARTNER ne permet de dire si l'odeur est transférée des matériaux aux individus ou bien de ces derniers aux matériaux.

L'alimentation semble influencer l'odeur coloniale chez *Acromyrmex* : l'agression entre ouvrière augmente si on les nourrit avec des plantes différentes. Cet effet est toutefois limité puisque si l'on scinde une colonie en deux parties nourries différemment, il n'apparaît pas d'agression entre les ouvrières (JUSTUM et coll., 1979). Chez *Odontomachus* l'influence de régimes alimentaires différents est nulle (JAFFÉ et MARCUSE, 1983).

## b) ODEURS DÉTERMINÉES GÉNÉTIQUEMENT

### *Les travaux.*

L'utilisation de phéromones chez les Insectes sociaux est un phénomène très répandu, qui vient remplir différentes fonctions liées à la communication. Partant, on a pu rechercher si l'odeur coloniale pouvait également avoir pour origine une substance particulière ou une combinaison de substances, sécrétées par les individus eux-mêmes. Les travaux effectués dans ce sens ont révélé qu'une telle hypothèse méritait d'être retenue.

Chez les Fourmis : les travaux de HASKINS et HASKINS (1950), déjà

cités semblent montrer que l'odeur déclenchant l'agressivité inter-individuelle chez *Myrmecia* est produite par les individus après éclosion, dans la mesure où le couvain est accepté dans une colonie étrangère mais dès éclosion les adultes sont éliminés.

Dans ce contexte, les travaux récents de MINTZER (1982 *a*) apportent, à l'aide d'une démarche méthodologique rigoureuse, des éléments qui confortent le fait que les odeurs coloniales ont une origine endogène. Cet auteur a étudié le déterminisme de la production d'odeurs coloniales chez *Pseudomyrmex ferruginea*, Fourmis vivant en mutualisme obligatoire avec les arbres du genre *Acacia* d'Amérique Centrale et connues par ailleurs pour leur intolérance très marquée à tout individu étranger homospécifique. Sur un arbre ne peut vivre qu'une seule colonie de *P. ferruginea*.

Dans un premier temps MINTZER a posé l'hypothèse que l'odeur coloniale pouvait être déterminée par l'arbre hôte lui-même, ceci à travers le fait que les individus se nourrissent à partir de cet arbre et qu'il en résultait ensuite une adsorption cuticulaire des substances. Pour répondre à cette question il a utilisé 21 acacias obtenus en serres à partir d'une même racine, donc semblables du point de vue génétique. Il installa une fondatrice sur chaque arbre. Les résultats contredirent l'hypothèse; les colonies formées étaient tout autant fermées les unes par rapport aux autres, que celles observées dans la nature vivant sur des substrats différents génétiquement.

Cette expérience met donc en évidence que l'odeur servant à la reconnaissance entre individus homocoloniaux n'a pas dans ce cas une origine extrinsèque aux individus.

Dans un deuxième temps il a cherché si la reine pouvait être à l'origine de la production de l'odeur de la société.

Pour répondre à cette hypothèse, il a confié en adoption à différentes reines fondatrices, du couvain provenant de colonies étrangères. Il constitue ainsi deux lots avec : — des reines recevant du couvain provenant d'une même colonie, — des reines recevant du couvain provenant de colonies étrangères.

Un mois après l'éclosion des individus adoptés, il effectue un test d'agressivité entre les colonies. Il observe que les individus provenant de la même colonie naturelle continuent de s'accepter en dépit du fait qu'ils ont été élevés par des reines différentes, les individus provenant des colonies naturelles différentes et élevés par des reines différentes ne s'acceptent toujours pas entre eux.

L'auteur aboutit donc à la conclusion que chez cette espèce la reine n'est pas à l'origine directe de l'odeur coloniale. Les individus produiraient « des » phéromones permettant la reconnaissance coloniale. Plus récemment le même auteur vient de démontrer que des colonies issues de fondatrices provenant d'une même société sont un peu moins fermées entre elles que des colonies complètement étrangères (MINTZER et VINSON, 1985).

Chez les Abeilles, BELL (1974) chez *Lasioglossum zephyrum* montre que les matériaux constituant le nid ne semblent pas l'unique cause de l'odeur coloniale, en effet, lorsqu'il fait séjourner durant 24 heures des individus parmi les matériaux appartenant à un autre nid, ils continuent à être attaqués par la gardienne de ce nid lorsqu'ils lui sont présentés (Ceci en dépit du fait qu'ils déclenchent un comportement agressif dans 50 pour 100 des cas chez la gardienne appartenant à leur propre colonie, avant d'être acceptés). Pour BELL cette observation serait à interpréter comme un élément montrant que l'odeur coloniale est produite par les individus eux-mêmes et qu'elle persiste malgré le fait que leur cuticule ait pu être imprégnée d'une odeur étrangère.

Chez la même espèce, à la suite de travaux préliminaires de KUKUK et coll. (1977), GREENBERG (1979) a procédé à des croisements qui lui ont permis d'obtenir entre différents groupes 14 niveaux de parenté : sœurs, nièces, cousines, étrangères, etc. Procédant à des expériences d'acceptation de la part d'une gardienne, il observe une corrélation positive entre le comportement d'acceptation de la gardienne et le degré de parenté des individus présentés à l'entrée du nid. Plus le degré de parenté entre les individus intrus et la gardienne est important plus elle en accepte un fort pourcentage (fig. 1). Les résultats de cette expérience laissent supposer que les odeurs coloniales sont déterminées génétiquement et que la variation qu'elles présentent d'un individu à l'autre est fonction de la distance génétique qui les sépare. Chez les *Apis mellifera*, la reconnaissance entre adultes est bien connue des apiculteurs (BREED, 1983). GETZ et SMITH (1983), BREED et coll. (1985) ont montré qu'elle était plus ou moins facile en fonction du degré de parenté. On a montré aussi l'existence de la reconnaissance de la parentèle dans l'acceptation des reines par les ouvrières en l'absence de repères environnementaux (BREED, 1981; BOCH et MORSE, 1982) et au cours de l'essaimage où les ouvrières se regroupent avec la reine correspondant à leur génotype (GETZ et coll., 1982).

Chez les Guêpes nous avons beaucoup d'informations pour les *Polistes*. ROSS et GAMBOA (1981) ont montré que les fondatrices de *P. metricus* préfèrent s'associer à leurs sœurs pour démarrer une construction au printemps. Ce résultat est retrouvé chez d'autres espèces de *Polistes* (ALLEN et coll., 1982; PFENNING et coll., 1983 *a, b*; SHELLMAN et GAMBOA, 1982).

Chez les Termites, CLÉMENT (1982) étudiant le polymorphisme génétique et l'agonisme entre les sociétés, observe une corrélation entre l'ouverture d'une société à une autre, et la distance génétique qui les sépare. L'auteur pose l'hypothèse de l'existence de phéromones de contact composées d'alkanes et d'alcènes sécrétées par les cellules cuticulaires des individus. Ces phéromones seraient sous la dépendance directe du génome, ce qui expliquerait les corrélations avec les distances génétiques. Les sécrétions cuticulaires assureraient une véritable signature chimique de la société.

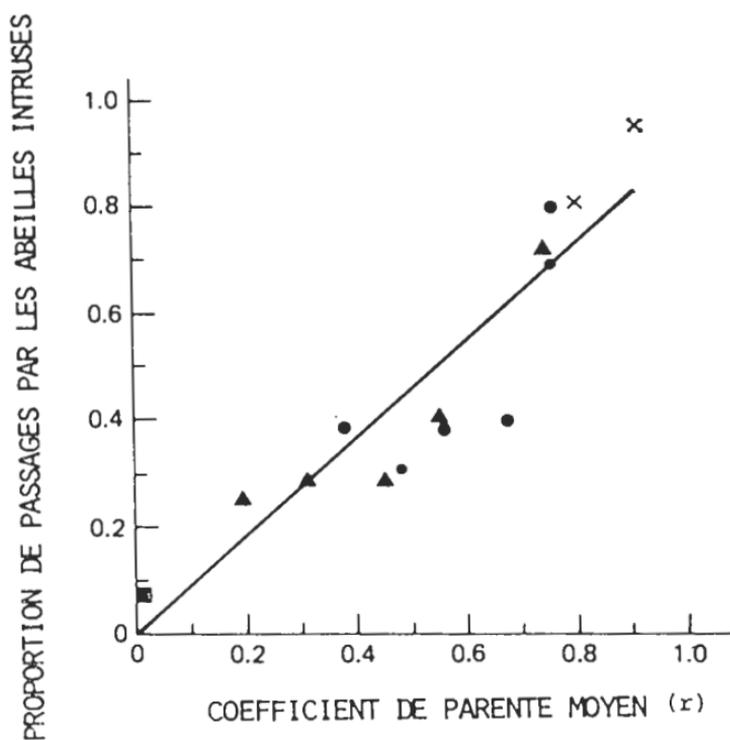


Fig. 1. — Relations entre le coefficient de parenté  $r$  des Abeilles *Lasioglossum* gardiennes par rapport aux intruses et la proportion des passages par les intruses (D'après GREENBERG, 1979).

■ Pas de parenté; ▲ cousines; ● tantes-nièces; × sœurs.

HOWARD et coll. (1982) trouvent la même chose chez deux espèces de *Reticulitermes* américains, ils observent même que les composés sont en proportions différentes selon les castes. HOWARD et coll. (1980) ont par ailleurs montré que des Staphylinus termitophiles possèdent les mêmes hydrocarbures que leur hôte, c'est probablement un moyen d'intégration dans la société de Termites. Ils ont montré, au moins dans un cas, que le Coléoptère synthétise lui-même les substances au niveau de la cuticule. D'autres Coléoptères peuvent se faire accepter dans une colonie de Fourmis en absorbant sur leur cuticule les odeurs de leur hôte, c'est le cas de *Myrmecaphodius* qui peut se faire adopter par plusieurs espèces de *Solenopsis*. Lorsque le myrmécophile est retiré de la colonie hôte, il perd les hydrocarbures caractéristiques de cet hôte et on ne trouve que les substances naturelles de l'espèce (VANDER MEER et WOJCIK, 1982). *Hypoponera eduardi* prédatrice de trois espèces de *Reticulitermes*, adopte aussi une stratégie de camouflage chimique pour approcher ses proies sans être agressée (LEMAIRE, 1985). Nous n'avons pas d'informations sur les stratégies utilisées par les espèces qui fréquentent les colonies d'Apoïdes ou de Vespides.

Au terme de cette présentation que pouvons-nous dire ?

On remarquera, si l'on met à part les travaux effectués chez *Lasio-glossum zephyrum*, que l'odeur coloniale chez les Abeilles semble être plus dépendante des substances d'origine extrinsèques, alors que chez les Fourmis elle serait beaucoup fondée sur des substances d'origine intrinsèques.

Dans ce sens, WILSON (1971) et HÖLLDOBLER et MICHENER (1980) soulignent qu'aucune phéromone particulière n'a pu être isolée dans le domaine de la reconnaissance coloniale. L'hypothèse de Von FRISCH selon laquelle chez les Abeilles la glande de Nasanov serait responsable d'un phénomène spécifique à la colonie a été rejetée, tout comme celle soutenant que chez les Fourmis il s'agirait de glandes métapleurales.

WILSON (1971) précise par ailleurs, que les substances associées à la reconnaissance des congénères se prêtent peu à l'expérimentation, dans la mesure où il s'agit de substances particulièrement complexes présentes en très faible quantité et difficiles à isoler, contrairement aux phéromones d'alarmes, transmises par air et plus facilement analysables. Il s'agirait donc de phéromones de surfaces perçues par contact ou à faible distance. Ceci semblerait correspondre aux faits observés chez *Lasio-glossum zephyrum* par BELL (1974), la gardienne ne présente de comportements hostiles à un individu étranger qu'à partir du moment où celui-ci est proche de quelques millimètres.

*La reine : individu susceptible d'être à l'origine de l'odeur coloniale.*

Les propositions demeurent également hypothétiques en ce qui concerne l'identité des individus producteurs de l'odeur coloniale.

WILSON (1971) et HÖLLDOBLER et MICHENER (1980) émettent l'hypothèse que la reine pourrait être à l'origine de l'odeur coloniale, au moins dans les colonies monogynes. Ces auteurs précisent que l'on a pu mettre en évidence chez certaines espèces, à l'aide de marqueurs radioactifs, que la reine produisait des substances qui se distribuent d'ouvrières en ouvrières à toute la colonie.

Se fondant sur les faits, que le contrôle des ouvrières par la reine semble un principe majeur de l'organisation sociale des colonies monogynes, HÖLLDOBLER et MICHENER (1980) supposent que la reine pourrait apparaître comme une source logique pour l'odeur coloniale. Par ailleurs, d'une façon générale les sociétés monogynes sont plus fermées que les sociétés polygynes (HÖLLDOBLER et WILSON, 1980).

WILSON (1971) pour soutenir sa thèse rappelle que les ouvrières deviennent plus réceptives aux autres individus si elles sont privées de leur reine. Il cite l'exemple des Fourmis *Eciton* normalement très hostiles aux autres colonies, et qui néanmoins fusionnent très rapidement quand l'une d'elles a perdu sa reine. Dans un travail récent, mené chez *Cataglyphis cursor*, on a pu observer que les colonies sans reine devenaient plus réceptives aux individus étrangers (BERTON et LENOIR, 1986).

Les travaux de BENOIT (1972) iraient dans cette direction en montrant que la présence de la reine est impliquée dans les mécanismes de fermeture des sociétés chez *Camponotus vagus*. La fusion de deux colonies est beaucoup plus lente lorsque les reines sont présentes, et la fusion complète ne peut avoir lieu qu'à la condition qu'une des deux reines soit mise à mort. PROVOST (1979) observe sensiblement la même chose chez les Fourmis du genre *Leptothorax*. Dans un travail récent CARLIN et HÖLLDOBLER (1983) ont montré que chez diverses espèces de *Camponotus*, c'est la reine qui est responsable de la reconnaissance hétérospécifique; on a peu d'information au niveau homospécifique mais on peut imaginer que le processus est le même. Mais MINTZER (1982, travaux cités plus haut) a montré de façon difficilement réfutable que la reine n'était pas responsable de l'odeur coloniale chez *Pseudomyrmex ferruginea*.

Il demeure donc en définitive, qu'en dépit des présomptions laissant supposer que la reine pourrait être à l'origine de l'odeur coloniale, on ne sait pas encore de façon certaine quels individus produisent les stimuli impliqués dans la reconnaissance coloniale, et il apparaît que, au moins chez certaines espèces, la reine ne produirait pas à elle seule l'odeur de la société.

#### *Modèles théoriques.*

CROZIER et DIX (1979) ont élaboré deux modèles hypothétiques, faisant la synthèse des informations acquises empiriquement et qui en outre ont l'avantage de présenter un aspect heuristique.

Ils proposent deux modèles, qui tiennent compte des composantes génétiques, pour expliquer la nature des odeurs coloniales :

— Le premier est dit « individualistique », les différentes odeurs entre colonies d'Hyménoptères sociaux seraient dues à des variations alléliques.

Les individus reconnaîtraient dans ce cas, chaque congénère à partir du moment où il a en commun la même expression allélique, dans le phénotype. Ceci nécessitant une homogénéité génétique très stricte au sein de la colonie. Les résultats de MINTZER et VINSON (1985) iraient dans le même sens.

— Le second dit de « Gestalt », prône que l'odeur coloniale serait le produit d'un mélange entre les différentes odeurs individuelles. Dans ce cas la colonie pourrait être hétérogène génétiquement. Cette seconde formule, selon les auteurs, serait applicable aux colonies polygynes ou monogynes avec inséminations multiples.

Les résultats des travaux récents menés par LE ROUX et LE ROUX (non publiés) chez la Fourmi *Myrmica ruginodis* semblent pouvoir s'expliquer par le second modèle présenté ci-dessus.

Ces auteurs constituent des groupes de 25 ouvrières. Au bout d'un an lorsqu'ils les mettent en présence d'individus âgés provenant de leur

colonie d'origine, ils constatent une perte de reconnaissance aboutissant à l'élimination de l'individu introduit. Ces résultats paraissent montrer qu'une sorte de « dérive » de l'odeur coloniale a eu lieu dans le groupe séparé de la colonie mère. Chaque individu produisant des substances particulières, le nouveau mélange émanant des groupes isolés s'est retrouvé suffisamment différent à celui de la colonie d'origine pour permettre une perte de la reconnaissance.

Pour JAFFÉ et MARCUSE (1983), le modèle « individualistic » de CROZIER et DIX pourrait correspondre au cas des *Odontomachus* : les proportions de substances volatiles varient selon les individus et d'une colonie à l'autre. Chez les Fourmis la reconnaissance des congénères n'est utile qu'en cas de rencontre, et les proportions relatives de phéromones d'alarme pourraient suffire à la reconnaissance.

Néanmoins, HÖLLDOBLER et MICHENER (1980) pensent que ni le premier modèle, ni le second ne s'accordent avec les faits observés dans certaines expériences menées par BUCKLE et GREENBERG (1981) chez *Lasioglossum zephyrum*. Ces auteurs constituent des colonies mixtes composées de deux groupes de trois sœurs provenant de colonies différentes et ils observent au bout de quelque temps qu'une gardienne appartenant à ces colonies artificielles pouvait accepter : — les membres non sœurs, résidentes dans la même colonie mixte ; — des propres sœurs, non résidentes, avec elles ; — les sœurs non résidentes, des trois membres de la colonie résidant avec elle et avec qui elle n'a aucun lien de parenté.

Soulignons cependant que dans la mesure où les modèles de CROZIER et DIX n'intègrent aucune précision sur l'ontogénèse du comportement de reconnaissance, la critique que leur portent HÖLLDOBLER et MICHENER ne semble pas totalement fondée.

Finalement force est de constater qu'il n'existe pas encore d'observations suffisamment détaillées, prenant en compte à la fois l'origine des substances impliquées et les processus ontogénétiques de la reconnaissance, qui rendent possible une discussion approfondie de ces propositions. Seule l'entreprise d'une recherche systématique dans ce domaine le permettra.

Pour conclure, nous reprendrons le résumé proposé par HÖLLDOBLER et MICHENER (1980) sur l'origine de l'odeur coloniale, qui semble pouvoir englober la totalité des hypothèses posées et des faits observés. L'odeur coloniale pourrait donc provenir :

- d'un petit nombre de substances semblables produites par tous les individus (modèle individualistique),
- de substances variées produites par chaque individu et distribuées à tous les membres de la colonie pour constituer un mélange caractéristique de la colonie (modèle Gestalt),
- de substances produites par la reine et distribuées aux ouvrières,
- de substances provenant de la nourriture ou des matériaux utilisés.

Les auteurs précisent que les combinaisons entre ces quatre facteurs

ne sont pas à exclure. Toutes ces propositions constituent autant de voies d'analyse pour un travail expérimental sur l'odeur coloniale.

#### IV. — RELATION PARENTALE ET RECONNAISSANCE COLONIALE DU COUVAIN

Nous avons jusqu'ici présenté différents travaux traitant de la reconnaissance coloniale entre individus adultes. Face à l'importance des relations parentales dans l'organisation des sociétés d'Insectes, il paraît opportun de consacrer un chapitre aux interactions susceptibles d'exister entre ce phénomène et celui de reconnaissance coloniale.

D'une façon plus générale on admet que ce sont les individus jeunes qui forment le groupe des ouvrières soigneuses, alors que les plus âgées deviennent pourvoyeuses, cette évolution serait corrélée à des modifications physiologiques.

Chez les Guêpes et les Abeilles sociales, les larves sont logées individuellement, dans des alvéoles étroites, qui ne laissent accessible aux adultes que leur région buccale. Les nymphes restent enfermées dans le même alvéole que la larve, qui est clos.

Par contre chez les Fourmis, les relations entre larves et adultes apparaissent comme beaucoup plus diversifiées, plus fréquentes et plus complexes (LE MASNE, 1980), dans la mesure où elles ne sont pas logées dans des alvéoles individuels et qu'elles sont donc accessibles par toute leur surface aux soins des ouvrières.

Les nymphes dans un grand nombre d'espèces sont enfermées dans un cocon qui fait l'objet lui aussi de soins; celles d'autres espèces restent nues, elles sont également léchées et transportées par les adultes.

Plusieurs organisations comportementales des adultes sont impliquées dans les soins aux couvains : léchages, nourrissage par trophallaxie ou par apport de nourriture solide, transport et thermorégulation, aide pour la nymphose et l'éclosion.

L'ouvrière soigneuse, chez les Fourmis est confrontée, dans le contexte des relations parentales, à des situations fort variées auxquelles elle doit adapter ses comportements.

Ainsi on peut supposer que les mécanismes de reconnaissance et de discrimination liées à ces différentes situations, seront également très diversifiés.

En effet les connaissances que l'on possède à l'heure actuelle sur les comportements liés aux relations parentales chez les Fourmis suggèrent qu'une ouvrière pour mener à bien sa tâche d'assistance à la progéniture devra être en mesure, de reconnaître d'une façon globale le couvain, de reconnaître différentiellement ses stades de développement, peut être de faire une discrimination à l'intérieur même des stades de développement, et finalement d'intervenir de façon appropriée aux moments les

plus critiques du processus ontogénétique, notamment lors de la nymphose et de l'éclosion.

Là encore, les comportements de soins adéquats vont être déclenchés par des signaux émanant du couvain et qui vont médier les relations entre celui-ci et les adultes.

Certains travaux ont pu mettre en évidence le type de signaux impliqués dans les relations parentales.

#### a) Signaux impliqués dans les relations parentales.

D'une façon globale, il semble ressortir que les signaux les plus significatifs impliqués dans les relations parentales, chez les Fourmis comme chez les autres Insectes, soient d'ordre chimique.

Chez la Fourmi, on a principalement mis en évidence les signaux liés aux relations parentales en élaborant des tests qui font appel au comportement de transport du couvain.

Dans un premier temps de nombreux auteurs ont montré que tout couvain était attractif à l'égard des ouvrières (revue de LENOIR, 1981).

D'autres travaux ont par la suite mis en évidence que les comportements de soins au couvain étaient dépendant de productions chimiques émanant de celui-ci. GLANCEY et coll. (1970) chez *Solenopsis saevissima*, ont montré que la reconnaissance du couvain et les comportements de soins sont associés à une substance sécrétée par les larves. Lorsqu'ils proposent à des ouvrières des grains de céréales traités avec des extraits de couvain, ils sont ramenés au nid en priorité. Il s'agirait d'une ou de plusieurs phéromones sécrétées par les larves, aussi bien destinés à former des ouvrières que des individus sexués, mais pas par les cocons. WALSH et TSCHINKEL (1974) obtiennent les mêmes résultats chez *Solenopsis invicta*. BRIAN (1975) chez *Myrmica rubra*, montre que les larves sécrètent un signal chimique de surface. KERMARREC et FEBWAY (1985) viennent d'ailleurs de découvrir chez les larves d'*Acromyrmex* une glande épithéliale ventrale qui pourrait être à l'origine de la production de phéromone attractive du couvain.

En dehors du signal général au couvain, les larves de sexués émettraient un autre signal chimique. BIGLEY et VINSON (1975) ont été en mesure d'isoler une phéromone caractéristique du couvain de sexué, la *trioléine* qui serait à l'origine de la séparation entre couvain de sexués et d'ouvrières de *Solenopsis invicta*. Soulignons que ROBINSON et CHERETT (1974) n'ont pas réussi à mettre en évidence ce genre de phéromone chez *Atta cephalotes*. Il apparaît donc en définitive, comme fort probable que les relations parentales chez les Fourmis soient régulées par des substances chimiques sécrétées par les larves et même par les nymphes. Ces substances joueraient un rôle attractif à l'égard des ouvrières soigneuses, et leur permettraient de procéder à des discriminations liées aux variations des caractéristiques du couvain. Là encore, il semble que l'on s'achemine vers la mise en évidence d'un modèle corrélé avec la com-

plexité à laquelle doit faire face l'ouvrière dans le contexte des relations parentales. L'odeur coloniale du couvain et son odeur spécifique pourraient constituer des éléments de complexité supplémentaire.

b) *Odeur coloniale et odeur du couvain.*

Le problème est posé de savoir si le couvain est porteur de signaux spécifiques à la colonie.

De façon générale on a pu constater que du couvain ou de jeunes ouvrières provenant de nids étrangers étaient beaucoup plus facilement acceptés que les individus adultes. PLATEAUX (1960, 1984) montre, malgré le fait que *Solenopsis fugax* et *Leptothorax nylanderii* soient de genres différents et que leurs sociétés soient réciproquement fermées à l'égard des individus étrangers, qu'il est possible de faire admettre dans une société des larves de l'autre espèce, qui sont adoptées plus ou moins complètement.

La même expérience semblerait poser moins de problèmes entre *Anergates atralutus* et *Myrmica laevinodis*; HASKINS et HASKINS (1950) ont montré chez une Ponérine archaïque que les œufs, les larves et les cocons étaient acceptés entre colonies de la même espèce, ce n'est qu'à l'éclosion que les individus étrangers sont attaqués.

Deux types d'interprétation sembleraient en mesure d'expliquer les observations décrites dans les travaux cités ci-dessus : soit que le couvain n'est pas porteur d'odeur coloniale, soit comme le pensent HÖLDOBLER et MICHENER (1980), les phéromones d'attractivité du couvain (brood-tending) viennent masquer les signaux spécifiques à la colonie ou à l'espèce. C'est ainsi que l'on vient d'isoler une *phéromone du couvain* chez les pupes mâles d'Abeille, il s'agit du 1,2-dioléate-3-palmitate, substance très proche de l'acide oléique des larves de Fourmis (KOENIGER et VEITH, 1983, 1984). Chez les Frelons, la phéromone est le (2)-9-pentacosène, hydrocarbure aliphatique très peu volatile et stable (VEITH et KOENIGER, 1978; KOENIGER, 1984).

Toutefois, ni l'une ni l'autre de ces deux hypothèses ne paraît pouvoir répondre de façon exhaustive aux faits observés.

En effet les résultats révélés par certains travaux tendraient à montrer que l'odeur liée à la reconnaissance de l'espèce ou de la colonie persiste chez le couvain malgré la présence d'une odeur attractive qui semble non spécifique.

Pour l'odeur spécifique : BRIAN (1975) puis ELMES et WARDLAW (1983) chez diverses espèces de *Myrmica* précisent que les ouvrières savent distinguer leur couvain de celui d'une autre espèce. D'une façon générale les expériences de JAISON (1972 c, 1974, 1975) et de LE MOLI et PASSETTI (1977), déjà citées, s'expliqueraient par le fait qu'il émane des nymphes, des différentes espèces étudiées, une odeur propre à l'espèce, reconnue par les ouvrières. Cette substance est attractive et inhibe l'agression envers les jeunes ouvrières (JAISON, 1972 a, b). JAISON

(1980 *a*) pense que cette substance pourrait induire le léchage par les adultes et faciliter l'adsorption de l'odeur coloniale. Cette hypothèse a été reprise par LEVCHENKO et MOSKALENKO (1985) pour qui les Abeilles adultes, en léchant les jeunes imagos, vont leur communiquer l'odeur coloniale. Les jeunes seraient ainsi « marqués ». ROSENGREN et CHERIX (1981) ont utilisé le test de transport de couvain mis au point par JAISSON pour la reconnaissance spécifique et subsécifique des *Formica* du groupe *rufa*.

Pour l'odeur de la société : ROBINSON et CHERRETT (1974) soulignent que les ouvrières, chez *Atta cephalotes* ramènent plus vite au nid des larves appartenant à leur colonie. MEUDEEC (1978), LENOIR (1981) puis FEBWAY et coll. (1984) ont fait la même observation respectivement pour les larves de *Tapinoma*, *Lasius* et *Acromyrmex*. Chez les Guêpes, rappelons que MONTAGNER (1963) notait que le couvain homocolonial reçoit plus de nourriture de la part des adultes qu'un couvain étranger, au sein de la même espèce. KLAHN et GAMBOA (1983) viennent de confirmer ce fait chez une autre espèce de Guêpes où la femelle dominante détruit les œufs non apparentés. Dans le cas des Abeilles la situation est plus confuse; on ne sait pas s'il y a discrimination (PAGE et ERIKSON, 1984) ou non (BREED et coll., 1984) dans le choix des larves pour l'élevage des reines de remplacement.

Pour BREED (1985) on ne peut pas tirer de conclusion définitive de ces travaux. Cet auteur pense que l'impact des facteurs génétiques est faible comme le savent tous les apiculteurs. Cependant il n'est pas évident que la discrimination du couvain aboutisse à une mortalité différentielle. En effet si l'on suppose qu'existent comme chez les Fourmis des phéromones attractives, les larves sont toujours adoptées et soignées. Il faut alors faire une analyse comportementale fine pour observer des différences.

Nous avons pu montrer, chez *Cataglyphis cursor*, qu'il existait une reconnaissance coloniale des larves. On observe en effet que les larves homocoloniales sont plus léchées, transportées et nourries que les larves étrangères.

La différence obtenue persiste 24 heures après dans des populations équivalentes malgré le fait que les Fourmis aient passé ce laps de temps en présence de larves étrangères (ISINGRINI, 1983).

Au terme de cette présentation, on voit que, dans certaines espèces au moins la reconnaissance du couvain homocolonial paraît possible, sans que l'on connaisse le mode de production des signaux impliqués dans ce phénomène : imprégnation cuticulaire ou phéromone. Il semblerait aussi que les signaux de reconnaissance supra-spécifique, spécifique et coloniale soient différents selon qu'il s'agisse de couvain ou d'adultes, JAISSON (1984) propose un diagramme montrant les rôles respectifs de ces signaux (voir fig. 2) : pour les adultes le niveau colonial est prédominant alors que pour le couvain c'est le niveau supra-spécifique qui est fondamental.

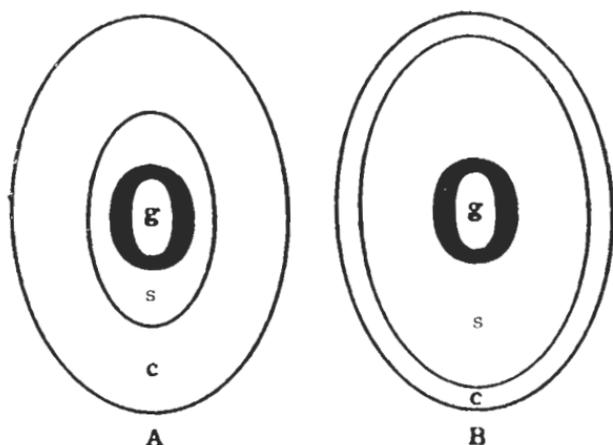


Fig. 2. — Diagrammes hypothétiques montrant les rôles respectifs des stimulus supra-spécifique (g), spécifique de l'espèce (s), spécifique de la colonie (c) chez les adultes (A) ou le couvain (B), dans la reconnaissance interindividuelle chez les Hyménoptères sociaux (D'après JAISON, 1984).

Les relations couvain-adultes exercent sur tout le comportement de la société une influence très importante, ainsi l'activité générale d'une colonie est commandée en grande partie par l'état de son couvain. Dans la plupart des cas, faute de larves à nourrir, le groupe se montre peu actif. Dans ce sens, LE MASNE (1953) précise qu'un groupe sans larves survit difficilement en laboratoire. Il apparaît ainsi que les relations parentales jouent un rôle important dans l'établissement et le maintien, non seulement d'une certaine cohésion sociale entre les adultes et les jeunes, mais également pour l'intégrité globale de la société. Dans ce contexte, il paraît intéressant de se demander comment se développe la perception de l'odeur coloniale, portée éventuellement par le couvain.

## V. — DÉVELOPPEMENT DU COMPORTEMENT DE RECONNAISSANCE COLONIALE

Il faut reconnaître que peu de travaux se sont intéressés au problème de l'éthogénèse de la reconnaissance coloniale. Il ne semble pas exister de recherches systématiques dans ce domaine, la plupart des travaux visant avant tout à faire un constat d'existence du phénomène de discrimination coloniale. Cependant dans certains cas on peut *a posteriori* les interpréter sous un versant ontogénétique.

Si l'on passe en revue les différentes possibilités ontogénétiques du comportement de reconnaissance chez les Insectes sociaux, on aboutit à quatre voies hypothétiques :

— la reconnaissance est strictement déterminée génétiquement, elle se manifestera sans expérience préalable,

- la reconnaissance est influencée par des facteurs environnementaux aux stades : — larvaire; — nymphal; — adulte,
- la reconnaissance est influencée par des facteurs environnementaux durant deux ou trois des stades de développement décrits ci-dessus,
- la reconnaissance serait déterminée par une combinaison entre facteurs génétiques et environnementaux.

Rappelons les travaux de FOREL, FIELDE, JAISON, HÖLLDOBLER et LE ROUX qui ont montré que chez certaines espèces, la reconnaissance des odeurs hétérospécifiques est acquise durant les premiers jours de la vie adulte. Par ailleurs, VOWLES (1964) a montré qu'un véritable apprentissage lié aux signaux olfactifs (il parle d'apprentissage olfactif) pouvait être mis en place chez *Formica rufa*.

Au niveau intraspécifique, FOREL en 1874 a montré qu'il était possible de constituer des colonies mixtes avec des individus nouveau-nés provenant de colonies différentes de *Formica pratensis*. Quelques jours après la constitution du nid ils s'acceptent entre eux, mais attaquent et rejettent les individus étrangers introduits dans le nid. Ces résultats tendraient à montrer que l'espèce utilisée par FOREL présente la possibilité d'apprendre l'odeur provenant d'individus étrangers à l'âge adulte.

MOREL (1982) chez *Camponotus vagus* montre que des ouvrières immatures extraites artificiellement du cocon et élevées sans contacts avec des ouvrières plus âgées peuvent présenter un comportement agressif envers les membres de leur propre société. Une comparaison avec un groupe témoin semble mettre en évidence que les toutes premières heures de la vie imaginaire apparaissent comme prépondérantes pour la mise en place d'une conduite normale, non agressive vis-à-vis de la société. Ce même phénomène vient d'être retrouvé chez les Abeilles où les jeunes imagos sont souvent agressés à la suite d'un isolement (LEVCHENKO et MOSKALENKO, 1985).

Chez les Abeilles : les travaux de KALMUS et RIBBANDS (1952), cités plus haut, laissent supposer que la reconnaissance de l'odeur coloniale peut être acquise à l'âge adulte. Qu'un mécanisme d'acquisition soit à l'œuvre chez les Abeilles pour la reconnaissance des odeurs coloniales paraît d'ailleurs une voie plus souple dans une optique adaptative que celle d'une programmation génétique, dans la mesure, où nous l'avons vu, les odeurs coloniales sont susceptibles de varier en fonction de la source de nourriture utilisée. Ce sont les travaux effectués chez *Lasio-glossum zephyrum*, qui apportent le plus d'éléments dans la compréhension des mécanismes qui déterminent le comportement de la reconnaissance des odeurs coloniales chez les Abeilles. BELL (1974) constitue des colonies mixtes avec des individus sans relation de parenté, ils s'acceptent entre eux et rejettent les étrangers qui se présentent à l'entrée du nid. L'expérience de GREENBERG déjà citée, sur les colonies mixtes aboutit au même résultat.

Ces observations tendent à montrer que les gardiennes de ces colonies

artificielles sont capables d'acquérir la possibilité de discrimination coloniale à l'âge adulte.

De fait KUKUK et coll. (1977) ont montré que les gardiennes dans la même espèce pouvaient oublier l'odeur de leur colonie. Après 12 jours d'isolement elles n'acceptent plus que 10 pour 100 de leurs congénères homocoloniaux. Ceci irait dans le sens d'un apprentissage avec mémorisation de l'odeur. Ces auteurs, composant leurs colonies mixtes avec des individus qu'ils associent dans le même nid au stade nymphal et observant que dans les nids homogénétiques, c'est-à-dire composés uniquement de sœurs, les résidents sont plus acceptés par la gardienne que dans les colonies mixtes hétérogénétiques, posent l'hypothèse que la reconnaissance peut être déterminée par des facteurs génétiques et/ou par un apprentissage durant le stade larvaire. Les individus composant la colonie homogénétique ayant vécu leur stade larvaire dans le même nid naturel. GETZ (1982) présente d'ailleurs pour cette espèce, un modèle théorique de l'apprentissage de la reconnaissance dans un système de signaux déterminés selon le mode haplodiploïde. Pour BREED (1983) la reconnaissance entre Abeilles adultes est acquise avant l'émergence et donc probablement génétique (en plus des signaux de l'environnement quand ils existent).

Ainsi JAISSON (1974) aboutit à la même constatation que KUKUK et coll. (1977), concernant le déterminisme de la reconnaissance liée à l'espèce chez *Formica polyctena*. Il montre que des jeunes ouvrières élevées immédiatement après la mue imaginale, dans un milieu contenant à la fois des cocons appartenant à des espèces différentes et des cocons appartenant à leur propre espèce, développent quand même à l'égard de ces derniers, une activité de soin préférentielle. JAISSON aboutit donc à l'hypothèse que cette tendance, présente sans apprentissage à l'âge adulte, est soit contrôlée par le génotype, soit a pour origine une expérience antérieure à la mue imaginale pouvant se situer au cours de la vie larvaire ou nymphale.

Finalement nous voyons que les travaux menés chez les Abeilles, semblent aller dans le sens de la conclusion retenue pour les Fourmis. On observe des possibilités d'apprentissage à l'âge adulte, et peut-être avant cette époque.

Chez les Guêpes *Polistes* nous avons vu que de nombreux travaux récents montrent que les fondatrices préfèrent s'associer à des femelles sœurs et que la reconnaissance s'effectue en l'absence de signaux provenant du nid ou de l'environnement physique. Pour SHELLMAN et GAMBOA (1982) la future reine doit avoir été exposée au nid, les congénères ne sont pas suffisantes. PFENNING et coll. (1983 *a, b*) pensent que la reconnaissance est apprise dans les deux heures qui suivent la mue imaginale, à partir des signaux provenant du nid et/ou du couvain.

Soulignons qu'un problème méthodologique difficilement surmontable apparaît pour toute expérience se fixant pour but l'étude de l'onto-

genèse des comportements de reconnaissance, en effet rien n'assure que l'animal n'a pas fait l'expérience de ses propres signaux.

LENOIR et coll. (1982) observent chez *Cataglyphis cursor* que des ouvrières introduites le jour de leur naissance dans une colonie étrangère, ont tendance à moins soigner, qu'un groupe témoin du même âge, le couvain appartenant à la colonie d'adoption. Constatant qu'il existe une période de temps de contact avec le couvain qui dure environ une dizaine de jours, les auteurs posent l'hypothèse qu'il pourrait s'agir d'une étape importante pour la mise en place de la reconnaissance des stimulus provenant du couvain. On constate d'ailleurs que le comportement de soins évolue dans le temps, au bout de six à neuf jours les ouvrières soignent plus le couvain étranger qu'au début.

Cette expérience permet d'introduire l'hypothèse que les stimuli liés au comportement d'assistance au couvain paraissent devenir significatifs durant les premiers jours de la vie adulte; mais peut-être également avant cette époque car on observe que les jeunes ouvrières restées dans leur nid soignent plus précocement le couvain.

Dans la continuité de ce travail nous avons pu montrer chez cette espèce que s'il s'avérait possible d'amener des Fourmis à apprendre à reconnaître l'odeur coloniale d'un nid étranger durant les premiers jours de la vie adulte, la mise en place de ce comportement dans les conditions naturelles semblait faire appel à un processus plus complexe, introduisant les hypothèses d'un déterminisme génétique ou d'un apprentissage très précoce qui pourrait avoir lieu au début de la vie larvaire (ISINGRINI et LENOIR, 1984).

Enfin récemment nous avons pu démontrer à l'aide d'expériences de transferts inter-coloniaux que la période larvaire était déterminante. Des Fourmis transférées au stade d'œufs et ayant passé la totalité de leur vie larvaire dans une colonie adoptive, puis réintroduites dans leur colonie d'origine vont soigner plus les larves de la colonie adoptive que leurs propres sœurs (fig. 3). Cette préférence apparaît si les individus sont transférés au stade jeune larve mais si le transfert est plus tardif (larves de grande taille) la préférence homocoloniale est maintenue (fig. 4). Ainsi nous pouvons penser à un phénomène d'*apprentissage larvaire*, de type *empreinte* persistant à travers la nymphose chez l'adulte.

Des apprentissages pré-imaginaux n'ont été signalés à ce jour que dans le comportement alimentaire des Insectes solitaires.

THORPES et JONES (1937) ont pu montrer qu'en prélevant chez *Nemeritis canescens* les œufs de cette espèce pondus sur son hôte habituel et en les déposant sur un hôte d'une autre espèce, à l'âge adulte les individus issus de ces œufs pondent sur le nouvel hôte.

ALLOWAY (1972) a fait apprendre à des larves de *Tenebrio molitor* un labyrinthe en T avec récompense alimentaire. Il observe ensuite qu'à l'âge adulte, les individus qui ont subi un entraînement au stade larvaire réapprennent le labyrinthe beaucoup plus rapidement qu'un groupe témoin. BORSELLINO et coll. (1970) aboutissent aux mêmes résultats

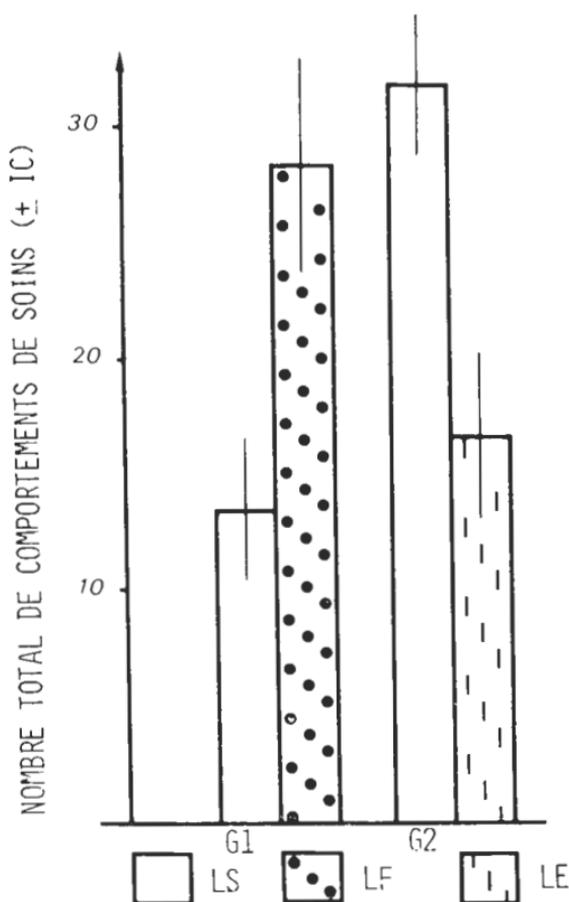


Fig. 3. — Comportements de soins effectués par des Fourmis : G<sub>1</sub>, ayant passé la totalité de leur vie larvaire dans une colonie adoptive (transfert au stade d'œuf), ayant le choix entre des larves sœurs (LS) et des larves familiales (LF) de la colonie adoptive. G<sub>2</sub>, témoins ayant le choix entre des larves sœurs (LS) et des larves de colonie étrangère inconnue (LE) (D'après ISINGRINI et coll., 1985).

avec la même espèce, en associant au processus un renforcement négatif.

Un phénomène similaire a également été démontré chez les deux espèces de *Drosophiles* qui ont été amenées à présenter une réponse positive à une odeur normalement répulsive, en élevant les animaux durant leur vie larvaire dans un milieu contenant cette odeur (CUSHING, 1941; MANNING, 1967). De même MARENCO et coll. (1984) ont pu modifier les performances d'apprentissage chez les *Drosophiles* adultes en intervenant sur le milieu nutritif des larves.

Cependant, à notre connaissance, il semble que ce soit la première fois qu'un tel phénomène est mis en évidence chez un Insecte social, plus particulièrement en ce qui concerne le *développement des relations sociales*.

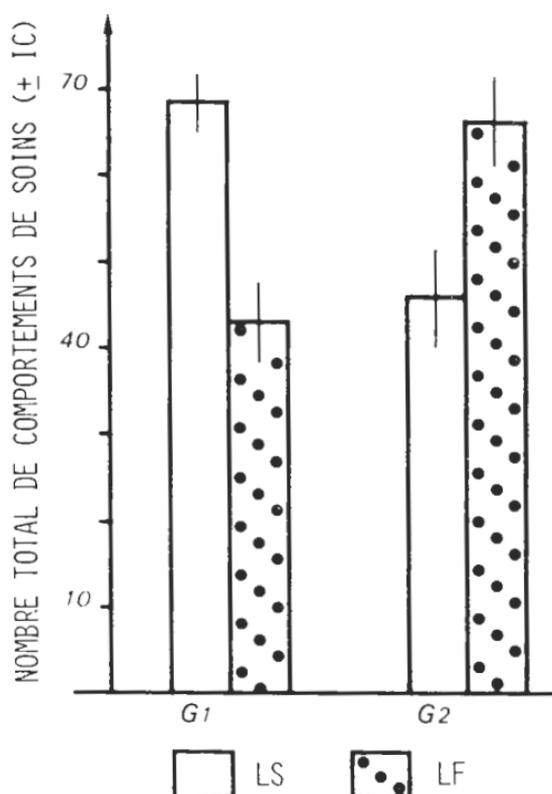


Fig. 4. — Comportements de soins effectués par des Fourmis transférées dans une colonie adoptive au stade : G1, grosse larve; G2, petite larve. Tests de choix entre larves sœurs (LS) et larves familiales (LF) de la colonie adoptive (D'après ISINGRINI et coll., 1985).

#### VI. — FONCTIONS PROBABLES DE LA RECONNAISSANCE COLONIALE DANS LES ORGANISATIONS SOCIALES D'INSECTES

Nous nous interrogeons sur le rôle de la reconnaissance coloniale dans l'organisation sociale même; de son utilité possible dans les relations intersociales et finalement sur les relations qu'il détient avec la théorie de la sélection de parentèle de HAMILTON.

Précisons que nous évoluons ici dans un domaine très hypothétique.

a) Comme le soulignent HÖLLDOBLER et MICHENER (1980), les signaux impliqués dans la reconnaissance coloniale jouent probablement un rôle très important dans l'organisation et le maintien de l'intégrité sociale.

On peut donc voir dans ce type de reconnaissance une première fonction, qui soit, en inhibant les comportements agressifs, de faciliter ceux de coopération entre les individus appartenant à la même colonie. En

effet, il semble que l'on puisse poser l'hypothèse que les signaux familiers vont amener la définition d'un cadre contextuel propre au déroulement de séquences comportementales d'assistance et de coopération. Ils joueraient en quelque sorte le rôle d'une première « clé », qui, reconnue par les individus, leur permettrait d'initier ces types de conduites. Certains auteurs posent même l'hypothèse de savoir si les éléments liés à la reconnaissance coloniale, peuvent aller jusqu'à permettre une reconnaissance entre individus au sens strict. Ce mécanisme ne pourrait jouer que dans des espèces formant des colonies peu nombreuses.

Dans ce sens, nous avons pu mettre en évidence chez *Cataglyphis cursor* que l'odeur coloniale des larves semblait avoir pour principale fonction de stimuler les comportements de soins prodigués par les individus adultes. On observe en effet que lorsque des Fourmis ont le choix entre larves homocoloniales lavées à l'eau distillée et larves homocoloniales non lavées elles soignent davantage ces dernières.

Par ailleurs si on leur donne le choix entre larves étrangères lavées et larves étrangères non lavées, on observe également une préférence pour les non lavées, ce qui tendrait à montrer que l'odeur coloniale présentée par les larves étrangères n'a pas pour rôle d'inhiber particulièrement les comportements de soins (ISINGRINI, 1983).

b) On peut se demander si l'odeur coloniale ne joue pas un rôle dans le maintien d'une certaine concurrence pour l'exploitation du milieu, à l'intérieur de l'espèce.

L'observation de RIBBANDS (1965) qui observe que l'hostilité entre les Abeilles semble atteindre son comble quand les sources de nourriture deviennent rares, irait dans ce sens.

Entre les sociétés, l'odeur coloniale permet à un individu pourvoyeur apportant de la nourriture de ne pas se tromper de nid à son retour, d'être accepté par les congénères homocoloniaux, et finalement de pouvoir distribuer les aliments qu'il rapporte. KUKUK et coll. (1977) soulignent que BATRA en 1966 chez *Lasioglossum zephyrum* avait observé que l'odeur coloniale permettait aux individus d'éviter les nids étrangers. Il remarquait que les pourvoyeuses se trompant de nid étaient dans un premier temps désorientées puis quittaient immédiatement le nid même si elles n'étaient pas attaquées.

c) BARROWS et coll. (1975) posent l'hypothèse que l'odeur coloniale pourrait jouer un rôle dans le choix des partenaires sexuels. Ainsi les individus deviendraient habitués ou inhibés par leur propre odeur ou par celles produites par des individus parents ou encore par celles produites par la majorité des individus dans une colonie donnée. Les réponses sexuelles seraient stimulées par des productions odorantes nouvelles, ce fait a été vérifié chez *L. zephyrum* par SMITH (1983).

On pourrait comprendre cette proposition dans le cadre d'un maintien du polymorphisme génétique à l'intérieur des espèces, phénomène similaire à l'effet de rareté chez la *Drosophile*. Cependant les travaux les

plus récents ne semblent pas montrer de discrimination de la parentèle dans le choix du partenaire sexuel en dehors des *Halictides* (MINTZER, 1982 *b* chez *Pogonomyrmex californicus*, POST et JEANNE, 1984 chez *Polistes fuscatus*) ou entre mâles de *Polistes fuscatus* (RYAN et coll., 1984).

d) Les mécanismes de reconnaissance coloniale favorisent probablement, nous l'avons vu, les conduites coopératives, dont certaines peuvent être interprétées dans le cadre des conduites altruistes.

Les comportements altruistes constituent un élément important pour les auteurs qui ont développé la théorie sociobiologique, et particulièrement pour HAMILTON (1964, 1972) qui est à l'origine du modèle de la sélection de parentèle développé par WILSON (1975).

Ce modèle théorique, lié aux processus phylogénétiques qui seraient à l'œuvre dans l'évolution des groupes sociaux, a été élaboré, en grande partie, à partir des éléments sur lesquels repose l'infrastructure génétique des Hyménoptères sociaux.

Il semble indispensable pour que cette théorie soit réellement opérationnelle, que les comportements altruistes exprimés soient dirigés vers des individus parents. On comprend dès lors l'intérêt heuristique que représentent les sociétés d'Insectes, où chaque colonie constitue en fait un groupe familial.

En effet, la notion de valeur sélective globale (*inclusive fitness*) introduite par HAMILTON, pour expliquer comment des comportements altruistes mettant en danger la vie de l'individu qui les exprime pouvaient néanmoins être retenus par la sélection naturelle, tient compte d'un « coefficient de liaison »  $r$  calculé à partir du coefficient de parenté (consanguinité) existant entre l'individu qui émet l'acte altruiste et celui qui le reçoit.

Or chez les Hyménoptères, à cause de leur mode de reproduction haplo-diploïdique, le coefficient de parenté qui unit les sœurs est de  $3/4$  contre  $1/2$  dans les conditions générales de reproduction hétérochromosomique.

Selon HAMILTON, cela aurait constitué une prédisposition propre à favoriser l'apparition d'une structure sociale particulière, fondée sur des relations de coopération collatérale.

Cependant, tenter une validation de ce modèle amène à poser l'hypothèse que les individus sont à même de reconnaître ou du moins de pouvoir diriger leur comportement altruiste envers des individus parents.

Or, dans la mesure où les sociétés chez les Hyménoptères sociaux constituent des groupes familiaux, on peut penser que les mécanismes présidant à la reconnaissance des individus homocoloniaux, vont par là même permettre une reconnaissance de la parenté.

D'une façon générale, et d'un point de vue expérimental, la mise en évidence d'une discrimination possible entre parents et non-parents irait dans le sens de la théorie de HAMILTON. A la suite des travaux de GREENBERG (1979), de nombreux autres exemples portant sur des animaux

variés ont été rapportés récemment chez les Crapauds et Grenouilles, les Cailles, les Oies du Canada, plusieurs espèces de Rongeurs et les Macaques que l'on trouvera dans la revue de RUSHTON et coll. (1984).

Il a été démontré aussi que les Souris sont capables de distinguer par leur odorat les caractéristiques génétiques de leurs partenaires sexuels potentiels. Ce sont les gènes responsables de certaines fonctions immunitaires qui confèrent à chaque Souris une odeur particulière (BEAUCHAMP et coll., 1985).

RUSHTON et coll. (1984) proposent d'ailleurs d'élargir la théorie de sélection de parentèle en une *théorie de similarité génétique* (GST, *Genetic Similarity Theory*). Ils présentent deux versions de leur théorie. La version forte implique que les individus sont capables de reconnaître la similarité génétique en l'absence de familiarité ou autre mécanisme de rapprochement préalable. Ainsi certains phénotypes seraient intrinsèquement plus attractif que d'autres. La version « souple » de la GST implique que la capacité à détecter la similarité génétique est acquise à travers l'exposition à des stimulus adéquats.

BREED et BENNETT (sous presse) pensent que la reconnaissance s'effectue par rapport à un *étalon interne* (« *template* ») soit génétiquement programmé (« *recognition alleles* » de BLAUSTEIN, 1983) soit appris à partir de l'individu lui-même ou d'individus de son entourage (« *phenotype matching* » de HOLMES et SHERMAN, 1983).

D'autres auteurs comme GERVET et PRATTE (1984) présentent un modèle différent de la sélection de parentèle, dit de *sélection d'affinité*, pour l'association polygyne chez les *Polistes*. Deux Guêpes ayant un trait de comportement commun tendraient à se grouper ensemble indépendamment de leurs liens de parenté. On retrouve la théorie de RUSHTON et coll.

Chez les Insectes sociaux, la reconnaissance coloniale, et peut-être celle des degrés de parenté, jouerait le rôle d'un processus opératoire, intermédiaire permettant l'expression des actes « altruistes » entre individus liés génétiquement. La reconnaissance coloniale aurait ainsi une fonction dans le processus phylogénétique. La découverte que l'apprentissage larvaire affecte la reconnaissance coloniale du couvain par les adultes suggère que la corrélation entre le comportement altruiste et la parenté génétique serait plutôt une conséquence de la *convivialité* que de la *parentèle* (JAISSON, 1985). Les deux phénomènes ne sont pas forcément liés : ainsi dans les espèces esclavagistes, les Fourmis « kidnappées » à l'état de couvain élèvent leurs hôtes ultérieurement. Dans la plupart des espèces non parasites les ouvrières et les larves sont génétiquement proches, ainsi l'éthogénèse durant le développement larvaire va-t-elle orienter normalement les comportements altruistes de l'adulte envers la parentèle, et cette reconnaissance sera renforcée par l'expérience post-émergence. On peut donc à l'heure actuelle penser que dans un cas au moins, celui de la reconnaissance du couvain par les Fourmis *Cataglyphis*

adultes, les facteurs de familiarité sont prépondérants sur les facteurs génétiques.

A ce propos, remarquons que le modèle de HAMILTON est un modèle de l'évolution, qui n'a pas pour objet d'éclairer les mécanismes de l'ontogénèse des comportements. Au regard de cette théorie, la reconnaissance coloniale, en tant que stratégie retenue par l'évolution pour permettre une reconnaissance de la parenté, peut être soit strictement déterminée de façon génétique, aussi bien ce qui concerne la production des signaux que leur reconnaissance, soit apprise au cours de l'éthogénèse comme nous l'avons démontré. L'essentiel est que la sélection naturelle ait prise sur les comportements altruistes exprimés entre parents.

Mais comme le soulignent GERVET et PRATTE (1980) : « Peu importe en effet, pour un modèle phylogénétique, l'importance exacte du mécanisme génétique, pourvu que cette importance soit suffisante pour donner prise à l'ensemble variation-sélection. » Dans ce sens il nous semble que les notions présentées par HINDE et STEVENSEN-HINDE (1973) concernant les contraintes sur l'apprentissage et les prédispositions à apprendre, qui viennent par des mécanismes endogènes spécifiques limiter et canaliser les processus d'acquisition, constituent des composantes à part entière de ces processus et sont susceptibles d'apparaître comme autant d'éléments par l'intermédiaire desquels la sélection naturelle peut avoir prise.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (J. L.), SCHULZE-KELLMAN (K.) and GAMBOA (G. J.), 1982. — Clumping patterns during overwintering in the paper wasp, *Polistes exclamans*: effects of relatedness. *J. Kans. Entomol. Soc.*, **55**, 97-100.
- ALLOWAY (C. R.), 1972. — Retention of learning through metamorphosis in the grain beetle (*Tenebrio molitor*). *Am. Zoologist*, **12**, 471-477.
- AYRE (G. L.), 1971. — Preliminary studies on the foraging and nesting habits of *Myrmica americana* Weber in eastern Canada. *Z. angew. Entomol.*, **68**, 295-299.
- BARROWS (E. M.), BELL (W. J.), MICHENER (C. D.), 1975. — Individual odor differences and their social functions in insects. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **72**, 2824-2828.
- BEAUCHAMP (G.), YAMAZAKI (K.), BOYSE (E.), 1985. — La reconnaissance olfactive de l'identité génétique. *Pour la Science*, sept. 1985, 79-86.
- BELL (W. J.), 1974. — Recognition of resident and non-resident individuals in intraspecific nest defense of a primitively eusocial halictine bee. *J. Comp. Physiol.*, **93**, 195-202.
- BENOIT (A.), 1972. — Étude expérimentale de la fusion entre groupes chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop., mettant en évidence la fermeture de la société. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **274**, 3564-3567.
- BERTON (F.), LENOIR (A.), 1986. — Fermeture des Sociétés parthénogétiques de *Cataglyphis cursor*. *Actes Coll. Insectes Soc.* (sous presse).
- BIGLEY (W. S.), VINSON (S. B.), 1975. — Characterization of a brood pheromone isolated from sexual brood of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **68**, 301-304.

- BLAUSTEIN (A. R.), 1983. — Kin recognition mechanisms: phenotypic matching or recognition alleles? *Amer. Nat.*, **121**, 749-754.
- BOCH (R.) and MORSE (R. A.), 1981. — Effects of artificial odors and pheromones on queen discrimination by honey bees. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **74**, 66-67.
- BOCH (R.) and MORSE (R. A.), 1982. — Genetic factor in queen recognition odors of honey bees. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **75**, 654-656.
- BORSELLINO (A.), PIERANTONI (R.), SCHIETTI-CAVAZZA (B.), 1970. — Reply to comment on survival of learning acquired at the larval stage. *Nature*, **227**, 1370.
- BREED (M. D.), 1981. — Individual recognition and learning of queen odor by worker honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **78**, 2635-2637.
- BREED (M. D.), 1983. — Nestmate recognition in honey bees. *Anim. Behav.*, **31**, 86-91.
- BREED (M. D.), 1985. — How honeybees recognize their nestmates: a re-evaluation from new evidence. *Bee world*, **66**, 113-118.
- BREED (M. D.), VELTHUIS (H. H. W.) et ROBINSON (G. E.), 1984. — Do worker honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes? *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **77**, 737-739.
- BREED (M. D.), BENNETT (B.), sous presse. — Kin recognition in highly eusocial insects. In *Kin recognition in animals*, D. J. C. FLETCHER and C. D. MICHENER, eds.
- BRIAN (M. V.), 1975. — Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, **23**, 745-756.
- BUCKLE (G. R.), GREENBERG (L.), 1981. — Nestmate recognition in sweat bees (*Lasio-glossum zephyrum*). Does an individual recognize its own odor or only of its nestmates? *Anim. Behav.*, **29**, 802-809.
- CARLIN (N. F.), HÖLLDOBLER (B.), 1983. — Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222**, 1027-1029.
- CHERIX (D.), GRIS (G. C.), 1977. — The giant colonies of the red wood ant in the Swiss Jura (*Formica lugubris* Zett.). *Proc. VIIIth Intern. Congr. IUSSI*, Wageningen, The Netherlands, 296.
- CLÉMENT (J. L.), 1982. — Variation de l'individualité coloniale des Termites européens du genre *Reticulitermes*: ouverture et fermeture des sociétés. *Bulletin Intérieur Société française pour l'étude du comportement animal*, n° 2, 111-120.
- CROZIER (R. H.), DIX (M. W.), 1979. — Analysis of two genetics models for innate components of colony odor in social hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**, 217-224.
- CUSHING (J. E.), 1941. — An experiment on olfactory conditioning in *Drosophila guttifera*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **50**, 163-178.
- DECHENE (R.), 1970. — Studies of some behavioral patterns of *Iridomyrmex bumilis* Mayr. *Wasmann J. Biol.*, **28**, 175-184.
- DELAGE (B.) et JAISON (P.), 1969. — Étude des relations sociales chez des Fourmis du genre *Aphaenogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **268**, 701-703.
- ELMES (G. W.), WARDLAW (J. C.), 1983. — A comparison of the effect of a queen upon the development of large hibernated larvae of six species of the genus *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, **30**, 134-148.
- ERRARD (C.), 1984. — Évolution en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospécifiques chez les Fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Insectes Soc.*, **31**, 185-198.
- ERRARD (C.), 1985. — Influence des facteurs de parentèle dans la reconnaissance interindividuelle chez l'adulte de *Camponotus abdominalis* (Hyménoptères; Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **2**, 177-184.
- FEBWAY (G.), MALLET (F.), KERMARREC (A.), 1984. — Attractivité du couvain et comportement des ouvrières de la Fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hym. Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **1**, 79-86.
- FIELD (A. M.), 1903. — Artificial mixed nests of ants. *Biol. Bull. marine Biol. Lab.*, **5**, 320-325.
- FISHER (R. M.), 1984. — Recognition of host nest odour by the bumblebee social

- parasite *Psithyrus asbtioni* (Hymenoptera Apidae). *New York, Entomol. Soc.*, **91**, 503-507.
- FOREL (A.), 1874. — *Les fourmis de la Suisse*. H. Georg, Basel.
- FREE (J. B.), 1958. — The defense of bumblebee colonies. *Behaviour*, **12**, 233-242.
- FRESNEAU (D.), 1980. — Fermeture des sociétés et marquage territorial chez des Fourmis ponérides du genre *Neoponera*. *Biol. Ecol. Médit.*, **7**, 205-206.
- GERVET (J.) et PRATTE (M.), 1980. — La sociobiologie et les Insectes sociaux. *Bulletin intérieur Société française pour l'étude du comportement animal*, n° 1, 43-70.
- GERVET (J.), PRATTE (M.), 1984. — La sélection de parentèle et l'origine phylogénétique de l'association polygyne chez les *Polistes*. *Actes Coll. Insectes Soc.*, **1**, 93-104.
- GETZ (W. M.), 1982. — An analysis of learned kin recognition in Hymenoptera. *J. Theor. Biol.*, **99**, 585-597.
- GETZ (W. M.), SMITH (K. B.), 1983. — Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters. *Nature*, **302**, 147-148.
- GETZ (W. M.), BRUCHNER (D.) et PARISIAN (T. R.), 1982. — Kin structure and the swarming behavior of the honey bee, *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10**, 265-270.
- GLANCEY (B. M.), STRINGER (C. E.), CRAIG (C. H.), BISHOP (P. M.), MARTIN (B. B.), 1970. — Pheromone may induce brood tending in the fire ant, *Solenopsis saevissima*. *Nature*, **226**, 863-864.
- GRASSÉ (P. P.), 1959. — La reconstruction du nid et la coordination individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs. *Insectes sociaux*, **6**, 41-83.
- GREENBERG (L.), 1979. — Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science*, **206**, 1095-1097.
- HAMILTON (W. D.), 1964. — The genetical theory of social behaviour. *Journ. Theor. Biol.*, **7**, 1-52.
- HAMILTON (W. D.), 1972. — Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. System.*, **3**, 193-232.
- HANGARTNER (W.), REICHSON (J. M.), WILSON (E. O.), 1970. — Orientation to nest material by the ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Anim. Behav.*, **18**, 331-334.
- HARKNESS (R.), WEINER (R.), 1977. — *Cataglyphis*. *Endeavour*, N. S., **1**, 115-121.
- HASKINS (C. P.) et HASKINS (E. F.), 1950. — Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Pro. Myrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **43**, 461-491.
- HINDE (R. A.), STEVENSON-HINDE, 1973. — *Constraints of learning. Limitations and Predispositions*. Academic Press, London, New York.
- HÖLDOBLER (B.), WILSON (E. O.), 1977. — The number of queens: an important trait in the ant evolution. *Naturwissenschaften*, **64**, 8-15.
- HÖLDOBLER (B.), MICHENER (C. D.), 1980. — Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In *Evolution of Social behavior*. H. MARKL, ed., Verlag Chemie GmbH, 35-58.
- HOLMES (W. G.), SHERMAN (P. R.), 1983. — Kin recognition in animals. *Am. Sci.*, **71**, 46-55.
- HOWARD (R. W.), MCDANIEL (C. A.), NELSON (D. R.), BLOMQUIST (G. J.), GELBAUM (L. T.) et ZALKOW (L. H.), 1982. — Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (Banks) and their role as potential species—and caste—recognition cues. *J. Chem. Ecol.*, **8**, 1227-1239.
- HOWARD (R. W.), MCDANIEL (C. A.) et BLOMQUIST (G. J.), 1980. — Chemical mimicry as an intergrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, **210**, 431-433.
- HOWSE (P. E.), 1975. — Chemical defenses of ants, termites and other insects: some outstanding questions. In *Pheromones and defensive secretions in social insects*. C. NOIROT, P. E. HOWSE, G. LE MASNE, eds, Univ. Dijon, 23-40.

- HUBBARD (M. D.), 1974. — Influence of nest material and colony odor on digging in the ant *Solenopsis invicta* (Hym. Formicidae). *J. Georgia Entomol. Soc.*, **9**, 127-132.
- ISINGRINI (M.), 1983. — La reconnaissance coloniale dans les soins au couvain chez la Fourmi *Cataglyphis cursor*. *DEA Univ. Paris Nord*, 102 p.
- ISINGRINI (M.) et LENOIR (A.), 1984. — Le développement de la reconnaissance coloniale dans les soins au couvain chez la Fourmi *Cataglyphis cursor*. Dans *Processus d'Acquisition précoce. Les Communications*. Public. Univ. Autonoma Barcelona et SFECA, 99-106.
- ISINGRINI (M.), LENOIR (A.), JAISON (P.), 1985. — Pre-imaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82**, 8545-8547.
- JAFFE (K.), 1982. — Nestmate recognition systems in the Formicidae (Hymenoptera). In *Biology of social insects*. Ed. Westview Press, Boulder Colorado, 332 p.
- JAFFE (K.), MARCUSE (M.), 1983. — Nestmate recognition and territorial behaviour with ant *Odontomachus bauri* Emery (Formicidae, Poncrinae). *Insectes Soc.*, **30**, 466-481.
- JAFFE (K.) and SANCHEZ (C.), 1984. — On the nestmate-recognition system and territorial marking behaviour in the ant *Camponotus rufipes*. *Insectes Sociaux*, **31**, 302-315.
- JAISON (P.), 1972 a. — Nouvelles expériences sur l'agressivité chez les Fourmis. Existence probable d'une substance active inhibitrice de l'agressivité et attractive sécrétée par la jeune *Formicine*. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, **274**, 302-305.
- JAISON (P.), 1972 b. — Mise en évidence d'une phéromone d'attractivité produite par la jeune ouvrière *Formica*. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, **274**, 429-432.
- JAISON (P.), 1972 c. — Note préliminaire sur l'ontogénèse du comportement de soins au couvain chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.) : rôle probable d'un mécanisme d'imprégnation. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **275**, D, 2721-2723.
- JAISON (P.), 1974. — Étude du développement des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först) élevée en milieu précoce hétérosppécifique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **279**, 1205-1207.
- JAISON (P.), 1975. — L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi rousse (*Formica polyctena* Först). *Behaviour*, **52**, 1-37.
- JAISON (P.), 1980 a. — Modèle théorique du développement de la sensibilité aux stimulations spécifiques intervenant dans les relations parentales. *Reprod. Nutr. Develop.*, **20**, 897-903.
- JAISON (P.), 1980 b. — Les colonies mixtes plurispécifiques : un modèle pour l'étude des Fourmis. *Biol. Ecol. Médit.*, **7**, 163-166.
- JAISON (P.), 1984. — Social behaviour. In *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*, G. A. KERKUT and L. I. GILBERT, eds., Pergamon Press, **15**, 673-694.
- JAISON (P.), 1985. — Conviviality and social integration. *Proc. 19th Intern. Ethol. Conf.*, Toulouse, sept. 1985, **3**, 87-89.
- JESSEN (K.), MASHWITZ (U.), 1985. — Individual specific trails in the ant *Pachycondyla tesserinoda* (Formicidae, Poncrinae). *Naturwissenschaften*, **72**, 549-550.
- JUSTUM (A.R.), SAUNDERS (T. S.), CHERRETT (J. M.), 1979. — Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.*, **27**, 839-844.
- KALMUS (H.), RIBBANDS (C. R.), 1952. — The origin of the odours by which honeybees distinguish their compagnons. *Proc. Royal Society (B)*, **140**, 50-59.
- KERMARREC (A.) et FEBWAY (G.), 1985. — Une glande épidermique ventrale chez les larves de *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera-Formicidae). *Insectes Soc.*, **32**, 213-216.
- KOENIGER (N.), 1984. — Brood care and recognition of pupae in the honeybee (*Apis mellifera*) and the hornet (*Vespa crabro*). In *Insect Communication*, Symp. Roy. Entomol. Soc. London, 267-282.
- KLAHN (J. E.), GAMBOA (G. J.), 1983. — Social wasps: discrimination between kin and non kin brood. *Science*, **221**, 482-484.

- KOENIGER (N.) et VEITII (H. J.), 1983. — Glyceryl 1,2-dioleate-3-palmitate, a brood pheromone of honey bee (*Apis mellifera* L.). *Experientia*, **39**, 1051-1052.
- KOENIGER (N.) et VEITII (H. J.), 1984. — Spezifität cirès brut pheromons und bruter kennung bei der honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, **15**, 205-210.
- KUKUK (P. F.), BREED (M. D.), SOBTI (A.), BELL (W. J.), 1977. — The contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition and colony member recognition in a primitively eusocial bee, *Lasioglossum zephyrum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2**, 319-327.
- LANGE (R.), 1960. — Über die futterwitergabe swischen angehörigen verschiedener waldameisentaaten. *Zeitschrift für tierpsychologie*, **17**, 389-401.
- LE MASNE (G.), 1952. — Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Pouera eduardi*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **235**, 1549-1551.
- LE MASNE (G.), 1953. — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sc. Nat., Zool. Biol.*, 11<sup>e</sup> sér., **15**, 1-56.
- LE MASNE (G.), 1980. — Remarques sur les relations entre adultes et stades jeunes chez les Insectes sociaux. *Reprod. Nutr. Develop.*, **20** (3B), 779-790.
- LE MOLI (F.) et PASSETTI (M.), 1977. — The effect of early learning on recognition acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Museo civ. Stor. nat.*, Milano, **118**, 49-64.
- LE MOLI (F.) et PASSETTI (M.), 1978. — Olfactory learning phenomena and cocoon nursing behaviour in the ant *Formica rufa* L. *Boll. Zool.*, **45**, 389-397.
- LE MOLI (F.) et MORI (A.), 1982. — Early learning and cocoon nursing behaviour in the red wood-ant *Formica lugubris* Zett. (Hym. Formicidae). *Boll. Zool.*, **49**, 93-97.
- LE MOLI (F.) et MORI (A.), 1984. — The effect of early experience on the development of « aggressive » behaviour in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Tierpsychol.*, **65**, 241-249.
- LE MOLI (F.) et MORI (A.), 1985. — The influence of the early experience of worker ants on enslavement. *Anim. Behav.*, **33**, 1384-1386.
- LEMAIRE (M.), 1985. — Stratégies offensives des Fourmis vis-à-vis des Termites, mécanismes de défense des *Reticulitermes* européens (Isoptera). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **2**, 229-233.
- LENOIR (A.), 1981. — Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Sociobiology*, **6**, 153-178.
- LENOIR (A.), ISINGRINI (M.), NOWBAHARI (M.), 1982. — Le comportement d'ouvrières de *Cataglyphis cursor* introduites dans une colonie étrangère de la même espèce (Hym. Formicidae). In *La Communication chez les Sociétés d'Insectes*. A. DE HARO et X. ESPADALER, eds. Press Univ. Autonoma de Barcelona, 107-114.
- LE ROUX (A. M.), 1980. — Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (*Myrmica ruginodis* Nyl.). *Biol. Ecol. Médit.*, **7**, 203-204.
- LEVCHENKO (I. A.) et MOSKALENKO (P. G.), 1985. — Le marquage des jeunes Abeilles par les adultes. *Pchelovodosto*, n° 4, p. 7-8 (en russe).
- LONGHURST (C.), 1978. — Behavioural, chemical and ecological interactions between wests african ants and termites. *Pb D. Thesis, Univ. of Southampton*.
- MABELIS (A. A.), 1979. — Wood and wars. *Netherland Journ. Zool.*, **23**, 451-620.
- MANNING (A.), 1967. — Pre-imaginal conditioning in *Drosophila*. *Nature*, **216**, 338-340.
- MARENCO (M. A.), CALISSIE (M.), ABRAVANEL (G.), 1984. — Intervention sur le milieu larvaire et apprentissage chez l'imago de *Drosophila melanogaster*. In *Processus d'acquisition précoce. Les communications*, A. DE HARO et X. ESPADALER, eds., Publ. Univ. Autonoma Barcelona et SFECA, 125-128.
- MARKIN (G. P.), 1968. — Nest relationship of the argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **41**, 511-516.
- MASUKO (K.), 1984. — Studies on the predatory biology of oriental dacetine ants (Hymenoptera, Formicidae). I. Some japanese species of *Strumigenys*, *Pentastruma* and *Epitritus*, and a malaysian *Labidogenys*, with special reference to hunting tactics in short mandibulate forms. *Insectes Soc.*, **31**, 429-451.

- MEUDEC (M.), 1978. — Response to and transport of brood by workers of *Tapinoma erraticum* (Formicidae, Dolichoderinae) during nest disturbance. *Behavioural Processes*, **3**, 199-209.
- MICHENER (C. D.), 1966. — The bionomics of a primitively social Bee, *Lasioglossum versatum* (Hymenoptera, Halictidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **39**, 193-217.
- MINTZER (A.), 1982 a. — Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10**, 165-168.
- MINTZER (A.), 1982 b. — Copulatory behavior and mate selection in the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **75**, 323-326.
- MINTZER (A.) et VINSON (S. B.), 1985. — Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17**, 75-78.
- MONTAGNER (H.), 1963. — Étude préliminaire des relations entre les adultes et le couvain chez les Guêpes sociales du genre *Vespa* au moyen d'un radioisotope. *Insectes sociaux*, **10**, 153-166.
- MOREL (L.), 1982. — Mise en place des processus de régulation du comportement agressif et de la reconnaissance entre ouvrières d'une société de *Camponotus vagus* Scop. In *La Communication chez les Sociétés d'Insectes*. A. DE HARO et X. ESPADALER, eds., Presses Univ. Autonomia Barcelona, 127-136.
- PAGE (R. E.) Jr et ERICKSON (E. H.) Jr, 1984. — Selective rearing of queens by worker honey bees: kin or nestmate recognition. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **77**, 578-580.
- PEETERS (C.), 1984. — Could the queenless ant *Opbtalmopone bertboudi* re-evolve a reproductive caste from it's fertile workers? *Abstr. 17th Intern. Congr. Entomol.*, 515.
- PENNING (D. W.), GAMBOA (G. J.), REEVE (H. K.), REEVE (J. S.), FERGUSON (I. D.), 1983 a. — The mechanism of nestmate discrimination in social Wasps (*Polistes*, Hym. Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **13**, 299-305.
- PENNING (D. W.), REEVE (H. K.), SHIELLMAN (J. S.), 1983 b. — A learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hym. Vespidae). *Anim. Behav.*, **31**, 412-416.
- PISARSKI (B.), 1972. — La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Ekol. Polska*, **20**, 111-116.
- PLATEAUX (L.), 1960. — Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes sociaux*, **7**, 163-170.
- PLATEAUX-QUENU (C.), 1962. — Biology of *Halictus marginatus* Brullé. *J. Apicult. Res.*, **1**, 41-52.
- POST (D. C.) et JEANNE (R. L.), 1984. — Relatedness and mate selection in *Polistes fuscatus*. *Anim. Behav.*, **31**, 1260-1261.
- PROVOST (E.), 1979. — Étude de la fermeture de la société de Fourmis chez diverses espèces de *Leptothorax* et chez *Camponotus lateralis* (Hyménoptères Formicidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **288**, 429-432.
- RIBBANDS (C. R.), 1965. — The role of recognition of comrades in the defence of social insect communities. *Symp. Zool. Soc. London*, **14**, 159-168.
- RIBBANDS (C. R.), KALMUS (H.), NIXON (H. L.), 1952. — New existence of communication in the honey-bee colony. *Nature*, **170**, 438-440.
- ROBINSON (S. W.), CHERRETT (J. M.), 1974. — Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood phenomena of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. ent. Res.*, **63**, 519-524.
- ROSENGREN (R.) and CHERIX (D.), 1981. — The pupa-carrying test as a taxonomic tool in the *Formica rufa* group. In *Biosystematics of social insects*. P. E. HOWSE and J. L. CLÉMENT, eds., Academic Press, London and New York, 263-281.
- ROSS (N. M.) and GAMBOA (G. J.), 1981. — Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**, 163-165.

- RUSHTON (J. P.), RUSSELL (R. J. H.), WELLS (P. A.), 1984. — Genetic similarity theory: beyond kin selection. *Behavior Genetics*, **14**, 179-193.
- RYAN (R. E.), FORBES (G. C.) et GAMBOA (G. J.), 1984. — Male social wasps fail to recognize their brothers (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera, Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **57**, 105-110.
- SHELLMAN (J. S.) and GAMBOA (G. J.), 1982. — Nestmate discrimination in social wasps: the role of exposure to nest and nestmates (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11**, 51-53.
- SMITH (B. H.), 1983. — Recognition of female kin by male bees through olfactory signals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **80**, 4551-4553.
- SUDD (J. H.), 1957. — Communication and recruitment in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). *J. Anim. Behav.*, **5**, 104-109.
- THORPE (W. H.), JONES (F. G. W.), 1937. — Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. Roy. Society B* (124), 56-81.
- VANDER MEER (R. R.) et WOJCIK (D. P.), 1980. — Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, **218**, 806-808.
- VEITH (H. J.) et KOENIGER (N.), 1978. — Identifizierung von cis-9-Pentacosen as Auslöser für das Wärmen der Brut bei der Hornisse. *Naturwissenschaften*, **65**, 263.
- VERRON (H.), 1963. — Rôle des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez *Calotermes flavicollis* (Fabr.). *Insectes Sociaux*, **10**, 167-335.
- VOWLES (D. M.), 1964. — Olfactory learning and brain lesions in the wood ant (*Formica rufa*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **58**, 105-111.
- WALSH (J. P.), TSCHINKEL (W. R.), 1974. — Brood recognition by contact pheromone in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Animal Behaviour*, **22**, 695-704.
- WHITFORD (W. G.), JOHNSON (P.), RAMIREZ (J.), 1976. — Comparative ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insectes Sociaux*, **23**, 117-132.
- WILSON (E. O.), 1971. — *The Insect Societies*. Belknap Press Harvard, Cambridge, x + 548 p.
- WILSON (E. O.), 1975. — *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, 698 p.
- WILSON (E. O.), BROWN (W. L.), 1984. — Behavior of the cryptobiotic predaceous ant *Eurbopalotrichx beliscata*, n. sp. (Hymenoptera: Formicidae, Basicerotini). *Insectes Sociaux*, **31**, 408-428.
- YADAVA (R. S.) et SMITH (M. V.), 1971. — Aggressive behavior of *Apis mellifera* L. workers towards introduced queens. II. Role of mandibular gland contents of the queen in releasing aggressive behavior. *Can. J. Zool.*, **49**, 1179-1183.

RÉSUMÉ. — La reconnaissance coloniale est un phénomène largement répandu chez les Hyménoptères sociaux. Il est caractérisé par l'apparition de comportements de rejets envers les adultes étrangers et d'acceptation envers les individus appartenant à la même colonie, au sein d'une espèce donnée. Malgré l'absence d'études systématiques portant sur les mécanismes qui sous-tendent ce phénomène, les résultats de certains travaux tendent néanmoins à montrer que des modèles, encore très hypothétiques mais présentant un certain aspect heuristique, peuvent être entrevus en ce qui concerne la production des signaux et l'ontogenèse des comportements de reconnaissance. Les signaux seraient de nature chimique et chez les Fourmis plutôt émis par les individus eux-mêmes. Il s'agirait de substances de contact faiblement volatiles. L'établissement de la reconnaissance de ces stimulations laisserait place à des processus d'acquisition selon un modèle qui apparaît à première vue assez complexe dans la mesure où il pourrait concerner les diverses étapes du développement

individuel incluant en particulier la période post-imaginale. Finalement des travaux montrent que l'on peut retrouver l'odeur coloniale chez le couvain de certaines espèces, bien que les phénomènes de rejets soient plus rares. Chez les Fourmis, la reconnaissance coloniale du couvain se met en place en majeure partie au cours de la vie larvaire et persiste chez l'adulte à travers la nymphose, selon un mécanisme proche de l'empreinte. Pendant les jours qui suivent la mue imaginale un apprentissage secondaire reste possible. Il apparaît que la reconnaissance de la parentèle n'est pas déterminée par la proximité génétique mais plutôt par la proximité spatiale des individus pendant les stades précoces de la vie.

SUMMARY. — In most circumstances, social Hymenoptera recognize their nestmates the adults of aliens colonies are rejected. Unless the mechanisms of colonial discrimination are not well known, it is hypothesized that the signals are cuticular substances of low volatility, produced by the individuals themselves. The recognition would take place with learning processes during various stages of the life; principally the post-imaginal period. Brood, on the contrary of adults is not rejected but we can find also a colonial odor. In the ants it is demonstrated that the discrimination takes place during the larval life, and persists to the adult through the nymphosis. This mechanism presents the characteristics of imprinting. During the first few days following the emergence a secondary learning is possible. It appears that kin recognition is more determined by spatial proximity than by genetic similarity during the beginning of the life.