

MISE EN EVIDENCE D'UNE ODEUR DE SOUCHE
CHEZ *BLATTELLA GERMANICA* (L.)
DANS LA DYNAMIQUE DE L'AGREGATION.

Colette RIVAULT & Ann CLOAREC

UMR CNRS n° 6552, Laboratoire d'Ethologie, Campus de Beaulieu, Université de
Rennes I, 35042 RENNES Cedex (France)

Résumé. Nous avons analysé les facteurs sociaux qui contribuent au maintien de la stabilité et de la cohésion des agrégats chez *Blattella germanica* (L.). Des tests comportementaux ont confirmé le rôle de substances attractives déposées par contact corporel sur des papiers filtres. Des tests de choix avec des groupes de larves indiquent qu'elles sont attirées préférentiellement sur des papiers imprégnés par l'odeur de congénères, bien qu'elles soient capables de s'agréger sur un papier témoin. Cette odeur est produite et perçue par tous les stades larvaires. Pour la première fois, des expériences comparant l'attractivité de l'odeur de souches provenant de localisations géographiques séparées, révèlent que les blattes sont capables de discriminer et de reconnaître l'odeur des membres de leur propre souche. Toutes les souches testées présentent des performances comparables. Devant l'odeur de deux souches étrangères, les larves semblent éviter les papiers imprégnés et restent à l'écart. D'un point de vue évolutif, on peut se demander quelle est la fonction d'une telle reconnaissance entre souches.

Mots-clés. *Blattella germanica* (L.), grégarisme, reconnaissance d'odeur.

Abstract. Role of strain odour in aggregation dynamics in *Blattella germanica* (L.).

Social factors contributing to the maintenance of the stability and cohesion of *Blattella germanica* (L.) aggregates were investigated. Behavioural tests confirmed the role of the attractive substance deposited on filter papers by body contact. Choice tests with groups of larvae indicated that these larvae were preferentially attracted onto papers conditioned by the odour of their conspecifics, although they were able to aggregate on clean control paper. Our data showed that this odour is produced and perceived by larvae at all developmental stages. For the first time experiments comparing the attractiveness of odours of populations from well-separated geographical locations revealed that cockroaches are able to discriminate and to recognize the odour of members of their own strain. All strains studied presented similar discriminatory capacities. When larvae were presented a choice between odours from two different unfamiliar strains, they avoided these conditioned papers and remained preferentially in the test dish. The function of this recognition between *Blattella germanica* strains raises questions concerning its evolutionary importance.

Key-words. *Blattella germanica* (L.), aggregation, strain odour recognition.

INTRODUCTION

La notion de grégarisme a donné lieu à diverses définitions qui essaient toutes d'expliquer ce phénomène complexe. En effet, les individus de certaines espèces vivent en groupe alors que d'autres sont solitaires. On peut poser l'hypothèse d'une attraction sociale permettant le regroupement. En écologie, l'agrégat est défini comme un type de distribution spatiale (Southwood, 1966). En éthologie, le grégarisme se définit comme une tendance à former un groupement sous l'empire de l'attraction réciproque (Grassé, 1952). Chez les blattes, et en particulier chez *Blattella germanica*, nous avons voulu vérifier ce qu'était cette attraction réciproque et analyser le phénomène qui permet de maintenir la cohésion des agrégats. Depuis les travaux d'Ishii et Kuwahara (1967, 1968), on sait qu'une substance attractive contenue dans les féces joue le rôle de phéromone grégaire chez *Blattella germanica*. Lorsque Ritter et Persoons (1975) tentent d'isoler la phéromone, ils mettent en évidence un mélange composé d'hydrocarbures, d'acides gras, de cétones et d'alcool. MacFarlane et Alli (1986) isolent de l'acide lactique. Sakuma et Fukami (1993), isolent des composés complexes qu'ils appellent Blattellastanoside A et B. Mais jusqu'à présent aucun système glandulaire capable de sécréter ces différents composés n'a pu être mis en évidence.

Devant les contradictions relevées dans la bibliographie, nous avons réexaminé le problème d'un point de vue éthologique et tenté de vérifier si : 1) l'agrégation observée entre les individus d'un groupe était bien maintenue par une phéromone grégaire; 2) si tous les individus émettent et perçoivent cette phéromone et choisissent leur zone de repos en relation avec les odeurs présentes dans leur environnement. Enfin, nous avons comparé l'effet attractif de l'odeur de souches récoltées dans différentes localités pour tester si les blattes sont capables de discriminer et de reconnaître l'odeur de leur propre souche.

MATERIEL ET METHODES

Description des tests.

On utilise le test d'Ishii et Kuwahara (1967). Un groupe de larves placé dans une boîte de Pétri, est soumis à un test de choix entre deux papiers filtre préalablement imprégnés ou non d'odeurs différentes. Les tests sont réalisés dans une salle climatisée à 25° C et soumise à une photopériode LD: 12-12. Pendant les tests les larves n'ont ni eau, ni nourriture; elles ont eu de la nourriture *ad libitum* avant les tests. Le test est mis en place pendant la phase diurne du nyctémère. Après une anesthésie au CO² les larves sont déposées dans la boîte de test. On lit le résultat du test 24 h. après, quand les blattes sont en phase de repos. Les boîtes de tests mesurent 140 mm de diamètre et 20 mm de haut. Les papiers filtre pliés en forme de W sont posés debout dans la boîte. L'imprégnation des papiers se fait avec une proportion de 25 larves de stade 1 pour un papier pendant 3 jours (de J1 à J3). Les tests sont réalisés avec 20 larves de stade 1 âgées de 3 ou 4 jours qui correspond au milieu du premier stade larvaire. En effet, on sait que les larves présentent un pic d'activité au milieu de chaque stade larvaire (Dabouineau et Rivault, 1988). Pour vérifier l'effet de l'âge des larves, nous avons testé des larves de stades 2, 3 et 4 par lots de 20 en milieu de stade. Les larves de stades 5 et 6 sont testées par lots de 10 seulement pour des raisons d'encombrement dans la boîte (les chiffres sont

multipliés par deux pour faciliter les comparaisons avec les autres stades). La lecture des tests s'effectue 24 h. après la mise en place du test. Le nombre d'animaux présents sur chacun des papiers et dans le reste de la boîte est noté, ce qui nous fait trois positions possibles.

Tests de base.

Les tests sont réalisés avec des larves issues de la souche *Piscine* d'âges différents.

Test A : Les 2 papiers sont des papiers témoins, non imprégnés.

Test B : L'un des papiers est imprégné par les larves qui seront soumises aux tests, et issues de la souche *Piscine*. L'autre est un papier témoin.

Test C : L'un des papiers est imprégné par des larves issues de la même souche que celles qui seront testées c'est-à-dire des blattes issues de la souche *Piscine*. L'autre papier est un papier témoin.

Test D : Les deux papiers sont imprégnés par une odeur de blattes de la souche *Piscine*; l'un par les blattes qui serviront au tests et l'autre par des blattes issues de la même souche.

Ces tests permettent de vérifier le comportement des larves de la souche *Piscine* dans 4 situations: Le test A permet de vérifier que les larves sont bien attirées par les papiers filtre en l'absence de toute odeur attractive. Il permet également de vérifier comment elles se répartissent sur les deux papiers. Les tests B et C permettent de comparer l'attraction différentielle lorsque l'un des papiers est imprégné par une odeur de blatte. Le test D permet de comparer plusieurs odeurs. Ces tests permettent également de vérifier si la réponse comportementale observée varie en fonction de l'âge. Nous avons testé des papiers imprégnés par des individus d'âges différents. Si l'effet observé est constant pendant tout le développement larvaire, cela signifie que la phéromone est sécrétée pendant tout le développement larvaire. Nous avons testé également des individus d'âges différents. Si le comportement observé persiste pendant tout le développement, c'est qu'il y a toujours perception de la phéromone déposée sur les papiers.

Comparaison entre souches

Nous avons testé si les larves sont capables de distinguer l'odeur de leur propre souche. Une souche correspond à des blattes capturées en nombre variable, dans des endroits différents, dans deux villes différentes (Rennes, Sète) et élevées ensuite au laboratoire. Six souches ont été testées. Ces tests sont réalisés uniquement avec des larves de stade 1 âgées de 3 ou 4 jours et l'imprégnation des papiers se fait de J1 à J3.

Test E : Les tests sont réalisés avec des larves issues de la souche *Piscine*. Les deux papiers sont imprégnés par une odeur de blattes; l'un par des blattes issues de la souche *Piscine* et l'autre par des blattes issues d'autres souches issues d'origines géographiques différentes et élevées au laboratoire dans des terrarium isolés.

Test F : Ce test est symétrique du précédent et teste le comportement d'individus étrangers face à deux papiers, l'un étant imprégné par leur odeur et l'autre par l'odeur de la souche *Piscine*.

Test G : Les individus testés sont des individus *Piscine*. Les deux papiers sont imprégnés par une odeur de blattes qui proviennent de deux souches étrangères différentes.

Les tests E, F et G permettent de vérifier si les larves sont capables de distinguer et de choisir l'odeur de leur propre souche par rapport à celle d'une souche étrangère issue d'une autre origine géographique. Le test F permet de comparer si les blattes issues de souches différentes présentent toutes les mêmes capacités que la souche *Piscine* qui nous sert de référence. Le test G permet de vérifier leur comportement en l'absence de l'odeur de leur propre souche et éventuellement de vérifier quelles sont leurs préférences.

RESULTATS

Tests de Base

Pour les tests A, B, C et D, on n'observe pas d'effet lié au stade larvaire (Glm, $F = 0$, $P = 1$, $ddl = 5$, pour chacun des tests). Il y a donc émission et réception de l'odeur déposée sur les papiers pendant tout le développement larvaire, ce qui confirme les données bibliographiques. Ceci nous permet de regrouper l'ensemble des données obtenues pour analyser les résultats des tests A, B, C et D (Tab. 1).

Test A : La répartition moyenne montre que les larves ont autant de chance d'aller sur l'un ou l'autre papier (test t de Student, $P > 0,05$). Il faut remarquer une proportion relativement importante de larves qui restent dans la boîte et ne vont pas sur les papiers. En fait, les larves ne se répartissent pas également sur les deux papiers, mais elles choisissent tantôt l'un, tantôt l'autre papier (Tab 1) ce qui explique qu'en moyenne les deux papiers sont également fréquentés.

Tests B et C : Le choix entre un papier témoin et un papier imprégné par une odeur de blattes se fait en faveur du papier imprégné (test t de Student, $P < 0,05$). On observe également une diminution du nombre de larves qui restent dans la boîte. Dans le premier cas le papier est imprégné par les blattes qui participent au test et dans le second cas par des blattes issues de la même souche. On n'observe aucune différence significative entre les deux tests (test t de Student, $P > 0,05$), ce qui semble indiquer que les larves testées ne sont pas plus attirées par un papier qu'elles ont imprégné elles-mêmes que par un papier imprégné par des larves de la même souche.

Test D : Les blattes restent peu dans la boîte et choisissent d'aller sur les papiers. Elles vont significativement plus souvent sur le papier auto-imprégné que le papier allo-imprégné (test t de Student, $P < 0,05$). Une vérification du phénomène, stade par stade indique une tendance (non significative) mais qui va toujours dans le même sens. Cependant on n'observe pas d'augmentation du phénomène avec l'âge. En effet, le papier imprégné par les larves de stade 6, élevées ensemble depuis l'éclosion, n'est pas plus attractif que le papier imprégné par des larves de stade 1 qui ne sont ensemble que depuis 3 jours.

Comparaison entre souches

L'analyse des résultats des tests E, F et G montre qu'il n'y a pas d'effet souche (Glm, $F = 0$, $P = 1$, $ddl = 5$, pour chacun des tests). Les individus *Piscine* sont toujours capables de distinguer le papier imprégné par des individus *Piscine*, du papier imprégné par des individus d'une autre souche. Il en est de même pour les individus issus des 6 autres souches. Nous avons donc regroupé l'ensemble de nos données (Tab. 1).

Test	Position	N	Moyenne	SE
Test A	Papier Témoin	69	7.04	0.914
	Papier Témoin	69	8.21	0.938
	Boîte	69	4.68	0.829
Test B	Papier Témoin	147	3.36	0.428
	Pap. Auto-imprégné	147	15.33	0.512
	Boîte	147	1.30	0.301
Test C	Papier Témoin	149	4.01	0.469
	Pap. Allo-imprégné	149	14.25	0.554
	Boîte	149	1.72	0.336
Test D	Pap. Auto-imprégné	165	10.13	0.533
	Pap. Allo-imprégné	165	8.53	0.520
	Boîte	165	1.34	0.253
Test E	Papier Etranger	162	6.50	0.600
	Papier Piscine	162	11.50	0.610
	Boîte	162	1.99	0.220
Test F	Papier Etranger	192	11.96	0.610
	Papier Piscine	192	6.66	0.590
	Boîte	192	1.37	0.290
Test G	Papier Etranger	56	5.91	1.100
	Papier Etranger	56	5.73	1.060
	Boîte	56	8.36	1.170

TABLEAU 1 : Répartition moyenne des larves dans les différents tests

Légende : N : nombre de tests de 20 larves; Moyenne : nombre moyen de larves comptabilisées dans chacune des trois positions par test; SE : écart à la moyenne.

Table 1 : Mean distribution of larvae in different tests.

Legend : N : Number of tests with 20 larvae; Mean : mean number of larvae observed on each of the three test positions; SE : standard error.

Le test E montre que les individus *Piscine* choisissent plus souvent le papier *Piscine* que le papier *Etranger*. Inversement les individus issus des 6 autres souches choisissent leur papier plutôt que le papier *Piscine* (Test F). Il n'y a pas de différence significative entre les tests E et F (test t de Sudent, $P > 0,05$).

Avec le test G, les larves *Piscine* ont le choix entre deux papiers imprégnés par des larves issues de deux souches étrangères (parmi les 6 déjà utilisées). On n'observe aucune différence significative entre la répartition sur l'un ou l'autre papier et dans la boîte qui est d'environ 1/3 pour chaque position. La répartition entre les trois positions semble se faire au hasard et ne pas résulter d'une attraction vers une position particulière.

Il faut remarquer la proportion très importante de larves qui restent dans la boîte, contrairement à ce qui se passe dans les tests E et F.

Comparaison des tests présentant deux papiers "identiques"

Trois tests présentent deux papiers "identiques", soit deux papiers témoins (A), soit deux papiers imprégnés par la souche *Piscine* (D), soit deux papiers imprégnés par deux souches étrangères (G) (Tab. 1). Il est intéressant de comparer la proportion d'animaux qui ne vont pas sur les papiers dans ces 3 tests. Cette proportion est faible dans le cas du test D, où les larves sont attirées par les papiers imprégnés par l'odeur de leur souche. Elle augmente un peu avec le test A, les papiers témoins étant moins attractifs que les papiers imprégnés par l'odeur de la souche d'origine. Cette proportion est nettement plus élevée avec le test G. Les deux papiers imprégnés par des odeurs provenant de souches étrangères semblent peu attractifs, puisqu'on observe une répartition de 1/3 entre les trois positions que nous avons définies.

DISCUSSION

L'installation des larves de *Blattella germanica* sur les papiers qu'on leur propose en situation de test ne se fait pas au hasard et répond à des critères bien particulier. Elles préfèrent s'installer sur les papiers plutôt que rester dans la boîte, cette attirance pour les papiers étant d'autant plus élevée que les papiers sont imprégnés par l'odeur de leur souche (auto et allo-imprégnation). De plus, les jeunes larves savent reconnaître l'odeur de leur souche et la choisissent préférentiellement à un papier témoin et à l'odeur d'une autre souche. Lorsqu'elles ont le choix entre deux papiers étrangers, elles sont peu attirées par ces papiers.

Jusqu'à présent, les comparaisons entre souche n'ont jamais été envisagées chez les blattes. En fait, nous avons une situation qui pourrait être comparable à celle décrite chez certaines espèces de fourmis ou de termites (*Cataglyphis cursor* : Nowbahari et al., 1990; *Camponotus vagus* : Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994; *Polistes bighumus* : *bimaculatus* Lorenzi et al., 1994; *Reticulotermes santonensis* ou *R. grassei* : Vauchot et al., 1996) où la reconnaissance de l'odeur coloniale permet la fermeture des colonies. L'absence d'odeur de colonie ou de toute autre forme de reconnaissance intercoloniale est considérée comme un trait primitif chez certaines abeilles (Wilson, 1971). D'un point de vue évolutif, on peut se demander quelle est la fonction d'une telle reconnaissance entre souches chez *Blattella germanica* et si la présence d'un tel caractère pourrait être considéré comme une préadaptation à la socialité.

REFERENCES

- Bonavita-Cougourdan, A. & J.L. Clément, 1994. Complexité du message chimique cuticulaire chez les fourmis: le modèle *Camponotus vagus* (Scop.), (Hymenoptera: Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 48:23-37.

- Dabouineau, L. & C. Rivault, 1988. Nourriture et dispersion chez les jeunes larves de *Blattella germanica*. *Insectes Soc.* 4:307-315.
- Grassé, P. P. 1952. Le fait social: Ses critères biologiques, ses limites. In: *Structure et physiologie des sociétés animales*. (P. P. Grassé, ed.), CNRS, Paris, pp. 7-17.
- Ishii, S. & Y. Kuwahara, 1967. An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Orthoptera: Blattellidae). 1. Site of the pheromone production. *Appl. Entomol. Zool.* 2:203-217.
- Ishii, S. & Y. Kuwahara, 1968. Aggregation of German cockroach *Blattella germanica* nymphs. *Experientia* 24:88-89.
- Lorenzi, M.C., A.G. Bagnères, & J.L. Clément, 1995. The role of cuticular hydrocarbons in social insects: Is it the same in paper wasps ? In: *Natural history and evolution of paper wasps*. (S. Turillazzi and M.J. West-Eberhard, eds.), Oxford, University press, pp. 178-189.
- MacFarlane, J.E. & I. Alli, 1986. Aggregation of larvae of *Blattella germanica* (L.) by lactic acid present in excreta. *J. Chem. Ecol.* 12:1369-1375.
- Nowbahari, E., A. Lenoir, J.L. Clément, C. Lange, A.G. Bagnères & C. Joulie, 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae): their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. Syst. Ecol.* 18:63-73.
- Ritter, F. J. & C.J. Persoons, 1975. Recent development in insect pheromone research in particular in the Netherlands. *Neth. J. Zool.* 25:261-275.
- Sakuma, M. & H. Fukami, 1993. Aggregation arrestant pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae): isolation and structure elucidation of blattellastanoside-A and -B. *J. Chem. Ecol.* 19:2521-2541.
- Southwood, T. R. E., 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, London.
- Vauchot, B., E. Provost, A.G. Bagnères & J.L. Clément, 1996. Regulation of chemical signatures of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *R. (l.) grassei*, living in mixed colonies. *J. Insect Physiol.* 26:77-84.
- Wilson, E.O., 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Harvard.