La communication chimique

Anne-Geneviève BAGNÈRES, Marc OHRESSER, Alain LENOIR et Christine ERRARD

Des insectes aux mammifères, les messagers chimiques modulent les comportements. Les phéromones, que l'on pensait cantonnées aux insectes, sont également très importantes chez les mammifères.

ès l'apparition des premiers êtres vivants (bactéries, protozoaires) jusqu'à celle des êtres les plus organisés (mammifères, insectes sociaux...), la communication chimique, sous la forme d'échange de molécules, a été le système de communication le plus universellement utilisé. Pourtant, ce système de communication n'est étudié que depuis à peine une centaine d'années, alors que le système de la vision ou de l'audition sont connus, dans leurs grandes lignes, depuis plusieurs siècles. L'étude de cette communication a débuté dans les années 1950 sous l'impulsion du chimiste allemand Adolphe Butenandt, puis elle s'est intensifiée à partir des années 1970. La biologie et la chimie restaient jusqu'à cette époque sur leurs découvertes respectives. Lorsque la science est enfin devenue multidisciplinaire, grâce notamment à la simplification des outils, l'avenir s'est ouvert au décryptage de cette communication essentielle à la vie.

C'est surtout chez les insectes que portent les premiers travaux, l'homme répugnant à trouver des similarités avec ses voisins et même cousins évolutifs. Seule la notion de parfum avait grâce à ses yeux, car elle gêne moins l'humain que ses propres sources phéromonales. Malgré tout, quelques éthologistes montrent dans ces mêmes années 1970 et 1980 l'importance de la relation entre le comportement et l'olfaction chez de grands mammifères. Par la suite, la notion de phéromone définie pour les insectes est réexaminée par différents auteurs travaillant sur les mammifères: certains veulent différencier la notion de phéromone trop couplée pour eux à celle de régulation, et celle de signaux chimiques qui assurent un simple transfert d'information. À la même époque apparaît une nouvelle science: l'écologie chimique. En France, nous l'avons

traduite pudiquement par le terme «communication chimique», car la notion d'écologie est souvent mal ressentie dans notre pays.

La communication chimique est fondée sur deux aspects déterminants: elle est essentielle dans la reproduction d'un nombre très important d'organismes, que ce soit la levure, la mouche domestique, ou le chat; à travers la signature chimique, elle contient le germe du lien social. Dans tous les cas apparaît le mot «magique» de phéromone. Par définition, les phéromones sont des substances émises pour un individu de la même espèce. Les médiateurs des échanges entre espèces sont nommés messagers allélochimiques.

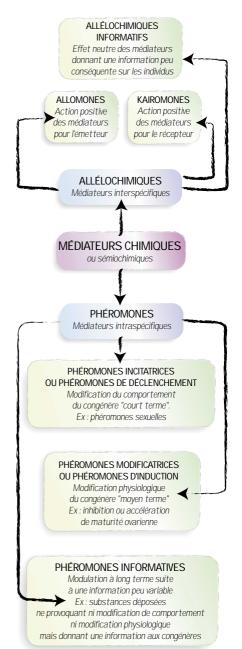
Les études des substances allélochimiques sont en plein essor, notamment dans les relations plantesinsectes. On sait maintenant que des plantes utilisent certains insectes pour se reproduire, en mimant une odeur phéromonale par exemple. De surcroît, certaines plantes ont une sorte de «cri de secours chimique», une émission de molécules qui attire un parasitoïde pour éliminer un parasite.

Des phéromones par centaines

Les comportements et les mécanismes de la communication chimique sont aussi variés que les molécules ellesmêmes. Un insecte comme la fourmi est une véritable usine chimique émettant à la fois des peptides, des alcools, des aldéhydes, des terpènes, des esters, des hydrocarbures, des alcaloïdes, des lactones, etc. (voir la figure 5). En 1988, un catalogue des phéromones émises par les hyménoptères (abeilles, guêpes, fourmis, etc.) et les isoptères (termites)

1. LES ENFANTS ALLAITÉS AU SEIN ont des contacts répétés et durables avec la peau de leur mère, laquelle, penchée sur le nourrisson, respire longuement son odeur. L'échange d'informations olfactives entre mère et enfant sont ainsi à double sens.





3. LES DIFFÉRENTS TYPES de médiateurs chimiques se répartissent en médiateurs à l'intérieur de l'espèce (phéromones) ou entre espèces différentes (alléochimiques).

recensait environ 600 composés. Aujourd'hui, pour ces mêmes insectes, le nombre de composés identifiés a doublé. Les fonctions des différentes molécules identifiées et des glandes qui les émettent font encore l'objet de recherches actives. Cependant, les applications agroalimentaires ou industrielles sont déjà nombreuses, notamment avec l'utilisation de phéromones dans la lutte intégrée, ce qui réduit le besoin en pesticides.

Le catalogue des substances qui interviennent chez l'homme est plus délicat à établir. Pourtant ses sources



4. MARMOTTE RENIFLANT UN PIQUET EXPÉRIMENTAL frotté au préalable par un congénère. Des tests olfactifs ont montré que les marmottes résidentes flairaient et marquaient plus longtemps un support ayant une odeur étrangère.

odorantes sont multiples: lèvres, paupières, aisselles, seins de mère allaitant, etc. À la différence de la plupart des animaux qui utilisent au moins pour certains comportements des substances volatiles, l'homme réagit à des stimulus qu'il ne commande pas consciemment. Pourtant le phénomène de mémorisation de l'odeur paraît essentiel tout au long de notre vie. L'homme n'est rien d'autre qu'un animal avec un odorat peu développé et le bébé réagit comme n'importe quel mammifère en reconnaissant l'odeur de sa mère, et inversement. Les récepteurs humains sont tout compte fait similaires à ceux des autres vertébrés (voir la figure 1).

Le terme de récepteur nous fait entrer de plain-pied dans le domaine moléculaire. L'électrode plantée dans une cellule sensorielle, les cultures de cellules ou la génétique moléculaire ont fait beaucoup progresser nos connaissances de la communication chimique. En revanche, alors que les techniques de chimie analytique ont permis la découverte de milliers de molécules chez les insectes, tout en faisant le lien avec un comportement d'alarme, sexuel ou grégaire, cette même technique a eu moins de succès dans le décodage des phéromones de grands mammifères. C'est essentiellement le génie génétique et biochimique qui, pour ces derniers, a aidé à la détermination des récepteurs olfactifs, et l'identification de gènes responsables de voie de régulation.

Le marquage chez les vertébrés

L'insecte n'est pas le roi de la communication chimique. Quelques exemples de communication chez les vertébrés illustreront la diversité de ce mode de communication. C'est chez les rongeurs que ce système est le mieux décrit, à la fois au niveau anatomo-histologique, comportemental et chimique. Des travaux récents éclairent le déterminisme génétique de la production de signaux chimiques contenus dans l'urine de souris domestique (voir *La communication chez les rongeurs*, par Jacques Cassaing, dans ce dossier).

L'étude du système de communication chimique chez un autre rongeur plus atypique, la marmotte alpine, a été accomplie par Marie-Claude Bel, de l'Université de Nancy. Cet animal sauvage d'altitude marque son territoire en frottant sa joue sur différents supports (rochers, déblais de terriers...). Cette activité saisonnière est inféodée à l'activité de reproduction. Le marquage est l'expression du rang social: c'est généralement le couple adulte dominant qui marque le plus. Ce système est également valable chez les insectes sociaux où les individus dominants (femelle dominante ou reine chez les guêpes, fourmis...) ont aussi une signature caractéristique. Ce marquage est essentiel pour la défense du territoire du groupement familial. Les tests comportementaux ont

démontré le rôle de la glande jugale (dans la joue) dans la production des substances de marquage.

L'analyse chimique de la glande a montré l'existence d'un mélange très complexe. Pour savoir quels étaient les composés de cette substance essentiels à l'activité biologique, M.-C. Bel a extrait avec un solvant différents mélanges. En reconstituant la substance avec ces mélanges, elle a constaté qu'une grande partie de la mixture était nécessaire au rétablissement de l'activité biologique.

Alors que la physiologie de la reproduction des mammifères était très détaillée sur le plan endocrinien et comportemental, nous savons aujourd'hui que la communication chimique est intimement liée à ces deux domaines. Beaucoup de recherches ont été faites sur de grands mammifères sauvages, comme des antilopes ou des éléphants, mais nous en savons encore bien peu sur les phéromones d'animaux domestiques, comme le chat. Pourtant, la communication chimique des animaux domestiques est un enjeu économique important. Pour le chat, des analyses des sécrétions de glandes anales ont indiqué que certains acides gras et des stéroïdes joueraient un rôle dans les marquages territoriaux. L'étude de la communication chimique des singes se développe petit à petit, avec l'intérêt évident de mieux comprendre notre propre système.

Les oiseaux enfin, qui étaient les parents pauvres de la communication chimique en raison de leur réputation d'un odorat peu développé, se révèlent de jour en jour un sujet d'intérêt pour cette communication (voir *L'odorat des oiseaux*, par Francesco Bonadonna et Marcel Lambrechts, dans ce dossier).

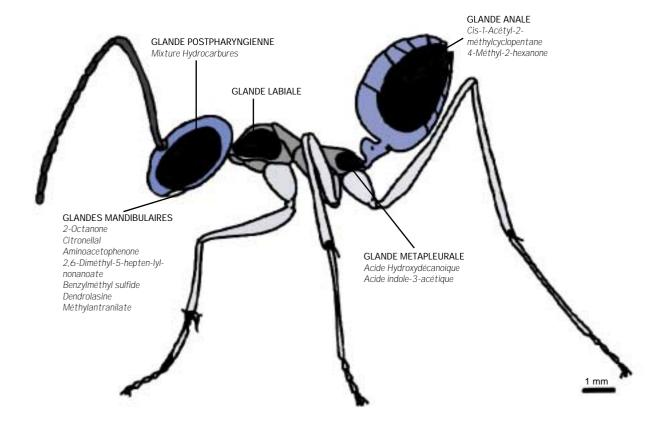
Les invertébrés non sociaux, des scorpions aux araignées

Chez les scorpions du Sud-Est des États-Unis, la production de signaux chimiques par une glande proche de l'aiguillon, non encore décrite, est destinée à attirer le partenaire sexuel et contribue à la parade nuptiale. Par ailleurs, ces substances, déposées sur le substrat, permettent de marquer et de défendre le territoire vis-à-vis des mâles compétiteurs ou des femelles cannibales.

Chez les araignées, la détection chimique olfactive et gustative est

déterminante au moment de l'accouplement dans l'identification du partenaire sexuel. Ainsi, la première phéromone sexuelle découverte chez les araignées est un acide qui déclenche la réduction de la toile par le mâle, comportement préludant à l'accouplement. Les mâles sont guidés par les fils de soie laissés autour de la toile de la femelle qui portent des signaux chimiques jouant un rôle dans le maintien d'une barrière interspécifique des espèces sympathiques (qui partagent le même habitat). De surcroît, chez ces invertébrés, Marie Trabalon et ses collègues de l'Université de Nancy ont mis en évidence le rôle de la communication dans les processus sociaux pour passer de la phase grégaire à la phase solitaire.

Chez toutes les espèces, les jeunes possèdent une vie grégaire, restant en groupe serré autour du cocon après émergence. Après cette phase de vie grégaire, les jeunes se dispersent à partir de la toile maternelle et apparaissent des comportements de cannibalisme et de prédation vis-à-vis de ses congénères et des proies. À mesure que les araignées grandissent et que le comportement agressif apparaît, les



5. LES INSECTES SONT DE VÉRITABLES USINES CHIMIQUES comme l'atteste la composition de quelques glandes de cette fourmi (dessin J. Billen).

ODEURS, PHÉROMONES ET GOÛT

Les vertébrés détectent les molécules odorantes à l'aide de neurones sensoriels de l'épithélium olfactif situé dans la cavité nasale (les rosettes olfactives chez les poissons). En revanche, chez les insectes, les molécules odorantes (molécules majoritairement volatiles) sont détectées par des sensilles sensorielles du troisième fragment antennaire et des palpes maxillaires. Les molécules odorantes reconnues par les mammifères sont de petites molécules, hydrophobes et volatiles provenant de l'air inhalé et des aliments via la cavité buccale: une grande partie des sensations qualifiées de «goût» dans le langage courant correspond en fait à des odeurs. Les poissons et les invertébrés marins perçoivent également des odeurs, mais les molécules détectées sont, à la différence des mammifères, des molécules hydrosolubles, essentiellement des acides aminés.

La plupart des vertébrés ont un second organe olfactif appelé l'organe voméronasal. Spécialisé dans la détection des phéromones, cet organe est une structure tubulaire située dans le septum nasal (entre la cavité nasale et le palais). Il est relié à la cavité nasale et/ou buccale par un petit conduit. Chez les poissons (perception de stéroïdes, prostaglandines...), comme chez certains mammifères (stéroïdes, acides gras...), il n'existe pas d'organe différencié: la perception est effectuée par l'épithélium olfactif.

La gustation est le troisième mode de perception de l'environnement chimique. Chez les mammifères, les cellules réceptrices du goût sont regroupées à l'intérieur de bourgeons localisés dans les papilles de la langue, mais également sur le palais et l'épiglotte. Chez les poissons, ces bourgeons sont répartis sur toute la surface du corps. Les molécules gustatives sont variées: ions, petites molécules organiques, hydrates de carbone, acides aminés et acides gras. Chez l'homme, elles conduisent à seulement cinq sensations: le salé (ion sodium), l'aigre (proton des acides), l'amer, le sucré (hydrates de carbone) et la perception du glutamate de sodium. La détection est possible à partir d'une concentration de l'ordre du millième de mole par litre (des milliers de fois supérieure à celle des molécules odorantes). Contrairement aux autres modalités, l'amer est perçu à partir de molécules de structures très diverses et potentiellement toxiques. Globalement, la gustation permet de détecter une grande variété de molécules, mais à l'inverse de l'olfaction, elle a un pouvoir discriminant très faible. Chez les insectes, l'eau et les molécules solubles sont détectées par les sensilles gustatives présentes principalement au niveau des palpes labiaux et dans le pharynx. On en trouve également sur d'autres parties du corps telles les pattes et les ailes.

Les mammifères terrestres sont capables de détecter et de discriminer des milliers de molécules odorantes. Cette aptitude est moins étonnante lorsque l'on sait que leurs récepteurs olfactifs constituent une famille contenant de 500 à 1000 gènes, soit environ un pour cent du génome. Chez les poissons osseux (100 récepteurs), la lamproie (moins de 100 récepteurs) et les insectes (60 récepteurs), les récepteurs olfactifs forment des familles distinctes de celle des mammifères. En revanche, les récepteurs d'oiseaux sont apparentés à ceux des mammifères avec un répertoire estimé à 30 récepteurs chez le poulet. Les récepteurs d'amphibiens sont séparés en deux familles: une apparentée à celle des mammifères et l'autre à celle des poissons.

La famille des gènes des récepteurs olfactifs est de loin la plus grande famille de gènes identifiés dans le génome de toutes les espèces animales. Elle appartient à la superfamille des récepteurs à sept domaines transmembranaires, lesquels sont couplés aux protéines G (GPCR pour récepteurs couplés aux protéines G). Leurs séquences d'acides aminés sont extrêmement variables, ce qui s'accorde avec la diversité de structure des molécules odorantes reconnues.

Chaque neurone olfactif traduit les informations d'un seul type de récepteur olfactif. Le pouvoir de discrimination d'un neurone olfactif donné dépend donc de la spécificité du récepteur qu'il traduit pour les molécules odorantes reconnues. Tous les neurones traduisant le même récepteur olfactif sont connectés au même glomérule du bulbe olfactif (voir la figure). Ces récepteurs ont pu être activés in vitro dans des cultures cellulaires. Ils répondent à plusieurs molécules odorantes, une molécule étant reconnue par plusieurs récepteurs olfactifs. Les différentes odeurs sont en effet reconnues par différentes combinaisons de récepteurs olfactifs selon un schéma de codage combinatoire. Il en résulte une grande sensibilité (inférieure au millionième de mole par litre) et un fort pouvoir discriminant de l'olfaction.

Chez les vertébrés, les récepteurs aux phéromones sont similaires aux récepteurs olfactifs, mais forment deux autres familles de récepteurs couplés aux protéines G dont l'une est apparentée au récepteur du calcium extra-cellulaire. Seuls ces derniers ont été décrits chez les poissons. Il semblerait que certains de ces récepteurs de poisson soient en fait des récepteurs

biologistes ont noté une modification de la composition des lipides de la cuticule, ou «profil cuticulaire» (la cuticule est la zone superficielle des insectes et des arthropodes).

La blatte germanique, comme de nombreuses autres espèces de blattes, est grégaire, c'est-à-dire qu'elle vit en groupes permanents nommés agrégats. Larves et adultes forment des groupes stables dans le temps et dans l'espace. La cohésion de l'agrégat est un phénomène social dû à une attraction interindividuelle fondée sur l'olfaction à courte distance. Les résultats de Colette Rivault, de l'Université de Rennes, montrent que les différentes

lignées ont une odeur spécifique qui varie. Toute lignée a des capacités discriminatoires similaires et toutes préfèrent l'odeur de leur propre lignée, ce qui ressemble aux comportements des souris domestiques.

Reconnaissance coloniale

Les insectes sociaux (abeilles, guêpes, fourmis et termites) ont mis au point un système de reconnaissance qui leur permet d'être altruistes envers les congénères du nid (le plus souvent apparentés) et de rejeter les étrangers de la même espèce. La discrimination est fondée sur des signaux chimiques qui

forment un «visa» commun à tous les membres de la colonie, nommé «odeur coloniale». Ces signaux sont utilisés par un individu face à un autre individu pour le classer par comparaison avec sa propre signature.

Les lipides cuticulaires ont un rôle primordial chez les insectes: ils préviennent la dessiccation, l'invasion de micro-organismes ou de toxines. Pour de nombreux insectes, ils servent aussi de phéromones sexuelles, comme chez de nombreuses espèces de mouches. Chez les insectes sociaux, ces constituants jouent en plus un rôle déterminant dans la reconnaissance coloniale. Les hydrocarbures joueraient un rôle

olfactifs sensibles aux acides aminés. Chez la souris, ces familles totalisent 150 gènes. Les neurones sensitifs porteraient plusieurs types de récepteurs.

Les récepteurs du goût aigre sont des canaux membranaires; le goût salé serait, lui, dû à une entrée directe du sodium dans les cellules. Les autres sensations – amer, sucré – sont déclenchées par des récepteurs de la superfamille des récepteurs couplés aux protéines G. Chez les mammifères, le répertoire des récepteurs du goût amer a été estimé entre 50 et 80 gènes. Un grand nombre d'entre eux sont exprimés dans chaque neurone gustatif. Selon un schéma similaire (beaucoup de stimulus, peu de réactions), de 500 à 1000 récepteurs olfactifs sont exprimés uniquement dans les dix neurones olfactifs du nématode Caenorhabditis elegans consacrés à la détection des molécules volatiles (22 autres neurones sont impliqués

dans la détection des molécules hydrosolubles). Pour ce qui concerne le goût sucré, trois gènes de récepteurs mammaliens, apparentés au récepteur du calcium extra-cellulaire, ont été récemment caractérisés. Ces récepteurs ne sont fonctionnels qu'associés deux à deux (dimère). Seulement trois à cinq de ces dimères sont responsables de la perception du sucré

En traçant les connexions entre les neurones sensitifs portant deux récepteurs olfactifs différents (en jaune et rose) et les sites de récepteurs situés dans le nez, Linda Buck et ses collègues de l'École médicale d'Harvard ont mis en évidence l'architecture des circuits liés à chaque récepteur chez le rat. En partant des récepteurs du nez, on suit le cheminement de l'information jusqu'aux glomérules situés de chaque côté du bulbe olfactif (dans le cerveau, près du nez), jusqu'à de multiples points dans le cortex cérébral.

comme cela a été montré récemment *in vitro*. Chez la drosophile, on a estimé à 70 le nombre de récepteurs gustatifs. Un seul type de récepteur déclenche des stimulus dans un neurone, et l'ensemble des neurones qui réagissent au même type de récepteurs gustatifs est connecté à un domaine spécifique du ganglion sous-œsophagien (organe de relais de la transduction du signal gustatif). Cette architecture est analogue à celle du système olfactif. Un haut pouvoir de discrimination des molécules est ainsi autorisé, aussi bien dans le qoût que dans l'olfaction.

L'activation des récepteurs par les molécules olfactives, gustatives ou phéromonales déclenche une cascade d'événements au sein de la cellule réceptrice puis du système nerveux central. Ce signal peut être enregistré *in vivo* ou *in vitro* par électrophysiologie ou par des techniques d'imagerie cellulaire (imagerie calcique). L'enregistrement de ce signal dans des

cellules en cultures permet leur utilisation dans des criblages de type industriel tels ceux qui sont utilisés en pharmacologie sur d'autres récepteurs liés aux protéines G. À l'aide de cette imagerie, les biologistes testent quantités de molécules sur différents types de récepteurs.

La caractérisation des molécules odorantes (hydrophobes pour les mammifères, hydrophiles pour les poissons) ou molécules gustatives (hydrophiles) qui activent les récepteurs conduit à l'émergence d'applications biotechnologiques impor-

tantes dans le domaine des arômes. La mise en œuvre des phéromones nécessiterait plus de connaissances fondamentales sur leurs récepteurs. Les marchés concernés (comme celui des édulcorants), quoique parfois en émergence, sont considérables. Notons que certaines utilisations, par exemple l'usage industriel de phéromones humaines, ne vont pas sans poser des problèmes éthiques importants.

particulier dans cette reconnaissance, comme l'ont montré de nombreuses expériences relatant une corrélation entre la proximité du cocktail d'hydrocarbures et la discrimination coloniale. D'autres expériences, corroborant ces résultats, ont consisté à étudier les réactions des insectes lorsque l'on élimine les hydrocarbures cuticulaires, que l'on modifie leur odeur en ajoutant des hydrocarbures de synthèse ou encore que l'on déposait sur leur cuticule des fractions purifiées d'hydrocarbures.

Chez certaines espèces, des facteurs externes compliquent la mise en place de l'odeur: ainsi chez les fourmis champignonnistes, l'odeur semble influencée par l'alimentation; chez les guêpes et les abeilles, les matériaux constitutifs du nid (carton et cire) participent aussi à l'odeur coloniale.

Le modèle gestalt

Les hydrocarbures, synthétisés par des cellules sous-épidermiques, les œnocytes, sont ensuite excrétés à travers la cuticule où ils renforcent la couche lipidique externe. Nous avons montré récemment que la cuticule a un rôle très actif: si l'on dépose des hydrocarbures sur la cuticule, cette dernière peut les «internaliser». Ainsi, des

composés de la cuticule sont en renouvellement constant. Ils migrent aussi dans l'hémolymphe (le liquide qui transporte l'oxygène) et rejoignent des glandes de stockage, comme les glandes postpharyngiennes des fourmis. Chez les guêpes, la glande de Dufour dans l'abdomen jouerait le même rôle. Chez les termites, qui n'ont pas de site de stockage décrit à ce jour, les lipophorines, les protéines de transport de ces composés, joueraient un rôle prépondérant dans le recyclage et la détoxification. Le rôle de ces protéines dans la régulation des signaux de reconnaissance est encore largement sous-estimé.

L'odeur est aussi répartie sur la surface du corps par autotoilettage. L'odeur coloniale est un mélange de toutes les odeurs individuelles, transférées entre les individus par échanges alimentaires (trophallaxies), par léchages entre individus et même par simple contact; ce modèle de répartition de l'odeur est nommé gestalt. Le modèle gestalt a été récemment confirmé en utilisant des isotopes radioactifs. On a montré aussi que cette odeur moyenne est dynamique: elle se modifie en fonction de la saison et de la composition de la colonie. Quand des individus sont isolés de la colonie, ils transforment leur odeur jusqu'à ce qu'elle diverge de l'odeur de la colonie. S'ils restent isolés longtemps, ils gardent uniquement leur composante d'odeur propre. À leur retour, ils devront réactualiser leur «profil cuticulaire» par trophallaxie ou par léchage, sinon ils seront rejetés.

Parasitisme social

Ce système de reconnaissance qui consiste à assimiler tout individu porteur du visa chimique de la colonie à un congénère est susceptible d'être contourné. De nom-

breux «tricheurs» ont réussi; ce sont des parasites sociaux. C'est ainsi que les colonies hébergent de nombreuses espèces d'autres insectes (myrmécophiles et termitophiles) qui passent inaperçus en mimant l'odeur de la colonie. Il s'agit surtout de coléoptères, mais aussi de chenilles ou d'araignées. La plupart récupèrent l'odeur de l'hôte et se camouflent simplement, mais certains ont évolué et sont capables directement de synthétiser l'odeur. Il s'agit alors d'un véritable mimétisme.

Le parasitisme social concerne l'exploitation d'un hôte par une autre espèce d'insecte social. De nombreux exemples existent chez les fourmis et les guêpes. Dans ces cas, on retrouve le plus souvent une convergence de l'odeur du parasite avec celle de l'hôte. Le cas des fourmis esclava-



6. CERTAINES ESPÈCES DE GUÈPES À PAPIER (ou polistes) ne sont pas capables de construire leur propre nid. Elles envahissent le nid d'autres polistes où elles deviennent dominantes. Pour ce faire, elles perdent progressivement leur propre odeur et acquièrent celle de l'espèce qu'elles parasitent. Cette usurpation chimique dure environ quatre mois et elle est effective lorsque les petits de l'espèce hôte émergent: ces derniers prennent alors les nouvelles arrivantes pour leurs parents.

gistes (qui utilisent des ouvrières d'une autre espèce comme esclaves) a été particulièrement étudié par notre groupe. Elles ont un profil cuticulaire qui se rapproche de celui de l'espèce hôte, utilisant donc à la fois une stratégie de camouflage et une stratégie de dominance. Les guêpes parasites

Anne-Geneviève BAGNÈRES, Marc OHRESSER, Alain LENOIR et Christine ERRARD travaillent à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UMR 6035 CNRS – Université de Tours).

W. AGOSTA, *Chemical communication, the Language of Pheromones*, Scientific American Library, 1992.

R. BROSSUT, *Phéromones, La communica*tion chimique chez les animaux, CNRS-Éditions Belin, 1996.

A. LENOIR et coll., Individual and colonial identity in ants: the emergence of the social

ont développé une stratégie différente, les reines usurpatrices ont une odeur qui varie selon la saison, elles font un véritable «management» de leur signature cuticulaire, et manipulent l'odeur du nid. Il n'y a alors de véritable mimétisme qu'à un moment précis, à l'émergence des futurs esclaves (voir la figure 6). On parle même d'usurpation chimique et l'odeur coloniale est composite, les jeunes guêpes apprenant une gamme d'odeurs plus large.

À l'examen de ces différents mécanismes, on conçoit bien à quel point la communication chimique reste un vaste champ à défricher. La mise au point des techniques de biologie moléculaire et de la génomique devrait nous aider à faire le lien entre signal et fonction. L'étude des récepteurs de phéromones est l'un des domaines où beaucoup reste à apprendre. Il est maintenant établi que les signaux chimiques agissent en mixtures complexes. Les modes d'action de ces cocktails chimiques sont encore mal connus, car il y a encore peu, on pensait que les molécules agissaient isolément. Enfin, les phéromones humaines sont encore un monde à explorer. Cette exploration nous réservera-t-elle des surprises? On

sait par exemple que dans un groupe humain, les individus gardent une distance entre individus qui dépend des coutumes. Ne pourrait-on imaginer que cette distance résulterait d'une perception inconsciente des phéromones plus ou moins influencée par des apprentissages précoces?

representation concept, in Information processing in social insects, C. Detrain, J.-L. Deneubourg, et J.-M. Pasteels (éditeurs), Birkhauser, 1999.

A.-G. BAGNÈRES et coll., *Chemical usurpation* of a nest by paper wasp parasites, in *Science*, vol. 272, pp. 889-892, 1996.

C. SCHAL et coll., *Tissue distribution and lipophorin transport of hydrocarbons and sex pheromones in the house fly, Musca domestica*, in *Journal of Insect Science*, 1.12, 2001 (journal uniquement en ligne accessible à l'adresse http://insectscience.org/1.12/).

32