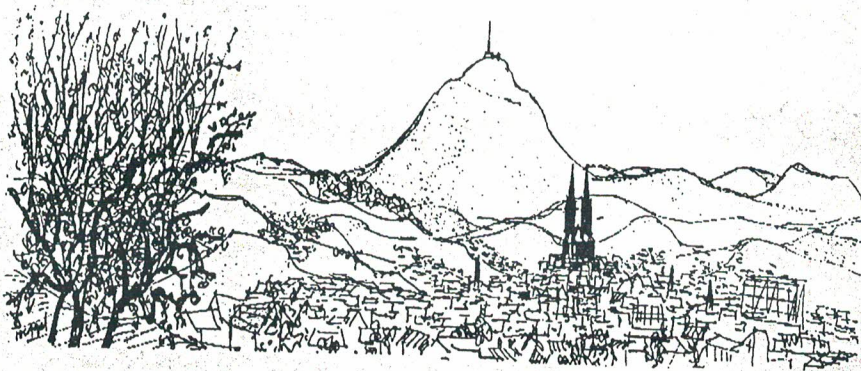


ACTES DES COLLOQUES DE LA S.F.E.C.A.

1986

COMPTE-RENDU DU 27<sup>ème</sup> COLLOQUE ANNUEL

« L'INDIVIDU ET SON MONDE SOCIAL »



Centre de Recherches INRA de CLERMONT-FERRAND THEIX  
3 - 5 mai 1995

# LES COMMUNICATIONS INTERSPECIFIQUES CHEZ LES INSECTES. EXEMPLE DU MIMÉTISME CHIMIQUE CHEZ LES FOURMIS

Alain LENOIR

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667,  
Université Paris Nord, Avenue J.B. Clément, F 93430 - Villetaneuse

## Introduction

Les relations entre espèces sont de type compétition, prédation, parasitisme ou mutualisme (Dawkins et Krebs 1979). Dans ces interactions certains signaux intraspécifiques peuvent être utilisés de manière interspécifique. On présentera dans cette revue le cas des substances **sémiochimiques** et plus particulièrement les travaux du laboratoire de Villetaneuse sur les fourmis en collaboration avec le laboratoire d'écologie chimique de Tel-Aviv (Prof. A. Hefetz). Lorsque les substances sont utilisées à des fins de communication interspécifique on parle d'**alléochimiques** ; il s'agit essentiellement d'allomones et de kairomones. Dans le cas des **allomones**, c'est l'émetteur qui en retire un bénéfice et donc un avantage adaptatif. Certaines orchidées émettent une allomone mimétique de la phéromone sexuelle femelle de certains hyménoptères et attirent les mâles qui vont les polliniser en essayant de s'accoupler avec la fleur. Les araignées « Bolas » ne construisent pas de toile, elles chassent avec une boulette adhésive lancée au bout d'un fil de soie pour capturer leurs proies qui sont uniquement les mâles de certains papillons (Stowe 1988, Elgar 1993). Ces mâles sont attirés par une allomone qui imite la phéromone sexuelle émise par les femelles. Cette allomone est plus ou moins spécifique, quelques espèces capturent un seul type de papillon alors que d'autres attirent jusqu'à 19 espèces (Stowe 1988). On connaît aussi un staphylin qui émet l'odeur de fèces de vertébrés pour attirer et capturer les mouches qui pondent sur ces fèces (Forsyth and Alcock 1990, Dejean comm. pers.). Dans le cas des **kairomones** le signal intraspécifique est détourné par une espèce profiteuse qui en retire un bénéfice. C'est ainsi que les pistes de fourmis légionnaires sont suivies par tout un cortège de commensaux et de prédateurs. Les chenilles d'*Euliphira mirifica* et *E. Leuciana* (Lycenidae) suivent les pistes de leur fourmi hôte, la fourmi fileuse *Oecophylla longinoda* (Dejean et Beugnon, sous presse). Les fourmis parasites sont capables de suivre les pistes de leur hôte (Lenoir et al. 1992). Chez les insectes sociaux la cohésion

\* Nouvelle adresse : Laboratoire d'Ethologie et Psychophysiologie, Université de Tours, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours.

sociale est liée au partage de signaux d'identification qui permettent de discriminer les individus d'une autre société et à fortiori d'une autre espèce. Ce système de communication peut être détourné au profit d'autres espèces, par exemple des commensales myrmécophiles ou termitophiles et des parasites qui miment l'odeur sociale de l'espèce hôte pour se faire tolérer. Ce mimétisme chimique est le mode le plus répandu, les cas de ressemblances morphologiques et les adaptations comportementales étant peu nombreux (McIver et Stonedahl 1993).

## L'ODEUR COLONIALE CHEZ LES INSECTES SOCIAUX

C'est Howse qui dès 1975 émit l'idée que les insectes sociaux se reconnaissent par des substances cuticulaires peu volatiles de type lipides. Il est maintenant bien connu que les lipides cuticulaires des insectes sont caractéristiques de l'espèce, et dans le cas des insectes sociaux, de la colonie (Howard 1993). Les colonies de fourmis sont généralement fermées à tout intrus mais ce n'est pas systématique, par exemple chez *Cataglyphis cursor* les comportements d'agression varient avec la distance géographique entre les colonies (Nowbahari et Lenoir 1984). Une corrélation apparaît entre le profil d'hydrocarbures cuticulaires et la fermeture des colonies (Nowbahari et al. 1990). Des expériences de leurres ont confirmé le rôle des substances cuticulaires dans la reconnaissance coloniale (Bonavita-Cougourdan et al. 1987, Morel et al. 1988, Lenoir et al. 1988, Henderson et al. 1990, Nowbahari et al. 1990 pour les fourmis ; Breed et Steeler 1992 chez les abeilles). Il s'agit surtout d'hydrocarbures, mais peut-être aussi d'acides gras. Chaque fourmi porte donc une odeur caractéristique de sa société. On a par ailleurs découvert que la glande postpharyngienne (située dans la tête avec un orifice dans le pharynx) contient des hydrocarbures en proportions comparables à celles de la cuticule (Bagnères et Morgan 1991, Do Nascimento et al. 1993). En étalant le contenu de la glande postpharyngienne sur une fourmi on peut montrer qu'il est utilisé dans la reconnaissance coloniale (Soroker et al. 1994, Hefetz et al. soumis). Les hydrocarbures sont synthétisés au niveau de la cuticule, ils sont ensuite stockés dans la glande postpharyngienne après avoir été transportés au niveau interne (probablement dans l'hémolymphe) et répartis à la surface du corps de la fourmi par autotoilettage. Ils sont distribués aux autres membres de la société lors des trophallaxies, ce qui aboutit à une odeur commune (« Gestalt ») constamment actualisée (Soroker et al. 1995). Il est possible de réaliser des sociétés mixtes artificielles en regroupant des fourmis nouveau-nées de deux espèces différentes qui ne se tolèrent jamais dans la nature. Le profil cuticulaire du groupe ainsi formé est un profil mixte entre les deux espèces, chacune ayant acquis des hydrocarbures de l'autre espèce (Errard et Jallon 1987, Bagnères et al. 1991, Vienne 1993).

Les hydrocarbures sont synthétisés par chaque espèce et répartis ensuite

à partir des glandes postpharyngiennes, ce qui confirme le rôle de cette glande dans l'élaboration de l'odeur sociale (Vienne et al. 1995). Ainsi, les signaux chimiques de reconnaissance interindividuelle permettant l'intégration dans une même société grâce à la mise en place d'une odeur commune, peuvent être utilisés aussi au niveau interspécifique en permettant une tolérance inhabituelle.

## LA RECONNAISSANCE DANS LES SOCIÉTÉS MIXTES NATURELLES

En dehors de la situation de laboratoire des colonies mixtes artificielles il existe chez les fourmis des colonies où cohabitent naturellement plusieurs espèces. C'est ainsi que l'on connaît diverses espèces vivant en parasite social d'une autre espèce. La signature chimique des deux espèces n'est connue que chez *Leptothorax kutteri* et son hôte *L. acervorum*. Le profil des substances cuticulaires des deux espèces est très semblable, indiquant un mimétisme chimique entre le parasite et l'hôte (Franks et al. 1990). D'autres espèces sont esclavagistes et utilisent à leur profit une espèce esclave qui, par ailleurs, peut vivre libre. Dans cette situation les résultats sont contradictoires, avec une odeur mimant celle de l'esclave pour certains auteurs (Yamaoka 1990 pour *Polyergus samurai*, Kaib et al. 1993 pour *Harpagoxenus sublaevis*), ou un système comme celui de *Polyergus rufescens* où chaque espèce garde son odeur mais semble néanmoins se familiariser à l'odeur hétérospécifique (Habersetzer et Bonavita-Cougourdan 1993, Bonavita-Cougourdan et al. sous presse). Chez *Harpagoxenus*, il arrive que les esclaves soient de plusieurs espèces, l'odeur coloniale n'étant alors pas homogène, ce qui aboutit à des « erreurs de reconnaissance » et des combats interspécifiques à l'intérieur de la colonie, montrant les limites de la plasticité (Heinze et al. 1994).

Nous avons étudié une association particulière entre deux espèces : des fourmis *Formicoxenus* parasites de *Myrmica*. Le parasitisme est obligatoire, mais l'association est limitée puisque le parasite garde des chambres à couvain différentes de celles de l'hôte (Xénobiose, Francoeur et al. 1985). Deux associations ont été étudiées : *Formicoxenus provancheri* parasite de *Myrmica incompleta* et *F. quebecensis* de *M. alaskensis*. Les deux espèces de *Myrmica* sont des espèces jumelles d'Amérique du Nord. Il ressort que dans les deux cas les *Formicoxenus* ont exactement le même profil d'hydrocarbures cuticulaires que leurs hôtes, avec un indice de similarité de 0,96 qui correspond pratiquement à la variabilité observée à l'intérieur d'une société (0,98 - le maximum étant de 1). Nous avons réussi à faire adopter de jeunes *Formicoxenus* par des *Myrmica* d'espèce différente de l'espèce hôte. Dans les deux cas les fourmis adoptées prennent le profil des hydrocarbures cuticulaires de l'espèce hôte, probablement par léchages et trophallaxies. Cela aboutit au mimétisme chimique. Il y a donc une extrême plasticité dans la mise en place de l'odeur coloniale chez ces fourmis parasites, odeur qui se met en place dans les

jours qui suivent l'éclosion imaginale (Lenoir et al. soumis).

## DISCUSSION

De nombreux insectes vivent en commensaux ou en prédateurs dans les sociétés d'insectes. Dans certains cas il y a ressemblance visuelle avec l'hôte comme les araignées mimétiques de fourmis, qui sont le plus souvent prédatrices de l'espèce mimée. Elles utilisent aussi probablement un camouflage chimique et/ou des substances apaisantes (Elgar 1993). Le mimétisme chimique semble être le cas général chez les myrmécophiles mais il a encore été peu étudié (Dettner et Liepert 1994). Divers prédateurs, comme certains parasitoïdes de pucerons, ne sont pas attaqués par les fourmis qui défendent leur « bétail » ; ils évitent les agressions soit en se frottant contre les fourmis pour acquérir leur odeur afin de se camoufler, soit en ayant une odeur « neutre » qui permet de passer inaperçu (Dettner et Liepert 1994). La similarité chimique peut aller très loin et dans certains cas impliquer le végétal qui héberge la fourmi : la chimie de surface des *Pseudomyrmex* est identique à celle des *Acacia* qui les abritent, et même les guêpes sociales qui y vivent ont une odeur comparable (Espelie et Hermann 1988). Le seul cas de colonies plurispécifiques naturelles connues sans mimétisme chimique est celui de certains *Polyergus*, discuté plus haut où chaque espèce garde son identité. Ce cas est à rapprocher des espèces **parabiotiques** que l'on trouve dans les jardins de fourmis en Amérique tropicale où deux (ou même trois) espèces cohabitent pacifiquement dans un même nid, en utilisant les mêmes pistes. Il ne semble pas y avoir de mélange des odeurs, chaque espèce gardant son odeur spécifique (Orivel, Errard et Dejean, en prép.). Dans ce cas, comme dans celui des *Polyergus*, il faut supposer une période de familiarisation pour tolérer l'autre espèce. En dehors de ces situations rares, le meilleur moyen de pénétrer dans une société d'insectes est de mimer l'odeur cuticulaire de l'hôte (en particulier les hydrocarbures) pour passer inaperçu. On peut mimer soit l'odeur du couvain, soit celle des adultes. Dans quelques cas on connaît le mécanisme qui aboutit au mimétisme ; il y a deux possibilités : 1) de faire soi-même directement la biosynthèse des produits cuticulaires de l'hôte. C'est le cas des larves de deux espèces de mouches Syrphidae *Microdon* qui ont la même odeur que le couvain des fourmis dont elles se nourrissent (Howard et al. 1990 a,b). Il en est de même pour les coléoptères termitophiles *Trichopsenius* qui vivent en commensales dans les nids de termites *Reticulitermes* (Howard et al. 1980, 1982). Le commensal peut aussi fabriquer des produits qui déclenchent les comportements de soins et être ainsi traité comme le couvain des fourmis. C'est le cas des chenilles de lycènes qui se nourrissent du couvain de leur hôte (Henning 1983, Elmes et al. 1991). Le sphinx tête de mort est parfois un intrus dans les ruches où il se nourrit de nectar et de pollen, il n'est pas agressé car il fabrique quatre des acides gras caractéristiques du couvain d'abeille (Moritz et al. 1991) ; 2) d'acquérir les

odeurs spécifiques de l'hôte par voie passive (adsorption à partir des parois du nid ou simplement par les contacts physiques) ou active (léchages intensifs de l'hôte et parfois même échanges trophallactiques). C'est le cas de la plupart des myrmécophiles, par exemple *Martinezia* (= *Myrmecaphodius*) (Vander Meer et al. 1982) et d'une guêpe parasitoïde de la fourmi de feu (Vander Meer et al. 1989). Ce fait a été observé depuis longtemps chez les myrmécophiles des fourmis légionnaires qui probablement récupèrent de cette manière l'odeur de leur hôte (Akre et Torgerson 1968). C'est probablement le cas des fourmis parasites *Leptothorax* comme le supposent par exemple Franks et al. (1990). Nous pouvons penser que c'est le mécanisme impliqué dans le cas de l'association *Formicoxenus* / *Myrmica*, le parasite étant bien connu pour passer une très grande partie de son temps à lécher l'hôte (Lenoir et al. 1992). Cela pourrait expliquer une répartition des tâches très particulière chez cette espèce où 75% des ouvrières sont fourrageuses, ce qui est tout à fait exceptionnel (Errard et al. soumis).

## REMARQUES FINALES : SCÉNARIOS ÉVOLUTIFS

Les intrus ont pu évoluer en sélectionnant des mécanismes d'intégration pour contourner les processus de reconnaissance spécifique et coloniale de l'hôte. On peut alors imaginer toutes sortes de scénarios évolutifs qui sont le plus souvent purement spéculatifs (voir Stowe 1988). Le cas le mieux connu, dont nous avons peu parlé, est celui où les deux espèces sont gagnantes dans les interactions. On a alors une véritable coévolution aboutissant à un mutualisme obligatoire du type fourmis/myrmécophytes (exemple des *Pseudomyrmex* inféodées aux *Acacia*). Un deuxième cas est celui où le dupe n'est pas affecté de manière apparente par l'intrus. L'association *Formicoxenus/Myrmica* est probablement de ce type : les « parasites » ne semblent pas modifier le développement de la colonie hôte. Entrent dans cette catégorie la plupart des commensales, même si l'on peut imaginer un avantage pour l'hôte dont le nid serait mieux entretenu (moins de moisissures...). Il est difficile d'imaginer dans ce cas une coévolution avec des processus interactifs, il faut alors penser à un avantage sélectif important pour les formes commensales qui auraient pu apparaître, ce qui peut être le cas pour les *Formicoxenus*, petites espèces fragiles en milieu septentrional. La xénobiose serait une étape vers le parasitisme social, pratiquement absent en milieu tropical. Enfin nous avons le cas où le dupe est perdant, par exemple le papillon attiré par l'araignée et qui est mangé ou les abeilles qui perdent leur temps sur l'orchidée à tenter de la féconder (même si dans ce deuxième cas la réalité de la perte est discutée). L'efficacité reproductive de ces espèces doit être affaiblie. On peut s'attendre à une véritable « course évolutive » entre les deux espèces. C'est ainsi que le dupe va augmenter sa discrimination du signal trompeur : on sait que chez les papillons il existe une grande variabilité interindividuelle dans les réponses aux

phéromones sexuelles, l'araignée en retour devrait réagir en produisant des quantités variables de phéromones. Cette hypothèse est testée actuellement (Stowe). Le dupe peut aussi apprendre à réagir différemment au signal erroné : certaines abeilles apprennent à discriminer les *Ophris* et les évitent pour rechercher uniquement leur véritable partenaire sexuel !

En conclusion, nous voulons souligner le fait que, au moins dans le cas de la communication chimique, la reconnaissance interspécifique chez les insectes est basée sur l'utilisation de signaux intraspécifiques détournés de leur utilisation initiale. Ces faits représentent des modèles évolutifs originaux encore mal compris, particulièrement importants chez les insectes sociaux où la colonie possède une signature chimique caractérisant une identité coloniale, mais propice à de nombreux détournements.

**Remerciements** : merci à C. Errard et A. Dejean pour la lecture critique de ce manuscrit.

**Références bibliographiques** (seuls sont indiqués les articles de synthèse et ceux des deux équipes de Villetaneuse et Tel-Aviv)

- BAGNÈRES A.G., ERRARD C., MULHEIM C., JOULIE C., LANGE C., (1991). Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.*, 17, 1641-1664.
- DAWKINS R., KREBS J.R., (1979). Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. London*, B, 205, 489-511.
- DEJEAN A., BEUGNON G. Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Oecologia*, sous presse.
- DETTNER K., LIEPERT C., (1994). Chemical mimicry and camouflage. *Ann. Rev. Entomol.*, 39, 129-154.
- ELGAR M.A., (1993). Inter-specific associations involving spiders : kleptoparasitism, mimicry and mutualism. *Mem. Queensland Mus.*, 33, 411-430.
- ERRARD C., JALLON J.M., (1987). An investigation of the development of the chemical factors in ants intra-society recognition. Dans *Chemistry and biology of social insects*, E. Eder and H. Rembolds eds, Verlag J. Peperny, Munchen, pp. 478.
- ERRARD C., FRESNEAU D., FRANCOEUR A., HEINZE J., LENOIR A., Social organization in the guest ant *Formicoxenus provancheri*. Soumis.
- HEFETZ A., ERRARD C., CHAMBRIS A., LE NÉGRATE A. Postpharyngeal gland secretion as a modifier of aggressive behavior in the myrmicine ant *Manica rubida*. Soumis.
- HOWSE P.E., (1975). Chemical defenses of ants, termites and other insects : some outstanding questions. Dans *Pheromones and defensive secretions in social insects ?* C. Noiro, P.E. Howse and G. Le Masne eds, IUSSI, Dijon, France, 23-40.
- LENOIR A., DETRAIN C., BARBAZANGES N., (1992). Host trail following by the guest ant *Formicoxenus provancheri* (Hym. Formicidae). *Experientia*, 48, 94-97.
- LENOIR A., ERRARD C., FRANCOEUR A., LOISELLE R., (1992). Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques. *Ins. Soc.*, 39, 81-97.

- LENOIR A., MALOSSE C., YAMAOKA R. Chemical mimicry between parasitic ants *Formicoxenus* and their host *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). Soumis.
- LENOIR A., CLÉMENT J.L., NOWBAHARI E., LANGE C. (1988). Les hydrocarbures cuticulaires de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera Formicidae) : variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Insectes Soc.*, 4, 71-78.
- McIVER J.D., STONEDAHL G., (1993). Myrmecophory : morphological and behavioral mimicry of ants. *Ann. Rev. Entomol.*, 38, 351-379.
- NOWBAHARI E., LENOIR A., (1984). La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor* : relations avec la distance géographique. Dans *Processus d'acquisition précoce. Les communications. A. de Haro and X. Espadaler eds*, Presses Univ. Autonoma Barcelona, 457-461.
- NOWBAHARI E., LENOIR A., CLÉMENT J.L., LANGE C., BAGNÈRES G., JOULIE C., (1990). Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae) : their use in nest and subspecies recognition. *Bioch. Syst. Ecol.*, 18, 63-73.
- SOROKER V., VIENNE C., HEFETZ A., (1994). The postpharyngeal gland as a « Gestalt » organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Natuwissenschaften*, 81, 510-513.
- SOROKER V., VIENNE C., HEFETZ A., (1995). Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger*. *J. Chem. Ecol.*, 21, 365-378.
- STOWE M.K., (1988). Chemical mimicry. Dans *Chemical mediation of coevolution*, K.C. Spencer ed, San Diego, Academic, 513-580.
- VIENNE C. (1993). Organisation sociale et reconnaissance interindividuelle dans les colonies mixtes artificielles de fourmis. Thèse de Doctorat, Université Paris Nord, 240 p.
- VIENNE C., SOROKER V. and HEFETZ A., (1995). Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants : transfer and/or biosynthesis ? *Ins. Soc.*, 42, 267-277.
- YAMAOKA R., (1990). Chemical approach to understanding interactions among organisms. *Physiol. Ecol.*, Japan, 27, 31-52.