

50 ans de fourmis

Par Alain Lenoir, Professeur Émérite à l'IRBI
Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 7261,
Université François Rabelais

Conférence au 28^{ème} congrès de l'Union Internationale pour l'Étude des
Insectes Sociaux, Tours 26-28 août 2015

Pour voir les diapos : <http://cataglyphis.fr/Publis%20AL/Comm-AL.htm> (Conférences
scientifiques, 28^{ème} congrès UIEIS)

Introduction

J'ai fait mes études à l'École Normale Primaire de Grenoble (pour devenir instituteur)
puis à l'École Normale Supérieure de Saint-Cloud, maintenant à Lyon.

Juste après l'agrégation, quand je suis arrivé à Tours en septembre 1968, sur un
poste d'assistant on ne me demandait pas de faire une thèse comme maintenant, la
thèse de 3^{ème} cycle n'existait pas, mais de faire une thèse d'État, l'œuvre de toute
une partie de vie, 10 ou 20 ans de recherche. Le professeur Henri Verron m'a dit
comme sujet de recherche « Vous mettez deux fourmis dans une boîte de Petri et
vous observez ce qui se passe ». Ensuite il ne m'a plus jamais suggéré quoi que ce
soit ! Liberté totale. J'aurais très bien pu changer de thème de recherche mais
quand on a commencé à observer des fourmis on ne peut plus s'arrêter ! On ne nous
demandait pas de publier vite, on pouvait publier aux Comptes Rendus de l'Académie
des Sciences en français où officiait le Professeur Grassé, spécialiste des termites et
grand patron tout puissant de la zoologie. Bien sûr il fallait publier en français !

A. Quelques domaines abordés

1) Thèse de doctorat d'État sur la division du travail (Lenoir 1979).

En fait, mon directeur de thèse m'avait suggéré de marquer individuellement les
fourmis pour voir la variabilité interindividuelle, ce qui était une idée très originale.
J'ai donc observé des fourmis marquées avec une pastille numérotée, mises au
point par Serge Barreau, ingénieur au labo. On a d'abord utilisé des pastilles
métalliques, puis en papier photo (Verron and Barreau 1974; Verron 1977). Ne
connaissant rien aux fourmis, j'ai tout simplement choisi la plus courante, la petite
fourmi noire des jardins *Lasius niger*. J'ai alors fait des diagrammes de petites
sociétés montrant les contacts entre individus, envers la reine et les larves, la
récolte de nourriture (Lenoir 1974). J'ai commencé à traiter ces données en
analyse factorielle, ce qui n'était pas du tout connu à l'époque. En collaboration
avec un informaticien, Jean-Claude Mardon, nous avons fait des analyses de
correspondance montrant trois groupes dans la colonie (nourrices, pourvoyeuses
et peu actives) (Lenoir and Mardon 1978). Tout cela a débouché sur ma thèse
d'état, thèse publiée intégralement comme cela se faisait à l'époque (Lenoir
1979).

La division du travail reste d'actualité, par exemple chez les *Temnothorax* marquées avec des RFID (Robinson et al. 2009) ou des *Camponotus* marquées tout simplement avec des tâches de peinture ou des tags (Mersch et al. 2013). On a montré la variabilité interindividuelles dans les comportements à l'intérieur d'une colonie de fourmis, appelée idiosyncrasie (pour le Larousse : *Manière d'être particulière à chaque individu qui l'amène à avoir tel type de réaction, de comportement qui lui est propre*). De nombreux travaux ont été réalisés à cette période dans le laboratoire de Tours, sur *Lasius niger* (Verron 1977), sur *Tapinoma erraticum* (Meudec 1973), puis sur le comportement nécrophorique de *Lasius niger* où l'on montrait l'absence de cimetières (Ataya and Lenoir 1984). Cette notion d'idiosyncrasie a été peu utilisée pour les fourmis : chez *Camponotus* (Bonavita-Cougourdan and Morel 1988), *Diacamma* (Nakata 1995). Ce concept revient de temps en temps par exemple pour le foraging d'*Euprenolepis* (von Beeren et al. 2014).

J'ai aussi découvert que dans la colonie il existe de nombreuses fourmis inactives qui passent la quasi-totalité de leur vie inactives, même âgées (Lenoir 1979). Dornauss a retrouvé ceci chez *Temnothorax* et dit que ces fourmis sont « spécialisées » dans l'inactivité, formant un groupe spécifique dont le rôle est mal connu (Charbonneau and Dornhaus 2015). L'existence de fourmis « lazy » a été vérifiée aussi dans la nature chez *Temnothorax*, ce n'est donc pas un artefact de laboratoire comme on a pu le penser (Charbonneau et al. 2015).

L'idiosyncrasie revient dans l'actualité sous la notion de **personnalité** : individus qui présentent un comportement singulier régulier (**Animal personality**: *individuals within a population exhibit consistency in a single behavior*). On trouve cela chez les vertébrés bien sûr chez les mammifères mais aussi chez les oiseaux (Spée 2013). On parle aussi de « syndrome comportemental », impossible à traduire (**Behavioural syndrome**: *Individuals within a population exhibit consistency/correlation in two or more functionally different behaviours*). Voir les revues de Jandt (Jandt et al. 2014) et Jeanson (Jeanson and Weidenmüller 2013). La personnalité animale devient à la mode chez les invertébrés puisqu'on la décrit chez les fourmilions (Alcalay et al. 2014), le bernard l'hermite (Courtene-Jones and Briffa 2014), l'anémone de mer *Actinia equina* (Foster and Briffa 2014), le gerris (*water striders*) (Wey et al. 2015). Chez les araignées sociales *Stegodyphus dumicola* on reconnaît des téméraires et des timides, la composition du groupe est importante dans la mise en place des stratégies de foraging (Keiser and Pruitt 2014). Chez les cloportes on trouve des « calmes » et d'autres « excités » (Broly and Deneubourg 2015; Morin 2015). Dans les colonies d'insectes sociaux il existe des élites « *keystone individuals* » (Modlmeier et al 2014). On les trouve par exemple lors du déménagement chez *Temnothorax* avec tandem leaders (Sasaki et al. 2015). L'idiosyncrasie apparaît aussi au niveau des colonies qui peuvent avoir une personnalité, par exemple chez les araignées sociales (Modlmeier et al. 2014). Chez *Temnothorax longispinosus* parasitée par *Protomognathus americanus*, la présence ou non du parasite modifie la personnalité des individus et donc de la colonie (Keiser et al. 2015). Récemment Blight a trouvé que les colonies

d'*Aphaenogaster senilis* ont des caractéristiques particulières, certaines sont plus audacieuses (Asher 2015; Blight et al. 2015).

- 2) Fourmis douées d'empathie ? L'empathie est fréquente chez les mammifères comme les primates (de Waal 2011), même si c'est encore discuté (Baudet 2015). Decety vient de publier des travaux sur l'empathie chez les rats et les humains (Rosier 2015). Chez les insectes on pense maintenant que les drosophiles sont capables d'émotions comme la peur (Gibson et al. 2015; Rosier 2015). Alors, les fourmis secouristes qui vont aider leurs congénères homocoloniaux (Nowbahari et al. 2009) sont peut-être aussi empathiques (Hollis and Nowbahari 2013). Bien sûr on n'ira pas jusqu'à parler de l'âme des fourmis comme les anciens auteurs (Barine 1888). Mais par exemple les fourmis jouent-elles comme les jeunes mammifères ? (Vincent 2015).
- 3) La résilience chez les fourmis
C.S. Holling en 1973 a adapté le concept de résilience en écologie pour la capacité d'un système à absorber une perturbation et se réorganiser. On peut l'utiliser aussi pour une colonie de fourmis qui doit survivre à des perturbations environnementales ; voir par exemple (Andersen et al. 2007). C'est le cas des espèces qui font des radeaux suite à une inondation. Cela a été décrit pour la première fois chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Vinson and Sorensen 1986; Adams et al. 2011), puis plus récemment chez *Formica selysi* qui vit sur les bords de rivières dans les Alpes. Les fourmis forment un radeau avec la reine au centre et la flottabilité est assurée par les œufs (Purcell 2014; Purcell et al. 2014).

B- Reconnaissance coloniale et hydrocarbures

Après ma thèse de Doctorat d'État j'ai voulu travailler sur d'autres espèces et un autre modèle, d'abord sur les *Cataglyphis cursor* dont les ouvrières sont parthénogénétiques à la sortie d'hivernation en absence de reine (Cagniant 1979; Lenoir and Cagniant 1986) et ensuite sur *Camponotus fellah* et *Aphaenogaster senilis*. On a réalisé de nombreux travaux sur la reconnaissance coloniale (nestmate recognition).

- 1) L'apprentissage de l'odeur coloniale chez les larves de fourmis. Cela a été une grande découverte que les jeunes larves de *Cataglyphis cursor* sont capables d'apprendre l'odeur de leur colonie et d'en garder la mémoire à travers la métamorphose (Isingrini et al. 1985). Notre article est toujours très cité. Cela a été confirmé chez *Camponotus floridanus* (Carlin and Schwartz 1989). Chez les myrmécines comme *Aphaenogaster senilis* cela marche aussi mais moins marqué (Signorotti et al. 2014).
- 2) Le rôle des hydrocarbures dans la reconnaissance est bien montré. Il y a une « gestalt » (un peu comparable à un code-barres) partagée et mise à jour constamment entre les individus. Les jeunes fourmis ont très peu d'hydrocarbures (« *chemical insignificance* ») et passent donc inaperçues. Quelques jours après elles ont leur profil mature (« *chemical integration* »). Tous ces travaux ont été synthétisés dans un chapitre de livre (Lenoir et al. 1999) puis dans une revue publiée dans *Annual Review of Entomology* (Lenoir et al. 2001), revue encore très citée. Raphaël Boulay a dans sa thèse montré entre autres les effets de

l'isolement social sur les *Camponotus fellah*. Celles-ci trophallaxent plus après isolement pour mettre à jour leur odeur coloniale (Boulay et al. 1999).

3) La fin des hydrocarbures ? Il y a tellement de travaux sur les hydrocarbures que l'on a l'impression de déjà vu et que l'on piétine un peu.

Bien sûr on trouve et on va trouver encore de nombreux travaux, ce qui permet de penser que ce n'est pas la fin !!!!

- des différences entre espèces, par exemple chez *Cataglyphis* (Dahbi et al. 2008).

- entre supercolonies comme *Solenopsis saevissima* en Guyane (Lenoir et al. 2015) ou *Cataglyphis niger* en Israël (Saar et al. 2014).

- entre castes reine et ouvrières (Van Oystaeyen et al. 2014) et aussi chez d'autres insectes sociaux comme les *Euglossa* (Andrade-Silva and Nascimento 2015)

- entre les esclavagistes *Polyergus* et leurs esclaves *Formica* avec homogénéisation incomplète des odeurs (D'Ettorre et al. 2002). Ce fait a été retrouvé et confirmé chez *Rossomyrmex* et *Proformica* (Errard et al. 2006) ; chez *Formica sanguinea* et leurs esclaves *Formica rufa* (Włodarczyk and Szczepaniak 2014).

- entre myrmécophiles et leurs hôtes comme les chenilles de *Maculinea* adoptées par *Myrmica* grâce au tetracosane (Solazzo et al. 2015), des coléoptères *Thorictus* qui passent leur vie sur les antennes de leur hôte *Cataglyphis* (Lenoir et al. 2013).

- entre parasites et leurs hôtes *Acromyrmex* (Nehring et al. 2015).

- les fourmis *Lasius* marquent leurs pucerons avec leurs hydrocarbures, et ceux-ci seront moins capturés (Endo and Itino 2012).

- chez les grillons les HCs servent à la self-recognition (Capodeanu-Nägler et al. 2014) et les femelles marquent les mâles pour éviter un nouvel accouplement (Weddle et al. 2013).

- les parasitoïdes qui ont un mimétisme chimique imparfait doivent sortir très vite du nid de la fourmi hôte (Pérez-Lachaud et al. 2015).

- il existe aussi un transfert maternel d'hydrocarbures chez les forficules (Boos et al. 2015).

Il faut aussi penser à d'autres substances comme les peptides qui servent à marquer les emplacements des nids d'hiver chez les guêpes (Turillazzi et al. 2006).

4) Microbes.

Ils représentent 50% de la biomasse totale (bactéries, archées, champignons et virus) et leur importance est de plus de plus évidente. Les virus aussi interviennent et peuvent compenser des bactéries absentes dans l'intestin, on parle de virome (Wang and Pfeiffer 2014; Witzany and Baluska 2014). 80 millions de bactéries sont échangées pendant un baiser de 10 secondes, puis la flore bactérienne s'homogénéise entre les deux partenaires (Anonyme 2014). Ces organismes représentent une biodiversité considérable, on ne parle plus d'espèces mais d'Operational Taxonomic Units' (OTUs) (Quinn and Alexandrov 2014). Il existe même des métabolites spécialisés qui fonctionnent comme médiateurs dans les communautés de microbes et avec leur hôte (Dorrestein et

al. 2014). Les plantes aussi sont associées à un microbiome complexe qu'elles contrôlent grâce à l'acide salicylique (Haney and Ausubel 2015; Lebeis et al. 2015).

Chez les insectes on trouve aussi de très nombreuses bactéries dont beaucoup sont endosymbiontes non cultivables. Elles ont été découvertes chez les *Camponotus* il y a plus d'un siècle mais leur rôle était inexpliqué. On sait maintenant qu'elles servent en particulier à fixer l'azote (Feldhaar et al. 2007). Chez *Camponotus fellah*, elles permettent un meilleur développement des fondations et améliorent l'immunité (de Souza et al. 2009). Les termites *Coptotermes formosanus* exposés au champignon *Metarhizium anisopliae* sont résistants à l'infection car ils ont domestiqué des bactéries à activité antifongique comme des *Streptomyces* (Chouvenec et al. 2013). Cela expliquerait en partie l'échec de nombreuses tentatives de lutte contre les termites avec des champignons pathogènes. Décidément le rôle des bactéries dans les écosystèmes se révèle de plus en plus important et de plus en plus étudié, par exemple au congrès de Cairns en 2014, sur plus de 600 communications et posters on trouve 130 fois « bacteri » dont 4 dans le titre.

C- Pollution par phtalates.

Dans les chromatographies on trouve très souvent des pollutions. La plus fréquente est la présence de phtalates signalés par de nombreux auteurs. J'ai essayé de voir ce qu'étaient ces substances et pourquoi on les trouve sur la cuticule des fourmis. Les phtalates sont des plastifiants qui rendent les plastiques plus souples. On les trouve dans tous les plastiques, parfois en grande quantité. La liaison chimique plastique – phtalate n'étant pas stable, les phtalates sont libérés et se retrouvent dans l'eau, le sol, les aliments et même l'atmosphère. Ils sont très lipophiles et sont piégés sur la cuticule des insectes et donc des fourmis. On a publié ces données en 2012 (Lenoir et al. 2012), ce qui nous a valu un article dans le Figaro (Miserey 2013). Les phtalates perturbent l'immunité des fourmis (Cuvillier-Hot et al. 2014) et sont absorbés par la cuticule (Lenoir et al. 2014). On les trouve partout même en pleine forêt amazonienne en Guyane (Lenoir et al. in prep.).

Le problème est que les phtalates sont des perturbateurs endocriniens avec des effets nocifs considérables (voir mon site web (Lenoir 2015)). La terre est mal partie et l'humanité face à un empoisonnement progressif qui hélas passe inaperçu. On parle beaucoup de réchauffement climatique, mais comme le dit bien Jean-Claude Ameisen « se focaliser sur le climat est une impasse politique », il ne faut pas oublier la pollution parmi les dégradations de la planète. Ameisen ne parle pas des phtalates mais de la pollution en général (Truong 2015).

D- Un domaine où j'ai raté le coche : la génétique

Dans les années 1980 on commençait à parler de génétique. Nous avons alors testé le polymorphisme enzymatique chez des *Messor* et des *Cataglyphis* (Nowbahari and Lenoir 1983). Les résultats étant décevants, je suis allé voir un collègue CNRS à Gif sur Yvette qui travaillait sur la drosophile, mais la somme demandée étant phénoménale je n'ai pas donné suite. Hélas car la piste génétique a permis de découvrir la parthénogénèse thélytoque dans la formation des gynes par les reines chez *Cataglyphis cursor*, ce qui était impossible

autrement (Pearcy et al. 2004). Ensuite il y a eu une foule de travaux de génétique des populations. Maintenant on a le génome de quelques espèces de fourmis et on en est à l'analyse des protéines et des transcriptomes avec l'expression des ARNm, par exemple pour voir l'évolution en fonction de l'âge ou les différences reine – ouvrière. On parle même de gènes de l'eusocialité chez 10 espèces d'abeilles solitaires, semi-sociales et sociales où l'on observe une augmentation des gènes de régulation, une diminution des éléments transposables (Kapheim et al. 2015).

E- Questions

1) Méli-mélo génétique.

On ne compte plus les publications qui montrent un mélange extraordinaire de gènes entre espèces. C'est ainsi que chez les fourmis on trouve le virus Lake Sinai Virus (LSV), un virus ARN possiblement associé au CCD chez *Messor* et diverses abeilles solitaires ou sociales (Bigot et al. 2015). Des transposons de lépismes myrmécophiles *Atelura* existent chez les fourmis *Formica cunicularia* avec probablement un transfert horizontal dont le mécanisme est inconnu (Sanllorente et al. 2015). Par contre, il n'y a pas de transferts horizontaux entre la fourmi *Formica sanguinea* et ses esclaves *Serviformica* pour les symbiotes *Wolbachia* et *Spiroplasma* ou *Entomoplasma* (Haapaniemi and Pamilo 2015). Ce méli-mélo va sans aucun doute s'enrichir de nombreux autres exemples. Quand on pense que certaines personnes disent que les gènes dans les OGM ne vont pas passer d'une espèce à l'autre !!

2) La théorie de l'évolution doit prendre en compte d'autres aspects comme l'hologénome (Zilberg-Rosenberg and Rosenberg 2008). En effet il se forme au cours de l'évolution de nouvelles entités entre un hôte et ses bactéries. C'est tout ce nouvel organisme qui doit être pris en compte (Kiers and West 2015). C'est ainsi que des drosophiles qui sont influencées dans le choix de leur partenaire sexuel par les bactéries qu'elles abritent (Sharon et al. 2010). Les endosymbiotes d'insectes et leur hôte forment alors un holobionte « *the holobiont, i.e. the host including all symbionts* » (Feldhaar 2011).

Remerciements

Je tiens à remercier Henri Verron (décédé), Serge Barreau, Raymont Jegat, Guy (décédé) et Annie Le Roux, Dominique Le Glaunec du Laboratoire de Psychophysologie (devenu ensuite laboratoire d'éthologie et pharmacologie du comportement) à Tours ; Jean-Claude Mardon pour les analyses de correspondances ; Yvonnick Leclerc (décédé), Monique Giraud, Alice Chambris à Villetaneuse. Marie-Claude Viguier-Martinez m'a aidé à revenir à Tours. Jérôme Casas et Jean-Paul Monge m'ont ensuite accueilli à l'IRBI où j'ai été aidé par Séverine Devers pour la chromatographie et tout le reste avec efficacité et fiabilité, Guy Bourdais pour les élevages, Jean-Philippe Christidès pour son aide précieuse et sa complicité pour la spectrographie de masse.

Je remercie tous mes étudiants : Hussein Ataya, Christian Delalande, Françoise Berton, Élise Nowbahari, Michel Isingrini (co-tutelle Pierre Jaisson), Ana Maria Matoso Viana, Abdallah Dahbi, Catherine Vienne (co-tutelle Christine Errard),

Jean-Luc Mercier, Jean-Christophe Lenoir (co-tutelle Jean-Luc Mercier), Danival de Souza, Raphaël Boulay, Virginie Cuvillier-Hot (co-tutelle Christian Peeters); et postdocs ou boursiers divers : Hannah Reynolds, Katsuya Ichinose, Patrizia d'Ettoire ; sans oublier tous les collègues et amis avec lesquels j'ai pu collaborer : Xim Cerdá et Elena Angulo, Abraham Hefetz, Alberto Tinaut et Paqui Ruano, Christine Errard, André Francoeur, Alain Dejean, Serge Aron, Nicolas Monmarché (je ne cite que les principaux...). Merci à Xavier Espadaler qui a décrit une nouvelle espèce de champignons parasites que j'ai trouvé en Grèce sur des *Messor* : *Rickia lenoirii* (Santamaria and Espadaler 2015). Merci à Thibaud Monnin, Xavier Espadaler et Christian Peeters de m'avoir associé à l'écriture d'un livre sur les fourmis (Monnin et al. 2013) et avec qui nous avons organisé plusieurs ateliers de détermination des fourmis à Banyuls.

Références

- Adams, B. J., L. M. Hooper-Bùi, R. M. Strecker and D. M. O'Brien (2011). Raft formation by the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Science*. 11: 1-14.
- Alcalay, Y., O. Ovadia and I. Scharf (2014). Behavioral repeatability and personality in pit-building antlion larvae under differing environmental contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 68: 1985-1993. 10.1007/s00265-014-1804-x
- Andersen, A. N., C. L. Parr, L. M. Lowe and W. J. Müller (2007). Contrasting fire-related resilience of ecologically dominant ants in tropical savannas of northern Australia. *Diversity and Distributions*. 13: 438-446. 10.1111/j.1472-4642.2007.00353.x
- Andrade-Silva, A. C. R. and F. S. Nascimento (2015). Reproductive regulation in an orchid bee: social context, fertility and chemical signalling. *Animal Behaviour*. 106: 43-49.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.004>
- Anonyme (2014). 80 millions. *Le Monde*. 19 novembre,
- Asher, C. (2015) Ants have group-level personalities, study shows. 28 August 2015 *Science* DOI: DOI: 10.1126/science.aad1684. <http://news.sciencemag.org/plants-animals/2015/08/ants-have-group-level-personalities-study-shows>.
- Ataya, H. and A. Lenoir (1984). Le comportement nécrophorique chez la fourmi *Lasius niger* L. *Insectes Sociaux*. 31: 20-33.
- Barine, A. (1888). *L'âme des fourmis. Essais et fantaisies*, Hachette: 279-347.
- Baudet, M.-B. (2015). L'altruisme. *Le Monde*. Samedi 8 août,
- Bigot, D., E. A. Herniou, N. Galtier and P. Gayral (2015). Diversité du Lake Sinai Virus (LSV) chez les Hyménoptères. UIEIS Congress, Tours, Août 2015, Tours.
- Blight, O., G. Albet Díaz-Mariblanca, X. Cerdá and R. Boulay (2015). A proactive–reactive syndrome affects group success in an ant species. *Behavioral Ecology*. 10.1093/beheco/arv127
- Bonavita-Cougourdan, A. and L. Morel (1988). Interindividual Variability and Idiosyncrasy in Social Behaviours in the Ant *Camponotus vagus* Scop. *Ethology*. 77: 58-66. 10.1111/j.1439-0310.1988.tb00191.x
- Boos, S., L. Röllin, J. Y. Wong and M. Kölliker (2015). Maternal Transfer of Cuticular Hydrocarbons? Evidence from Between-Species Cross-Fostering Experiments in Earwigs. *Journal of Insect Behavior*. 28: 280-287. 10.1007/s10905-015-9500-x
- Boulay, R., M. Quagebeur, E. J. Godzińska and A. Lenoir (1999). Social isolation in ants: evidence of its impact on survivorship and behaviour in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*. 33: 111-124.
- Broly, P. and J.-L. Deneubourg (2015). Behavioural Contagion Explains Group Cohesion in a Social Crustacean. *PLoS Comput Biol*. 11: e1004290. 10.1371/journal.pcbi.1004290

- Cagniant, H. (1979). La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. (Hym., Form.). Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Insectes Sociaux*. 26: 51-60.
- Capodeanu-Nägler, A., J. Rapkin, S. K. Sakaluk, J. Hunt and A. Steiger (2014). Self-recognition in crickets via on-line processing. *Current Biology*. R1117: 2.
- Carlin, N. F. and P. H. Schwartz (1989). Pre-imaginal experience and nestmate brood recognition in the carpenter ant, *Camponotus floridanus*. *Animal Behaviour*. 38: 89-95.
- Charbonneau, D. and A. Dornhaus (2015). Workers 'specialized' on inactivity: Behavioral consistency of inactive workers and their role in task allocation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69: 1459-1472. 10.1007/s00265-015-1958-1
- Charbonneau, D., N. Hillis and A. Dornhaus (2015). 'Lazy' in nature: ant colony time budgets show high 'inactivity' in the field as well as in the lab. *Insectes Sociaux*. 62: 31-35. 10.1007/s00040-014-0370-6
- Chouvenc, T., C. A. Efstathion, M. L. Elliott and N.-Y. Su (2013). Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 280. 10.1098/rspb.2013.1885
- Courtene-Jones, W. and M. Briffa (2014). Boldness and asymmetric contests: role- and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. *Behavioral Ecology*. 25: 1073-1082. 10.1093/beheco/aru085
- Cuvillier-Hot, V., K. Salin, S. Devers, A. Tasiemski, P. Schaffner, R. Boulay, S. Billiard and A. Lenoir (2014). Impact of ecological doses of the most widespread phthalate on a terrestrial species, the ant *Lasius niger*. *Environmental Research*. 131: 104-110. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envres.2014.03.016>
- D'Ettoire, P., N. Mondy, A. Lenoir and C. Errard (2002). Blending on with the crowd: social integration into their host colonies using a flexible signature. *Proc. R. Soc. London B*. 269: 1911-1918.
- Dahbi, A., A. Hefetz and A. Lenoir (2008). Chemotaxonomy of some *Cataglyphis* ants from Morocco and Burkina Faso. *Biochemical Systematics and Ecology*. 36: 564-572.
- de Souza, D., A. Bézier, D. Depoix, J.-M. Drezen and A. Lenoir (2009). *Blochmannia* endosymbionts improve colony growth and immune defence in the ant *Camponotus fellah*. *BMC Microbiology*. 9: 29.
- de Waal, F. (2011). L'âge de l'empathie. *Leçons de la nature pour une société solidaire*, Actes Sud, p.
- Dorrestein, Pieter C., Sarkis K. Mazmanian and R. Knight (2014). Finding the Missing Links among Metabolites, Microbes, and the Host. *Immunity*. 40: 824-832. <http://dx.doi.org/10.1016/j.immuni.2014.05.015>
- Endo, S. and T. Itino (2012). The aphid-tending ant *Lasius fuji* exhibits reduced aggression toward aphids marked with ant cuticular hydrocarbons. *Population Ecology*. 54: 405-410. DOI 10.1007/s10144-012-0314-9
- Errard, C., F. Ruano, F.-J. Richard, A. Lenoir, A. Tinaut and A. Hefetz (2006). Co-evolution-driven cuticular hydrocarbon variation between the slave-making ant *Rossomyrmex minuchae* and its host *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology*. 16: 235-240.
- Feldhaar, H. (2011). Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecological Entomology*. 36: 533-543. 10.1111/j.1365-2311.2011.01318.x
- Feldhaar, H., J. Straka, M. Krischke, K. Berthold, S. Stoll, M. Mueller and R. Gross (2007). Nutritional upgrading for omnivorous carpenter ants by the endosymbiont *Blochmannia*. *BMC Biology*. 5: 48.
- Foster, N. L. and M. Briffa (2014). Familial strife on the seashore: Aggression increases with relatedness in the sea anemone *Actinia equina*. *Behavioural Processes*. 103: 243-245. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.01.009>
- Gibson, William T., Carlos R. Gonzalez, C. Fernandez, L. Ramasamy, T. Tabachnik, Rebecca R. Du, Panna D. Felsen, Michael R. Maire, P. Perona and David J. Anderson (2015). Behavioral Responses to a Repetitive Visual Threat Stimulus Express a Persistent State of Defensive Arousal in *Drosophila*. *Current Biology*. 25: 1401-1415. 10.1016/j.cub.2015.03.058

- Haapaniemi, K. and P. Pamilo (2015). Social parasitism and transfer of symbiotic bacteria in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*. 21: 49-57.
- Haney, C. H. and F. M. Ausubel (2015). Plant microbiome blueprints. *Science*. 349: 788-789. 10.1126/science.aad0092
- Hollis, K. L. and E. Nowbahari (2013). A comparative analysis of precision rescue behaviour in sand-dwelling ants. *Animal Behaviour*. 85: 537-544. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.005>
- Isingrini, M., A. Lenoir and P. Jaisson (1985). Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proceeding of the National Academy of Science of USA*. 827: 8545-8547.
- Jandt, J. M., S. Bengston, N. Pinter-Wollman, J. N. Pruitt, N. E. Raine, A. Dornhaus and A. Sih (2014). Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biological Reviews*. 89: 48-67. 10.1111/brv.12042
- Jeanson, R. and A. Weidenmüller (2013). Interindividual variability in social insects – proximate causes and ultimate consequences. *Biological Reviews*. 89: 671-687. 10.1111/brv.12074
- Kapheim, K. M., H. Pan, C. Li, S. L. Salzberg, D. Puiu, T. Magoc, H. M. Robertson, M. E. Hudson, A. Venkat, B. J. Fischman, et al. (2015). Genomic signatures of evolutionary transitions from solitary to group living. *Science*. 348: 1139-1143. 10.1126/science.aaa4788
- Keiser, C., C. Wright, N. Singh, J. DeShane, A. Modlmeier and J. Pruitt (2015). Cross-fostering by foreign conspecific queens and slave-making workers influences individual- and colony-level personality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69: 395-405. 10.1007/s00265-014-1852-2
- Keiser, C. N. and J. N. Pruitt (2014). Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wildp.
- Kiers, E. T. and S. A. West (2015). Evolving new organisms via symbiosis. *Science*. 348: 392-394. 10.1126/science.aaa9605
- Lebeis, S. L., S. H. Paredes, D. S. Lundberg, N. Breakfield, J. Gehring, M. McDonald, S. Malfatti, T. Glavina del Rio, C. D. Jones, S. G. Tringe, et al. (2015). Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science*. 349: 860-864. 10.1126/science.aaa8764
- Lenoir, A. (1974). Les relations trophallactiques au sein des jeunes sociétés de *Lasius niger* (hyménoptères Formicidae). *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris*. 279: 1781-1784.
- Lenoir, A. (1979). Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. 113: 79-314.
- Lenoir, A. (2015). Les fourmis dans un monde de plastique. <http://cataglyphis.fr/Articles%20divers/Articles%20divers.htm>
- Lenoir, A., R. Boulay, A. Dejean, A. Touchard and V. Cuvillier-Hot (in prep.). Phthalate Pollution in an Amazon Rainforest In prep.
- Lenoir, A. and H. Cagniant (1986). Role of worker thelytoky in colonies of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*. 11: 153-157.
- Lenoir, A., V. Cuvillier-Hot, S. Devers, J.-P. Christidès and F. Montigny (2012). Ant cuticles: a trap for atmospheric phthalate contaminants. *Science of The Total Environment*. 441: 209-212.
- Lenoir, A., P. D'Etterre, C. Errard and A. Hefetz (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*. 46: 573-599.
- Lenoir, A., S. Devers, A. Touchard and A. Dejean (2015). The Guianese population of the fire ant *Solenopsis saevissima* is unicolonial. *Insect Science*. n/a-n/a. 10.1111/1744-7917.12232
- Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard and A. Hefetz (1999). The individuality and the colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. *Information Processing in Social Insects*. C. Detrain, J. L. Deneubourg and J. Pasteels. Basel, Birkhäuser Verlag: 219-237.
- Lenoir, A., J. Háva, A. Hefetz, A. Dahbi, X. Cerdá and R. Boulay (2013). Chemical integration of *Thorictus myrmecophilous* beetles into *Cataglyphis* ant nests. *Biochemical Systematics and Ecology*. 51: 335-342. 10.1016/j.bse.2013.10.002

- Lenoir, A. and J.-C. Mardon (1978). Note sur l'application de l'analyse des correspondances à la division du travail chez les fourmis. *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris*. 287: 555-558.
- Lenoir, A., A. Touchard, S. Devers, J.-P. Christides, R. Boulay and V. Cuvillier-Hot (2014). Ant cuticular response to phthalate pollution. *Environmental Science and Pollution Research*. 21: 13446-13451. DOI 10.1007/s11356-014-3272-2
- Mersch, D. P., A. Crespi and L. Keller (2013). Tracking Individuals Shows Spatial Fidelity Is a Key Regulator of Ant Social Organization. *Science*. 10.1126/science.1234316
- Meudec, M. (1973). Note sur les variations individuelles du comportement de transport du couvain chez les ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, ser. D*. 277: 357-360.
- Miserey, Y. (2013). Partout dans le monde, les fourmis sont contaminées par des substances plastifiantes. *Le Figaro*. p.7.
- Modlmeier, A., N. Forrester and J. Pruitt (2014). Habitat structure helps guide the emergence of colony-level personality in social spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 68: 1965-1972. 10.1007/s00265-014-1802-z
- Monnin, T., X. Espadaler, A. Lenoir and C. Peeters (2013). *Guide des fourmis de France*, Belin, 160 p.
- Morin, H. (2015). Le calme contagieux du cloporte. *Le Monde Science & Médecine*. 17 juin, p.7.
- Nakata, K. (1995). Age polyethism, idiosyncrasy and behavioural flexibility in the queenless ponerine ant, *Diacamma* sp. *Journal of Ethology*. 13: 113-123. 10.1007/bf02352570
- Nehring, V., F. R. Dani, S. Turillazzi, J. J. Boomsma and P. d'Ettorre (2015). Integration strategies of a leaf-cutting ant social parasite. *Animal Behaviour*. 108: 55-65.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.009>
- Nowbahari, E. and A. Lenoir (1983). Variabilité des protéines de l'hémolymphe chez quelques espèces de fourmis (Hyménoptères Formicidae). *Polymorphisme*. 8: 18.
- Nowbahari, E., A. Scohier, J. L. Durand and K. L. Hollis (2009). Ants, *Cataglyphis cursor*, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives. *PLoS One*. 4: doi:10.1371/journal.pone.0006573.
- Pearcy, M., S. Aron, C. Doums and L. Keller (2004). Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science*. 306: 1780-1783.
- Pérez-Lachaud, G., J. C. Bartolo-Reyes, C. M. Quiroa-Montalván, L. Cruz-López, A. Lenoir and J.-P. Lachaud (2015). How to escape from the host nest: Imperfect chemical mimicry in eucharitid parasitoids and exploitation of the ants' hygienic behavior. *Journal of Insect Physiology*.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.03.003>
- Purcell, J. (2014). En cas d'inondation, la reine d'abord. *Le Monde Science & Médecine*. 26 février, p.6.
- Purcell, J., A. Avril, G. Jaffuel, S. Bates and M. Chapuisat (2014). Ant Brood Function as Life Preservers during Floods. *PLoS ONE*. 9: e89211. 10.1371/journal.pone.0089211
- Quinn, R. and T. Alexandrov (2014). The Community Ecology of Microbial Molecules. *Journal of Chemical Ecology*. 40: 1161-1162. 10.1007/s10886-014-0528-8
- Robinson, E., T. Richardson, A. Sendova-Franks, O. Feinerman and N. Franks (2009). Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63: 627-636.
- Rosier, F. (2015). L'ombre de la peur plane sur la mouche. *Le Monde Science et Médecine*. 20 mai,
- Rosier, F. (2015). Les ressorts de l'empathie. *Le Monde*. 21 janvier,
- Saar, M., L. Leniaud, S. Aron and A. Hefetz (2014). At the brink of supercoloniality: genetic, behavioral and chemical assessments of population structure of the desert ant *Cataglyphis niger*. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2. 10.3389/fevo.2014.00013
- Sanllorrente, O., J. Vela, P. Mora, T. Palomeque, A. Lenoir and P. Lorite (2015). Presence of ant transposons in the genome of the silverfish *Atelura formicaria* (Zygentoma, Ateluridae). 28

- Congrès Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, Tours 26-28 août. Tours: 127.
- Santamaria, S. and X. Espadaler (2015). *Rickia lenoirii*, a new ectoparasitic species, with comments on world Laboulbeniales associated with ants. *Mycoscience*. 56: 224-229.
- Sasaki, T., B. Colling, A. Sonnenschein, M. Boggess and S. Pratt (2015). Flexibility of collective decision making during house hunting in *Temnothorax* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69: 707-714. 10.1007/s00265-015-1882-4
- Sharon, G., D. Segal, J. M. Ringo, A. Hefetz, I. Zilber-Rosenberg and E. Rosenberg (2010). Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proceeding of the National Academy of Science of USA*. 107: 20051-20056.
- Signorotti, L., P. Jaisson and P. d'Ettoire (2014). Larval memory affects adult nest-mate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281. 10.1098/rspb.2013.2579
- Solazzo, G., K. Seidelmann, R. F. A. Moritz and J. Settele (2015). Tetracosane on the cuticle of the parasitic butterfly *Phengaris (Maculinea)* nausithous triggers the first contact in the adoption process by *Myrmica rubra* foragers. *Physiological Entomology*. 40: 10-17. 10.1111/phen.12083
- Spée, M. (2013). Les animaux aussi n'en font qu'à leur tête. *Le Monde Science & Médecine*. 5 juin,
- Truong, N. (2015). Comment changer notre rapport à la nature ? *Le Monde*. Dimanche 23 - Lundi 24 août, p.14-15.
- Turillazzi, S., L. Dapporto, C. Pansolli, R. Boulay, F. R. Dani, G. Moneti and G. Pieraccini (2006). Habitually used hibernation sites of paper wasps are marked with venom and cuticular peptides. *Current Biology*. 16: R530-R531.
- Van Oystaeyen, A., R. C. Oliveira, L. Holman, J. S. van Zweden, C. Romero, C. A. Oi, P. d'Ettoire, M. Khalesi, J. Billen, F. Wäckers, et al. (2014). Conserved Class of Queen Pheromones Stops Social Insect Workers from Reproducing. *Science*. 343: 287-290. 10.1126/science.1244899
- Verron, H. (1977). Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptère, Formicidae) dans un comportement de transport de matériaux. *C. R. Hebd. Sean. Acad. Sci. Ser. D. Sci. Nat.* 285: 419-421.
- Verron, H. and S. Barreau (1974). Une technique de marquage de insectes de petite taille. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. 108: 259-262.
- Vincent, C. (2015). Le sens de l'humour. *Le Monde Culture & Idées*. Samedi 22 août, p.7.
- Vinson, S. B. and A. A. Sorensen (1986). *Imported Fire Ants: Life History and Impact*, Texas Department of Agriculture, Austin, 28 p.
- von Beeren, C., S. Lizon à l'Allemand, R. Hashim and V. Witte (2014). Collective exploitation of a temporally unpredictable food source: mushroom harvesting by the ant *Euprenolepis procera*. *Animal Behaviour*. 89: 71-77. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.006>
- Wang, Y. and J. K. Pfeiffer (2014). Microbiology: A backup for bacteria. *Nature*. advance online publication. 10.1038/nature13938
- Weddle, C. B., S. Steiger, C. G. Hamaker, G. D. Ower, C. Mitchell, S. K. Sakaluk and J. Hunt (2013). Cuticular hydrocarbons as a basis for chemosensory self-referencing in crickets: a potentially universal mechanism facilitating polyandry in insects. *Ecology Letters*. 16: 346-353. 10.1111/ele.12046
- Wey, T., A. Chang, S. Fogarty and A. Sih (2015). Personalities and presence of hyperaggressive males influence male mating exclusivity and effective mating in stream water striders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69: 27-37. 10.1007/s00265-014-1814-8
- Witzany, G. and F. Baluska (2014). Evolution: viruses are key players. *Nature*. 515: 343-343. 10.1038/515343b
- Włodarczyk, T. and L. Szczepaniak (2014). Incomplete Homogenization of Chemical Recognition Labels Between *Formica sanguinea* and *Formica rufa* Ants (Hymenoptera: Formicidae) Living in a Mixed Colony. *Journal of Insect Science*. 14. 10.1093/jisesa/ieu076

Zilberg-Rosenberg, I. and E. Rosenberg (2008). Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiology Reviews*. 32: 723-735.