

UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE SSBCV

Écologie Chimique et Évolution des Insectes Sociaux

THÈSE présentée par :

Lou BROSSETTE

soutenue le : **03 octobre 2017**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François – Rabelais de Tours**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie

**Interactions sociales et stratégies de fondation chez
deux termites européens invasif et natif**

THÈSE dirigée par :

Mme BAGNÈRES Anne-Geneviève
M. LUCAS Christophe

Directrice de Recherche, CNRS
Chargé de recherche, CNRS

RAPPORTEURS :

M. ROISIN Yves
Mme ROULAND – LEFÈVRE Corinne

Professeur, Université Libre de Bruxelles
Directeur de Recherche, IRD

JURY :

Mme BAGNÈRES Anne-Geneviève
M. LUCAS Christophe
Mme ROULAND – LEFÈVRE Corinne
M. ROISIN Yves
Mme HUCHARD Elise
M. LAZZARI Claudio

Directrice de Recherche, CNRS
Chargé de recherche, CNRS
Directrice de Recherche, IRD
Professeur, Université Libre de Bruxelles
Chargée de Recherche, CNRS
Professeur, Université François Rabelais de Tours

À mes parents qui ont toujours cru en moi, à mon oncle qui n'a pas pu faire sa thèse d'économie à cause d'un mauvais concours de circonstances et à ma grand-mère Marisette qui aurait tant aimée me voir Docteur un jour.

Remerciements

J'aimerais remercier Corinne Rouland - Lefèvre et Yves Roisin d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail. Je remercie également Elise Huchard et Claudio Lazzari pour avoir accepté d'être examinateurs de mon travail.

Je remercie l'école doctorale de Tours de m'avoir accordé une bourse ministérielle de trois ans pour réaliser cette thèse.

Je remercie l'ancienne et la nouvelle direction de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte de m'avoir accueilli dans leur laboratoire. Je tiens plus particulièrement à remercier David Giron et Christelle Suppo qui ont été des oreilles attentives et de très bons conseils au cours de ces années. Vous m'avez permis de travailler dans les meilleures conditions possibles grâce à vos qualités diplomatiques et humaines et je vous en suis très reconnaissante.

J'aimerais remercier Christelle Suppo et Florence Bonnin de m'avoir accueilli en tant que monitrice puis en tant qu'ATER au sein du département d'enseignement de Biologie Animale et Génétique où je me suis découvert un nouvel intérêt pour la pédagogie. Merci à Marlène Goubault de m'avoir fait confiance pour dispenser ses cours magistraux cette année. Merci à tous les autres enseignants chercheurs avec lesquels j'ai eût beaucoup de plaisir à travailler: S. Moreau, E. Moyse, D. Pierre, J. Pétrignet, J. - C. Kizirian, V. Bozon et M. Zimmerman.

Merci à mes directeurs de thèse Anne - Geneviève Bagnères et Christophe Lucas de m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse. Merci Anne - Geneviève d'avoir financé mes travaux et les nombreux congrès auxquels j'ai pu me rendre. Je vous remercie également d'avoir toujours été disponible pour me conseiller et m'encadrer scientifiquement. Merci Christophe de m'avoir formé à la biologie comportementale, au design expérimental, à la rédaction et à la soumission d'articles. Merci d'avoir été disponible pour mes questions d'ordre scientifique. Merci également de m'avoir laissé l'opportunité d'être coauteur de l'une de tes publications.

J'aimerais remercier l'ensemble de l'équipe Écologie Chimique et Évolution des Insectes Sociaux de m'avoir accueilli. Je remercie Simon Dupont pour son soutien technique et scientifique. Merci à Jean – Philippe Christidès pour son soutien technique avant de partir à la retraite. Merci à Jérémy Gevar pour son soutien moral, sa gentillesse et pour avoir toujours été à l'écoute dans les moments difficiles, merci aussi d'avoir régler ma petite basse!

Je tiens à remercier Samuel Pichon pour son soutien, nos échanges scientifiques et humains ainsi que d'avoir accepté de relire une partie de ce manuscrit. Tes corrections m'ont permis d'améliorer considérablement cette partie de la thèse.

J'aimerais remercier chaleureusement Joël Meunier de m'avoir formé aux analyses statistiques sous R, mais également pour sa disponibilité, pour les nombreux échanges scientifiques et humains constructifs que nous avons eût. Merci pour ta gentillesse et pour ton écoute. Tu as toujours été de bons conseils.

Je tiens également à remercier les différentes personnes des autres équipes de l'IRBI avec lesquelles j'ai eût l'occasion d'échanger, de passer des bons moments et/ou qui m'ont donné des conseils constructifs sur divers aspects de ma thèse : G. Dubreuil, T. Josse, R. Boulay, S. Pincebourde, J. Casas, A. Lenoir, J. - M. Drezen, M. Greenfield. Merci en particulier à Fernando Guerrieri pour sa bonne humeur et son positivisme et à Thomas Steinmann pour toutes les conversations passionnantes que nous avons pu avoir sur des sujets divers au RestoU!

Merci à mes stagiaires de master 1 Solène et Anthony pour leur aide dans la réalisation de mon premier article puis par la suite pour leur amitié. Merci d'avoir cru en moi autant que j'ai cru en vous, de m'avoir apporté de la reconnaissance, de m'avoir aidé à reprendre confiance et merci pour votre soutien moral.

Je remercie tous les thésards et stagiaires de l'IRBI et du PCM2E qui ont contribué à la bonne ambiance au quotidien. Merci en particulier à Caroline Michaud et Anthony Mathiron pour leur soutien et leur bonne humeur. Merci Mathieu Léobold pour ton amitié et d'avoir partagé les hauts et les bas de la vie de thésard avec moi. Je vous souhaite à tous de faire de très belles thèses!

Je tiens à remercier chaleureusement Danie Christidès de m'avoir permis de me vider la tête en exerçant ma passion pour la sculpture librement dans son atelier. Merci pour ta chaleur humaine, ton soutien moral, nos échanges artistiques autour d'un bon thé entre deux pains de terre, les expositions et tes concerts de jazz. Ces dernières années auraient été bien tristes sans cette fenêtre de créativité dans mon quotidien.

Merci Adrien, Erwan et Alexia pour votre soutien moral et votre amitié, nos soirées métal endiablées, nos débats musicaux et politiques au resto U, et les traditionnelles parties de belotte! Horns up guys!

Je tiens à remercier Emilie Delcher pour son soutien moral et son amitié, pour nos échanges enrichissants entre thésarde de droit et thésarde de bio et pour nos fous rires entre les pandas roux et les pangolins en argile.

Un grand merci à Marie - Anne Wycke et Charles Esnault pour leur amitié et leur soutien moral au quotidien durant ces deux dernières années. Merci de m'avoir remonté le moral maintes fois, d'avoir toujours été à l'écoute, d'avoir partagé mes peines et mes joies et de m'avoir beaucoup fait rire. Ces deux dernières années n'aurait pas été pareilles sans vous deux.

Merci à ma belle-famille Martine, Pascal, Nathalie et Aurélien pour leur soutien moral, leur gentillesse, leur chaleur humaine et leur positivisme, et aussi pour tous les bons légumes de leur superbe jardin!

Les mots ne sont pas suffisants pour remercier mes parents de m'avoir soutenu durant toutes ces années d'études. Merci de ne m'en avoir jamais voulu de ne pas avoir le temps de venir vous voir, merci de m'avoir écouté, d'avoir partagé mes peines et mes joies. Je n'en serais pas là sans vous.

Pour finir merci Fabien pour toute ton aide quotidienne infaillible qui m'a permis de me concentrer sur mon travail, merci de m'avoir toujours supporté, d'avoir toujours cru en moi et de m'avoir rassuré au quotidien. Maintenant il est temps que le vent se lève !

Résumé

Les interactions interindividuelles jouent un rôle central dans la transmission de l'information, la dispersion des pathogènes et la mise en place des comportements à l'échelle d'une population. Ainsi, lors de la phase délicate de fondation d'une nouvelle colonie chez les insectes sociaux, ces interactions sont susceptibles de jouer un rôle important dans le succès d'établissement et donc dans la dispersion d'une espèce. Cette thèse a permis de mieux comprendre l'influence des interactions sociales sur le succès de fondation coloniale des différents reproducteurs chez les termites souterrains de la famille des Rhinotermitidés, grâce à une approche comparative entre deux espèces européennes, l'invasive *Reticulitermes flavipes* et la native *R. grassei*.

Les deux types connus de fondation coloniale chez ces termites (i.e. par essaimage ou par bouturage) ont été étudiés sous plusieurs angles grâce à un dispositif expérimental optimisé pour observer finement les comportements et le développement de chaque individu dès les premiers jours de la fondation. Les résultats révèlent (i) un meilleur succès de fondation des reproducteurs primaires de *R. flavipes*, (ii) une organisation biparentale des soins aux jeunes prodigués par ces derniers, toutes espèces confondues, associée à (iii) une communication et des soins aux œufs propres aux caractères invasif et natif des espèces étudiées. Pour finir, (iv) une meilleure survie et communication interindividuelle ont été observées dans les colonies fondées par des reproducteurs secondaires, par rapport à des groupes d'ouvriers orphelins, tandis (v) qu'une communication interindividuelle supérieure et une survie moindre sont observées pour les colonies de *R. flavipes* avec ou sans reproducteurs secondaires. Les origines évolutives de l'organisation biparentale et les sources potentielles des variations de succès de fondation observées sont discutées.

Mots clefs : Insectes sociaux, Termites, Comportement, Famille, Soins parentaux, Fondation, Jeunes colonies, Essaimage, Bouturage, Alates, Néoténiques, Communication vibratoire, Trophallaxie, Léchage, Antennation.

Abstract

Interindividual interactions play an important role in information transmission, pathogen dispersion and evolution of behavioral strategies at the population scale. Thus, the critical phase of foundation of a new colony in social insects, these interactions might play a key role in the success of establishment and in a species dispersion. This thesis has permit to explore the influence of social interactions on the foundation success of the different types of reproductives in subterranean termites of the Rhinotermitidae family thanks to a comparative approach between two European species, the invasive *Reticulitermes flavipes* and the native *R. grassei*.

Both types of colonial foundation known in these termites has been studied (i.e. scattering and budding) thanks to an experimental display optimized to observe behaviors and development of individuals at a fine scale since the very beginning of the colony foundation. The overall results reveal (i) a better foundation success of primary reproductives of the invasive species, (ii) a biparental organization of parental care in the royal couples in both species associated to (iii) a level of interindividual communication and egg care reflecting native and invasive status of the two species studied. To finish, (iv) a better survival and communication rates were observed in colonies founded with secondary reproductives than in orphaned groups of workers and (v) a better interindividual communication rate and a weaker survival rate for *R. flavipes* foundations with or without secondary reproductives. Evolutive origins of biparental care and potential sources of the variations of foundation success observed are discussed.

Keywords: Social insects, Termites, Behavior, Family, Parental care, Foundation, Incipient colonies, Scattering, Budding, Alates, Neotenic, Vibratory communication, Trophallaxy, Grooming, Antennation.

Table des matières

Liste des tableaux	i
Liste des figures	iii
Liste des annexes	xi
Introduction générale	1
1.1. Ontogénèse d'une fondation, une synthèse bibliographique.....	3
1.1.1. Le choix du partenaire.....	3
1.1.2. La fondation d'une famille.....	7
1.1.3. La vie familiale : entre soins et conflits	9
1.1.4. Eusocialité et vie familiale : le cas particulier des termites	14
1.2. Modèles d'études.....	38
1.2.1. Biologie des <i>Reticulitermes</i>	38
1.2.2. Une espèce native : <i>Reticulitermes grassei</i>	44
1.2.3. Une espèce invasive : <i>Reticulitermes flavipes</i>	46
1.2.4. Zone d'échantillonnage	49
1.3. Objectifs généraux du projet de thèse	52
1.4. Objectifs spécifiques du projet de thèse	53
1.4.1. Chapitre 1 - Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species?	53
1.4.2. Chapitre 2 - Parental task allocation at colony foundation in termites	53
1.4.3. Chapitre 3 - Présence de reproducteurs néoténiques et succès de fondation par bouturage, le rôle de la communication vibratoire.....	53
Chapitre 1 - Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species?	55
2.1. Abstract	57
2.2. Introduction	58
2.3. Materials & Methods.....	61
2.4. Results	64
2.5. Discussion	67
2.6. Graphical abstract.....	70

Chapitre 2 - Parental task allocation at colony foundation in termites	71
3.1. Abstract	73
3.2. Introduction.....	74
3.3. Materials & Methods	77
3.3.1. Sampling and crossings.....	77
3.3.2. Behavioural experiments.....	77
3.3.3. Statistical analyses	78
3.4. Results.....	79
3.5. Discussion	82
3.6. Graphical abstract	85
Chapitre 3 – Présence de reproducteurs néoténiques et succès de fondation par bouturage, le rôle de la communication vibratoire	87
4.1. Résumé.....	89
4.2. Introduction.....	90
4.3. Matériels et méthodes	96
4.3.1. Échantillonnage.....	96
4.3.2. Mise en « mille – feuille » des colonies et croisements.....	96
4.3.3. Initiation des fondations.....	98
4.3.4. Mise en plaques des fondations	98
4.3.5. Suivi temporel post-fondation.....	98
4.3.6. Analyses statistiques	100
4.4. Résultats.....	102
4.4.1. Succès de fondation	102
4.4.2. Mesure de la communication interindividuelle entre ouvriers.....	104
4.5. Discussion	106
4.6. Graphical abstract	109
Discussion générale	111
5.1. Discussion des résultats de la thèse.....	114
5.1.1. Soins biparentaux et évolution de la monogamie chez les termites.....	114
5.1.2. Certitude de paternité et évolution des soins biparentaux.....	115

5.1.3. Les trophallaxies : comportements centraux lors de la fondation coloniale	117
5.1.4. Implication de la variabilité interindividuelle dans le succès de fondation	119
5.1.5. L'influence du microbiote intestinal sur le succès de fondation	121
5.1.6. Les conséquences de la consanguinité sur le succès de fondation	122
5.1.7. Contexte social et division du travail	124
5.1.8. Implication des phéromones.....	126
5.1.9. Le rôle de l'effet Allee dans le succès de fondation	127
5.1.10. Homogénéité de la signature chimique et cohésion sociale	129
5.2. Limites de l'étude et perspectives	130
5.2.1. Le mouvement oscillatoire longitudinal chez les termites: un comportement omniprésent à la signification encore controversée	130
5.2.2. L'apport d'une comparaison avec les populations natives de <i>R. flavipes</i>	131
5.2.3. Avantages et limites du dispositif expérimental	132
5.2.4. Rôle de la descendance dans le succès de fondation.....	133
5.2.5. Bases moléculaires des interactions sociales	134
Conclusion générale	137
Bibliographie.....	141
Annexes	171

Liste des tableaux

Tableau 1 Structure coloniale des populations de termites de l'espèce <i>Reticulitermes grassei</i> en Charente-Maritime. Les trois populations A, B et C possèdent une proportion de familles simples et étendues, un taux de consanguinité et un nombre de reproducteurs variables (DeHeer et al, 2005).	45
Tableau 2 Results of the General Linear Models used to test the effects of species and day post establishment on the numbers of eggs, larvae, and workers. Bold values are highly significant. "Day post-establishment ² " and "Species:Day post-establishment ² " represent the quadratic effects of the variables.....	65
Tableau 3 Results of the general mixed linear models used to test the effects of Donor/Recipient/Species and their interactions. Statistics details for (A) the frequencies of occurrence of six behaviours and (B) the total duration of six behaviours. Likelihood Ratio Chi-Square statistics (LR χ^2_{1}) and P-values (P) are represented with significant values in bold. Crosses (x) indicate non-tested parameters; minus symbols (-) indicate model simplifications (for details, see material and methods).material and methods).....	80
Tableau 4 Nombre de réplica (N) par condition et espèce pour chaque identifiant colonial (Col ID, i. e. Colonie d'origine).....	97
Tableau 5 Répartition du jeu de données utilisé pour l'analyse de survie des jeunes colonies en fonction de l'espèce et de la condition des colonies	99
Tableau 6 Répartition du jeu de données utilisé pour l'analyse de la communication interindividuelle entre les ouvriers au sein des jeunes colonies en fonction de l'espèce et de la condition des colonies.	100
Tableau 7 Résultats des modèles linéaires généralisés à effets mixtes réalisés pour tester l'effet de l'espèce, de la condition, du nombre d'ouvriers et leurs interactions sur (A) la présence de LOM, (B) le nombre total d'itérations de LOMs et (C) le nombre moyen d'itérations de LOMs chez les ouvriers des fondations. Les valeurs significatives sont représentées en gras. Les croix (X) correspondent à des facteurs qui n'ont pas été testés ou qui n'ont pas convergés (Voir Matériel et méthodes).	104



Liste des figures

- Figure 1** Dessins scientifiques illustrant la diversité morphologique des spermatozoïdes de différentes espèces d'Arthropodes principalement Hexapodes. (a) Protoure, *Eosentonon transitorium*; (b) Thermobie, *Thermobia domestica*; (c) Coléoptère, *Dineuteus sp.* ; (d) Luciole, *Pyractomena barberi*; (e) Myriapode, *Symphylella vulgaris*; (f) Terme, *Mastotermes darwiniensis* (Copyright Andersson, 1994)..... 5
- Figure 2** Représentation schématique des différents types d'organisations familiales existant dans le règne animal (D'après Emlen, 1995). 10
- Figure 3** Dans la forêt tropicale d'Amazonie, la biomasse de fourmis est quatre fois supérieure à celle de tous les vertébrés terrestres réunis. Cette différence est ici illustrée par une comparaison de la taille relative représentant cette variation de biomasse entre une fourmi de l'espèce *Gnamptogenys pleurodon* et celle d'un jaguar (Dessin original de K. Brown-Wing, Hölldobler and Wilson, 1994)..... 15
- Figure 4** Dessin d'illustration de la diversité morphologique des principales castes chez les insectes eusociaux les plus connus. A-D : Fourmi (*Pheidole pallidula*), A : Reine B : Mâle, C : Soldat, D : Ouvrière. E-G : Abeille (*Apis mellifera*), E : Ouvrière, F : Mâle ou faux bourdon, G : Reine. H-L : Terme (*Reticulitermes flavipes*), H : Reproducteur ailé, I : Reproducteur brachyptère, J : Reproducteur aptère, K : Soldat, L : Ouvrier (D'après W. Nylander & P.-P. Grassé, 1982)..... 16
- Figure 5** Arbre phylogénétique des Arthropodes obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur 413,459 acides aminés. Le cadre orange indique la position de l'ordre des Isoptères dans cette phylogénie (D'après Misof et al., 2014)..... 17
- Figure 6** Arbre phylogénétique de l'Ordre des Isoptères obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur six marqueurs moléculaires. Les noms de chaque famille sont indiqués sur la droite de l'arbre. Chaque nœud a été vérifié par calcul de bootstrap. Les (*) indiquent les familles non monophylétiques (Legendre et al., 2015). La phylogénie complète de la famille des Termitidae est disponible en Annexe 1..... 19
- Figure 7** Photographie d'une colonie de *Kalotermes flavicollis* dans son nid de bois sec (Copyright T. Andrieux)..... 21
- Figure 8** Schéma combinant les diverses implantations possibles d'un nid de *Reticulitermes hesperus*. A : Emplacement supposé du copularium, point de départ de la termitière ; B : orifice de sortie des essaimants. En bleu, les galeries et cavités du nid (D'après A. L. Pickens, 1934 et Grassé, 1982)..... 22
- Figure 9** Nid de *Protermes minutus* en vue externe (A) et en coupe transversale (B). Ex : Cavité, Ch : Cheminée, Cr : Chambre royale entourée d'un réseau serré de galeries, Cm : Chambre à meules (D'après Grassé, 1944). 22



Figure 10 Exemples de nids arboricoles. (A) Nid de <i>Nasutitermes sp.</i> en vue externe (Copyright A. Wild), (B) et en coupe transversale révélant une structure alvéolaire avec la loge royale en son centre (Grassé, 1952).....	23
Figure 11 Photographie d'une ouvrière de fourmi de l'espèce <i>Neoponera commutata</i> retournant au nid avec une dizaine de termites dans ces mandibules (Copyright A.Wild).....	23
Figure 12 Représentation schématique du système de digestion de la cellulose des termites. La digestion de la lignocellulose chez les termites sera le résultat des actions combinées du système digestif de l'insecte et de son microbiote. Les particules de bois produites par l'action des mandibules seront mélangées à de la salive et des enzymes dans l'œsophage, puis broyées grâce aux muscles du jabot. Le glucose extrait du bois par cette étape est ensuite ingérée via l'épithélium digestif tandis que le broyat est transmis à la panse via la valve entérique. Dans la panse, les morceaux de bois seront phagocytés puis hydrolysés par des flagellés et des bactéries cellulolytiques sécrétant de puissantes cellulases et hemicellulases produites dans leurs vacuoles digestives. Les produits de cette fermentation microbienne sont ingérés par l'hôte tandis que les résidus ligneux sont excrétés sous forme de faeces (Brune, 2014).....	24
Figure 13 Larves de <i>Reticulitermes sp.</i> à différents stades de croissance et ouvriers (abdomens colorés) (Copyright A. Wild).....	25
Figure 14 Photographies de nymphes de <i>Reticulitermes flavipes</i> à courts fourreaux (A) et à longs fourreaux (B) (Copyright T. Andrieux).	26
Figure 15 Photographie d'ouvriers de <i>Reticulitermes sp.</i> (A) prenant soin d'œufs et (B) portant une larve (Copyright A. Wild et T. Andrieux).....	27
Figure 16 Photographies de soldats de (A) <i>Reticulitermes flavipes</i> , (B) <i>Nasutitermes corniger</i> , (C) <i>Syntermes sp.</i> , (D) <i>Zootermopsis nevadensis</i> (D'après A. Wild).....	27
Figure 17 Photographies d'un reproducteur ailé prenant son envol (A) et d'un couple royal désailé et de leur ponte (B) de l'espèce <i>Reticulitermes flavipes</i> (Copyright A. Wild et T. Andrieux).	28
Figure 18 Quatre copularia de l'espèce <i>Reticulitermes lucifugus</i> fait dans des tubes en verre d'élevage (en bleu) contenant un morceau de bois (marron) et du sable (jaune). G : galerie, L : loge, C : cloison à base de bois et de substrat prédigéré (d'après Grassé, 1982b).	28
Figure 19 Photographie d'un couple de reproducteurs néoténiques, de soldats et d'œufs de <i>Reticulitermes flavipes</i> (Copyright T. Andrieux).....	29
Figure 20 Représentation schématique de la voie de différenciation des castes linéaire chez les Isoptères. Elle est composée d'une lignée nymphale (Bleu ; N1 + N2) et d'une lignée ouvrière (Vert ; O1 + O2). Les cercles blancs représentent les différents modes de fondation coloniale possibles pour chaque type de reproducteurs.....	30



Figure 21 Représentation schématique de la voie de différenciation des castes bifurquée chez les Isoptères. Les cercles blancs représentent les différents modes de fondation coloniale possibles pour chaque type de reproducteurs.....	31
Figure 22 Comportement de parade nuptiale des reproducteurs primaires après le vol nuptial. A : femelle en position d'appel avec glandes sternale (st) et tergale (t) exposées à l'air libre; B : mâle suivant la trace odorante laissée par la femelle; C : femelle et mâle en tandem (d'après R. H. Leuthold, 1975, Copyright P.- P. Grassé, 1982a).....	32
Figure 23 Diagramme schématisant le système de reproduction par « Asexual Queen Succession » et ses différentes étapes. PK : Roi primaire ; PQ : Reine primaire ; SQ : Reine secondaire ; P : Parthénogénèse ; S : Reproduction sexuée (Matsuura et al., 2009).....	35
Figure 24 Carte des départements français termités au 1 ^{er} Janvier 2016. Elle représente les départements couverts par un arrêté préfectoral délimitant les zones totalement infestées (en rouge), partiellement infestées (en beige) et non infestées (en blanc) par les termites (D'après une carte fournie par le Ministère de l'Environnement, de l'Énergie et de la Mer de France).	39
Figure 25 Répartition géographique mondiale des termites du genre <i>Reticulitermes</i> (en violet) (D'après Pearce, 1997, Lainé, 2002).....	40
Figure 26 Répartition géographique en Europe des termites du genre <i>Reticulitermes</i> . Six espèces sont présentes en Europe: <i>R. grassei</i> (vert), <i>R. banyulensis</i> (violet), <i>R. flavipes</i> (rouge), <i>R. lucifugus lucifugus</i> (gris foncé), <i>R. lucifugus corsicus</i> (gris très clair), <i>R. lucifugus subsp. nov.</i> , (gris clair), <i>R. urbis</i> (jaune) et <i>R. balkanensis</i> (bleu foncé) (D'après Leniaud, Clément et al. 2001, Luchetti et al. 2004, Perdereau, 2010).	41
Figure 27 Représentation schématique du cycle de vie des termites du genre <i>Reticulitermes</i> . Il est composée d'une lignée nymphale (Bleu ; N1 + N2 + N3) et d'une lignée ouvrière (Vert ; O1 + O2). Les cadres jaune et orange représentent les différentes catégories d'individus reproducteurs (D'après Büchli, 1958 et Vieau, 1991).	42
Figure 28 Illustration des modes de fondation coloniale par bouturage ou essaimage des termites du genre <i>Reticulitermes</i>	43
Figure 29 Répartition géographique du termite <i>Reticulitermes grassei</i> dans le monde (en vert). Les étoiles représentent les aires d'introduction tandis que les zones pleines représentent l'aire de répartition native (D'après Evans, 2013).	44
Figure 30 Distribution spatiale des colonies de <i>R. grassei</i> utilisées par De Heer et al, 2005. Chaque triangle représente un point d'échantillonnage (DeHeer et al., 2005).	45
Figure 31 Répartition géographique du termite <i>Reticulitermes flavipes</i> dans le monde (en rouge). Les étoiles représentent les aires d'introduction tandis que les zones pleines représentent l'aire de répartition native (d'après Evans, 2013).	47



- Figure 32** Répartition géographique des colonies utilisées durant cette thèse, en vert celle de l'espèce native *R. grassei*, en rouge celle de l'espèce invasive *R. flavipes*. 50
- Figure 33** Carte des régions naturelles de Charente-Maritime (à partir de la carte des pédopaysages IGCS au 1/250 000, 2013). En contour noir la zone d'échantillonnage de nos espèces d'études. 50
- Figure 34** Carte de la répartition géographique de *R. flavipes* et *R. grassei* sur l'île d'Oléron (a) et plus précisément dans la forêt de Saint Trojan (b) où les populations des deux espèces vivent en sympatrie (Copyright Perdereau, 2010). 51
- Figure 35** Overview of the experimental setup. (A) Schematic representation of the glass case and colony initiation including the two methodological steps. The colony was founded by placing the pair in a spot where no sand was present (Step 1). Then, the glass case was closed by sliding the upper plastic spacer in place (Step 2). The pair had access to the cellulose disk so that the termites did not have to excavate to obtain food (indicated by the red circle). (B) A picture of a colony 63 days post establishment. (C) Magnified view of the pair and its offspring within the glass case. 62
- Figure 36** Proportion of pairs still alive on each observation date over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray lines) (N = 87) and *R. flavipes* (solid black lines) (N = 78) (mean ± S.E.). Different letters (a, b) indicate statistically significant differences (P-values < 0.05). The dotted lines indicate the different months. 64
- Figure 37** Time to the first appearance of eggs (A), larvae (B), workers (C), and nymphs (D) in royal pairs that survived the six-month experiment for *R. grassei* (dashed gray lines, N = 42) and *R. flavipes* (solid black lines, N = 56) . The data points represent the total proportion of pairs without any eggs, larvae, workers, or nymphs at a given point in time. No statistical differences were found (P-values > 0.05). The dotted lines indicate the different months. . 65
- Figure 38** Mean number of eggs (A), larvae (B), and workers (C) produced per royal pair over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray lines, N = 87) and *R. flavipes* (solid black lines, N = 78) (mean ± S.E.; ***P-values < 0.001, ** P-values < 0.01, * P-values < 0.05). See Table 1 and Supplementary Table 2 for the detailed statistics. The dotted lines indicate the different months..... 66
- Figure 39** Graphical abstract representing foundation success and cast developpement during the very first six months of foundation of a new colony by royal productives of the invasive *R. flavipes* and the native *R. grassei*. The grey and white central time line between the two graphs represent the six months follow up realized during this expriment and is a common abscissa axe for both graphs. Each graph has a double ordinate axe representing respectively the number of individuals produced on the left and the pourcentage of alive couples on the right. Each color represented a species : Red : *R. flavipes*, Green : *R. grassei*. Each line represent a caste : Dashed line : Eggs, Plain line : Larvae, Dotted line : Workers. Plain surface represent the amount of alive couples, light grey surface represent the amount of dead couple. 70



Figure 40 Frequencies of presence of six behaviours for Donor/Recipient/Species. Graphs represent percentages of videos in which the different behaviours were observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). The number of videos represented by the percentage for each behaviour and interaction is indicated above each bar. The total number of videos analysed was (A) $N_{RF}= 43$ and $N_{RG}= 42$ (only videos where at least one egg); and (B-F) $N_{RF}= 53$ and $N_{RG}= 63$ (only videos where at least one offspring). 79

Figure 41 Total duration of six behaviours for donors only. Graphs represent mean values (\pm SE; in seconds) of the different behaviours observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). Each level of interactions have been cumulated when they were not statistically significant: cumulated species effect (RF + RG), cumulated donor effect (F + M), recipient effect (F + M + D). Significant effects are indicated as follow: *** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$ 81

Figure 42 Total duration of six behaviours for recipient only with species effects. Graphs represent mean values (\pm SE; in seconds) of the different behaviours observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). Each level of interactions have been cumulated when they were not statistically significant: cumulated species effect (RF + RG), cumulated donor effect (F + M), recipient effect (F + M + D). Significant effects are indicated as follow: *** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$ 81

Figure 43 Graphical abstract resuming the time budget of the royal couple during the first six months of foundation of a new colony in the invasive species *R. flavipes* (red) and the native species *R. grassei* (green). The six main behaviours observed are each represented by a photography. Each axes of the star plot represent the receiver of the behaviour displayed by the couple (both sexes are fused as care is mainly biparental) which could be the descendance represented by a larvae or the sexual partner represented by an alate with a heart. 85

Figure 44 Représentation schématique du mouvement oscillatoire vertical (VOM) exprimé par un soldat de *Reticulitermes flavipes*. Les axes représentent les différents plans dans lesquels se déplacent le corps de l’animal lorsque le comportement est réalisé. L’axe des abscisses représente le plan dorso- latéral et l’axe des ordonnées le plan antéro-postérieur. Les points noirs permettent d’illustrer le mouvement du corps de l’insecte au cours du temps (à partir d’une image de A. Wild). 92

Figure 45 Représentation schématique du mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) exprimé par un ouvrier de *Reticulitermes flavipes*. Les axes représentent les différents plans dans lesquels se déplacent le corps de l’animal lorsque le comportement est réalisé. L’axe des abscisses représente le plan dorso-latéral et l’axe des ordonnées le plan antéro-postérieur. Les points noirs permettent d’illustrer le mouvement du corps de l’insecte au cours du temps (à partir d’une image de T. Andrieux). 93

- Figure 46** Représentation schématique d'un système d'élevage « Mille – feuilles » dans une boîte de pétri. Chaque ellipse représente un disque de papier pur cellulose, l'accordéon représente un disque de papier pur cellulose plié permettant aux individus de circuler dans la colonie. 96
- Figure 47** Pourcentage de colonies vivantes durant les six mois suivant une fondation coloniale avec reproducteurs néoténiques (gris) (N = 40) ou d'un groupe d'ouvriers seuls (violet) (N = 59). Les lettres (a, b) indiquent une différence statistique significative (P-value < 0.05).. 102
- Figure 48** Pourcentage de couples de reproducteurs néoténiques vivants durant les six mois suivant une fondation coloniale chez l'espèce native *R. grassei* (vert) (N = 19) et l'invasive *R. flavipes* (rouge) (N = 21). Les lettres (a, b) indiquent une différence statistique significative (P-value < 0.05). 103
- Figure 49** Représentation graphique du nombre de mouvements oscillatoires longitudinaux total moyen par colonie (**A - B**) et par individu (**C - D**) chez des ouvriers de jeunes colonies fondées par bouturage avec (gris) ou sans (violet) reproducteurs néoténiques (**B - D**) chez les espèces *R. flavipes* (rouge) et *R. grassei* (vert). 105
- Figure 50** Résumé graphique du succès de fondation et de la communication interindividuelle dans des colonies fondées par bouturage en présence (gris) ou non (violet) de reproducteurs néoténiques chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) et l'espèce native *R. grassei* (vert). 109
- Figure 51** Représentation graphique du temps moyen passé à creuser le substrat par la femelle (F), le mâle (M) ou la descendance (D) durant les six premiers mois d'une fondation coloniale par des couples de reproducteurs primaires chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) (N=78) et l'espèce native *R. grassei* (vert) (N= 87). 114
- Figure 52** Comparaison des éthogrammes (A) des reproducteurs secondaires durant une fondation coloniale avec une cohorte d'ouvriers (bouturage) chez le mâle (bleu) (N=10) ou la femelle (rose) (N=10) et (B) des reproducteurs primaires durant une fondation coloniale indépendante sans cohorte d'ouvriers (essaimage) chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) (N = 78) et l'espèce native *R. grassei* (vert) (N = 87). L'effet espèce n'est pas représenté en (A) car il est non significatif tandis que l'effet sexe n'est pas représenté en (B) car les soins prodigués sont biparentaux. Les six comportements observés sont chacun représentés par un dessin. Chaque axe du graphe en étoile représente le receveur du comportement qui est la descendance (représentée par un dessin de larve) ou le partenaire sexuel (représenté par un dessin de reproducteur associé à un cœur)..... 125
- Figure 53** Rôle attractant des volatiles émis par les œufs chez *R. speratus*. (A) L'ajout de nBnB et de 2M1B à la TERP augmente significativement la quantité d'œufs de verre empilés par les ouvriers. Les faux œufs couverts seulement de nBnB et de 2M1B n'étaient pas empilés. Les lettres indiquent les différences significatives entre les traitements (P < 0,05, Tukey HSD). (B) Fonctions potentielles des molécules nBnB et 2M1B émises par les reproductrices



femelles et les œufs. Ces volatiles serviraient d'attractant permettant aux ouvriers de localiser les œufs et les femelles et inhiberait également la différenciation des nymphes et ouvriers en nouvelles femelles reproductrices (Matsuura et al., 2010)..... 127

Figure 54 Résumé graphique des trois chapitres de la thèse et de leurs principaux résultats chez les deux espèces d'étude *R. grassei* (en vert) et *R. flavipes* (en rouge) et chez les colonies avec reproducteurs néoténiques (gris) ou sans (violet). 138



Liste des annexes

Annexe 1 Arbre phylogénétique de la famille des Termitidae obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur six marqueurs moléculaires. Les noms de chaque famille sont indiqués sur la droite de l'arbre. Chaque nœud a été vérifié par calcul de bootstrap. Les (*) indiquent les familles non monophylétiques (Legendre et al., 2015).

Annexe 2 Number of replicates for each cross ID. The letters in the male and female columns are the codes for the colonies of origin for each reproductive used in the crosses.

Annexe 3 Mean number (mean \pm S.E.) of nymphs produced per pair over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray line, N = 87) and *R. flavipes* (solid black line, N = 78). The dotted lines indicate the different months.

Annexe 4 Results of the multiple pairwise comparisons used to assess the effect of species on each observation date. Bold values are significant.

Annexe 5 Protocole de normalisation du jeu de données du chapitre 3.

Annexe 6 Article scientifique soumis à Journal of Insect Physiology : « When predator odor makes groups stronger: effects on social organization in two termites », Lucas C., Brossette L., Lefloch L., Dupont S., Christidès J.-P. and Bagnères A.-G.

Annexe 7 Protocole d'étude de l'implication du gène *foraging* dans les comportements de colonisation des ouvriers de l'espèce *R. flavipes*.

Annexe 8 Curriculum vitae détaillé de l'auteur.



Introduction générale

1.1. Ontogénèse d'une fondation, une synthèse bibliographique

La pérennité d'une espèce animale au cours de l'évolution repose sur le bon déroulement du cycle de vie des individus. Ce dernier est composé d'une succession de phases de vie solitaire et de phases de vie en groupe lors de la reproduction et de l'élevage de la descendance (à l'exception des animaux subsociaux et eusociaux), chacune étant plus ou moins longue selon les taxons. L'alternance entre ces phases est ponctuée d'étapes clefs, dont la plus importante sera la fondation d'une famille qui se traduira par la production d'une descendance qui portera le patrimoine génétique des parents. Un groupe d'individus est défini comme une famille lorsque la descendance maintient une interaction régulière avec ses parents, même une fois l'âge adulte atteint (Emlen 1995). Cette famille est donc composée des parents et de leurs descendants vivant dans un même habitat. Elle est dite permanente si les descendants restent avec leurs parents une fois la maturité sexuelle atteinte (i.e. animaux subsociaux et eusociaux), ou temporaire si les descendants deviennent indépendants et quittent leurs parents à la maturité sexuelle pour aller fonder leur propre famille (i.e. animaux solitaires).

La première étape du cycle de vie de tout animal, une fois la maturité sexuelle atteinte, va être de trouver un partenaire sexuel pour transmettre son patrimoine génétique à une descendance. La seconde sera la fondation d'une famille par la reproduction puis la production de descendants. Enfin, une quantité plus ou moins importante de soins parentaux permettra d'optimiser la survie des descendants et donc indirectement le pourcentage de patrimoine génétique des parents qui sera transmis à la prochaine génération. Dans ce chapitre, une synthèse bibliographique des principales étapes du cycle de vie retrouvées dans la majorité du règne animal sera réalisée. Elle a pour but d'introduire le contexte de l'ensemble de ces travaux de thèse sur l'influence des interactions sociales sur les stratégies de fondation coloniale de deux espèces de termites, une introduite et une native.

1.1.1. Le choix du partenaire

1.1.1.1 Définition et principes de la sélection sexuelle

Les travaux fondateurs de Charles Darwin et Gregor Mendel ont révélé l'existence d'un processus expliquant l'évolution des espèces et leurs adaptations à leur milieu (Darwin 1859; Bateson and Mendel 1913). Dans la nature, tout processus de sélection d'un trait peut avoir lieu si et seulement si ce trait présente de la variabilité interindividuelle au sein d'une population, si les variations qui en résultent sont hérissables par transmission d'information génétique, et si ces variations hérissables engendrent des différences de succès reproductif entre individus. Ce succès reproductif est évalué par une valeur unique appelée fitness également nommée valeur de survie ou valeur adaptative. Cette dernière se définit comme le nombre de descendants survivant jusqu'à la maturité sexuelle (i.e. taux de survie ou mortalité) et étant capables de se reproduire (i.e. taux de reproduction ou fertilité). Ces différences de succès reproductif entre individus engendrent une



meilleure transmission de certains traits (i.e. variant génétique ou allèle) dont la fréquence va augmenter dans la population, on parle alors d'un processus de sélection naturelle. La sélection naturelle sensu stricto, également nommée sélection utilitaire, est donc définie comme la sélection d'un ensemble de traits au cours de l'évolution ayant été retenus, car ils favorisent la survie et/ou la fécondité des individus qui les portent (Andersson 1994; Danchin and Cézilly 2005).

Darwin n'arrivant pas à expliquer le maintien de certains caractères extravagants, n'apportant aucun bénéfice de survie ou de fécondité au cours de l'évolution, s'est rendu compte que ce processus sélectif peut également s'appliquer à des traits favorisant d'autres aspects et notamment l'accès aux partenaires sexuels. Ce deuxième grand type de sélection est appelée sélection sexuelle et va œuvrer à l'échelle des caractères sexuels dit secondaires (Darwin 1871). Ces derniers sont définis comme des traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux propre à un sexe. La variabilité de ces caractères secondaires d'un sexe à l'autre est également appelé dimorphisme sexuel. Ce type de sélection, fréquent dans la nature, est moins décisif que la sélection utilitaire, puisqu'elle aboutit à la production d'un moins grand nombre de descendants plutôt qu'à la mort d'un individu non adapté. Cette sélection se décline en deux formes selon les stratégies déployées par les différents sexes pour accéder aux partenaires sexuels (Andersson 1994; Danchin and Cézilly 2005).

1.1.1.2 La sélection intra-sexuelle – « Male – Male competition: fight for mating »

La sélection est dite intra-sexuelle quand l'acteur du choix de partenaire est le mâle. Elle se traduit par une forte compétition entre mâles pour accéder aux femelles réceptives durant les périodes de reproduction. Les mâles gagnants seront ceux qui réussissent à se reproduire avec le plus de femelles, obtenant ainsi un plus grand nombre de descendants. Cette compétition se traduisant par des combats directs et indirects entre mâles, ces derniers ont développé un ensemble de structures spécialisées. Dans le cas des combats directs, les mâles développent des armements, comme des bois (e.g. cervidés) (Clutton-Brock et al. 1982), ou une expansion des pièces buccales ou du pronotum formant des cornes chez plusieurs espèces de scarabées (West-Eberhard 1979; Conner 1988; Emlen 1996; Shuster and Wade 2003), ou encore des crocs exacerbés (e.g. babouin) (Shuster and Wade 2003), qui vont servir d'outils de combat. Dans le cas du cerf élaphe, ces bois lui permettent de défendre son territoire et son harem de femelles des autres mâles en période de rut. Les combats sont également fréquents chez de nombreuses espèces de scarabées qui vont utiliser leurs cornes pour éjecter les mâles en train de copuler avec la femelle, de sorte à s'accoupler à leur tour.

Dans le cas des combats indirects, ces ornements sont plus discrets mais tout aussi utiles et vont permettre de mener un combat pour la fécondation et la copulation. Cette forme de sélection intra-sexuelle est particulièrement présente chez les insectes, notamment sous la forme de compétition spermatique (Smith 2012). Par exemple, les mâles de zygoptères (demoiselles) sont munis d'une structure caudale en forme d'écouvillon qui va leur permettre de retirer le sperme des autres mâles du tractus génital de la femelle (Waage 1979). Cette technique est également utilisée



par de nombreuses espèces de sauterelles possédant un bulbe gonflable au bout de leur aedeagus (i.e. pièce copulatoire) ayant la même fonction de retrait du sperme (Shuster and Wade 2003). Dans d'autres cas, les mâles vont sceller la cavité génitale de la femelle par un bouchon après avoir déposé leur sperme de sorte à rendre la tâche plus difficile pour un compétiteur (Gwynne 2012). Il existe également chez les insectes une forte variabilité interspécifique de la forme des gamètes mâles qui va induire une sélection sur la morphologie des spermatozoïdes (Sivinski 1980; Pitnick 1996) (Figure 1).

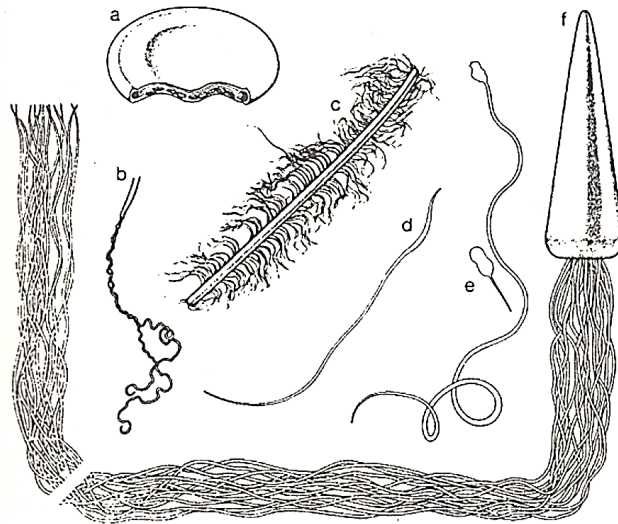


Figure 1 Dessins scientifiques illustrant la diversité morphologique des spermatozoïdes de différentes espèces d'Arthropodes principalement Hexapodes. (a) Protoure, *Eosentanon transitorium*; (b) Thermobie, *Thermobia domestica*; (c) Coléoptère, *Dineuteus sp.*; (d) Luciole, *Pyractomena barberi*; (e) Myriapode, *Symphylella vulgaris*; (f) Termite, *Mastotermes darwiniensis* (Copyright Andersson, 1994).

Néanmoins tous les caractères sexuels secondaires n'ont pas de fonction dans ces combats entre mâles et constituent alors de simples ornements, comme la queue très colorée et disproportionnée du paon, ou les berceaux nuptiaux élaborés et colorés des oiseaux jardiniers satinés. Pourtant, ces caractères ont été maintenus au cours de l'évolution et seraient donc le résultat d'une sélection d'un autre type.

1.1.1.3 La sélection inter-sexuelle – « Female choice: charm for mating »

D'après Darwin et Trivers, les caractères sexuels ornementaux auraient été sélectionnés d'après les préférences lors du choix du partenaire par les femelles au cours des générations (Darwin 1871; Trivers 1972). Les femelles investissent beaucoup d'énergie dans la production de leurs ovocytes qui sont en nombre relativement faible. Ainsi le choix du partenaire qui fécondera les ovocytes est particulièrement important pour assurer la transmission du patrimoine génétique de la femelle. Ce processus de choix de la femelle est appelé sélection intersexuelle. Il a été montré que les femelles préféraient les mâles aux ornements les plus extravagantes dans les populations naturelles. Cette constatation, au premier abord surprenante, serait expliquée par le fait qu'un fort investissement dans les caractères sexuels secondaires nécessiterait un fort investissement énergétique que seuls les individus ayant les meilleures fitness pourraient se permettre (i.e. théorie du handicap). La femelle bénéficierait alors d'un bénéfice d'ordre génétique



dit indirect. Elle va également choisir le partenaire qui lui apportera le plus de bénéfices directs. Ils prennent le plus souvent la forme d'un accès facilité aux ressources sous forme de cadeaux nuptiaux (i.e. proies ou de nature somatique) qui vont permettre un investissement énergétique plus fort dans la production d'œufs. Par exemple chez le grillon de Caroline *Allonemobius socius*, le mâle possède un éperon tibial que la femelle va mâcher pendant la copulation, de sorte à accéder à l'hémolymphe du mâle qui perdra alors jusqu'à 10% de son poids (Fedorka and Mousseau 2002). Le nombre d'œufs produits par la femelle sera directement corrélé à la quantité d'hémolymphe ingérée pendant l'accouplement (Fedorka and Mousseau 2002). La production de ces cadeaux nuptiaux constitue donc une fine balance entre les coûts énergétiques pour le mâle et les bénéfices que va en tirer la femelle qui optimiseront indirectement la fitness du mâle.

1.1.1.4 Intensité de la sélection sexuelle

La sélection sexuelle est plus forte chez les mâles que chez les femelles, ce qui se traduit par des caractères sexuels secondaires beaucoup plus développés et complexes (armements et/ou ornements), et par un investissement énergétique plus fort dans ce processus de sélection. En effet, les mâles se battent pour l'accès aux femelles, tandis que les femelles procèdent généralement à un simple choix moins coûteux en énergie (Darwin 1871; Andersson 1994). L'hypothèse avancée par Darwin (1871) pour justifier cette différence fût celle de l'anisogamie (i.e. les deux sexes produisent deux types de gamètes différents : les gamètes femelles sont de grandes tailles et non mobiles, tandis que les gamètes mâles sont de petites tailles mais sont très mobiles). La production d'ovules étant plus coûteuse en énergie, ces derniers sont produits en plus petit nombre que les gamètes mâles. Ainsi les femelles seraient donc plus exigeantes au moment du choix du partenaire pour garantir les chances de fécondation de leurs ovules, car la fréquence de production de leurs gamètes réduit leur probabilité de transmettre leurs gènes.

Le système de reproduction va également fortement influencer l'intensité de la sélection sexuelle. En effet, chez de nombreuses espèces, le degré de dimorphisme sexuel au niveau de la taille, des armements, ou des ornements, va être corrélé positivement au degré de polygynie et/ou de polyandrie (Andersson 1994). Cela s'explique par le simple fait qu'une reproduction avec de multiples partenaires va augmenter les opportunités de sélection sexuelle. De plus, les rôles des individus ont des fonctions plus proches dans un couple monogame que dans un système polygame. En effet, on retrouve plus fréquemment une répartition biparentale des rôles chez les couples monogames, tandis qu'elle est plus souvent uniparentale chez les couples polygames.

Dans ce dernier cas, chaque sexe sera spécialisé dans certaines tâches sans être capable de prendre le relais du partenaire si ce dernier cesse de faire celles qui lui sont inféodés. Cette différence d'organisation va augmenter le dimorphisme sexuel et la force de la sélection associée, car elle induit une asymétrie dans l'investissement parental envers la descendance (Andersson 1994). Le processus de sélection sexuelle est alors d'autant plus fort puisque la nécessité d'avoir un partenaire se fait ressentir pour réaliser certaines tâches. En effet, il a été observé que les espèces



présentant les caractères sexuels secondaires les plus marqués sont celles qui réalisent des soins uniparentaux (Ghiselin 1974).

Une fois le partenaire choisi et la copulation effectuée, l'étape suivante du cycle de vie est la fécondation (sauf dans les cas de reproductions clonales) qui ne sera pas détaillée dans cette thèse. Cette fécondation permettra à chaque parent de transmettre son patrimoine génétique contenu dans ses gamètes à une descendance qui, une fois produite, constituera la première génération de ce que l'on appellera alors une famille.

1.1.2. La fondation d'une famille

1.1.2.1. Qu'est-ce qu'une fondation ?

Du latin «fundationes», l'étymologie du mot fondation signifie bâtir les bases de quelque chose de durable. Ce terme est classiquement utilisé pour décrire l'établissement d'une colonie d'animaux sociaux, notamment chez les insectes dit eusociaux (voir 1.1.4.3). Sa définition s'applique également à l'établissement de tous les autres types de familles jusqu'à celle observée chez l'Homme. Dans le cadre de cette thèse, la fondation sera définie comme la phase d'initiation de la vie familiale au sein d'un environnement donné. Elle se caractérise par l'apparition de la première génération de descendants, puis des premières interactions entre les différents individus de la famille (i.e. parents et descendants). Cette étape clef dans la vie d'un animal est décisive pour la pérennité d'une espèce et constitue pourtant une phase de grande vulnérabilité à la fois pour les parents et pour les jeunes individus tant qu'ils ne sont pas adultes. En effet, le soin des jeunes dans le cadre d'une vie familiale va induire des coûts énergétiques importants pour les parents engendrant l'apparition de compromis d'allocations des ressources pour ces derniers. Ainsi, la proportion d'animaux ayant une vie familiale reste faible dans la nature, puisque seulement 3% des espèces connues d'oiseaux et de mammifères sont dites familiales (Emlen 1995). Cette vie familiale est néanmoins plus fréquente chez les insectes sociaux où la famille prendra une forme particulière qu'on appellera communément la colonie.

1.1.2.2. Modes de fondation

La fondation d'une famille est le plus souvent associée à un ensemble de rituels comportementaux spécifiques à chaque espèce et le plus souvent à chaque individu faisant partie de l'entité familiale. Ces rituels ont pour but d'optimiser les chances de succès de la fondation, c'est-à-dire de mener la première génération jusqu'à sa maturité sexuelle. Cette dernière sera alors apte à transmettre à son tour le patrimoine génétique des parents. De ce fait, les conditions de développement des juvéniles sont particulièrement importantes durant cette étape de fondation et doivent maximiser leurs chances de survie. Les parents ont donc un rôle clef dans cette réussite, puisque cette survie sera optimisée à travers des soins de formes diverses à leurs jeunes (voir 1.1.3.3.2). De façon générale, la fondation d'une famille par les parents se déroulera en trois phases :



- ❖ Une **phase de recherche d'un site de nidification ou d'oviposition** approprié. Ce dernier ne sera pas choisi au hasard car il aura pour fonction de camoufler les jeunes des prédateurs, de les protéger des parasites, et de maintenir un microclimat adapté à la croissance optimale des jeunes. De nombreuses études ont montré que la qualité du site d'oviposition influait sur la survie des juvéniles et le choix des parents, comme observé chez le moustique *Culiseta longiareolata* ou le passereau *Phylloscopus fuscatus*, dont les femelles choisissent les sites les plus sûrs pour pondre leurs œufs (Spencer et al. 2002; Forstmeier and Weiss 2004). La sélection sera différente selon les espèces, puisque les ovipares cherchent un site pour construire un nid ou un terrier, tandis que les espèces à fertilisation externe (i.e. poissons et amphibiens) seront en quête de sites où ils pourront frayer de façon sécurisée (Refsnider and Janzen 2010).

- ❖ Une **phase de construction du nid/terrier**. Ce dernier est considéré comme une forme de soin indirect aux jeunes assez commune, à la fois chez les Vertébrés et les Invertébrés (Royle et al. 2012). Ces nids peuvent prendre des formes variées, allant d'un simple trou dans le substrat, où les œufs sont pondus puis recouverts (e. g. saumon, gastéropodes) (Blumer 1982; Baur 1994), à des structures complexes construites à partir de matériaux trouvés dans l'environnement. Les nids les plus élaborés peuvent être faits de boue (e. g. certaines guêpes, hirondelles) (Brockmann 1980; Winkler and Sheldon 1993), de débris végétaux (e. g. oiseaux) (Hansell 2000), ou encore de débris végétaux transformés, comme le papier des nids de guêpes du genre *Polistes* (Hansell 1987), ou la matière fécale chez les termites servant d'enduit (Noirot and Darlington 2000). Ces nids peuvent également être construits avec des matériaux produits directement par les glandes spécialisées des parents, comme la soie de certaines espèces d'araignées (Edgerly 1997), ou encore le mucus de certains amphibiens (Haddad and Hödl 1997).

- ❖ Une **phase de soins directs et indirects aux jeunes** par le ou les parents jusqu'à leur maturité sexuelle. Une fois le nid construit, l'oviposition peut avoir lieu. Le ou les parents vont alors prodiguer un ensemble de soins aux jeunes de types variés, allant d'une protection directe, jusqu'au nourrissage (voir 1.1.3.3.2). Les parents sont parfois aidés par les générations précédentes de descendants dans cette phase de soins directs. Ce phénomène d'entraide intergénérationnelle entre apparentés est une des caractéristiques majeures des insectes eusociaux. Il est également retrouvé chez certains animaux subsociaux, comme le geai bleu de Floride, dont les frères et sœurs de la génération précédente vont assister les parents dans le nourrissage des plus jeunes (Woolfenden 1975).

Ainsi durant ces trois phases inhérentes au processus de fondation, les parents devront assurer une stabilité à la fois abiotique et biotique du site de nidification durant la croissance de leurs juvéniles. Cette stabilité, ainsi que la nature des interactions entre les membres de la famille, constitueront les principaux facteurs de réussite de fondation d'une nouvelle famille.



1.1.3. La vie familiale : entre soins et conflits

1.1.3.1. Les diverses définitions de la famille

Comme le décrit Emlen (1995) dans sa synthèse sur l'évolution de la vie de famille, la définition de ce concept de famille varie d'un domaine de recherche à l'autre. Les sociologues mettent en avant dans cette définition le rôle des parents, en définissant une famille comme un groupe d'adultes co-résidents, responsables de la production, de la socialisation, et de l'éducation des jeunes (Farber 1964; Goode 1964; Nock 1992). Les anthropologues mettent, par contre, l'accent sur le degré d'apparentement entre les individus, en définissant la famille comme un groupe d'individus apparentés composé de plusieurs générations, chacune composée de parents et de descendants (Fox 1967; van den Berghe 1979). Les biologistes, quant à eux, définissent une famille de façon plus restreinte : on parle de famille à partir du moment où les jeunes continuent à interagir régulièrement durant leur vie adulte (i.e. après la maturité sexuelle) avec leurs parents (Emlen 1995). Cette interaction prolongée est le plus souvent illustrée par une dispersion moins rapide des jeunes après la maturité sexuelle. Notons que la présence du mâle reproducteur n'est pas toujours nécessaire pour définir un groupe comme une famille, puisqu'il existe plusieurs types de familles dont certaines sont sans individus mâles (Emlen 1995).

1.1.3.2. Classification des types de famille

Il existe plusieurs types de familles définis selon la présence, le sexe, et le nombre des individus reproducteurs qu'elles contiennent (Figure 2) (Emlen 1995). Dans les familles dites simples, seule une femelle s'accouple et se reproduit (Figure 2 (A)). Dans les familles dites étendues, au moins deux individus apparentés du même sexe se reproduisent (Figure 2 (B)). Si le mâle reproducteur est présent, on parle alors d'une famille biparentale (Figure 2 (C)), et dans le cas inverse de famille matrilineaire (Figure 2 (D)). Pour finir, on distingue des familles intactes dont les reproducteurs d'origine sont toujours tous présents dans la famille (Figure 2 (E)) et des familles de remplacement où ces derniers ont été remplacés pour cause de leur mort prématurée ou leur départ (Figure 2 (F)).



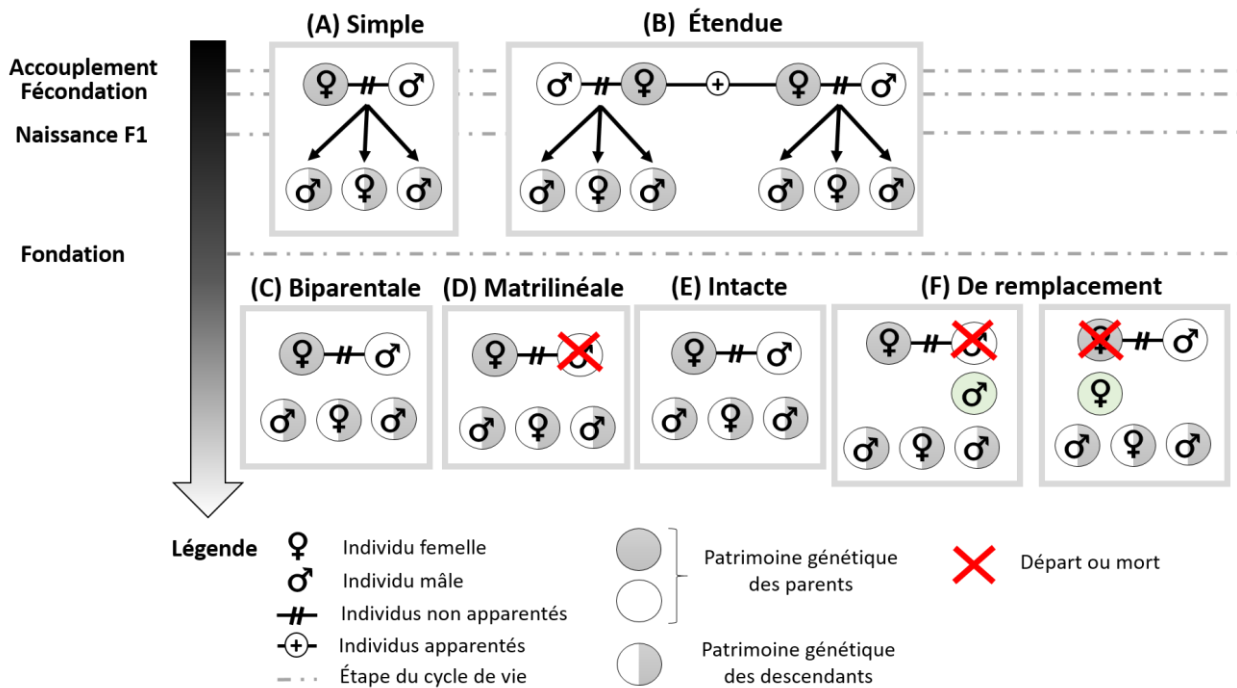


Figure 2 Représentation schématique des différents types d'organisations familiales existant dans le règne animal (D'après Emlen, 1995).

Ces trois niveaux de définition ne sont pas exclusifs, car ils se basent sur trois aspects distincts de l'organisation des couples fondateurs. La vie familiale, selon les individus présents durant et après la fondation, va induire l'apparition d'interactions sociales multiples entre les différents protagonistes de la famille, dont la plus connue est le soin parental.

1.1.3.3. Les soins parentaux : cœur des interactions familiales

1.1.3.3.1. Définitions

Il est délicat de donner une définition précise et unique d'un soin parental, car la terminologie utilisée par les spécialistes est très variée et elle a amené son lot de confusions dans la compréhension de ce concept. Le soin parental a plusieurs synonymes dans la littérature internationale : la dépense parentale, l'investissement parental, l'effort parental, ou encore l'effet parental (Clutton-Brock 1991; Royle et al. 2012). Chacun de ces termes a une définition plus ou moins nuancée :

- ❖ Le **soin parental** a été défini comme n'importe lequel des traits parentaux comportementaux (e.g. nourrissage, couvaison, protection) ou non comportementaux (e.g. vitellus, gestation, viviparité) qui va améliorer la valeur sélective de la descendance (Clutton-Brock 1991).
- ❖ La **dépense parentale** ou **coût parental**, ou encore "**parental expenditure**" en anglais, est définie comme n'importe lequel des prolongements des ressources parentales (incluant le temps, l'énergie et les ressources), utilisé pour soigner un ou plusieurs descendants (Clutton-Brock 1991).



- ❖ L'**investissement parental** est défini comme n'importe lequel des investissements d'un parent envers un descendant individuel, augmentant la survie et le succès reproducteur de ce dernier, et mettant en danger l'habilité du parent à investir dans un autre descendant actuel ou futur (Trivers 1972).
- ❖ L'**effort parental** constitue la combinaison des coûts en fitness pour les parents de la production et du soin à l'ensemble des jeunes, dans une période spécifique du cycle de vie d'un animal (e. g. période de reproduction) (Low 1978). Ce dernier se divise en deux composantes: l'effort parental, comme défini ci-contre, et l'effort de reproduction ou «mating effort», défini comme la proportion de ressources énergétiques allouées à l'attraction du partenaire sexuel (Low 1978).
- ❖ L'**effet parental**, également appelé **effet paternel** ou **maternel**, représente les modifications du phénotype des descendants induites par l'environnement prodigué par le parent durant le développement indépendamment des effets directs des gènes hérités (Cheverud and Moore 1994; Mousseau and Fox 1998). Il inclut les soins parentaux directs (Cheverud and Moore 1994), mais aussi indirects comme les effets des hormones maternelles sur le développement des jeunes (Groothuis and Schwabl 2008), ou encore de la condition physique de la mère qui est corrélée à celle de ses descendants (Schluter and Gustafsson 1993).

Dans le cadre de cette thèse nous nous baserons sur la notion de soin parental et de coût parental, car les expériences ont été réalisées à l'échelle d'un groupe de descendants et non pas à une échelle individuelle.

1.1.3.3.2. Occurrence et diversité des formes des soins parentaux

L'occurrence des soins parentaux reste relativement faible dans la nature, puisque la majorité des espèces ne vont pas plus loin qu'un investissement énergétique dans la fabrication d'un œuf et de ses composants (e.g. vitellus, coquille... etc.) (Royle et al. 2012). Le vitellus (i.e. réserves lipidiques au sein de l'œuf utilisées par l'embryon lors de son développement) constitue la première forme de soin parental, puisqu'il permet un approvisionnement énergétique des gamètes. Comme nous l'avons vu précédemment, la sélection d'un site d'oviposition optimal et la construction de nids ou de terriers sont également des formes de soins parentaux indirects (voir 1.1.2.2). Une fois le nid établi, les parents vont prodiguer à leurs juvéniles des soins directs prenant différentes formes :

- ❖ La **protection des œufs** par un ou les deux parents, ce qui va augmenter la fitness des descendants en protégeant les œufs des pressions biotiques (e.g. espèces oophages, parasitoïdes, parasites) et abiotiques (e.g. dessiccation, hypoxie, immersion) (Royle et al. 2012). Il a en effet été montré, par de nombreuses expériences de retrait des parents, que ce comportement avait une valeur adaptative. Il permet en effet de limiter la perte d'œufs par prédation (Melber and Schmidt 1975; Requena et al. 2009), de limiter la dessiccation



(Forester 1984; Aubret et al. 2005), de maintenir une température adéquate au développement de l'embryon (i.e. incubation) (Deeming 2001), ou encore d'améliorer l'oxygénation des œufs (Green and McCormick 2005). Ce type de soin est retrouvé chez les espèces dont les familles resteront à une localisation fixe après la ponte et constitue la forme la plus répandue de soin parental post-fécondation au sein des amphibiens, poissons et invertébrés (Blumer 1982; Crump 1995; Costa 2006).

- ❖ Le **transport des œufs et des jeunes** par les parents après la ponte. Ce dernier peut être interne, comme chez les grenouilles marsupiales possédant une poche spécifique pour incuber leurs œufs (Duellman and Maness 1980), ou chez de nombreux cichlidés (poissons téléostéens) qui incubent ces derniers dans leur bouche (Oppenheimer 1970). Il peut également être externe, comme chez les punaises d'eau (Smith 1976), les scorpions (Shaffer and Formanowicz 1996), certaines pieuvres (Seibel et al. 2005), ou encore certains mammifères (Altmann and Samuels 1992), qui transporteront leurs œufs et/ou jeunes sur leur dos ou entre leurs tentacules. Ce type de soins profère les mêmes avantages que la protection des œufs, mais va rendre cette dernière plus facile puisque les parents peuvent se mouvoir plus facilement.
- ❖ La **viviparité**, qui est caractérisée par la rétention des œufs fertilisés dans les voies reproductrices, est également une forme de soin direct. Cette dernière permettra de protéger les œufs des prédateurs et des conditions environnementales. Très répandue chez les mammifères marsupiaux et euthériens (Sharman 1976), elle est également retrouvée chez les reptiles squamates (Blackburn 2006), certains poissons (Blackburn 2005), certains insectes (Meier et al. 1999), ainsi que chez d'autres invertébrés dont les arachnides, les mollusques, ou encore les échinodermes (Adiyodi and Adiyodi 1989).
- ❖ La **protection des jeunes**, de la même façon que pour celle des œufs, sera illustrée par la présence des parents après éclosion des œufs à un endroit fixe (nid/terrier), ou sous forme d'une escorte des jeunes (Royle et al. 2012). Cette forme de soin post-éclosion se traduit par des formes de soins très spécifiques pouvant varier fortement d'une espèce à l'autre. Par exemple, certains amphibiens vont construire des canaux entre les différentes mares temporaires pour que leurs jeunes puissent fuir la dessiccation (Kok et al. 1989) ; tandis que certains coléoptères nécrophores produiront des substances antimicrobiennes pour limiter la croissance de compétiteurs nécrophages sur le cadavre dans lequel ils vont pondre et avec lequel ils nourriront leurs petits (Rozen et al. 2008).
- ❖ Le **nourrissage des jeunes** après éclosion. Cet approvisionnement peut se faire par accumulation de ressources avant l'éclosion (e.g. abeilles et guêpes solitaires) (Field 2005), ou de façon progressive par une distribution régulière des ressources aux jeunes (e.g. oiseaux, insectes, crustacées, amphibiens) (Weygoldt 1980; Diesel 1989; Ydenberg 1994;



Field 2005). Ces ressources peuvent être issues de l'environnement et administrées aux jeunes sans transformation (e.g proies vivantes), ou après une prédigestion (e.g. régurgitation) (Clutton-Brock 1991; Smiseth et al. 2003; Royle et al. 2012). Elles peuvent également avoir une forme plus spécifique, comme le lait administré aux petits chez les mammifères (Clutton-Brock 1991), ou plus extrême dans le cas de la matriphagie observée chez certains arachnides, pseudoscorpions et dermoptères (Evans et al. 1995; Suzuki et al. 2005; Tizo-Pedroso and Del-Claro 2005).

- ❖ Le **soin post-sevrage** se traduit par un investissement parental persistant après l'indépendance nutritionnelle des jeunes. Ce dernier est assez rare chez les vertébrés où il est observé chez des espèces présentant une forte longévité (Clutton-Brock 1991) et assez fréquent chez les invertébrés, notamment chez de nombreux insectes sociaux (Zhukovskaya et al. 2013). Il peut prendre la forme d'une aide à la compétition pour les ressources, comme chez les cygnes (Scott 1980), d'un accès facilité à une réserve de nourriture, comme chez les écureuils roux (Boutin et al. 2000), d'un léchage de la cuticule permettant de retirer les conidies de champignons entomopathogènes chez les fourmis (Reber et al. 2011; Okuno et al. 2012) et les termites (Rosengaus et al. 1998b; Yanagawa and Shimizu 2007) ou encore d'une simple défense des individus, comme chez les coléoptères nécrophores qui protègent leur descendance jusqu'à 48 heures après leur sevrage (Smiseth et al. 2003).

L'investissement énergétique des parents dans ces soins va varier fortement dans le règne animal, puisqu'on retrouvera à la fois des soins uniparentaux par le mâle (i.e. soin paternel), uniparentaux par la femelle (i.e. soin maternel), ou un investissement égal dans ces soins de la part des deux sexes (i.e. soin biparental). Les soins parentaux étant à la fois coûteux pour les parents et bénéfiques pour la descendance, ils vont induire l'apparition de nombreux conflits entre les individus d'une même famille.

1.1.3.4. Coûts et bénéfices de la vie de famille

Au sein d'une famille, il existe deux types de coûts qui peuvent être subis par les individus : les coûts inhérents à la simple vie de groupe (Krause and Ruxton 2002), et les coûts inhérents à la vie de famille, et plus particulièrement à l'expression de soins parentaux (Alonso-Alvarez and Velando 2012). Au cours de cette vie familiale, les parents sont en effet confrontés à un compromis (i.e. trade-off) dans l'allocation de leurs ressources au soin, puisque ce dernier est à la fois coûteux et bénéfique. Les coûts des soins peuvent être physiologiques ou non. Les coûts physiologiques se traduisent par une allocation de ressources énergétiques dans ces soins qui ne pourront être investies dans la recherche d'un nouveau partenaire et dans la production d'une prochaine descendance (Trivers 1972; Alonso-Alvarez and Velando 2012). Les coûts non physiologiques se traduisent quant à eux par une exposition plus forte aux prédateurs, aux compétiteurs, et aux parasites, pouvant se concrétiser par des blessures et/ou des infections, et surtout par un temps réduit à allouer à la reproduction (Trivers 1972; Alonso-Alvarez and Velando 2012). Ces deux



types de coûts sont corrélés entre eux, puisqu'une réduction des stocks d'énergie (i.e. ressources) induira une moins bonne capacité à fuir un prédateur, par exemple. À ces coûts directs pour les parents, viennent s'ajouter des conflits d'intérêt entre les individus de la famille pour l'allocation des soins, qui peuvent se traduire par une baisse de fitness (Parker et al. 2002; Royle et al. 2004). Ces conflits d'intérêts apparaissent lorsque les individus n'ont pas le même génotype ou lorsque l'accès aux ressources est limité, et ils prennent la forme de conflit sexuel (i.e. entre les parents) (Trivers 1972; Lessells and McNamara 2012), de rivalité entre descendants (Mock and Parker 1997; Roulin and Dreiss 2012), ou même entre les parents et leurs descendants (Kilner and Hinde 2012). Les bénéfices des soins prodigués, quant à eux, peuvent se manifester sur le court terme par l'augmentation de la survie des jeunes pendant leur développement, ou sur le long terme par l'augmentation de la survie et de la fécondité de la descendance une fois adulte (Alonso-Alvarez and Velando 2012). Ces soins permettent ainsi d'augmenter la fitness de la descendance et donc indirectement celle des parents.

1.1.3.5. Le cas particulier des animaux eusociaux

L'organisation hiérarchique des sociétés d'animaux, où différents groupes d'individus au sein de la colonie ont des fonctions précises (i.e. castes) (voir 1.1.4.1) plus ou moins altruistes, rend leurs stratégies de fondation et les interactions familiales au sein des colonies très particulières. D'après la théorie de la sélection de parentèle illustrée par la loi d'Hamilton, pour une espèce dite eusociale (i.e. socialité vraie, voir 1.1.4.1), la fitness ne se calcule pas à l'échelle individuelle, mais à l'échelle de l'ensemble des individus apparentés de la colonie, on parle alors de fitness inclusive (Hamilton 1964). Les comportements altruistes seront donc favorisés si et seulement si l'équation $c < b \times r$ est respectée, où c est le coût du comportement altruiste pour le donneur, b le bénéfice pour le receveur, et r le coefficient d'apparentement entre le donneur et le receveur (Hamilton 1964). Cette équation a été proposée pour expliquer la persistance de comportements altruistes ayant mené à l'évolution de sociétés animales élaborées qui allait à l'encontre des principes de la sélection naturelle émis par Darwin. Dans le cadre de la vie coloniale chez les insectes et mammifères dits eusociaux, la famille prend la forme particulière et complexe d'une colonie. Cette dernière peut avoir une structure variable selon le type et le nombre d'individus reproducteurs présents en son sein (voir 1.1.4.3.4).

1.1.4. Eusocialité et vie familiale : le cas particulier des termites

1.1.4.1. Définition de l'eusocialité

Parmi tous les acteurs du règne animal, ceux qui ont opté pour une organisation coloniale de leurs populations présentent un fort succès évolutif. En effet, les insectes eusociaux représentent à eux seuls 50% de la biomasse des insectes, qui eux même représentent 80% des différentes formes de vie animale (Hölldobler and Wilson 2009). À titre d'exemple, la biomasse de fourmis retrouvée en Amazonie est quatre fois supérieure à celle de tous les vertébrés terrestres confondus (Figure 3). Ce chiffre sans appel, s'explique par l'incroyable diversité et adaptabilité de ces insectes qui



leur ont permis de s'adapter aux milieux les plus extrêmes grâce aux caractéristiques inhérentes à la vie sociale.

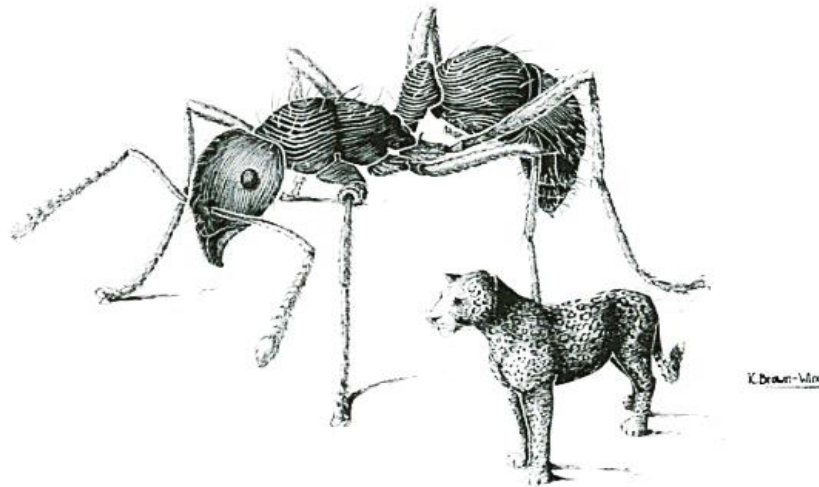


Figure 3 Dans la forêt tropicale d'Amazonie, la biomasse de fourmis est quatre fois supérieure à celle de tous les vertébrés terrestres réunis. Cette différence est ici illustrée par une comparaison de la taille relative représentant cette variation de biomasse entre une fourmi de l'espèce *Gnamptogenys pleurodon* et celle d'un jaguar (Dessin original de K. Brown-Wing, Hölldobler and Wilson, 1994).

L'eusocialité est le plus haut niveau de la socialité dans le règne animal. Un animal est dit eusocial si et seulement si aux moins deux générations de descendants se chevauchent dans le temps au sein d'une même colonie, si un soin coopératif des jeunes par les adultes est présent, et si on observe un partage des tâches entre différents groupes d'individus dont un est spécialisé dans la reproduction. Cette division du travail au sein des colonies d'animaux eusociaux est un phénomène nommé polyéthisme de caste. Ce dernier repose sur la division de la colonie en différents groupes d'individus spécialisés dans des tâches comportementales (i.e. castes).

On trouve généralement trois grandes castes chez la plupart des animaux eusociaux : les reproducteurs, les ouvriers et les soldats (Figure 4). Ces derniers ont chacun pour rôle respectif principal, la reproduction, le soin aux jeunes et l'entretien du nid et pour finir la défense de la colonie.



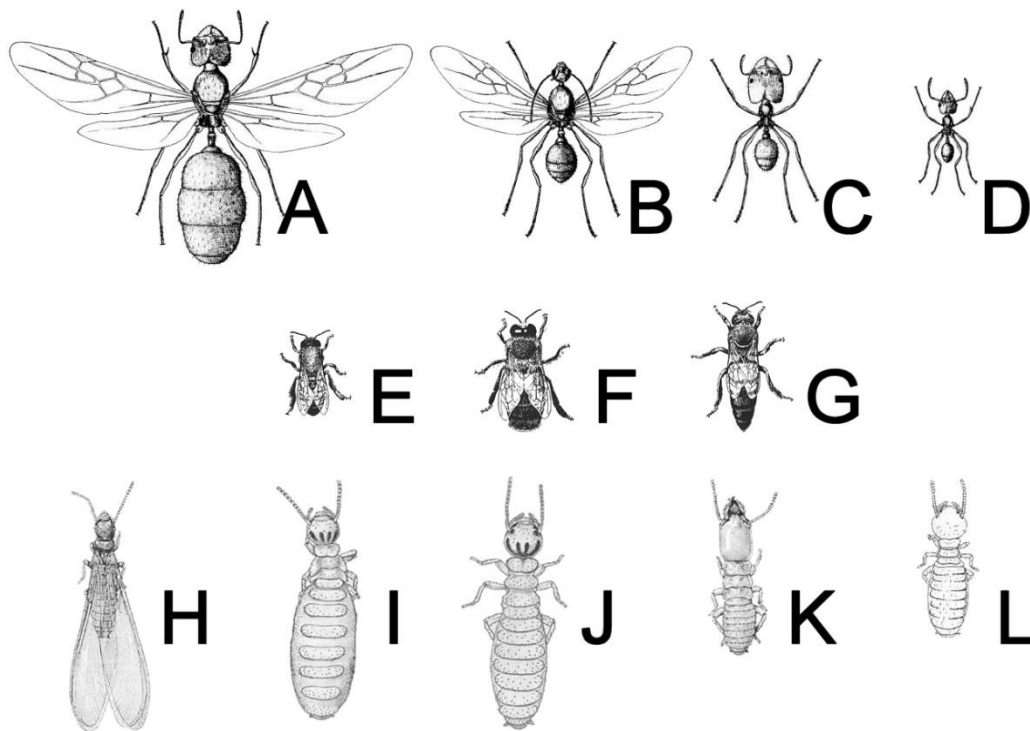


Figure 4 Dessin d'illustration de la diversité morphologique des principales castes chez les insectes eusociaux les plus connus. A-D : Fourmi (*Pheidole pallidula*), A : Reine B : Mâle, C : Soldat, D : Ouvrière. E-G : Abeille (*Apis mellifera*), E : Ouvrière, F : Mâle ou faux bourdon, G : Reine. H-L : Terme (*Reticulitermes flavipes*), H : Reproducteur ailé, I : Reproducteur brachyptère, J : Reproducteur aptère, K : Soldat, L : Ouvrier (D'après W. Nylander & P.-P. Grassé, 1982).

La majorité des taxons dit eusociaux sont des invertébrés de la classe des Insectes appartenant principalement aux Ordres des Isoptères et des Hyménoptères (certains Vespidés et Apidés et tous les Formicidés). Il existe également des espèces de crustacés eusociaux comme les crevettes du genre *Synalpheus* (Duffy 1996). Le rat taupe nu *Heterocephalus glaber* et le rat-taupe de Damara *Cryptomys damarensis* sont les rares vertébrés eusociaux connus (Jarvis 1981). Leurs colonies s'organisent sous forme d'une caste reproductrice constituée d'une unique femelle se consacrant à la reproduction, et de castes composées de femelles stériles ouvrières ou nourrices, ainsi que de mâles non stériles vivant en harem. Les ouvrières réalisent l'entretien du nid et la recherche de nourriture, les nourrices sont inféodées au soin aux jeunes, tandis que les mâles auront pour rôle de féconder l'unique femelle reproductrice (Jarvis 1981). Ces animaux sont diploïdes et possèdent plusieurs caractères remarquables tels que la présence des deux sexes dans la caste ouvrière, la coprophagie, la capacité des individus à remplacer la femelle reproductrice décédée en devenant fertiles et une vie souterraine. L'ensemble de ces critères rendent l'organisation sociale des rats taupes très comparable à celle retrouvée chez les Isoptères.

1.1.4.2. Biologie des Isoptères

1.1.4.2.1. Phylogénie

Les termites sont des insectes formant un groupe monophylétique. Jusqu'alors classé au sein du super-ordre des Dictyoptères en tant qu'ordre des Isoptères aux côtés des Mantidés et des



Blattodés, l'étude de Inward et al. (2007) a montré que ce dernier est désuet et que les termites doivent être classés en tant que famille au sein de l'ordre des Blattodés, comme suggéré dans des études précédentes (Lo et al. 2003; Terry and Whiting 2005). Cependant, les travaux récents de Misof et al. (2014) confirment cette position de l'Ordre des Isoptères dans la phylogénie des Hexapodes (Figure 5).

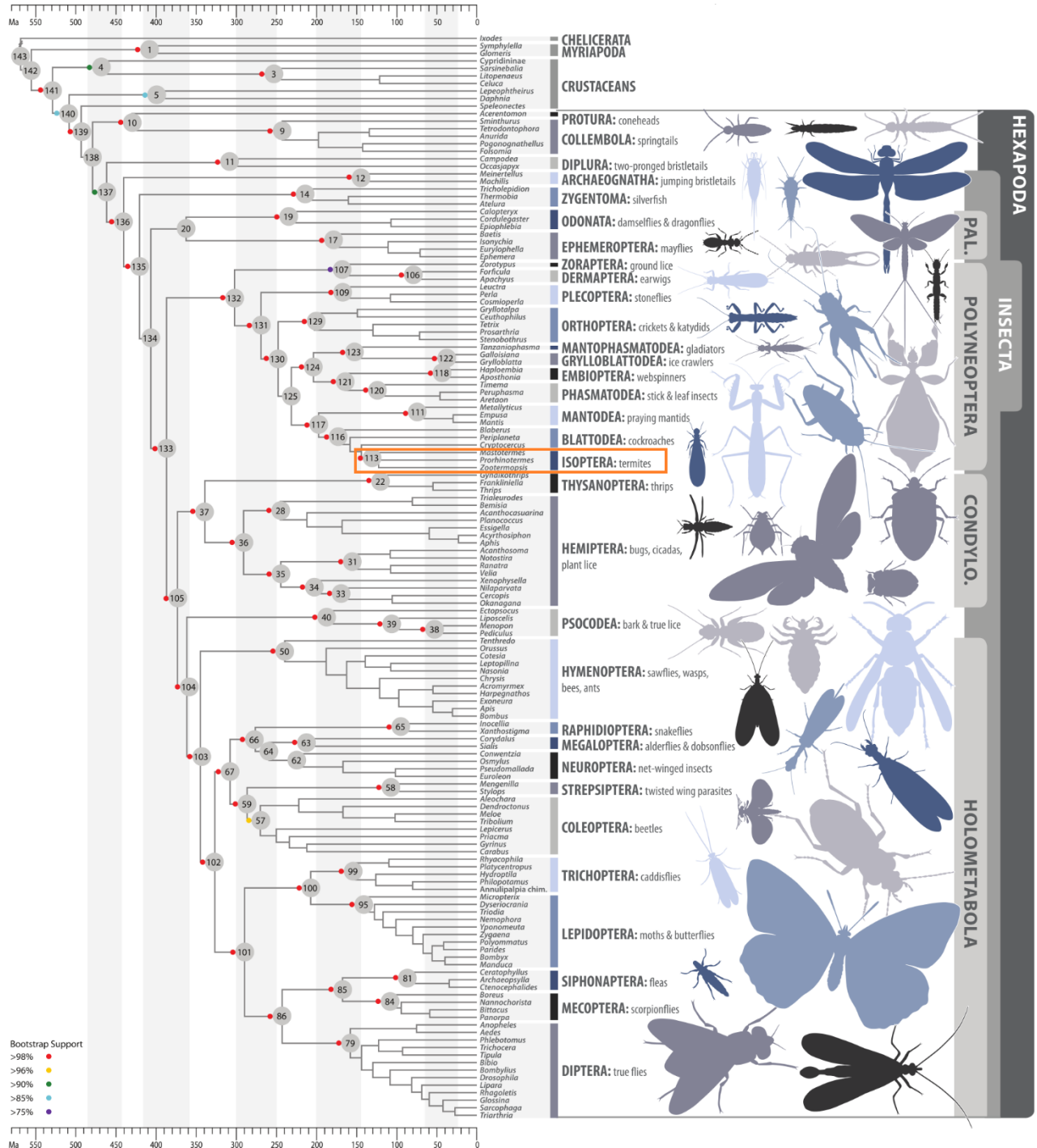


Figure 5 Arbre phylogénétique des Arthropodes obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur 413,459 acides aminés. Le cadre orange indique la position de l'ordre des Isoptères dans cette phylogénie (D'après Misof et al., 2014).



Les termites se différencient des autres familles de Dictyoptères par leur xylophagie, un assemblage symbiotique unique de flagellés (Oxymonades et Hypermastigides) au sein de leur tube digestif, un soin biparental des jeunes et la présence de trophallaxie proctodéale (Inward et al. 2007). Ils se différencient de leur groupe sœur, les blattes du genre *Cryptocercus*, par une pièce génitale mâle réduite et symétrique, des spermatozoïdes non motiles et leur eusocialité (Inward et al. 2007). Ils présentent un développement incomplet de type hémimétabole, une tête prognathe et un pronotum réduit, des pièces buccales broyeuses et deux paires d'ailes de tailles égales possédant une suture à leur base permettant aux imagos de s'en débarrasser après le vol nuptial (Krishna and Weesner 1969).

Les 2500 espèces de termites connues sont actuellement réparties en huit familles : Mastotermitidés, Hodotermitidés, Archotermopsidés, Stolotermitidés, Kalotermitidés, Rhinotermitidés, Serritermitidés et Termitidés (Engel et al. 2009; Krishna et al. 2013; Bourguignon et al. 2015). Les travaux récents de Legendre et al. (2015) ont permis de réaliser une phylogénie des Isoptères, à partir de données moléculaires, qui a clarifiée la place des différentes familles au sein de cet ordre. L'arbre phylogénétique obtenu (Figure 6) met en avant que le groupe contenant les Hodotermitidés, les Archotermopsidés et les Stolotermitidés constitue un groupe sœur de l'ensemble des autres familles de termites, à l'exception de celle des Mastotermitidés. La famille des Serritermitidés est quant à elle nichée dans celle des Rhinotermitidés.



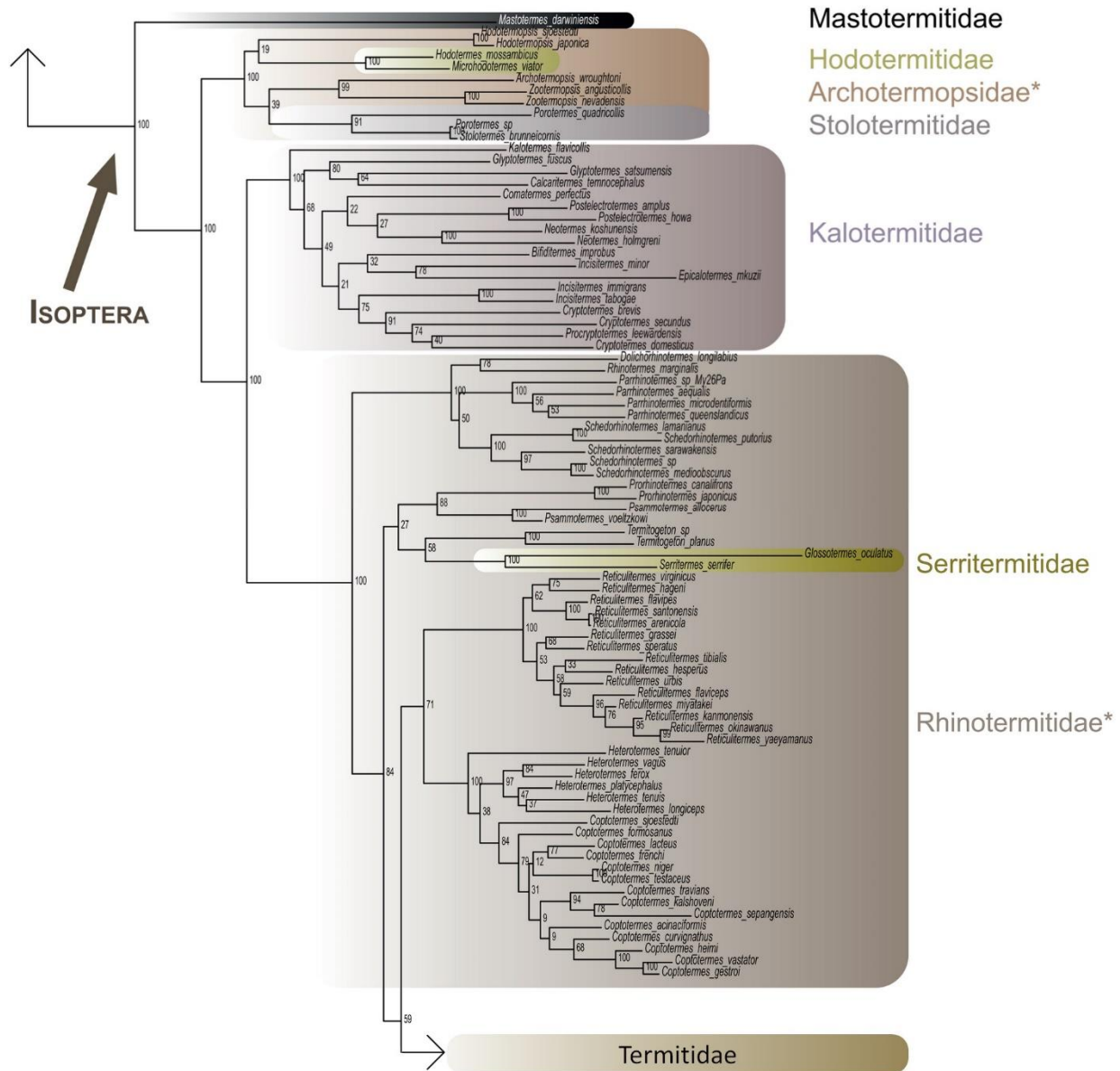


Figure 6 Arbre phylogénétique de l'Ordre des Isoptères obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur six marqueurs moléculaires. Les noms de chaque famille sont indiqués sur la droite de l'arbre. Chaque nœud a été vérifié par calcul de bootstrap. Les (*) indiquent les familles non monophylétiques (Legendre et al., 2015). La phylogénie complète de la famille des Termitidae est disponible en Annexe 1.

1.1.4.2.2. Modes de vie

Du fait de leur mode de vie colonial, les individus cohabitent dans un même nid appelé termitière qui peut prendre des formes très variées. Une colonie de termites se divise en une partie inerte, composée de structures architecturales constituant un ensemble de galeries et de loges formant le nid (i.e. termitière), et une partie active, composée de l'ensemble des individus constituant la colonie. L'écologie des termites se résume en quatre modes de vie décrit par les travaux de Abe (1987) et Shellman-Reeve (1997b):

- ❖ Les termites dit « **single piece nesters** » ou « one piece nesters » nichent dans un même morceau de bois qui va constituer un nid unique durant toute la vie de la colonie. Ce dernier constitue à la fois une source de nourriture (i. e. diverses essences de bois) et un abri. Ce



mode de vie concerne 10 à 15% des espèces de termites. Il inclut tous les genres de Termopsidés (i. e. *Zootermopsis* et *Porotermes*), la majorité des genres de Kalotermitidés (i. e. *Kalotermes* et *Incisitermes*) et un genre de Rhinotermitidés (i.e. *Prorhinotermes*). Lorsque les nutriments contenus dans le bois deviennent trop rares, les reproducteurs ailés essaient pour fonder une nouvelle colonie et la colonie mère meurt. En effet, le caractère putrescible et non réapprovisionnement du bois fait de ce mode de vie le plus instable de tous.

- ❖ Les termites dits « **intermediate nesters** » ou « multiple-site nesters » incluent les espèces dont la vie de la colonie mature va se dérouler dans plusieurs nids raccordés entre eux. En effet, contrairement aux one piece nesters, ces termites construisent des galeries souterraines et des pistes de fourrage couvertes vers de nouvelles sources de nourriture (Noirot 1970). Par ces mêmes galeries, ils ont la possibilité de changer de nid lorsque les conditions dans le premier deviennent défavorables. Les familles des Mastotermitidés, une espèce de Kalotermitidé (*P. simplicicornis*), quelques genres de Termitidés (Abe 1987) et de nombreux genres de la famille des Rhinotermitidés, incluant nos modèles d'étude, les *Reticulitermes* mais également les *Heterotermes*, et des *Coptotermes* (Lenz 1994) sont les représentants de cette classe écologique de termites. La fondation d'une nouvelle colonie peut se faire de deux façons : par des reproducteurs ailés sans ouvriers (Roisin and Keller 1993; Shellman-Reeve 1997b) (i.e. essaimage ou fondation indépendante) ou par une cohorte d'ouvriers avec ou sans soldats et reproducteurs ailés ou néoténiques quittant le nid (i. e. bourgeonnement) (Nutting 1966b; Gay and Calaby 1970; Weesner 1970; Pichon et al. 2007) (voir 1.1.4.3).
- ❖ Les termites dit « **separate nesters** » ou « central – site nesters » nichent dans un habitat séparé de leur nourriture issue du milieu extérieur au nid. La colonie vit au sein d'un nid bien défini, située en position centrale entre différentes zones de fourrage où les ouvriers vont chercher la nourriture. Les espèces de termites présentant ce mode de vie incluent tous les genres de la famille des Hodotermitidés, la majorité des genres de Termitidés (*Amitermes*, *Microcerotermes*, *Nasutitermes*, *Trinevitermes*, *Cubitermes*, *Macrotermes* et *Odontotermes*) et quelques espèces de Rhinotermitidés (certains *Coptotermes* et les *Schedorhinotermes*). La fondation d'une nouvelle colonie peut se faire également par fondation indépendante ou bourgeonnement, néanmoins les reproducteurs primaires ou néoténiques peuvent être plus de deux pour fonder une colonie grâce à des phénomènes de pléométries (voir 1.1.4.3).
- ❖ Les termites dit « **termites – inquiline nesters** » passent leur vie dans le nid d'une autre espèce de termites évitant ainsi les coûts énergétiques associés à l'entretien du nid et au fourrage. Ils bénéficient ainsi d'une protection contre les prédateurs et contre les variations de température ainsi que d'une source de nourriture (Araujo 1970; Basalingappa 1970; Bouillon 1970; Noirot 1970; Roonwal 1970; Collins 1980). Ils appartiennent exclusivement au genre *Serritermes* de la famille des Serritermitidés et à quelques genres de Termitidés.



1.1.4.2.3. La diversité d'architecture des nids

Différentes architectures de nids sont associées aux différents modes de vies décrits précédemment. Les termites présentent des aptitudes et des façons de construire très variables d'une famille à l'autre allant de l'excavation dans l'humus ou le bois sec, à de véritables constructions épigées de formes diverses. Dans l'ensemble, ces derniers sont toujours composés en partie de matières fécales issues de plantes partiellement digérées donnant des « nids cartons », ou issues de sols digérés, on parle alors de « nids monticules ». Ces matières fécales sont peu coûteuses à produire et facilement malléables pour construire des structures, mais elles sont surtout dotées de propriétés antifongiques participant à l'hygiène du nid (Rosengaus et al. 1998a; Chouvenec et al. 2013).

Tous les nids de termites ne sont pas visibles, les termites « one piece nesters » vont par exemple nicher dans le bois mort et les galeries qu'ils y ont creusés pour se nourrir (Figure 7).



Figure 7 Photographie d'une colonie de *Kaloterme flavicollis* dans son nid de bois sec (Copyright T. Andrieux).

Les « intermediates nesters » vont majoritairement réalisés des nids souterrains et semi souterrains. Ces derniers seront composés d'un réseau de galeries et de loges situé soit dans des monticules ou à la fois dans des morceaux de bois morts ou du bâti et le sol (*Reticulitermes* et *Coptotermes*) (Figure 8).



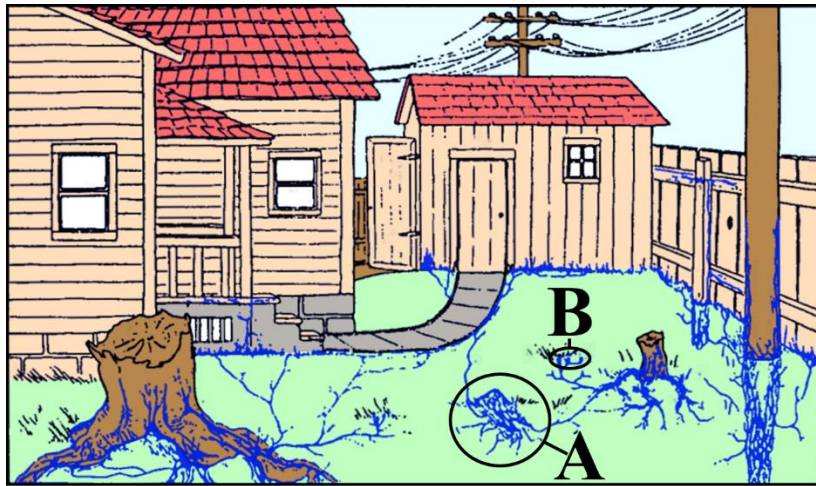


Figure 8 Schéma combinant les diverses implantations possibles d'un nid de *Reticulitermes hesperus*. A : Emplacement supposé du copularium, point de départ de la termitière ; B : orifice de sortie des essaimants. En bleu, les galeries et cavités du nid (D'après A. L. Pickens, 1934 et Grassé, 1982).

Les « **central piece nesters** » présentent quant à eux les nids les plus élaborés sous forme de monticules parfois plus hauts qu'un homme et à l'architecture interne extrêmement complexe (Figure 9). Chez les espèces présentant les nids les plus sophistiqués (i.e. Termitidés sous famille des Macrotermitinés), on retrouve en leur centre une chambre royale fortifiée permettant de défendre le couple royal, et notamment la reine physogastre en cas de destruction de la termitière, un système de cheminées et de soupiraux permettant la ventilation et la régulation du gradient de température et d'hygrométrie au sein du nid (Grassé 1984; Korb 2003) et des champignonnières permettant la culture de champignons basidiomycètes du genre *Termitomyces* (Rouland-Lefèvre 2000; Rouland-Lefèvre et al. 2006).

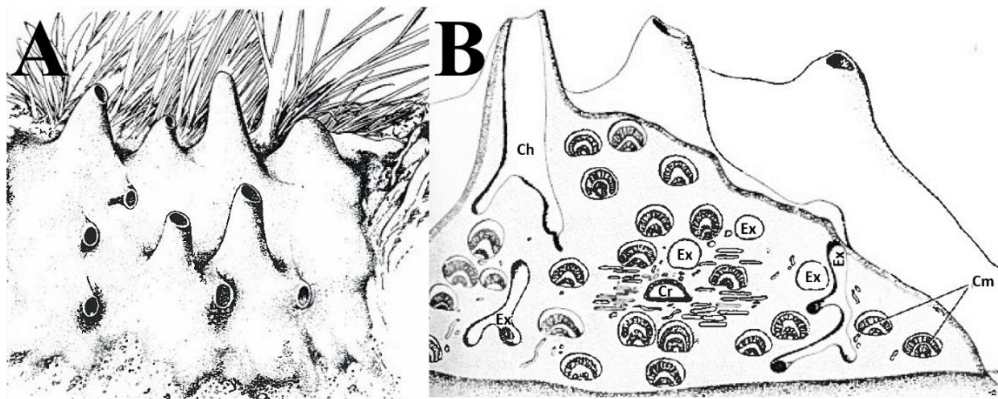


Figure 9 Nid de *Protermes minutus* en vue externe (A) et en coupe transversale (B). Ex : Cavité, Ch : Cheminée, Cr : Chambre royale entourée d'un réseau serré de galeries, Cm : Chambre à meules (D'après Grassé, 1944).

Ces derniers permettent une meilleure assimilation de la lignine contenue dans la cellulose ainsi qu'une supplémentation en azote et en vitamines (Krishna and Weesner 1969; Hyodo et al. 2000; Rouland-Lefèvre et al. 2006). Certains nids sont également partiellement ou totalement arboricoles et sont raccordés à un réseau de galeries souterraines par des galeries couvertes serpentant le long des troncs (Figure 10).



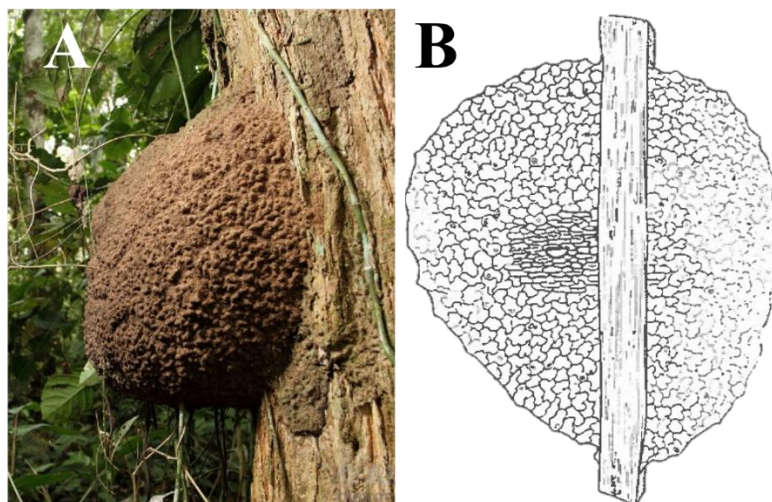


Figure 10 Exemples de nids arboricoles. (A) Nid de *Nasutitermes* sp. en vue externe (Copyright A. Wild), (B) et en coupe transversale révélant une structure alvéolaire avec la loge royale en son centre (Grassé, 1952).

Il est à noter que les termites occupent généralement les mêmes écosystèmes et niches écologiques que de nombreuses espèces de fourmis qui constituent leurs principaux prédateurs malgré l'existence de mammifères termitophiles. Ces dernières peuvent rapidement décimer des colonies entières pour se nourrir des termites et de leur couvain (Figure 11).

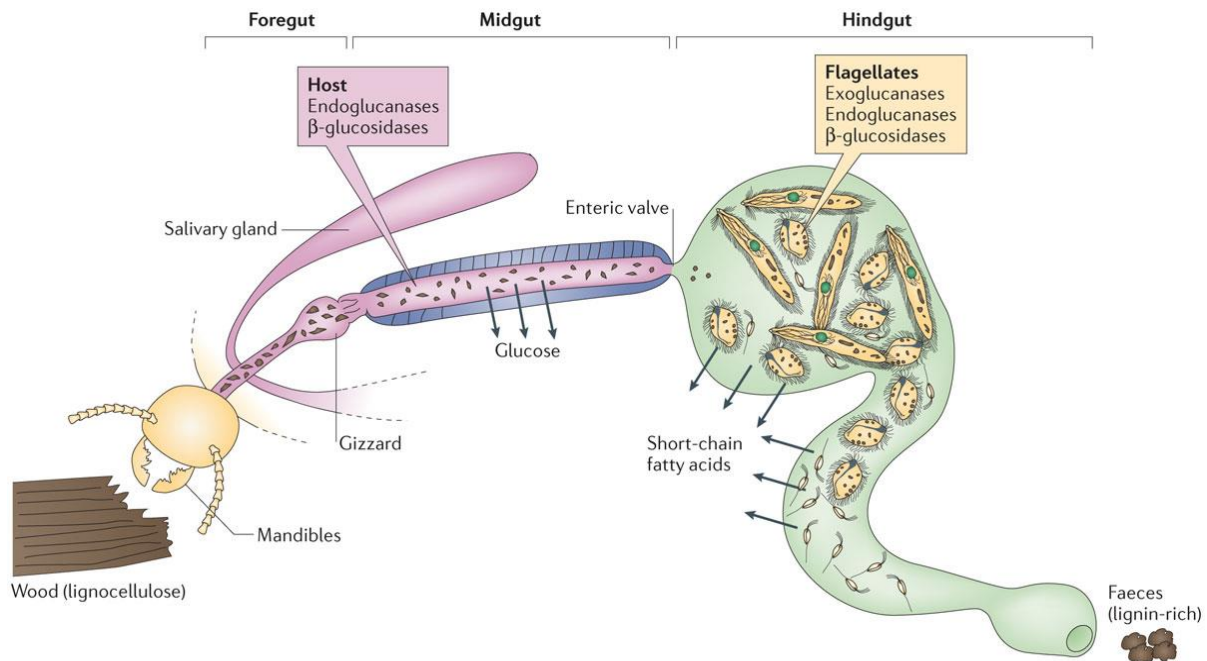


Figure 11 Photographie d'une ouvrière de fourmi de l'espèce *Neoponera commutata* retournant au nid avec une dizaine de termites dans ces mandibules (Copyright A.Wild).

1.1.4.2.4. Régimes alimentaires

Le régime alimentaire des termites se compose de matière végétale à différents stades de décomposition, on parle de différents degrés d'humification. Les termites font partie des rares animaux capables de dégrader la cellulose grâce à leur système digestif en symbiose (pour la majorité des espèces) avec un ensemble de protozoaires, eux même en symbiose avec des bactéries, qui vont sécréter des cellulases (Figure 12) (Nakashima et al. 2002; Ni and Tokuda 2013). Ce microbiote va permettre une excellente dégradation de la lignocellulose contenue dans le bois induisant de forts taux d'assimilation des nutriments rendant leur panse bien plus efficace que celle des ruminants (Breznak and Brune 1994).





Nature Reviews | Microbiology

Figure 12 Représentation schématique du système de digestion de la cellulose des termites. La digestion de la lignocellulose chez les termites sera le résultat des actions combinées du système digestif de l'insecte et de son microbiote. Les particules de bois produites par l'action des mandibules seront mélangées à de la salive et des enzymes dans l'œsophage, puis broyées grâce aux muscles du jabot. Le glucose extrait du bois par cette étape est ensuite ingérée via l'épithélium digestif tandis que le broyat est transmis à la panse via la valve entérique. Dans la panse, les morceaux de bois seront phagocytés puis hydrolysés par des flagellés et des bactéries cellulolytiques sécrétant de puissantes cellulases et hemicellulases produites dans leurs vacuoles digestives. Les produits de cette fermentation microbienne sont ingérés par l'hôte tandis que les résidus ligneux sont excrétés sous forme de fèces (Brune, 2014).

La diversité spécifique des communautés symbiotiques retrouvées dans la panse des termites varie fortement d'un genre, voire même d'une espèce, à l'autre allant d'associations simples (3 espèces chez *Coptotermes formosanus*) à très complexes (19 espèces chez *Hodotermopsis japonica*) (Brune 2014). D'après la complexité symbiotique de leur système digestif et le contenu de leur bol alimentaire, les différentes espèces de termites ont été également définies en quatre groupes (Donovan et al. 2001) :

- ❖ Le premier groupe (I) regroupe les termites xylophages se nourrissant de bois mort, d'herbe et/ou de litière dont les intestins présentent une symbiose avec des zooflagellés. Les deux espèces du genre *Reticulitermes* étudiées dans cette thèse font partie de ce groupe.
- ❖ Le deuxième (II) regroupe les termites xylophages se nourrissant de bois mort, d'herbe, de litière et de microépiphytes dont les intestins présentent une symbiose avec des champignons basidiomycètes.
- ❖ Le troisième groupe (III) regroupe les termites dit humivores. Ce sont des Termitidés consommant la couche supérieure du sol riche en matière organique (humus) dont les intestins sont en symbiose avec des bactéries.



- ❖ Le quatrième groupe (**IV**) regroupe les termites dit humivores vrais. Ces derniers rassemblent les Termitidés se nourrissant des couches supérieures (humus) et inférieures (éléments minéraux) du sol.

Cette classification met en avant l'existence de deux grands régimes alimentaires chez les termites : la xylophagie (**I + II**) et l'humivorie (**III + IV**).

1.1.4.2.5. Système de castes des Isoptères

Les termites sont des insectes hétérométaboles, c'est à dire à métamorphose incomplète avec une croissance continue par mues successives, les jeunes ayant une morphologie générale ressemblante à celle des adultes. Les termites ont une particularité développementale qui les distingue de l'ensemble des insectes eusociaux puisque seuls les reproducteurs ailés sont des formes adultes (i. e. imago) caractérisés par une cuticule sclérifiée et une paire d'yeux composés fonctionnels. Les reproducteurs secondaires, les ouvriers et les soldats restent au stade larvaire toutes leurs vies, malgré la différenciation d'organes reproducteurs fonctionnels de certains individus et certains stades de développement, on parle alors de néoténie. Ces insectes sont également connus pour leur mode de vie coloniale, leur organisation hiérarchique et leur division du travail qui permettent de les définir comme des insectes eusociaux. Le bon fonctionnement de la colonie est basé sur un système complexe où plusieurs groupes d'individus ont chacun un rôle précis au sein de la colonie, on parle alors de castes. Ils existent cinq grands types de castes réalisant les tâches clefs nécessaires à la pérennité d'une colonie qui sont communes à l'ensemble des Isoptères :

- ❖ Les **larves**, ou premiers stades larvaires, sont des individus juvéniles indifférenciés dont le nombre de stades de croissance va varier d'une espèce à l'autre. Elles sont de couleur blanche, car leur cuticule n'est pas sclérifiée, et sont très dépendantes des ouvriers car elles sont incapables de se nourrir seuls et se déplacent peu (Figure 13). Elles sont nourries par les ouvriers qui vont leur transférer par trophallaxie proctodéale (i.e. de l'anus vers la bouche) ou stomodéale (i.e. de la bouche vers la bouche) des sécrétions contenant du bois digéré et des symbiotes qui constitueront une partie de leur microbiote intestinal. Elles peuvent dans la plupart des cas se différencier soit en nymphes, soit en ouvriers.



Figure 13 Larves de *Reticulitermes* sp. à différents stades de croissance et ouvriers (abdomens colorés) (Copyright A. Wild).



- ❖ Les **nymphes** sont également des stades immatures résultant de plusieurs mues larvaires successives. Ces dernières vont se différencier des ouvriers et des soldats par la présence de bourgeons alaires qui permettront la croissance d'ailes. Ces bourgeons alaires dans les derniers stades de développement de la nymphe se développent en fourreaux alaires qui peuvent être courts (Figure 14 A) ou longs (Figure 14 B). Ces individus sont des stades développementaux intermédiaires qui vont être amenés à se différencier, respectivement, en reproducteurs de remplacement néoténiques brachyptères ou en reproducteurs primaires adultes ailés (i.e. alates). Comme les larves, elles sont généralement incapables de se nourrir seules mais sont assez mobiles.



Figure 14 Photographies de nymphes de *Reticulitermes flavipes* à courts fourreaux (A) et à longs fourreaux (B) (Copyright T. Andrieux).

- ❖ Les **ouvriers** (Figure 15) constituent 80% de la biomasse d'une colonie et sont essentiels à son fonctionnement par la multiplicité de leurs rôles. Ils sont issus des mues successives des stades larvaires suivant les stades larvaires indifférenciés, et présentent également plusieurs stades de développement. Ils ont pour rôles de fourrager pour nourrir les autres castes incapables de se nourrir (i.e. larves indifférenciées, reproducteurs et soldats) et de prodiguer des soins aux œufs et aux juvéniles. Ces soins prennent généralement la forme de léchage des œufs et de la cuticule des juvéniles. L'action mécanique du labre va permettre de retirer les conidies de champignons entomopathogènes et la présence de lysozymes dans la salive va induire une action anti-bactérienne (Rosengaus et al. 1998b; Callewaert and Michiels 2010). Ils sont également responsables de la construction et de l'entretien du nid. Ils sont dépourvus d'ailes. Leurs organes reproducteurs et leurs yeux sont généralement atrophiés, ils communiquent grâce à des substances de contact au sein des galeries et sur le substrat (principalement des hydrocarbures cuticulaires) et grâce à des phéromones plus volatiles (Bagnères and Hanus 2015). Ils peuvent également, dans certains cas, défendre la colonie des intrus (Bagnères et al. 1991).



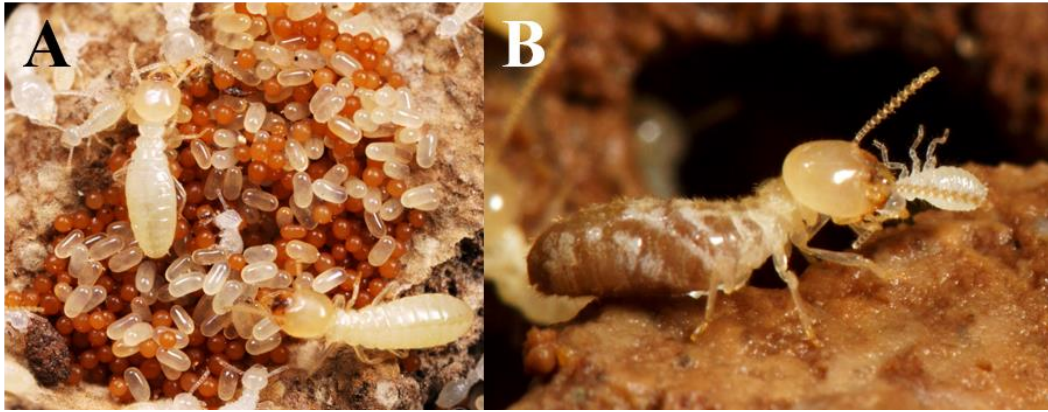


Figure 15 Photographie d'ouvriers de *Reticulitermes* sp. (A) prenant soin d'œufs et (B) portant une larve (Copyright A. Wild et T. Andrieux).

- ❖ Les **soldats**, issus de la différenciation des ouvriers, sont aptères, aveugles et stériles (sauf dans de rares cas, voir alinéa suivant). La morphologie finale est obtenue après un stade dit « soldat blanc », car la capsule céphalique de l'animal n'est pas encore mélanisée. Leur morphologie varie fortement d'un genre à l'autre en faisant un bon outil de détermination spécifique (Figure 16) (Grassé 1982b).

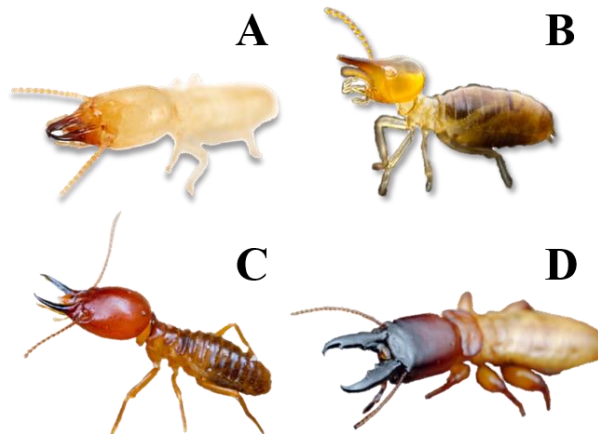


Figure 16 Photographies de soldats de (A) *Reticulitermes flavipes*, (B) *Nasutitermes corniger*, (C) *Syntermes* sp., (D) *Zootermopsis nevadensis* (D'après A. Wild).

Ils sont principalement impliqués dans la défense du nid grâce à la diffusion de signaux d'alarmes vibratoires à travers le substrat permettant un recrutement efficace de congénères, et/ou grâce aux substances défensives présentes dans leurs glandes frontales, et/ou grâce leurs mandibules puissantes (Stuart 1963; Howse 1965; Stuart 1967; Kirchner et al. 1994; Röhrig et al. 1999; Inta et al. 2009). Chez certaines espèces ces mandibules ne sont pas présentes mais sont remplacées par des structures plus spécialisées comme la tête en forme de nasute retrouvée chez les soldats du genre *Nasutitermes* qui contient une glande éjectant une substance visqueuse et collante sur les prédateurs (Figure 16 B) (Prestwich 1979). Ces substances défensives sont généralement des terpénoïdes mais peuvent également être des composés azotés très complexes (Bagnères and Hanus 2015).



- ❖ Les **reproducteurs** ont un rôle capital dans la colonie car ils constituent la seule caste capable de s'accoupler et de pondre. Ils sont divisés en deux types :
 - Les **alates** ou **reproducteurs primaires** (Figure 17) sont issus de la lignée nymphale et sont les seuls adultes (i.e. imagos) des colonies de termites. Ils sont caractérisés par la présence d'une paire d'ailes, de deux yeux composés, d'une cuticule sclérifiée et d'organes reproducteurs fonctionnels.

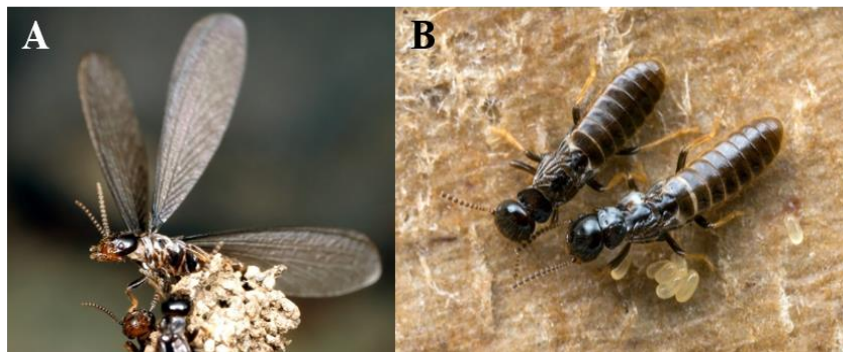


Figure 17 Photographies d'un reproducteur ailé prenant son envol (A) et d'un couple royal désailé et de leur ponte (B) de l'espèce *Reticulitermes flavipes* (Copyright A. Wild et T. Andrieux).

Au moment de leur émergence, ces reproducteurs imaginaux vont s'envoler hors du nid à la recherche d'un partenaire sexuel pour fonder une nouvelle colonie (voir 1.1.4.3.1). Ils permettent donc la reproduction et la dispersion vers de nouveaux habitats. Une fois le partenaire et le site de nidification trouvé, ils perdent leurs ailes et creusent un copularium (i.e. loge ou future chambre royale) (Figure 18) dans lequel les premiers œufs seront pondus, on les appellera alors roi et reine. Ce sont les seuls reproducteurs capables de se nourrir par eux-mêmes.

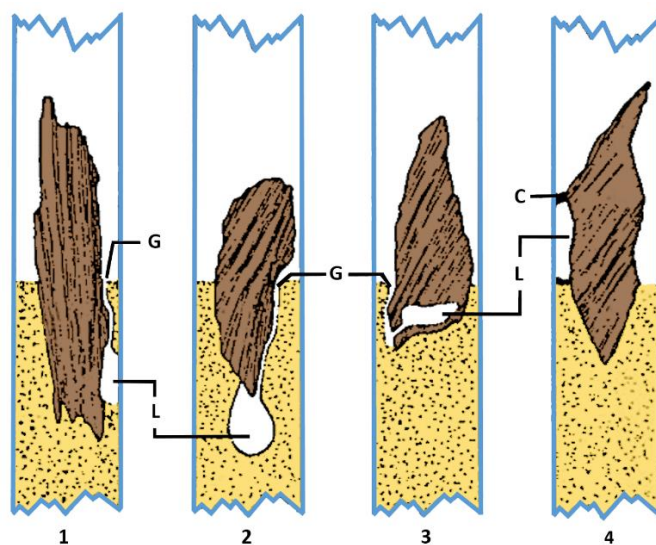


Figure 18 Quatre copularia de l'espèce *Reticulitermes lucifugus* fait dans des tubes en verre d'élevage (en bleu) contenant un morceau de bois (marron) et du sable (jaune). G : galerie, L : loge, C : cloison à base de bois et de substrat prédigéré (d'après Grassé, 1982b).



- Les **reproducteurs secondaires** ou **de remplacement** apparaissent en remplacement du couple royal ou d'un de ces membres si il meurt ou est absent et parfois en complément de la présence du couple royal ou d'un de ces membres. Ils font partie de leur descendance et peuvent être issus des différentes castes présentes dans la colonie. Ils permettent d'augmenter ou de maintenir l'effectif de la colonie en pondant à leur tour. Ils sont généralement incapables de fourrager et de se nourrir par eux-mêmes, néanmoins chez certaines espèces ils vont être capables de fonder de nouvelles colonies avec l'aide d'un groupe d'ouvriers, on parle de bourgeonnement ou de bouturage (voir 1.1.4.3.2). D'après les travaux de synthèse sur les reproducteurs secondaires de Myles (1999) et de Thorne et al. (2003) ils peuvent être de deux types :
 - Les reproducteurs secondaires **adultoïdes** sont des reproducteurs ailés qui restent à l'intérieur du nid au lieu d'essaimer et s'impliquent dans la production d'œufs en tant que reproducteurs supplémentaires. Néanmoins ce cas reste très rare.
 - Les reproducteurs secondaires dit **néoténiques** conservent leurs caractéristiques juvéniles tout en ayant des organes reproducteurs fonctionnels. Leur cuticule reste donc molle et non sclérifiée, ils sont d'une couleur allant du blanc translucide à un beige assez opaque et dépourvus d'ailes développées (Figure 19).



Figure 19 Photographie d'un couple de reproducteurs néoténiques, de soldats et d'œufs de *Reticulitermes flavipes* (Copyright T. Andrieux).

Ils sont issus de la différenciation des nymphes, des ouvriers, et dans de rares cas de soldats, qui ont acquis après des mues successives la capacité de se reproduire (Noirot 1956). Selon leurs origines développementales, on en distingue trois types :

- Les **soldats néoténiques**, différenciés à partir de soldats, ils ne présentent pas d'yeux fonctionnels ni de bourgeons alaires. Ce cas de figure reste relativement rare puisqu'il a été décrit seulement chez un genre d'Archotermopsidés (i.e. *Zootermopsis*).
- Les **néoténiques ergatoïdes** ou **aptères**, différenciés à partir des ouvriers, sont également caractérisés par une absence d'yeux fonctionnels et de bourgeons alaires.









- Les **néoténiques nymphoïdes** ou **brachyptères**, différenciés à partir des nymphes, sont dotés d'yeux fonctionnels et de bourgeons alaires.

1.1.4.2.6. Voies de différenciation des castes

Si on retrouve ces grands types de castes chez l'ensemble des espèces de termites, leurs voies de développement vont néanmoins varier d'un genre et d'une espèce à l'autre. En effet, les différents genres de termites vont s'organiser le long d'un gradient d'eusocialité où l'altruisme sera plus ou moins présent au sein des colonies (Shellman-Reeve 1997b). Les espèces en bas de ce gradient présenteront une forme d'altruisme modéré avec des ouvriers totipotents et parfois des soldats capables de se différencier en reproducteurs à l'âge adulte (i.e. soldats néoténiques), on parlera alors de **voie de différenciation des castes linéaire** (Figure 20) (Roisin 2000; Roisin and Korb 2010; Hartke and Baer 2011). Cette voie développementale est observée chez tous les termites n'appartenant pas à la famille des Termitidés et engendrera l'apparition de plusieurs types de reproducteurs (précédemment décrit) et de deux castes stériles (Figure 20).

Légende:

-  Lignée ouvrière
-  Lignée nymphale
-  Couple monogame
-  Pléiométrie
-  Parthénogénèse
-  Non documenté

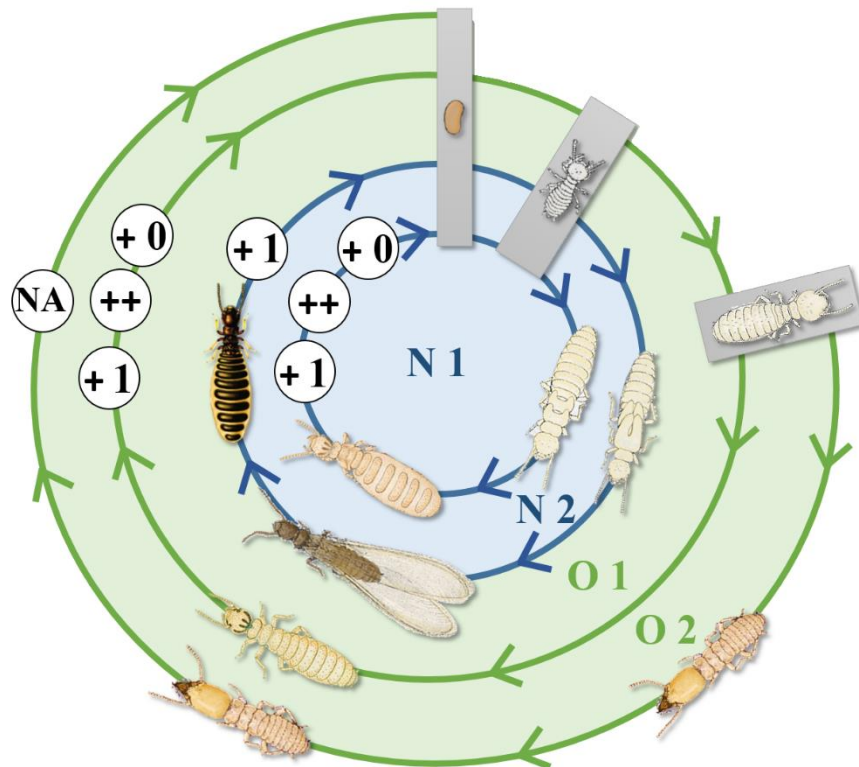


Figure 20 Représentation schématique de la voie de différenciation des castes linéaire chez les Isoptères. Elle est composée d'une lignée nymphale (Bleu ; N1 + N2) et d'une lignée ouvrière (Vert ; O1 + O2). Les cercles blancs représentent les différents modes de fondation coloniale possibles pour chaque type de reproducteurs.

Les espèces situées au maximum de ce gradient seront des altruistes permanents dont les ouvriers (i.e. ouvriers vrais) et soldats ne seront pas capables de se différencier en reproducteurs et resteront inféodés aux tâches propres à leurs castes. Dans cette **voie de différenciation des castes dite bifurquée** la différenciation des reproducteurs, ouvriers et soldats se fera de façon irréversible après la mue larvaire (**Figure 21**) (Roisin 2000; Roisin and Korb 2010; Hartke and



Baer 2011). Elle concerne seulement les termites de la famille des Termitidés et engendrera la différenciation d'un seul type de reproducteurs ailés et de deux castes stériles (**Figure 21**).

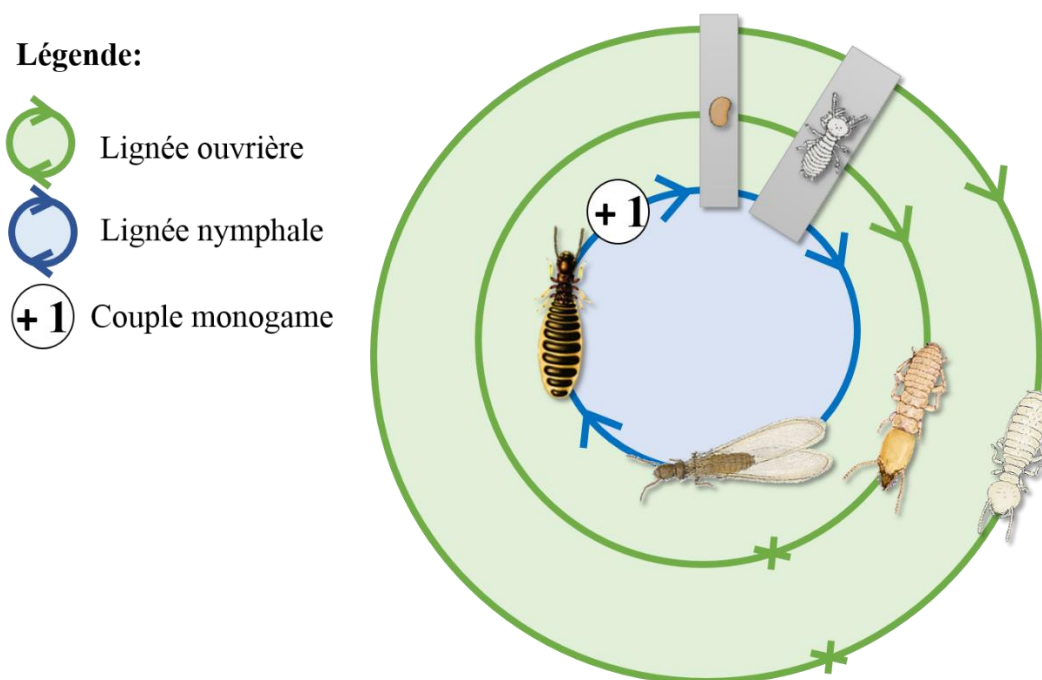


Figure 21 Représentation schématique de la voie de différenciation des castes bifurquée chez les Isoptères. Les cercles blancs représentent les différents modes de fondation coloniale possibles pour chaque type de reproducteurs.

C'est dans cette variabilité développementale que réside la complexité mais également la grande diversité de l'organisation sociale des Isoptères. Cette complexité est également reflétée au travers des stratégies de reproduction et de dispersion de ces animaux.

1.1.4.3. Stratégies de fondation et notion de famille chez les Isoptères

Cette diversité de types de reproducteurs confère une forte plasticité au système de reproduction et de dispersion de ces animaux. Ces derniers se reproduisent aussi bien de façon sexuée qu'asexuée.

1.1.4.3.1. Fondation coloniale par essaimage

Chez les insectes, les individus ailés ont généralement une fonction migratoire et les termites ne font pas exception. Les reproducteurs ailés ou alates chez les termites (voir 1.1.4.2.5) vont permettre une dispersion saisonnière généralement annuelle durant laquelle ils vont commencer à se différencier dans la colonie puis se disperser par le vol vers un nouvel habitat, on parle alors d'essaimage. Les périodes d'essaimage vont varier entre et au sein des espèces en fonction de la localisation des colonies (King and Spink 1974; Wang et al. 2002) car ce phénomène est fortement influencé par la luminosité, la température et l'hygrométrie du milieu (Nutting 1969). Une fois la colonie mère quittée, ces derniers vont réaliser un court vol durant lequel aucun comportement nuptial ou reproducteur n'aura lieu, contrairement à de nombreuses espèces d'Hyménoptères qui vont se reproduire pendant ce vol nuptial (Woyke 1962; Hölldobler and Wilson 1990). Après ce



court vol de quelques centaines de mètres, les individus se posent au sol pour réaliser une séquence de comportements ritualisés incluant plusieurs étapes :

- ❖ La **déalation**, généralement induite par une palpation de l'extrémité de l'abdomen de la femelle par les antennes du mâle. Ce stimulus va engendrer la perte successive des ailes de la femelle et du mâle. Cette déalation se fait facilement grâce à une suture à la base des ailes ; elle est particulièrement rapide chez les Rhinotermitidés et Termitidés (Nutting 1969). D'autres facteurs sont susceptibles d'induire cette perte d'ailes comme l'isolement après le vol (Clément 1956; Sen-Sarma 1962), le vol lui-même (Williams 1959), la nature et la qualité du substrat (Nutting 1966a), et la quantité de tentatives d'accouplement suggérant l'effet d'une phéromone femelle sur ce comportement (Williams 1959; Nutting 1966a). Chez les termites, les ailes ne sont pas impliquées dans la parade nuptiale, contrairement à de nombreuses espèces de blattes, à l'exception des femelles de *Macrotermes natalensis* et d'*Odontotermes badius* qui les utilisent pour attirer les mâles en les agitant (Fuller 1915; Roth and Willis 1954; Nutting 1969).
- ❖ La **parade nuptiale** (Figure 22). Cette dernière débute par des appels sexuels de la femelle permettant d'attirer le partenaire sexuel et au couple de se former (Hartke and Baer 2011). Ces derniers sont caractérisés par un abdomen relevé permettant la diffusion de phéromones sexuelles libérées par des glandes exocrines situées sur la partie tergale de l'abdomen des individus (Figure 22 A) (Bordereau et al. 2002; Peppuy et al. 2004; Hanus et al. 2009; Connetable et al. 2012; Wen et al. 2012). Une fois le partenaire sexuel trouvé (Figure 22 B), le mâle et la femelle vont chercher un site de ponte en marchant en tandem (Figure 22 C) (Büchli 1960; Raina et al. 2003).

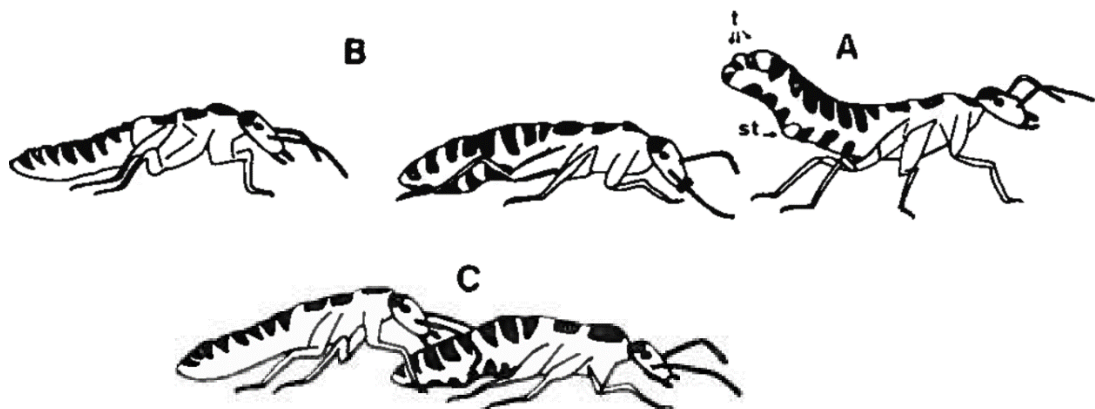


Figure 22 Comportement de parade nuptiale des reproducteurs primaires après le vol nuptial. A : femelle en position d'appel avec glandes sternale (st) et tergale (t) exposées à l'air libre; B : mâle suivant la trace odorante laissée par la femelle; C : femelle et mâle en tandem (d'après R. H. Leuthold, 1975, Copyright P.- P. Grassé, 1982a).

Le mâle va en effet garder un contact constant avec l'extrémité de l'abdomen de la femelle par ses pièces buccales et ses antennes. Si le contact est perdu, la femelle s'arrête et relance un appel sexuel pour établir à nouveau le contact (Büchli 1960). D'après plusieurs auteurs, ce comportement ferait partie intégrante de la parade nuptiale car il



permettrait d’évaluer indirectement les réserves de graisse du partenaire qui sont corrélées positivement au succès de fondation (Shellman-Reeve 1999; Matsuura and Nishida 2001a; Kirton and Brown 2003; Hartke and Baer 2011).

- ❖ La **sélection du site de ponte** correspondra aux optimums de développement de chaque espèce. Les couples de *Coptotermes formosanus* auront par exemple une préférence pour des sites de nidification avec un fort taux d’hygrométrie (Fei and Henderson 1999). Malgré le manque de données sur d’autres espèces, les résultats de cette dernière étude peuvent potentiellement être étendus à l’ensemble des termites souterrains de la famille des Rhinotermitidés qui présentent la même écologie. Une fois le site de ponte sélectionné, les individus vont construire un copularium qui deviendra ensuite la loge royale en le creusant dans le substrat, ou en scellant une cavité déjà formée (voir Figure 18) (Wilkinson 1962; Nutting 1966b; Nutting 1969).

- ❖ La **fondation** de la jeune colonie commencera par une ponte des premiers œufs dans le copularium, les reproducteurs seront alors qualifiés de roi et de reine. Les œufs se développeront ensuite en larves indifférenciées, puis en une première génération d’ouvriers qui prendront alors le relais des parents pour la construction, l’entretien du nid et les assisteront dans le soin au couvain.

1.1.4.3.2. Fondation coloniale par bouturage

La fondation par bouturage ou par fission consiste en une division passive et/ou graduelle, ou accidentelle, d’une fraction de la colonie mère (Grassé and Noirot 1951). Cette fraction est constituée d’un nombre donné d’ouvriers qui pourront par la suite se différencier en reproducteurs néoténiques formant ainsi des nids satellites. La fraction d’individus peut alors devenir une nouvelle colonie spatialement indépendante de la colonie mère (Howard and Haverty 1980; Thorne et al. 1999). Il a été calculé que seule une trentaine d’ouvriers était nécessaire pour redémarrer une colonie après bouturage chez *Reticulitermes grassei* et *R. flavipes* (Kutnik 2004; Pichon et al. 2007; Leniaud 2008). Ce mode de fondation est plus souvent observé chez les espèces ayant une forte capacité à produire des reproducteurs de remplacement et ayant un mode de nidification de types « intermediate nesters » (voir 1.1.4.2.2). Si ce mode de fondation permet une dispersion rapide, il a comme désavantage par rapport à l’essaimage de n’induire aucun brassage génétique dans la population et d’augmenter ainsi le taux de consanguinité au sein de la colonie (DeHeer and Vargo 2006; Husseneder et al. 2008). Cette capacité de bouturage reste facultative chez de nombreuses espèces, contrairement à l’essaimage. Elle a été décrite chez de nombreuses espèces des genres *Reticulitermes*, *Coptotermes*, *Nasutitermes*, *Trinevitermes*, *Cubitermes*, *Mastotermes* et *Zootermopsis* (Nutting 1969).



1.1.4.3.3. Monogamie, polygamie et parthénogénèse chez les termites

Si dans la majorité des cas, les colonies sont fondées via une reproduction sexuée par un couple de reproducteurs monogames qui exclue tout nouveau reproducteur de la colonie (Nutting 1969), il existe également des fondations polygames (Thorne 1985; Roisin and Keller 1993; Hartke and Baer 2011). Ce phénomène de fondation par plus de deux reproducteurs non apparentés est appelé pléomérose. Il a été mis en évidence dans des colonies de *Macrotermes sp.*, chez qui plusieurs reproducteurs royaux non apparentés ont été retrouvés dans un même nid (Darlington 1985, 1988; Hacker et al. 2005), ainsi que chez *Nasutitermes corniger* (Thorne 1984; Atkinson and Adams 1997; Adams et al. 2007). A notre connaissance, seule une étude s'est intéressée aux avantages que procure la fondation polygame par pléomérose, par rapport à une fondation monogame. Cette étude a démontré chez le termite néotropical *Nasutitermes corniger* que la pléomérose est plus coûteuse qu'une fondation monogame, car elle n'apporte pas d'avantage dans le succès de fondation d'une jeune colonie, et rend ce dernier au contraire moins performant (Hartke and Rosengaus 2013). Cette dernière étude corrobore ainsi la faible fréquence de ce mode de fondation observée chez les termites.

Lors d'une fondation, la production d'une descendance peut également se faire de façon asexuée. La parthénogénèse ou reproduction clonale se définit *sensu stricto* comme la production de nouveaux individus génétiquement identiques au génome des parents à partir de cellules somatiques (i.e. non impliquées dans les organes reproducteurs). Ce mode de reproduction asexuée ne nécessite pas de gamètes mâles et donc pas de fécondation. Il en existe plusieurs types basés sur le déterminisme du sexe des descendants (De Meeûs et al. 2007):

- La thélytoquie produit des femelles à partir d'ovules non fécondées.
- L'arrhénotoquie produit des mâles à partir d'ovules non fécondées.
- La deutérotoquie produit à la fois des mâles et des femelles à partir d'ovules non fécondées.

Cette parthénogénèse chez les termites peut intervenir seulement lorsque la femelle ne peut pas se reproduire avec un mâle, on dit alors qu'elle est facultative, ou encore être associée à un mode de reproduction sexuée, on parle alors d'«Asexual Queen Succession» simplifié en AQS.

La parthénogénèse facultative, de type thélytoque chez les termites (Matsuura et al. 2004), confère un avantage adaptatif pour les femelles lorsque la reproduction avec des mâles est impossible, puisqu'elle permet de produire malgré tout une descendance (Matsuura and Kobayashi 2007; Kawatsu and Matsuura 2013). Ce mode de reproduction a été décrit en laboratoire chez plusieurs espèces de termites n'appartenant pas aux Termitidés comme *Zootermopsis nevadensis* et *Z. angusticollis* (Light 1944), *Kalotermes flavicollis* (Grassé 1949; Lebrun 1978), *Bifitermes besoni* (Afzal and Salilah 1985), *Reticulitermes speratus* (Matsuura and Nishida 2001b; Hayashi et al. 2003), *R. hesperus* (Weesner 1956), *R. virginicus* (Howard et al. 1981), *R. lucifugus* (Büchli 1950; Luchetti et al. 2013), et plus récemment chez *Neotermes koshunensis* (Kobayashi and Miyaguni 2016). Chez les Termitidés, plusieurs espèces ont également été décrites comme parthénogènes facultatives dans les genres *Velocitermes* (Stansly and Korman 1993),



Embiratermes (Fougeyrollas et al. 2015), *Cavitermes* (Fournier et al. 2016) et *Silvestritermes* (Fougeyrollas et al. 2017).

Dans la nature, ce mode de reproduction asexuée va être associé à un mode de reproduction sexuée. Si la reproduction clonale permet de transmettre plus de gènes à sa descendance sans coût matériel (i.e. production de sperme) (Roughgarden 1991), elle est également associée à une faible diversité génétique de la descendance, induisant une durée de vie et une fécondité plus réduite que celle des lignées sexuées (Corley and Moore 1999; DeHeer and Vargo 2006; Schön et al. 2009). Dans le cadre du système AQS, la reine primaire va produire des reines supplémentaires (i.e. reproducteurs secondaires néoténiques) par parthénogénèse, tandis que les ouvriers et les futurs alates seront produits via une reproduction sexuée classique avec le roi (Matsuura et al. 2009a) (Figure 23).

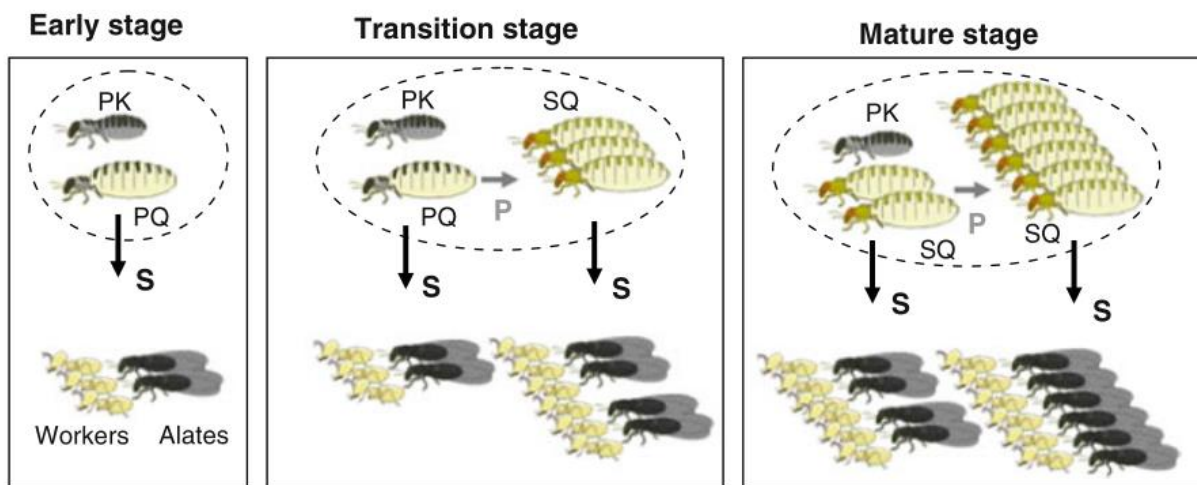


Figure 23 Diagramme schématisant le système de reproduction par « Asexual Queen Succession » et ses différentes étapes. PK : Roi primaire ; PQ : Reine primaire ; SQ : Reine secondaire ; P : Parthénogénèse ; S : Reproduction sexuée (Matsuura et al., 2009).

De cette façon, la reine peut maintenir sa contribution au patrimoine génétique de la prochaine génération de façon post-mortem, tout en minimisant la perte de diversité génétique liée à la consanguinité qui serait induite par une reproduction entre apparentés (Matsuura et al. 2009a). Récemment découvert, ce système a été décrit chez quelques espèces de termites n'appartenant pas aux Termitidés incluant *R. speratus* (Matsuura et al. 2009a), *R. virginicus* (Vargo et al. 2012), *R. lucifugus lucifugus* et *R. lucifugus corsicus* (Luchetti et al. 2013), ainsi que chez quelques Termitidés des genres *Embiratermes* (Hanus et al. 2014; Fougeyrollas et al. 2015), *Cavitermes* (Fournier et al. 2016) et *Silvestritermes* (Fougeyrollas et al. 2017).

1.1.4.3.4. Structures familiales des termites

Selon la stratégie de fondation utilisée, la structure sociale de la colonie qui en résultera sera amenée à varier. Il est important de noter que chez les termites les termes de familles simples et étendues sont également utilisés mais n'ont pas le même sens que celui qui leur est donné par Emlen (1995) (voir 1.1.3.1). Dans le cadre de la biologie des Isoptères, ces types de familles sont appelés des structures familiales. Contrairement aux Hyménoptères, les colonies de termites sont



fondées par des couples de reproducteurs qui sont généralement monogames (Nutting 1969) et de types variés (voir 1.1.4.2.5). Les colonies obtenues étant parfois physiquement très étendues après quelques années de croissance, il est souvent impossible d'échantillonner l'ensemble des individus d'une colonie, et notamment d'atteindre la chambre royale. Ces structures familiales ont donc été principalement étudiées par des approches de génétique des populations, grâce à des techniques de génotypage sur un grand nombre de loci microsatellites. Ces approches ont permis d'inférer le nombre de reproducteurs présents dans une colonie donnée et l'apparentement des différents individus de la colonie sans avoir à échantillonner l'ensemble d'une colonie (Bulmer et al. 2001; Vargo 2003; DeHeer and Vargo 2004; Dronnet et al. 2004; Dronnet et al. 2005; Jones et al. 2011). À partir de données moléculaires issues de cette technique chez des *Reticulitermes*, des indices de distance génétiques entre les populations (i.e. *Fst*) ont été calculés et comparés à des modèles théoriques. Cette démarche a permis à Thorne et al. (1999) et Bulmer et al. (2001) de définir trois grands types de structures familiales :

- ❖ Une famille dite **simple** est une colonie qui est constituée d'un couple de reproducteur monogame et de leur descendance. Cette structure coloniale reste la plus fréquemment rencontrée chez les termites. Elle est retrouvée en majorité parmi les colonies échantillonnées chez plusieurs espèces de Rhinotermitidés du genre *Reticulitermes* (*R. flavipes* (USA, Caroline du Nord), 72% ; *R. hageni*, 85% ; *R. virginicus*, 100%) (Vargo and Carlson 2006) et du genre *Coptotermes* (Vargo et al. 2003; Thompson et al. 2007), mais également chez de nombreuses espèces de Termitidés par exemple du genre *Labiotermes* (Dupont et al. 2009) et *Nasutitermes* (Thompson and Hebert 1998). Ce type de structure étant souvent obtenus à partir d'un évènement d'essaimage, le couple royal sera le plus souvent non apparenté donnant lieu à un faible taux de consanguinité dans ces colonies.
- ❖ Une famille dite **étendue** est une colonie constituée de plus de deux reproducteurs néoténiques apparentés et de leurs descendance. Cette forme de polygynie chez les termites est obtenue par l'apparition de reproducteurs de remplacement lors de la disparition d'un ou des deux reproducteurs primaires royaux. Ainsi, ce type de famille sera souvent retrouvé chez les termites n'appartenant pas aux Termitidés de par leur forte capacité à produire des reproducteurs de remplacements (Myles 1999). Elle a été décrite chez les Mastotermitidés (Goodisman and Crozier 2002), les Archotermopsidés (Aldrich and Kambhampati 2007) et de nombreuses espèces de Rhinotermitidés, notamment du genre *Reticulitermes* (Bulmer et al. 2001; DeHeer and Vargo 2004; Vargo et al. 2006a; Parman and Vargo 2008; Husseneder et al. 2012; Perdereau et al. 2015). Le nombre de reproducteurs secondaires à la tête de ces colonies peut varier de la dizaine d'individus comme chez *R. grassei* (DeHeer et al. 2005) à une centaine dans les populations invasives de *R. flavipes* (Perdereau et al. 2015). Le taux de consanguinité dans ce type de colonie sera relativement élevé dû à l'apparentement entre les reproducteurs et il sera proportionnel à leur nombre.



- ❖ Une famille dite **mixte** sera constituée de plus de deux reproducteurs non apparentés. Ce type de structure est plus rare et est obtenue après une fusion coloniale, ou dans quelques cas après une fondation coloniale par pléomérose (Jones et al. 2011). Elle a été observée chez *Mastotermes darwiniensis* (Goodisman and Crozier 2002), *Zootermopsis nevadensis nuttingi* (Aldrich and Kambhampati 2007), *Reticulitermes flavipes* (Bulmer et al. 2001; DeHeer and Vargo 2004; Vargo and Carlson 2006; Parman and Vargo 2008; Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2015), *R. grassei* (DeHeer et al. 2005; Nobre et al. 2008), *R. speratus* (Hayashi et al. 2005), *Macrotermes michaelseni* (Darlington 1985; Brandl et al. 2004; Hacker et al. 2005) et *Nasutitermes corniger* (Thorne 1984; Atkinson and Adams 1997; Atkinson et al. 2008).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons réalisé une étude comparative entre deux espèces de termites souterrains de type «intermediate - nesters» appartenant à la famille des Rhinotermitidés : une espèce invasive en Europe, *Reticulitermes flavipes* et une espèce native en Europe, *R. grassei*.



1.2. Modèles d'études

1.2.1. Biologie des *Reticulitermes*

1.2.1.1. Généralités

Les termites du genre *Reticulitermes* appartiennent à la famille des Rhinotermitidés tout comme leurs genres sœurs *Coptotermes* et *Heterotermes* (Bourguignon et al. 2015; Dedeine et al. 2016). Le premier *Reticulitermes spp.* serait apparu à la fin de l'Éocène, soit il y a environ 38 millions d'années d'après les fossiles retrouvés (Emerson 1971; Engel et al. 2009). Ces termites souterrains font partie des termites non Termitidés, anciennement nommés termites inférieurs (voir 1.1.4.2.1) également appelés intermédiaires par Bagnères and Hanus (2015). Ces insectes participent à la dégradation de la matière organique en tant que biodécomposeurs et font ainsi partie intégrante de la faune du sol (La Fage and Nutting 1978; Bignell et al. 2011; Ulyshen et al. 2014). Ce sont également des insectes ravageurs s'attaquant au bâti des maisons, en dégradant le bois et ses dérivés utilisés dans la construction ainsi que toute matière cellulosique présente dans l'habitat (livres, cartons...). Le coût des mesures de préventions et des dégâts qu'ils occasionnent en association avec un autre genre de termite ravageur (i.e. *Coptotermes*) est estimé à 11 milliards de dollars par an aux États-Unis (Su 2002). En Europe, il était estimé il y a une dizaine d'années à plus de un milliard d'euros (source UNEP 2004).

En France, le coût des dégâts occasionnés n'a pas été chiffré, néanmoins on sait que, d'après un recensement réalisé par le Ministère français de l'Environnement que sur une totalité de 100 départements au 1^{er} Janvier 2016, 25 étaient totalement termités et 29 étaient partiellement termités (Figure 24). À ce jour on estime qu'une soixantaine de départements sont concernés (Andrieu et al. 2017). Le mode de vie souterrain de ces animaux les rend particulièrement difficiles à détecter en milieu naturel ou dans un bâti où ils restent cryptiques. Deux espèces occasionnent en France la majorité de ces dégâts parmi ce genre : *Reticulitermes flavipes* et *R. grassei* (Evans et al. 2013).



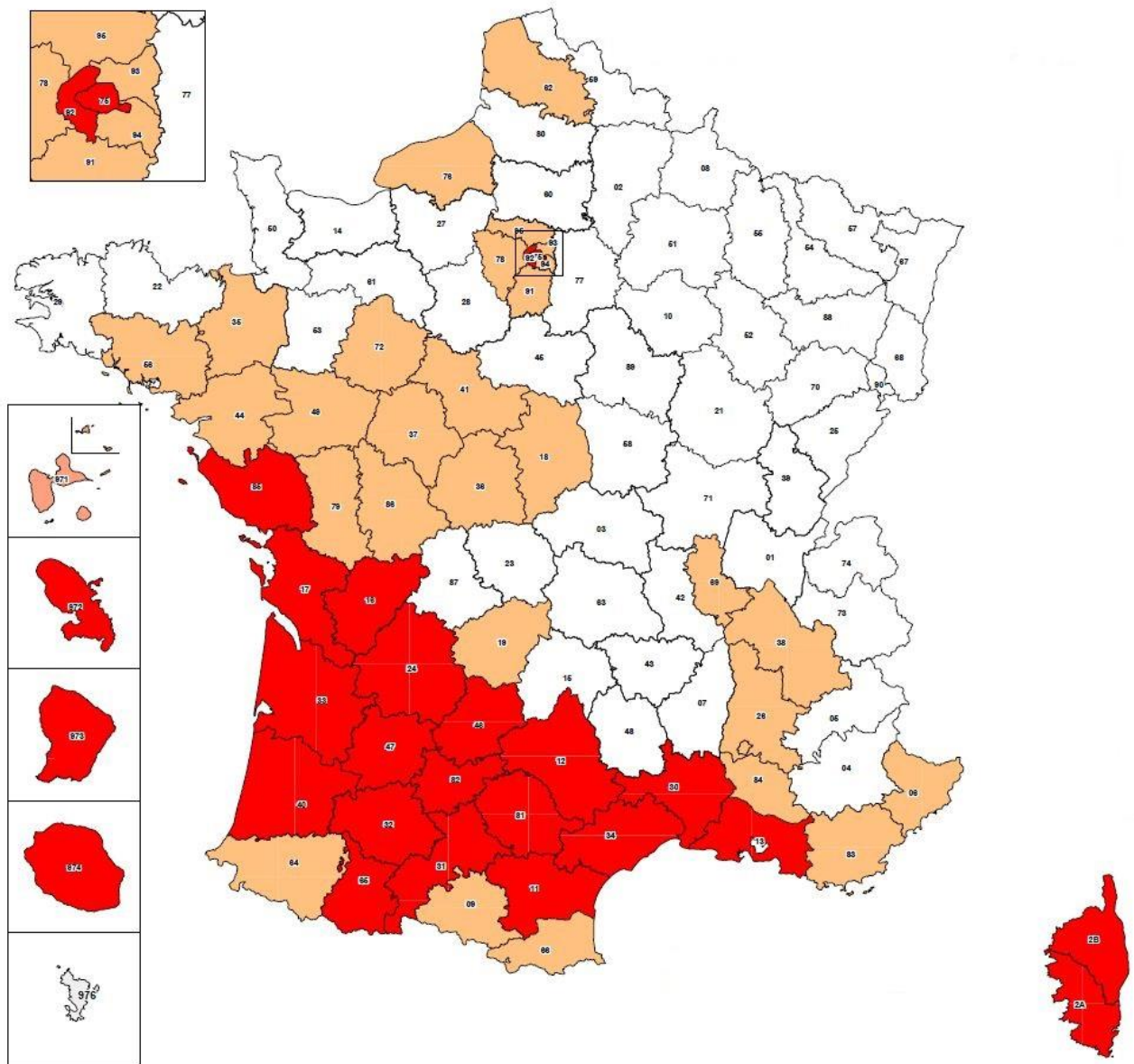


Figure 24 Carte des départements français termités au 1^{er} Janvier 2016. Elle représente les départements couverts par un arrêté préfectoral délimitant les zones totalement infestées (en rouge), partiellement infestées (en beige) et non infestées (en blanc) par les termites (D'après une carte fournie par le Ministère de l'Environnement, de l'Énergie et de la Mer de France).



1.2.1.2. Répartition géographique du genre *Reticulitermes*

Ce genre, regroupant 138 espèces vivantes et fossiles (Krishna et al. 2013), est trouvé en abondance à des latitudes tempérées en Europe, Afrique du Nord, Amérique du Nord et en Asie où leur biomasse peut atteindre celle des termites tropicaux (Figure 25) (Dedeine et al. 2016).

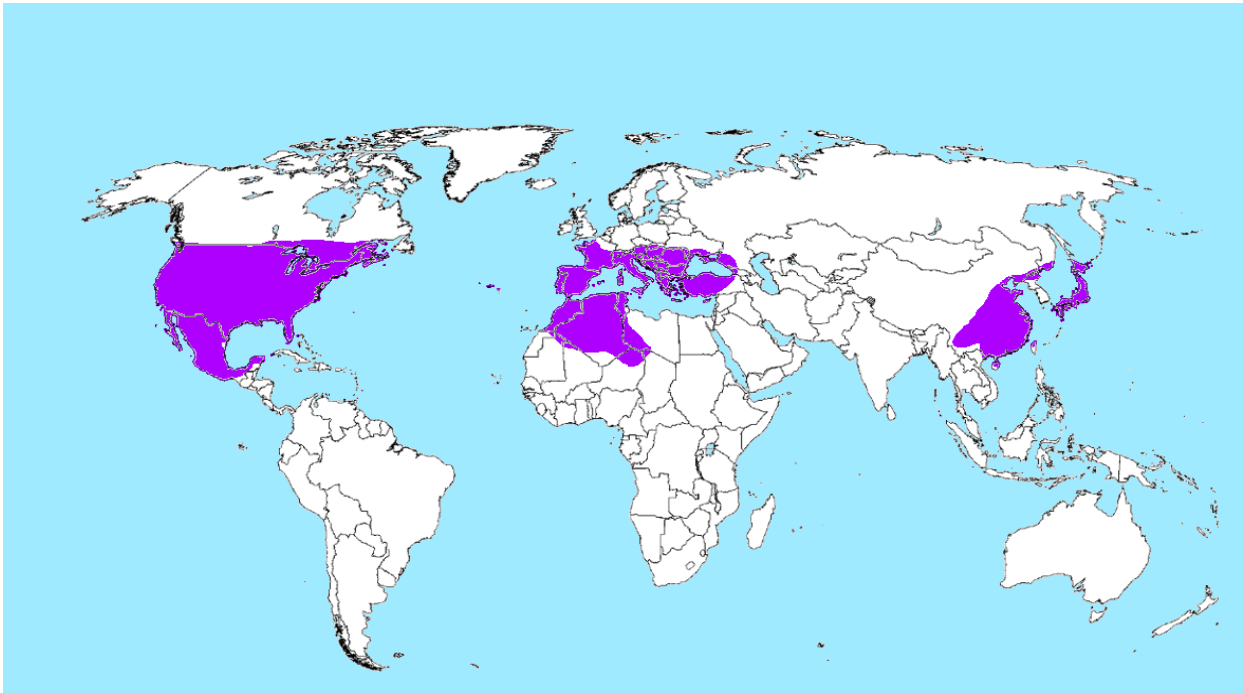


Figure 25 Répartition géographique mondiale des termites du genre *Reticulitermes* (en violet) (D'après Pearce, 1997, Lainé, 2002).

Une totalité de six espèces du genre *Reticulitermes*, dont 2 sous-espèces, sont présentes en Europe (Clément et al. 2001), incluant *R. grassei* (Clément), *R. banyulensis* (Clément), *R. balkanensis* (Clément), *R. lucifugus lucifugus* (Rossi), *R. lucifugus corsicus* (Clément), *R. lucifugus subsp. Nov* (Luchetti et al. 2004), *R. urbis* (Bagnères et al. 2003) et *R. flavipes* (Kollar) anciennement *R. santonensis* (Feytaud) (Figure 26). Deux d'entre elles sont des espèces introduites car elles se situent hors de leurs aires de répartition naturelle. La première, *R. urbis*, est une espèce native des Balkans, qui a été introduite dans le sud-est de la France et en Italie (Uva 2002; Leniaud et al. 2009; Leniaud et al. 2010). La seconde, *R. flavipes*, est une espèce native des États-Unis qui a été introduite à partir de la Louisiane il y a environ 300 ans (Perdereau et al. 2013).



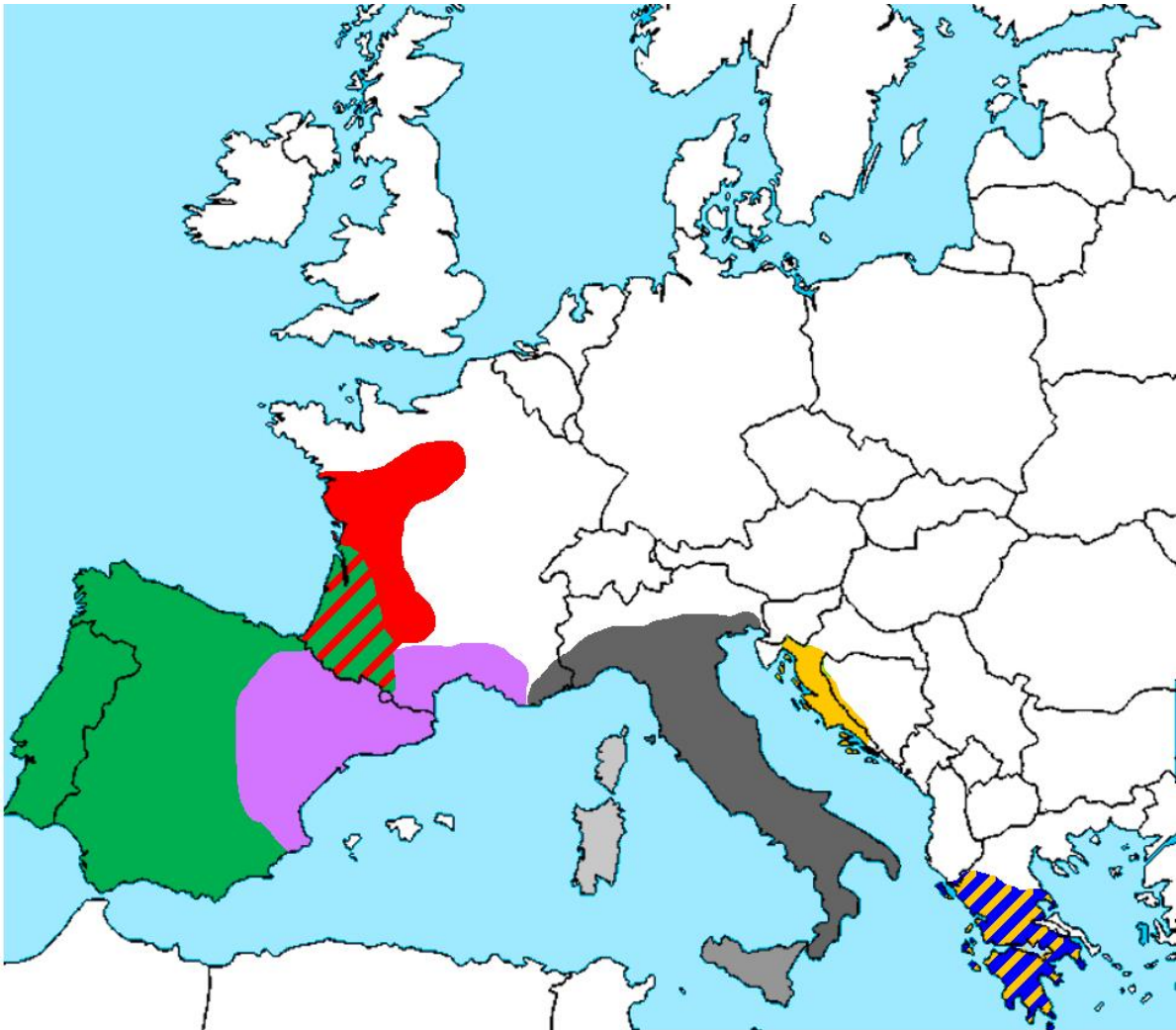


Figure 26 Répartition géographique en Europe des termites du genre *Reticulitermes*. Six espèces sont présentes en Europe: *R. grassei* (vert), *R. banyulensis* (violet), *R. flavipes* (rouge), *R. lucifugus lucifugus* (gris foncé), *R. lucifugus corsicus* (gris très clair), *R. lucifugus subsp. nov.*, (gris clair), *R. urbis* (jaune) et *R. balkanensis* (bleu foncé) (D'après Leniaud, Clément et al. 2001, Luchetti et al. 2004, Perdereau, 2010).

1.2.1.3. Écologie, développement et mode de reproduction

Les termites du genre *Reticulitermes* sont des termites souterrains de type «intermediate nesters» (voir 1.1.4.2.2). Leurs nids sont donc constitués d'un ensemble de nids satellites semi-souterrains cryptiques (i.e. bois mort et substrat) raccordés par des galeries souterraines. Ils appartiennent au groupe I des régimes alimentaires définis par Donovan (2001) (voir 1.1.4.2.4) car ils se nourrissent de bois mort, d'herbe ou de litière et leurs intestins présentent une symbiose avec des zooflagellés eux même en symbiose avec des bactéries. Ils présentent un cycle de vie basé sur une voie de différenciation des castes bifurquée à l'exception près que l'on n'y retrouve pas de soldat néoténique (voir 1.1.4.2.6).

On retrouve donc au sein d'une colonie de *Reticulitermes* des larves indifférenciées (2 stades) pouvant se différencier en ouvriers (8 stades) ou en nymphes (7 stades) à longs fourreaux alaires ou à courts fourreaux alaires (Figure 27, N1, O1). Les ouvriers peuvent se différencier en



soldats (Figure 27, O1) ou en reproducteurs néoténiques aptères parfois appelés ergatoïdes (Figure 27, O2). Les nymphes à longs fourreaux se différencieront en alates (Figure 27, N2) tandis que celles à courts fourreaux se différencieront en reproducteurs néoténiques brachyptères parfois appelés nymphoïdes (Figure 27, N3). Ce genre présente donc une totalité de trois types de reproducteurs et de trois castes stériles (hors forme larvaire).

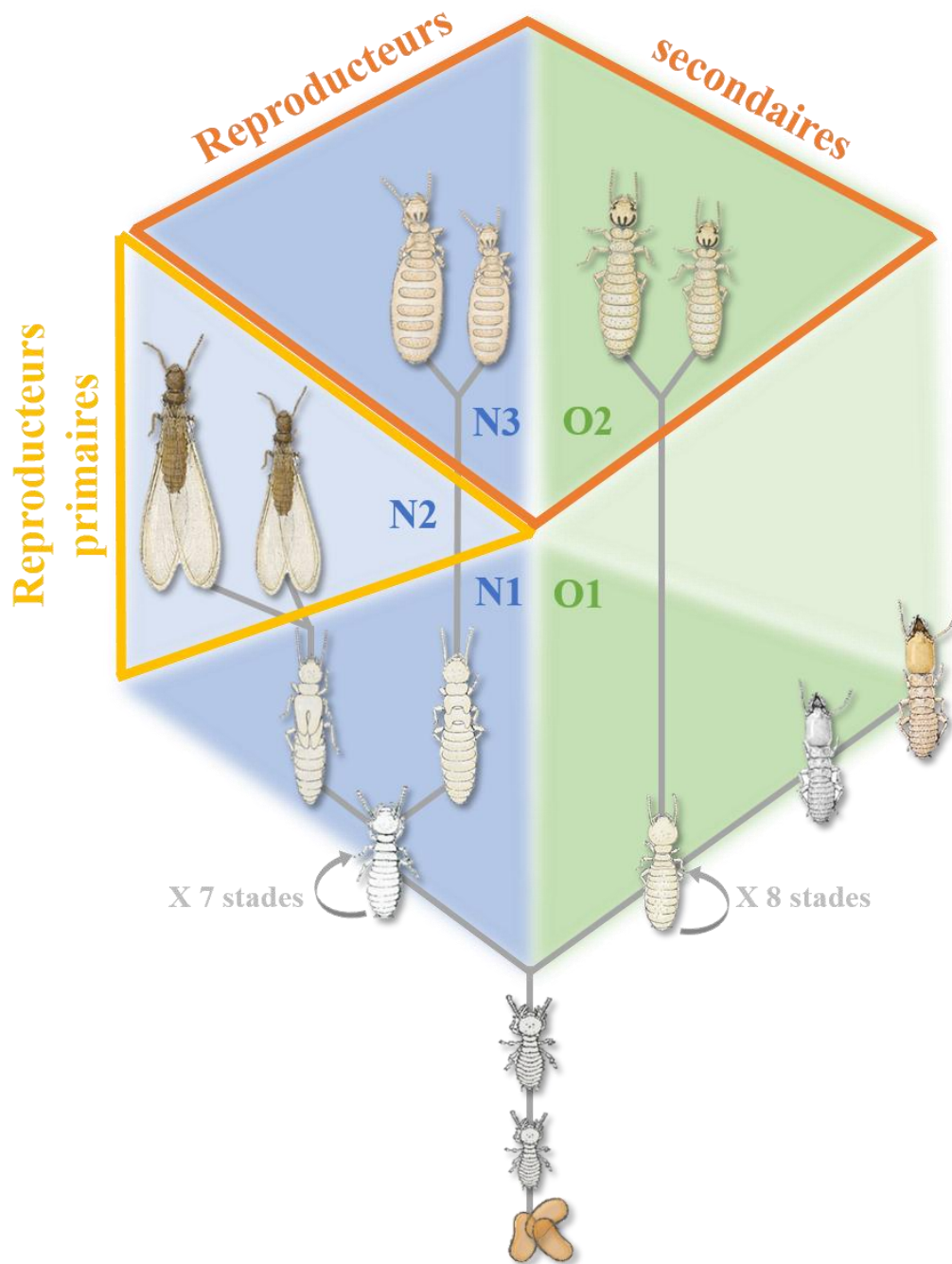


Figure 27 Représentation schématique du cycle de vie des termites du genre *Reticulitermes*. Il est composé d'une lignée nymphale (Bleu ; N1 + N2 + N3) et d'une lignée ouvrière (Vert ; O1 + O2). Les cadres jaune et orange représentent les différentes catégories d'individus reproducteurs (D'après Büchli, 1958 et Vieau, 1991).



Cette multiplicité de types de reproducteurs rend le système de reproduction de ces termites plastique, ce qui se reflète au niveau de leurs stratégies de dispersion. Ces dernières seront le résultat d'une fondation par bourgeonnement ou bouturage (néoténiques aptères et brachyptères) (voir 1.1.4.3.2) ou par essaimage (reproducteurs ailés) (voir 1.1.4.3.1) (Figure 28).

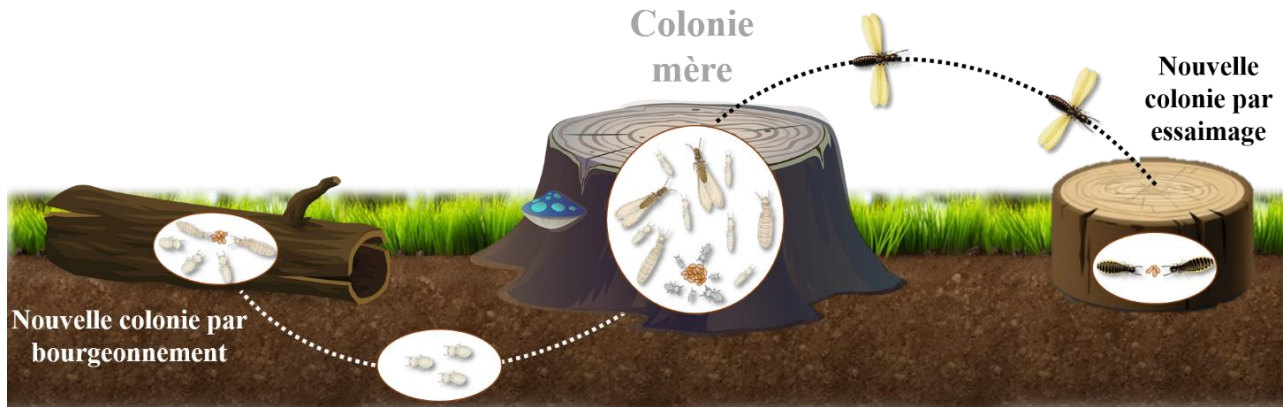


Figure 28 Illustration des modes de fondation coloniale par bouturage ou essaimage des termites du genre *Reticulitermes*.



1.2.2. Une espèce native : *Reticulitermes grassei*

1.2.2.1. Répartition de l'espèce

Longtemps considérée comme une sous espèce de *R. lucifugus* (Clément et al. 2001), puis déterminée comme vraie espèce (Clément et al., 2001), l'espèce *R. grassei* est présente dans le Sud-Ouest de la France, dans le Sud et le Nord-Ouest de l'Espagne ainsi que sur la totalité du territoire portugais (Figure 29). Elle a également été introduite en Angleterre dans la région du Devon (Saunton) où elle est éradiquée depuis quelques années (Figure 29) (Jenkins et al. 2001; Verkerk and Bravery 2001; Verkerk and Bravery 2004; Evans 2010).

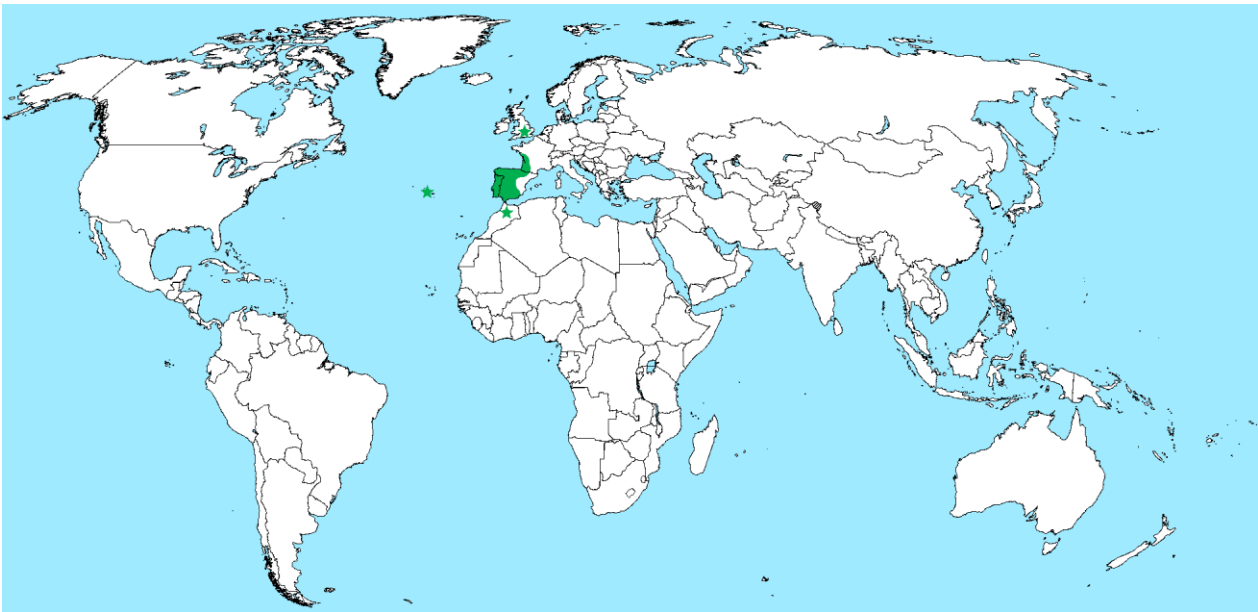


Figure 29 Répartition géographique du termite *Reticulitermes grassei* dans le monde (en vert). Les étoiles représentent les aires d'introduction tandis que les zones pleines représentent l'aire de répartition native (D'après Evans, 2013).

Cette espèce a des origines phylogéniques et phylogéographiques anciennes, elle aurait colonisée la France par deux routes de migrations à partir d'un refuge glaciaire situé au sud de la péninsule ibérique après la glaciation du quaternaire (Kutnik et al. 2004). Le premier axe de migration a donné l'ensemble des populations retrouvées le long de la côte atlantique française jusqu'en Charente-Maritime (Kutnik et al. 2004), aidé certainement par l'agrandissement de la forêt des Landes de 200000 à un million d'hectares au milieu du 19^{ème} siècle. Tandis que le second axe de migration à travers les Pyrénées côté Est a engendré un événement de spéciation parapatrique qui a fait apparaître une nouvelle espèce de la Catalogne au Languedoc Roussillon : *R. banyulensis* (Kutnik et al. 2004; Lefebvre et al. 2016). Ainsi *R. grassei* est une espèce originaire et présente sur le territoire européen depuis plusieurs millions d'années (Dedeine et al. 2016), au moins sur la péninsule ibérique, ce qui permet de la qualifier d'espèce native en comparaison de *R. flavipes*.



1.2.2.2. Structure coloniale

Peu d'études se sont penchées sur la caractérisation génétique à l'aide d'outils moléculaires de la structuration des colonies et populations de *R. grassei* par rapport à celles de *R. flavipes* (DeHeer et al. 2005; Nobre et al. 2008; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2011). On retrouve chez cette espèce des familles de type majoritairement étendues (de 18 à 100%, N=7) et simples (de 0 à 82%, N=7) avec une faible proportion de familles mixtes retrouvées seulement dans les populations portugaises (de 0 à 13%, N=7) (DeHeer et al. 2005; Nobre et al. 2008; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2011). Ces proportions sont hautement variables entre et au sein des populations (DeHeer et al. 2005). En effet, les travaux de DeHeer et al. (2005) ont mis en avant dans un ensemble de trois populations françaises (A, B, C), réparties respectivement en 24, 15 et 32 colonies (Figure 30), une majorité de familles simples et étendues en proportions très variables entre les populations. Ces dernières vont de 100% de familles étendues prélevées dans la population en Charente-Maritime (A), à une répartition plus ou moins équilibrée entre les deux types de familles dans les populations prélevées plus au Sud de la côte Atlantique (Landes) (B & C) (Tableau 1). On observe également un nombre décroissant du nombre de reproducteurs selon un gradient Nord-Sud de répartition des populations.

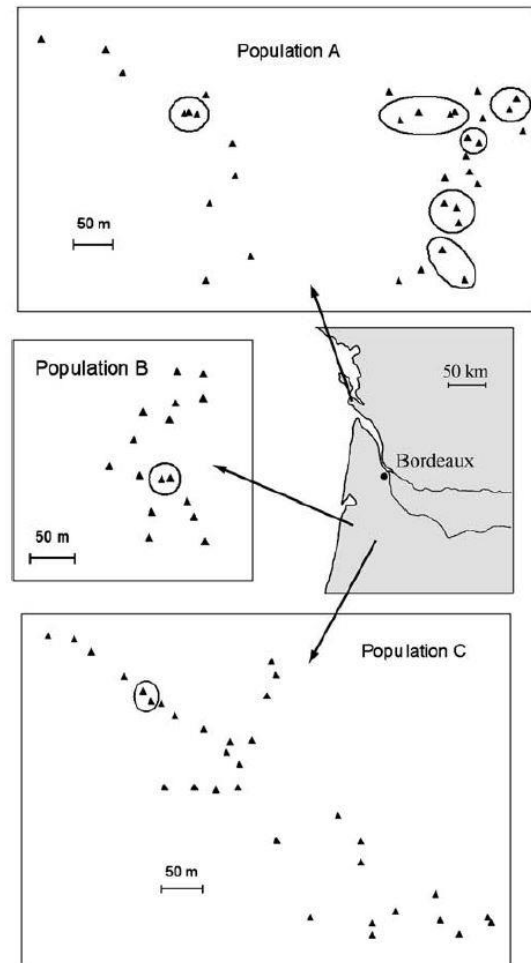


Figure 30 Distribution spatiale des colonies de *R. grassei* utilisées par De Heer et al, 2005. Chaque triangle représente un point d'échantillonnage (DeHeer et al., 2005).

	<i>Simple families</i>		<i>Extended families</i>	
	%	<i>Inbred</i>	%	# <i>Reproductives</i>
Population A	0		100	100s
Population B	27	Yes, ~1 generation	73	10s–100s
Population C	44	Sometimes	56	<10

Tableau 1 Structure coloniale des populations de termites de l'espèce *Reticulitermes grassei* en Charente-Maritime. Les trois populations A, B et C possèdent une proportion de familles simples et étendues, un taux de consanguinité et un nombre de reproducteurs variables (DeHeer et al, 2005).



Ces variations de structure coloniale le long d'un gradient géographique seraient dues à des variations d'ordre abiotique (température, hygrométrie, nature du substrat) comme cela a été mis en avant chez la même espèce et chez *R. flavipes* par les travaux de Vargo et al. (2013). Cette théorie d'une variabilité de la structure familiale d'après un gradient géographique est également corroboré par les travaux de Nobre et al. (2008). En effet, les populations encore plus au Sud de l'Europe (Portugal) de *R. grassei* seraient composées seulement de quelques familles simples et mixtes et d'une majorité de familles issues d'évènements de pléometrose. De plus, les reproducteurs primaires à l'origine des familles simples françaises sont très apparentés (DeHeer et al. 2005) tandis que ceux des familles simples portugaises sont peu apparentés (Nobre et al. 2008). Des travaux plus récents sur la structuration de populations échantillonnées dans les mêmes zones de Charente-Maritime ont montré une prédominance de familles étendues (89%) et une minorité de familles simples (11%) suggérant que la structure coloniale de cette espèce dans cette région aurait varié fortement au cours des dernières années (Perdereau et al. 2011). Cette dernière observation souligne une fois de plus la plasticité du système de reproduction de ces insectes.

1.2.2.3. Spectre comportemental

La caste dont le comportement est le plus connu chez cette espèce est celle des ouvriers dont les comportements agonistiques à l'échelle coloniale ont été caractérisés dans plusieurs études (Bagnères et al. 1991; Clément et al. 2001; Perdereau et al. 2011). Des tests de compétitions entre des groupes d'ouvriers issus de colonies et/ou d'espèces différentes en conditions de laboratoires ont permis de démontrer que les ouvriers des colonies de cette espèce présentent une forte agressivité inter et intraspécifique des populations invasives de *R. flavipes* chez qui ces dernières sont absentes (Bagnères et al. 1991; Clément et al. 2001; Perdereau et al. 2011). Cette agressivité accrue entre individus apparentés serait due à une hétérogénéité importante des signatures chimiques coloniales (Perdereau et al. 2011). À l'échelle individuelle, la réponse d'alarme des ouvriers à la diffusion de composés émis par les soldats est le seul aspect du spectre comportemental qui a été étudié chez cette espèce (Reinhard and Clément 2002; Reinhard et al. 2003). Les auteurs ont mis en avant l'existence de signaux de recrutement par diffusion d'un signal d'alarme via des antennations et des vibrations du corps. À notre connaissance aucune autre étude n'a porté sur le comportement des autres castes et notamment sur celui des reproducteurs durant la fondation d'une colonie.

1.2.3. Une espèce invasive : *Reticulitermes flavipes*

1.2.3.1. Répartition de l'espèce

Cette espèce est répandue dans son aire native de l'Est des États-Unis de la rive ouest du fleuve Mississippi en Louisiane, à la Floride, puis hors de sa zone native de l'Iowa à la Pennsylvanie (Figure 31). Elle a été introduite par la suite dans de nombreux autres états américains, incluant les Bahamas et la Californie (Su et al. 2006), et dans de nombreux autres pays incluant le Chili (Ripa and Castro 2000; Clément et al., 2001), l'Uruguay (Su et al. 2006), et ce jusqu'au Canada



(Grace et al. 1989), pour le continent américain, puis en Allemagne (Weidner 1937), en Italie (Ghesini et al. 2010), au Portugal (Açores) (Austin et al. 2012), en France (Feytaud 1959; Perdereau et al. 2013) et en Autriche (Kollar 1837) pour l'Europe (Figure 31).



Figure 31 Répartition géographique du termite *Reticulitermes flavipes* dans le monde (en rouge). Les étoiles représentent les aires d'introduction tandis que les zones pleines représentent l'aire de répartition native (d'après Evans, 2013).

1.2.3.2. Caractéristiques invasives

Des comparaisons de colonies françaises et américaines ont révélées des similitudes de la signature chimique (i.e. proportion d'hydrocarbures cuticulaires) (Bagnères et al. 1990) et des génotypes (Perdereau et al. 2010b; Perdereau et al. 2013). Les populations invasives françaises de *R. flavipes* auraient été introduites en Charente-Maritime, par les ports de la Rochelle et Rochefort, par des transports de bois, terres et denrées diverses contenant des termites, des États - Unis et plus précisément de Louisiane dès la fin du 17^{ème} et au début du 18^{ème} siècle (Bagnères et al. 1990; Clément et al., 2001; Perdereau et al. 2010b; Perdereau et al. 2013; Perdereau et al. 2015). Longtemps prise pour une espèce native d'Europe nommée *R. santonensis* ou termite de Saintonge (Feytaud 1923), plusieurs études récentes ont démontré que les populations françaises de *R. flavipes* possèdent les caractéristiques génétiques, chimiques et comportementales de populations invasives :

- Les signatures chimiques entre les colonies sont très homogènes contrairement à celles des colonies de l'aire native et celle d'autres espèces natives comme *R. grassei* (Perdereau et al. 2010b, 2011).
- La fréquence des comportements agonistes (i.e. agressivité) entre les individus non apparentés (i.e. de différentes colonies) y est nulle tandis qu'elle est relativement élevée dans les populations natives (Bagnères et al. 1990; Clément and Bagnères 1998; Perdereau et al. 2011).



- Le nombre de néoténiques brachyptères est très important dans toutes les colonies invasives tandis que ce phénomène n'est observé que dans 25% des colonies natives (Dronnet et al. 2005; Perdereau et al. 2010b).
- Les évènements de fusion coloniale sont fréquents tandis que ce phénomène reste rare dans les populations natives (Vargo and Husseneder 2009; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2010b).
- L'effectif et l'étendue spatiale des colonies sont beaucoup plus importants que ceux des populations natives (Dronnet et al. 2005; Vargo and Husseneder 2009; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2010b).

L'ensemble de ces critères sont considérés comme une des clefs du succès invasif et de l'adaptation de cette espèce sur le territoire français et européen (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011; Brossette et al. 2017).

1.2.3.3. Structure coloniale

Dans une population de termites, la structure coloniale dépendra de l'apparentement entre les individus, du nombre de reproducteurs primaires ayant fondés la colonie, de la fréquence de production de reproducteurs de remplacements (i.e. néoténiques), du nombre et du degré d'apparentement de ces derniers et enfin de la fréquence de fusion coloniale entre colonies apparentées ou non apparentées (Vargo and Husseneder 2010). *R. flavipes* est une des espèces de termites présentant la plus forte plasticité de sa structure coloniale puisque les trois types de famille, simple, mixte et étendue (voir 1.1.4.3.4) ont été décrits au sein des populations natives et invasives (Vargo and Husseneder 2010). La proportion de ces types de familles est très variable entre ces deux populations. En effet Perdereau et al. (2010a) ont démontré, grâce à l'utilisation de marqueurs microsatellites et mitochondriaux, que des colonies de *R. flavipes* issues des populations invasives en France pouvaient être de type famille étendue (90%, N=13) ou mixte (10%, N=13) mais qu'elles étaient dépourvues de familles simples à l'inverse des colonies issues des populations natives américaines qui sont majoritairement de ce type (73,5%), et minoritairement de type étendues (23.20%) et mixte (3.3%) (Vargo and Husseneder 2009).

Cette diversité de structure coloniale s'explique principalement par la multiplicité des types de reproducteurs et les caractéristiques des populations invasives. La forte proportion de reproducteurs néoténiques induit l'apparition de familles étendues et la forte capacité à fusionner entre les colonies induit l'apparition de colonies mixtes, alors que les familles simples sont obtenues par fondation par essaimage. Néanmoins, l'absence de familles simples dans les populations invasives reste encore peu comprise. Ces variations de structure coloniale peuvent également être observées au sein d'une même aire de répartition. Par exemple au sein de l'aire native de *R. flavipes*, des populations de Caroline du Nord présentent 85% de familles simples (Vargo et al. 2006b) tandis que des populations du Nebraska n'en présentent aucune (DeHeer and Kamble 2008). Si l'ensemble des facteurs influençant la variation de ces structures coloniales reste peu connu, les travaux de Vargo et al. (2013) ont montré que l'environnement local, notamment



la température et l'hygrométrie du substrat, pouvait influencer la structure coloniale de populations natives de *R. flavipes* et *R. grassei*. D'un point de vue génétique, les populations invasives de *R. flavipes* ont subi une forte réduction de leur diversité génétique après leur introduction (i.e. goulot d'étranglement) puisque les populations françaises possèdent 42% moins d'allèles que les populations natives américaines (Vargo 2003; Dronnet et al. 2005; Vargo and Carlson 2006).

1.2.3.4. Spectre comportemental

Cette réduction de diversité génétique est associée chez plusieurs espèces invasives de fourmis à une baisse de l'agressivité entre colonies (Tsutsui et al. 2003). Cette baisse va induire une facilité à former des supercolonies très étendues avec beaucoup de reproducteurs par fusion coloniale (i.e. unicolonialité) qui deviendront ainsi rapidement dominante dans leur milieu (Tsutsui et al. 2000; Tsutsui et al. 2003). Cette baisse de diversité génétique est donc une des sources du succès invasif de ces espèces (Tsutsui et al. 2000). Le même constat a été fait chez les populations introduites de *R. flavipes* qui se caractérisent également par une agressivité intraspécifique inexistante tandis que la compétition interspécifique est bien présente (Clément et al., 2001; Perdereau et al. 2011). Cette faible agressivité intraspécifique serait liée à une forte homogénéité des signatures chimiques entre colonies (Perdereau et al. 2010b; Perdereau et al. 2011). La même absence de comportement agonistique a été constatée sur des populations canadiennes (Toronto) et américaines (Massachusetts) de *R. flavipes* (Grace 1996; Bulmer and Traniello 2002). Néanmoins ces études ayant porté sur un faible nombre de colonies et d'individus, elles ne permettent pas de conclure sur le niveau d'agressivité des populations natives américaines de façon globale du fait de la surface importante du territoire de cette espèce. Outre cette étude sur l'agressivité des populations invasives, le comportement de ces termites reste encore mal connu. Si un éthogramme assez précis des comportements des ouvriers a été réalisés par Whitman and Forschler (2007) et le comportement d'alarme entre ouvriers a été bien décrit par Myles (2002), aucune étude à ce jour n'a décrit le comportement des autres castes et notamment des reproducteurs de *R. flavipes* durant la fondation d'une nouvelle colonie (Voir Chapitre 1).

1.2.4. Zone d'échantillonnage

Les colonies de *R. flavipes* et *R. grassei* utilisées dans le cadre de cette étude ont été prélevées dans les forêts de La Coubre (Charente-Maritime) et de Saint Trojan (Ile d'Oléron, Charente-Maritime) (Figure 32).



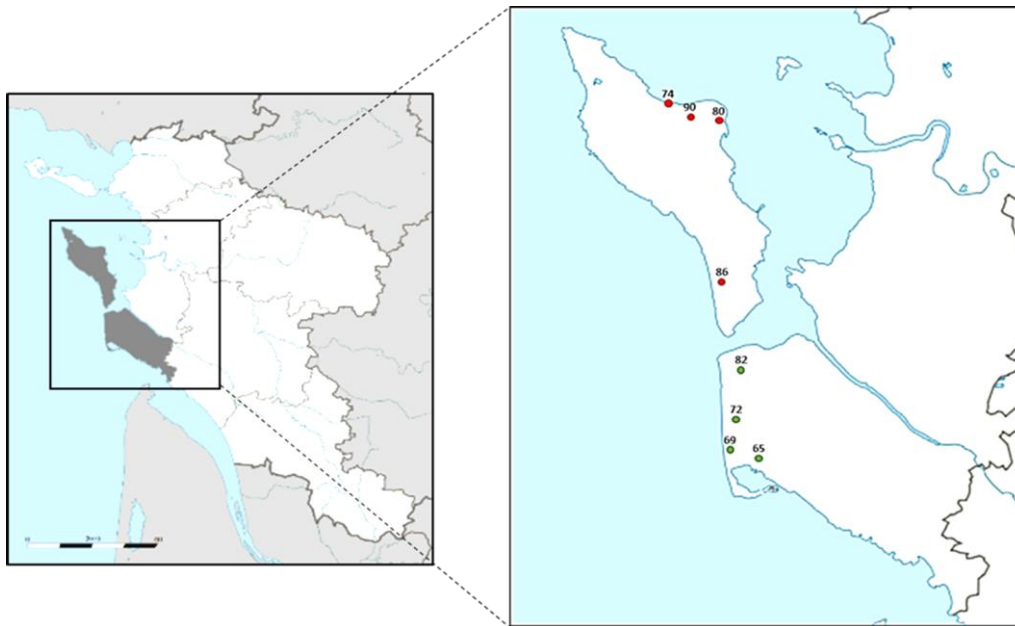


Figure 32 Répartition géographique des colonies utilisées durant cette thèse, en vert celle de l'espèce native *R. grassei*, en rouge celle de l'espèce invasive *R. flavipes*.

Ces deux forêts domaniales de plusieurs hectares font toutes deux partie du Marais de Rochefort (Figure 33). La nature du sol dans ces deux forêts est constituée de plus de 50% d'argile et de sables.



Figure 33 Carte des régions naturelles de Charente-Maritime (à partir de la carte des pédopaysages IGCS au 1/250 000, 2013). En contour noir la zone d'échantillonnage de nos espèces d'études.

Le climat y est tempéré et de type océanique avec une amplitude thermique faible et des précipitations réparties tout au long de l'année. Ces deux forêts littorales sont des pinèdes composées principalement de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et de quelques chênes verts (*Quercus ilex*) et les colonies de termites sont le plus souvent retrouvées dans le bois mort, les souches et les grumes entreposées. *R. grassei* présente une distribution sous forme de patches de



quelques centaines d'individus, répartis le plus souvent dans des morceaux de bois épars. *R. flavipes* est sous forme de colonies très peuplées de plusieurs milliers d'individus, le plus souvent localisées dans une même zone sur plusieurs patchs et souvent dans des souches ou dans des troncs d'arbres morts. Dans cette zone d'échantillonnage les populations invasives de termites de l'espèce *R. flavipes* ont pour particularité de vivre en sympatrie avec les populations du termite natif *R. grassei* (Figure 34) (Perdereau et al. 2011).



Figure 34 Carte de la répartition géographique de *R. flavipes* et *R. grassei* sur l'île d'Oléron (a) et plus précisément dans la forêt de Saint Trojan (b) où les populations des deux espèces vivent en sympatrie (Copyright Perdereau, 2010).



1.3. Objectifs généraux du projet de thèse

Parmi l'ensemble des Isoptères, les termites du genre *Reticulitermes* présentent une des plus grandes plasticités du système de reproduction connue chez les insectes sociaux. Cette plasticité importante s'exprime à la fois au niveau inter et intraspécifique et repose sur la multiplicité des types de reproducteurs présente au sein des colonies (i.e. alates, néoténiques brachyptères, néoténiques aptères). La synthèse bibliographique de l'introduction de cette thèse montre bien que dans les précédentes études menées sur ces termites, le rôle de ces reproducteurs dans le système de reproduction et de dispersion a été étudiée à la fois du point de vue génétique (i.e. structures familiales, diversité allélique, taux d'apparentement), et du point de vue morphologique et développementale (i.e. anatomie et voies de différenciation). Néanmoins, la part de variation due au comportement des individus reproducteurs eux-mêmes, ainsi que les aspects fonctionnels de ce système de reproduction restaient encore inconnus. En effet, plusieurs études ont permis de caractériser précisément le statut natif du termite *R. grassei* en Europe et le statut invasif en France du termite *R. flavipes*. Cependant les conclusions apportées par ces études n'ont pour l'instant pas été corroborées par des résultats concernant le comportement et le succès de fondation des reproducteurs ailés et secondaires lors de l'établissement de nouvelles colonies ayant permis la mise en place des structures familiales observées à l'heure actuelle dans ces populations.

À travers une approche comparative entre les populations françaises de l'espèce native *R. grassei* et de l'espèce invasive *R. flavipes*, l'influence des interactions sociales sur les stratégies de fondation de nouvelles colonies a été explorée. Pour cela (1) les variations de succès de fondation coloniale par des reproducteurs ailés entre les deux espèces ont d'abord été caractérisées (voir Chapitre 1), puis (2) l'influence des interactions sociales et notamment des soins parentaux sur ces variations de succès de fondation a été étudiée (voir Chapitre 2), enfin nous nous sommes intéressés à (3) l'influence de la présence de reproducteurs secondaires sur le succès de fondation et le comportement vibratoire des ouvriers lors d'une fondation par bouturage (voir Chapitre 3).



1.4. Objectifs spécifiques du projet de thèse

1.4.1. Chapitre 1 - Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species?

Ce chapitre a pour objectif de caractériser les variations de succès de fondation indépendante de nouvelles colonies par des reproducteurs primaires entre l'espèce native *R. grassei* et l'espèce invasive *R. flavipes*. Pour cela plusieurs objectifs spécifiques ont été suivis :

- Mettre au point un dispositif expérimental et un protocole permettant de suivre le développement et le comportement des individus pendant la fondation coloniale.
- Décrire la mise en place des différentes castes durant les six mois suivant la fondation d'une nouvelle colonie par deux reproducteurs ailés.
- Évaluer l'influence de la mortalité des reproducteurs ailés sur le succès de fondation.
- Mettre en avant des variations démographiques propres aux statuts natif et invasif des deux espèces étudiées.

1.4.2. Chapitre 2 - Parental task allocation at colony foundation in termites

Ce chapitre a pour objectif d'évaluer l'influence des soins parentaux prodigués par le roi et la reine primaires sur les variations de succès de fondation entre les deux espèces précédemment explorées lors du chapitre précédent. Pour cela plusieurs objectifs spécifiques ont été suivis :

- Établir un éthogramme du roi et de la reine durant la fondation d'une colonie chez les deux espèces.
- Évaluer la fréquence et la durée des comportements observés chez les deux espèces et déterminer les receveurs préférentiels de chacun d'entre eux.
- Discuter la fonction des différents comportements et tenter de comprendre leurs implications potentielles dans le succès de fondation des deux espèces.

1.4.3. Chapitre 3 - Présence de reproducteurs néoténiques et succès de fondation par bouturage, le rôle de la communication vibratoire

Ce chapitre a pour objectif d'évaluer l'influence de la présence de reproducteurs secondaires brachyptères néoténiques sur le comportement vibratoire des ouvriers au sein de colonies fondées par bouturage chez *R. grassei* et *R. flavipes*. Pour cela plusieurs objectifs spécifiques ont été définis :

- Évaluer l'influence de la présence de reproducteurs néoténiques brachyptères sur le succès de fondation des jeunes colonies fondées par bouturage.
- Caractériser le niveau de stress des individus au sein d'une colonie d'un point de vue comportemental.



Introduction générale – Objectifs du projet de thèse

- Évaluer l'influence de la présence de reproducteurs néoténiques brachyptères sur la fréquence des comportements vibratoires exprimés par les ouvriers au sein de la colonie.
- Évaluer les variations de fréquence des comportements vibratoires exprimés par les ouvriers au sein des jeunes colonies entre les deux espèces d'intérêt.
- Discuter la fonction du comportement de mouvement oscillatoire longitudinal



Chapitre 1 - Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species?



D'après des images de T. Andrieux et A. Wild

Brossette L., Bagnères A.-G., Millot A., Blanchard S., Dupont S., Lucas C. (2017) Termite royal cradle: does foundation success differ between two subterranean termite species?, *Insectes sociaux*. DOI : 10.1007/s00040-017-0571-x

2.1. Abstract

This first chapter is focused on the first type of colonial foundation observed in our termite species: the independent foundation by alates reproductives. It has for main objective to explore the success foundation variations of royal reproductives between the two species of interest to understand better the invasive success of *R. flavipes* in France.

Colony foundation modes play a key role in social insect societies as they strongly impact colony survival. In subterranean termites, we do not yet know which factors most influence the early stages of colony foundation since studies on the topic are scarce. In the present study, we examined how variation in life-history traits can influence colony foundation success in two European termite species: *Reticulitermes grassei*, an indigenous, and *R. flavipes*, an invasive.

We conducted an experiment in which we observed the development of colonies founded by 165 royal pairs on a weekly basis over a six-month period. Several key results emerged: **(i)** survival rates of royal pairs were lower in *R. grassei*; **(ii)** *R. grassei* pairs laid fewer eggs; and **(iii)** all castes contained fewer individuals in *R. grassei* colonies, but **(iv)** their timing of appearance are similar for both species. Overall, *R. grassei* pairs seemed less robust and produced fewer offspring.

To our knowledge, our study is the first to describe the foundation of *R. grassei* incipient colonies in detail over a six-month period. We also discovered new information about *R. flavipes*' colony foundation. The data suggest that the two species have different levels of colony foundation success, resulting in differences in colony development. This finding could help explain the invasiveness of *R. flavipes*. Our study contribute to our understanding of the spread of two termite pest species and shed light on critical steps in the colony foundation process.

Keywords: termite, royal pair, colony foundation, incipient colonies, *Reticulitermes grassei*, *Reticulitermes flavipes*



2.2. Introduction

In social insects, the production and development of offspring rely on the colony, which contains several castes specialized in different tasks. Altruistic behaviours are an essential part of this organization as colony members forego their own reproduction to help other members reproduce, thus ultimately increasing colony fitness (Hamilton 1964). The reproductive caste is the only one to directly transmit its genes via offspring production. Workers, in contrast, are generally sterile and carry out the tasks of nest building, foraging and offspring care; soldiers mainly defend the nest. Reproductives may exploit specialized dispersal strategies, which are reflected by their morphological features (Grassé 1982a). Winged individuals can disperse towards new habitats located further away, while wingless individuals disperse on foot in the local environment around the nest. This caste polyethism impacts colony foundation because it is associated with different colony foundation modes. Social insects have developed dependent (DCF) and independent colony foundation (ICF) (Cronin et al. 2013). In DCF, workers help the reproductives to establish a new colony, while in ICF, reproductives (a single queen or queen-king pair) found new colonies without any worker assistance (Peeters and Molet 2010). Consequently, this mode of colony foundation is associated with much greater risks of mortality and colony failure (Ross and Matthews 1991; Korb and Schneider 2007; Hölldobler and Wilson 2009). At the same time, ICF can be advantageous in that it is the only foundation mode allowing the colonization of new habitats with new resources.

Although Hymenoptera (ants, bees, and wasps) and Isoptera (termites) share a similar system of social organization, they differ in their development (holometabolous vs. heterometabolous), nesting patterns, and reproductive styles. Hymenopteran queens copulate during their nuptial flights and then store male sperm for years (Hölldobler and Bartz 1985; Pamilo 1991; Keller and Genoud 1997). In contrast, the termite king and queen form a monogamous pair in incipient colonies (Myles 1999), where the king regularly inseminates the queen (Raina et al. 2007; Ye et al. 2009). Several colony foundation forms have been observed in termites: colony foundation by paired alates (Nutting 1969; Matsuura 2010), pleometrosis (Thorne 1984; Darlington 1988; Hacker et al. 2005), budding (Husseneder et al. 1998), and even parthenogenesis (Howard et al. 1981; Matsuura et al. 2004; Kawatsu and Matsuura 2013). For higher termites (i.e., Termitidae), the factors influencing incipient colony foundation and development have been described in many species from different angles (Sands 1965; Garcia and Becker 1975; Sieber and Leuthold 1981; Rosengaus and Traniello 1993b; Thorne and Haverty 2000; Calleri et al. 2005; Adam and Mitchell 2009; Hartke and Baer 2011; Okot-Kotber 2011; Hartke and Rosengaus 2013). For subterranean termites (i.e., Rhinotermitidae), these processes are far less characterized especially those concerning independent colony foundation (Thorne et al. 1997; Matsuura et al. 2002b; Fei and Henderson 2003; Grube and Forschler 2004; Ghesini and Marini 2009; Janowiecki et al. 2013; Chouvenc et al. 2015; Roisin and Parmentier 2016). However, it is known that in subterranean termites of the genus *Reticulitermes* colony foundation is not simple, due to the complexity of their



reproductive caste system. *Reticulitermes* termites produce three types of reproductives that display different modes of dispersal resulting in flexibility in colony foundation modes: alates (ICF by swarming); brachypterous neotenics that develop from nymphs (DCF by budding); and apterous neotenics that develop from workers (DCF by budding). Only alates can fly and thus disperse to new habitats (Nutting 1969). After swarming, alates run along the ground, employing pheromones to encounter an appropriate mate (Clément 1982a). Once a pair is formed, the partners run in tandem until a suitable nest site is found. Afterwards, they shed their wings and excavate a nest (copularium), in which they will establish a new colony (Nutting 1969). Once the first eggs have been laid, the two assume their roles as king and queen of the incipient colony (Nutting 1969).

Because of predation, competition, and environmental conditions during swarming and the nuptial flight, as well as the occasional inability of the royal pair to raise their first brood (Nutting 1969; Oster and Wilson 1978), colony foundation by ICF has a very low success rate and constitutes a bottleneck event (Chouvenc et al. 2014, 2015). To better understand these first steps of colony foundation, we carried out laboratory experiments in which we triggered ICF events in several colonies of two subterranean termites present in Europe: the indigenous *Reticulitermes grassei* and the invasive *R. flavipes*. The biology of European *Reticulitermes* termites is relatively well known (Büchli 1958; Nutting 1969; Lainé and Wright 2003; Pichon et al. 2007; Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2010b; Leniaud et al. 2011; Perdereau et al. 2011; Perdereau et al. 2015), even if the subterranean lifestyle of these insects makes them difficult to observe in nature. As part of the soil fauna, they are essential in forest ecosystems (La Fage and Nutting 1978; Gentry and Whitford 1982; Ulyshen et al. 2014). However, they are also urban pests that cause extensive and costly damage to anthropogenic structures (Su 2002). *R. grassei* Clément is an indigenous species that naturally occurs along the Atlantic coast of France (Clément et al. 2001). Populations migrated from Spain via the Pyrenees Mountains following the last glaciation period (Kutnik et al. 2004; Lefebvre et al. 2016). In contrast, *R. flavipes* (Kollar) was introduced into Europe almost two centuries ago, around the 1800s. It arrived in France on the Atlantic coast, possibly carried on commercial ships coming from United States. An invasive species is defined as an introduced species whose presence is attributable to human actions that enable them to overcome their natural dispersal range and who has overall negative effects on ecosystems and economy (Early et al. 2016; Russell and Blackburn 2017). *R. flavipes* is therefore considered to be an invasive species (Bagnères et al. 1990; Clément et al. 2001; Austin et al. 2005; Dronnet et al. 2005; Perdereau et al. 2013). The two species live in sympatry in different parts of southwestern France and in Oléron Island forests. Studies of population genetics have revealed major differences in social structure between the two species, underscoring the important role played by reproductives in colony and species success (Vargo 2003; DeHeer et al. 2005; Perdereau et al. 2011; Perdereau et al. 2015). However, the early, integral steps of colony foundation following swarming by alate reproductives remain uncharacterized in the invasive *R. flavipes* and indigenous *R. grassei* although it represents a major step of colonization. Thus, a comparative evaluation of the foundation success between invasive and indigenous species by the alate reproductives might bring complementary results to explain the invasive success of *R. flavipes*. In this study, the development of incipient colonies of



Chapitre 1 – Termite royal cradle - Introduction

both species was followed weekly over the period of six months following the royal pair's establishment in the invasive termite *R. flavipes* and the indigenous termite *R. grassei*. To do so, specially designed experimental glass enclosures were used. Several life-history traits were examined such as egg laying, caste development, and survivorship, which could be associated with colony foundation success and status (i.e., indigenous vs. invasive). The high invasive success of *R. flavipes* in Europe and the Americas reflected by its quick expansion, these last decades, allow to hypothesize higher foundation success of the invasive species.



2.3. Materials & Methods

A total of 13 colonies of *R. grassei* and 13 colonies of *R. flavipes* were collected in March 2013 in forests on Oléron Island (France, 45° 55' N 1° 18' O). Species were identified based on worker post-clypeus shape. *R. grassei* has a curved post-clypeus, while *R. flavipes* has a rectilinear post-clypeus (Clément 1982b). To ensure colony independence, we sampled colonies that were separated from each other by at least 100 meters for *R. grassei* and by 300 meters for *R. flavipes* (Perdereau et al. 2010a). Upon collection, colonies were immediately placed in plastic boxes (18x24x9.5 cm) along with some of their original nest material. In the laboratory, they were maintained under standard conditions (80% relative humidity, 26°C, 13.5L/10.5D cycle) until the long-winged nymphs became alates (one to two weeks). At that time, to prevent mating, all the newly emerging adults were separated by sex and transferred into different plastic boxes (50 mm in diameter; Starpack) containing moistened paper made of cellulose (47 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare). Termite sex was determined by examining the size of the seventh posterior sternite, which is more elongated in females than in males (Büchli 1958; Grassé 1982a; Zimet and Stuart 1982).

Experimental incipient colonies were produced by pairing adult males and adult females from different colonies of origin. For each species, four colonies of origin were used and thus a total of 12 pairing combinations were obtained (Annexe 2). Each royal pair was placed in a plastic box (50 mm in diameter; Starpack) containing cellulose paper (47 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare) that had been supplemented with a nutritive solution (Argoud et al. 1982). Seven days later, the different termite pairs (i.e., for each species: 12 pair combinations with 3 to 9 biological replicates each) were used in experiments. Each cross was assigned an ID code (cross ID) composed of the female's colony of origin and the male's colony of origin. To the cross ID, we added a unique code for each replicate and thus formed the pair ID. Each pair was therefore defined by a unique pair ID. The cross ID and pair ID were included in the statistical analyses (see the description of the statistical models below for more details).

A total of 87 and 78 pairs of *R. grassei* and *R. flavipes*, respectively, were transferred to the experimental glass cases in which the incipient colonies were housed. The cases comprised two 12x12 cm sheets of glass that were separated by 1.8-mm-thick plastic spacers (Kunststofshop). They were filled with Fontainebleau Sand (Carlo Erba Reagents) and contained a centrally located cellulose disk (90 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare) that had been supplemented with a nutritive solution (Argoud et al. 1982) (Figure 35). The colonies were maintained under standard conditions: 26°C and 80% RH in complete darkness in tanks where temperature and humidity were verified using thermometers (KHT-1, Basetech) and humidity levels were kept consistent using potassium nitrate wells (35 ml KNO₃/100 ml H₂O) (Thermo Fisher Scientific).



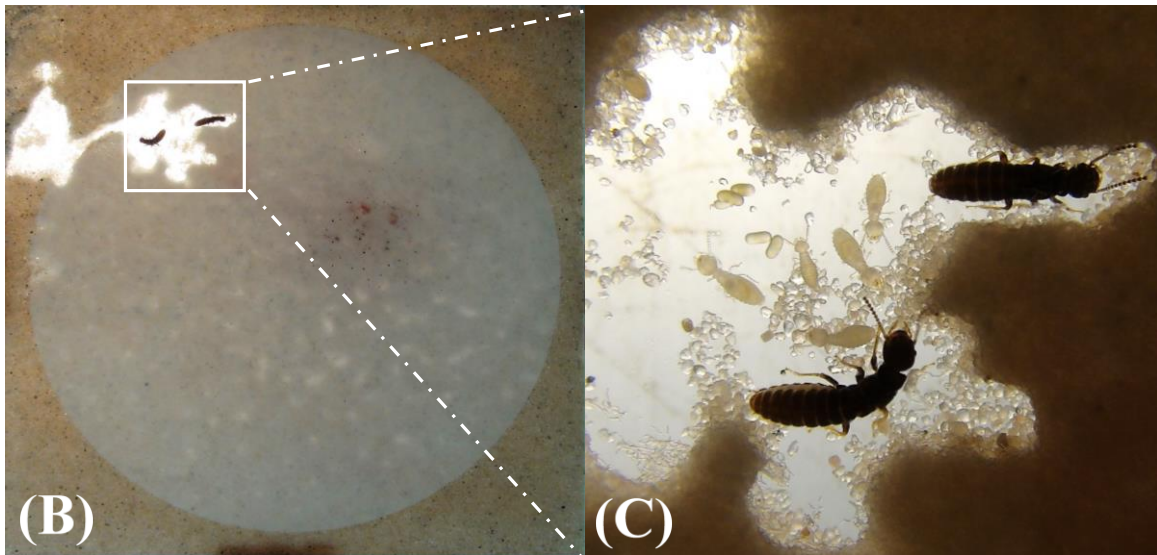
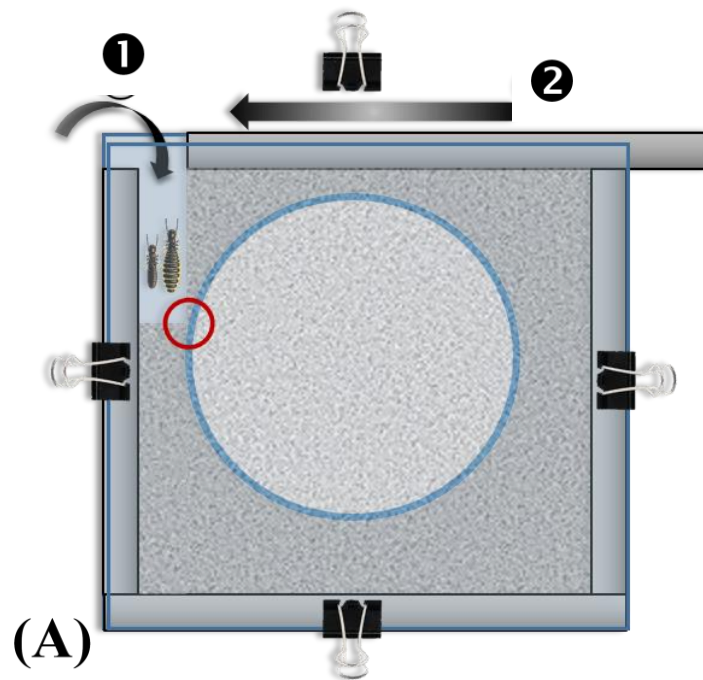


Figure 35 Overview of the experimental setup. (A) Schematic representation of the glass case and colony initiation including the two methodological steps. The colony was founded by placing the pair in a spot where no sand was present (Step 1). Then, the glass case was closed by sliding the upper plastic spacer in place (Step 2). The pair had access to the cellulose disk so that the termites did not have to excavate to obtain food (indicated by the red circle). (B) A picture of a colony 63 days post establishment. (C) Magnified view of the pair and its offspring within the glass case.

On a weekly basis, we recorded events, such as the death of one or both reproductives, the date on which the first egg was laid, and the emergence dates for the first larvae, workers, soldiers, and nymphs. If one member of a royal pair died, their colony was excluded from further analysis and the pair was treated as dead. On the same day, to follow colony development, pictures were taken of each colony (HDR CX700V, Sony), meaning we had weekly pictures for the entire period of the experiment. The pictures were used to estimate the number of eggs, undifferentiated larvae (1st and 2nd larval stages), workers (3rd stages and up), soldiers, and nymphs present each week.



All measurements and analyses were double blind with regards to species and the time at which the picture had been taken (Gamboa et al. 1991).

Data on the numbers of eggs, larvae, and workers were analyzed using three different general linear mixed effects models (GLMMs), where the explanatory variables were species, Day post-establishment (a continuous variable), the quadratic of Day post -establishment, and the two interactions (Species:Day post-establishment and Species:Day post-establishment²). We included cross ID and pair ID as random factors in the GLMMs. We did not perform GLMMs on soldier and nymph numbers because no soldiers and very few nymphs were produced (Annexe 3). Multiple pairwise comparisons were used to assess the effect of species on each observation date (Annexe 4). The survivorship of the royal pairs and the timing of appearance of each caste were tested using several Cox proportional hazards regression models, which allow for censored data. In these models, the explanatory factor was species and the random factor was cross ID. All models were checked using Akaike's Information Criterion. Statistics were performed using R (v. 3.1.1, R Development Core Team).



2.4. Results

Overall, *R. grassei* pairs had lower survivorship than *R. flavipes* pairs over the six months of the experiment (Figure 36, $Z = 5.49$, $P\text{-value} = 0.019$).

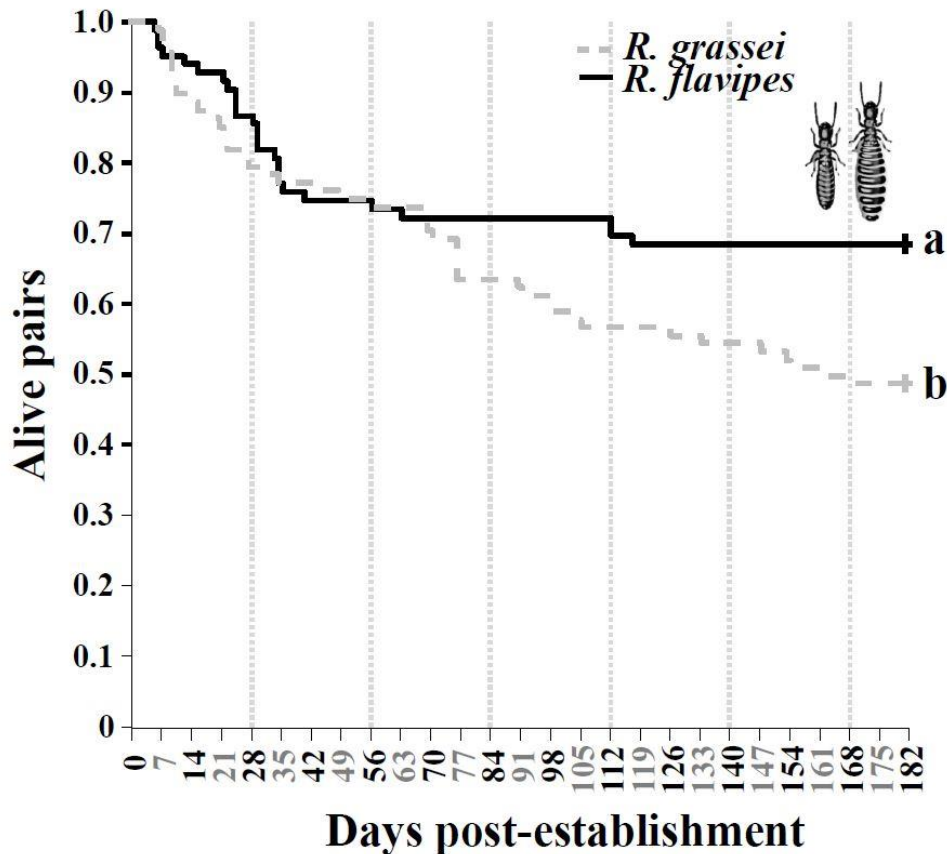


Figure 36 Proportion of pairs still alive on each observation date over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray lines) ($N = 87$) and *R. flavipes* (solid black lines) ($N = 78$) (mean \pm S.E.). Different letters (a, b) indicate statistically significant differences ($P\text{-values} < 0.05$). The dotted lines indicate the different months.

The timing of caste appearance was similar for both species (i.e., for pairs still alive at the end of the experiment; $P\text{-value} > 0.05$, Figure 37). Of the 42 *R. grassei* pairs, 1 pair never laid eggs; all 56 *R. flavipes* pairs laid at least one egg (Figure 37 A). Overall, 92.9% ($N = 39$) of the *R. grassei* pairs produced at least one larvae; this percentage was 94.6% ($N = 53$) for *R. flavipes* (Figure 37 B). In *R. grassei*, 95.2% ($N = 40$) of pairs generated at least one worker versus 91.0% ($N = 51$) in *R. flavipes* (Figure 37 C). At least one nymph was produced by 59.5% ($N=25$) of *R. grassei* pairs and 50% ($N = 28$) of *R. flavipes* pairs (Figure 37 D); this difference was not statistically significant ($P\text{-value} > 0.05$).

The numbers of eggs, undifferentiated larvae and workers over time differed between species (Tableau 2). Indeed, colony development was influenced by the species-by-day post establishment interaction (Species:Day post-establishment).



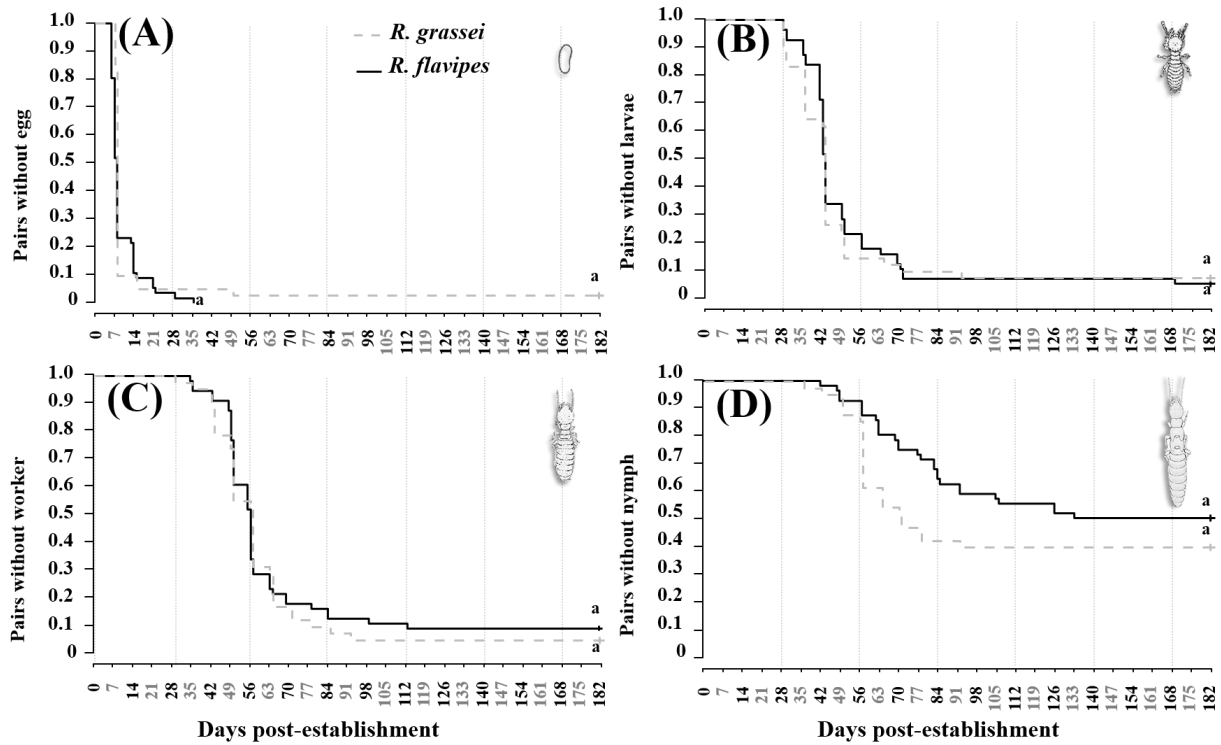


Figure 37 Time to the first appearance of eggs (A), larvae (B), workers (C), and nymphs (D) in royal pairs that survived the six-month experiment for *R. grassei* (dashed gray lines, N = 42) and *R. flavipes* (solid black lines, N = 56). The data points represent the total proportion of pairs without any eggs, larvae, workers, or nymphs at a given point in time. No statistical differences were found (P-values > 0.05). The dotted lines indicate the different months.

	Number of eggs		Number of larvae		Number of workers	
	LR χ_1^2	P-value	LR χ_1^2	P-value	LR χ_1^2	P-value
Species	16.04	<0.0001	31.34	<0.0001	11.59	<0.0001
Day post-establishment	26.02	<0.0001	503.44	<0.0001	1830.01	<0.0001
Day post-establishment ²	30.21	<0.0001	694.115	<0.0001	922.31	<0.0001
Species:Day post-establishment	136.26	<0.0001	62.24	<0.0001	61.39	<0.0001
Species:Day post-establishment ²	167.74	<0.0001	58.85	<0.0001	12.96	<0.0001

Tableau 2 Results of the General Linear Models used to test the effects of species and day post establishment on the numbers of eggs, larvae, and workers. Bold values are highly significant. “Day post-establishment²” and “Species:Day post-establishment²” represent the quadratic effects of the variables.

More detailed analyses revealed that, compared to *R. flavipes* pairs, *R. grassei* pairs had fewer eggs from the second through the fifth month included (Figure 38 A), fewer undifferentiated larvae from the third through the fifth month included (Figure 38 B), and fewer workers from the third month through the end of the experiment (Figure 38 C). It is important to note the following: (i) mean nymph number was less than one (Annexe 3) and (ii) no soldiers were produced by either species.



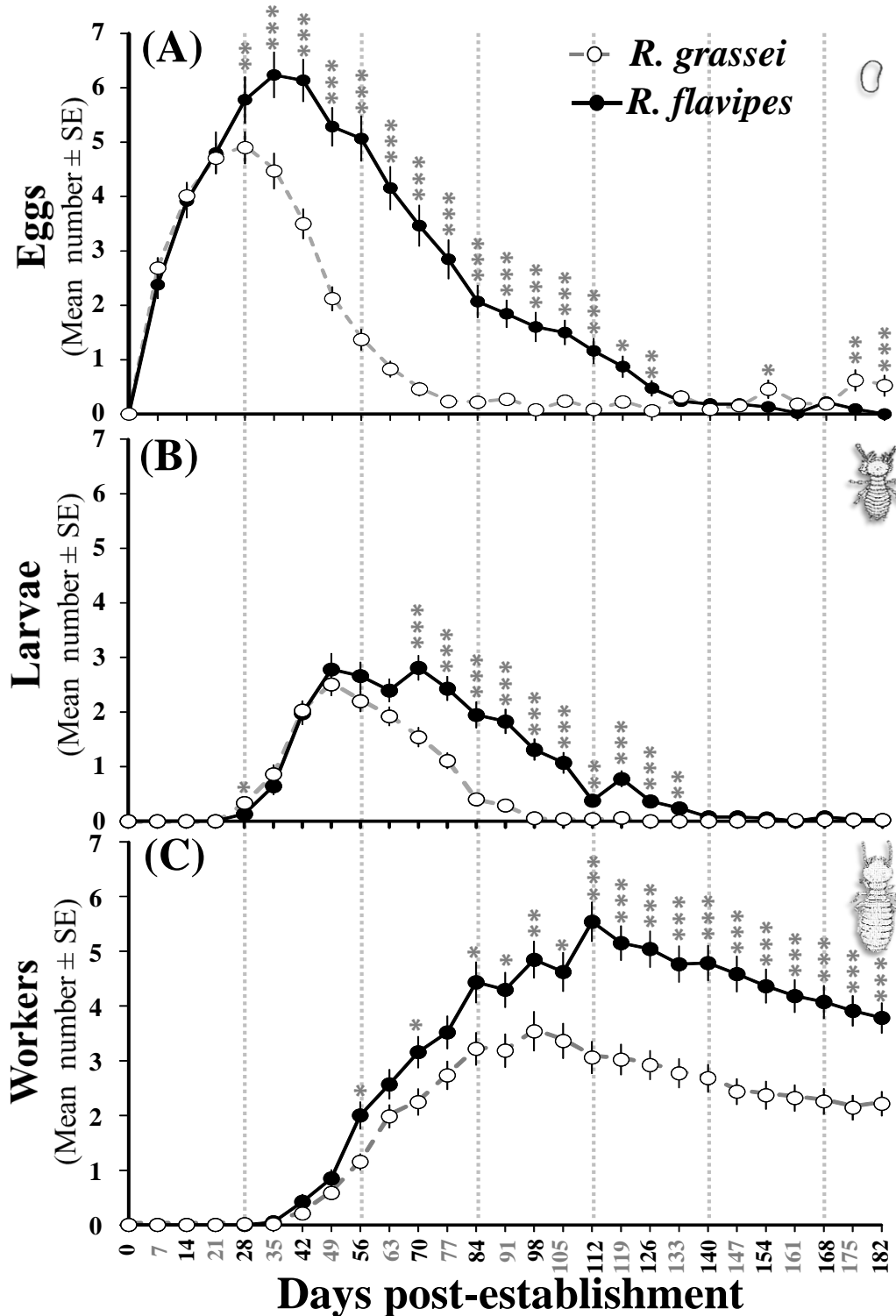


Figure 38 Mean number of eggs (A), larvae (B), and workers (C) produced per royal pair over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray lines, N = 87) and *R. flavipes* (solid black lines, N = 78) (mean \pm S.E.; ***P-values < 0.001, ** P-values < 0.01, * P-values < 0.05). See Table 1 and Supplementary Table 2 for the detailed statistics. The dotted lines indicate the different months.



2.5. Discussion

This study has revealed details about early colony foundation in two sympatric termite species, the indigenous *R. grassei* and the invasive *R. flavipes*. First, *R. grassei* royal pairs had lower survivorship than *R. flavipes* royal pairs. Second, the first eggs, larvae, workers, and nymphs appeared at the same time in both species. Third, no soldiers and almost no nymphs were observed during the experiment. Overall, in our conditions *R. grassei* appeared to be less robust and produce fewer offspring than *R. flavipes* and the two species seem to display a caste-specific developmental pathway over time. In general, *R. flavipes* seemed to be better at ICF than *R. grassei*, which could be a factor explaining *R. flavipes*' success as an invader.

R. grassei royal pairs had lower survivorship than *R. flavipes* royal pairs. Early colony foundation is a period of extreme stress for incipient colonies of social insects, especially those employing solitary ICF (Cronin et al. 2013). Foundation success may be drastically reduced and risks of colony failure are at their peak. This reduction might be especially strong during the first year, after the king and queen lay their first clutch (Nutting 1969; Chouvenc et al. 2015). There are a few studies on colony development in *Reticulitermes* (Büchli 1958; Thorne et al. 1997; Pichon et al. 2007; Leniaud et al. 2011). However, those examining the colony foundation success of royal pairs are scarce (Thorne et al. 1997; Grube and Forschler 2004; Janowiecki et al. 2013; Kawatsu and Matsuura 2013). Indeed, termite reproductives are cryptic and quite difficult to observe in the field, except during the swarming period (which is when we collected our study species). Ghesini and Marini (2009) showed that the survival of incipient colonies varied across seasons for *R. urbis*. Vargo et al. (2013) showed also that bioclimatic factors could influence colony breeding structure in the two studied species. In our study, we controlled for temperature, humidity, food availability, and soil composition but not for atmospheric pressure. Consequently, survivorship might have been influenced by seasonal variation in atmospheric pressure. The survival of primary reproductives and the success of colony establishment can also be strongly impacted by socially transmitted diseases, which are often linked to entomopathogenic fungi (Rosengaus et al. 2000; Calleri et al. 2005). Indeed, in *Zootermopsis angusticollis*, sibling reproductives are immunized against the same pathogens because they are similarly exposed in their colony of origin (Rosengaus and Traniello 1993a). In contrast, non-sibling pairs might transmit new pathogens to each other via grooming and trophallaxis, leading to mortality and colony failure (Rosengaus and Traniello 1993a). These results suggest that these two behaviors (i.e. grooming and trophallaxis) might strongly participate to offspring survivorship during the establishment of new nests and by extent to the foundation success of colonies (Rosengaus et al. 1998b; Matsuura et al. 2004). To go further, it would be interesting to investigate in more details the parental care in incipient colonies linked to their survivorship and their potential connection with genotypic variations. Indeed, genotypic variations among colony members can also influence colony productivity and colony foundation success as shown in *R. speratus* (Miyazaki et al. 2014) and *R. flavipes* (Thorne et al. 1997).



R. grassei pairs produced fewer eggs than did *R. flavipes* pairs. A differential lipid storage ability between reproductives of the two species might explain the higher production of eggs observed in *R. flavipes* incipient colonies. Indeed, body mass and composition (like lipid storage) are factors which impact the colony foundation success. Fat reserves are important for early offspring production (Lenz 1987; Nalepa and Jones 1991; Lenz 1994; Shellman-Reeve 1997a) and especially for egg production (Kaib et al. 2001). Therefore, nutrition play a role in colony development, as shown in *Zootermopsis angusticollis* (e. g. Nalepa and Jones, 1991). Such variations in egg number could have a direct impact on the colony development like it has been shown in a close relative species *R. speratus* where a pheromone has been identified on the egg surface (Matsuura et al. 2007) that suppresses the emergence of female neotenics (Matsuura et al. 2010; Matsuura 2012). These findings underscore the need for further experiments examining the impact of egg number on colony foundation success.

Over the six-month period of the experiment, no additional neotenics emerged and almost no nymphs were produced (nymphs could potentially develop into brachypterous neotenics). These results are consistent with previous studies, in which limited numbers of nymphs were produced during a colony's first year (Grube and Forschler 2004; Janowiecki et al. 2013). Likewise, no soldiers were produced by either species during the experiment. It takes approximately two to four weeks for a worker to develop into a soldier (Büchli 1958; Lainé and Wright 2003; Darrouzet et al. 2014). Since, in our experiment, the first workers appeared after the first month, we would have expected to see development of soldiers. However, no soldiers were observed in any colonies of either species. Of course, it could be that workers would have developed into soldiers later on, if the experiment had run longer than six months (Lainé and Wright 2003). In social insects, there is a trade-off between colony defense and colony maintenance. Thus, a lesser investment in soldiers could represent an adaptive strategy for increasing colony foundation success (Chouvenc et al. 2015) in the absence of predators, such as in our study.

We observed significant differences in colony foundation success between two sympatric species occurring in the same subterranean environment. Overall, our results show that *R. flavipes* colonies seem better at ICF than *R. grassei* colonies under laboratory conditions. In the field, *R. grassei* colonies are small and occupy disparate patches whereas *R. flavipes* colonies are bigger, more sprawling, and readily merge with neighboring colonies due to their lower aggressive behaviour (DeHeer and Vargo 2004; Fisher et al. 2004; Perdereau et al. 2010a). Altogether, it suggests that invasive populations more frequently employ budding (Perdereau et al. 2015). Aggressive interactions within a population is known to impact foundation success. It has been reported in invasive populations of the Argentine ant that non aggressive colonies experienced lower mortality and better brood production than aggressive ones (Holway et al. 1998). This lack of aggression is also observed in other invasive species and result from a decrease of genetic variability due to a bottle neck effect induced by the introduction event (Tsutsui et al. 2000). It allows to reduce the cost of territoriality resulting in larger colonies like it was observed in the



invasive Argentine ant (Holway et al. 1998) and in *R. flavipes* (Perdereau et al. 2010a). *R. flavipes* differential demographic growth, observed here during foundation, corroborate the absence of simple families (i.e. a royal couple with its brood, defined by Thorne et al. (1999)) in French invasive populations of this termite already noticed in other studies (Dronnet et al. 2004; Dronnet et al. 2005; Perdereau et al. 2010a; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2015). Along with our results, about the better ICF abilities of *R. flavipes*, it enforces the hypothesis that the invasive *R. flavipes* could ultimately competitively exclude *R. grassei* in areas where they co-occur (Perdereau et al. 2011) or at least displace it from its natural habitat as it was observed in populations of the Argentine ant (Erickson 1971).

Subterranean termites are excellent models with which to study foundation mechanisms as they perform both ICF and DCF, thanks to their three types of reproductives. In this study, we focused on ICF and shed light on variation in the growth dynamics of incipient colonies in an invasive and an indigenous termite species using a non-destructive experimental approach. ICF events were experimentally generated and the early colony development (over a six-month period) was followed without disturbing the nest structure and the colony's social cohesion. To our knowledge, this study is the first to examine early colony development in the indigenous *R. grassei*. It has also contributed to a growing body of work on the invasive *R. flavipes*, notably showing that *R. flavipes* does a better job of carrying out ICF than does *R. grassei*. The latter result could partially explain the invasiveness of *R. flavipes*, one of the most widespread termite pests in the Americas and Europe.



2.6. Graphical abstract

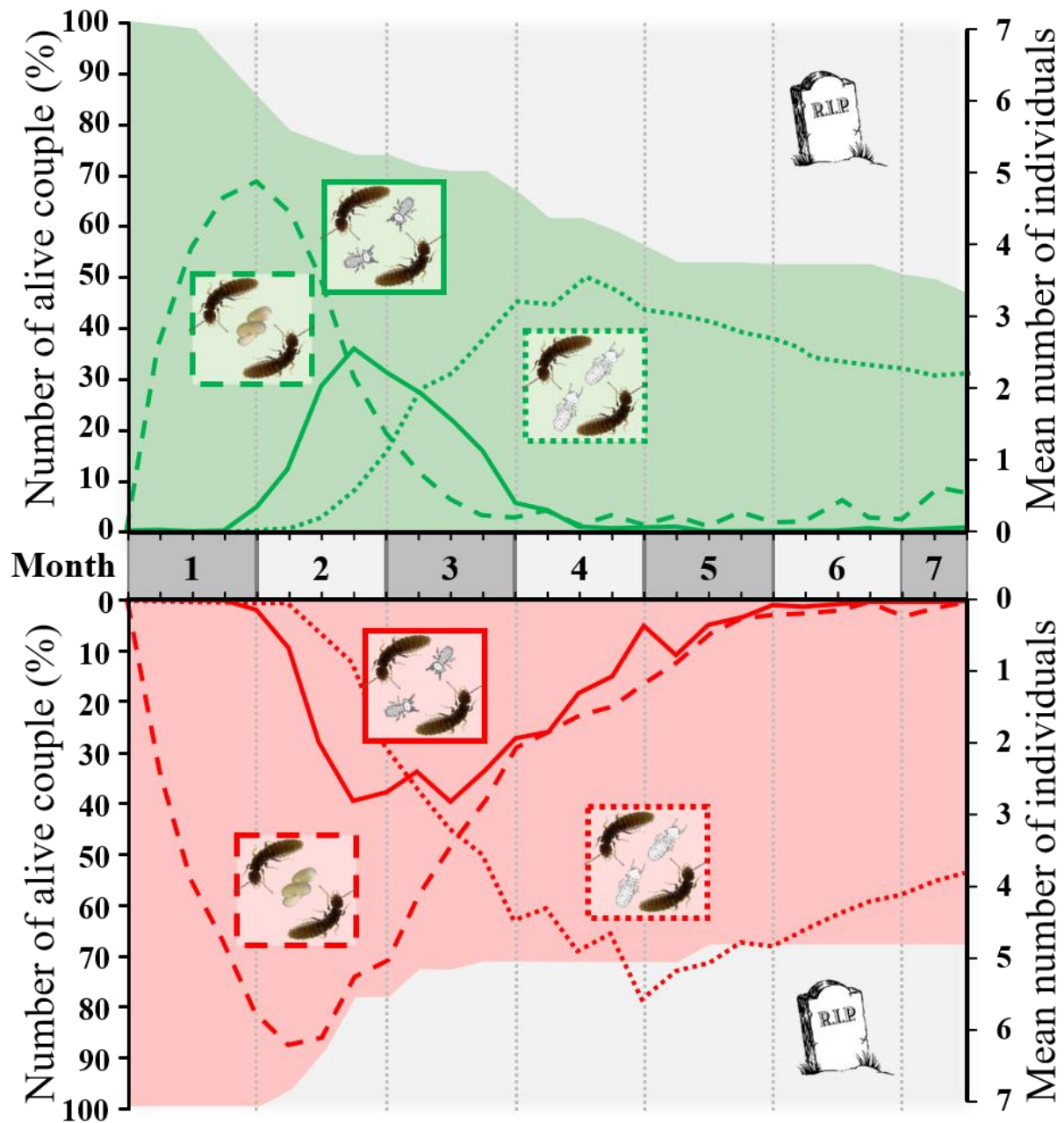


Figure 39 Graphical abstract representing foundation success and cast development during the very first six months of foundation of a new colony by royal productives of the invasive *R. flavipes* and the native *R. grassei*. The grey and white central time line between the two graphs represent the six months follow up realized during this experiment and is a common abscissa axe for both graphs. Each graph has a double ordinate axe representing respectively the number of individuals produced on the left and the percentage of alive couples on the right. Each color represented a species : Red : *R. flavipes*, Green : *R. grassei*. Each line represent a caste : Dashed line : Eggs, Plain line : Larvae, Dotted line : Workers. Plain surface represent the amount of alive couples, light grey surface represent the amount of dead couple.



Chapitre 2 - Parental task allocation at colony foundation in termites



D'après des images de T. Andrieux et A. Wild

Brossette L., Meunier J., Dupont S., Bagnères A.-G., Lucas C. Parental task allocation at colony foundation in termites. Submitted to *Animal Behaviour*, rejected with revisions. In prep.

3.1. Abstract

This second chapter is still focused on the independent colony foundation by alates reproductives but with a behavioral angle this time. It has for main purpose to characterize the behaviors displayed by the king and queen during the foundation of a new colony and to discuss their potential influence on the foundation success variations previously described in the first chapter.

Living within family units is a common phenomenon in nature and typically includes groups of offspring receiving care from either one or two parents. Because investment into parental care is often costly, each parent is predicted to maximize its fitness returns by providing less care than its partner. The multiple outcomes of this tug-of-war between maternal and paternal investments has received important attention in vertebrate species. However, whether and how males and females differ in their task allocation remain surprisingly less studied in families of invertebrates. In this study, we investigated the task allocation of queens and kings of two termites with lifelong monogamy: the invasive species *Reticulitermes flavipes* and the native *R. grassei*.

Behaviours of 165 royal pairs were recorded during six months with a non-invasive approach. Our results overall show that kings and queens exhibit the same level of investment in terms of antennation, egg care, stomodeal trophallaxis, allogrooming and Longitudinal Oscillatory Movement (LOM).

By contrast, queens spent more time than kings as donors during proctodeal trophallaxis. Our results also reveal overall differences among species, with parents exhibiting longer periods of antennation, LOM and egg care in *R. grassei* compared to *R. flavipes*. Parents of this latter species, however, exhibited longer allogrooming. Overall, these results are consistent with the invasive characteristics of *R. flavipes* and might participate to its invasive success. They also suggest that both kings and queens play a fundamental role in the success of early colony foundation.

Keywords: Task allocation; parental care; family life; termite; invasive; royal pair; queen; king; proctodeal trophallaxy; behaviour



3.2. Introduction

Family life is a widespread phenomenon in animal kingdom present in most of the taxa. It is based on social interactions among parents, between parents and their descendant, and among descendant themselves. Depending on the type of familial organization, these interactions range from mate care and parental care to aggressive behaviour or even sibling competition (Royle et al. 2012). Parental care is a prevalent behaviour in nature, with some well-known examples like lactation in mammals and nesting behaviour in birds (Clutton-Brock 1991; Hansell 2000) and some more specific forms such as the anticipatory parental care prior conception in the American red squirrels (Boutin et al. 2000) or the mature descendant care observed in bonobos (Surbeck et al. 2011) or even the brood desertion of female sandpipers (Gratto-Trevor 1991). Amphibians, fishes and invertebrates also present a wide range of parental cares (Clutton-Brock 1991; Trumbo 1996, 2012). Among the latter, insects mostly provide a physical protection of the eggs (i.e. egg attendance) which can be found in several species (Royle et al. 2012; Wong et al. 2013; Smiseth et al. 2014). Only few insects are described to exhibit rare specific parental cares like the food provisioning of the burying beetles which provide its descendant with pre-digested carrion (Smiseth et al. 2003) or the matrophagy of the hump earwig (Suzuki et al. 2005).

Care allocation can be biparental like in most of birds, exhibited by females like in mammals, or by males like in many fishes (Smiseth et al. 2014). In biparental systems, a slightly higher maternal investment remains more common (Clutton-Brock 1991; Kokko and Jennions 2003; McDowall 2003; Cockburn 2006; Royle et al. 2012). Interestingly, biparental care systems can induce a sex-role specialization allowing to optimize the care quality, called sexual polyethism, in several beetles' species (Kirkendall et al. 1997; Hunt and Simmons 2002b; Trumbo 2006; Cotter and Kilner 2010). In insects, it is mostly female biased (Royle et al. 2012; Wong et al. 2013; Smiseth et al. 2014). The rare exclusive male care can be observed in giant water bugs males (Smith 1976) and in assassin bugs (Thomas 1994; Beal and Tallamy 2006).

Because offspring are generally selected to demand more care than parents can provide, investment into parental care is the source of multiple evolutionary conflicts among mothers, fathers and offspring (Hinde et al. 2010; Meunier and Kölliker 2012). One of these conflicts generally operates among the tending mother and the tending father. As both parents are usually genetically unrelated, a trait that maximize the fitness of one parent might not maximize the fitness of the other. In families with biparental care, parental antagonism can appear if parental investment of male and female are unbalanced (Royle et al. 2012). While investments of both parent will benefit to the descendants, the cost of the investment will not be shared equally because each parent will pay for its own investment. Thus, cheating strategies can be selected inducing that one parent cheats by letting its partner invest more in brood care in order to maximize its own residual fitness. In this case, the non-cheater mate will adapt his investment with different degrees of care intensity (Houston and Davies 1985). These sexual conflicts may also affect the food provisioning



of their offspring, and as this phase is costly for parents, it can directly influence the family foundation success through the offspring survivorship (Griggio and Pilastro 2007).

Indeed, social interactions within the parents has also a central role in the foundation of a new family. Mates considered behaviourally compatible (i.e. more altruistic behaviours, less aggressive, behavioural synchrony and copulations) present a higher reproductive success as observed in compatibles pairs of cockatiels which lay more eggs and raise more chicks to adulthood (Spoon et al. 2006); or in the house mice females which had higher chance to give birth when paired with a compatible partner (Weidt et al. 2008). This behavioural compatibility also have reproductive consequences in insects as long pre-mating struggles has been linked to unsuccessful matings in the water strider (Weigensberg and Fairbairn 1994). Moreover, as female nutrition prior formation of eggs is crucial in oviparous species (Perrins 1970; Boggs 1981), the investment of the male in its mate attendance through allofeeding behaviours will have direct consequences on foundation success of a first generation by a pair. To finish, even communicative behaviours between mates can have strong consequence on reproductive success as male pheromone exposure induced higher offspring production in parthenogenetic females cockroaches (Moore and Moore 2003). Thus, the social environment in which a pair settle a new family influence strongly the success of establishment of a new generation.

The outcome of these parental conflicts over parental care can be particularly important in species with permanent families, in which descendant and parents remain together during their entire life-cycle. This is the case in eusocial animals, in which there is an overlap of at least two generations in the colony, older individuals typically provide care to the young and there is reproductive division of labour. Termites are the only eusocial insects in which both queens and kings are present from the early establishment to the subsequent development of the colony presenting monogamous pairs (Hölldobler and Wilson 1990). Termite kings regularly inseminate the queens throughout their life (reviewed in Hartke and Baer, 2011). In dampwood termites task allocation is symmetrically biparental (Shellman-Reeve 1990; Rosengaus and Traniello 1991) except in nitrogen deprived conditions where male provide more nitrogen-rich food to females (Shellman-Reeve 1990; Rosengaus and Traniello 1991). To date, nothing has been done on regular observations (every two weeks) throughout a long period of development of nascent families from the foundation event to the beginning of the autumn period (a 6-month period). Such experiment will allow to record rare events that could be sex biased.

Here, we investigate how royal kings and queens allocate their time during the establishment of new families, for the first time in two termite pest species: the invasive *Reticulitermes flavipes* and the native *R. grassei*. The behaviour of 165 founding pairs of primary reproductives of the two species were recorded during six months (from May to October). Individuals were crossed in the laboratory and kept in a rearing system into constant total darkness allowing non-invasive behavioural observations of these two subterranean species. Considering the biological traits of the invasive species *Reticulitermes flavipes* (colonial fusion, high social cohesion, high inter colonial chemical homogeneity) (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011), we expected more



Chapitre 2 – Parental task allocation at colony foundation - Introduction

altruistic and communicative behaviours such as grooming, trophallaxis or antennation within pairs and towards offspring. While for the native species *R. grassei*, which show higher inter colonial aggressive behaviours and no colonial fusion (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011), we expected more behaviours symptomatic of a stress such as LOM (Longitudinal Oscillatory Movement) associated to less altruistic behaviours within pairs.



3.3. Materials & Methods

3.3.1. Sampling and crossings

All the tested queens and kings come from a total of 13 colonies of *R. flavipes* (RF) and 13 colonies of *R. grassei* (RG). These colonies were field-sampled in March in pine forests on Oléron Island (France, 45° 55' 00" N 1° 18' 00" O) and separated by at least 100 m for *R. grassei* and by 300 m for *R. flavipes*. These two distances are known to ensure colony independency for each species (Perdereau et al. 2010a). At field sampling, colonies containing workers, nymphs and soldiers were transferred in plastic boxes (18x24x9.5 cm) with their own nest material and moistened sand. Back in the lab, they were maintained under standard conditions (80% Relative Humidity, 26°C, 13.5L/10.5D cycle) until their long-winged nymphs became reproductive adults. To prevent uncontrolled mating between related individuals, we checked each colony on a daily basis and transferred the newly produced virgin alates into new plastic boxes (one per sex and per colony) (50 mm in diameter; Starpack) containing moistened paper made of pure cellulose (47 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare). Seven days after the emergence of the first adults, we paired one virgin male with one unrelated virgin female. Overall, the reproductive individuals of each colony were mated with the reproductive individuals of 9 and 7 colonies in RF and RG, respectively, with a total number of 3 to 9 replicates per cross. Each of these crosses were thereafter assigned an ID code (thereafter called cross ID) referring to the female's colony of origin and the male's colony of origin (therefore several pairs can have the same cross ID), while a unique number was given to each biological replicate (thereafter called pair ID).

Each experimental pair was transferred to a plastic petri dish (50 mm in diameter; Starpack) with a pure cellulose paper disk (47 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare) supplemented with a nutritive solution containing nitrogen (Argoud et al. 1982). Seven days later, we transferred a random subset of 87 and 78 experimental pairs (of RF and RG, respectively) to a new experimental glass case setup allowing more detailed behavioural observations. This setup was made out of two glass sheets (12x12 cm) separated by plastic spacers (1.8-mm-thick; Kunststofshop) and filled with Fontainebleau Sand (Carlo Erba Reagents). It also contained an ad libitum food source consisting in a centrally located pure cellulose disk (90 mm in diameter; Whatman, GE Healthcare) supplemented with a solution of vitamins, mineral salts and nitrogen (Argoud et al. 1982). The 165 experimental pairs were subsequently maintained in plastic tanks under complete darkness, 80% humidity and constant 26°C until the end of the experiment. The level of humidity was maintained constant with the use of potassium nitrate wells (35 ml KNO₃/100 ml H₂O; Thermo Fisher Scientific).

3.3.2. Behavioural experiments

During six months (from May to October), we recorded the occurrence and duration of six behaviours considered as characteristic of the parental care and of social interactions. These



behaviours were expressed by the reproductive female and the reproductive male towards either their royal partner, their descendants or their eggs. These behaviours included (1) egg care (defined as grooming and/or moving eggs), (2) antennation (donor-recipient antennal contact), (3) allogrooming (donor-recipient cuticle grooming), (4) proctodeal trophallaxy (anal-to-mouth fluid transfer), (5) stomodeal trophallaxy (mouth-to-mouth food transfer) and (6) Longitudinal Oscillatory Movement (LOM; rapid back and forth movement of the whole body; no recipient were declared). Twelve experimental pairs per species were randomly selected from the 87 RF and 78 RG crossings every two weeks and filmed during 30 minutes. Prior to recording, each selected pair was left undisturbed for at least 5 min. Videos where both male and female were not continuously present during the observation were dismissed from the analysis. The resulting 153 videos (76.5 hours) were then analysed using the freeware Boris (v3.0; Friard and Gamba (2016)). All videos and analyses were double blind with regards to the species and the time at which the film had been done (Gamboa et al. 1991). All movies were done under infrared lights (Sony HDR CX700V).

3.3.3. Statistical analyses

The occurrence and duration of each of the six behaviours were analysed separately using generalized linear mixed effects model (GLMM fitted to a binomial error distribution) and general linear mixed effects models (LMMs), respectively. For the models on antennation, allogrooming, proctodeal and stomodeal trophallaxis, the explanatory variables were the donor (female/male), the recipient (female/male/descendant), the species (RF/RG) and all interactions among these three factors. The same models were conducted for egg care and LOM, except that there was no recipient as explanatory variable. To control for the facts that several kings and queens can come from the same field colonies among pairs and that the videos were taken over six months, the cross ID, the pair ID (nested in cross ID) and the date of the videos were included as random factors in each model. Note that the model on the occurrence of egg care was fitted to a binomial error distribution with a “cloglog” link-function to correct for the unbalanced representation of 1 and 0. Because our study focuses on how kings and queens allocate their own time among the different behaviours, the number of eggs/descendants giving or receiving each behaviour (when appropriate) was not included in our analyses.

All models were first tested with all possible interactions among explanatory variables and were then simplified step-by-step by removing the non-significant interactions. When required, pairwise comparisons within each model were conducted using model estimates. The significance of these comparisons was corrected for multiple testing using the Tukey’s method. We controlled for homoscedasticity and Gaussian distribution of the residuals for each model. All analyses were performed using the software R (v3.1.1, R Development Core Team) loaded with the packages lme4, MASS, car and lsmeans.



3.4. Results

Antennation and allogrooming were observed at least once in almost all videos (99.4% and 92.4% in average, respectively) (Figure 40 B, C), whereas stomodeal trophallaxis occurred in only 11.5% of the videos (Figure 40 E). In between these values, the likelihood to observe the three other behaviours ranged from 33.4% for proctodeal trophallaxis (Figure 40 D) and 34.7% for egg care (Figure 40 A), to 52.9% for LOM (Figure 40 F). For egg care (Figure 40 A) and LOM (Figure 40 F), this likelihood was independent of the donor, the recipient and the species (Tableau 3 A). By contrast, recipient and species interacted to shape the likelihood to observe allogrooming at least once (Tableau 3 A), with RF pairs expressing more allogrooming towards descendant than towards their partner (Figure 40 C). Proctodeal trophallaxis was more often expressed by females than males. It was also more often directed towards descendants than towards their partners (Figure 40 D) like stomodeal trophallaxis (Figure 40 E).

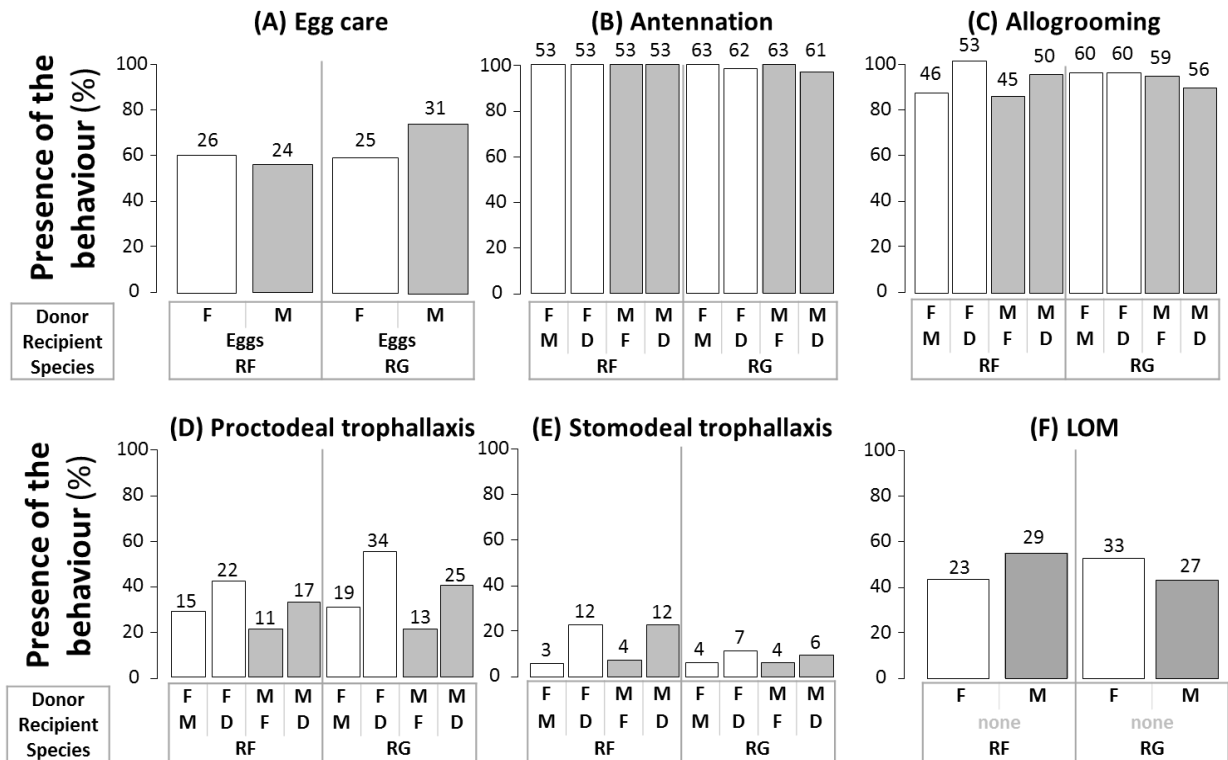


Figure 40 Frequencies of presence of six behaviours for Donor/Recipient/Species. Graphs represent percentages of videos in which the different behaviours were observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). The number of videos represented by the percentage for each behaviour and interaction is indicated above each bar. The total number of videos analysed was (A) $N_{RF}= 43$ and $N_{RG}= 42$ (only videos where at least one egg); and (B-F) $N_{RF}= 53$ and $N_{RG}= 63$ (only videos where at least one offspring).



	Egg care		Antennation		Allogrooming		Proctodeal trophallaxis		Stomodeal trophallaxis		LOM		
	LR χ^2_1	P	LR χ^2_1	P	LR χ^2_1	P	LR χ^2_1	P	LR χ^2_1	P	LR χ^2_1	P	
(A) OCCURRENCE	Donor	0,49	0,483	x	x	2,95	0,086	6,43	0,011	0,06	0,807	<0.001	0,978
	Recipient	x	x	x	x	2,95	0,086	14,86	<0.001	9,13	0,002	x	x
	Species	0,08	0,772	x	x	0,36	0,551	1,25	0,263	1,42	0,233	0,09	0,765
	Donor : Species	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	3,74	0,052
	Donor : Recipient	x	x	x	x	0,91	0,340	-	-	-	-	x	x
	Recipient : Species	x	x	x	x	9,13	0,002	-	-	-	-	x	x
	Donor : Recipient : Species	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	x	x
(B) DURATION WHEN PRESENT	Donor	0,42	0,516	2,70	0,100	2,40	0,121	4,35	0,036	3,70	0,054	0,30	0,583
	Recipient	x	x	2,78	0,095	2,39	0,121	18,25	<0.001	5,52	0,019	x	x
	Species	14,23	<0.001	0,09	0,763	0,49	0,484	0,36	0,549	0,69	0,407	6,73	0,009
	Donor : Species	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Donor : Recipient	x	x	1,33	0,248	-	-	-	-	-	-	x	x
	Recipient : Species	x	x	16,86	<0.001	9,04	0,002	-	-	-	-	x	x
	Donor : Recipient : Species	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x

Tableau 3 Results of the general mixed linear models used to test the effects of Donor/Recipient/Species and their interactions. Statistics details for (A) the frequencies of occurrence of six behaviours and (B) the total duration of six behaviours. Likelihood Ratio Chi-Square statistics (LR χ^2_1) and P-values (P) are represented with significant values in bold. Crosses (x) indicate non-tested parameters; minus symbols (-) indicate model simplifications (for details, see material and methods).material and methods).

The Tableau 3B shows that regarding the donor only, both sexes do not differ significantly in their mean total duration for egg care (Figure 41 A), antennation (Figure 41 B), allogrooming (Figure 41 C), stomodeal trophallaxis (Figure 41 E) and LOMs (Figure 41 F). Whereas proctodeal trophallaxis were longer for females than males (Figure 41 D).

The data in the Figure 42 focus on the recipient and the species independently from the donor. Egg care and LOM show significant species differences, with a total duration longer for RG than for RF (Figure 42 A, F, Tableau 3 B). Antennation (Figure 42 B) and allogrooming (Figure 42 C) present a significant interaction between the recipient and the species. For antennation, the parents (RG only) received longer antennal contacts from their partners than their descendants (Figure 42 B). Concerning allogrooming, the descendants (RF only) received longer grooming than do partners (Figure 42 C). Moreover, independently from the donor and the species, the descendant received longer proctodeal and stomodeal trophallaxis than the partners (Figure 42 D, E).



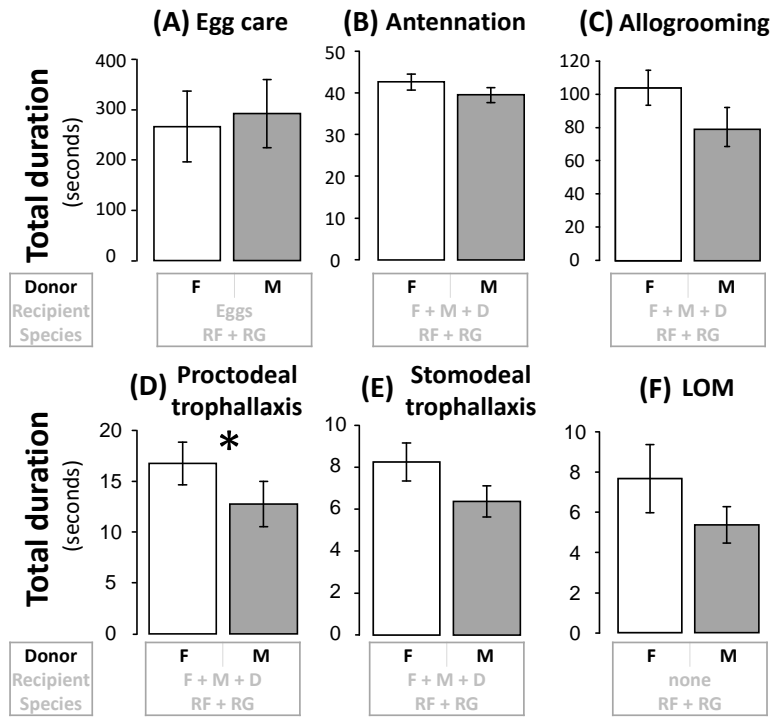


Figure 41 Total duration of six behaviours for donors only. Graphs represent mean values (\pm SE; in seconds) of the different behaviours observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). Each level of interactions have been cumulated when they were not statistically significant: cumulated species effect (RF + RG), cumulated donor effect (F + M), recipient effect (F + M + D). Significant effects are indicated as follow: *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

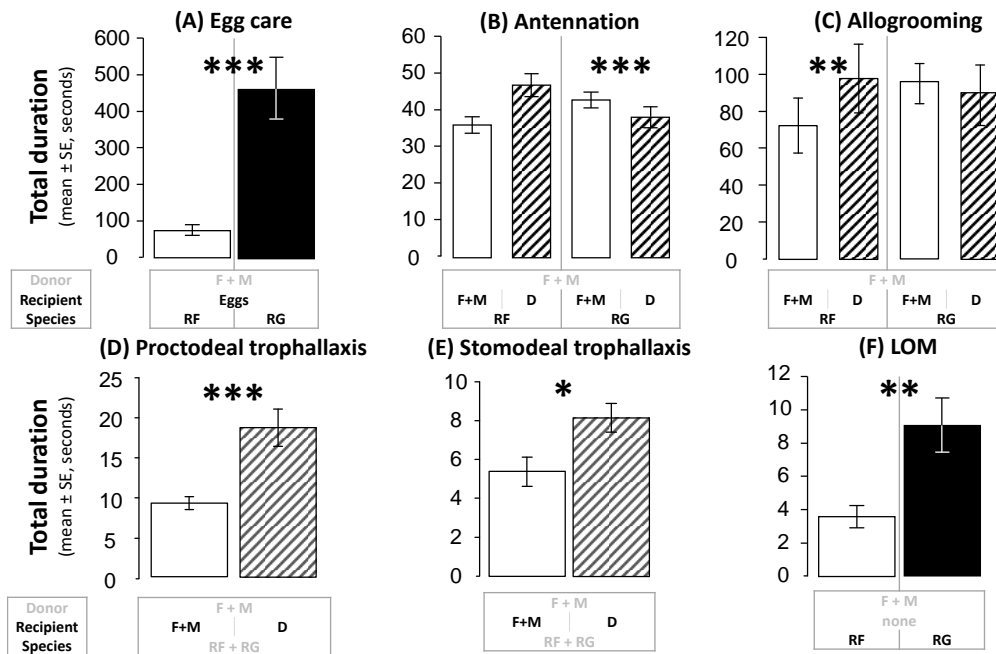


Figure 42 Total duration of six behaviours for recipient only with species effects. Graphs represent mean values (\pm SE; in seconds) of the different behaviours observed at least once in 30 min. Each level of interactions are reported: Donor/Recipient/Species (F: Female, M: Male, D: Descendant, RF: *R. flavipes*, RG: *R. grassei*). Each level of interactions have been cumulated when they were not statistically significant: cumulated species effect (RF + RG), cumulated donor effect (F + M), recipient effect (F + M + D). Significant effects are indicated as follow: *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.



3.5. Discussion

Social interactions within the royal pair and with its offspring has a central role in the successful foundation of a new family. If it is common in other taxa, symmetrical biparental task allocation is a rare event in insects. Here we investigated if task allocation during colony foundation is equal between termite's kings and queens (towards their offspring or their partners) in two termite species, one native and one invasive. We demonstrate that over a six-month period, behavioural differences arose between sex, parent/offspring and species. First, the parents shared all tasks equally through a symmetrical biparental organization, except for proctodeal trophallaxy for which females invest more time as donor than males contrary to previously reported in dampwood termites (Shellman-Reeve 1990; Rosengaus and Traniello 1991). Secondly, we showed that the durations of stomodeal and proctodeal trophallaxis were overall longer and more frequent towards descendants than towards partners. Finally, we found species-specific behavioural differences that could be linked to the native/invasive status of the two species: the royal pair of *R. grassei* exhibits longer periods of antennation, of LOM, and invest more in pre-hatching cares compared to *R. flavipes* which do more post-hatching cares.

We show that queens spend more time than kings as donors during proctodeal trophallaxis, independent of the species. This result contrasts with previous results found in the literature (Shellman-Reeve 1990; Rosengaus and Traniello 1991), possibly due to our experimental design which allows non-invasive behavioural observations. The sex-specific duration of proctodeal trophallaxis reported in our study suggests either a sex-specific composition of the proctodeal fluids and/or a higher amount of begging from the offspring to the queen compared to the king. Even if our study does not allow to disentangle among these two scenarios, the first one would be in line with the necessity to transfer a complete “vital toolbox” to insure a better descendant's survival which only queens could provide. This hypothesis is in accordance with our results showing that descendants receive longer proctodeal trophallaxis than sexual partners. Proctodeal fluids are composed of proteins (Shellman-Reeve 1990) that could be important to this toolbox. Moreover, it has been shown that several vital proteins are primarily synthesized in fat bodies of insects (Scharf et al. 2005a) and that mature queens of lower termites store them in their fat body while kings do not (Costa-Leonardo et al. 2013). The second assumption can be directly linked to this concept of a “queen's vital toolbox” where offspring might be begging for this queen's toolbox. But to do so, it suggests that the offspring are able to assess the quality of the proctodeal fluids as observed in the ant *Camponotus mus* (Provecho and Josens 2009).

Proctodeal and stomodeal trophallaxis durations were longer and more frequent towards descendants than towards pairs (independently from the species). The quantities of fluid transferred are unknown but we could hypothesize that longer and more frequent trophallaxis could be linked to higher fluid transfer. If this is true, our results suggest that parents could influence food digestion and social immunity of their descendants increasing their survivorship and securing the development of the first generation of workers and thus influencing the



foundation success. Indeed, a higher transfer of proctodeal and stomodeal fluids will allow parents to directly transfer food and symbionts to their descendants. Parents already possess a complete gut fauna including lysozymes and proteases that facilitate digestions (Fujita et al. 2001) contrary to young hatched larvae. In *Reticulitermes speratus*, it has been shown that the number of hindguts protists increase drastically during the first 50 days of colonial foundation in the royal pair (Shimada et al. 2013) as well as their endogenous cellulose activity (Shimada and Maekawa 2010). Secondly, a higher transfer of proctodeal and stomodeal fluids will allow to reinforce the social cohesion and the social immunization of the offspring. Indeed, proctodeal trophallaxis permit to stabilize and homogenize the symbiotic fauna in the colony facilitating nestmate recognition (Kirchner and Minkley 2003) and proctodeal fluids also contain symbionts-derived antimicrobial compounds and immune elicitors enhancing the descendant protection against pathogens (Bulmer et al. 2009; Chouvenc et al. 2009; Mirabito and Rosengaus 2016).

Several behaviours were different between species (egg care, allogrooming, antennation and LOM) but their interpretation might be linked. First our results on egg care and allogrooming seems to show that the native species invest more in pre-hatching care while the invasive species invest more in post-hatching care. Indeed, while native pairs display the same grooming duration towards partners or descendants but groom intensively its eggs, the invasive pairs groom longer their descendant and five time shorter their eggs. Thus, the native species seems to maximize its fitness by increasing hatching success while the invasive species seems to do so by increasing the descendants' survivorship. It has been shown that grooming behaviour facilitate ecdysis, egg hatching (Whitman and Forschler 2007) and permit to remove mechanically fungus conidia (Rosengaus et al. 1998b). Moreover, termite saliva contains lysozymes (Fujita et al. 2002) with antimicrobial properties (Matsuura et al. 2002a) and antifungal compounds (Bulmer et al. 2012). Thus, allogrooming is obviously a key behaviour which increase survivorship of offspring (larvae and eggs) during the establishment of new nests (Rosengaus et al. 1998b; Matsuura et al. 2004). But allogrooming has also a well-known effect on the recognition system of social insects as it increases the exchange of recognition chemical cues between individuals (Bonavita-Cougourdan et al. 1987; Vander Meer et al. 1998; Soroker et al. 2003; Martin et al. 2013; Hoffmann et al. 2014) which induce a better social cohesion (Soroker et al. 1998; Lucas et al. 2004, 2005; Blomquist and Bagnères 2010). Therefore, higher grooming behaviour towards the descendant, as we observed in the invasive species *R. flavipes*, could be considered as a positive factor to help maintaining a high chemical homogeneity at the colonial scale which is one of the main characteristic for invasive species and is consistent with a post-hatching strategy. It opens up questions on the observed chemical homogeneity of *R. flavipes* at the population scale (Perdereau et al. 2011).

Our hypothesis about pre-hatching/post-hatching differences between the native and the invasive species is consistent with our results on the antennation behaviour. For *R. grassei*, the total duration of antennations was lower between parents and offspring than between queen and king. It suggests that parents of *R. grassei* take more care of their partner than their offspring. Antennations are known to be a communicative behaviour in eusocial insects. It plays a role in kin



and nestmate recognition but it also permits to assess the reproductive status of a partner through mate inspection (Blomquist et al. 1987; Bagnères et al. 1996; Lucas et al. 2002; Ejima et al. 2005; Krupp et al. 2008; Meunier et al. 2011; Wong et al. 2014a; Wong et al. 2014b). Repetitive antennation is the first part of the mating sequence in *R. flavipes* (Whitman and Forschler 2007) and represent a mate care event during pairing (Nutting 1969; Leuthold 1977; Ampion and Quennedey 1981). Thus, higher antennations may reflect a better social cohesion between partners and might be linked to a pre-hatching strategy.

Another behaviour that was different between the two species is the LOM. The total duration of LOM was higher in *R. grassei* than *R. flavipes*. LOM is considered to be a behavioural answer to stressful conditions (Howse 1965; Bagnères and Hanus 2015). In our experiments, we did randomly associate non nestmate pairs in laboratory conditions, so higher LOM could indicate pairs mismatch.

All those species differences might have a strong influence on the invasive success of invasive species like *R. flavipes* and seems consistent with the invasive characteristics of this species (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011). Our study bring light on the importance of social interactions during colony foundations and show by extent that the invasive characteristics of *R. flavipes* might be reflected at the behavioural scale and could lead to a competitive exclusion of the native species in the area of sympatry.



3.6. Graphical abstract

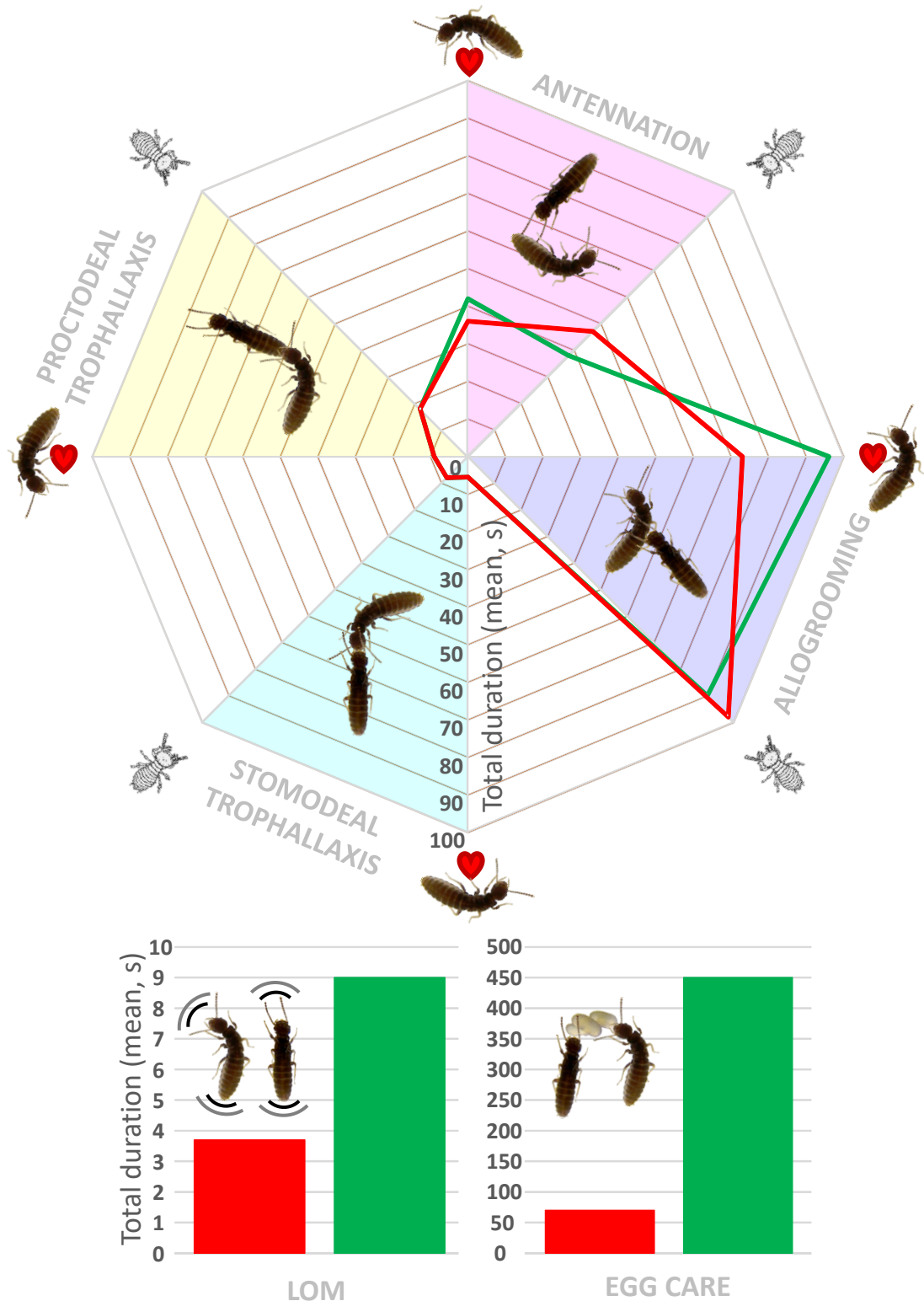


Figure 43 Graphical abstract resuming the time budget of the royal couple during the first six months of foundation of a new colony in the invasive species *R. flavipes* (red) and the native species *R. grassei* (green). The six main behaviours observed are each represented by a photograph. Each axes of the star plot represent the receiver of the behaviour displayed by the couple (both sexes are fused as care is mainly biparental) which could be the descendance represented by a larvae or the sexual partner represented by an alate with a heart.



Chapitre 3 – Présence de reproducteurs néoténiques et succès de fondation par bouturage, le rôle de la communication vibratoire



D'après des images de T. Andrieux et A. Wild

4.1. Résumé

Ce troisième chapitre vient compléter les deux précédentes études de cette thèse en s'intéressant au second type de fondation coloniale observé chez nos deux espèces d'étude : le bouturage ou fondation dépendante par une cohorte d'ouvriers accompagnée ou non de reproducteurs secondaires néoténiques. L'objectif de ce chapitre était d'évaluer l'impact de la présence d'un couple de reproducteurs néoténiques brachyptères sur le succès de fondation et sur la communication entre les ouvriers au sein d'une jeune colonie fondée par bouturage.

La communication interindividuelle est particulièrement importante lors de la fondation de nouvelles colonies où les taux de survie des jeunes colonies sont généralement faibles notamment chez les termites. Dans cette étude, l'impact de la présence de reproducteurs néoténiques sur le succès de fondation et sur la communication des ouvriers chez deux espèces de termites invasive et native, *R. flavipes* et *R. grassei*, a été exploré. Les comportements vibrationnels des ouvriers durant les deux premiers mois de fondation, ainsi que le succès de fondation après six mois ont été évalués dans des jeunes colonies fondées en laboratoire possédant ou non des couples de néoténiques brachyptères.

Les résultats montrent que le mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) est omniprésent toutes espèces et tous types de fondations confondus. De plus, la présence de reproducteurs impacte positivement le succès de fondation et la quantité de LOMs observée, et ce indépendamment de l'effet espèce qui lui se traduit par un succès de fondation moindre et une plus forte quantité de LOMs chez l'espèce invasive *R. flavipes*. La fonction de ce comportement au regard de la littérature et dans un contexte de fondation coloniale est discutée.

Mots clefs : bouturage, fondation, ouvrier, vibration, communication, *Reticulitermes grassei*, *Reticulitermes flavipes*



4.2. Introduction

La communication acoustique à travers les signaux sonores a été largement étudiée dans le règne animal chez de nombreuses espèces allant des sauterelles (Rebar and Greenfield 2017), aux oiseaux (González-García et al. 2017), en passant par les amphibiens (Vélez et al. 2017) jusqu'à l'échelle des communautés (Bukhvalova and Zhantiev 1993; Farina and James 2016; Machado et al. 2017) pour ne citer que quelques exemples. Les signaux vibratoires quant à eux n'ont été étudiés en détails que plus récemment grâce aux progrès technologiques, et sont donc moins bien connus (Hill 2001). Ils sont généralement transmis à travers une vibration de faible fréquence se diffusant dans le substrat ou dans un fluide (Greenfield 2002). Chez les vertébrés, ces vibrations sont répercutées dans les os et perçues par un osselet de l'oreille interne (i.e. étrier chez mammifères et reptiles) et grâce à l'os hyomandibulaire chez les poissons (Hildebrand 1982). Ces vibrations peuvent également être perçues à travers des mécanismes somato – sensoriels, indépendants du système auditif (Hill 2001) comme les terminaisons nerveuses sur la peau des serpents (Proske 1969), ou les amas de fibres nerveuses (i.e. corpuscule de Herbst) des oiseaux (Dorward and McIntyre 1971). Chez les invertébrés, elles sont perçues grâce à des capteurs basitarsaux, comme ceux des peignes ventraux des scorpions (Brownell and Farley 1979) ou grâce à des trichobotries et des organes métatarsaux comme chez les araignées (Barth 1998). Chez les insectes, ces vibrations du substrat sont perçues grâce à un organe chordotonal spécialisé (i.e. organe subgenual) situé généralement dans le tibia (Moran and Rowley 1975; Shaw 1994; Stein and Sauer 1999; Tuthill and Wilson 2016), et par des mécanorécepteurs à la surface des sensilles (Kristensen and Erik Zachariassen 1980). D'après Greenfield (2002), les signaux mécaniques utilisés par les insectes sont de trois grands types : sonores diffusés dans l'air, sonores diffusés dans l'eau, par vibration de la surface de l'eau ou par vibration du substrat. Parmi les 195000 taxons décrits en entomologie, 92% des espèces utilisent des signaux vibratoires en association avec d'autres formes de signaux (Cocroft and Rodríguez 2005).

Les signaux dits vibratoires sont utilisés majoritairement dans le cadre d'interactions sociales. Chez les vertébrés, ils permettent d'augmenter la réceptivité des femelles durant les parades nuptiales (e.g. certains reptiles) (Crews et al. 1998; Barnett et al. 1999), une communication interindividuelle à longue distance (e.g. éléphants) (O'Connell et al. 1997; Arnason et al. 1998), de transmettre des signaux d'agressivité entre mâles, ou encore de communiquer lorsque l'environnement sonore est saturé (e.g. grenouilles) (Lewis and Narins 1985; Narins 1990; Cardoso and Heyer 1995). Ces signaux permettent également une reconnaissance entre espèce et/ou apparentés, comme certains mammifères qui frappent le substrat à une fréquence spécifique à leur espèce et à chaque individu (Heth et al. 1987; Randall 1989, 1994, 1997), ou encore qui avertissent leurs congénères de la présence d'un prédateur grâce à ces mêmes vibrations (Randall et al. 2000). La fonction des signaux vibratoires est mieux connue chez les invertébrés car ils ont un rôle important dans leur communication (Hill 2001). Chez les araignées, ils permettent la localisation des proies sur la toile (Hergenröder and Barth 1983) et la



communication entre partenaires sexuels (Schüch and Barth 1990; Schmitt et al. 1994; Maklakov et al. 2003). Ainsi, chez l'araignée loup, l'activité vibratoire des mâles est corrélée à leur survie et influencera le choix de la femelle (Parri et al. 1997). Chez les insectes, parmi les familles connues, 80% d'entre elles utilisent des signaux vibratoires seuls ou en association avec d'autres signaux et 74% utilisent exclusivement des signaux vibratoires pour communiquer (Cocroft and Rodríguez 2005). Ils ont notamment un rôle majeur dans les processus de sélection sexuelle puisque les seules variations géographiques des signaux vibratoires des mâles et des femelles d'une même espèce peuvent influencer le choix du partenaire (Miklas et al. 2003), de même que les variations interindividuelles entre mâles influencent également le choix de la femelle. Chez les mâles de l'espèce d'Orthoptères *Conocephalus nigropleurum*, la fréquence des vibrations va même jusqu'à encoder la taille du mâle permettant à la femelle de choisir le plus gros (De Luca and Morris 1998). Ils permettent également aux mâles de communiquer leurs emplacements (Lighton 1987; Goulson et al. 1994; Čokl and Virant-Doberlet 2003), les femelles réceptives répondent alors également par des vibrations pour attirer le mâle jusqu'à elles (Ichikawa 1976; Hunt and Nault 1991; Claridge and de Vrijer 1994), quand ce ne sont pas elles qui initient l'interaction en premier lieu (Heady and Denno 1991; Čokl and Virant-Doberlet 2003). Outre ce rôle important dans la reproduction, les vibrations sont également impliquées dans d'autres interactions sociales comme l'établissement et la conservation du territoire (e.g. certaines larves de lépidoptères) (Yack et al. 2001), l'attraction des congénères vers un site de fourragement (Cocroft 2005), ou encore les interactions proies-prédateurs (Hill 2001) par la diffusion de signaux d'alarmes (DeVries 1991; Cocroft 1996; Travassos and Pierce 2000; Greenfield 2002).

Ces signaux vibratoires sont répandus chez les insectes eusociaux (Cocroft and Rodríguez 2005) malgré le fait qu'ils communiquent majoritairement via des composés chimiques (Bagnères and Hanus 2015). Leurs fonctions vont varier fortement selon le contexte social dans lequel ils sont émis et perçus. Par exemple, les ouvrières fourrageuses des fourmis coupe-feuilles du genre *Atta* utilisent des signaux vibratoires qui se répercutent dans la plante pour recruter des congénères lorsque la feuille trouvée est de bonne qualité (Hölldobler and Roces 2001). Le même phénomène de recrutement pour du fourragement par des signaux vibratoires résultant de l'oscillation de l'abdomen des ouvrières (i.e. danse des abeilles) a été découvert par Karl Von Frisch, chez les abeilles, lui valant un prix nobel (von Frisch 1923, 1967; Seeley 1992; Kirchner 1993). Cette danse permettrait également de faciliter l'essaimage des reines (Schneider 1991; Pierce et al. 2007). Ces comportements oscillatoires induisant des signaux vibratoires sont aussi observés chez de nombreuses guêpes du genre *Polistes* (i.e. « antennal drumming » et « abdominal wagging ») et permettent une communication entre larves et adultes (Pratte and Jeanne 1984; Savoyard et al. 1998; Suryanarayanan and Jeanne 2008). De même, chez les termites, ces signaux vibratoires sont issus de mouvements oscillatoires du corps (Howse 1965) et sont très utilisés dans la communication intracoloniaire. Il en existe deux principaux types: le mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) (i.e. « trembling ») et le mouvement oscillatoire vertical (VOM) (i.e. « drumming ») (Howse 1965; Bagnères and Hanus 2015). Ce dernier est défini comme un



mouvement vertical rapide de la tête de l'insecte induisant un contact avec le substrat engendrant une vibration (Figure 44).

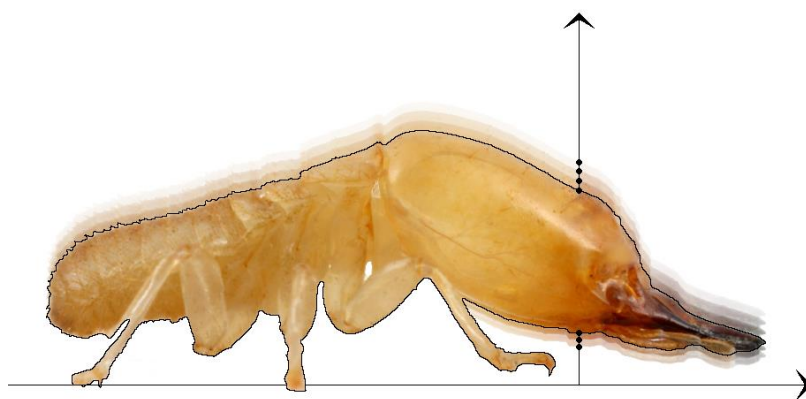


Figure 44 Représentation schématique du mouvement oscillatoire vertical (VOM) exprimé par un soldat de *Reticulitermes flavipes*. Les axes représentent les différents plans dans lesquels se déplace le corps de l'animal lorsque le comportement est réalisé. L'axe des abscisses représente le plan dorso-latéral et l'axe des ordonnées le plan antéro-postérieur. Les points noirs permettent d'illustrer le mouvement du corps de l'insecte au cours du temps (à partir d'une image de A. Wild).

Ce comportement est considéré comme une réponse à une perturbation de forte intensité permettant aux soldats de transmettre rapidement un signal d'alarme pour recruter des ouvriers et/ou d'autres soldats, ou à l'inverse d'induire une réaction de fuite des congénères (Stuart 1963; Stuart 1972; Kirchner et al. 1994; Connétable et al. 1999; Röhrig et al. 1999; Hu et al. 2003; Reinhard et al. 2003). Sa fonction va varier selon les espèces, les conditions environnementales et le contexte social au sein desquels ce comportement est observé. En effet, il a été montré qu'il est aussi utilisé pour évaluer la qualité et la taille d'une source de nourriture chez certains termites de bois secs comme *Cryptotermes secundus* (Evans et al. 2005; Inta et al. 2007), ou encore pour recruter des ouvriers grâce à la perception des vibrations répercutées dans le substrat (Evans et al. 2007). Il permet également de repérer la présence de compétiteurs hétérospecifics dans un même bloc de bois par discrimination des vibrations non spécifiques (Evans et al. 2009). Pour finir, ces vibrations verticales peuvent également faire office d'alarme à pathogènes entre congénères; l'individu infecté va en effet induire une fuite des individus sains grâce aux VOMs émis, évitant ainsi que le pathogène ne se répande dans l'ensemble du nid chez *Zootermopsis angusticollis* (Rosengaus et al. 1999).

Le mouvement oscillatoire longitudinal (LOM), moins étudié, est défini comme une réponse comportementale à une perturbation de faible intensité des sensilles antennaires induit par une perturbation dans l'environnement proche (Howse 1965; Bagnères and Hanus 2015) (Figure 45).



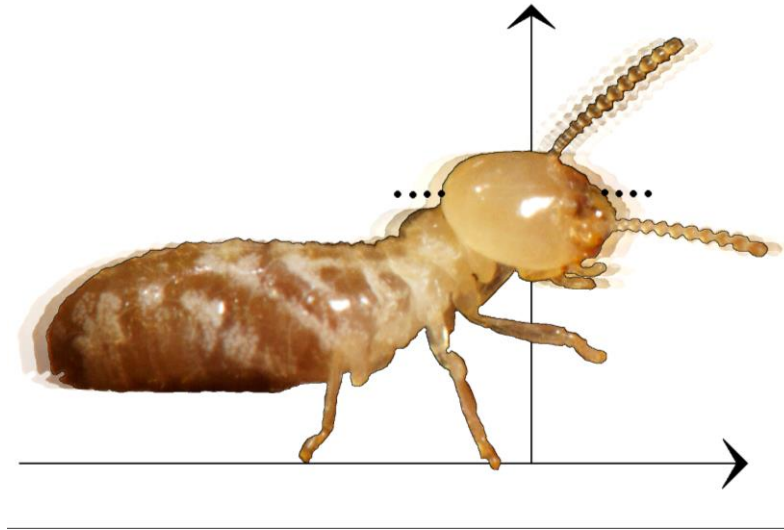


Figure 45 Représentation schématique du mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) exprimé par un ouvrier de *Reticulitermes flavipes*. Les axes représentent les différents plans dans lesquels se déplace le corps de l'animal lorsque le comportement est réalisé. L'axe des abscisses représente le plan dorso-latéral et l'axe des ordonnées le plan antéro-postérieur. Les points noirs permettent d'illustrer le mouvement du corps de l'insecte au cours du temps (à partir d'une image de T. Andrieux).

Sa fonction reste encore discutée puisque cette dernière diffère selon l'espèce et la caste qui exprime le comportement. Chez plusieurs espèces de Rhinotermitidés (*R. santonensis*, *R. lucifugus*, *R. grassei*, *R. banyulensis*), de Kalotermitidés (*Coptotermes gestroi* et *Incisitermes margipennis*) et chez deux espèces de Termitidés (*Constrictotermes cyphergaster* et *Mastotermes darwiniensis*), il est assimilé à un signal d'alarme de faible intensité équivalent à la perception d'un stress lorsqu'il est exprimé par les ouvriers (Reinhard and Clément 2002; Hertel et al. 2011; Cristaldo et al. 2015; Delattre et al. 2015). Chez les ouvriers de *Cryptotermes secundus*, il est qualifié d'indicateur d'une désinhibition reproductrice démarquant les individus en compétition pour l'accès à la reproduction (Penick et al. 2013). Il est également interprété comme un signal de dominance chez les ouvriers de *Zootermopsis nevadensis* et de *Kalotermes flavicollis* lorsque les vibrations s'accompagnent d'un contact physique avec les autres termites (i. e. coups de têtes ou « head butting ») (Maistrello and Sbrenna 1996; Hoffmann and Korb 2011). Dans quelques études, il est également assimilé à un comportement agoniste (i.e. reflétant des rivalités entre individus) (Bagnères et al. 1991; Šobotník et al. 2008). À notre connaissance, ce comportement a été seulement décrit chez les ouvriers dans la littérature. Pourtant, il a également été observé chez les reproducteurs primaires (voir 3.4) ainsi que chez les néoténiques brachyptères (voir 5.1.7) de nos deux espèces d'intérêt au cours de cette thèse, mais sa fonction au sein de ces castes de reproducteurs reste à être éclaircie. L'ensemble de ces signaux vibratoires joue donc un rôle important dans l'équilibre coopératif au sein d'une colonie d'insectes sociaux qui est basé sur la communication interindividuelle.

Cet équilibre au sein d'une colonie repose également sur la monopolisation de la reproduction par une caste dite royale. En effet, une relative harmonie est maintenue grâce à la communication d'un signal de fertilité par la reine aux individus non fertiles grâce, entre autre, à des hydrocarbures cuticulaires que l'on retrouve chez de nombreuses espèces d'Hyménoptères et



d'Isoptères (Lüscher 1961; Bordereau 1975; Barron and Robinson 2009; Peeters and Liebig 2009; Hanus et al. 2010; Liebig 2010; Matsuura et al. 2010; van Zweden 2010; Van Oystaeyen et al. 2014). Par exemple, chez le termite *Reticulitermes speratus*, une phéromone présente à la surface des œufs (Matsuura et al. 2007), supprimant l'émergence des reproducteurs néoténiques supplémentaires, a été mise en évidence (Matsuura et al. 2010; Matsuura 2012). Ainsi la seule présence de reproducteurs néoténiques dans une colonie va impacter le comportement des ouvriers en inhibant la compétition pour l'accès à la reproduction. De même, les colonies sans reproducteurs ou avec une reine en mauvaise santé vont présenter des stratégies reproductrices différentes avec une reproduction des ouvrières fréquente chez les Hyménoptères eusociaux (Bourke 1988; Herbers 1990; Hölldobler and Wilson 1990) et la différenciation de nouvelles reines une fois la première reine morte (Peeters and Liebig 2009; Liebig 2010; Van Oystaeyen et al. 2014). Chez les termites, les conflits entre ouvriers pour l'accès à la reproduction (i.e. différenciation en reproducteurs secondaires) existent également car ils sont potentiellement fertiles dans certaines familles (Termopsidés, Kalotermitidés et certains Rhinotermitidés). De plus, les individus de cette caste sont dotés d'une grande plasticité phénotypique influencée par les conditions environnementales (Thorne and Traniello 2003; Korb and Katrantzis 2004; Korb 2005; Roisin 2006). Ainsi dans plusieurs espèces, lorsque le couple de reproducteurs primaires disparaît, des reproducteurs de remplacement dit secondaires (i. e. néoténiques) issus de la descendance du couple royal vont se différencier rapidement pour assurer la pérennité de la colonie (Büchli 1956; Grassé 1982a; Myles 1999). Cette succession royale va engendrer une compétition au sein des futurs reproducteurs se traduisant par des variations comportementales et notamment par de l'agressivité interindividuelle (Roisin 1994; Hoffmann and Korb 2011). Par exemple dans des colonies de *Cryptotermes secundus* orphelines, les individus dominants qui hériteront de la position de reproducteurs feront plus de mouvements oscillatoires longitudinaux associés à des coups de tête que les autres (i.e. head butting) (Hoffmann and Korb 2011). Les signaux vibratoires semblent donc être un bon indicateur de l'intensité de la communication interindividuelle au sein des colonies de termites par la place centrale qu'ils occupent dans la gestion de l'harmonie entre les individus au sein des colonies.

Dans cette étude nous cherchons à comprendre l'impact de la présence de reproducteurs néoténiques sur la communication interindividuelle durant la fondation et le succès d'établissement de nouvelles colonies par bouturage chez deux espèces de termite européennes d'origine invasive et native : *R. flavipes* et *R. grassei*. Pour cela, la communication interindividuelle entre ouvriers durant les deux mois suivant la fondation et le succès de fondation durant six mois ont été évalués dans des groupes d'ouvriers munis ou dépourvus d'un couple de reproducteurs néoténiques brachyptères. Des mesures du nombre de mouvements oscillatoires longitudinaux des ouvriers, de la survie coloniale et de la survie de chaque reproducteur ont été réalisées dans ces deux conditions sur des fondations coloniales initiées en laboratoire grâce à un dispositif expérimental non invasif déjà utilisé dans les précédents chapitres de cette thèse. Les femelles néoténiques d'une espèce voisine (*R. speratus*) étant capables d'émettre des phéromones pour limiter la différenciation de reproducteurs supplémentaires (Matsuura et al. 2010), nous



émettons l'hypothèse que les fondations avec néoténiques présenteront un taux de compétition plus faible entre ouvriers se traduisant par un meilleur succès de fondation. À l'inverse, les fondations qui en sont dépourvues auront un succès d'établissement plus faible, car les reproducteurs ne seront pas là pour maintenir une harmonie grâce à des signaux chimiques, induisant de la mortalité. Du point de vue comportemental, la communication par LOMs entre ouvriers est susceptible d'être plus intense dans les colonies avec reproducteurs car la compétitivité entre ouvriers y est réduite. Nous émettons l'hypothèse que cette absence de compétitivité se traduira par une meilleure cohésion sociale et donc une meilleure communication interindividuelle. De même, l'espèce invasive *R. flavipes* présente une meilleure cohésion sociale associée à une agressivité interindividuelle plus faible que l'espèce native *R. grassei* (Perdereau et al. 2011). Les fondations de *R. grassei* sont donc susceptibles d'avoir un succès de fondation et une communication interindividuelle plus faible.



4.3. Matériels et méthodes

4.3.1. Échantillonnage

Un total de 13 colonies de *Reticulitermes grassei* et de 13 colonies de *Reticulitermes flavipes* ont été collectées en Mars 2015 dans les forêts de pins de l'île d'Oléron (France, 45° 55' 00" N 1° 18' 00" O) et celle de La Coubre (Nord de Royan) (voir 1.2.4). L'espèce a été identifiée à partir de la forme du post-clypeus des ouvriers. Ce dernier est courbé chez *R. grassei* tandis qu'il est rectiligne chez *R. flavipes* (Clément 1982b). Considérant la fréquence de fusion coloniale chez l'espèce invasive, les points d'échantillonnage ont été séparés d'au moins 100 mètres pour les colonies de *R. grassei* et d'au moins 300 mètres pour celle de *R. flavipes* pour s'assurer de l'indépendance des colonies (Perdereau et al. 2010a). Dès leurs collectes sur le terrain et jusqu'à leur transfert au laboratoire, les colonies sont placées séparément dans des boîtes en plastique (18 x 24 x 9.5 cm) avec du sable humide et une partie du matériel de construction de leurs nids.

4.3.2. Mise en « mille – feuille » des colonies et croisements

Au laboratoire l'ensemble des 26 colonies collectées ont été maintenues en conditions contrôlées (60% d'humidité relative, 26°C, photopériode 13.5L/10.5D) jusqu'à leur mise en « mille-feuille ». Cette étape, s'étalant sur les 10 jours suivant le retour du terrain, consiste à décortiquer l'ensemble du bois et des substrats collectés pour chaque colonie à l'aide d'un ciseau à bois, de sorte à récupérer les individus logés à l'intérieur. L'ensemble des individus obtenus est transféré avec une partie du matériel de construction issu de sa colonie d'origine dans un système d'élevage appelé “mille feuilles” (Figure 46).

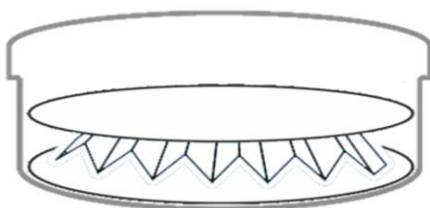


Figure 46 Représentation schématique d'un système d'élevage « Mille – feuilles » dans une boîte de pétri. Chaque ellipse représente un disque de papier pur cellulose, l'accordéon représente un disque de papier pur cellulose plié permettant aux individus de circuler dans la colonie.

Ce dernier est composé d'une superposition de disque de papier filtre pure cellulose (47 mm de diamètre; Whatman, GE Healthcare) placé dans une boîte de pétri (90 mm de diamètre; Starpack). Chaque disque est imbibé d'un liquide nutritif enrichi en sels minéraux et en vitamines (Argoud et al. 1982). Les termites étant cryptiques, ce dispositif permet d'avoir une vision complète et rapide de la composition en castes de la colonie. Grâce à cette visibilité des individus, les nymphes et les ouvriers nécessaires à l'expérience ont pu être prélevés facilement dans chaque colonie. Les nymphes à court fourreaux alaires sont prélevées et sexées par examen du 7ème sternite de l'abdomen qui est plus arrondi et plus visible chez la femelle que chez le mâle (Büchli 1958; Grassé 1982a; Zimet and Stuart 1982).



Pour éviter tout accouplement non contrôlé, les nymphes sexées de chaque colonie ont été séparées dans des boîtes de pétri (50 mm de diamètre; Starpack) contenant chacune un disque de papier filtre de pure cellulose imbibé de milieu nutritif (47 mm de diamètre; Whatman, GE Healthcare). L'ensemble des lots de nymphes est placé dans une étuve à 17 °C de sorte à limiter l'agressivité et donc la mortalité entre les futurs reproducteurs brachyptères. Trois ouvriers par nymphe sont ajoutés à chaque lot pour assurer leur nourrissage et pour n'avoir aucun biais dans les soins dont bénéficie chaque nymphe avant différenciation en néoténique brachyptère. Lorsque les reproducteurs néoténiques brachyptères sont trouvés déjà différenciés après mise en « mille-feuille » de la colonie, ils étaient également sexés et placés en lot avec 3 ouvriers pour chaque reproducteur. Une totalité de 81 néoténiques brachyptères mâles et 50 nymphes mâles, ainsi que 35 et 20 femelles (respectivement), est prélevé dans les colonies de *R. grassei*. Pour l'espèce *R. flavipes*, 211 mâles et 206 femelles néoténiques brachyptères sont obtenus. Ce sexe ratio biaisé pour l'espèce introduite, ainsi que cette quantité de nymphes et de néoténiques brachyptères très déséquilibrée entre les deux espèces, a réduit fortement le nombre de croisements possibles pour le reste de l'expérience (Tableau 4).

Espèce	Condition	Colonie d'origine	N
<i>R. flavipes</i>	Néoténiques + Ouvriers	94	4
		101	2
		105	2
		106	4
		109	2
		115	4
		116	1
		117	1
		118	1
	Ouvriers	94	3
		101	4
		105	4
		106	4
		109	3
		115	3
		116	4
		117	4
		118	5
<i>R. grassei</i>	Néoténiques + Ouvriers	97	4
		100	5
		107	5
		120	1
		123	4
	Ouvriers	93	4
		97	3
		100	2
		107	4
		119	5
		120	3
		123	4

Tableau 4 Nombre de réplica (N) par condition et espèce pour chaque identifiant colonial (Col ID, i. e. Colonie d'origine).



4.3.3. Initiation des fondations

4.3.3.1. Croisements des néoténiques brachyptères

Une totalité de 21 croisements intracoloniaux de néoténiques brachyptères *R. flavipes* et de 19 de *R. grassei* issus respectivement de 5 colonies (1 à 5 réplica biologiques) et de 9 colonies (1 à 4 réplica biologiques) ont été réalisés (Tableau 4). Les reproducteurs néoténiques brachyptères étant incapables de se nourrir seuls, 20 ouvriers ont été associés à chaque croisement pour assurer le nourrissage des couples. Chaque croisement s'est vu assigné un identifiant colonial (Col ID ou Colonie d'origine) (e.g. 94) correspondant au numéro de la colonie dont les individus croisés étaient issus, ainsi qu'un identifiant propre à chaque couple (Pair ID) composé du numéro de la colonie dont la femelle était issue, d'une lettre correspondant au réplica biologique et du numéro de la colonie dont le mâle était issu (e.g. 94A94). Ces deux identifiants ont par la suite été inclus dans les analyses statistiques (voir 4.3.6). Chaque croisement obtenu a été placé dans une boîte de pétri (50 mm de diamètre; Starpack) contenant un disque de papier filtre (47 mm de diamètre; Whatman, GE Healthcare) imbibé de milieu nutritif (Argoud et al. 1982).

4.3.3.2. Création de lots d'ouvriers

En parallèle de ces croisements, une totalité de 34 lots de 20 ouvriers de *R. flavipes* et 25 de *R. grassei* ont été réalisés. L'ensemble de ces lots étaient issus de 9 colonies pour *R. flavipes* (3 à 4 réplica) et de 7 colonies pour les lots de *R. grassei* (2 à 5 réplica) (Tableau 4). Chacun de ces lots a été maintenu dans les mêmes conditions que les croisements de reproducteurs et ce durant le même temps avant le transfert en dispositif (< 1 jour).

4.3.4. Mise en plaques des fondations

Au lendemain des croisements, chaque couple a été transféré dans un dispositif d'élevage préalablement assemblé manuellement durant la semaine précédente. Le dispositif d'élevage est le même que celui qui a été utilisé dans les deux précédents chapitres de cette thèse (Chapitre 1, Figure 35). L'ensemble des jeunes colonies fondées ont été maintenues durant six mois dans des bacs en condition standardisées (26°C and 80% RH, obscurité). La température et le degré d'hygrométrie ont été vérifiés durant les six mois d'expérimentation grâce à des thermo-hygromètres (KHT-1, Basetech). Le niveau élevé d'hygrométrie a été obtenu et maintenu constant grâce à l'utilisation d'une solution de nitrate de potassium et d'eau placée au fond des bacs (35 ml KNO₃/100 ml H₂O) (Thermo Fisher Scientific).

4.3.5. Suivi temporel post-fondation

4.3.5.1. Succès de fondation

Un suivi photographique hebdomadaire de l'ensemble des 99 jeunes colonies obtenues (Tableau 5) a été réalisé durant six mois grâce à un appareil photographique (Sony HDR CX700V).



		Espèce		
		<i>R. flavipes</i>	<i>R. grassei</i>	Total
Condition	Couple + ouvriers	21	19	40
	Ouvriers seuls	34	25	59
	Total	55	44	99

Tableau 5 Répartition du jeu de données utilisé pour l'analyse de survie des jeunes colonies en fonction de l'espèce et de la condition des colonies

Ce suivi a permis de recueillir les données de survie à l'échelle individuelle des reproducteurs et à l'échelle coloniale durant les six mois suivant la fondation. Chez les jeunes colonies composées d'un couple de néoténiques brachyptères et d'ouvriers, les dates de mortalité de chaque femelle et de chaque mâle ont été relevées. Les colonies étaient considérées comme mortes une fois les deux reproducteurs morts. Chez les colonies composées seulement d'ouvriers, la colonie était considérée comme morte une fois l'ensemble des individus morts.

4.3.5.2. Mesure de la communication interindividuelle entre ouvriers

Durant les deux premiers mois de la fondation (Mai à Juin), la présence et le nombre d'itérations de mouvements oscillatoires longitudinaux (LOM) chez les ouvriers a été enregistrée au sein des deux types de fondations. Ce comportement, observé pour la première fois par Howse en 1965, est défini comme une succession rapide de mouvements d'avant en arrière de l'ensemble du corps du termite sans direction et sans contact avec un receveur précis ou avec le substrat (voir Figure 45). Un total de 6 colonies contenant des néoténiques brachyptères et 6 colonies contenant seulement des ouvriers ont été sélectionnés au hasard avec remise parmi les 99 jeunes colonies créés et ce une fois toutes les deux semaines. Les fondations tirées au sort ont été filmées pendant 30 minutes chacune en lumière infrarouge de sorte à se rapprocher au mieux des conditions de vie souterraines des termites du genre *Reticulitermes* (Sony HDR CX700V). Chaque fondation a été filmée par en dessous de sorte à pouvoir déterminer le sexe des reproducteurs différenciable par un 7^{ème} sternite plus allongé chez la femelle. Avant chaque enregistrement, la fondation filmée est acclimatée aux conditions expérimentales pendant 5 minutes. Le nombre de LOMs des ouvriers a été relevé pendant 30 minutes pour chacune des 109 vidéos obtenues grâce au logiciel Boris v3.0 (Friard and Gamba 2016). L'ensemble des enregistrements et analyses des vidéos ont été réalisées en double aveugle au regard de l'espèce, de la date et du type de fondations (Gamboia et al. 1991).

La résolution de la caméra utilisée en infrarouge n'apportait pas une précision suffisante pour détecter un mouvement oscillatoire longitudinal si le dispositif en plaques était filmé dans son ensemble, de plus les comportements n'auraient pas été visibles dans les galeries à cause de leur étroitesse et du fait qu'elles sont généralement partiellement ou complètement recouvertes de sables. Le cadrage a donc été fait de façon rapprochée sur la loge la plus large du dispositif de sorte à avoir une visibilité optimale des individus, de leurs comportements et de leurs sexes. Les ouvriers étant particulièrement actifs, ces derniers font un grand nombre d'allers et venues hors du champ de la caméra. De ce fait leur nombre variait constamment pendant l'enregistrement, rendant le calcul d'une moyenne individuelle du nombre de LOM sur les 30 minutes d'enregistrement



difficile. Pour pallier à ce problème, chaque vidéo a été visionnée entre 3 à 5 fois selon son degré de complexité. Deux jeux de données ont ainsi été obtenus pour chaque vidéo. Le premier répertoriant l'ensemble des mouvements oscillatoires observés sur l'ensemble des ouvriers présents dans le champ d'enregistrement pendant 30 minutes pour les 109 vidéos. Et le deuxième comptabilisant chaque entrée et sortie des ouvriers dans le champ d'enregistrement pendant 30 minutes pour les 109 vidéos. Un protocole de filtration des données réalisé grâce à plusieurs programmes réalisés en Python v3.6 a ensuite été mis en place. Il a permis de normaliser au maximum ce nombre d'individus variable au cours de la vidéo et entre les différentes vidéos (voir Annexe 5). Après filtration, 9 vidéos ont été éliminées, car non exploitables, résultant en un total de 100 vidéos (Tableau 6). Ce nombre d'individus par vidéo a également été ajouté comme covariable au modèle statistique de sorte à ne pas en négliger l'effet dans nos résultats (voir 4.3.6).

		Espèce		
		<i>R. flavipes</i>	<i>R. grassei</i>	Total
Condition	Couple + ouvriers	24	25	49
	Ouvriers seuls	26	25	51
	Total	50	50	100

Tableau 6 Répartition du jeu de données utilisé pour l'analyse de la communication interindividuelle entre les ouvriers au sein des jeunes colonies en fonction de l'espèce et de la condition des colonies.

4.3.6. Analyses statistiques

La présence du comportement oscillatoire au sein des ouvriers a été analysée statistiquement grâce à un modèle général binomial à effets mixtes (GLMM). Le nombre total d'itérations et l'indice moyen de mouvement oscillatoire longitudinal des ouvriers ont été analysés grâce à des modèles linéaires à effets mixtes (GLMM). Pour l'ensemble des modèles réalisés, les variables explicatives testées étaient l'espèce (*R. grassei* ou *R. flavipes*), la condition qui correspond aux types de colonie (avec ou sans reproducteur) ainsi que l'interaction entre ces deux variables. Du fait que les rois et reines provenaient de colonies différentes et que les vidéos ont été réalisées à des dates différentes s'étalant sur deux mois, l'identité coloniale (Col ID), le réplica (Pair ID; niché dans Col ID), ainsi que la date d'acquisition des données, ont été ajoutés aux modèles en tant que facteurs aléatoires. Le nombre d'ouvriers étant variable d'une vidéo à l'autre malgré la normalisation, ce facteur a également été ajouté aux modèles comme effet fixe en interaction avec les autres facteurs. Lorsque cette variable influence significativement un autre facteur ou la variable explicative, cette corrélation a été détaillée grâce à un calcul des coefficients de corrélation et des tests de Pearson.

La survie coloniale ainsi que la survie individuelle des reproducteurs des deux sexes ont été analysées grâce à des modèles à risques proportionnels de Cox. Dans le premier cas, l'espèce, la présence de reproducteurs néoténiques brachyptères et l'interaction de ces deux facteurs ont été pris en compte dans le modèle. Dans le deuxième cas, le facteur de présence de reproducteurs néoténiques brachyptères étant inhérent au jeu de données, ce dernier a été remplacé par le sexe



des reproducteurs. L'identité coloniale de chaque colonie, avec ou sans reproducteurs néoténiques brachyptères, a été ajoutée en tant que facteur aléatoire pour ajuster les deux modèles. Les courbes de survie associées à ces analyses ont été obtenues grâce aux calculs des fonctions de survie (propres à chaque analyse) réalisée d'après la méthode de Kaplan–Meier.

L'ensemble de ces tests et les figures qui leurs sont associées ont été réalisés en utilisant les fonctions incluses dans les packages *survival*, *lme4*, *MASS*, *car*, *sciplot* et *lsmeans* du logiciel R (v3.3.1) via l'interface graphique R studio (v1.0.136).



4.4. Résultats

4.4.1. Succès de fondation

4.4.1.1. Survie coloniale

La survie coloniale ne varie pas entre les deux espèces d'intérêt *R. flavipes* et *R. grassei* (LR $\chi_1^2 = 0,111$, P – value = 0,738) peu importe la colonie d'origine utilisée pour former les fondations (LR $\chi_1^2=0,0001$, P – value = 0,993). Néanmoins, le type de colonie influence significativement cette survie, indépendamment de l'espèce (Interaction non significative, LR $\chi_1^2 = 0,949$, P – value = 0,329). En effet, les colonies où un couple de reproducteurs secondaires est présent survivent mieux que les colonies sans reproducteurs secondaires (LR $\chi_1^2 = 7,247$, P – value = 0,007) (Figure 47). Cette différence semble se mettre en place au bout de deux mois post fondation puisque la survie des deux types de colonies semble similaire jusqu'au 54ème jour. A partir de cette date une différence de survie importante des colonies se met en place jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 47).

Six mois après la fondation des colonies, 20% de colonies avec reproducteurs sont encore vivantes (soit 8 sur 40) contre seulement 2% sans reproducteurs (soit 1 sur 59) (Figure 47). L'âge moyen de décès des colonies avec reproducteurs secondaires est de 77,1 jours tandis qu'en l'absence de reproducteurs secondaires cet âge moyen de décès est de 72,7 jours.

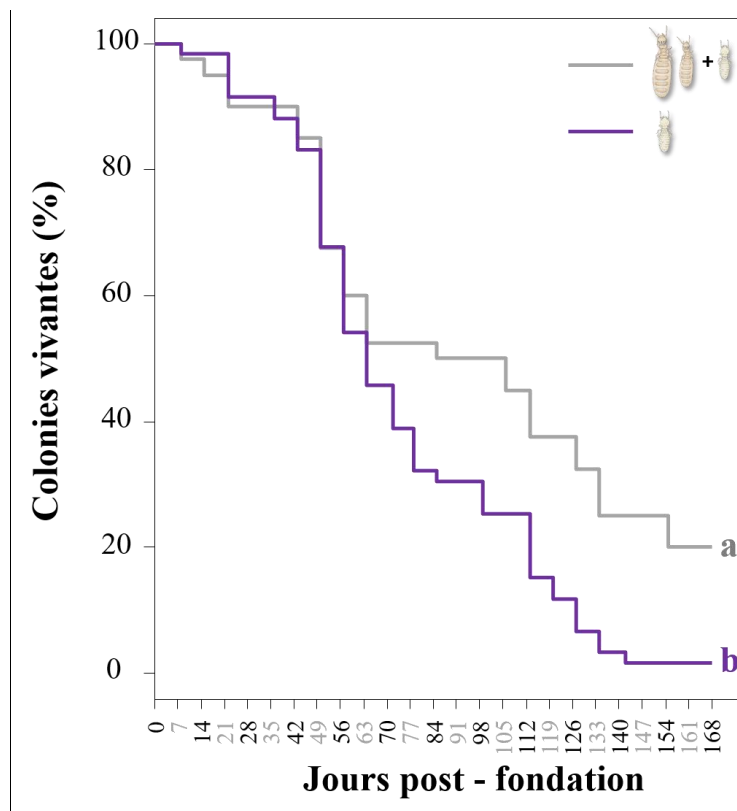


Figure 47 Pourcentage de colonies vivantes durant les six mois suivant une fondation coloniale avec reproducteurs néoténiques (gris) (N = 40) ou d'un groupe d'ouvriers seuls (violet) (N = 59). Les lettres (a, b) indiquent une différence statistique significative (P-value < 0.05).



4.4.1.2. Survie des reproducteurs

La survie des reproducteurs néoténiques brachyptères au sein des colonies varie significativement entre les deux espèces d'intérêt *R. flavipes* et *R. grassei* (LR $\chi_1^2 = 4,489$, P – value = 0,03) (Figure 48) indépendamment du sexe des individus (Interaction non significative, LR $\chi_1^2 = 0,043$, P – value = 0,834). La survie des reproducteurs néoténiques brachyptères est similaire qu'ils soient de sexe mâle ou femelle (LR $\chi_1^2 = 0,424$, P – value = 0,514) peu importe leurs colonies d'origine (LR $\chi_1^2 = 0,00001$, P – value = 0,994). Cette variation entre espèce semble se mettre en place dès la 1^{ère} semaine post fondation (Figure 48). Elle se maintient tout au long des six mois de l'expérience durant lesquels les couples de *R. grassei* survivent mieux que ceux de *R. flavipes* (Figure 48). Cette variation s'inverse à partir du 154^{ème} jour post fondation donnant lieu au 168^{ème} et dernier jour de l'expérience à une proportion de 11% (soit 2 sur 19) couples de néoténiques vivants pour l'espèce native *R. grassei* et de 14% (soit 3 sur 21) pour l'espèce invasive *R. flavipes* (Figure 48). L'âge moyen de décès des couples de reproducteurs de *R. grassei* est de 89,6 jours tandis qu'il est de 43 jours pour les couples de *R. flavipes*. Les mâles et femelles de *R. grassei* vivent respectivement en moyenne 92 et 87,1 jours tandis que les mâles et femelles de *R. flavipes* vivent respectivement en moyenne 48,1 et 38,2 jours.

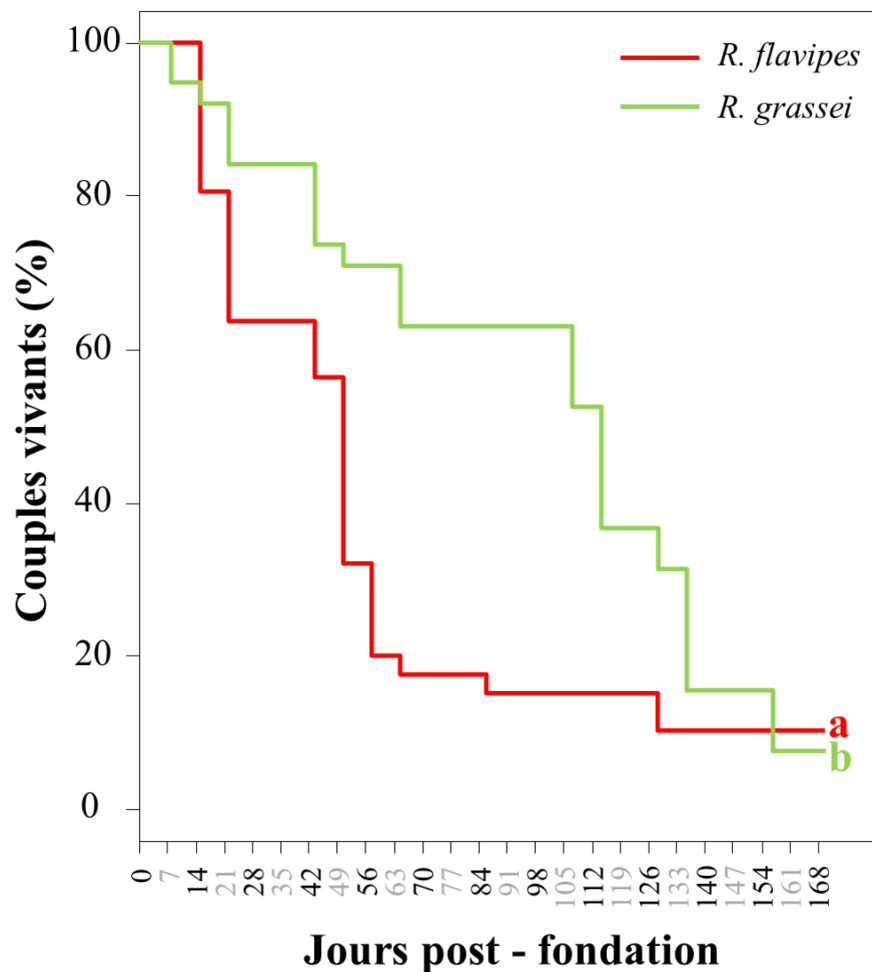


Figure 48 Pourcentage de couples de reproducteurs néoténiques vivants durant les six mois suivant une fondation coloniale chez l'espèce native *R. grassei* (vert) (N = 19) et l'invasive *R. flavipes* (rouge) (N = 21). Les lettres (a, b) indiquent une différence statistique significative (P-value < 0.05).



4.4.2. Mesure de la communication interindividuelle entre ouvriers

Sur les 100 vidéos incluses dans l'analyse statistique, le comportement de mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) a été exprimé au moins une fois dans 96% des colonies de *R. grassei* (soit 48 sur 50) et 94% des colonies *R. flavipes* (soit 47 sur 50). Le comportement a été exprimé au moins une fois dans 94% des colonies avec reproducteurs secondaires (soit 46 sur 49) et dans 96% des colonies sans reproducteurs (soit 49 sur 51). Aucun des facteurs testés n'a d'influence significative sur la présence de ce comportement du fait de la faible variabilité de l'occurrence de ce comportement qui est quasiment omniprésent dans l'ensemble des colonies étudiées (Tableau 7 - A). L'ensemble des interactions entre les facteurs testés n'ont pas pu être analysées car le modèle ne convergait pas, potentiellement pour les mêmes raisons.

Le nombre total d'itérations de LOM moyen par colonie varie fortement entre les deux espèces *R. flavipes* et *R. grassei* (Tableau 7 B), et ce malgré des effectifs équilibrés (Figure 49 A). L'ensemble des ouvriers des colonies de *R. flavipes*, avec ou sans reproducteurs exprime en moyenne par colonie une totalité de 33,3 itérations du comportement tandis que seulement 18,7 sont exprimés dans les colonies de *R. grassei*. Il y a donc quasiment deux fois plus de LOMs exprimés chez les ouvriers de l'espèce invasive que chez ceux de l'espèce native. Indépendamment de cet effet de l'espèce (Interaction non significative, Tableau 7 B), la présence de reproducteurs néoténiques influence également significativement le nombre total d'itérations de LOM moyen par colonie réalisés par les ouvriers (Tableau 7, Figure 49 B). Un total de 32,3 LOMs a été exprimé en moyenne dans chaque colonie avec néoténiques, tandis que les colonies qui en étaient dépourvues exprimaient en moyenne un total de 19,9 itérations. Le nombre total moyen de LOMs exprimés par les ouvriers est donc plus élevé dans les colonies avec reproducteurs (Figure 49, B).

	(A) Occurrence		(B) Nombre total d'itérations		(C) Nombre moyen d'itérations	
	LR χ_1^2	P-value	LR χ_1^2	P-value	LR χ_1^2	P-value
Espèce	0,0008	0,977	12,145	<0,001	9,140	0,002
Condition	0,078	0,779	8,608	0,003	8,244	0,004
Nombre d'ouvriers	0,053	0,816	2,336	0,126	4,269	0,038
Espèce:Condition	0,187	0,665	0,121	0,727	0,131	0,717
Espèce:Nombre d'ouvriers	x	x	0,061	0,804	3,631	0,056
Condition:Nombre d'ouvriers	x	x	3,374	0,066	3,075	0,079
Espèce:Condition:Nombre d'ouvriers	x	x	2,256	0,133	2,792	0,094

Tableau 7 Résultats des modèles linéaires généralisés à effets mixtes réalisés pour tester l'effet de l'espèce, de la condition, du nombre d'ouvriers et leurs interactions sur (A) la présence de LOM, (B) le nombre total d'itérations de LOMs et (C) le nombre moyen d'itérations de LOMs chez les ouvriers des fondations. Les valeurs significatives sont représentées en gras. Les croix (X) correspondent à des facteurs qui n'ont pas été testés ou qui n'ont pas convergés (Voir Matériel et méthodes).



Le nombre moyen d'itérations de LOM par ouvrier et par colonie varie également fortement entre les deux espèces d'intérêt (Tableau 7 C, Figure 49 C). Les ouvriers font 6,5 LOMs en moyenne par individu et par colonie de *R. flavipes* tandis que les ouvriers de *R. grassei* font en moyenne 2,5 LOM par individu et par colonie (Figure 49 C). Indépendamment de cet effet espèce (Interaction non significative, Tableau 7 C), le nombre moyen de LOM par individu et par colonie est plus fort dans les colonies avec reproducteurs avec une moyenne de 5,9 contre 3,3 pour celles dépourvues de néoténiques (Tableau 7 C, Figure 49 D). Pour finir, le nombre d'ouvriers influence ce nombre moyen de LOMs par individu et par colonie de façon significative (Tableau 7 C). La corrélation entre la variable d'intérêt et ce facteur est négative et significative ($R = -0,3$, P -value = 0,003). Ainsi, plus le nombre d'ouvriers est fort, plus le nombre moyen de LOM par individu et par colonie diminue.

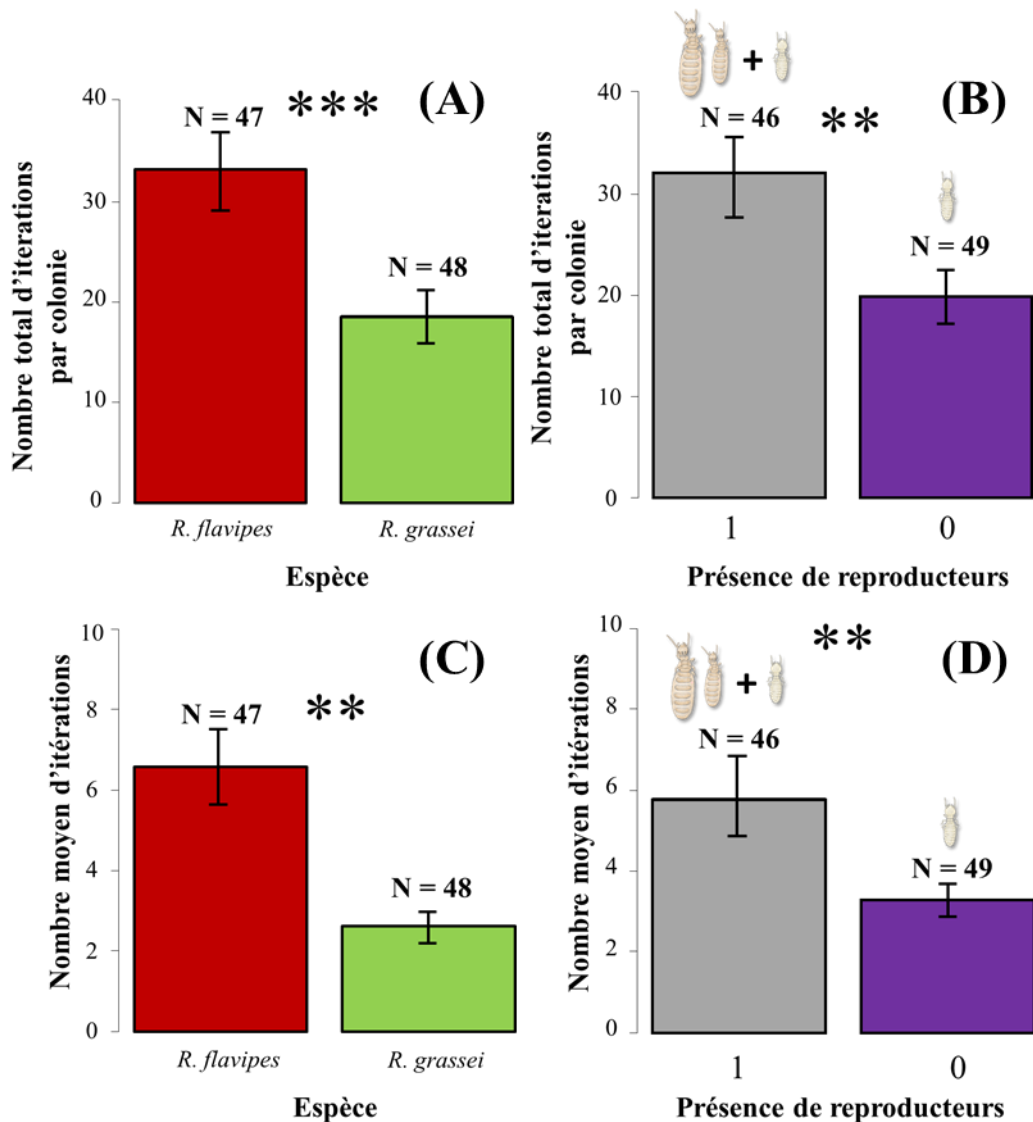


Figure 49 Représentation graphique du nombre de mouvements oscillatoires longitudinaux total moyen par colonie (A - B) et par individu (C - D) chez des ouvriers de jeunes colonies fondées par bouturage avec (gris) ou sans (violet) reproducteurs néoténiques (B - D) chez les espèces *R. flavipes* (rouge) et *R. grassei* (vert).



4.5. Discussion

La communication interindividuelle est particulièrement importante lors de la fondation de nouvelles colonies d'insectes sociaux où les taux de survie des jeunes colonies sont généralement faibles. Dans cette étude, l'impact de la présence de reproducteurs néoténiques sur la communication vibratoire et la survie durant la fondation de nouvelles colonies chez deux espèces de termites invasive et native, *R. flavipes* et *R. grassei*, a été exploré. Les comportements vibrationnels des ouvriers durant les deux premiers mois de fondation, ainsi que le succès de fondation après six mois ont été évalués dans des jeunes colonies fondées en laboratoire possédant ou non des couples de néoténiques brachyptères. Les résultats montrent que le mouvement oscillatoire longitudinal (LOM) est omniprésent toute espèce et tous types de fondation confondus. De plus, la présence de reproducteurs impacte positivement le succès de fondation et la quantité de LOMs observés, et ce indépendamment de l'effet espèce qui lui se traduit par un succès de fondation moindre et une plus forte quantité de LOMs chez l'espèce invasive *R. flavipes*. Pour finir, plus le nombre d'ouvriers est fort, plus le nombre moyen de LOM par individu et par colonie diminue.

Le mouvement oscillatoire longitudinal étudié ici s'est révélé présent dans la majorité des fondations (>90%). La fonction des LOMs varie selon le contexte dans lequel ils sont observés mais également selon l'espèce et la caste qui les expriment. Cette omniprésence du comportement de LOM chez les deux espèces et dans les deux conditions laisse à penser que ce dernier joue un rôle important dans la communication interindividuelle des ouvriers de ces deux espèces de termites durant une fondation par bouturage. Dans ce contexte de fondation coloniale où les chances de survie de la colonie sont faibles, une bonne communication entre individus peut en effet être un atout de taille pour optimiser le succès de fondation. Dans ce cadre précis, ce comportement pourrait être un signal d'alarme permettant de recruter des congénères (Reinhard and Clément 2002; Hertel et al. 2011; Cristaldo et al. 2015; Delattre et al. 2015) pour mieux protéger la jeune colonie en devenir et optimiser son développement. Néanmoins, l'utilisation d'un dispositif expérimental clos a également pu être la source de l'omniprésence de ce comportement qui serait dans ce cas-là symptomatique du stress des individus.

La présence de reproducteurs impacte positivement le succès de fondation et la quantité de LOMs observés. Nous émettons l'hypothèse que ce succès de fondation accru serait dû au fait que le couple de néoténiques va inhiber la différenciation de reproducteurs supplémentaires grâce à des composés volatils. Ces derniers permettraient de maintenir une harmonie dans la colonie en limitant les comportements agonistiques induit par la compétition pour l'accès à la reproduction. Ce type de phénomène a déjà été montré chez une autre espèce de *Reticulitermes* (*R. speratus*) dont les néoténiques femelles émettent une phéromone qui va inhiber la différenciation de nouvelles femelles néoténiques qui deviendraient alors des compétitrices directes (Matsuura et al. 2010). De la même façon, l'influence de la présence des reproducteurs sur des comportements vibratoires a déjà été relevée chez d'autres espèces de termites. Chez *Zootermopsis angusticollis*



la perte d'un seul des reproducteurs du couple fondateur suffit à déclencher une hausse de la fréquence des comportements vibratoires associés à des coups de têtes (i.e. « head butting ») chez les ouvriers (Penick et al. 2013). Le même type de phénomène a été observé par Hoffmann and Korb (2011), où, lors du remplacement du couple fondateur chez *Cryptotermes secundus*, le « head butting » serait plus exprimé chez les individus qui vont devenir reproducteurs. Ce comportement prend alors la forme d'un signal de dominance venant des individus amenés à se différencier en reproducteurs. Nos résultats sont contradictoires avec ces deux précédentes études mais il est à noter que le LOM relevé durant notre étude n'est pas associé à des coups de tête. Il aurait donc un rôle potentiellement différent des comportements précédemment évoqués. De plus, cette hausse des LOMs étant associée à une meilleure survie, il est peu probable qu'il traduise une rivalité entre individus dans notre cas contrairement à ce qui a été observé chez *Prorhinotermes canalifrons* (Šobotník et al. 2008). Ces constats nous permettent de réaffirmer l'hypothèse selon laquelle ces LOMs auraient une fonction de communication de signaux d'alarme permettant un recrutement entre ouvriers. La présence de reproducteurs et de leur descendance sont susceptibles d'engendrer une sensibilité à l'alerte accrue pour protéger la jeune colonie. Il a été montré que les œufs de *Reticulitermes speratus* émettaient une phéromone de reconnaissance incitant leur soin par les ouvriers (Matsuura et al. 2007). Ainsi la plus forte quantité de vibrations observées dans les colonies avec néoténiques pourraient être corrélée à la présence d'œufs. De sorte à optimiser leur fitness inclusive, les ouvriers pourraient être plus efficace dans la transmission de l'alarme lorsqu'il y a une descendance qui leur est apparentée à préserver que lorsqu'il n'y en a pas dans le cas des colonies dépourvues de reproducteurs (Hamilton 1963; Hamilton 1964).

Étonnamment l'effet espèce lui se traduit par un succès de fondation moindre et une plus forte quantité de LOMs chez l'espèce invasive *R. flavipes*. Ce succès de fondation moindre pourrait être la conséquence de la consanguinité des néoténiques croisés. La population de *R. flavipes* dont sont issues les colonies étudiées a été introduite en France il y a environ 200 ans à partir de la Louisiane (Bagnères et al. 1990; Clément et al. 2001; Austin et al. 2002; Perdereau et al. 2013). Sa diversité génétique a alors été fortement réduite par un phénomène de goulot d'étranglement comme suggéré par Perdereau et al. (2013). Ce phénomène a été observé chez de nombreuses espèces invasives notamment chez les fourmis (Tsutsui et al. 2003; Fournier et al. 2009; Orivel et al. 2009). Ce déclin rapide de la diversité allélique au moment de l'introduction provoque une dépression de consanguinité forte qui est susceptible de fortement affecter le succès de fondation des colonies de *R. flavipes* comme suggéré par Vargo and Husseneder (2009). Du point de vue comportemental, nous supposons que la forte hausse de la quantité de LOMs chez les ouvriers de *R. flavipes* corrobore les caractéristiques invasives de l'espèce. Cette espèce invasive présente une agressivité intra et intercoloniale nulle et une homogénéité forte de ses signatures chimiques qui permettent à ses colonies de fusionner facilement entre elles formant des colonies s'étalant sur plusieurs kilomètres (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011). Un fort taux de communication interindividuelle entre ouvriers, ici reflété par une quantité double de LOMs, est susceptible de faciliter voir même d'accélérer la reconnaissance entre individus limitant ainsi le temps d'apparition de comportements agonistiques.



Pour finir, plus le nombre d'ouvriers est fort, plus le nombre moyen de LOM par individu et par colonie diminue. Ce résultat est surprenant puisque c'est généralement l'effet inverse qui est observé lors des observations de comportements impliqués dans la communication, et d'autant plus dans un contexte colonial. En effet, la fréquence de ce type de comportements est généralement corrélée au nombre d'individus présent dans la colonie étant susceptible de prendre part à une interaction sociale. Ainsi la meilleure façon d'évaluer leurs fréquences en s'affranchissant de ce biais est d'utiliser un dispositif expérimental de taille proportionnelle à la taille de la colonie dont les individus sont observés comme dans les travaux de (Korb et al. 2012). Ce type de design expérimental permet d'éviter de refléter un simple effet de contact dû à une densité trop importante. Dans notre cas, la corrélation négative observée reflète le fait que seuls quelques individus au sein du nombre d'ouvriers total expriment la majorité des itérations du comportement. Cette forte variabilité interindividuelle dans l'expression des comportements chez cette caste a déjà été observée chez des ouvriers issus de colonies matures de l'espèce *R. flavipes* en comparaison avec des ouvriers d'autres espèces de termites (Korb et al. 2012). La variabilité interindividuelle démarque les ouvriers de *R. flavipes* des autres espèces dans cette étude ce qui nous laisse penser, au regard de nos résultats qui corrobore cette étude chez une autre espèce, que ce serait une caractéristique des *Reticulitermes*. Nous émettons l'hypothèse que ces quelques individus faisant la majorité des LOMs sont les futurs reproducteurs secondaires comme cela a été démontré chez des ouvriers de colonies orphelines de *Cryptotermes secundus* (Hoffmann and Korb 2011). Dans ce contexte ci, le comportement de LOM serait alors interprété comme un signal de fertilité des aspirants au statut de reproducteur.

Cette étude nous a permis d'évaluer la fréquence et le rôle potentiel des mouvements oscillatoires longitudinaux dans le succès de fondation de jeunes colonies par bouturage chez une espèce native et une espèce invasive. Elle a soulevé des points de réflexion intéressants et nouveaux concernant l'implication des signaux vibratoires dans le succès de fondation de jeunes colonies de termites et dans le succès invasif d'espèces introduites. Des analyses complémentaires avec un dispositif expérimental moins claustral et une taille de colonie strictement contrôlée seraient néanmoins nécessaire pour aller plus loin sur l'interprétation de nos résultats.



4.6. Graphical abstract

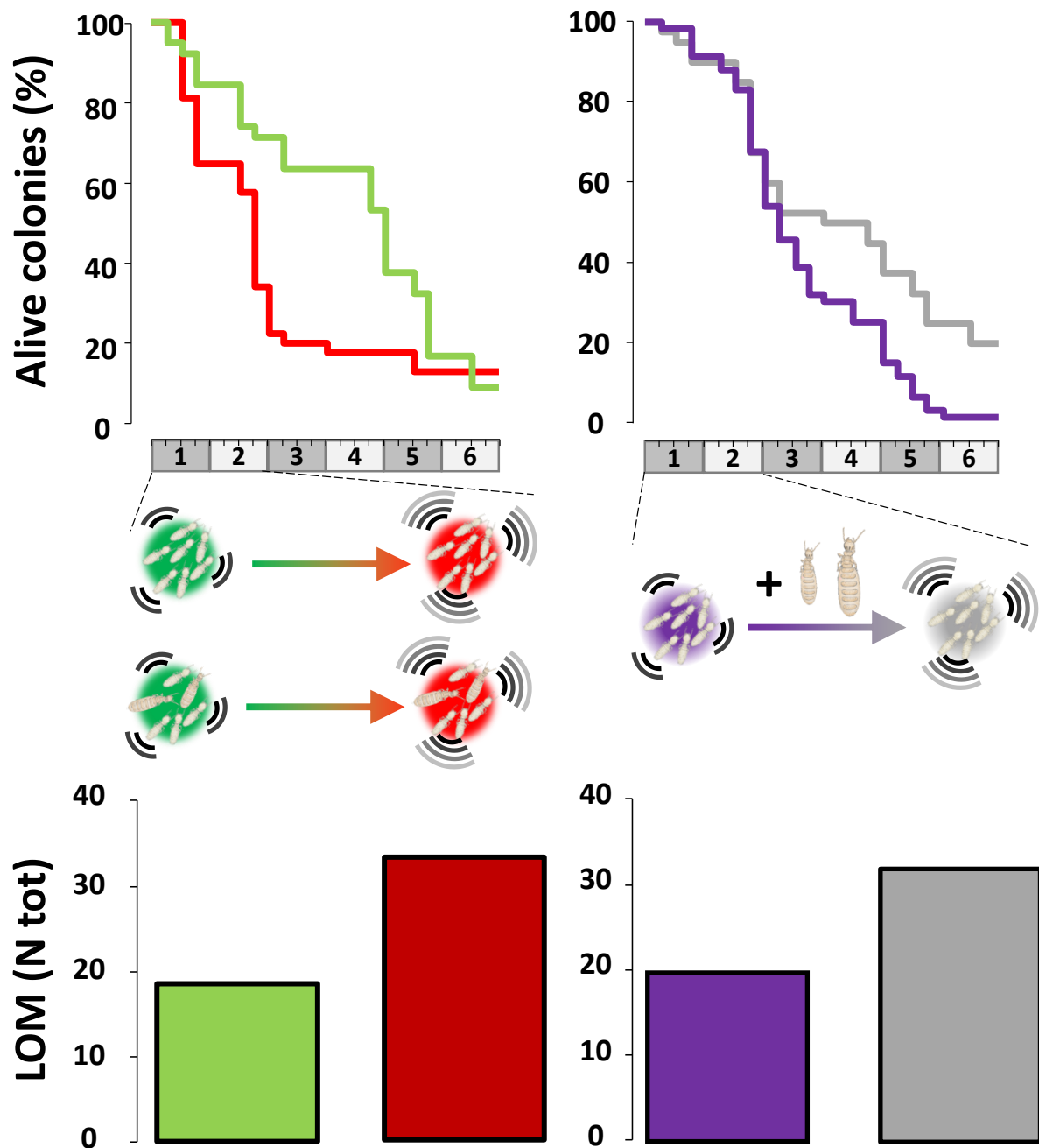


Figure 50 Résumé graphique du succès de fondation et de la communication interindividuelle dans des colonies fondées par bouturage en présence (gris) ou non (violet) de reproducteurs néoténiques chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) et l'espèce native *R. grassei* (vert).



Discussion générale

L'objectif de cette thèse était d'explorer l'influence des interactions sociales dans les stades précoces de la fondation coloniale sur le succès reproducteur des reproducteurs primaires et secondaires de deux espèces européennes de termites souterrains, l'une native (*R. grassei*) et l'autre invasive en Europe (*R. flavipes*). L'ensemble des travaux réalisés durant cette thèse ont permis d'obtenir les principaux résultats suivant:

- (i) **Les reproducteurs primaires de l'espèce invasive ont un meilleur succès de fondation coloniale que ceux de l'espèce native.** Cette variation est illustrée par une meilleure survie des jeunes colonies et une production plus importante de descendants durant les six premiers mois de fondation (voir Chapitre 1).
- (ii) **Les soins parentaux prodigués durant la fondation d'une jeune colonie sont réalisés de façon biparentale au sein des couples royaux** et ce chez les deux espèces d'intérêt, à l'exception des trophallaxies proctodéales qui sont plus longues lorsqu'elles sont prodiguées par la femelle. Ces soins prennent majoritairement la forme de léchage et de trophallaxies. Ces trophallaxies sont plus longues vers la descendance que vers le partenaire sexuel qu'elles soient proctodéale ou stomodéales (voir Chapitre 2).
- (iii) **Si elle ne varie pas entre les sexes, l'expression des comportements de soins parentaux et de communication interindividuelle diffèrent néanmoins entre les deux espèces.** Les couples royaux de l'espèce native communiquent entre eux et investissent dans le soin aux œufs beaucoup plus que ceux de *R. flavipes* (voir Chapitre 2).
- (iv) **Une communication interindividuelle forte chez les ouvriers des jeunes colonies fondées par bouturage avec ou sans reproducteurs néoténiques chez les deux espèces** (voir Chapitre 3).
- (v) **Une influence positive du couple de reproducteurs néoténiques sur le succès de fondation et sur la communication entre ouvriers dans une jeune colonie issue d'un bouturage** (voir Chapitre 3).
- (vi) **Un effet espèce qui se traduit par un succès de fondation par bouturage moindre et une plus forte quantité de LOMs chez l'espèce invasive *R. flavipes*.**
- (vii) **Un meilleur succès de fondation coloniale par les reproducteurs primaires que par les reproducteurs secondaires durant les six premiers mois de développement de la jeune colonie.**



Cette thèse a ainsi permis de mettre en avant des variations de succès de fondation et d'organisation des interactions sociales à la fois entre les reproducteurs primaires et secondaires et entre les deux espèces étudiées. Ces deux effets distincts qui ressortent des trois chapitres donnent ainsi un double cadre de lecture des données obtenues faisant l'originalité de cette thèse. Les résultats peuvent en effet être discutés à la fois dans un contexte de stratégies de reproduction à l'échelle de l'ensemble des termites voir même des autres insectes eusociaux et dans un contexte de biologie des invasions à l'échelle des populations natives et invasives.

5.1. Discussion des résultats de la thèse

5.1.1. Soins biparentaux et évolution de la monogamie chez les termites

Cette thèse a permis de caractériser pour la première fois les interactions sociales entre les individus durant la fondation en laboratoire d'un nid de termite non Termitidés du genre *Reticulitermes*. Les résultats révèlent, entre autres, une organisation biparentale des soins aux jeunes et aux œufs chez les deux espèces d'intérêt. L'organisation des soins parentaux durant la fondation d'une colonie n'a été étudiée que chez deux autres espèces du genre *Zootermopsis* (Rosengaus and Traniello 1991; Shellman-Reeve 1997a), faisant de notre étude la première à étudier ces aspects chez des termites dit « intermediate nesters ». Nos résultats corroborent ces deux études puisque le même type d'organisation biparentale des soins a été mis en avant chez les couples de reproducteurs primaires de *Zootermopsis angusticollis* (Rosengaus and Traniello 1991) et *Z. nevadensis* (Shellman-Reeve 1997a). Ces deux études ont également explorées l'implication des reproducteurs dans la construction et l'entretien du nid mettant également en avant une répartition biparentale de ces tâches. L'investissement des reproducteurs et de leur descendance dans la construction du nid a aussi été évalué durant notre étude révélant une plus forte implication des jeunes ouvriers que des parents dans le comportement de creusage chez l'espèce invasive tandis que la descendance de l'espèce native ne s'implique pas dans la construction du nid (Figure 51).

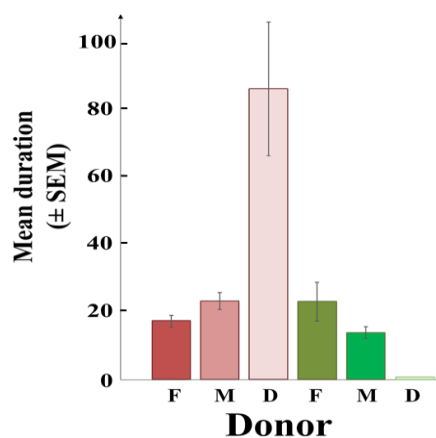


Figure 51 Représentation graphique du temps moyen passé à creuser le substrat par la femelle (F), le mâle (M) ou la descendance (D) durant les six premiers mois d'une fondation coloniale par des couples de reproducteurs primaires chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) (N=78) et l'espèce native *R. grassei* (vert) (N= 87).



Néanmoins, ces résultats préliminaires sont à interpréter avec précaution car notre dispositif expérimental ne nous permettait pas de distinguer assez clairement le comportement de creusage (i.e. transport d'un grain de sable d'un point A vers un point B) d'une prise de nourriture (i.e. ingestion d'un morceau de papier filtre). C'est la raison pour laquelle ce comportement n'a pas été intégré aux résultats du chapitre 2.

La similitude de nos résultats avec la littérature concernant la répartition biparentale des comportements de soins laisse à penser que la répartition égale des tâches entre le roi et la reine serait commune et potentiellement nécessaire lors de la fondation d'une nouvelle colonie chez de nombreuses espèces de termites. Il est important de noter que dans l'ensemble du règne animal, les soins biparentaux restent rares puisque c'est généralement la mère qui investit le plus d'énergie dans cette tâche et ce même chez les insectes (Smiseth et al. 2014). Ils constituent donc une caractéristique remarquable de notre taxon d'étude. Une autre particularité des termites réside dans la formation de couples monogames durant toute la vie des individus reproducteurs (à l'exception des cas de pléometrose et de parthénogénèse). Plusieurs hypothèses non exclusives ont été émises concernant les facteurs qui auraient favorisés l'évolution de ce système de reproduction chez les termites :

- Un **stockage de sperme limité** par la femelle induisant la nécessité d'une insémination régulière pour féconder les œufs induisant l'omniprésence du mâle (Nalepa and Jones 1991).
- Une assistance à la reine sous la forme d'un investissement paternel dans le soin aux jeunes, la construction du nid ou/et un apport de nutriments à la reine induisant une conservation du partenaire sexuel. Cette assistance permettant à cette dernière d'augmenter la part d'énergie allouée à la production de jeunes améliorant in fine la fitness du mâle (Thornhill and Alcock 1983; Nalepa and Jones 1991).
- Un **accès limité à de nouveaux sites de nidification** et partenaires sexuels dû à la faible teneur nutritive du bois mort, la répartition erratique de ce dernier dans l'environnement et la haute pression de prédation rendant la recherche d'un nouveau partenaire sexuel et la fondation d'une nouvelle colonie trop coûteuse en énergie et trop risquée (Nalepa and Jones 1991).

Nos résultats corroborent la deuxième hypothèse selon laquelle la monogamie aurait évolué à partir de l'assistance de la reine puisque les rois des deux espèces de *Reticulitermes* observées prennent part activement et de façon égale aux soins aux œufs et aux jeunes et apportent également des contenus proctodéaux à la reine par des trophallaxies.

5.1.2. Certitude de paternité et évolution des soins biparentaux

Dans les deux espèces d'intérêt, dont les interactions sociales durant la fondation coloniale ont été décrites et quantifiées, le roi s'investit de façon égale à la femelle dans la majorité des soins aux œufs et aux jeunes. Ce résultat est particulièrement surprenant car chez la majorité des espèces



présentant un soin aux jeunes biparental, la femelle passe plus de temps à prodiguer les soins que le mâle (Kokko and Jennions 2012). Cet investissement paternel peu commun pourrait découler directement du système de reproduction monogame des reproducteurs primaires de nos espèces d'études. En effet chez la majorité des espèces polygames, la sélection sexuelle est forte lorsque le mâle investit moins d'énergie que la femelle dans les soins à la descendance (Clutton-Brock 1991; Kokko and Jennions 2003; McDowall 2003; Cockburn 2006; Royle et al. 2012). Cela s'explique simplement par le fait que la femelle a peu d'ovules qui sont chacune coûteuse à produire, elle est donc exigeante sur le choix de celui qui les fécondera car ses chances de transmettre ses gènes à une descendance sont statistiquement plus faible qu'un mâle qui produira plusieurs milliers de spermatozoïdes (Trivers 1972).

Chez les termites du genre *Reticulitermes*, la sélection intersexuelle est peu marquée prenant la forme d'une attraction passive du mâle le plus proche par une phéromone sexuelle émise par la femelle (Nalepa and Jones 1991). Nous supposons que la sélection intrasexuelle est également de faible intensité, voir même absente, puisqu'aucune compétition pour l'accès aux femelles lors des vols nuptiaux et aucun caractères sexuels secondaires surdéveloppés (i.e. ornements) ne sont observés chez les mâles de nos espèces d'intérêt. Néanmoins, une étude de terrain sur les choix de partenaires sexuels en période d'essaimage serait nécessaire pour conclure précisément sur ce point. Cette sélection sexuelle de faible intensité serait potentiellement liée à l'évolution d'un investissement parental équilibré entre les deux sexes du couple fondateur comme nous l'observons dans cette thèse (voir 3.4). En effet, cette potentielle absence de sélection sexuelle chez les termites non Termitidés serait susceptible d'augmenter la certitude de paternité du roi. Or, les soins parentaux étant coûteux, l'individu sera plus apte à les prodiguer s'il est sûr que ces derniers représentent un investissement dans sa propre fitness menant ainsi à l'apparition de soins biparentaux. Cette corrélation positive entre l'assurance de la paternité et la présence de soins paternels a été mise en avant chez de nombreuses espèces allant de la punaise d'eau en passant par certains coléoptères jusqu'aux oiseaux s'illustrant par des cas de désertion du mâle dans les cas les plus extrêmes (Smith 1979; Møller and Birkhead 1993; Hunt and Simmons 2002a). Cette hypothèse permettant d'expliquer la présence de soins paternels chez nos termites est corroborée par la présence de plusieurs critères permettent d'augmenter la certitude de paternité chez les termites *Reticulitermes* :

- Des copulations répétées permettant d'assurer une fécondation exclusive de la femelle.
- Le caractère claustral et donc défendable de la chambre royale souterraine dans laquelle le couple royal de *Reticulitermes* se trouve. Ce dernier limite physiquement les possibilités de copulations « adultères » car il facilite le « mate guarding » par le mâle. Cette implication de l'architecture du nid est un trait commun à de nombreuses espèces d'insectes présentant une forme de soin biparental (Suzuki 2013).



5.1.3. Les trophallaxies : comportements centraux lors de la fondation coloniale

Parmi ces soins parentaux prodigués de façon biparentale par le roi et la reine, les trophallaxies stomodéales et proctodéales étaient omniprésentes chez les deux espèces étudiées (Figure 43). Ces trophallaxies étaient également omniprésentes entre les partenaires sexuels eux-mêmes mais elles étaient moins longues que celle dirigées vers la descendance (Figure 43). Ces comportements multifonctionnels constituent un élément central dans la coopération au sein d'une colonie de termites puisqu'ils agissent à la fois sur l'environnement social, la nutrition et le microbiote des individus. En effet, outre de la cellulose prédigérée et des nutriments, les fluides proctodéaux vont également contenir des symbiotes (Kirchner and Minkley 2003), des hormones inhibitrices (Maekawa et al. 2012), et des composés antimicrobiens et éliciteurs d'immunité qui vont favoriser la résistance aux pathogènes déjà rencontrés par le donneur de la trophallaxie (Traniello et al. 2002; Bulmer et al. 2009; Nalepa 2015; Mirabito and Rosengaus 2016). Ces comportements sont donc susceptibles de participer au succès de fondation d'une jeune colonie de plusieurs façons :

- Par **recyclage et transfert de l'azote**. Il a en effet été démontré que le comportement de trophallaxie proctodéale est très plastique puisque son intensité entre les individus va varier en fonction de la disponibilité en azote dans le milieu comme cela a été observé chez *Hodotermopsis japonica* (Machida et al. 2001). Ce comportement a donc un rôle essentiel dans la diffusion de l'azote au sein des colonies de termites. De plus, un travail récent de (Tasaki et al. 2017) a démontré chez une espèce voisine de nos modèles d'études (*R. speratus*) qu'une accumulation d'acide urique (issu de la dégradation de l'azote) augmentait la résistance au stress oxydatif et améliorait ainsi la survie et la longévité des individus. L'intensité des trophallaxies et par conséquent la bonne diffusion de l'azote à l'ensemble des descendants et au partenaire sexuel serait donc susceptible d'impacter positivement le succès de fondation d'une jeune colonie.
- Par une **immunisation sociale des jeunes**. Il a été démontré chez *Zootermopsis* (Rosengaus et al. 2014) et chez *Cryptocercus punctulatus* (Bulmer et al. 2012) (i.e. blatte partageant un ancêtre commun avec les isoptères) que les fluides proctodéaux contiennent des β 1-3 glucanases issues des symbiotes de la panse et que ces molécules ont des propriétés antifongiques (Rosengaus et al. 2013; Rosengaus et al. 2014). Le transfert de ces molécules pourrait donc être une forme d'immunisation prophylactique des jeunes permettant de les traiter régulièrement contre les champignons entomopathogènes très présents dans les nids de nos modèles d'études. Il est important de noter que, malgré une stérilisation de l'ensemble de chaque pièce de chaque dispositif d'élevage, des champignons proliféraient malgré tout dans la cellulose, les trophallaxies ont donc potentiellement jouées un rôle important dans l'amélioration de la survie des jeunes et des couples.



- Par une **inoculation de symbiotes aux jeunes**. Chez nos deux espèces d'études, la mue induit également un renouvellement de la panse et provoque une défaunation (i.e. perte des symbiotes) de l'individu (Berlanga et al. 2011; Nalepa 2015) or les termites du genre *Reticulitermes* sont dépendant de leurs symbiotes pour digérer la cellulose contenue dans le bois. Les trophallaxies proctodéales permettraient aux individus d'être inoculés grâce à des contenus proctodéaux par la flore des parents. Les mues larvaires étant au nombre de 7 chez les *Reticulitermes*, les jeunes larves ont besoin d'être régulièrement inoculées pour récupérer une faune symbiotique fonctionnelle. Il est donc possible que le phénomène d'immunité social précédemment décrit et ce processus de refaunation soient intimement liés. Les travaux de Shimada et al. (2013) corroborent cette hypothèse puisque le nombre de protistes dans la panse des reproducteurs primaires de *R. speratus* augmente drastiquement durant les 50 premiers jours de la fondation d'une nouvelle colonie.
- Par une **homogénéisation de la faune symbiotique coloniale**. Les échanges proctodéaux à répétition vont permettre, par simple effet de dilution entre les différents fluides proctodéaux échangés, d'homogénéiser la diversité spécifique des faunes symbiotiques des individus. L'importance des trophallaxies dans le transfert de nourriture au sein d'une colonie a été révélée grâce à des techniques de marquages de fluides proctodéaux des ouvriers chez *R. flavipes* (Buczowski et al. 2014). Or plusieurs espèces de termites sont capables de reconnaître des individus apparentés grâce à des composés dérivés de leurs symbiotes intestinaux présent dans les fluides transférés ce qui met en avant le rôle clef du microbiote dans la reconnaissance entre apparentés (Matsuura 2001; Kirchner and Minkley 2003). Ainsi, les trophallaxies répétées vers les jeunes et le partenaire sexuel vont potentiellement permettre de mettre en place d'une faune symbiotique spécifique à la jeune colonie, résultant d'un mélange de la faune maternelle et de la faune paternelle. Il serait intéressant de caractériser les variations du microbiote durant la fondation coloniale chez nos deux espèces d'intérêt et d'évaluer l'impact de ces variations sur la fréquence des comportements agonistes entre individus pour mieux comprendre l'implication des trophallaxies dans la reconnaissance entre individus durant la fondation.

Les variations de composition de la faune symbiotique entre les reproducteurs primaires provenant de colonies (croisements intercoloniaux) et d'espèces différentes pourraient donc être la source de la variabilité interindividuelle de survie et d'activité observées entre les couples durant cette thèse.



5.1.4. Implication de la variabilité interindividuelle dans le succès de fondation

Une des difficultés rencontrées lors de l'analyse des données de cette thèse a été d'intégrer aux modèles statistiques la forte variabilité interindividuelle de survie et d'expression des comportements entre les reproducteurs primaires des fondations réalisées. En effet, si certains couples de reproducteurs étaient particulièrement actifs lors des observations comportementales d'autres l'étaient beaucoup moins allant même parfois jusqu'à une inactivité complète durant les 30 minutes d'observation.

Si on pourrait croire au prime abord à une simple question d'horloge interne variable entre individus, des observations complémentaires nous ont fait aller plus loin. Cette inactivité étaient souvent associée à une absence de ponte, laissant supposer que les individus n'auraient pas copulé et à des mutilations diverses allant de la coupe de segments antennaires à l'arrachage d'appendices locomoteurs. Ces mutilations étant observées dès les premiers jours de la fondation elles ne pouvaient avoir été infligées par la descendance. Si les mutilations entre ouvriers reflètent un niveau d'agressivité entre les individus dans des situations conflictuelles chez d'autres espèces de termites (Roisin 1994; Korb 2005), leurs fonctions restent peu étudiée au sein des couples de reproducteurs. Le comportement de section des segments distaux des antennes est un comportement courant durant la fondation coloniale chez les termites non Termitidés (Costa-Leonardo and Barsotti 1998; Nalepa et al. 2011). Sa fonction et son origine reste néanmoins encore peu comprises. Plusieurs hypothèses ont été émises :

- Chez les Rhinotermitidés *R. flavipes* et *Coptotermes formosanus*, la partie distale des antennes est la plus riche en nombres et en types de sensilles présentes chez les ouvriers et les soldats (Prestage et al. 1963; Tarumingkeng et al. 1976; Yanagawa et al. 2009). Si l'on suppose qu'il en est de même chez les reproducteurs primaires, ces sensilles étant des mécanorécepteurs et des chémorécepteurs, elles seraient associées au vol, à la recherche et aux choix du partenaire avant la fondation coloniale chez les alates. Ainsi une fois le partenaire trouvé ces sensilles seraient superflues et seraient supprimées car elles n'ont plus d'utilité une fois le partenaire sexuel et le vol nuptial réalisé (Nalepa et al. 2011). Ce serait alors un comportement analogue à la section des ailes observée chez de nombreux termites une fois le vol nuptial achevé (Nutting 1969; Myles 1988). Dans le cadre de notre étude cette hypothèse est peu probable puisque la section antennaire n'était observée que chez quelques couples.
- Les antennes ont à la fois un rôle émetteur et receveur, la section des segments distaux va donc affectés les interactions sociales entre les partenaires sexuels. La section antennaire va en effet induire une diminution de la capacité à détecter des stimuli environnementaux et notamment phéromonaux, mais va également induire une baisse de la stimulation tactile du partenaire sexuel opposé (Nalepa et al. 2011). Dans ce cas,



ce comportement nuirait à la communication entre les deux partenaires sexuels (e.g. signaux de fertilité) et pourrait affecter le succès de fondation de la colonie.

- Enfin il a été démontré chez *Coptotermes formosanus* que des ouvriers avec antennes retiraient plus efficacement les conidies de champignons entomopathogènes de la cuticule de leurs congénères que des ouvriers sans antennes car ils seraient plus performants pour en détecter l'odeur (Yanagawa et al. 2009). Si le même type de phénomène a lieu entre les reproducteurs primaires, la section antennaire aurait un impact négatif sur la survie des individus et donc sur le succès de fondation des jeunes colonies.

Nos observations d'une inactivité et d'une moindre survie associées aux précédentes hypothèses laissent à penser que les couples présentant ces mutilations seraient des individus présentant une incompatibilité qui pourrait avoir plusieurs sources :

- **L'origine coloniale des partenaires sexuels.** Les composés dérivés de la faune symbiotique intestinale permettent aux termites de discriminer un congénère d'un voisin d'une autre colonie (Kirchner and Minkley 2003), or le régime alimentaire a un impact significatif sur la composition de la faune symbiotique chez les termites (Tanaka et al. 2006). De ce fait, deux colonies prélevées dans des lieux et/ou essences de bois différentes sont susceptibles d'avoir des faunes symbiotiques très variables. Ce type de variations de la faune symbiotique entre colonies, ont déjà été mise en avant à l'échelle du microbiome d'*Hodotermes mossambicus* (Minkley et al. 2006), de *Macrotermes gilvus* (Hongoh et al. 2006) et d'une de nos espèces d'étude *R. flavipes* (Benjamino and Graf 2016). Or les croisements de reproducteurs primaires réalisés dans le chapitre 1 sont intercoloniaux. Cette variabilité intercoloniale pourrait donc induire une incompatibilité entre certains reproducteurs primaires aux faunes symbiotiques trop différentes par crainte de la transmission de pathogènes contre lesquels ils ne sont pas immunisés comme suggéré par Rosengaus and Traniello (1993a) et Calleri, Rosengaus et al. (2005) (voir fin 5.1.6).
- **La présence de bactéries du genre *Wolbachia*.** Cette bactérie au mode de vie intracellulaire présente chez de nombreuses espèces d'Arthropodes est qualifiée de parasite car elle va induire des dysfonctionnements des stratégies de reproduction permettant d'augmenter ses chances de transmission maternelle à la génération suivante (Werren 1997). Sa présence va induire une féminisation des mâles, l'apparition d'une reproduction parthénogénétique, la mort des mâles ou des incompatibilités cytoplasmiques qui vont perturber les stratégies de reproduction des individus (Werren et al. 2008). Le genre *Wolbachia* est divisée en 8 principaux clades nommés de A à H (Zhou et al. 1998; Lo et al. 2002). La présence de deux de ces clades a été mise en avant chez plusieurs familles de termites (Lo and Evans 2007). La présence du clade H a été démontrée chez les Hodotermitidae (Bordenstein and Rosengaus 2005; Lo and Evans 2007) tandis que celle du clade F a été relevée chez les



Termitidae, Kalotermitidae et Rhinotermitidae (Casiraghi et al. 2005; Lo and Evans 2007), notamment chez des ouvriers de *R. flavipes* (Bandi et al. 1997) et chez des soldats de *R. grassei* (Berlanga et al. 2011). Les effets de l'infection par *Wolbachia* sur le phénotype des individus chez les termites restent néanmoins encore inconnus (Berlanga and Guerrero 2016). Seuls quelques cas de présence d'individus intersexes chez *Cryptotermes brevis* (Laranjo and Costa-Leonardo 2017) et de gynandromorphie chez *Neotermes koshunensis* (Miyaguni et al. 2017) ont été récemment relevés. Ces deux espèces sont des Kalotermitidae qui sont porteurs du même clade de *Wolbachia* que nos espèces d'études laissant à penser que les mêmes phénotypes pourraient apparaître chez nos espèces d'études, perturbant alors la reproduction des couples. Néanmoins, il est difficile d'aller plus loin puisque le lien entre ces phénotypes et la présence de *Wolbachia* n'a pas été établi dans ces deux études. Si cette bactérie a toujours été jusqu'à lors considérée comme un parasite, quelques études récentes mettent en avant les effets bénéfiques d'une infection par cette dernière. Chez la punaise *Cimex lectularius*, elle va avoir un impact positif sur la reproduction et la croissance en synthétisant des vitamines comme la biotine (Hosokawa et al. 2010; Nikoh et al. 2014; Moriyama et al. 2015). Ce même clade F étant retrouvé chez nos espèces d'études, la présence de *Wolbachia* aurait pu également impacter positivement la survie des couples et donc le succès de fondation. Pour aller plus loin, il serait nécessaire de connaître l'occurrence de *Wolbachia* chez les différents types de reproducteurs de nos espèces et de connaître ses impacts sur leurs phénotypes. Les taux d'infection par cette bactérie reste plus élevée chez la caste des soldats que chez celles des ouvriers ou des reproducteurs (Berlanga et al. 2011; Roy et al. 2015). Ces études suggèrent la présence d'une variabilité intercaste de l'occurrence de *Wolbachia* qu'il serait intéressante d'explorer car elle pourrait jouer un rôle important dans les stratégies de reproduction de *R. flavipes* et *R. grassei*.

5.1.5. L'influence du microbiote intestinal sur le succès de fondation

Si la faune symbiotique intestinale des termites du genre *Reticulitermes* est composée principalement de protistes du genre *Oxymonada* et *Trichonympha* et de quelques Archées (Brune 2014; Benjamino and Graf 2016), elle est également composée d'un ensemble de bactéries elles-mêmes en symbiose avec ces protistes que l'on appelle microbiote. Le microbiote intestinal des termites du genre *Reticulitermes* abritent entre 60 et 170 taxons de bactéries variant selon les espèces hôtes qui sont répartis en six principaux phylums: *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Elusimicrobia*, *Firmicutes*, *Proteobacteria* et *Spirochaetae* (Benjamino and Graf 2016; Pichon et al. 2016). La diversité spécifique des protistes et des bactéries dans la panse des termites varient en fonction des espèces (Ohkuma 2008; Dietrich et al. 2014; Otani et al. 2014), des colonies (Hongoh et al. 2006; Minkley et al. 2006; Benjamino and Graf 2016) mais aussi des castes (Benjamino and Graf 2016). La diversité spécifique des microbiotes intestinaux des ouvriers des populations françaises de *R. flavipes* et de *R. grassei* varient également s'illustrant par une



proportion plus forte d'espèces du genre *Actinobacteria*, *Firmicutes* et *Proteobacteria* chez *R. grassei* (Pichon et al. 2016). Les ouvriers des populations françaises de *R. flavipes* semblent donc dotés d'une faune intestinale microbienne sensiblement moins diversifiée que ceux de l'espèce native. Néanmoins, les microbiotes des reproducteurs primaires et secondaires de ces populations restent encore inconnus et la variabilité intercaste de microbiote démontrée chez les populations américaines de *R. flavipes* (Benjamino and Graf 2016) ne nous permet pas d'extrapoler les résultats aux reproducteurs. Nous émettons l'hypothèse que les différences de succès de fondation entre les deux espèces et les différents reproducteurs durant cette thèse pourraient être corrélées à des variations de composition du microbiote intestinal. D'après la littérature, le microbiote pourrait agir de plusieurs façons sur le succès de fondation des jeunes colonies:

- Par une **réduction de la fécondité** des reproducteurs. Il a été montré chez *R. flavipes* qu'un traitement antibiotique ingéré par les reproducteurs primaires durant la fondation d'une colonie réduisant la diversité spécifique du microbiote diminuait le nombre d'œufs et de larves produites durant les 150 jours post fondation par une altération de l'assimilation de l'azote (Rosengaus et al. 2011).
- Par une **altération de la reconnaissance entre apparentés et partenaires sexuels**. Il a été démontré qu'une odeur bactérienne différente détectée dans les feces de certains individus induisait une plus forte agressivité intercoloniale chez *R. speratus* (Matsuura 2001). De plus, il a été démontré que les femelles *Drosophila melanogaster* préfèrent s'accoupler avec des individus ayant eût le même régime alimentaire et possédant ainsi la même flore intestinale (Sharon et al. 2010). Ce point corrobore également notre hypothèse d'incompatibilité coloniale entre les reproducteurs primaires discutée en 5.1.4.
- Par une **amélioration de l'hygiène du nid**. Les bactéries du genre *Actinobacteria* vont avoir une action lysante sur la paroi des conidies des champignons entomopathogènes (Klassen 2014) et sur certaines bactéries pathogènes (Carr et al. 2012). Les reproducteurs primaires utilisant leurs salives et leurs feces pour construire le copularium, l'abondance de ces bactéries dans la panse des individus bâtisseurs peut donc influencer fortement sur l'hygiène du nid et indirectement sur la survie des individus et l'éclosion de leurs œufs.

5.1.6. Les conséquences de la consanguinité sur le succès de fondation

La présence de variations interindividuelles de succès de fondation entre les couples de reproducteurs primaires a été précédemment discutée (voir 5.1.4). Cette variabilité de succès de fondation existe également entre les reproducteurs primaires et les reproducteurs secondaires. En effet, malgré la présence d'une cohorte d'ouvriers avec chaque couple de reproducteurs secondaires réalisé, les colonies où ces derniers sont présents semblent avoir une survie plus faible (voir chapitre 3, Figure 50) que celles fondées par des reproducteurs ailés seuls (voir chapitre 1, Figure 39). Cet effet est d'autant plus fort chez l'espèce invasive qui a pourtant le meilleur succès



de fondation des couples de reproducteurs primaires (voir chapitre 1, Figure 39). Nous émettons l'hypothèse que ces variations de survie seraient corrélées au niveau de consanguinité des couples. En effet, les croisements de reproducteurs secondaires réalisés dans le chapitre 3 étaient intracoloniaux (voir 4.3.3.1), n'occasionnant par conséquent pas de brassage génétique, contrairement aux couples de reproducteurs primaires créés dans le chapitre 1 (voir 2.3). Or les reproducteurs secondaires de l'espèce invasive utilisés dans le chapitre 3 sont susceptibles d'avoir des génotypes très similaires car les populations invasives de *R. flavipes* échantillonnées durant cette thèse ont subies une forte réduction de leur diversité allélique lors de leur introduction de la Louisiane vers la Charentes Maritimes (Perdereau et al. 2013). De façon générale, les individus consanguins ont une fitness moins élevée, ce phénomène appelé dépression de consanguinité (Blouin and Blouin 1988) pourrait expliquer le faible succès de fondation par bouturage observé dans le chapitre 3. Si il existe chez plusieurs espèces de termites un mode de reproduction permettant de limiter la consanguinité (i.e. Asexual Queen Succession ou AQS, voir 1.1.4.3.3), ce dernier n'a été décrit que chez 3 (*R. speratus*, *R. lucifugus* et *R. virginicus*) des 9 espèces du genre *Reticulitermes* chez lesquelles la présence de ce mode de reproduction a été recherchée (Matsuura et al. 2009a; Vargo et al. 2012; Huang et al. 2013; Kobayashi et al. 2013; Luchetti et al. 2013; Wu et al. 2013). Ces études n'incluent pas nos deux espèces d'intérêt qui sont considérées comme non parthénogènes et par conséquent non capables de faire de l'AQS. Le plus haut degré de consanguinité des couples de reproducteurs secondaires par rapport à celui des couples de reproducteurs primaires a donc pu affecter le succès de fondation des jeunes colonies. Il existe plusieurs explications possibles de la façon dont la consanguinité a pu induire une baisse de succès de fondation :

- Par une **réduction de la fréquence des comportements hygiéniques** entre individus (i.e. léchage de cuticule). Cette baisse induirait une hausse de la quantité de conidies de champignons entomopathogènes présents sur la cuticule des individus et ainsi une plus forte mortalité. Cet impact de la consanguinité sur les comportements sociaux d'ordre hygiénique, et non pas sur l'immunité physiologique, a déjà été mis en avant chez le termite *Z. angusticollis* (Calleri et al. 2006).
- Par une **perturbation du développement des descendants**. Il a en effet été montré chez une autre espèce de Rhinotermitidés (*Coptotermes formosanus*) que les ouvriers issus de couples apparentés étaient de plus petites tailles que ceux issus de couples non apparentés (Husseneder et al. 2005). Cette conséquence de la consanguinité a également été observée chez des araignées subsociales et des grillons (Bilde et al. 2005; Rantala and Roff 2005). Néanmoins, si cet effet sur le développement est négatif à l'échelle individuelle, il est à l'inverse bénéfique à l'échelle coloniale. Il a été montré chez la même espèce de termites que plus les ouvriers sont petits plus se sont des fourrageurs actifs (Kenneth Grace et al. 1995). Ainsi cette variation de taille serait une source d'un meilleur succès de fondation plutôt qu'un handicap pour une jeune colonie. Dans le cas de notre étude il est



délicat de statuer sur cette hypothèse car les 20 ouvriers ajoutés avec le couple de reproducteurs secondaires brachyptères n'étaient pas forcément leurs descendants. Ces derniers ont en effet été sélectionnés au hasard dans la colonie d'origine du couple, leurs tailles ne seraient donc pas corrélées au taux de consanguinité entre les partenaires.

Si la consanguinité a de nombreux effets délétères sur le succès de fondation, comme précédemment discuté, elle présente également des avantages dans certains cas de figures. Rosengaus and Traniello (1993a) et Calleri et al. (2005) ont montrés chez *Z. angusticollis* (Termopsidae) que les couples fondateurs apparentés présentaient un taux de mortalité dû à des infections par des pathogènes plus faible que celui des couples non apparentés. Les auteurs émettent l'hypothèse que les individus possèdent des complexes de gènes coadaptés à des pathogènes précis. Ils seraient donc très sensibles aux nouveaux pathogènes qui pourraient être transmis par un partenaire sexuel qui s'est adapté à d'autres souches. Ces travaux viennent également corroborer notre hypothèse d'une incompatibilité intercoloniale entre les reproducteurs primaires croisés lors du chapitre 1 de cette thèse (voir 5.1.4).

5.1.7. Contexte social et division du travail

Les six comportements précédemment décrits dans le chapitre 2 ont été relevés durant 30 minutes chez les reproducteurs secondaires durant la fondation coloniale par bouturage de 10 colonies (Figure 52 A). Ces résultats préliminaires ont permis de mettre en avant des différences majeures dans l'organisation des interactions sociales entre les colonies fondées par bouturage (Figure 52 A) et celles fondées de façon indépendante par des reproducteurs durant le chapitre 1 (Figure 52 B). La femelle secondaire investit plus de temps que le mâle secondaire dans les antennations, le léchage et les trophallaxies stomodéales dirigées vers les larves (Figure 52 A). Néanmoins elle passe deux fois moins de temps à lécher les œufs (Figure 52 A). Les deux sexes font la même quantité de mouvements oscillatoires longitudinaux (LOMs) et aucun d'entre eux ne fait de trophallaxies proctodéales tous receveurs confondus (Figure 52 A). Dans l'ensemble, la femelle et le mâle investissent plus de temps dans les interactions avec les ouvriers et les larves qu'avec leur partenaire sexuel (Figure 52 A). L'éthogramme des reproducteurs secondaires (Figure 52 A) semble différer de celui des reproducteurs primaires (Figure 52 B) sur plusieurs points :

- Au niveau des types de trophallaxies prodiguées qui sont seulement stomodéales. En effet, les reproducteurs secondaires ne font aucunes trophallaxies proctodéales mais la femelle fait 5 fois plus de trophallaxies stomodéales vers la descendance que les reproducteurs primaires.
- Au niveau de l'organisation des soins aux jeunes qui ne semble pas être biparentale.
- Au niveau des fréquences des comportements de communication et de soin vers le partenaire sexuel qui semblent moindres que celles dirigées vers la descendance. De plus, les reproducteurs secondaires tout sexe confondus font environ 3 fois moins de léchage de leur partenaire sexuel. Pour finir, les antennations vers la descendance sont



4 fois plus fréquentes. Néanmoins cette fréquence accrue des interactions sociales avec les ouvriers et larves (Figure 52 A) est susceptible d'être due à un effet densité. En effet, 20 ouvriers ont été ajoutés avec chaque couple de reproducteurs secondaires contrairement aux reproducteurs primaires qui débute la fondation coloniale seuls puis seront accompagnés de 2 à 6 ouvriers à partir de J+56 après établissement de la colonie (voir chapitre 1, Figure 38). La présence d'une cohorte d'ouvriers dès J+0 post-fondation est probablement également à l'origine de la faible durée des soins aux œufs et de l'absence de trophallaxies proctodéales observées chez les reproducteurs secondaires (Figure 52 A).

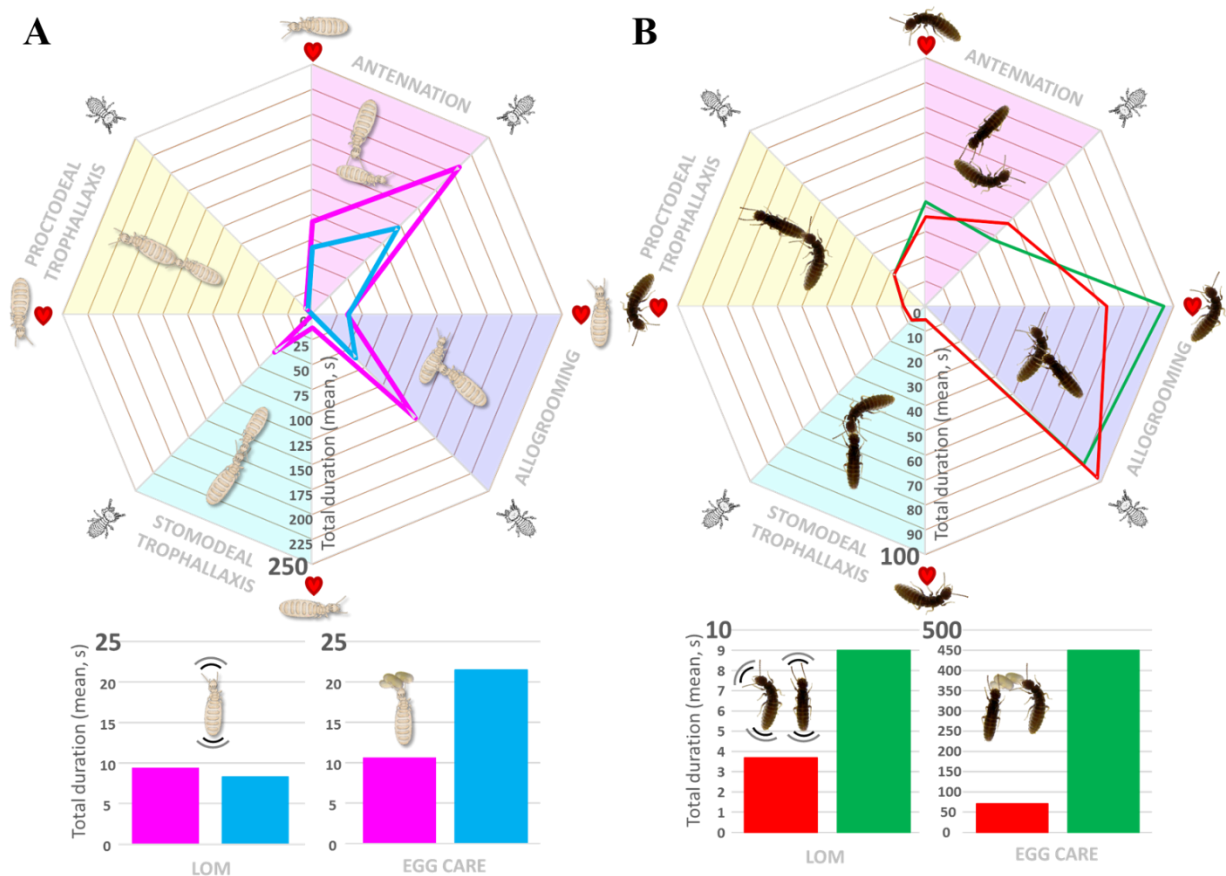


Figure 52 Comparaison des éthogrammes (A) des reproducteurs secondaires durant une fondation coloniale avec une cohorte d'ouvriers (bouturage) chez le mâle (bleu) (N=10) ou la femelle (rose) (N=10) et (B) des reproducteurs primaires durant une fondation coloniale indépendante sans cohorte d'ouvriers (essaimage) chez l'espèce invasive *R. flavipes* (rouge) (N = 78) et l'espèce native *R. grassei* (vert) (N = 87). L'effet espèce n'est pas représenté en (A) car il est non significatif tandis que l'effet sexe n'est pas représenté en (B) car les soins prodigués sont biparentaux. Les six comportements observés sont chacun représentés par un dessin. Chaque axe du graphe en étoile représente le receveur du comportement qui est la descendance (représentée par un dessin de larve) ou le partenaire sexuel (représenté par un dessin de reproducteur associé à un cœur).

- Au niveau de la quantité de soins prodigués aux œufs qui est beaucoup plus faible. Cette différence de degré d'investissement dans les soins aux œufs entre les deux types de reproducteurs serait lié au fait que les couples de reproducteurs secondaires sont accompagnés d'une cohorte d'ouvriers qui va réaliser les soins aux œufs et aux jeunes tandis que les couples de reproducteurs primaires fondent la colonie seuls (i.e.



fondation indépendante). Ils sont donc les seuls à pouvoir prendre soin des œufs jusqu'à l'apparition de la première génération d'ouvriers. Cette absence de soins aux œufs pourrait également être due à l'émission d'une phéromone attractante des ouvriers par ces derniers (voir 5.1.8) dont l'existence a été démontrée chez l'espèce japonaise *R. speratus* (Matsuura et al. 2010).

Ces résultats préliminaires mettent en avant l'impact du contexte social sur la division du travail au sein d'un couple de reproducteurs durant la fondation d'une jeune colonie de termites. Le même type de phénomène a été observé durant la fondation coloniale chez la fourmi *Pogonomyrmex californicus* (Jeanson and Fewell 2008). Cette fourmi a pour particularité de présenter une variation géographique des modes de fondations coloniales allant de l'haplométrie (i.e. fondation indépendante) à la pléométrie (Rissing et al. 2000). Les auteurs ont mis en avant durant la fondation coloniale par des groupes de reines mixtes une spécialisation des reines issues de populations haplométriotes pour le creusage tandis que les reines issues de populations pléométriotes se spécialisaient dans le soin aux jeunes.

5.1.8. Implication des phéromones

Les phéromones sont impliquées dans la majorité des interactions sociales dans une colonie d'insectes sociaux incluant le fourrageage, la reproduction, la défense, la reconnaissance entre apparentés et la différenciation des castes (Vander Meer et al. 1998; Wyatt 2003). Elles jouent souvent un rôle déclencheur dans l'expression de nombreux comportements comme dans les cas des phéromones de piste qui vont induire un déplacement de l'individu par exemple (Wyatt 2003). Si les phéromones impliquées dans la parade nuptiale, la reconnaissance entre apparentés et le fourrageage sont désormais bien connues chez de nombreuses espèces de termites (Blomquist and Bagnères 2010; Bordereau and Pasteels 2010), l'action de la phéromone royale reste encore à éclaircir. Plusieurs travaux ont démontrés que la seule présence des reproducteurs primaires au sein d'une colonie inhibait la différenciation de reproducteurs secondaires néoténiques (Castle 1934; Light and Weesner 1951; Lüscher 1961) et que si ces derniers étaient retirés, des néoténiques émergeaient dès 48 heures post mortem (Stuart 1979; Kindl and Hrdy 2005). L'émission d'une phéromone volatile composée d'une association de n-butyl-n-butyrate (nBnB) et de 2-méthyl-1-butanol (2M1B) a été récemment mise en évidence chez les reproducteurs secondaires néoténiques de *R. speratus* (Matsuura et al. 2010). Cette dernière inhibe la différenciation des nymphes et des ouvriers en femelles néoténiques supplémentaires (Matsuura et al. 2010; Matsuura and Yamamoto 2011; Matsuura 2012). Cette molécule permettrait de maintenir une harmonie au sein de la colonie en limitant la compétition pour l'accès à la reproduction entre les individus (Matsuura 2012). Nos résultats corroborent ces observations puisque la survie d'une jeune colonie est plus importante lorsqu'un couple de reproducteurs brachyptères ou primaires est présent (voir chapitre 3, Figure 47). Nous émettons l'hypothèse que la forte mortalité des groupes d'ouvriers sans reproducteurs secondaires serait due à l'absence de ce rétrocontrôle phéromonal. Une plus forte fréquence de



comportements agressifs entre les individus voulant accéder à la reproduction est susceptible d’avoir induit une plus forte mortalité et par conséquent un succès de fondation plus faible.

Cette phéromone est également émise par les œufs chez la même espèce et aurait un rôle attractant sur les ouvriers favorisant le soin des œufs par ces derniers. Les ouvriers de cette espèce reconnaissent les œufs grâce à un ensemble de critères morphologiques (Matsuura et al. 2000; Matsuura 2006; Matsuura et al. 2009b) mais également grâce à une phéromone de reconnaissance des œufs (TERP) détectée par contacts antennaires (Matsuura et al. 2007). L’ajout du mélange de nBnB et de 2M1B précédemment évoqué à de la TERP sur des œufs de verre augmente la quantité d’œufs empilés par les ouvriers (Figure 53 A). Cette phéromone a donc à la fois des propriétés inhibitrice et attractante (Figure 53 B). Si elle est présente chez nos espèces d’études qui sont du même genre *Reticulitermes*, elle est susceptible d’avoir joué un rôle important dans la quantité de soins aux œufs observés durant les fondations. Son émission par les reproducteurs secondaires et leurs œufs pourrait notamment expliquer la plus faible quantité de soins aux œufs prodiguée par les reproducteurs secondaires que par les reproducteurs primaires (voir 5.1.7, Figure 52). L’attraction des ouvriers par les œufs réduirait la nécessité pour les reproducteurs secondaires de prendre part à ces soins.

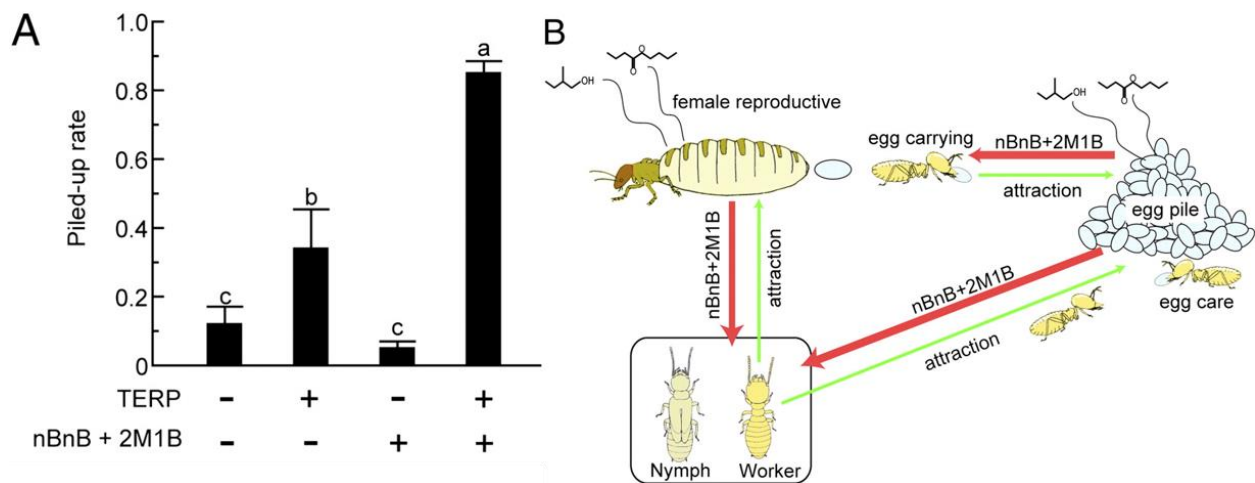


Figure 53 Rôle attractant des volatiles émis par les œufs chez *R. speratus*. (A) L’ajout de nBnB et de 2M1B à la TERP augmente significativement la quantité d’œufs de verre empilés par les ouvriers. Les faux œufs couverts seulement de nBnB et de 2M1B n’étaient pas empilés. Les lettres indiquent les différences significatives entre les traitements ($P < 0,05$, Tukey HSD). (B) Fonctions potentielles des molécules nBnB et 2M1B émises par les reproductrices femelles et les œufs. Ces volatiles serviraient d’attractant permettant aux ouvriers de localiser les œufs et les femelles et inhiberait également la différenciation des nymphes et ouvriers en nouvelles femelles reproductrices (Matsuura et al., 2010)

5.1.9. Le rôle de l’effet Allee dans le succès de fondation

Si les variations de succès de fondation entre espèces et entre types de reproducteurs sont susceptibles d’être due à des variations d’expression des comportements, de la faune symbiotique et du degré de consanguinité, nous émettons l’hypothèse que la faible survie des groupes d’ouvriers sans reproducteurs (voir chapitre 3, Figure 47) serait due à un effet Allee. On parle d’effet Allee lorsqu’une corrélation positive est observée entre une composante de la fitness d’un individu (e.g.



taux de croissance, nombre de descendants, ... etc.) et la densité des individus conspécifiques dans la population (Allee et al. 1949). A l'inverse, lorsque cette corrélation est négative (e.g. extinction d'une espèce), on parle d'un effet Darling ou effet Allee inversé (Allee 1932; Darling 1938; Courchamp et al. 1999; Lidicker 2010). Cet effet sur la fitness et ses composantes est qualifié de densité – dépendant positif ou négatif puisqu'il est observé à partir ou en dessous d'un seuil minimum de densité de la population étudiée.

Si ce concept est particulièrement important en biologie de la conservation pour comprendre la dynamique de populations d'espèces rares ou en déclin (Fowler and Baker 1991; Stephens and Sutherland 1999), il l'est tout autant dans le cas inverse d'une explosion démographique après un évènement d'introduction d'une espèce invasive (Taylor and Hastings 2005). En effet, la population initiale d'une espèce invasive post-introduction étant souvent de faible densité, ces dernières sont sujettes à ce type de phénomènes, à l'échelle de la population ou de la colonie, qui peuvent directement influencer leur succès invasif sur un territoire (Taylor and Hastings 2005; Tobin et al. 2011). Les comportements coopératifs de nourrissage, de défense et d'élevage des jeunes observés chez les insectes sociaux rendent ces derniers particulièrement sujets aux effets Allee à l'échelle coloniale puisque les castes sont dépendantes les unes des autres pour survivre (i.e. soldats, larves et reproducteurs chez les termites). Il a été montré chez la fourmi d'Argentine que le nombre d'ouvriers et de reines était corrélé positivement à la productivité de chaque caste et que le nombre de reines était corrélé positivement à la survie des ouvriers (Luque et al. 2013). Dans le cadre du chapitre 3, ces effets Allee auraient opéré à l'échelle des petites populations d'ouvriers que sont les jeunes colonies sans reproducteurs dans les premiers stades de fondation par bouturage :

- Le nombre de reproducteurs secondaires brachyptères serait alors corrélé positivement à la survie des ouvriers.
- Le nombre d'ouvriers serait corrélé positivement au niveau d'agressivité intraspécifique pour l'accès à la reproduction dans les fondations sans reproducteurs.

La première hypothèse est justifiée par le fait que les reproducteurs secondaires néoténiques d'une espèce proche (*R. speratus*) émettent une phéromone qui va inhiber la différenciation de nouveaux reproducteurs limitant ainsi la compétition entre ouvriers pour l'accès la reproduction favorisant ainsi leur survie (Matsuura et al. 2010; Matsuura and Yamamoto 2011; Matsuura 2012). Dans le deuxième cas, si les reproducteurs sont absents, le rétrocontrôle précédemment évoqué l'est aussi et les ouvriers sont alors susceptibles de s'entretuer pour accéder à la reproduction. Nous supposons que le nombre de vingt ouvriers isolés pour former une colonie par bouturage dans le cadre du chapitre 3 était en dessous du seuil minimal de densité nécessaire ce qui a induit un effet Allee inversé menant à un échec rapide des fondations sans reproducteurs.



5.1.10. Homogénéité de la signature chimique et cohésion sociale

Durant cette thèse nous avons également travaillé sur un projet complémentaire explorant l'effet de l'odeur d'un prédateur dans le nid sur la variabilité intercoloniale de la signature chimique (i.e. hydrocarbures cuticulaires), du ratio de castes et de l'agressivité intercoloniale chez des groupes d'ouvriers (i.e. microcolonies) de *R. flavipes* et *R. grassei* (voir article Annexe 6). Les résultats ont révélés que l'exposition des microcolonies à l'odeur d'un prédateur, la fourmi *Lasius niger* (voir Matériels et Méthodes, Annexe 6), induisait une augmentation de l'homogénéité de la signature coloniale et une baisse de la mortalité des ouvriers chez *R. grassei* tandis qu'aucun de ces effets n'ont été relevés pour *R. flavipes* (voir Résultats, Annexe 6). Tous traitements confondus, la production de soldats et de reproducteurs est restée inchangée, ne révélant pas d'effet de l'odeur du prédateur sur la plasticité du ratio de caste. Chez *R. flavipes*, tous traitements confondus, la mortalité des ouvriers était moindre, traduisant une agressivité intercoloniale faible, et les signatures coloniales relativement homogènes. Ces résultats mettent en lumière le faible impact des conditions environnementales sur la cohésion sociale de l'espèce invasive qui semble rester bonne même en situation de stress (i.e. odeur d'un prédateur dans le nid). Ces résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle une faible variabilité des signatures coloniales serait la clef du succès invasif de nombreuses espèces introduites (Giraud et al. 2002; Suarez et al. 2002; Errard et al. 2005; Brandt et al. 2009) et plus particulièrement des capacités des colonies à fusionner dans le cas de *R. flavipes* (Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2011).

Malgré un design expérimental différent, une partie des résultats de cette thèse sur le succès de fondation par des reproducteurs primaires (voir chapitre 1, Figure 36 et Figure 38) viennent corroborer ceux de ce projet complémentaire. La meilleure survie des couples de reproducteurs primaires intercoloniaux de l'espèce invasive observée dans le chapitre 1 corrobore la plus forte homogénéité des signatures coloniales de *R. flavipes* par rapport à *R. grassei*. Cette homogénéité a pour conséquence de réduire l'agressivité intercoloniale comme observé chez *R. flavipes* dans ce projet complémentaire et dans les travaux de Perdereau et al. (2011). L'ensemble des résultats précédemment discutés vont dans le sens de l'hypothèse émise par Perdereau (2010) selon laquelle *R. flavipes* serait une espèce tendant vers une organisation unicoloniale jusqu'alors observées chez une espèce voisine *R. urbis* (Leniaud et al. 2009) et plusieurs espèces de fourmis invasives (Giraud et al. 2002; Breton et al. 2004; Holzer et al. 2006; Corin et al. 2007). Chez les fourmis, une population est dite unicoloniale si elle est constituée d'une colonie unique hautement polygyne (i.e. plusieurs reines) composée de plusieurs nids interconnectés entre eux. Ces derniers forment un réseau sur une grande distance au sein duquel les ouvriers circulent librement et présentent un taux d'agressivité intracoloniale nul (Helanterä et al. 2009).



5.2. Limites de l'étude et perspectives

5.2.1. Le mouvement oscillatoire longitudinal chez les termites: un comportement omniprésent à la signification encore controversée

La difficulté d'interprétation de ce comportement réside dans le niveau de précision de sa description dans la littérature qui ne nous permet pas d'avoir une définition homogène au sein de la communauté scientifique pour l'instant. Sa fonction est également interprétée différemment selon les auteurs et le contexte de leur étude. Plusieurs auteurs évoquent l'existence d'un comportement ressemblant à celui observé chez nos termites mais avec de nombreux termes différents et des nuances dans sa description, quand elle est présente.

Howse (1965) a été le premier à étudier ce comportement. Il l'a nommé «Mouvement Oscillatoire Longitudinal» et l'a décrit comme une secousse d'avant en arrière du corps de l'insecte grâce à une extension des pattes répétée plusieurs fois successivement et rapidement. Les mêmes terminologie et description sont utilisées par Whitman and Forschler (2007) et Šobotník et al. (2008). Bagnères et al. (1991) utilise le terme de «trembling» mais ne décrivent pas le comportement en détail. Chez les blattes, il est décrit comme une vibration du corps d'avant vers l'arrière de faible fréquence et est nommé «jerking» (Bell et al. 1979). Ce terme a ensuite été réutilisé par les termitologues Reinhard and Clément (2002), sans description du comportement, puis par Hertel et al. (2011), qui le décrivent de la même façon que chez les blattes en précisant que le corps ne touche pas le substrat durant la vibration. Korb et al. (2009) et Hoffmann and Korb (2011) parle de «butting» et décrivent le comportement comme un mouvement répété du corps de l'avant vers l'arrière avec ou sans contact avec les congénères. Plus récemment, Delattre et al. (2015) utilise le terme de «body shaking» en opposition avec le «drumming» qui sont des mouvements oscillatoires verticaux avec contact avec le substrat (voir Figure 44) (Stuart 1963; Stuart 1967, 1972) et le décrit de la même façon que Howse en y ajoutant des contacts occasionnels de l'abdomen avec le substrat. Cristaldo et al. (2015) utilise le terme de «shaking» en opposition avec le «drumming» également mais sans décrire précisément les comportements observés.

La même confusion existe quant à la signification du comportement. En effet, sa fonction est défini en premier lieu comme une réponse comportementale à une perturbation de faible intensité des sensilles antennaires induit par une perturbation dans l'environnement proche (Howse 1965). Mais il a aussi été défini comme un signal permettant la diffusion d'une alarme de faible intensité et le recrutement de congénères (Reinhard and Clément 2002; Hertel et al. 2011; Cristaldo et al. 2015; Delattre et al. 2015), comme un signal de dominance chez les ouvriers en compétition pour l'accès à la reproduction (Korb et al. 2009; Hoffmann and Korb 2011) et comme un comportement agoniste reflétant des conflits entre les individus (Bagnères et al. 1991; Šobotník et al. 2008). Tout au long de cette thèse nous nous sommes basés sur la terminologie et la définition



de Howse (1965) car cette dernière était celle qui correspondait le plus précisément à nos observations comportementales.

Il est important de noter que la fonction de ce comportement a été caractérisée seulement chez les ouvriers jusqu'alors. Ce constat rend donc son interprétation délicate mais aussi inédite lorsqu'il est exprimé par un reproducteur primaire ou secondaire comme observé durant cette thèse. D'après l'ensemble des résultats de cette thèse, nous émettons l'hypothèse que chez les reproducteurs primaires ce comportement serait symptomatique d'un stress individuel lié à la présence d'un partenaire sexuel non apparenté. Il constituerait alors un moyen de communication au sein du couple fondateur. En effet, c'est chez les couples intercoloniaux de reproducteurs primaires de l'espèce native, dont la signature chimique coloniale est la plus hétérogène (Annexe 6), que l'on retrouve ce comportement en plus grande fréquence (voir chapitre 2, Figure 43).

Ce comportement semble avoir une fonction différente lorsqu'il est exprimé par les ouvriers. Il est omniprésent dans l'ensemble des fondations par bouturage des deux espèces et dans les deux conditions (avec ou sans reproducteurs). Cela laisse à penser que ce dernier joue un rôle important dans la communication interindividuelle durant une fondation. L'expression de ce comportement chez cette caste va être affectée à la fois par l'espèce mais également par la présence d'un couple de reproducteurs secondaires brachyptères. Ces deux effets laissent à penser respectivement que ce comportement joue un rôle important dans la cohésion sociale d'une colonie (voir 5.1.10) et qu'il serait impliqué dans la compétition pour l'accès à la reproduction chez cette caste.

5.2.2. L'apport d'une comparaison avec les populations natives de *R. flavipes*

Cette thèse a permis de caractériser des variations de succès de fondation par des reproducteurs primaires et secondaires, de stratégies de soins parentaux et de communication entre des populations invasives en Europe de l'espèce *R. flavipes* et des populations natives de *R. grassei*. Si la majorité de ces résultats sont cohérents avec les caractéristiques liées à la nature invasive et native des populations prélevées, il reste difficile de conclure fermement concernant l'impact des interactions sociales sur le succès invasif du termite *R. flavipes* en Europe. Pour compléter cet aspect, il serait nécessaire d'intégrer aux designs expérimentaux des trois études de cette thèse une deuxième population de *R. flavipes* provenant de l'aire native aux États - Unis (Caroline du Nord). Il est connu que les populations invasives françaises varient sur plusieurs aspects par rapport aux populations natives américaines. Elles possèdent une signature chimique plus homogène entre les colonies (Perdereau et al. 2010b), une agressivité nulle alors qu'elle est relativement élevée chez les populations natives (Bagnères et al. 1990; Clément and Bagnères 1998; Perdereau et al. 2011), un nombre de reproducteurs secondaires brachyptères beaucoup plus important que dans les populations américaines (Dronnet et al. 2005; Perdereau et al. 2010a), une forte occurrence de fusion coloniale qui reste rare dans les populations américaines (Vargo and Husseneder 2009; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2010a) et pour finir des effectifs et des étendues spatiales des colonies beaucoup plus importantes (Dronnet et al. 2005; Vargo and



Husseneder 2009; Vargo and Husseneder 2010; Perdereau et al. 2010a). L'ensemble de ces points de divergence entre les populations natives et invasives laissent à penser que les interactions sociales et les stratégies de fondation des *R. flavipes* américains sont susceptibles de différer des résultats observés dans cette thèse. Cette comparaison nous aurait permis d'identifier de nouveaux comportements clefs dans le succès d'établissement d'une espèce invasive de termite.

5.2.3. Avantages et limites du dispositif expérimental

Le dispositif expérimental utilisé au cours de cette thèse est inspiré des cellules de verres ouvertes élaborées par Matsuura (2002) d'après les loges de Lüscher (Howard and Haverty 1980) pour étudier le mode de défense des soldats de *R. speratus*. Nos cellules de verre (voir Figure 35) ont quant à elles été optimisées sur tous les aspects pour permettre une observation fine, sans induire de stress, de chaque individu et de ses interactions avec les autres au cours de la croissance d'une jeune colonie. Avant de débiter les expériences de cette thèse, chaque élément a donc fait l'objet de plusieurs séries de tests préliminaires pour adapter ce système à nos modèles d'études. Ces derniers ont permis d'optimiser la granulométrie du substrat, l'épaisseur de la loge de verre, et la composition de la source de nourriture. Contrairement à ce qu'on retrouve dans les systèmes précédemment développés, la source de nourriture utilisée n'est pas de la sciure compactée mais un papier filtre imbibé de milieu nutritif supplémenté en vitamines, sels minéraux et nitrogène (Argoud et al. 1982). Ce dernier a pour avantage d'être stérile contrairement à un morceau de bois fibreux qui va contenir un ensemble de champignons et de bactéries pathogènes ou non. Ce dispositif a pour originalité et avantage majeur de permettre d'étudier les pontes, le développement et les comportements des termites de façon continue et non invasive dès les premiers instants de la fondation coloniale (Matsuura et al. 2004). Dans les autres dispositifs connus, les individus sont nichés dans le bois et le substrat de par leur nature cryptique permettant des observations sporadiques par destruction de l'habitat.

Néanmoins, ce dispositif présente également des points négatifs, notamment l'impact de la source de nourriture utilisée sur la faune symbiotique de la panse des termites qui a un rôle clef dans leur biologie. En effet, l'impact du régime alimentaire sur la faune symbiotique est un phénomène non négligeable chez les termites comme cela a été démontré par exemple chez un autre termite souterrain *Coptotermes formosanus* dont 60% des espèces du microbiote diffèrent entre deux populations nourrit avec deux régimes alimentaires distincts (Tanaka et al. 2006). Plus précisément, il a été montré que de nourrir des termites avec du papier filtre modifie la composition des communautés bactériennes symbiotiques chez cette espèce (Husseneder et al. 2009). De plus, Martin and Kukor (1984) ont montré que les termites privés de ressources naturelles de nourriture sont susceptibles de digérer une partie des symbiontes présents dans leur intestin pour en assimiler le contenu protéique, lipidique et les vitamines. Les variations de la composition de ces communautés symbiotiques ont des conséquences sur de nombreux mécanismes au sein d'une colonie de termites ce qui a pu biaiser une partie de nos résultats (voir 5.1.3, 5.1.4, 5.1.6). Il a également été montré que l'élevage en captivité chez *R. flavipes* et *Nasutitermes walkeri* provoque



une hausse de biosynthèse se soldant par une accumulation d'acide urique ayant des conséquences sur la survie des animaux (Potrikus and Breznak 1980; Chappell and Slaytor 1993). La captivité des individus et la ressource alimentaire utilisée dans notre dispositif (i.e. papier filtre pure cellulose) rendent une extrapolation de nos résultats à des populations vivant en conditions naturelles délicate. Outre sa composition, la quantité de nourriture délivrée a été strictement normalisée entre les différentes jeunes colonies initiées durant cette thèse ce qui nous permet d'écarter les effets de cette variable sur le succès de fondation.

5.2.4. Rôle de la descendance dans le succès de fondation

Si le comportement de soins aux jeunes et les autres interactions sociales impliquant le roi et la reine au sein d'une fondation coloniale n'avaient jusqu'alors jamais été caractérisées chez nos espèces d'intérêt, les comportements altruistes et communicatifs des ouvriers de l'espèce *R. flavipes* ont déjà été décrits par Korb et al. (2012). Dans cette étude comparative entre 4 espèces de termites aux modes de vie différents, les mêmes comportements que ceux explorés au cours de cette thèse ont été quantifiés soit le soin aux œufs, les deux types de trophallaxies, le léchage, les antennations et les LOMs (appelé « butting » par Korb et al. (2012)). Outre la comparaison interspécifique de 4 taxons, la différence majeure avec le chapitre 2 de notre étude était que les auteurs ont explorés le répertoire comportemental d'ouvriers issues de colonies matures et non pas de jeunes fondations. Les ouvriers se sont révélés fortement impliqués dans le léchage de leurs congénères, les trophallaxies des deux types, et dans le soin aux œufs. Cette étude met donc en avant que les ouvriers d'une de nos espèces d'études s'investissent fortement dans les soins à la descendance. Ce résultat nous rappelle que les soins aux jeunes au sein d'une colonie de termites sont dispensés par plusieurs castes dont les individus sont les descendants d'un couple fondateur. Les interactions sociales au cours de la fondation d'une colonie de termites peuvent donc être considérées comme des interactions familiales (voir 1.1.3.5).

Si les soins parentaux sont à l'origine de coûts directs (i.e. physiologiques) pour les parents, ces derniers sont également source de conflits d'intérêt entre les différents membres de la famille (Parker et al. 2002; Royle et al. 2004). Ils prennent la forme de conflit entre les parents (Trivers 1972; Lessells and McNamara 2012), de rivalités entre parents et leurs descendants (Kilner and Hinde 2012) ou même entre descendants (Mock and Parker 1997; Roulin and Dreiss 2012). Ces rivalités entre descendants prennent généralement une forme de compétition qui va induire de la mortalité (Mock and Parker 1997; Roulin and Dreiss 2012). À l'inverse, les descendants peuvent également coopérer entre eux par des comportements altruistes de sorte à améliorer leur fitness inclusive (Mock and Parker 1997; Roulin and Dreiss 2012). Seul le rôle des comportements des parents sur le succès de fondation colonial a été exploré durant cette thèse, il serait désormais intéressant d'évaluer l'impact des comportements de leurs descendants sur les chances d'établissement d'une nouvelle colonie. Dans notre cas, les premiers stades larvaires de nos termites sont très peu actifs et quasiment immobiles ce qui les rend particulièrement dépendants des parents et des ouvriers. Néanmoins, plus les mues larvaires se succèdent plus ces dernières



sont mobiles. On observe alors ce qui semble être un phénomène de réclamation (i.e. « begging ») par les larves qui consiste à lécher les derniers segments de l'abdomen du roi ou de la reine pour provoquer une trophallaxie proctodéale. Ce type de réclamation de nourriture par des larves à des ouvriers a été récemment caractérisé chez *R. speratus* et refléterait de façon honnête le niveau de faim des larves (Kawatsu 2013). Dans le cas où un phénomène de ce type est observé il est difficile de déterminer si l'individu donneur de la trophallaxie est un acteur actif ou passif dans la libération de fluides proctodéaux. De sorte à caractériser plus finement le rôle des larves dans la quantité de soins parentaux prodigués par les parents, il serait nécessaire de quantifier précisément ce comportement de réclamation et d'évaluer sa fréquence en fonction du receveur (roi, reine ou ouvrier).

5.2.5. Bases moléculaires des interactions sociales

Ces dernières années de nombreux travaux utilisant des techniques d'évaluation de l'expression génique et d'ARN interférence ont mis en évidence l'influence de gènes spécifiques sur l'apparition de comportements sociaux de natures diverses (Fitzpatrick et al. 2005; Robinson et al. 2005). Chez les termites, plusieurs gènes impliqués dans la différenciation des castes ont été identifiés permettant de mieux comprendre les bases moléculaires de l'eusocialité chez ces animaux (Miura and Scharf 2011). Le gène Soldier-specific protein (SOL1) fût le premier à être découvert chez l'espèce *Hodotermopsis sjostedti* et était exclusivement exprimé chez la caste des soldats (Miura et al. 1999). L'influence des gènes *hexamerins* (*hex*) et *cytochrome P450s* (*P450s*) sur la production d'hormone juvénile induisant la différenciation des ouvriers en soldats a ensuite été démontrée chez *R. flavipes* (Scharf et al. 2005b; Zhou et al. 2006a; Zhou et al. 2006b; Zhou et al. 2006c) et *H. sjostedti* (Cornette et al. 2006; Cornette et al. 2013). Enfin, les chercheurs se sont intéressés aux gènes impliqués dans la différenciation des reproducteurs mettant en évidence une surexpression des gènes *Neofem* chez des néoténiques de *Cryptotermes secundus* (Weil et al. 2007; Korb et al. 2009; Korb 2016). Deux de ces gènes, *Neofem 2* et *Neofem 4* ont fait l'objet d'études fonctionnelles de leurs expressions plus approfondies. L'extinction par injections ARN interférents de l'expression du gène *Neofem 2* chez les reines primaires de *Cryptotermes secundus* a induit chez les ouvriers de la colonie une hausse des comportements vibratoires caractéristiques des individus amener à se différencier en néoténiques (i.e. head-butting) (Korb et al. 2009; Hoffmann and Korb 2011). Plus récemment, une seconde expérience de « silencing » sur *neofem 4* chez des reines néoténiques de la même espèce a induit un changement de l'odeur royale induisant ainsi une hausse des comportements vibratoires également (i.e. butting) (Hoffmann and Korb 2011; Hoffmann et al. 2014). Ces études ont ainsi caractérisé le rôle central de l'expression des gènes *Neofem 2* et *Neofem 4* dans le maintien de la division du travail et notamment des tâches de reproduction chez les termites du genre *Cryptotermes*.

Ainsi plusieurs gènes candidats influant sur les interactions sociales au sein de la colonie ont d'ores et déjà été étudiés chez les termites, néanmoins la fonction du gène *foraging* (*for*) n'a pas encore été explorée. L'implication de ce gène dans l'expression de comportements sociaux a été



caractérisée chez plusieurs espèces d'insectes allant du criquet migrateur à la fourmi en passant par l'abeille et la drosophile. Ce gène a été découvert chez *Drosophila melanogaster* (Sokolowski and Hansell 1983). La variation allélique de *for* code pour deux phénotypes différents : les individus dits « rover » qui fourragent sur de longue distance, et les « sitter » qui fourragent sur de plus petite distance. Il a également été montré chez les abeilles que la transition de la vie dans la ruche vers le fourragement hors du nid était associée à des variations d'expression de *for* (Ben-Shahar et al. 2003; Ben-Shahar 2005). Son rôle dans les comportements de colonisation (Lucas et al. 2015), d'agressivité (Lucas and Sokolowski 2009; Lucas et al. 2010a) et de recherche de nourriture (Lucas and Sokolowski 2009; Lucas et al. 2010a; Lucas et al. 2010b) est bien connu chez plusieurs espèces de fourmis. Ce gène code pour une protéine kinase (PKG). Une causalité directe entre l'activité de la PKG et le rôle comportemental des individus dans des colonies de fourmi a été démontré (Lucas and Sokolowski 2009). En effet, les ouvrières spécialisées dans le fourragement (fourrageuses) présentent une activité de la PKG plus faible que les ouvrières spécialisées dans la défense de la colonie (soldats). Ces fourmis semblent répondre au compromis entre fourragement et défense par une modulation de l'activité de la PKG et donc de l'expression du gène *for* (Lucas et al. 2010a). Ces articles ont permis de démontrer que le gène *foraging* a un rôle essentiel dans la régulation de l'expression des comportements en lien avec l'organisation en caste chez les insectes sociaux (Lucas and Sokolowski 2009; Lucas et al. 2010a; Lucas et al. 2010b; Lucas et al. 2015).

Il serait intéressant de réaliser une étude de l'expression du gène *for* durant les comportements de dispersion des reproducteurs primaires et secondaires issus de populations françaises (i.e. invasives) et de populations américaines (i.e. natives) de *R. flavipes*. Cela permettrait de mieux comprendre les bases moléculaires des stratégies de fondations coloniales et du succès invasif de cette espèce en Europe. Les nombreuses différences observées entre les populations françaises et américaines (voir 5.2.2 et 1.2.3.2) nous laissent à penser que des variations intéressantes d'expression du gène *foraging* pourraient en être la source. Cette approche comparative moléculaire permettrait de mettre en évidence d'éventuelles variations d'expression du gène *for* entre les populations américaines et les populations françaises qui témoigneraient de différences de stratégies de fondation spécifique. À plus long terme, la compréhension du rôle de ce gène dans les stratégies invasives permettrait de limiter les dégâts de cet insecte ravageur. Cette étude permettrait d'aller plus loin en étudiant quels processus influencent le comportement des termites à l'échelle moléculaire. Une ébauche de design expérimental a déjà été élaborée pour réaliser cette expérience (Annexe 7).



Conclusion générale

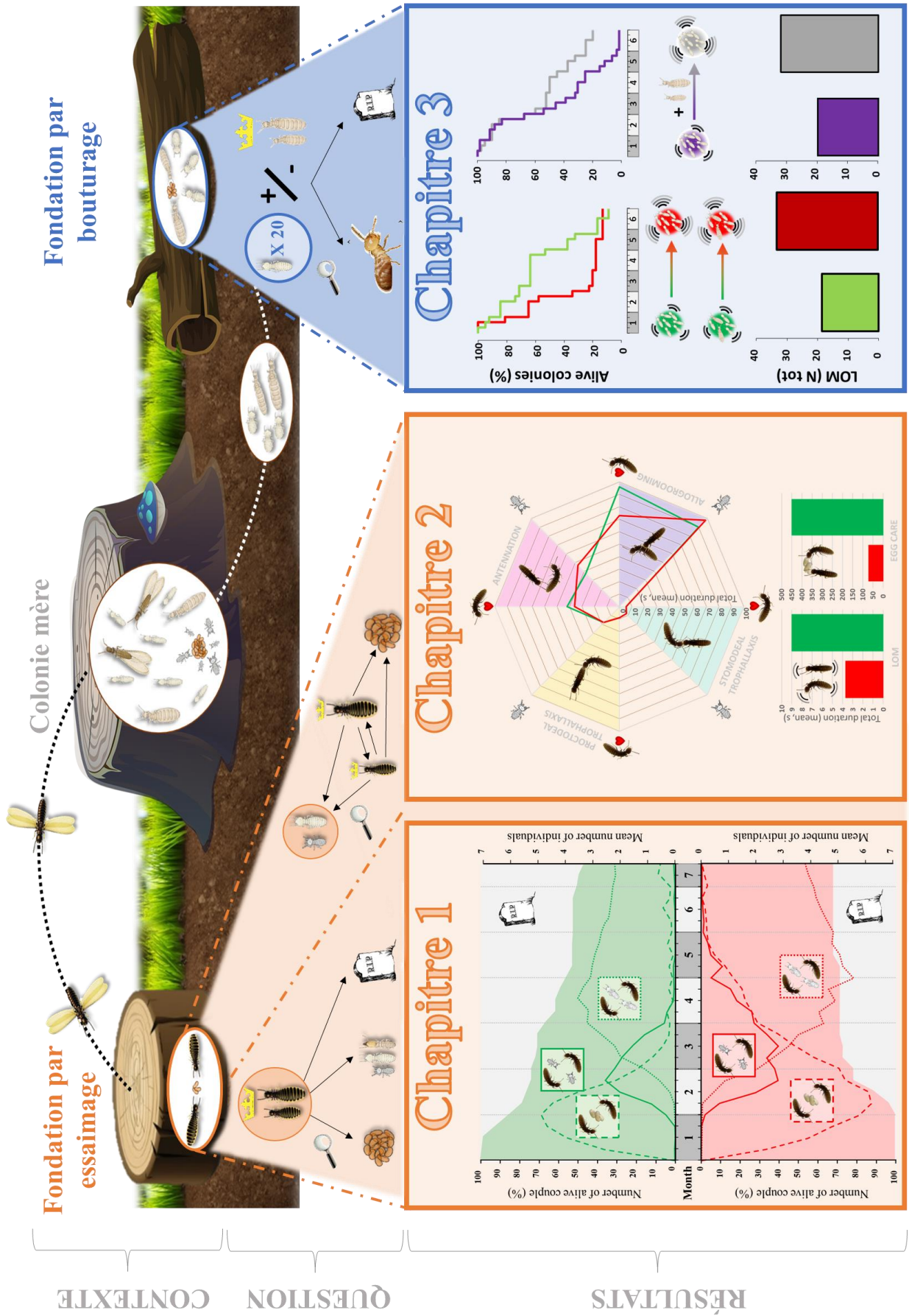


Figure 54 Résumé graphique des trois chapitres de la thèse et de leurs principaux résultats chez les deux espèces d'étude *R. grassiei* (en vert) et *R. flavipes* (en rouge) et chez les colonies avec reproducteurs néoténiques (gris) ou sans (violet).



À l'échelle d'une population, les interactions sociales jouent un rôle essentiel dans la transmission de l'information, la dispersion des pathogènes et dans l'évolution des stratégies comportementales des différentes espèces. Ainsi lors de la phase délicate de fondation d'une nouvelle colonie chez les insectes sociaux, ces dernières sont susceptibles de jouer un rôle clef dans le succès d'établissement et donc dans la dispersion d'une espèce. Cette thèse a permis de mieux comprendre l'influence des interactions sociales sur le succès de fondation colonial chez les termites souterrains de la famille des Rhinotermitidés grâce à une approche comparative entre deux espèces souterraines européennes, l'invasive *R. flavipes* et la native *R. grassei*. Les deux types de fondation coloniale connus chez les termites du genre *Reticulitermes* (i.e. par essaimage ou par bouturage) ont été étudiés sous plusieurs angles (Figure 54). Dans un premier temps, un dispositif expérimental spécifique permettant d'observer finement les comportements et le développement de chaque individu dès les premiers jours de la fondation coloniale a été optimisé.

Il a permis de révéler un meilleur succès de fondation sur les six premiers mois d'établissement de jeunes colonies de l'espèce invasive caractérisé par une meilleure survie des colonies et un plus grand nombre de descendants produits (Figure 54, Chapitre 1). L'observation des comportements des rois, des reines et des juvéniles durant la même période a mis en avant une organisation biparentale du soin aux jeunes ainsi que des stratégies de communications et de soins aux œufs propres aux caractères invasif et natif des espèces d'étude (Figure 54, Chapitre 2). Pour finir, l'impact de la présence de reproducteurs secondaires sur la communication entre ouvriers et la survie de jeunes colonies fondées par bouturage a été étudié. Les résultats ont révélés un impact significatif et positif de la présence de reproducteurs secondaires sur la survie des jeunes colonies et sur la communication vibratoire interindividuelle (Figure 54, Chapitre 3) tandis qu'un effet espèce est aussi reflété par un taux de communication entre ouvriers et une survie moindre chez l'espèce invasive.

L'ensemble des résultats de cette thèse corroborent les caractéristiques liées au statut invasif et natif de nos modèles d'études précédemment décrites dans la littérature. Nos résultats nous ont également amené à discuter de l'origine du système de soin biparentale chez les termites, des sources de variations de succès de fondation observés entre les différents types de fondations et des différents facteurs ayant pu influencer l'expression des comportements durant la fondation d'une nouvelle colonie. Pour compléter ce travail il serait pertinent de tester un nouveau dispositif expérimental moins claustral et de caractériser plus précisément le comportement de mouvement oscillatoire à l'échelle individuelle. Pour aller plus loin dans la compréhension des stratégies de fondation des termites du genre *Reticulitermes*, des études approfondies du rôle des comportements des larves dans le succès de fondation et du rôle du gène *foraging* dans les stratégies de dispersion des différents types de reproducteurs seraient pertinentes.



Bibliographie

- Abe T (1987) Evolution of life types in termites. In: Kawano S, Connell JH, Hidaka T (eds) Evolution and coadaptation in biotic communities. University of Tokyo Press, Tokyo, pp 125-148.
- Adam RA, Mitchell JD (2009) Energetics and development of incipient colonies of the harvester termite, *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) (Termitidae, Nasutitermitinae). *Insect Soc* 56:21-27.
- Adams ES, Atkinson L, Bulmer MS (2007) Relatedness, recognition errors, and colony fusion in the termite *Nasutitermes corniger*. *Behav Ecol Sociobiol* 61:1195-1201.
- Adiyodi K, Adiyodi R (1989) Fertilization, development, and parental care. In: Adiyodi K, Adiyodi R (eds) Reproductive biology of invertebrates., vol 4. IBH Publishing, New Delhi, Bombay, Calcutta, Oxford.
- Afzal M, Salilah Z (1985) Sex ratio, occurrence of parthenogenesis, ovarian development and oviposition behaviour of the primary reproductives of *Bifiditermes beesoni* (Gardner)(Isoptera, Kalotermitidae). *J Appl Entomol* 100:132-146.
- Aldrich B, Kambhampati S (2007) Population structure and colony composition of two *Zootermopsis nevadensis* subspecies. *Heredity* 99:443-451.
- Allee WC Animal life and social growth. In, 1932. The williams & wilkins company and associates in cooperation with the century of progress exposition, Baltimore.
- Allee WC, Park O, Emerson AE, Park T, Schmidt KP (1949) Principles of animal ecology. Saunders Co., Philadelphia and London.
- Alonso-Alvarez C, Velando A (2012) Benefits and costs of parental care. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) The evolution of parental care. Oxford University Press, Oxford pp 40-61.
- Altmann J, Samuels A (1992) Costs of maternal care: infant-carrying in baboons. *Behav Ecol Sociobiol* 29:391-398.
- Ampion M, Quennedey A (1981) The abdominal epidermal glands of termites and their phylogenetic significance. In: Howse PE, Clément J-L (eds) Biosystematics of Social Insects. vol 19. Academic Press, London, pp 249-261.
- Andersson MB (1994) Sexual selection., Monographs in Behavior and Ecology edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Andrieu D, Perdereau E, Robinet C, Suppo C, Dupont S, Cornillon M, Bagnères A-G (2017) Géographie des termites souterrains en région Centre-Val de Loire : le risque d'une espèce invasive. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Araujo RL (1970) Termites of the neotropical region. In: Krishna K, Weesner F (eds) Biology of termites, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 527-576.
- Argoud M, Mocotte J, Sternalski R (1982) Mise au point d'une microtermitière de laboratoire destinée à produire un matériel biologique de qualité pour rechercher et contrôler des produits de préservation du bois. *Bois For Trop* 196:46-50.
- Arnason BT, O'Connell CE, Hart LA (1998) Long range seismic characteristics of Asian elephant (*Elephas maximus*) vocalizations and locomotion. *J Acoust Soc Am* 104:1810-1810.
- Atkinson L, Adams ES (1997) The origins and relatedness of multiple reproductives in colonies of the termite *Nasutitermes corniger*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 264:1131-1136.
- Atkinson L, Teschendorf G, Adams ES (2008) Lack of evidence for nepotism by workers tending queens of the polygynous termite *Nasutitermes corniger*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:805-812.
- Aubret F, Bonnet X, Shine R, Maumelat S (2005) Why do female ball pythons (*Python regius*) coil so tightly around their eggs ? *Evol Ecol Res* 7:743-758.
- Austin JW, Szalanski AL, Myles TG, Borges PA, Nunes L, Scheffrahn RH (2012) First record of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) from Terceira Island (Azores, Portugal). *Fla Entomol* 95:196-198.



Bibliographie

- Austin JW, Szalanski AL, Scheffrahn RH, Messenger MT, Dronnet S, Bagnères A-G (2005) Genetic evidence for the synonymy of two *Reticulitermes* species: *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes santonensis*. *Ann Entomol Soc Am* 98:395-401.
- Austin JW, Szalanski AL, Uva P, Bagnères A-G, Kence A (2002) A comparative genetic analysis of the subterranean termite genus *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 95:753-760.
- Bagnères A-G, Hanus R (2015) Communication and social regulation in termites. In: Aquiloni L, Tricarico E (eds) *Social recognition in invertebrates*. Springer, New York, Dordrecht, London, pp 193-248.
- Bagnères A-G, Killian A, Clément J-L, Lange C (1991) Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *J Chem Ecol* 17:2397-2420.
- Bagnères A-G, Lorenzi MC, Dusticier G, Turillazzi S, Clément J-L (1996) Chemical usurpation of a nest by paper wasp parasites. *Science* 272:889-892.
- Bagnères A-G, Uva P, Clément J-L (2003) Description d'une nouvelle espèce de termite: *Reticulitermes urbis* n. sp. (Isopt., Rhinotermitidae). *Bull Soc Entomol Fr* 108:435-436.
- Bagnères A-G, Clément J-L, Blum MS, Severson RF, Joulie C, Lange C (1990) Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): polymorphism and chemotaxonomy. *J Chem Ecol* 16:3213-3244.
- Bandi C, Sironi M, Nalepa C, Corona S, Sacchi L (1997) Phylogenetically distant intracellular symbionts in termites. *Parassitologia* 39:71-76.
- Barnett KE, Cocroft RB, Fleishman LJ (1999) Possible communication by substrate vibration in a chameleon. *Copeia* 1999:225-228.
- Barron AB, Robinson GE (2009) From social behavior to molecules: models and modules in the middle. In: Gadau J, Fewell J (eds) *Organization of insect societies: from genome to socio-complexity*. Harvard University Press, Cambridge, pp 525-544.
- Barth FG (1998) The vibrational sense of spiders. In: Hoy RR, Popper AN, Fay RR (eds) *Comparative hearing: insects*. Springer, New York, pp 228-278.
- Basalingappa S (1970) Environmental hazards to reproductives of *Odontotermes assmuthi* Holmgren. *Indian Zool* 1:45-50.
- Bateson W, Mendel G (1913) *Mendel's principles of heredity*. University press, Cambridge.
- Baur B (1994) Parental care in terrestrial gastropods. *Cell Mol Life Sci* 50:5-14.
- Beal CA, Tallamy DW (2006) A new record of amphisexual care in an insect with exclusive paternal care: *Rhynocoris tristis* (Heteroptera: Reduviidae). *J Ethol* 24:305-307.
- Bell W, Gorton R, Tourtellot M, Breed M (1979) Comparison of male agonistic behavior in five species of cockroaches. *Insect Soc* 26:252-263.
- Ben-Shahar Y (2005) The foraging gene, behavioral plasticity, and honeybee division of labor. *J Comp Physiol A* 191:987-994.
- Ben-Shahar Y, Leung H-T, Pak W, Sokolowski M, Robinson G (2003) cGMP-dependent changes in phototaxis: a possible role for the foraging gene in honey bee division of labor. *J Exp Biol* 206:2507-2515.
- Benjamino J, Graf J (2016) Characterization of the core and caste-specific microbiota in the termite, *Reticulitermes flavipes*. *Front Microbiol* 7:171.
- Berlanga M, Guerrero R (2016) The holobiont concept: the case of xylophagous termites and cockroaches. *Symbiosis* 68:49-60.
- Berlanga M, Paster BJ, Grandcolas P, Guerrero R (2011) Comparison of the gut microbiota from soldier and worker castes of the termite *Reticulitermes grassei*. *Int Microbiol* 14:83-93.
- Bignell DE, Roisin Y, Lo N (2011) *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York.
- Bilde T, Lubin Y, Smith D, Schneider JM, Maklakov AA, Tregenza T (2005) The transition to social inbred mating systems in spiders: role of inbreeding tolerance in a subsocial predecessor. *Evolution* 59:160-174.



- Blackburn D (2005) Evolutionary origins of viviparity in fishes. In: Grier HJ, Uribe MC (eds) *Viviparous fishes*. New Life Publications, Homestead, Florida, pp 287-301.
- Blackburn DG (2006) Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. *Herpetol Monogr* 20:131-146.
- Blomquist GJ, Bagnères A-G (2010) *Insect hydrocarbons : biology, biochemistry, and chemical ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Blomquist GJ, Nelson DR, De Renobales M (1987) Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. *Arch Insect Biochem Physiol* 6:227-265.
- Blouin SF, Blouin M (1988) Inbreeding avoidance behaviors. *Trends Ecol Evol* 3:230-233.
- Blumer LS (1982) A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zool J Linn Soc* 75:1-22.
- Boggs CL (1981) Nutritional and life-history determinants of resource allocation in holometabolous insects. *Am Nat* 117:692-709.
- Bonavita-Cougourdan A, Clément J-L, Lange C (1987) Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J Entomol Sci* 22:1-10.
- Bordenstein S, Rosengaus RB (2005) Discovery of a novel *Wolbachia* supergroup in Isoptera. *Curr Microbiol* 51:393-398.
- Bordereau C (1975) Déterminisme des castes chez les termites supérieurs: mise en évidence d'un contrôle royal dans la formation de la caste sexuée chez *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Isoptera, Termitidae). *Insect Soc* 22:363-373.
- Bordereau C, Canello E, Sémon E, Courrent A, Quennedey B (2002) Sex pheromone identified after solid phase microextraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Insect Soc* 49:209-215.
- Bordereau C, Pasteels JM (2010) Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 279-320.
- Bouillon A (1970) Termites of the Ethiopian region. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 153-280.
- Bourguignon T, Lo N, Cameron SL, Šobotník J, Hayashi Y, Shigenobu S, Watanabe D, Roisin Y, Miura T, Evans TA (2015) The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. *Mol Biol Evol* 32:406-421.
- Bourke AF (1988) Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. *Q Rev Biol* 63:291-311.
- Boutin S, Larsen KW, Berteaux D (2000) Anticipatory parental care: acquiring resources for offspring prior to conception. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267:2081-2085.
- Brandl R, Hacker M, Bagine R, Kaib M (2004) Yearly variation in polygyny in the termite *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt). *Insect Soc* 51:294-298.
- Brandt M, Van Wilgenburg E, Tsutsui N (2009) Global-scale analyses of chemical ecology and population genetics in the invasive Argentine ant. *Mol Ecol* 18:997-1005.
- Breton J, Delabie JH, Chazeau J, Dejean A, Jourdan H (2004) Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *J Insect Behav* 17:263-271.
- Breznak JA, Brune A (1994) Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annu Rev Entomol* 39:453-487.
- Brockmann HJ (1980) Diversity in the nesting behavior of mud-daubers (*Trypoxylon politum* Say; Sphecidae). *Fla Entomol* 63:53-64.
- Brossette L, Bagnères AG, Millot A, Blanchard S, Dupont S, Lucas C (2017) Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species? *Insect Soc* doi:10.1007/s00040-017-0571-x.
- Brownell P, Farley RD (1979) Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: mechanism of target localization. *J Comp Physiol* 131:31-38.



Bibliographie

- Brune A (2014) Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nat Rev Microbiol* 12:168-180.
- Büchli H (1950) Recherche sur la fondation et le développement des nouvelles colonies chez le termite lucifuge (*Reticulitermes lucifugus* Ressi). *Physiol Comp Oecol* 2:145-160.
- Büchli H (1956) Le cycle de développement des castes chez *Reticulitermes*. *Insect Soc* 3:395-401.
- Büchli H (1960) Les tropismes lors de la parade des imagos de *Reticulitermes lucifugus*. *R. Vie Milieu* 11:308-315.
- Büchli H (1958) L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européens du genre *Reticulitermes* (Holmgren). *Ann Sci Nat Zool* 12:263-429.
- Buczowski G, Wang C, Bennett G (2014) Immunomarking reveals food flow and feeding relationships in the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *Environ Entomol* 36:173-182.
- Bukhvalova M, Zhantiev R (1993) Acoustic signals in grasshopper communities (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). *Zool Zh* 72:47-62.
- Bulmer MS, Denier D, Velenovsky J, Hamilton C (2012) A common antifungal defense strategy in *Cryptocercus* woodroaches and termites. *Insect Soc* 59:469-478.
- Bulmer MS, Traniello J (2002) Short communication: Lack of aggression and spatial association of colony members in *Reticulitermes flavipes*. *J Insect Behav* 15:121-126.
- Bulmer MS, Adams ES, Traniello JF (2001) Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:236-243.
- Bulmer MS, Bachelet I, Raman R, Rosengaus RB, Sasisekharan R (2009) Targeting an antimicrobial effector function in insect immunity as a pest control strategy. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:12652-12657.
- Calleri DV, Reid EM, Rosengaus RB, Vargo EL, Traniello JF (2006) Inbreeding and disease resistance in a social insect: effects of heterozygosity on immunocompetence in the termite *Zootermopsis angusticollis*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:2633-2640.
- Calleri DV, Rosengaus RB, Traniello JFA (2005) Disease and colony foundation in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*: the survival advantage of nestmate pairs. *Naturwissenschaften* 92:300-304.
- Callewaert L, Michiels CW (2010) Lysozymes in the animal kingdom. *J Biosci* 35:127-160.
- Cardoso AJ, Heyer WR (1995) Advertisement, aggressive, and possible seismic signals of the frog *Leptodactylus syphax* (Amphibia, Leptodactylidae). *Alytes* 13:67-76.
- Carr G, Poulsen M, Klassen JL, Hou Y, Wyche TP, Bugni TS, Currie CR, Clardy J (2012) Microtermolides A and B from termite-associated *Streptomyces* sp. and structural revision of vinylamycin. *Org Lett* 14:2822-2825.
- Casiraghi M, Bordenstein S, Baldo L, Lo N, Beninati T, Wernegreen J, Werren J, Bandi C (2005) Phylogeny of *Wolbachia pipientis* based on *gltA*, *groEL* and *ftsZ* gene sequences: clustering of arthropod and nematode symbionts in the F supergroup, and evidence for further diversity in the *Wolbachia* tree. *Microbiology* 151:4015-4022.
- Castle G (1934) The damp-wood termites of western United States, genus *Zootermopsis* (formerly *Termopsis*). In: Kofoid CA (ed) *Termites and termite control*. University of California Press, Berkeley, pp 273-310.
- Chappell D, Slaytor M (1993) Uric acid synthesis in freshly collected and laboratory-maintained *Nasutitermes walkeri* Hill. *Insect Biochem Mol Biol* 23:499-506.
- Cheverud J, Moore A (1994) Quantitative genetics and the role of the environment provided by relatives in behavioral evolution. In: Boake CB (ed) *Quantitative genetic studies of behavioral evolution*. University of Chicago Press, Chicago, London, pp 67-100.
- Chouvenc T, Basille M, Li HF, Su N-Y (2014) Developmental instability in incipient colonies of social insects. *PloS ONE* 9:e113949.
- Chouvenc T, Basille M, Su N-Y (2015) The production of soldiers and the maintenance of caste proportions delay the growth of termite incipient colonies. *Insect Soc* 62:23-29.



- Chouvenc T, Efstathion CA, Elliott ML, Su N-Y (2013) Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280:20131885.
- Chouvenc T, Su N-Y, Robert A (2009) Inhibition of *Metarhizium anisopliae* in the alimentary tract of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *J Invertebr Pathol* 101:130-136.
- Claridge MF, de Vrijer PW (1994) Reproductive behavior: the role of acoustic signals in species recognition and speciation. In: Denno RF, Perfect TJ (eds) *Planthoppers: Their ecology and management*. Springer, Dordrecht, pp 216-233.
- Clément G (1956) Observations sur l'essaimage d'*Anacanthotermes ochraceus* Burm. [Isopt.]. *Bull Soc Entomol Fr* 61:98-103.
- Clément J-L (1982a) Phéromones d'attraction sexuelle des termites européens du genre *Reticulitermes* : Mécanismes comportementaux et isolements spécifiques. *Biol Behav* 7:55-68.
- Clément J-L (1982b) Variabilité biométrique inter et intraspecificue des termites européens du genre *Reticulitermes* (Isoptères). *Arch Zool Exp Gen* 122:397-410.
- Clément J-L, Bagnères A-G (1998) Nestmate recognition in termites. In: Vander Meer RK, Breed MD, Winston ML, Espelie KE (eds) *Pheromone communication in social insects: Ants, wasps, bees, and termites*. Westview Press, Boulder, CD, pp 126-155.
- Clément J-L, Bagnères A-G, Uva P, Wilfert L, Quintana A, Reinhard J, Dronnet S (2001) Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: morphological, chemical and molecular data. *Insect Soc* 48:202-215.
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago press, Chicago.
- Cockburn A (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1375-1383.
- Cocroft RB (1996) Insect vibrational defence signals. *Nature* 382:679.
- Cocroft RB (2005) Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272:1023-1029.
- Cocroft RB, Rodríguez RL (2005) The behavioral ecology of insect vibrational communication. *Bioscience* 55:323-334.
- Čokl A, Virant-Doberlet M (2003) Communication with substrate-borne signals in small plant-dwelling insects. *Annu Rev Entomol* 48:29-50.
- Collins N (1980) Inhabitation of epigeal termite (Isoptera) nests by secondary termites in Cameroun rain forest. *Sociobiology* 5:47-54.
- Conner J (1988) Field measurements of natural and sexual selection in the fungus beetle, *Bolitotherus cornutus*. *Evolution*:736-749.
- Connétable S, Robert A, Bordereau C (2012) Dispersal flight and colony development in the fungus-growing termites *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. *Insect Soc* 59:269-277.
- Connétable S, Robert A, Bouffault F, Bordereau C (1999) Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *J Insect Behav* 12:329-342.
- Corin S, Abbott K, Ritchie P, Lester P (2007) Large scale unicoloniality: the population and colony structure of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) in New Zealand. *Insect Soc* 54:275-282.
- Corley LS, Moore AJ (1999) Fitness of alternative modes of reproduction: developmental constraints and the evolutionary maintenance of sex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 266:471-476.
- Cornette R, Hayashi Y, Koshikawa S, Miura T (2013) Differential gene expression in response to juvenile hormone analog treatment in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Archotermopsidae). *J Insect Physiol* 59:509-518.



Bibliographie

- Cornette R, Koshikawa S, Hojo M, Matsumoto T, Miura T (2006) Caste-specific cytochrome P450 in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae). *Insect Mol Biol* 15:235-244.
- Costa-Leonardo AM, Barsotti RC (1998) Swarming and incipient colonies of *Coptotermes havilandi* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Sociobiology*:131-142.
- Costa-Leonardo AM, Laranjo LT, Janei V, Haifig I (2013) The fat body of termites: functions and stored materials. *J Insect Physiol* 59:577-587.
- Costa JT (2006) *The other insect societies*. Harvard University Press, Cambridge and London.
- Cotter SC, Kilner RM (2010) Sexual division of antibacterial resource defence in breeding burying beetles, *Nicrophorus vespilloides*. *J Anim Ecol* 79:35-43.
- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol Evol* 14:405-410.
- Crews D, Sakata J, Rhen T (1998) Developmental effects on intersexual and intrasexual variation in growth and reproduction in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Comp Biochem Physiol C Pharmacol Toxicol Endocrinol* 119:229-24.
- Cristaldo PF, Jandák V, Kotalová K, Rodrigues VB, Brothánek M, Jiříček O, DeSouza O, Šobotník J (2015) The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Biol Open:bio*. 014084.
- Cronin AL, Molet M, Doums C, Monnin T, Peeters C (2013) Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. *Annu Rev Entomol* 58:37-55.
- Crump M (1995) Parental care. *Amphibian biology* 2:518-567.
- Danchin E, Cézilly F (2005) La sélection sexuelle : un autre processus évolutif. In: Danchin E, Giraldeau L-A, Cézilly F (eds) *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod, Paris, pp 235-298.
- Darling FF (1938) *Bird flocks and the breeding cycle: a contribution to the study of avian sociality*. University Press, Cambridge.
- Darlington JP (1985) Multiple primary reproductives in the termite *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt). In: Watson JAL, Okot-Kotber BM, Noirot CH (eds) *Caste differentiation in social insects. Current themes in tropical science vol 3*. Pergamon press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, pp 187-200.
- Darlington JP (1988) Multiple reproductives in nests of *Macrotermes herus* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 14 347-351.
- Darrouzet E, Labédan M, Landré X, Perdereau E, Christidès J-P, Bagnères AG (2014) Endocrine control of cuticular hydrocarbon profiles during worker-to-soldier differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes*. *J Insect Physiol* 61:25-33.
- Darwin C (1859) *On the origin of species by natural selection*. John Murray, London.
- Darwin C (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- De Luca PA, Morris GK (1998) Courtship communication in meadow katydids: female preference for large male vibrations. *Behaviour* 135:777-794.
- De Meeûs T, Prugnolle F, Agnew P (2007) Asexual reproduction: genetics and evolutionary aspects. *Cell Mol Life Sci* 64:1355.
- Dedeine F, Dupont S, Guyot S, Matsuura K, Wang C, Habibpour B, Bagnères A-G, Mantovani B, Luchetti A (2016) Historical biogeography of *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae) inferred from analyses of mitochondrial and nuclear loci. *Mol Phylogenet Evol* 94:778-790.
- Deeming DC (2001) *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- DeHeer C, Kutnik M, Vargo E, Bagnères A-G (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity* 95:408-415.



- DeHeer CJ, Kamble ST (2008) Colony genetic organization, fusion and inbreeding in *Reticulitermes flavipes* from the Midwestern US. *Sociobiology* 51:307-325.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2004) Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol Ecol* 13:431-441.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2006) An indirect test of inbreeding depression in the termites *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Behav Ecol Sociobiol* 59:753-761.
- Delattre O, Sillam-Dussès D, Jandák V, Brothánek M, Rücker K, Bourguignon T, Vytisková B, Cvačka J, Jiříček O, Šobotník J (2015) Complex alarm strategy in the most basal termite species. *Behav Ecol Sociobiol* 69:1945-1955.
- DeVries PJ (1991) Call production by myrmecophilous riordinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. *Am Mus Novit* 3025:1-23.
- Diesel R (1989) Parental care in an unusual environment: *Metopaulias depressus* (Decapoda: Grapsidae), a crab that lives in epiphytic bromeliads. *Anim Behav* 38:561-575.
- Dietrich C, Köhler T, Brune A (2014) The cockroach origin of the termite gut microbiota: patterns in bacterial community structure reflect major evolutionary events. *Appl Environ Microbiol* 80:2261-2269.
- Donovan S, Eggleton P, Bignell DE (2001) Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecol Entomol* 26:356-366.
- Dorward PK, McIntyre A (1971) Responses of vibration-sensitive receptors in the interosseous region of the duck's hind limb. *J Physiol* 219:77.
- Dronnet S, Bagnères A-G, Juba TR, Vargo EL (2004) Polymorphic microsatellite loci in the European subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Mol Ecol* 4:127-129.
- Dronnet S, Chapisat M, Vargo EL, Bagnères A-G (2005) Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. *Mol Ecol* 14:1311-1320.
- Duellman WE, Maness SJ (1980) The reproductive behavior of some hylid marsupial frogs. *J Herpetol* 14:213-222.
- Duffy JE (1996) Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* 381:512.
- Dupont L, Roy V, Bakkali A, Harry M (2009) Genetic variability of the soil-feeding termite *Labiatermes labralis* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Amazonian primary forest and remnant patches. *Insect Conserv Divers* 2:53-61.
- Early R, Bradley BA, Dukes JS, Lawler JJ, Olden JD, Blumenthal DM, Gonzalez P, Grosholz ED, Ibañez I, Miller LP (2016) Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat Commun* 7:12485.
- Edgerly JS (1997) Life beneath silk walls: a review of the primitively social *Embiidina*. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 14-25.
- Ejima A, Smith BPC, Lucas C, Levine JD, Griffith LC (2005) Sequential learning of pheromonal cues modulates memory consolidation in trainer-specific associative courtship conditioning. *Curr Biol* 15:194-206.
- Emerson AE (1971) Tertiary fossil species of the Rhinotermitidae (Isoptera), phylogeny of genera, and reciprocal phylogeny of associated *Flagellata* (Protozoa) and the Staphylinidae (Coleoptera). *Bull Am Mus Nat Hist* 146.
- Emlen DJ (1996) Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 50:1219-1230.
- Emlen ST (1995) An evolutionary theory of the family. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:8092-8099.
- Engel MS, Grimaldi DA, Krishna K (2009) Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *Am Mus Novit* 3650:1-27.
- Erickson JM (1971) The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche* 78:257-266.



Bibliographie

- Errard C, Delabie J, Jourdan H, Hefetz A (2005) Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften* 92:319-323.
- Evans TA, Inta R, Lai J, Lenz M (2007) Foraging vibration signals attract foragers and identify food size in the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. *Insect Soc* 54:374-382.
- Evans TA (2010) Invasive termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 519-562.
- Evans TA, Forschler BT, Grace JK (2013) Biology of invasive termites: a worldwide review. *Annu Rev Entomol* 58:455-474.
- Evans TA, Inta R, Lai JC, Prueger S, Foo NW, Fu EWe, Lenz M (2009) Termites eavesdrop to avoid competitors. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 276:rsqb20091147.
- Evans TA, Lai JC, Toledano E, McDowall L, Rakotonarivo S, Lenz M (2005) Termites assess wood size by using vibration signals. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:3732-3737.
- Evans TA, Wallis EJ, Elgar MA (1995) Making a meal of mother. *Nature* 376:299-299.
- Farber B (1964) *Family: organization and interaction*. Chandler publishing company, San Francisco.
- Farina A, James P (2016) The acoustic communities: definition, description and ecological role. *Biosystems* 147:11-20.
- Fedorka KM, Mousseau TA (2002) Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. *Anim Behav* 64:361-367.
- Fei HX, Henderson G (1999) Effect of moisture and two nitrogen sources on nest site choice by alates and dealates of *Coptotermes formosanus* in the laboratory (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 34:581-589.
- Fei HX, Henderson G (2003) Comparative study of incipient colony development in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Soc* 50:226-233.
- Feytaud DJ (1959) L'histoire véridique du termite de Saintonge. *Cahiers de l'Ouest* 30:1-11.
- Feytaud J (1923) Le termite de Saintonge. *C R Acad Sci* 171.
- Field J (2005) The evolution of progressive provisioning. *Behav Ecol* 16:770-778.
- Fisher ML, Gold RE, Vargo EL, Cognato AI (2004) Behavioral and genetic analysis of colony fusion in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 44:565-576.
- Fitzpatrick MJ, Ben-Shahar Y, Smid HM, Vet LE, Robinson GE, Sokolowski MB (2005) Candidate genes for behavioural ecology. *Trends Ecol Evol* 20:96-104.
- Forester DC (1984) Brooding behavior by the mountain dusky salamander: Can the female's presence reduce clutch desiccation ? *Herpetologica*:105-109.
- Forstmeier W, Weiss I (2004) Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104:487-499.
- Fougeyrollas R, Dolejšová K, Sillam-Dussès D, Roy V, Poteaux C, Hanus R, Roisin Y (2015) Asexual queen succession in the higher termite *Embiratermes neotenicus*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 282:20150260.
- Fougeyrollas R, Křivánek J, Roy V, Dolejšová K, Frechault S, Roisin Y, Hanus R, Sillam-Dussès D (2017) Asexual queen succession mediates an accelerated colony life cycle in the termite *Silvestritermes minutus*. *Mol Ecol* 26:3295-3308.
- Fournier D, De Biseau J-C, Aron S (2009) Genetics, behaviour and chemical recognition of the invading ant *Pheidole megacephala*. *Mol Ecol* 18:186-199.
- Fournier D, Hellemans S, Hanus R, Roisin Y (2016) Facultative asexual reproduction and genetic diversity of populations in the humivorous termite *Cavitermes tuberosus*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 283:20160196.
- Fowler C, Baker J A review of animal population dynamics at extremely reduced population levels. In: *International Whaling Commission*, 1991. pp 545-554.
- Fox R (1967) *Kinship and marriage: an anthropological perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.



- Friard O, Gamba M (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol* 7:1325–1330.
- Fujita A, Minamoto T, Shimizu I, Abe T (2002) Molecular cloning of lysozyme-encoding cDNAs expressed in the salivary gland of a wood-feeding termite, *Reticulitermes speratus*. *Insect Biochem Mol Biol* 32:1615-1624.
- Fujita A, Shimizu I, Abe T (2001) Distribution of lysozyme and protease, and amino acid concentration in the guts of a wood-feeding termite, *Reticulitermes speratus* (Kolbe): possible digestion of symbiont bacteria transferred by trophallaxis. *Physiol Entomol* 26:116-123.
- Fuller C (1915) Observations on some South African termites. *Ann Nat Mus.* 3:329-505.
- Gamboa GJ, Reeve HK, Holmes WG (1991) Conceptual issues and methodology in kin-recognition research: A critical discussion. *Ethology* 88:109-127.
- Garcia ML, Becker G (1975) Influence of temperature on the development of incipient colonies of *Nasutitermes nigriceps* (Haldemann). *J Appl Entomol* 79:291-300.
- Gay F, Calaby J (1970) Termites of the Australian region. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 393-448.
- Gentry JB, Whitford WG (1982) The relationship between wood litter infall and relative abundance and feeding activity of subterranean termites *Reticulitermes* sp. in three southeastern coastal plain habitats. *Oecologia* 54:63-67.
- Ghesini S, Marini M (2009) Caste differentiation and growth of laboratory colonies of *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Soc* 56:309-318.
- Ghesini S, Messenger MT, Pilon N, Marini M (2010) First report of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Italy. *Fla Entomol* 93:327-328.
- Ghiselin MT (1974) *The economy of nature and the evolution of sex*. University of California Press, Berkeley.
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:6075-6079.
- González-García F, Sosa-López JR, Ornelas JF, Jordano P, Rico-Gray V, Urios Moliner V (2017) Individual variation in the booming calls of captive Horned Guans (*Oreophasis derbianus*): an endangered Neotropical mountain bird. *Bioacoustics* 26:185-198.
- Goode WJ (1964) *The family*. Foundations of modern sociology series. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Goodisman MA, Crozier RH (2002) Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. *Evolution* 56:70-83.
- Goulson D, Birch MC, Wyatt TD (1994) Mate location in the deathwatch beetle, *Xestobium rufovillosum* De Geer (Anobiidae): orientation to substrate vibrations. *Anim Behav* 47:899-907.
- Grace J, Abdallay A, Farr K (1989) Eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) foraging territories and populations in Toronto. *Can Entomol* 121:551-556.
- Grace JK (1996) Absence of overt agonistic behavior in a northern population of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 28:103-110.
- Grassé P-P (1982a) Anatomie, physiologie, biologie, systématique des termites. In: *Termitologia*, vol 1. Masson, Paris, New York.
- Grassé P-P (1982b) Comportement, Socialité, Écologie, Évolution, Systematique. In: *Termitologia*, vol 2. Masson, Paris, New York.
- Grassé P-P (1984) Fondations des sociétés, Construction. In: *Termitologia*, vol 2. Masson, Paris, New York.
- Grassé P-P, Noirot C (1951) La sociotomie : migration et fragmentation de la termitière chez les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes*. *Behaviour* 3:146-166.
- Grassé P-P (1949) *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Insectes : paléontologie, géonémie, aptérygotes, éphéméroptères, odonoptères, blattoptéroides, orthoptéroïdes, dermoptéroïdes, coléoptères. vol 9. Masson, Paris, New York.



Bibliographie

- Gratto-Trevor CL (1991) Parental care in semipalmated sandpipers *Calidris pusilla*: brood desertion by females. *Ibis* 133:394-399.
- Green BS, McCormick MI (2005) O₂ replenishment to fish nests: males adjust brood care to ambient conditions and brood development. *Behav Ecol* 16:389-397.
- Greenfield MD (2002) Signalers and receivers: mechanisms and evolution of arthropod communication. Oxford University Press, Oxford.
- Griggio M, Pilastro A (2007) Sexual conflict over parental care in a species with female and male brood desertion. *Anim Behav* 74:779-785.
- Groothuis TG, Schwabl H (2008) Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? *Phil Trans R Soc B* 363:1647-1661.
- Grube S, Forschler BT (2004) Census of monogyne and polygyne laboratory colonies illuminates dynamics of population growth in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 97:466-475.
- Gwynne DT (2012) Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. In: Smith RL (ed) Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic press, Orlando, Florida, p 117.
- Hacker M, Kaib M, Bagine RKN, Epplen JT, Brandl R (2005) Unrelated queens coexist in colonies of the termite *Macrotermes michaelseni*. *Mol Ecol* 14:1527-1532.
- Haddad CFB, Hödl W (1997) New reproductive mode in anurans: bubble nest in *Chiasmocleis leucosticta* (Microhylidae). *Copeia* 1997:585-588.
- Hamilton WD (1963) The evolution of altruistic behavior. *Am Nat* 97:354-356.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol* 7:1-16.
- Hansell M (1987) Nest building as a facilitating and limiting factor in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. In: Harvey P, Partridge L (eds) Oxford surveys in evolutionary biology, vol 4. Oxford University Press, Oxford.
- Hansell M (2000) Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hanus R, Fougeyrollas R, Dolejšová K, Sillam-Dussès D, Poteaux C, Roisin Y, Roy V (2014) Asexual queen succession in the Neotropical higher termite *Embiratermes neotenicus*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 282:20150260.
- Hanus R, Luxova A, Šobotník J, Kalinová B, Jiroš P, Křeček J, Bourguignon T, Bordereau C (2009) Sexual communication in the termite *Prorethra simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae) mediated by a pheromone from female tergal glands. *Insect Soc* 56:111-118.
- Hanus R, Vrkoš V, Hrdý I, Cvačka J, Šobotník J (2010) Beyond cuticular hydrocarbons: evidence of proteinaceous secretion specific to termite kings and queens. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 277:995-1002.
- Hartke TR, Baer B (2011) The mating biology of termites: A comparative review. *Anim Behav* 82:927-936.
- Hartke TR, Rosengaus RB (2013) Costs of pleometrosis in a polygamous termite. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280:20122563.
- Hayashi Y, Kitade O, Gonda M, Kondo T, Miyata H, Urayama K (2005) Diverse colony genetic structures in the Japanese subterranean termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 46:175-184.
- Hayashi Y, Kitade O, Kojima Ji (2003) Parthenogenetic reproduction in neotenic of the subterranean termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Entomol Sci* 6:253-257.
- Heady SE, Denno RF (1991) Reproductive isolation in *Prokelisia* planthoppers (Homoptera: Delphacidae): Acoustic differentiation and hybridization failure. *J Insect Behav* 4:367-390.
- Helanterä H, Strassmann JE, Carrillo J, Queller DC (2009) Uniclonal ants: where do they come from, what are they and where are they going? *Trends Ecol Evol* 24:341-349.
- Herbers JM (1990) Reproductive investment and allocation ratios for the ant *Leptothorax longispinosus*: sorting out the variation. *Am Nat* 136:178-208.



- Hergenröder R, Barth FG (1983) The release of attack and escape behavior by vibratory stimuli in a wandering spider (*Cupiennim salei* keys.). *J Comp Physiol* 152:347-359.
- Hertel H, Hanspach A, Plarre R (2011) Differences in alarm responses in drywood and subterranean termites (Isoptera: Kalotermitidae and Rhinotermitidae) to physical stimuli. *J Insect Behav* 24:106-115.
- Heth G, Frankenberg E, Raz A, Nevo E (1987) Vibrational communication in subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Behav Ecol Sociobiol* 21:31-33.
- Hildebrand M (1982) Analysis of vertebrate structure. Wiley, New York.
- Hill PS (2001) Vibration and animal communication: a review. *Am Zool* 41:1135-1142.
- Hinde CA, Johnstone RA, Kilner RM (2010) Parent-offspring conflict and coadaptation. *Science* 327:1373-1376.
- Hoffmann K, Gowin J, Hartfelder K, Korb J (2014) The scent of royalty: a P450 gene signals reproductive status in a social insect. *Mol Biol Evol* 31:2689-2696.
- Hoffmann K, Korb J (2011) Is there conflict over direct reproduction in lower termite colonies? *Anim Behav* 81:265-274.
- Hölldobler B, Bartz S (1985) Sociobiology of reproduction in ants. In: Hölldobler B, Lindauer M (eds) Experimental behavioral ecology and sociobiology. Fischer, Stuttgart pp 237-258.
- Hölldobler B, Roces F (2001) The behavioral ecology of stridulatory communication in leafcutting ants. In: Dugatkin L (ed) Model systems in behavioral ecology: integrating empirical, theoretical and conceptual approaches. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 92-109.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) The superorganism: The beauty, elegance, and strangeness of insect societies. W. W. Norton, New York.
- Holway DA, Suarez AV, Case TJ (1998) Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282:949-952.
- Holzer B, Chapuisat M, Kremer N, Finet C, Keller L (2006) Unicoloniality, recognition and genetic differentiation in a native *Formica* ant. *J Evol Biol* 19:2031-2039.
- Hongoh Y, Ekpornprasit L, Inoue T, Moriya S, Trakulnaleamsai S, Ohkuma M, Noparatnaraporn N, Kudo T (2006) Intracolony variation of bacterial gut microbiota among castes and ages in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus*. *Mol Ecol* 15:505-516.
- Hosokawa T, Koga R, Kikuchi Y, Meng X-Y, Fukatsu T (2010) *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:769-774.
- Houston A, Davies N (1985) The evolution of cooperation and life history in the Dunnock, *Prunella modularis*. In: Sibly R, Smith R (eds) Behavioural ecology: the population consequences of adaptive behaviour. Blackwell, Oxford.
- Howard RW, Haverty MI (1980) Reproductives in mature colonies of *Reticulitermes flavipes*: abundance, sex-ratio, and association with soldiers. *Environ Entomol* 9:458-460.
- Howard RW, Mallette EJ, Haverty MI, Smythe RV (1981) Laboratory evaluation of within-species, between-species, and parthenogenetic reproduction in *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Psyche* 88:75-88.
- Howse PE (1965) On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insect Soc* 12:335-345.
- Hu XP, Appel AG, Traniello JF (2003) Behavioral response of two subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to vibrational stimuli. *J Insect Behav* 16:703-715.
- Huang Q, Li G, Husseneder C, Lei C (2013) Genetic analysis of population structure and reproductive mode of the termite *Reticulitermes chinensis* Snyder. *PloS ONE* 8:e69070.
- Hunt J, Simmons L (2002a) Confidence of paternity and paternal care: covariation revealed through the experimental manipulation of the mating system in the beetle *Onthophagus taurus*. *J Evol Biol* 15:784-795.
- Hunt J, Simmons LW (2002b) Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Anim Behav* 64:65-75.



Bibliographie

- Hunt RE, Nault LR (1991) Roles of interplant movement, acoustic communication, and phototaxis in mate-location behavior of the leafhopper *Graminella nigrifrons*. *Behav Ecol Sociobiol* 28:315-320.
- Husseneder C, Berestecky J, Grace J (2009) Changes in composition of culturable bacteria community in the gut of the Formosan subterranean termite depending on rearing conditions of the host. *Ann Entomol Soc Am* 102:498-507.
- Husseneder C, Brandl R, Epplen C, Epplen JT, Kaib M (1998) Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behaviour. *Mol Ecol* 7:983-990.
- Husseneder C, Messenger MT, Su N-Y, Grace JK, Vargo EL (2005) Colony social organization and population genetic structure of an introduced population of Formosan subterranean termite from New Orleans, Louisiana. *J Econ Entomol* 98:1421-1434.
- Husseneder C, Powell JE, Grace JK, Vargo EL, Matsuura K (2008) Worker size in the Formosan subterranean termite in relation to colony breeding structure as inferred from molecular markers. *Environ Entomol* 37:400-408.
- Husseneder C, Simms DM, Delatte JR, Wang C, Grace JK, Vargo EL (2012) Genetic diversity and colony breeding structure in native and introduced ranges of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Biol Invasions* 14:419-437.
- Hyodo F, Inoue T, Azuma J-I, Tayasu I, Abe T (2000) Role of the mutualistic fungus in lignin degradation in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera; Macrotermitinae). *Soil Biol Biochem* 32:653-658.
- Ichikawa T (1976) Mutual communication by substrate vibrations in the mating behavior of planthoppers (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool* 11:8.
- Inta R, Evans T, Lai J (2009) Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 102:121-126.
- Inta R, Lai JC, Fu EW, Evans TA (2007) Termites live in a material world: exploration of their ability to differentiate between food sources. *J R Soc Interface* 4:735-744.
- Inward D, Beccaloni G, Eggleton P (2007) Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biol Lett* 3:331-335.
- Janowiecki MA, Jones SC, Bryant JL (2013) Population growth characteristics of incipient colonies of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 60:441-445.
- Jarvis J (1981) Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212:571-573.
- Jeanson R, Fewell JH (2008) Influence of the social context on division of labor in ant foundress associations. *Behav Ecol* 19:567-574.
- Jenkins TM, Dean RE, Verkerk R, Forschler BT (2001) Phylogenetic analyses of two mitochondrial genes and one nuclear intron region illuminate European subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) gene flow, taxonomy, and introduction dynamics. *Mol Phylogenet Evol* 20:286-293.
- Jones D, Eggleton P (2011) Global biogeography of termites: A compilation of sources. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 477-498.
- Kaib M, Hacker M, Brandl R (2001) Egg-laying in monogynous and polygynous colonies of the termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera: Macrotermitidae). *Insect Soc* 48:231-237.
- Kawatsu K (2013) Effect of nutritional condition on larval food requisition behavior in a subterranean termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Ethol* 31:17-22.
- Kawatsu K, Matsuura K (2013) Preadaptation for parthenogenetic colony foundation in subterranean termites *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Ethol* 31:123-128.
- Keller L, Genoud M (1997) Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature* 389:958-960.



- Kenneth Grace J, Yamamoto RT, Tamashiro M (1995) Relationship of individual worker mass and population decline in a Formosan subterranean termite colony (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ Entomol* 24:1258-1262.
- Kilner RM, Hinde CA (2012) Parent-offspring conflict. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, pp 119-132.
- Kindl J, Hrady I (2005) Development of neotenic induced by a temporary absence of functional reproductives in *Kaloterme flavicollis* (Isoptera: Kalotermitidae). *Eur J Entomol* 102:307.
- King EG, Spink WT (1974) Laboratory studies on the biology of the Formosan subterranean termite with primary emphasis on young colony development. *Ann Entomol Soc Am* 67:953-958.
- Kirchner WH, Minkley N (2003) Nestmate discrimination in the harvester termite *Hodoterme mossambicus*. *Insect Soc* 50:222-225.
- Kirchner WH (1993) Vibrational signals in the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 33:169-172.
- Kirchner WH, Broecker I, Tautz J (1994) Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiol Entomol* 19:187-190.
- Kirkendall LR, Kent DS, Raffa KF (1997) Interactions among males, females and offspring in bark and ambrosia beetles: the significance of living in tunnels for the evolution of social behavior. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 181-215.
- Kirton LG, Brown VK (2003) The taxonomic status of pest species of *Coptotermes* 43 in Southeast Asia: Resolving the paradox in the pest status of the termites, *Coptotermes gestroi*, *C. havilandi* and *C. travians* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 42:43-63.
- Klassen JL (2014) Microbial secondary metabolites and their impacts on insect symbioses. *Curr Opin Insect Sci* 4:15-22.
- Kobayashi K, Hasegawa E, Yamamoto Y, Kawatsu K, Vargo EL, Yoshimura J, Matsuura K (2013) Sex ratio biases in termites provide evidence for kin selection. *Nat Commun* 4:2048.
- Kobayashi K, Miyaguni Y (2016) Facultative parthenogenesis in the Ryukyu drywood termite *Neotermes koshunensis*. *Sci Rep* 6:30712.
- Kok D, du Preez LH, Channing A (1989) Channel construction by the African bullfrog: another anuran parental care strategy. *J Herpetol* 23:435-437.
- Kokko H, Jennions M (2003) It takes two to tango. *Trends Ecol Evol* 18:103-104.
- Kokko H, Jennions MD (2012) Sex differences in parental care. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford.
- Kollar V (1837) *Naturgeschichte des schädlichen Insekten*. In: Taschenberg EL (ed) *Verb Landwirtsch Ges Wien*. pp 411-413.
- Korb J (2003) Thermoregulation and ventilation of termite mounds. *Naturwissenschaften* 90:212-219.
- Korb J (2005) Regulation of sexual development in the basal termite *Cryptotermes secundus*: mutilation, pheromonal manipulation or honest signal? *Naturwissenschaften* 92:45-49.
- Korb J (2016) Genes underlying reproductive division of labor in termites, with comparisons to social Hymenoptera. *Front Ecol Evol* 4:45.
- Korb J, Buschmann M, Schafberg S, Liebig J, Bagnères A-G (2012) Brood care and social evolution in termites. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 279:2662-2671.
- Korb J, Katrantzis S (2004) Influence of environmental conditions on the expression of the sexual dispersal phenotype in a lower termite: implications for the evolution of workers in termites. *Evol Dev* 6:342-352.
- Korb J, Schneider K (2007) Does kin structure explain the occurrence of workers in a lower termite? *Evol Ecol* 21:817-828.
- Korb J, Weil T, Hoffmann K, Foster KR, Rehli M (2009) A gene necessary for reproductive suppression in termites. *Science* 324:758-758.
- Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.



Bibliographie

- Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS (2013) Treatise on the Isoptera of the World: Vol 4 Termitidae (Part one). Bull Am Mus Nat Hist 377:973-1495
- Krishna K, Weesner FM (1969) Biology of termites. vol 1. Academic Press, New York and London.
- Kristensen L, Erik Zachariassen K (1980) Behavioural studies on the sensitivity to sound in the desert tenebrionid beetle *Phrynocolus somalicus* Wilke. Comp Biochem Physiol A Physiol 65:223-226.
- Krupp JJ, Kent C, Billeter JC, Azanchi R, So AK, Schonfeld JA, Smith BP, Lucas C, Levine JD (2008) Social experience modifies pheromone expression and mating behavior in male *Drosophila melanogaster*. Curr Biol 18:1373-1383.
- Kutnik M, Uva P, Brinkworth L, Bagnères A-G (2004) Phylogeography of two European *Reticulitermes* (Isoptera) species: the Iberian refugium. Mol Ecol 13:3099-3113.
- La Fage JP, Nutting WL (1978) Nutrient dynamics of termites. In: Brian M (ed) Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, Cambridge, pp 165-232.
- Lainé LV, Wright DJ (2003) The life cycle of *Reticulitermes* sp. (Isoptera: Rhinotermitidae): What do we know? Bull Entomol Res 93:267-278.
- Laranjo LT, Costa-Leonardo AM (2017) First record of intersex in neotenic reproductives of the termite *Cryptotermes brevis* (Isoptera: Kalotermitidae). Entomol Sci 20:142-149.
- Lebrun D (1978) Implications hormonales dans la morphogénèse des castes du termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. Bull Soc Zool Fr.
- Lefebvre T, Vargo EL, Zimmermann M, Dupont S, Kutnik M, Bagnères A-G (2016) Subterranean termite phylogeography reveals multiple postglacial colonization events in southwestern Europe. Ecol Evol 6:5987-6004.
- Legendre F, Nel A, Svenson GJ, Robillard T, Pellens R, Grandcolas P (2015) Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. PloS ONE 10:e0130127.
- Leniaud L (2008) Potentialités ontogéniques, différenciation des castes et conséquences sur la structure génétique des termites du genre *Reticulitermes*. University of Tours (François Rabelais), Tours.
- Leniaud L, Darrouzet E, Dedeine F, Ahn K, Huang Z, Bagnères A-G (2011) Ontogenic potentialities of the worker caste in two sympatric subterranean termites in France. Evol Dev 13:138-148.
- Leniaud L, Dedeine F, Pichon A, Dupont S, Bagnères A-G (2010) Geographical distribution, genetic diversity and social organization of a new European termite, *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). Biol Invasions 12:1389-1402.
- Leniaud L, Pichon A, Uva P, Bagnères A-G (2009) Unicoloniality in *Reticulitermes urbis*: a novel feature in a potentially invasive termite species. Bull Entomol Res 99:1-10.
- Lenz M (1987) Brood production by imaginal and neotenic pairs of *Cryptotermes brevis* (Walker): The significance of helpers (Isoptera: Kalotermitidae). Sociobiology 13:59-66.
- Lenz M (1994) Food resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. In: Hunt J, Nalepa C (eds) Nourishment and evolution in insect societies. Westview Press, Boulder, CO, pp 159-209.
- Lessells C, McNamara JM (2012) Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. Proc R Soc Lond B Biol Sci 279:1506-1514.
- Leuthold R Postflight communication in two termite species, *Trinervitermes bettonianus* and *Hodotermes mossambicus*. In: Proceedings of the International Congress of the International Union for the Study of Social Insects, 1977.
- Lewis ER, Narins PM (1985) Do frogs communicate with seismic signals. Science 227:187-189.
- Lidicker WZ (2010) The Allee effect: its history and future importance. Open Ecol J 3:71-82.
- Liebig J (2010) Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: Blomquist GJ, Bagnères A-G (eds) Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 254-281.



- Light S, Weesner FM (1951) Further studies on the production of supplementary reproductives in *Zootermopsis* (Isoptera). *J Exp Zool A Ecol Genet Physiol* 117:397-414.
- Light SF (1944) Parthenogenesis in termites of the genus *Zootermopsis*. University of California publications in zoology. vol 43. University of California Press.
- Lighton JR (1987) Cost of tokking: the energetics of substrate communication in the tok-tok beetle, *Psammodes striatus*. *J Comp Physiol* 157:11-20.
- Lo N, Bandi C, Watanabe H, Nalepa C, Beninati T (2003) Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts. *Mol Biol Evol* 20:907-913.
- Lo N, Casiraghi M, Salati E, Bazzocchi C, Bandi C (2002) How many *Wolbachia* supergroups exist? *Mol Biol Evol* 19:341-346.
- Lo N, Evans TA (2007) Phylogenetic diversity of the intracellular symbiont *Wolbachia* in termites. *Mol Phylogenet Evol* 44:461-466.
- Low BS (1978) Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals. *Am Nat* 112:197-213.
- Lucas C, Fresneau D, Kolmer K, Heinze J, Delabie JHC, Pho DB (2002) A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). *Biol J Linn Soc* 75:249-259.
- Lucas C, Hughson BN, Sokolowski MB (2010a) Job switching in ants: role of a kinase. *Commun Integr Biol* 3:6-8.
- Lucas C, Kornfein R, Chakaborty-Chatterjee M, Schonfeld J, Geva N, Sokolowski M, Ayali A (2010b) The locust foraging gene. *Arch Insect Biochem Physiol* 74:52-66.
- Lucas C, Nicolas M, Keller L (2015) Expression of foraging and Gp-9 are associated with social organization in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Insect Mol Biol* 24:93-104.
- Lucas C, Pho DB, Fresneau D, Jallon JM (2004) Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. *J Insect Physiol* 50:595-607.
- Lucas C, Pho DB, Fresneau D, Jallon JM (2005) Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. *J Insect Physiol* 51:1148-1157.
- Lucas C, Sokolowski MB (2009) Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:6351-6356.
- Luchetti A, Trenta M, Mantovani B, Marini M (2004) Taxonomy and phylogeny of north mediterranean *Reticulitermes* termites (Isoptera, Rhinotermitidae): a new insight. *Insect Soc* 51:117-122.
- Luchetti A, Velonà A, Mueller M, Mantovani B (2013) Breeding systems and reproductive strategies in Italian *Reticulitermes colonies* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Soc* 60:203-211.
- Luque GM, Giraud T, Courchamp F (2013) Allee effects in ants. *J Anim Ecol* 82:956-965.
- Lüscher M (1961) Social control of polymorphism in termites. In: Kennedy JS (ed) *Insect Polymorphism*. Royal Entomological Society, London, pp 57-67.
- Machado RB, Aguiar L, Jones G (2017) Do acoustic indices reflect the characteristics of bird communities in the savannas of Central Brazil? *Landsc Urban Plan* 162:36-43.
- Machida M, Kitade O, Miura T, Matsumoto T (2001) Nitrogen recycling through proctodeal trophallaxis in the Japanese damp-wood termite *Hodotermopsis japonica* (Isoptera, Termitidae). *Insect Soc* 48:52-56.
- Maekawa K, Nakamura S, Watanabe D (2012) Termite soldier differentiation in incipient colonies is related to parental proctodeal trophallactic behavior. *Zool Sci* 29:213-217.
- Maistrello L, Sbrenna G (1996) Frequency of some behavioural patterns in colonies of *Kaloterme flavicollis* (Isoptera Kalotermitidae): the importance of social interactions and vibratory movements as mechanisms for social integration. *Ethol Ecol Evol* 8:365-375.
- Maklakov AA, Bilde T, Lubin Y (2003) Vibratory courtship in a web-building spider: signalling quality or stimulating the female? *Anim Behav* 66:623-630.



Bibliographie

- Martin M, Kukor J (1984) Role of mycophagy and bacteriophagy in invertebrate nutrition. In: Klug MJ, Reddy CA (eds) Current perspectives in microbial ecology. vol 257-263. American society for microbiology Washington, DC.
- Martin SJ, Vitikainen E, Shemilt S, Drijfhout FP, Sundstrom L (2013) Sources of variation in cuticular hydrocarbons in the ant *Formica exsecta*. J Chem Ecol 39:1415-1423.
- Matsuura A, Yao M, Aizawa T, Koganewasa N, Masaki K, Miyazawa M, Demura M, Tanaka I, Kawano K, Nitta K (2002a) Structural analysis of an insect lysozyme exhibiting catalytic efficiency at low temperatures. Biochemistry 41:12086-12092.
- Matsuura K (2001) Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. Oikos 92:20-26.
- Matsuura K (2002) Colony-level stabilization of soldier head width for head-plug defense in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). Behav Ecol Sociobiol 51:172-179.
- Matsuura K (2006) Termite-egg mimicry by a sclerotium-forming fungus. Proc R Soc Lond B Biol Sci 273:1203-1209.
- Matsuura K (2010) Sexual and asexual reproduction in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) Biology of termites: a modern synthesis. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 255-277.
- Matsuura K (2012) Multifunctional queen pheromone and maintenance of reproductive harmony in termite colonies. J Chem Ecol 38:746-754.
- Matsuura K, Fujimoto M, Goka K (2004) Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae). Insect Soc 51:325-332.
- Matsuura K, Fujimoto M, Goka K, Nishida T (2002b) Cooperative colony foundation by termite female pairs: altruism for survivorship in incipient colonies. Anim Behav 64:167-173.
- Matsuura K, Himuro C, Yokoi T, Yamamoto Y, Vargo EL, Keller L (2010) Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. Proc Natl Acad Sci USA 107:12963-12968.
- Matsuura K, Kobayashi N (2007) Size, hatching rate, and hatching period of sexually and asexually produced eggs in the facultatively parthenogenetic termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). Appl Entomol Zool 42:241-246.
- Matsuura K, Nishida T (2001a) Colony fusion in a termite: What makes the society "open"? Insect Soc 48:378-383.
- Matsuura K, Nishida T (2001b) Comparison of colony foundation success between sexual pairs and female asexual units in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). Popul Ecol 43:119-124.
- Matsuura K, Tamura T, Kobayashi N, Yashiro T, Tatsumi S (2007) The antibacterial protein lysozyme identified as the termite egg recognition pheromone. PloS ONE 2:e813.
- Matsuura K, Tanaka C, Nishida T (2000) Symbiosis of a termite and a sclerotium-forming fungus: Sclerotia mimic termite eggs. Ecol Res 15:405-414.
- Matsuura K, Vargo EL, Kawatsu K, Labadie PE, Nakano H, Yashiro T, Tsuji K (2009a) Queen succession through asexual reproduction in termites. Science 323:1687-1687.
- Matsuura K, Yamamoto Y (2011) Workers do not mediate the inhibitory power of queens in a termite, *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae). Insect Soc 58:513-518.
- Matsuura K, Yashiro T, Shimizu K, Tatsumi S, Tamura T (2009b) Cuckoo fungus mimics termite eggs by producing the cellulose-digesting enzyme β -glucosidase. Curr Biol 19:30-36.
- McDowall RM (2003) In defence of the caring male. Trends Ecol Evol 18:610-611.
- Meier R, Kotrba M, Ferrar P (1999) Ovoviviparity and viviparity in the Diptera. Biol Rev Camb Philos Soc 74:199-258.
- Melber A, Schmidt GH (1975) Ecological effects of the social behavior in two *Elasmucha* species (Heteroptera: Insecta). Oecologia 18:121-128.



- Meunier J, Delémont O, Lucas C (2011) Recognition in ants: Social origin matters. *PLoS ONE* 6:e19347.
- Meunier J, Kölliker M (2012) Parental antagonism and parent–offspring co-adaptation interact to shape family life. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 279:rsrb20121416.
- Miklas N, Čokl A, Renou M, Virant-Doberlet M (2003) Variability of vibratory signals and mate choice selectivity in the southern green stink bug. *Behav Processes* 61:131-142.
- Minkley N, Fujita A, Brune A, Kirchner WH (2006) Nest specificity of the bacterial community in termite guts (*Hodotermes mossambicus*). *Insect Soc* 53:339-344.
- Mirabito D, Rosengaus RB (2016) A double-edged sword? The cost of proctodeal trophallaxis in termites. *Insect Soc* 63:135-141.
- Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri T, Beutel RG (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346:763-767.
- Miura T, Kamikouchi A, Sawata M, Takeuchi H, Natori S, Kubo T, Matsumoto T (1999) Soldier caste-specific gene expression in the mandibular glands of *Hodotermopsis japonica* (Isoptera: termopsidae). *Proc Natl Acad Sci USA* 96:13874-13879.
- Miura T, Scharf ME (2011) Molecular basis underlying caste differentiation in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: A modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 211–253.
- Miyaguni Y, Nozaki T, Yashiro T (2017) The first report of gynandromorphy in termites (Isoptera; Kalotermitidae; *Neotermes koshunensis*). *Naturwissenschaften* 104:7-8.
- Miyazaki S, Yoshimura M, Saiki R, Hayashi Y, Kitade O, Tsuji K, Maekawa K (2014) Intracolony genetic variation affects reproductive skew and colony productivity during colony foundation in a parthenogenetic termite. *BMC Evol Biol* 14:177.
- Mock DW, Parker GA (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Møller A, Birkhead T (1993) Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behav Ecol Sociobiol* 33:261-268.
- Moore PJ, Moore AJ (2003) Developmental flexibility and the effect of social environment on fertility and fecundity in parthenogenetic reproduction. *Evol Dev* 5:163-168.
- Moran DT, Rowley JC (1975) The fine structure of the cockroach subgenital organ. *Tissue Cell* 7:91-105.
- Moriyama M, Nikoh N, Hosokawa T, Fukatsu T (2015) Riboflavin provisioning underlies *Wolbachia*'s fitness contribution to its insect host. *MBio* 6:e01732-01715.
- Mousseau TA, Fox CW (1998) *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Myles T (1999) Review of secondary reproduction in termites (Insecta: Isoptera) with comments on its role in termite ecology and social evolution. *Sociobiology* 33:1-43.
- Myles TG (1988) Dealation in termites (Isoptera). *Sociobiology* 14:61-88.
- Myles TG (2002) Alarm, aggregation, and defense by *Reticulitermes flavipes* in response to a naturally occurring isolate of *Metarhizium anisopliae*. *Sociobiology* 40:243-256.
- Nakashima K, Watanabe H, Saitoh H, Tokuda G, Azuma J-I (2002) Dual cellulose-digesting system of the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Insect Biochem Mol Biol* 32:777-784.
- Nalepa CA (2015) Origin of termite eusociality: trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. *Ecol Entomol* 40:323-335.
- Nalepa CA, Evans TA, Lenz M (2011) Antennal cropping during colony foundation in termites. *ZooKeys* 148:185-196.
- Nalepa CA, Jones SC (1991) Evolution of monogamy in termites. *Biol Rev* 66:83-97.
- Narins PM (1990) Seismic communication in anuran amphibians. *Bioscience* 40:268-274.
- Ni J, Tokuda G (2013) Lignocellulose-degrading enzymes from termites and their symbiotic microbiota. *Biotechnol Adv* 31:838-850.



Bibliographie

- Nikoh N, Hosokawa T, Moriyama M, Oshima K, Hattori M, Fukatsu T (2014) Evolutionary origin of insect–*Wolbachia* nutritional mutualism. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:10257-10262.
- Nobre T, Nunes L, Bignell DE (2008) Colony interactions in *Reticulitermes grassei* population assessed by molecular genetic methods. *Insect Soc* 55:66-73
- Nock SL (1992) *Sociology of the family*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Noirot C (1956) Les sexués de remplacement chez les termites supérieurs (Termitidae). *Insect Soc* 3:145-158.
- Noirot C (1970) The nests of termites. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 73-125.
- Noirot C, Darlington JP (2000) Termite nests: architecture, regulation and defence. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, pp 121-139.
- Nutting W (1966a) Colonizing flights and associated activities of termites. I. The desert damp wood termites *Paraneotermes simplicicornis* (Kalotermitidae). *Psyche* 73:131-149.
- Nutting W (1966b) Distribution and biology of the primitive dry-wood termite *Pterotermes occidentis* (walder)(Kalotermitidae). *Psyche* 73:165-179.
- Nutting WL (1969) Flight and colony foundation. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 1. Academic Press, New York and London, pp 233-282.
- O’Connell CE, Arnason BT, Hart LA (1997) Seismic transmission of elephant vocalizations and movement. *J Acoust Soc Am* 102:3124-3124.
- Ohkuma M (2008) Symbioses of flagellates and prokaryotes in the gut of lower termites. *Trends Microbiol* 16:345-352.
- Okot-Kotber BM (2011) Polymorphism and the development of the first progeny in incipient colonies of *Macrotermes michaelseni* (Isoptera, Macrotermitinae). *Ins Sci Appl* 1:147-150.
- Okuno M, Tsuji K, Sato H, Fujisaki K (2012) Plasticity of grooming behavior against entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the ant *Lasius japonicus*. *J Ethol* 30:23-27.
- Oppenheimer JR (1970) Mouthbreeding in fishes. *Anim Behav* 18:493-503.
- Orivel J, Grangier J, Foucaud J, Le Breton J, Andrès F-X, Jourdan H, Delabie JH, Fournier D, Cerdan P, Facon B (2009) Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecol Entomol* 34:504-512.
- Oster GF, Wilson EO (1978) *Caste and ecology in the social insects*. vol 12. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Otani S, Mikaelyan A, Nobre T, Hansen LH, Koné NGA, Sørensen SJ, Aanen DK, Boomsma JJ, Brune A, Poulsen M (2014) Identifying the core microbial community in the gut of fungus-growing termites. *Mol Ecol* 23:4631-4644.
- Pamilo P (1991) Life span of queens in the ant *Formica exsecta*. *Insect Soc* 38:111-119.
- Parker GA, Royle NJ, Hartley IR (2002) Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Phil Trans R Soc B* 357:295-307.
- Parman V, Vargo EL (2008) Population density, species abundance, and breeding structure of subterranean termite colonies in and around infested houses in central North Carolina. *J Econ Entomol* 101:1349-1359.
- Parri S, Alatalo RV, Kotiaho J, Mappes J (1997) Female choice for male drumming in the wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Anim Behav* 53:305-312.
- Peeters C, Liebig J (2009) Fertility signaling as a general mechanism of regulating reproductive division of labor in ants. In: Gadau J, Fewell J (eds) *Organization of insect societies: from genome to socio-complexity*. Harvard University Press, Cambridge, pp 220-242.
- Peeters C, Molet M (2010) Colonial reproduction and life histories. In: Lach L, Parr C, Abbott K (eds) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford pp 159-176.



- Penick CA, Trobaugh B, Brent CS, Liebig J (2013) Head-butting as an early indicator of reproductive disinhibition in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *J Insect Behav* 26:23-34.
- Peppuy A, Robert A, Bordereau C (2004) Species-specific sex pheromones secreted from new sexual glands in two sympatric fungus-growing termites from northern Vietnam, *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi*. *Insect Soc* 51:91-98.
- Perdereau E (2010) Biologie de l'invasion d'un termite américain en France: évolution de l'organisation sociale et conséquences sur le succès invasif. University of Tours (François Rabelais), Tours.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Dupont S, Dedeine F (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Ins Soc* 57:393-402.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Bankhead-Dronnet S, Dupont S, Zimmermann M, Vargo EL, Dedeine F (2013) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Mol Ecol* 22:1105-1119.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Vargo EL, Baudouin G, Xu Y, Labadie P, Dupont S, Dedeine F (2015) Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. *Mol Ecol* 24:2125-2142.
- Perdereau E, Dedeine F, Christidès J-P, Bagnères A-G (2010b) Variations in worker cuticular hydrocarbons and soldier isoprenoid defensive secretions within and among introduced and native populations of the subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*. *J Chem Ecol* 36:1189-1198.
- Perdereau E, Dedeine F, Christidès J-P, Dupont S, Bagnères A-G (2011) Competition between invasive and indigenous species: an insular case study of subterranean termites. *Biol Invasions* 13:1457-1470.
- Perrins C (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242-255.
- Pichon A, Kutnik M, Leniaud L, Darrouzet E, Châline N, Dupont S, Bagnères A-G (2007) Development of experimentally orphaned termite worker colonies of two *Reticulitermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 50:1015-1034.
- Pichon S, Chevasco V, Michaud C, Dupont S, Bagnères A-G, Dedeine F (2016) Phylosymbiosis in host-associated gut microbial communities in lower termites.
- Pierce AL, Lewis LA, Schneider SS (2007) The use of the vibration signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, *Apis mellifera*. *Ethology* 113:267-275.
- Pitnick S (1996) Investment in testes and the cost of making long sperm in *Drosophila*. *Am Nat* 148:57-80.
- Potrikus C, Breznak JA (1980) Uric acid-degrading bacteria in guts of termites [*Reticulitermes flavipes* (Kollar)]. *Appl Environ Microbiol* 40:117-124.
- Pratte M, Jeanne RL (1984) Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 66:177-188.
- Prestage JJ, Slifer EH, Stephens LB (1963) Thin-walled sensory pegs on the antenna of the termite worker, *Reticulitermes flavipes*. *Ann Entomol Soc Am* 56:874-878.
- Prestwich GD (1979) Interspecific variation in the defence secretions of *Nasutitermes* soldiers. *Biochem Syst Ecol* 7:211-221.
- Proske U (1969) Nerve endings in skin of the Australian black snake. *Anat Rec* 164:259-265.
- Provecho Y, Josens R (2009) Olfactory memory established during trophallaxis affects food search behaviour in ants. *J Exp Biol* 212:3221-3227.
- Raina A, Murphy C, Florane C, Williams K, Park YI, Ingber B (2007) Structure of spermatheca, sperm dynamics, and associated bacteria in Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 100:418-424.
- Raina AK, Bland JM, Dickens JC, Park YI, Hollister B (2003) Premating behavior of dealates of the Formosan subterranean termite and evidence for the presence of a contact sex pheromone. *J Insect Behav* 16:233-245.



Bibliographie

- Randall JA (1989) Individual footdrumming signatures in banner-tailed kangaroo rats *Dipodomys spectabilis*. *Anim Behav* 38:620-630.
- Randall JA (1994) Discrimination of footdrumming signatures by kangaroo rats, *Dipodomys spectabilis*. *Anim Behav* 47:45-54.
- Randall JA (1997) Species-specific footdrumming in kangaroo rats: *Dipodomys ingens*, *D. deserti*, *D. spectabilis*. *Anim Behav* 54:1167-1175.
- Randall JA, Rogovin KA, Shier DM (2000) Antipredator behavior of a social desert rodent: Footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behav Ecol Sociobiol* 48:110-118.
- Rantala M, Roff D (2005) An analysis of trade-offs in immune function, body size and development time in the Mediterranean Field Cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Funct Ecol* 19:323-330.
- Rebar D, Greenfield MD (2017) When do acoustic cues matter? Perceived competition and reproductive plasticity over lifespan in a bushcricket. *Anim Behav* 128:41-49.
- Reber A, Purcell J, Buechel S, Buri P, Chapuisat M (2011) The expression and impact of antifungal grooming in ants. *J Evol Biol* 24:954-964.
- Refsnider JM, Janzen FJ (2010) Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annu Rev Ecol Evol* 41:39-57.
- Reinhard J, Clément J-L (2002) Alarm reaction of European *Reticulitermes* termites to soldier head capsule volatiles (Isoptera, Rhinotermitidae). *J Insect Behav* 15:95-107.
- Reinhard J, Quintana A, Sreng L, Clément J-L (2003) Chemical signals inducing attraction and alarm in European *Reticulitermes* termites (Isoptera, Rhinotermitidae). *Sociobiology* 42:675-692.
- Requena GS, Buzatto BA, Munguia-Steyer R, Machado G (2009) Efficiency of uniparental male and female care against egg predators in two closely related syntopic harvestmen. *Anim Behav* 78:1169-1176.
- Ripa R, Castro L Presencia de la termita subterránea *Reticulitermes santonensis* de Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae) en la comuna de Quillota. In: XXII Chilean Congress of Entomology, Valdivia, 2000.
- Rissing SW, Johnson RA, Martin JW (2000) Colony founding behavior of some desert ants: geographic variation in metrosis. *Psyche* 103:95-101.
- Robinson GE, Grozinger CM, Whitfield CW (2005) Sociogenomics: social life in molecular terms. *Nat Rev Genet* 6:257-270.
- Röhrig A, Kirchner WH, Leuthold R (1999) Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insect Soc* 46:71-77.
- Roisin Y (1994) Intragroup conflicts and the evolution of sterile castes in termites. *Am Nat* 143:751-765.
- Roisin Y (2000) Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, Dordrecht, pp 95-119.
- Roisin Y (2006) Life history, life types and caste evolution in termites. In: Kipyatkov VE (ed) *Life cycles in social insects: behaviour, ecology and evolution*. St. Petersburg University Press, Saint Petersburg, pp 85-95.
- Roisin Y, Keller L (1993) Selective pressures on pleometrosis and secondary polygyny: a comparison of termites and ants. In: Keller L (ed) *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, New York, pp 402-42.
- Roisin Y, Korb J (2010) Social organisation and the status of workers in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: A modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 133-164.
- Roisin Y, Parmentier D (2016) Colony founding by unassisted neotronics in a termite with pseudergates, *Prorhinotermes canalifrons*. *Insect Soc* 63:163-167.
- Roonwal M (1970) Termites of the Oriental region. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 315-391.



- Rosengaus RB, Jordan C, Lefebvre M, Traniello J (1999) Pathogen alarm behavior in a termite: a new form of communication in social insects. *Naturwissenschaften* 86:544-548.
- Rosengaus RB, Guldin MR, Traniello JF (1998a) Inhibitory effect of termite fecal pellets on fungal spore germination. *J Chem Ecol* 24:1697-1706.
- Rosengaus RB, Malak T, MacKintosh C (2013) Immune-priming in ant larvae: social immunity does not undermine individual immunity. *Biol Lett* 9:20130563.
- Rosengaus RB, Maxmen AB, Coates LE, Traniello JF (1998b) Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Behav Ecol Sociobiol* 44:125-134.
- Rosengaus RB, Schultheis KF, Yalonetskaya A, Bulmer MS, DuComb WS, Benson RW, Thottam JP, Godoy-Carter V (2014) Symbiont-derived β -1, 3-glucanases in a social insect: mutualism beyond nutrition. *Front Microbiol* 5:607.
- Rosengaus RB, Traniello JF (1991) Biparental care in incipient colonies of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* Hagen (Isoptera: Termopsidae). *J Insect Behav* 4:633-647.
- Rosengaus RB, Traniello JFA (1993a) Disease risk as a cost of outbreeding in the termite *Zootermopsis angusticollis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:6641-6645.
- Rosengaus RB, Traniello JFA (1993b) Temporal polyethism in incipient colonies of the primitive termite *Zootermopsis angusticollis*: A single multiage caste. *J Insect Behav* 6:237-252.
- Rosengaus RB, Traniello JFA, Lefebvre ML, Carlock DM (2000) The social transmission of disease between adult male and female reproductives of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Ethol Ecol Evol* 12:419-433.
- Rosengaus RB, Zecher CN, Schultheis KF, Brucker RM, Bordenstein SR (2011) Disruption of the termite gut microbiota and its prolonged consequences for fitness. *Appl Environ Microbiol* 77:4303-4312.
- Ross KG, Matthews RW (1991) The social biology of wasps. Cornell University Press, Ithaca, London.
- Roth LM, Willis ER (1954) The reproduction of cockroaches. *Smiths Misc. Coll.* 122, 12:1-49.
- Roughgarden J (1991) The evolution of sex. *Am Nat* 138:934-953.
- Rouland-Lefèvre C (2000) Symbiosis with fungi. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, pp 289-306.
- Rouland-Lefèvre C, Inoue T, Johjima T (2006) *Termitomyces*/termite interactions. In: König H, Varma A (eds) *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*. Springer, Heidelberg, pp 335-350.
- Roulin A, Dreiss AN (2012) Sibling competition and cooperation over parental care. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford pp 133-149.
- Roy V, Girondot M, Harry M (2015) The distribution of *Wolbachia* in *Cubitermes* (termitidae, termitinae) castes and colonies: A modelling approach. *PLoS ONE* 10:e0116070.
- Royle NJ, Hartley IR, Parker GA (2004) Parental investment and family dynamics: interactions between theory and empirical tests. *Popul Ecol* 46:231-241
- Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (2012) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford.
- Rozen D, Engelmoer D, Smiseth P (2008) Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:17890-17895.
- Russell JC, Blackburn TM (2017) Invasive alien species: denialism, disagreement, definitions, and dialogue. *Trends Ecol Evol* 32:312-314.
- Sands WA (1965) Alate development and colony foundation in five species of *Trinervitermes* (Isoptera: Nasutitermitinae) in Nigeria, West Africa. *Insect Soc* 12:117-130.
- Savoyard J, Gamboa G, Cummings D, Foster R (1998) The communicative meaning of body oscillations in the social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Insect Soc* 45:215-230.



Bibliographie

- Scharf M, Wu-Scharf D, Zhou X, Pittendrigh B, Bennett G (2005a) Gene expression profiles among immature and adult reproductive castes of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Insect Mol Biol* 14:31-44.
- Scharf ME, Ratliff CR, Wu-Scharf D, Zhou X, Pittendrigh BR, Bennett GW (2005b) Effects of juvenile hormone III on *Reticulitermes flavipes*: changes in hemolymph protein composition and gene expression. *Insect Biochem Mol Biol* 35:207-215.
- Schluter D, Gustafsson L (1993) Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution* 47:658-667.
- Schmitt A, Schuster M, Barth FG (1994) Vibratory communication in a wandering spider, *Cupiennius getazi*: female and male preferences for features of the conspecific male's releaser. *Anim Behav* 48:1155-1171.
- Schneider SS (1991) Modulation of queen activity by the vibration dance in swarming colonies of the African honey bee, *Apis mellifera scutellata* (Hymenoptera: Apidae). *J Kans Entomol So* 64:269-278.
- Schön I, Martens K, van Dijk P (2009) *Lost sex: The evolutionary biology of parthenogenesis*. Springer, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- Schüch W, Barth FG (1990) Vibratory communication in a spider: female responses to synthetic male vibrations. *J Comp Physiol* 166:817-826.
- Scott D (1980) Functional aspects of the pair bond in winter in Bewick's swans (*Cygnus columbianus bewickii*). *Behav Ecol Sociobiol* 7:323-327.
- Seeley TD (1992) The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behav Ecol Sociobiol* 31:375-383.
- Seibel BA, Robison BH, Haddock SH (2005) Post-spawning egg care by a squid. *Nature* 438:929-929.
- Sen-Sarma P (1962) Some observations on swarming in nature and colony foundation under laboratory conditions in *Odontotermes assmuthi* (Holmgren) at Dera Dun. *Beitr Entomol* 12:292-297.
- Shaffer LR, Formanowicz D (1996) A cost of viviparity and parental care in scorpions: reduced sprint speed and behavioural compensation. *Anim Behav* 51:1017-1024.
- Sharman G (1976) Evolution of viviparity in mammals. In: Austin CR, Short RV (eds) *Reproduction in mammals: The evolution of reproduction*, vol 6. Cambridge University Press, London, New York, pp 32-70.
- Sharon G, Segal D, Ringo JM, Hefetz A, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E (2010) Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:20051-20056.
- Shaw S (1994) Detection of airborne sound by a cockroach 'vibration detector': a possible missing link in insect auditory evolution. *J Exp Biol* 193:13-47.
- Shellman-Reeve J (1999) Courting strategies and conflicts in a monogamous, biparental termite. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 266:137-144.
- Shellman-Reeve JS (1990) Dynamics of biparental care in the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis* (Hagen): response to nitrogen availability. *Behav Ecol Sociobiol* 26:389-397.
- Shellman-Reeve JS (1997a) Advantages of biparental care in the wood-dwelling termite, *Zootermopsis nevadensis*. *Anim Behav* 54:163-170.
- Shellman-Reeve JS (1997b) The spectrum of eusociality in termites. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 52-93.
- Shimada K, Lo N, Kitade O, Wakui A, Maekawa K (2013) Cellulolytic protist numbers rise and fall dramatically in termite queens and kings during colony foundation. *Eukaryot Cell* 12:545-550.
- Shimada K, Maekawa K (2010) Changes in endogenous cellulase gene expression levels and reproductive characteristics of primary and secondary reproductives with colony



- development of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Insect Physiol* 56:1118-1124.
- Shuster SM, Wade MJ (2003) Mating systems and strategies. Princeton University Press, Princeton.
- Sieber R, Leuthold RH (1981) Behavioural elements and their meaning in incipient laboratory colonies of the fungus-growing termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera: Macrotermitinae). *Insect Soc* 28:371-382.
- Sivinski J (1980) Sexual selection and insect sperm. *Fla Entomol* 63:99-111
- Smiseth PT, Darwell CT, Moore AJ (2003) Partial begging: an empirical model for the early evolution of offspring signalling. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270:1773-1777.
- Smiseth PT, Kölliker M, Royle NJ (2014) Parental care. In: Shuker D, Simmons L (eds) The evolution of insect mating systems. Oxford University Press, Oxford, pp 221-241.
- Smith RL (1976) Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae). *Ann Entomol Soc Am* 69:740-747.
- Smith RL (1979) Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding water bug. *Science* 205:1029-1031.
- Smith RL (2012) Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, Orlando, San Diego, New York, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo.
- Šobotník J, Hanus R, Roisin Y (2008) Agonistic behavior of the termite *Prorethra canalicifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Insect Behav* 21:521-534.
- Sokolowski M, Hansell R (1983) Elucidating the behavioral phenotype of *Drosophila melanogaster* larvae: Correlations between larval foraging strategies and pupation height. *Behav Genet* 13:267-280.
- Soroker V, Fresneau D, Hefetz A (1998) Formation of colony odor in ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *J Chem Ecol* 24:1077-1090.
- Soroker V, Lucas C, Simon T, Fresneau D, Durand JL, Hefetz A (2003) Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. *Insect Soc* 50:212-217.
- Spencer M, Blaustein L, Cohen JE (2002) Oviposition habitat selection by mosquitoes (*Culiseta longiareolata*) and consequences for population size. *Ecology* 83:669-679.
- Spoon TR, Millam JR, Owings DH (2006) The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Anim Behav* 71:315-326.
- Stansly PA, Korman AK (1993) Parthenogenic development in *Velocitermes* spp. (Isoptera: Nasutitermitinae). *Sociobiology (USA)* 23:13-24.
- Stein W, Sauer A (1999) Physiology of vibration-sensitive afferents in the femoral chordotonal organ of the stick insect. *J Comp Physiol* 184:253-263.
- Stephens PA, Sutherland WJ (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends Ecol Evol* 14:401-405.
- Stuart AM (1963) Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiol Zool* 36:85-96.
- Stuart AM (1979) The determination and regulation of the neotenic reproductive caste in the lower termites (Isoptera): with special reference to the genus *Zootermopsis* (Hagen). *Sociobiology (USA)*.
- Stuart AM (1967) Alarm, defense, and construction behavior relationships in termites (Isoptera). *Science* 156:1123-1125.
- Stuart AM (1972) Behavioral regulatory mechanisms in the social homeostasis of termites (Isoptera). *Am Zool* 12:589-594.
- Su N-Y (2002) Novel technologies for subterranean termite control. *Sociobiology* 40:95-101.
- Su N-Y, Ye W, Ripa R, Scheffrahn RH, Giblin-Davis RM (2006) Identification of Chilean *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) inferred from three mitochondrial gene DNA sequences and soldier morphology. *Ann Entomol Soc Am* 99:352-363.



Bibliographie

- Suarez AV, Holway DA, Liang D, Tsutsui ND, Case TJ (2002) Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Anim Behav* 64:697-708.
- Surbeck M, Mundry R, Hohmann G (2011) Mothers matter! Maternal support, dominance status and mating success in male bonobos (*Pan paniscus*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 278:590-598.
- Suryanarayanan S, Jeanne RL (2008) Antennal drumming, trophallaxis, and colony development in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 114:1201-1209.
- Suzuki S (2013) Biparental care in insects: Paternal care, life history, and the function of the nest. *J Insect Sci* 13:131.
- Suzuki S, Kitamura M, Matsubayashi K (2005) Matriphagy in the hump earwig, *Anechura harmandi* (Dermaptera: Forficulidae), increases the survival rates of the offspring. *J Ethol* 23:211-213.
- Tanaka H, Aoyagi H, Shina S, Dodo Y, Yoshimura T, Nakamura R, Uchiyama H (2006) Influence of the diet components on the symbiotic microorganisms community in hindgut of *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Appl Microbiol Biotechnol* 71:907-917.
- Tarumingkeng RC, Coppel H, Matsumura F (1976) Morphology and ultrastructure of the antennal chemoreceptors and mechanoreceptors of worker *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Cell Tissue Res* 173:173-178.
- Tasaki E, Sakurai H, Nitao M, Matsuura K, Iuchi Y (2017) Uric acid, an important antioxidant contributing to survival in termites. *PLoS ONE* 12:e0179426.
- Taylor CM, Hastings A (2005) Allee effects in biological invasions. *Ecol Lett* 8:895-908.
- Terry MD, Whiting MF (2005) Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* 21:240-257.
- Thomas LK (1994) The evolution of parental care in assassin bugs. University of Cambridge, Cambridge.
- Thompson GJ, Hebert PD (1998) Population genetic structure of the neotropical termite *Nasutitermes nigriceps* (Isoptera: Termitidae). *Heredity* 80:48-55.
- Thompson GJ, Lenz M, Crozier RH, Crespi BJ (2007) Molecular-genetic analyses of dispersal and breeding behaviour in the Australian termite *Coptotermes lacteus*: evidence for non-random mating in a swarm-dispersal mating system. *Aust J Zool* 55:219-227.
- Thorne BL, Traniello J, Adams E, Bulmer MS (1999) Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethol Ecol Evol* 11:149-169.
- Thorne BL (1984) Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. *Behav Ecol Sociobiol* 14:117-136.
- Thorne BL (1985) Termite polygyny: the ecological dynamics of queen mutualism. In: Hölldobler B, Lindauer M (eds) *Experimental behavioral ecology and sociobiology*. Fischer Verlag, Stuttgart, pp 325-341.
- Thorne BL, Breisch NL, Muscedere ML (2003) Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: influence of intraspecific competition and accelerated inheritance. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:12808-12813.
- Thorne BL, Breisch NL, Traniello JFA (1997) Incipient colony development in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 30:145-159.
- Thorne BL, Haverty MI (2000) Nest growth and survivorship in three species of neotropical *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Environ Entomol* 29:256-264.
- Thorne BL, Traniello JF (2003) Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. *Annu Rev Entomol* 48:283-306.
- Thornhill R, Alcock J (1983) *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Harvard.
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2005) Matriphagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888)(Atemnidae). *J Arachnol* 33:873-877.



- Tobin PC, Berec L, Liebhold AM (2011) Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecol Lett* 14:615-624.
- Traniello JF, Rosengaus RB, Savoie K (2002) The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:6838-6842.
- Travassos MA, Pierce NE (2000) Acoustics, context and function of vibrational signalling in a lycaenid butterfly–ant mutualism. *Anim Behav* 60:13-26.
- Trivers R (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man : the darwinian pivot*. Transaction Publishers, New York, pp 136-179.
- Trumbo ST (1996) Parental care in invertebrates. *Adv Study Behav* 25:3-51.
- Trumbo ST (2006) Infanticide, sexual selection and task specialization in a biparental burying beetle. *Anim Behav* 72:1159-1167.
- Trumbo ST (2012) Patterns of parental care in invertebrates. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, pp 81-100.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Grosberg RK (2003) Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:1078-1083.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:5948-5953.
- Tuthill JC, Wilson RI (2016) Mechanosensation and adaptive motor control in insects. *Curr Biol* 26:1022-1038.
- Ulyshen MD, Wagner TL, Mulrooney JE (2014) Contrasting effects of insect exclusion on wood loss in a temperate forest. *Ecosphere* 5:1-15.
- Uva P (2002) Relations phylogénétiques chez les termites du genre *Reticulitermes* en Europe. Description d'une nouvelle espèce. University of Tours (François Rabelais), Tours.
- van den Berghe PL (1979) *Human family systems: an evolutionary view*. Elsevier, New York.
- Van Oystaeyen A, Oliveira RC, Holman L, van Zweden JS, Romero C, Oi CA, d'Ettorre P, Khalesi M, Billen J, Wäckers F (2014) Conserved class of queen pheromones stops social insect workers from reproducing. *Science* 343:287-290.
- van Zweden JS (2010) The evolution of honest queen pheromones in insect societies. *Commun Integr Biol* 3:50-52.
- Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston M (1998) *Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites*. Westview Studies in Insect Biology. Westview Press, Boulder.
- Vargo EL (2003) Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution* 57:2805-2818.
- Vargo EL, Carlson JR (2006) Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. *Environ Entomol* 35:173-187.
- Vargo EL, Husseneder C (2009) Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annu Rev Entomol* 54:379-403.
- Vargo EL, Husseneder C (2010) Genetic structure of termite colonies and populations. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht, Heildeberg, London, New York, pp 321-347.
- Vargo EL, Husseneder C, Grace JK (2003) Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. *Mol Ecol* 12:2599-2608.
- Vargo EL, Husseneder C, Woodson D, Waldvogel MG, Grace JK (2006a) Genetic analysis of colony and population structure of three introduced populations of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in the continental United States. *Environ Entomol* 35:151-166.



Bibliographie

- Vargo EL, Juba TR, DeHeer CJ (2006b) Relative abundance and comparative breeding structure of subterranean termite colonies (*Reticulitermes flavipes*, *Reticulitermes hageni*, *Reticulitermes virginicus*, and *Coptotermes formosanus*) in a South Carolina lowcountry site as revealed by molecular markers. *Ann Entomol Soc Am* 99:1101-1109.
- Vargo EL, Labadie PE, Matsuura K (2012) Asexual queen succession in the subterranean termite *Reticulitermes virginicus*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 279:813-819.
- Vargo EL, Leniaud L, Swoboda LE, Diamond SE, Weiser MD, Miller DM, Bagnères A-G (2013) Clinal variation in colony breeding structure and level of inbreeding in the subterranean termites *Reticulitermes flavipes* and *R. grassei*. *Mol Ecol* 22:1447-1462.
- Vélez A, Gordon NM, Bee MA (2017) The signal in noise: acoustic information for soundscape orientation in two North American tree frogs. *Behav Ecol* 28:844-853.
- Verkerk R, Bravery A (2001) The UK termite eradication programme: justification and implementation. *Sociobiology* 37:351-360.
- Verkerk R, Bravery R A case study from the UK of possible successful eradication of *Reticulitermes grassei*. In: Final Workshop COST Action E22 Environmental Optimization of Wood Protection Lisboa-Portugal, 22nd-23rd, 2004. Citeseer.
- von Frisch K (1923) Über die 'Sprache' der Bienen *Zoologische Jahrbucher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 40:1-186.
- Von Frisch K (1967) The dance language and orientation of bees. Harvard University Press, Harvard.
- Waage JK (1979) Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203:916-918.
- Wang C, Powell JE, Liu Y (2002) A literature review of the biology and ecology of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in China. *Sociobiology* 40:343-364.
- Weesner FM (1956) The biology of colony foundation in *Reticulitermes hesperus* Banks. University of California Press, Berkeley.
- Weesner FM (1970) Termites of the nearctic region. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 2. Academic Press, New York and London, pp 477-525.
- Weidner H (1937) Termiten in Hamburg *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (Pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz* 47:593-596.
- Weidt A, Hofmann SE, König B (2008) Not only mate choice matters: fitness consequences of social partner choice in female house mice. *Anim Behav* 75:801-808.
- Weigensberg I, Fairbairn D (1994) Conflicts of interest between the sexes: a study of mating interactions in a semiaquatic bug. *Anim Behav* 48:893-901.
- Weil T, Rehli M, Korb J (2007) Molecular basis for the reproductive division of labour in a lower termite. *BMC Genomics* 8:198.
- Wen P, Ji B-Z, Liu S-W, Liu C, Sillam-Dussès D (2012) Sex-pairing pheromone in the Asian termite pest species *Odontotermes formosanus*. *J Chem Ecol* 38:566-575.
- Werren JH (1997) Biology of *Wolbachia*. *Annu Rev Entomol* 42:587-609.
- Werren JH, Baldo L, Clark ME (2008) *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nat Rev Microbiol* 6:741.
- West-Eberhard MJ (1979) Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc Am Philos Soc* 123:222-234.
- Weygoldt P (1980) Complex brood care and reproductive behaviour in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behav Ecol Sociobiol* 7:329-332.
- Whitman J, Forschler B (2007) Observational notes on short-lived and infrequent behaviors displayed by *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 100:763-771.
- Wilkinson W (1962) Dispersal of alates and establishment of new colonies in *Cryptotermes havilandi* (Sjöstedt) (Isoptera, Kalotermitidae). *Bull Entomol Res* 53:265-286.
- Williams R (1959) Flight and colony foundation in two *Cubitermes* species (Isoptera: Termitidae). *Insect Soc* 6:203-218.

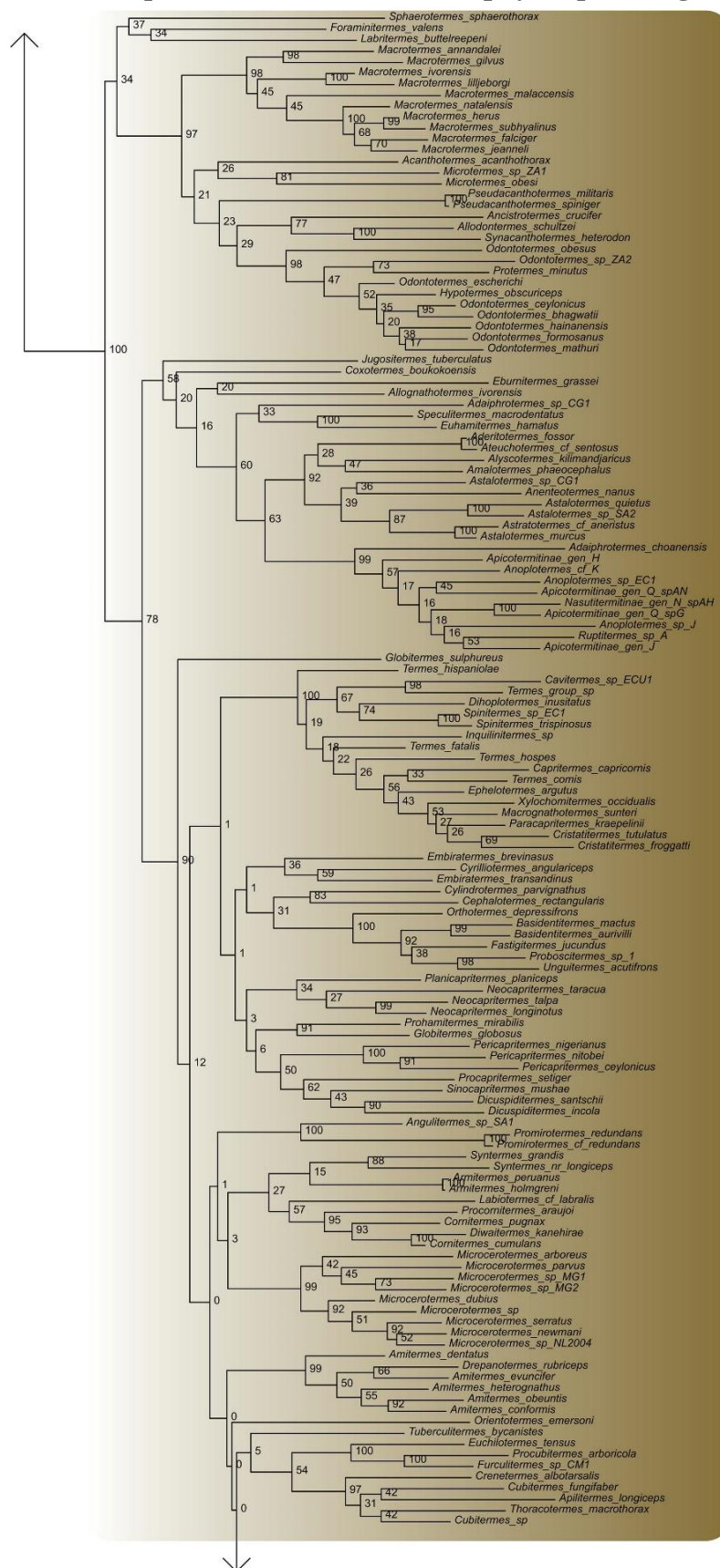


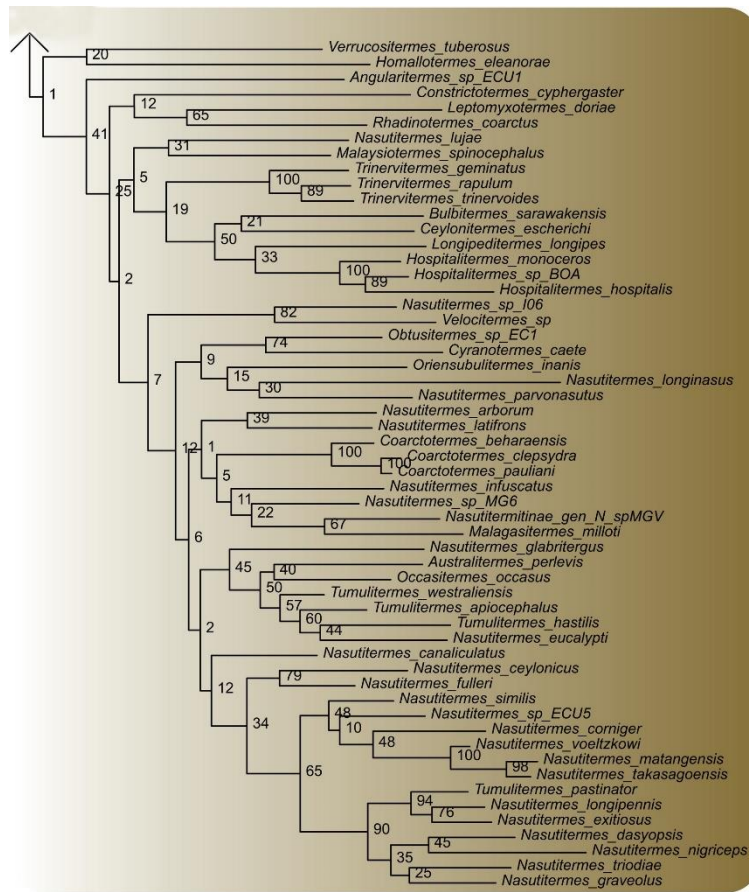
- Winkler DW, Sheldon FH (1993) Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:5705-5707.
- Wong JW, Lucas C, Kölliker M (2014a) Cues of maternal condition influence offspring selfishness. *PloS ONE* 9:e87214.
- Wong JW, Meunier J, Kölliker M (2013) The evolution of parental care in insects: the roles of ecology, life history and the social environment. *Ecol Entomol* 38:123-137.
- Wong JW, Meunier J, Lucas C, Kölliker M (2014b) Paternal signature in kin recognition cues of a social insect: concealed in juveniles, revealed in adults. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 281:20141236.
- Woelfenden GE (1975) Florida scrub jay helpers at the nest. *Auk* 92:1-15.
- Woyke J (1962) Natural and artificial insemination of queen honeybees. *Bee World* 43:21-25.
- Wu J, Su X, Kong X, Liu M, Xing L (2013) Multiple male and female reproductive strategies and the presence of a polyandric mating system in the termite *Reticulitermes labralis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 60:459-465.
- Wyatt TD (2003) Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge university press, Cambridge.
- Yack J, Smith M, Weatherhead P (2001) Caterpillar talk: acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:11371-11375.
- Yanagawa A, Shimizu S (2007) Resistance of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to *Metarhizium anisopliae* due to grooming. *BioControl* 52:75-85.
- Yanagawa A, Yokohari F, Shimizu S (2009) The role of antennae in removing entomopathogenic fungi from cuticle of the termite, *Coptotermes formosanus*. *J Insect Sci* 9:6.
- Ydenberg RC (1994) The behavioral ecology of provisioning in birds. *Ecoscience* 1:1-14.
- Ye Y, Jones SC, Ammar E-D (2009) Reproductive characteristics of imagos of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 102:889-894.
- Zhou W, Rousset F, O'Neill S (1998) Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using wsp gene sequences. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 265:509-515.
- Zhou X, Oi FM, Scharf ME (2006a) Social exploitation of hexamerin: RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:4499-4504.
- Zhou X, Song C, Grzymala T, Oi F, Scharf M (2006b) Juvenile hormone and colony conditions differentially influence cytochrome P450 gene expression in the termite *Reticulitermes flavipes*. *Insect Mol Biol* 15:749-761.
- Zhou X, Tarver MR, Bennett G, Oi F, Scharf M (2006c) Two hexamerin genes from the termite *Reticulitermes flavipes*: sequence, expression, and proposed functions in caste regulation. *Gene* 376:47-58.
- Zhukovskaya M, Yanagawa A, Forschler BT (2013) Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects* 4:609-630.
- Zimet M, Stuart AM (1982) Sexual dimorphism in the immature stages of the termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 7:1-7.



Annexes

Annexe 1 - Arbre phylogénétique de la famille des Termitidae obtenu par inférence bayésienne par maximum de vraisemblance sur six marqueurs moléculaires. Les noms de chaque famille sont indiqués sur la droite de l'arbre. Chaque nœud a été vérifié par calcul de bootstrap. Les (*) indiquent les familles non monophylétiques (Legendre et al., 2015).



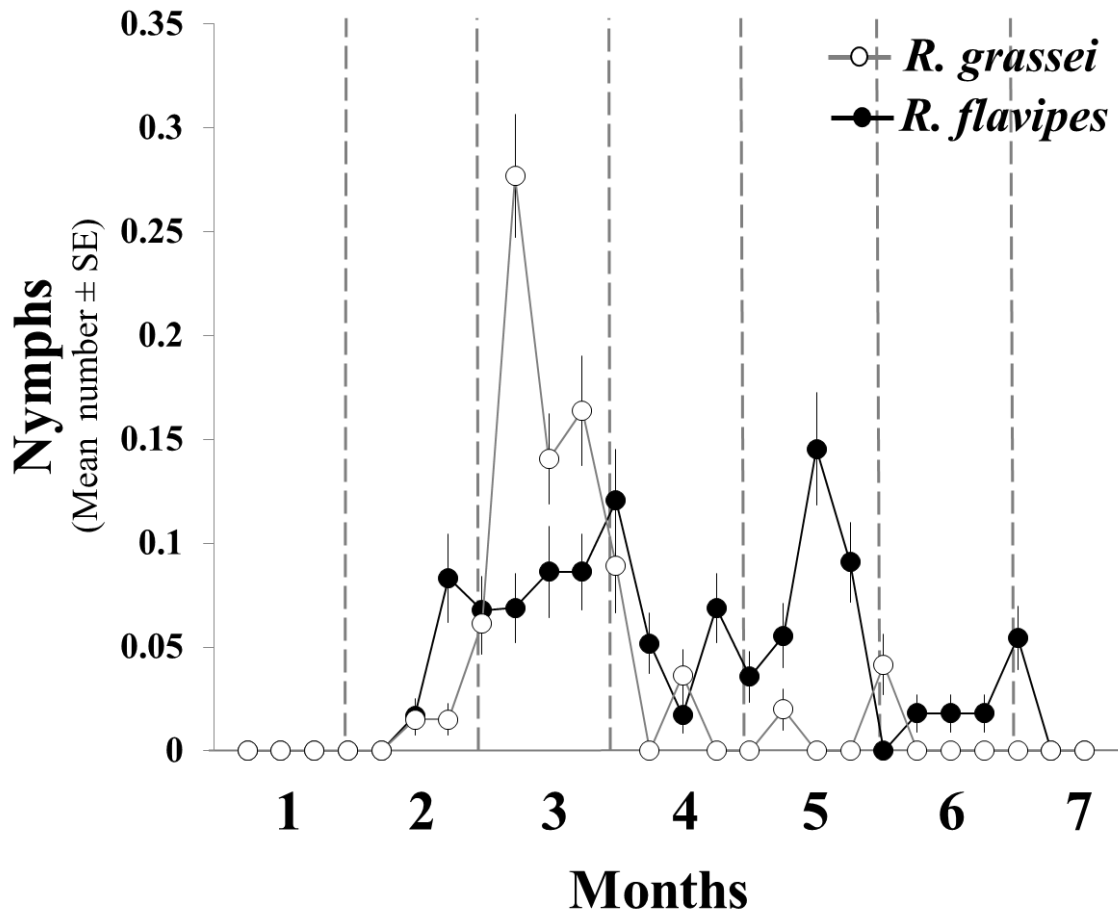


Annexe 2 - Number of replicates for each cross ID. The letters in the male and female columns are the codes for the colonies of origin for each reproductive used in the crosses.

Species	Cross ID		N
	Male	Female	
<i>R. grassei</i>	A	B	8
	A	C	6
	A	D	6
	B	A	9
	B	C	7
	B	D	6
	C	A	8
	C	B	8
	C	D	4
	D	A	9
	D	B	9
	D	C	7
<i>R. flavipes</i>	E	F	8
	E	G	8
	E	H	4
	F	E	8
	F	G	6
	F	H	7
	G	E	7
	G	F	7
	G	H	4
	H	E	8
	H	F	8
	H	G	3



Annexe 3 - Mean number (mean \pm S.E.) of nymphs produced per pair over the six months of the experiment for *R. grassei* (dashed gray line, N = 87) and *R. flavipes* (solid black line, N = 78). The dotted lines indicate the different months.



Annexe 4 - Results of the multiple pairwise comparisons used to assess the effect of species on each observation date. Bold values are significant.

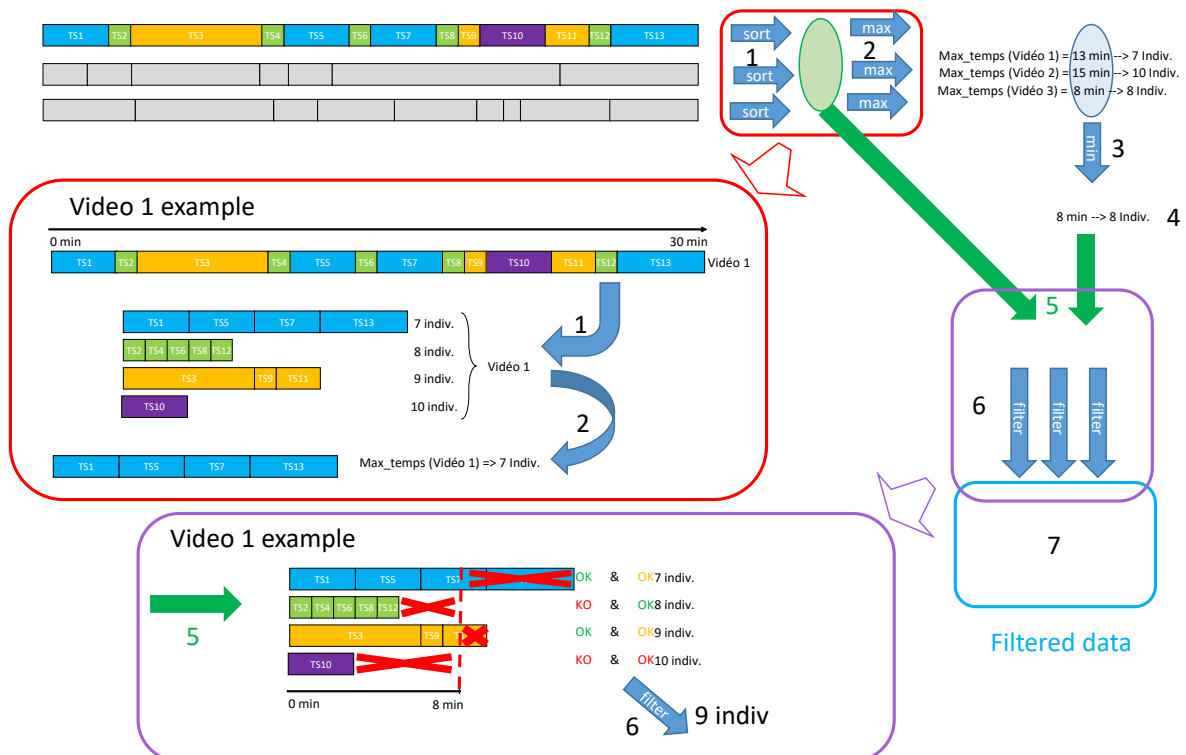
Time (Days)	Eggs		Larvae		Workers	
	W	P-value	W	P-value	W	P-value
7	4384.5	0.0004	3349.5	-	3349.5	-
14	3807.5	0.0056	3034	-	3034	-
21	2972.5	0.1697	2627	-	2627	-
28	2896.5	0.0267	2520.5	0.0381	2378.5	-
35	2599	0.0068	2282	0.1171	2109.5	0.2437
42	2574	0.0018	2755	<0.0001	2284	0.0011
49	2723.5	0.0003	2308.5	0.1036	2560	0.0003
56	2963.5	<0.0001	1984	0.7371	2765.5	<0.0001
63	2924	<0.0001	2040.5	0.422	2628.5	0.0001
70	2916.5	<0.0001	2381.5	0.0062	2426	0.0031
77	2776	<0.0001	2310	0.0034	2329.5	0.0026
84	2447.5	<0.0001	2008.5	0.0248	2228	0.0006
91	2455	<0.0001	2468.5	<0.0001	2027	0.0122
98	2254.5	<0.0001	2274.5	<0.0001	2210	0.0004
105	2256	<0.0001	2196	<0.0001	1876.5	0.0266
112	1792	0.0027	1651	0.007	2068	<0.0001
119	1791	0.0001	1907	<0.0001	2034	<0.0001
126	1462.5	0.3034	1615.5	0.0067	2000.5	<0.0001
133	1513	0.061	1568	0.0033	1975.5	<0.0001
140	1260.5	0.5455	1416	0.0592	1988	<0.0001
147	1418.5	0.1315	1386.5	0.0619	1919	<0.0001
154	1242.5	0.7721	1334	0.1122	1897	<0.0001
161	929.5	0.0004	1265	-	1870	<0.0001
168	1248.5	0.6482	1249	0.4268	1772	0.0001
175	1172.5	0.892	1198	0.7189	1754	<0.0001
182	825	0	1148.5	0.8591	1705	0.0001



Annexe 5 - Protocole de normalisation du jeu de données du chapitre 3.

Les chiffres 1 à 7 présents sur le schéma suivant correspondent chacun à une étape du protocole :

1. Mise en forme des séquences de chaque vidéo : pour chaque vidéo, les séquences ayant le même nombre d'individus sont mises bout à bout. Cela forme des *séquences assemblées*.
2. Sélection de la plus longue séquence assemblée pour chaque vidéo : pour chaque vidéo, on retient la durée de la plus longue séquence assemblée. C'est le *temps maximum de séquences cumulées* par vidéo.
3. Sélection du temps optimal : on sélectionne le temps le plus court parmi les temps maximum de séquences cumulées pour chaque vidéo. Ce *temps optimal* correspond ainsi au temps le plus long disponible pour un même nombre d'individu et par vidéo. Cette valeur sera unique pour l'ensemble des vidéos.
4. Obtention du couple (temps optimal / nombre d'individus idéal) : le *nombre d'individus idéal* correspond au nombre d'individu de la vidéo ayant permis de sélectionner le *temps optimal*.
5. Sélection des séquences respectant le critère temporel : on élimine les séquences assemblées dont le temps est inférieur au temps optimal.
6. Sélection du nombre d'individus optimal par vidéos : pour chaque vidéo, le nombre d'individu idéal ne correspond pas forcément au nombre d'individus présents dans les séquences restantes après la sélection du point 5). Pour pallier cela, le nombre d'individu le plus proche est sélectionné en privilégiant un nombre d'individu supérieur afin d'améliorer les statistiques de mesures. Pour chaque vidéo, un *nombre d'individu optimal* est ainsi sélectionné.
7. Création du jeu de données final : à partir de ce nombre d'individus optimal par vidéos, les séquences correspondantes sont sélectionnées en se limitant à une durée égale au temps optimal. Les données comportementales présentes dans cette séquence restante servent à alimenter le *jeu de données final* pour analyser les comportements.



Annexe 6 - Article scientifique soumis à Journal of Insect Physiology : « When predator odor makes groups stronger: effects on social organization in two termites », Lucas C., Brossette L., Lefloch L., Dupont S., Christidès J.-P. and Bagnères A.-G..

When predator odor makes groups stronger: effects on social organization in two termites

Christophe Lucas*, Lou Brossette, Lauriane Lefloch, Simon Dupont, Jean-Philippe Christidès and Anne-Geneviève Bagnères

Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte, UMR 7261 CNRS - Université François Rabelais. UFR Sciences & Techniques, Tours 37200, France

*Corresponding author: christophe.lucas@univ-tours.fr (Tel: +33 247-367-372, Fax: +33 247-366-966)

Abstract

Being able to detect a predator before any physical contact occurs with it, is crucial for individual survival. Predator presence can be detected thanks to several types of signals like the chemical cues. They are produced by the predators themselves or occur as a side effect of predator activity. In insects, chemical communication plays a key role. It is involved in diverse biological processes, including prey-predator or plant-insect interactions, courtship behaviour, and kin or species recognition. Chemical communication is largely mediated by cuticular hydrocarbons (CHCs). In social insects, CHCs are specifically involved in recognition processes and social organization (division of labour, caste ratios). In this study, we asked the following question: do CHCs produced by a predator influence termite social organization?

To find the answers, we studied how the termites *Reticulitermes grassei* and *R. flavipes* responded to the presence of CHCs produced by a predator, the ant species *Lasius niger*. More specifically, we quantified termite traits such as caste ratios, mortality rates, and CHC profile homogeneity. We also studied the aggressiveness of workers who had been exposed to predator-produced CHCs for two months. Our results show that the presence of predator-produced CHCs affected the native species *R. grassei* (survival rates increased and CHC profiles became more homogenous) but not the invasive *R. flavipes*. Differences between species are discussed around their invasive status.

Keywords: aggressive behavior; cuticular hydrocarbons; social organization; *Reticulitermes grassei*; *Reticulitermes flavipes*; subterranean termite



Introduction

In insects, cuticular chemical signatures are mostly composed of long-chain hydrocarbons called cuticular hydrocarbons (CHCs). They help reduce desiccation (Noble-Nesbitt, 1991, Rouault et al., 2000, Young et al., 2000, Gibbs & Rajpurohit, 2010) and, more importantly, are key to chemical communication (Blomquist & Bagnères, 2010). Indeed, CHCs play diverse roles thanks to their remarkable degree of functional diversity and are considered as pheromones. They help mediate prey-predator and plant-insect interactions, courtship behavior, dominance behavior, species recognition, chemical mimicry, and fertility cues (Blomquist et al., 1987, Cobb & Jallon, 1990, Dettner & Liepert, 1994, Bagnères et al., 1996, Monnin et al., 1998, Singer, 1998, Lucas et al., 2002, Ejima et al., 2005, Ejima et al., 2007, Krupp et al., 2008, Meunier et al., 2011, Wong et al., 2014). In social insects, they are involved in social organization. More specifically, CHCs have been integral in the evolution and maintenance of sociality because they are crucial to kin and nestmate recognition (Bonavita-Cougourdan et al., 1987, Bagnères et al., 1991b, Vander Meer et al., 1998, Lenoir et al., 1999, Soroker et al., 2003, Lucas et al., 2004, d'Ettorre & Heinze, 2005, Lucas et al., 2005, Martin & Drijfhout, 2009, Martin et al., 2013).

In eusocial insects, CHCs are pheromones that encode most of the information that allows the recognition of nestmates, castes (behaviorally specialized groups of individuals) or kin (Howard & Blomquist, 2005). They can also convey social origin (Meunier et al., 2011) or the daily tasks an individual has carried out (Greene & Gordon, 2003). Recognition processes involve matching a neural representation of the colony's template (called the "gestalt") with the odors exhibited by a given individual (Hölldobler & Wilson, 1990, Bagnères et al., 1998, Blomquist & Bagnères, 2010). Depending on the match, the conspecific may be accepted or rejected (excluded from the colony or even killed) (Hölldobler & Michener, 1980, Vander Meer & Morel, 1998, Lucas et al., 2005).

CHCs are also produced by some predator species, allowing their prey to detect them (Relyea, 2003, Sullivan et al., 2005). Being able to detect predators is a crucial part of individual and group survival, and predators sometimes exploit detection processes to misdirect naive prey (Bagnères et al., 1996, Turillazzi et al., 2000, Lorenzi et al., 2014). The chemical signatures of certain predators mimic those of their prey or are chemically insignificant, such that the chemical degree of matching elicits no reaction in prey species (Lenoir et al., 2001, Uboni et al., 2012). As a result, predators may enter colonies without triggering defensive behavior.

However, prey species can also use chemical communication to protect themselves and mount a defense against predators by detecting predator-specific chemical signatures and then warning conspecifics. Indeed, in social insects, alarm signals are the most commonly produced chemical signals after sex pheromones (Blum, 1985). Termites, ants, wasps, and bees have highly developed alarm signal systems, which are composed of multiple compounds emitted from various glands (Aquiloni & Tricarico, 2015). These alarm systems can be used to recruit nestmates to fend off nest attacks, as well as to simultaneously elicit aggressive behaviors. However, not all social insects show aggressive alarm responses. Indeed, some species panic and flee, as in the case of *Lasius alienus* (Regnier & Wilson, 1969). In contrast, *Pheidole dentata* initiate nest defense by recruiting major workers, if even one fire ant gets too close (Hölldobler & Wilson, 1990). These examples underscore the major importance of chemical signals in predator/prey dynamics and the role they play in detection, a crucial process. They also highlight, through the diversity of the behavioral responses observed, the necessity of assessing how predator signals are detected by prey and characterizing any ensuing responses.

In social insects, one adaptation to predation pressure is developmental flexibility in the caste system. It has been hypothesized that the distribution of individuals across castes varies to enhance colony fitness in accordance with variation in ecological factors such as predation or competition (Oster & Wilson, 1978, Wilson, 1985). The demonstration came for the first time from Passera and colleagues (1996). They demonstrated variations of the caste ratios when colonies of the ant *Pheidole pallidula* were submitted to



high competition pressure. Indeed, colonies exposed to greater competitive pressure produced more soldiers. In their study, the effects of the presence of conspecific colonies was tested using a foraging tunnel that was split in two with a wire mesh. The mesh allowed workers to detect the presence of foreigners; antennae and legs could pass through the mesh, but mortal injuries were impossible. According to the authors, this situation mimicked a natural foraging trail where competition could occur. The same experimental setup was used in the control treatment, except that the mesh was replaced by a plastic sheet, which prevented both contact between individuals and odor perception. After three weeks, the number of soldiers had increased in colonies “exposed” to competitors. Because recognition is based on chemical cues in social insects, this experiment raises questions about the role played by the chemical cues in the perception of competitors and/or predators. These questions were the objects of the present study.

Then, the aim of our study was to examine the impact of the odor of a predator on the two main termite species found in Europe: *Reticulitermes grassei* and *R. flavipes*. The termite *R. grassei* (Clément) can be found in France along the Atlantic coast (the departments of Charente-Maritime, Gironde and Landes). Populations have been abundant in this area and is considered as a native species in France (Kutnik et al., 2004, Lefebvre et al., 2016). *R. flavipes*, in contrast, was introduced to France around the 18th century. It arrived in French Atlantic harbors on boats coming from Louisiana (Austin et al., 2005, Perdereau et al., 2013). This species is currently found throughout France and Europe and is considered to be invasive (Ghesini et al., 2010, Perdereau et al., 2013). Both of these subterranean termite species are xylophagous and play an essential role in pine forest ecosystems, thanks to their ability to recycle organic matter (Davies et al., 2003). They live and forage in pieces of dead wood in which ants are also nesting (Hölldobler & Wilson, 1990). Interestingly, ants are the greatest predators of termites worldwide (Levieux, 1966, Maschwitz & Mühlenberg, 1975, Longhurst et al., 1978, Maschwitz & Schönegege, 1983, Lepage, 1984, Corbara & Dejean, 2000, Yusuf et al., 2014) yet share the same ecological niches as many of their prey, resulting in an intriguing predator/prey system. The ant *Lasius niger* is largely spread in France and particularly in anthropized area like *Reticulitermes* termites. Their cuticular profiles are stable in several European countries and they are known to deposit their odor on various substrate like their nest or the foraging area (Lenoir et al., 2009). In our study, termite species were sampled from sympatric populations, where they could have been experiencing similar predation pressure from the same predators, making their comparison even more interesting. Because we were dealing with one native and one invasive species, we expected interspecific differences. In particular, we tested if the presence of a predator odor affected caste ratios, mortality ratios, aggressiveness, and CHC profiles.

Materials and Methods

Colony collection and rearing conditions

Colonies of *R. grassei* and *R. flavipes* were collected in 2011 in forested habitat on Oléron Island (France, 45.966191, -1.272245), where both species occur sympatrically. Within the same species colonies were separated by at least 300 m to avoid collecting fused colonies (DeHeer et al., 2005, Perdereau et al., 2010a). Distances were confirmed using GPS data (Twonav Aventura, CompeGPS). In the laboratory, colonies were kept in a growth chamber under controlled conditions with a temperature of 26°C, a relative humidity of 60% and a light cycle based on La Rochelle (46.160862, -1.149139). Three colonies of the ant *Lasius niger* were collected near Azay-le-Rideau (47.261829, 0.465720) (France) in 2011. They were also reared under controlled conditions (26°C, 60% RH) and kept in plastic boxes until the chemical extractions were performed (see below).

Experimental setup used to measure caste ratios, mortality rates and to conduct predator odor tests

Termites were sampled from twenty field colonies for each species. Those colonies were kept in their original nesting material (e.g., wood, sand, soil) and brought to the laboratory. Then, all individuals were



removed and nesting material were discarded. They were then reared under constant conditions (26°C, 60% RH) in a 100 mm diameter plastic container (Star-pack, product number 112218), into which were placed several paper disks made of pure cellulose (90 mm diameter; Whatman 42) that were moistened weekly. These were the “field” nests. The paper disks were impregnated with a nutritive solution containing vitamins and inorganic salts (Argoud *et al.*, 1982). This nest design made it easy to quickly access individuals without harming the colony. It also facilitates colony experimentations, surveys of mortality rates and caste ratios, and behavioral observations within controlled environmental conditions. Mortality and caste ratio surveys were performed by taking weekly pictures of the colonies and counting the number of individuals overall and in each caste.

Odor treatments

Two sets of 350 workers per termite species were taken from ten field nests and sorted on a CO₂ pad. Each group of workers was used to setup a total of 10 “odor” nests, which were assigned to either “predator odor treatment” or “solvent treatment”. In contrast to the field nests, the odor nests contained only three paper disks (Fig. 1; each paper disk represents a quantity of food which can stand for months for 350 workers). The middle paper disk was the “odor” disk. For the “predator odor treatment”, cuticular hydrocarbons extracted from the predator (*L. niger*) were deposited on the “odor” disk. For the “solvent treatment”, only the extraction solvent was deposited on the “odor” disk. The odor disk was located in-between the two other paper disks (Fig. 1).

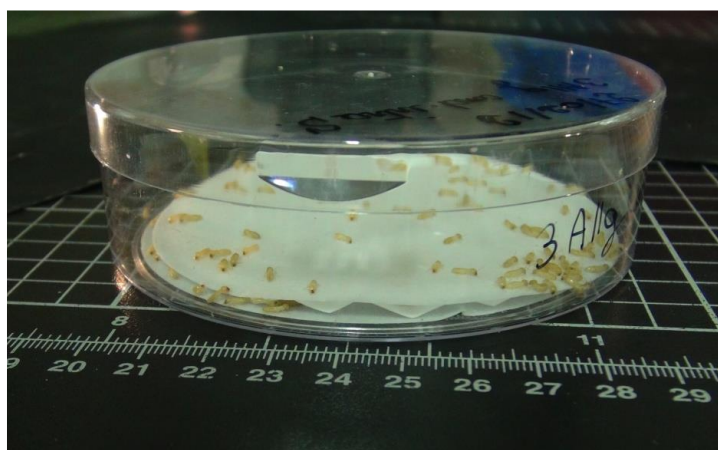


Figure 1. Profile view of the experimental nest setup used for odor tests.

The odor disk was freshly prepared at the beginning of the experiment and was replaced once, after one month (Fig. 2A). The two other disks were changed weekly and were impregnated with the same nutritive solution used in the field nests.

The predator odor sample was composed of a pool of three solvent extractions of 500 workers each extracted from three *L. niger* colonies. Collected individuals were sorted on a CO₂ pad then placed in a glass tube. CHCs were solvent extracted using 37.5 ml of heptane (Sigma) with on gentle vortex step of 1 min at medium speed. The extraction process was repeated a second time. A total volume of 75 ml was obtained. Then, for the “predator odor treatment”, 50 workers equivalent (2.5 ml) was deposited on the predator odor disks using a 1 ml glass syringe (Hamilton). For the “solvent treatment”, the same volume of solvent (2.5 ml) was deposited on the solvent odor disks.

Chemical extractions and analyses

For each termite species, twenty workers were taken from each of odor nests (predator odor treatment and solvent treatment) at day 0 and day 56 (2 months). The twenty workers were pooled and their CHCs were solvent extracted using 250 µl of heptane (Sigma) with one vortex step of 1 min at medium speed. The extraction process was repeated a second time. The samples were evaporated under a nitrogen flow



until dry evaporation was achieved and were then stored at -20°C . Before the analyses were performed, 10 μl of *n*-eicosane (*n*-C20; Sigma E-9752) at a concentration of 10^{-5} mg/ μl in heptane were added to each of the samples as an internal standard. Two μl of each sample were injected into a Perkin Elmer Auto System XL gas chromatograph coupled with a Perkin Elmer Turbomass mass spectrometer using an HTA model 110 automatic sampler (Alpha MOS, Toulouse). To confirm chemical identifications, samples were also injected into an Agilent 7890B gas chromatograph coupled with an Agilent 7000C mass spectrometer using a Gerstel MPS autosampler. Injectors were used in splitless mode (splitless time of 2 min) at a constant temperature of 250°C . The oven program temperature began at 50°C and ramped at $5^{\circ}\text{C}/\text{min}$ to 320°C (held 5 min). The carrier gas was Helium at a flow rate of 1 ml/min. Electron impact at 70 eV were recorded in scanning mode every 0.3 s with a scan lapse of 0.1 s and a mass scan range of 40 to 600 amu. Mass spectra were interpreted by fragmentation analysis and compared to previous publications (McLafferty & Tureček, 1993, Nelson & Blomquist, 1995, Clément *et al.*, 2001). Retention indices were based on a series of *n*-alkane standards (Fluka, 94234). Comparisons with the CHC profile of *L. niger* were performed using information from a previous publication (Lenoir *et al.*, 2009). Chemical analyses were carried out using TurboMass software (v. 5.4.2) for the Perkin Elmer machine and MassHunter software (v. B07) for the Agilent machine.

CHC profiles were analyzed, and the relative areas of all the identified chromatogram peaks were calculated (Tables 1 and 2). To compare changes in CHC profiles over time and between treatments, we calculated a matrix of Nei's genetic distances (D index) (Nei, 1972):

$$(1) \quad I_{xy} = \frac{\sum^n X_i \times Y_i}{\sqrt{\sum^n X_i^2 \sum^n Y_i^2}}$$

$$(2) \quad D = -\ln I_{xy}$$

Traditionally, Nei's distance has been used to quantify differences in chemical composition among individuals or colonies (Nowbahari *et al.*, 1990, Kaib *et al.*, 1991, Kaib *et al.*, 2004, Dronnet *et al.*, 2006, Lihoreau & Rivault, 2009, LeConte *et al.*, 2015). There are two steps in the formula used to calculate Nei's distance. I_{xy} (1) is the similarity index (1), where *n* is the number of peaks, X_i is the area (relative %) of peak *i* for sample *x*, and Y_i is the area (%) of peak *i* for sample *y*. Samples can be individuals, colonies, or conditions, among other things. *D* (2) is the Nei's distance index, which expresses the degree of heterogeneity. The Nei's distances is an index of dissimilarity and ranges between 0 and 1, where low values mean that CHC profiles are more homogeneous. In this study the Nei's distances were based on all the possible pairwise combinations between the chromatograms of the different colonies. They were calculated for each species after 2 months of treatments (predator odor and solvent treatments).

Behavioral tests

Behavioral tests involved trials between individuals from three different groups per species (*n*=10 per treatment and per species) (Fig. 2A): (i) individuals exposed to the predator odor for 2 months (predator odor treatment); (ii) individuals exposed to the solvent for 2 months (solvent treatment); and (iii) individuals taken directly from ten different field nests that had been kept in the same rearing room during the same time period but that had not experienced any treatments (hereafter referred to as naive individuals). The tests were performed for each species. Individuals taken from the predator odor treatment and the solvent treatment were sorted on a CO_2 pad and divided up equally into 3 sub-groups. Naive individuals were divided into 2 sub-groups only, with a total number of termites equal to the number of individuals they will faced up during the trials.

Two types of trials were conducted (Fig. 2B): (i) control trials, in which individuals from two identical sub-groups encounter each other, meaning that they are nestmates that had experienced the same



treatment (i.e., predator odor or solvent) and (ii) treatment trials, in which individuals that had experienced a treatment (i.e., predator odor or solvent) encountered naive individuals, meaning that they are non-nestmates that had experienced or not experienced a treatment. Individuals from each sub-group were placed in separate 25 ml glass containers positioned upside down on a moist paper disk (47 mm diameter; Whatman 42) in a 100 mm diameter closed plastic box (Star-pack, 112218); there was no contact between the two paper disks. The boxes were kept at 26°C and 60% relative humidity for 24 h. Next, a glass divider was inserted into the box such that the termites were kept separated as the glass containers were removed. One minute later, the glass divider was also removed, and the termites were able to freely interact for 24 h, after which time a mortality survey was conducted.

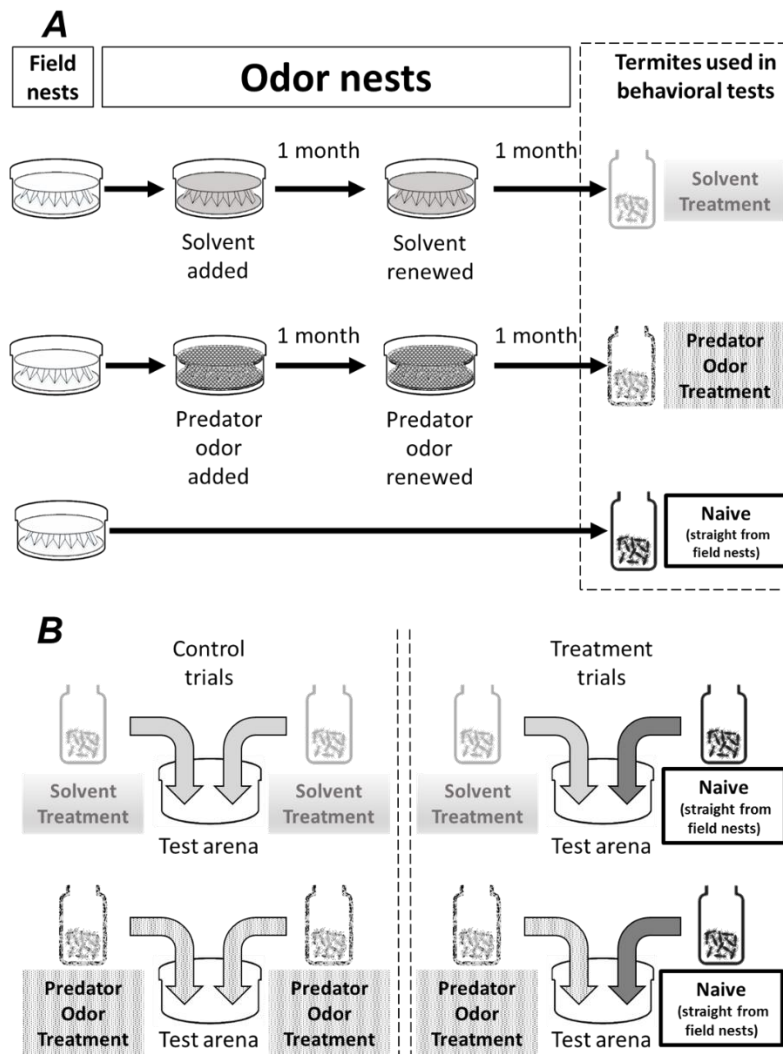


Figure 2. (A) Experimental design used in the chemical exposure experiments using solvent and predator odor to produce treated termites ($n=10$ per treatment). Naive workers were extracted directly from ten other field nests and were not submitted to any chemical treatments. Treated and naive workers were then used in behavioral tests (B). Control trials involved only termites from the same treated box. Treatment trials occurred between treated and naive termites.

Treated individuals were distinguished from naive ones using Nile blue A coloration (Aldrich, 121479). Only naive workers were stained (a control experiment was done, see below). Nile blue is known to stain lipid tissues and was successfully used to follow termites over a period of 11 weeks (Bagnères, 1989, Evans, 1997). The dye was diluted in acetone at 200 $\mu\text{g}/\text{ml}$ and stirred for 1 h with a magnetic bar. Paper disks of pure cellulose (90 mm diameter; Whatman 42) were impregnated with 20 ml of the solution. They were placed in the solution twice, for 5 min each time (the disks were flipped before the second soaking). The disks were then dried overnight at 40°C to remove all traces of the solvent. Two of the dyed



disks were then moistened and added to a plastic box (100 mm diameter; Star-pack, 112218) containing 700 naive workers during 7 days. Only colored naive workers were used in the behavioral tests.

A control experiment examining the potential effects of the Nile blue dye was performed using the same behavioral setup with 100 naive termites. Workers were taken from 10 field nests (5 per species) and dyed as described above. They were divided up equally into 2 sub-groups with 50 termites each. The 2 sub-groups from the same nest were then allowed to engage in encounters with each other's. No evidence of toxicity or enhanced aggressiveness was observed. Indeed, mortality did not differ from zero (one-sample signed rank test) for both species (*R. grassei*: 1st quartile=0.000, 4th quartile=0.010, W=3, p>0.05; *R. flavipes*: 1st quartile= 0.000, 4th quartile=0.085, W=6, p>0.05).

Statistical analyses

The Nei's distance, the mortality ratios of the behavioral tests and the number of reproductives and soldiers were analyzed with treatments and species as explanatory variables. The data were analyzed using a non-parametric paired test (Wilcoxon) because the same colonies experienced different treatments and because of sample sizes. Data of the control experiment examining the effects of the Nile blue dye were analyzed using a one-sample signed rank test. All statistics were performed using Sigmastat (v. 12.5, Systat Inc.).

Results

CHC profiles

The chromatograms revealed that the CHC profiles most often had 49 peaks in the case of *R. grassei* (Tab. 1) and 31 peaks in the case of *R. flavipes* (Tab. 2). The identified CHCs of these two termite species and their ant predator were mostly identical to those published previously (Vauchot *et al.*, 1996, Lenoir *et al.*, 2009). Although quantitative differences appeared over time for the predator odor and solvent groups, there were no qualitative differences (all peaks were present for all treatments for both species). The absence of qualitative differences between treatments (Tab. 1 & 2) means that, in the predator odor treatment, CHCs extracted from ants and deposited on the odor disk did not become part of the termites' CHC profiles, even after 2 months of exposure.

Quantitative differences in CHC profiles over time were analyzed using Nei's distances, which is based on the relative areas of all the peaks for both species and treatments. It was thus possible to quantify CHC profile homogeneity (Fig. 3). For *R. grassei*, Nei's distances declined significantly in the predator odor group as compared to in the solvent group (Fig. 3A; W=-41, p=0.037), meaning that CHC profiles were more homogenous in the predator odor group than in the solvent group. This was not true for *R. flavipes*, for whom no treatment-related differences were observed (Fig. 3B; W=-1, p>0.05).

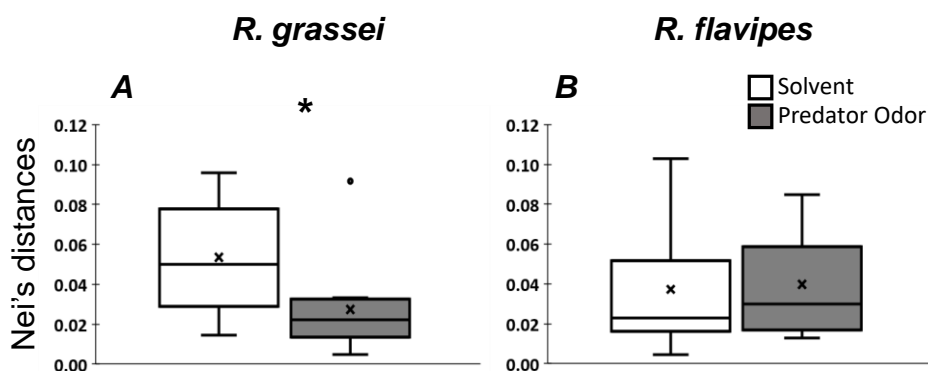
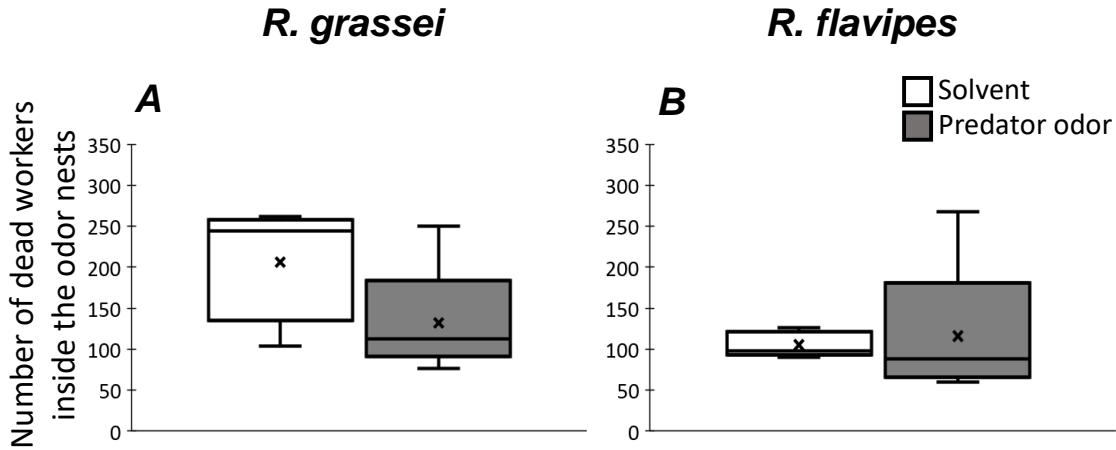


Figure 3. Chemical heterogeneity indexes (Nei's distances) for *R. grassei* (A) and *R. flavipes* (B). N=10 for each treatment and each species. They were calculated using the relative areas of the chemical compounds present on termite cuticles after 2 months of treatments (solvent and predator odor treatments) (* indicates p<0.05).



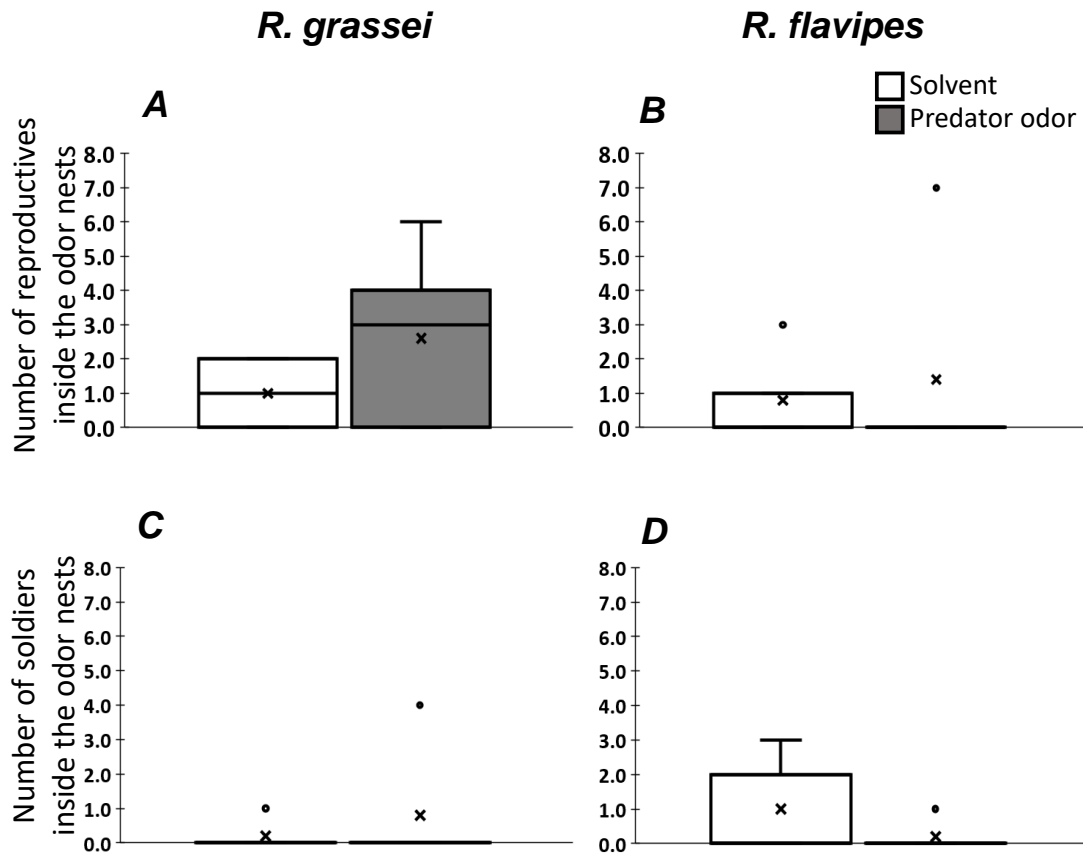
Caste development and mortality inside the odor nests

We tested the effects of the two treatments over the two months' period inside the odor nests. The treatments did not affect significantly the number of dead workers inside the odor nests in either species (Sup. Fig. 1A, B; all $p > 0.05$).



Supplementary Figure 1. Number of dead workers inside the odor nests after 2 months of treatment in *R. grassei* (A) and *R. flavipes* (B). N=10 for each treatment and each species.

Nor did exposure to predator odor or solvent significantly increase the production of reproductives (Sup. Fig. 2A, B) or soldiers (Sup. Fig. 2C, D) in either species (all $p > 0.05$).



Supplementary Figure 2. Number of reproductives and soldiers inside the odor nests for both treatments on day 56 (at 2 months), for *R. grassei* (A and C, respectively) and *R. flavipes* (B and D, respectively). N=10 for each treatment and each species.



Behavioral tests

The control trials showed that the odor treatments did not affect mortality in either species (Fig. 4A, *R. grassei*: $W=-6$, $p>0.05$; Fig. 4B, *R. flavipes*: $W=-6$, $p>0.05$).

Analyses within species revealed that the species displayed different responses in the treatment trials. In *R. grassei*, mortality was lower in the predator odor group than in the solvent group (Fig. 4C; $W=-28$, $p=0.016$). No such difference was observed in *R. flavipes* (Fig. 4D; $W=-10$, $p>0.05$). In the case of the naive termites which were tested versus treated individuals, there was no treatment-related effect on mortality in either species (Fig. 4E, *R. grassei*: $W=2$, $p>0.05$; Fig. 4F, *R. flavipes*: $W=4$, $p>0.05$). Analyses between species within treatments (Fig. 4C, D) revealed significant differences for the solvent treatment ($U=1.0$, $p<0.001$) and the predator odor treatment ($U=9.5$, $p=0.007$).

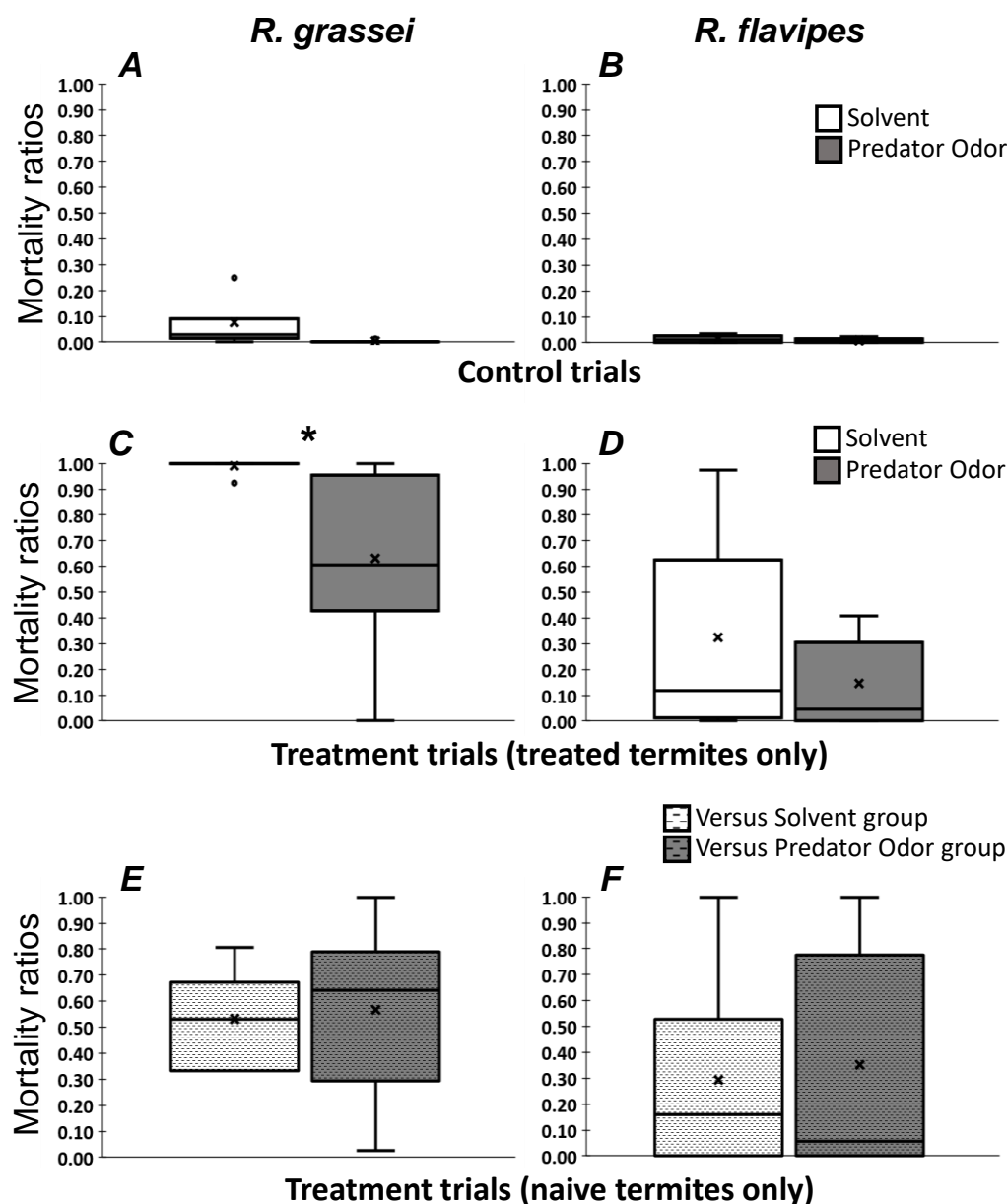


Figure 4. Mortality ratios (mean \pm SE) observed during behavioral tests conducted with *R. grassei* (A, C, E) and *R. flavipes* (B, D, F) (* indicates $p<0.05$; a value of 1 indicates that all the individuals died). $N=10$ for each treatment and each species. Two types of trials were performed: control trials in which encounters occurred among termites originated from the same treated box (A, B) and treatment trials in which encounters occurred between treated and naive termites (C, D: mortality of treated termites only; E, F: mortality of naive termites only).



Peaks	Compounds	KI	Field nests (day 0)		Solvent (day 56)		Predator odor (day 56)	
			Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
IS	<i>n</i> -C20	2013	-	-	-	-	-	-
1	unknown	2195	0.06	0.01	0.09	0.03	0.10	0.02
2	9-C25:1	2471	0.06	0.01	0.07	0.02	0.06	0.01
3	<i>n</i> -C25	2497	0.22	0.02	0.17	0.06	0.21	0.03
4	13-, 11-MeC25	2531	0.29	0.02	0.13	0.05	0.21	0.03
5	7-MeC25	2538	0.07	0.01	0.13	0.07	0.10	0.01
6	5-MeC25	2547	1.41	0.14	0.83	0.20	1.18	0.09
7	unknown	2559	0.06	0.01	0.08	0.03	0.07	0.02
8	unknown	2569	0.03	0.01	0.04	0.02	0.03	0.01
9	unknown	2578	0.03	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01
10	5,17-dimeC25	2583	0.06	0.03	0.04	0.01	0.06	0.01
11	<i>n</i> -C26	2594	0.76	0.05	0.44	0.10	0.68	0.10
12	13-, 12-, 11-MeC26	2629	0.67	0.07	0.43	0.08	0.51	0.06
13	6-, 5-MeC26	2642	1.20	0.14	0.80	0.14	1.12	0.05
14	4-, 2-MeC26	2654	0.44	0.10	0.40	0.05	0.46	0.01
15	9-C27:1	2674	0.59	0.12	0.39	0.12	0.38	0.07
16	<i>n</i> -C27	2701	21.26	1.27	19.51	1.32	22.27	1.87
17	13-, 11-MeC27	2733	14.84	0.66	11.32	2.07	12.45	0.23
18	7-MeC27	2740	1.76	0.08	2.24	0.60	2.53	0.26
19	5-MeC27 + 11,15-diMeC27	2752	19.36	0.81	18.39	1.80	20.04	1.60
20	3-MeC27	2770	0.85	0.12	1.45	0.16	1.26	0.15
21	5,17-diMeC27	2781	4.86	0.53	4.15	0.41	4.52	0.55
22	<i>n</i> -C28	2796	3.15	0.17	3.64	0.30	4.01	0.15
23	14-, 13-, 12-MeC28	2827	0.78	0.05	0.68	0.08	0.93	0.13
24	6-, 5-MeC28	2841	1.32	0.08	1.31	0.12	1.63	0.16
25	4-MeC28	2854	0.35	0.04	0.34	0.05	0.41	0.03
26	2-MeC28	2859	0.37	0.04	0.83	0.12	0.74	0.05
27	9-C29:1	2873	0.45	0.08	2.00	0.59	1.09	0.26
28	unknown	2886	0.03	0.01	0.02	0.01	0.02	0.01
29	<i>n</i> -C29	2897	4.26	0.36	5.73	0.97	4.41	0.55
30	unknown	2919	0.24	0.06	0.13	0.06	0.13	0.05
31	13-, 11-MeC29	2928	2.66	0.17	2.62	0.14	2.10	0.07
32	7-MeC29	2937	0.23	0.03	0.83	0.13	0.60	0.09
33	5-MeC29	2950	11.89	0.58	13.03	0.92	10.51	0.63
34	3-MeC29	2969	0.17	0.02	0.48	0.12	0.57	0.17
35	5,17-diMeC29	2977	1.16	0.11	1.79	0.36	1.31	0.10
36	unknown	2998	0.08	0.02	0.25	0.09	0.22	0.04
37	<i>n</i> -C30	3003	0.20	0.05	0.36	0.09	0.28	0.07
38	unknown	3013	0.02	0.00	0.04	0.02	0.02	0.00
39	14-, 12-MeC30	3025	0.09	0.01	0.08	0.01	0.08	0.01
40	6-MeC30	3040	0.07	0.01	0.07	0.01	0.06	0.01
41	2-MeC30	3052	0.16	0.03	0.13	0.02	0.12	0.02
42	unknown	3074	0.03	0.01	0.34	0.11	0.11	0.04
43	15-, 13-, 11-MeC31	3126	0.66	0.09	1.22	0.31	0.57	0.09
44	13,17-diMeC31	3150	1.45	0.14	1.53	0.22	1.17	0.08
45	5,17-diMeC31	3173	0.25	0.03	0.38	0.04	0.29	0.05
46	17-, 15-, 13-MeC33	3324	0.35	0.06	0.59	0.14	0.21	0.05
47	17-, 15-, 13-MeC35	3524	0.19	0.04	0.23	0.09	0.09	0.03
48	5,17-dimeC35	3572	0.14	0.03	0.08	0.02	0.03	0.01
49	5,17-diMeC37	3768	0.38	0.09	0.16	0.07	0.04	0.01

Table 1. Compounds identification of the cuticular profiles for *R. grassei*. The relative areas are reported in proportions (mean \pm SE; N=10 per treatments) for the field nests at day 0, and for the two treatment groups (solvent and predator odor) at day 56. Peaks: peak numbers (IS: internal standard); Compounds: identified compound with their names; KI: Kovats retention Index (mean).



Peaks	Compounds	KI	Field nests (day 0)		Solvent (day 56)		Predator odor (day 56)	
			Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
IS	<i>n</i> -C20	2016	-	-	-	-	-	-
1	<i>n</i> -C22	2194	0,09	0,01	0,14	0,02	0,08	0,01
2	2-MeC22	2260	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
3	9-C23:1	2271	0,55	0,09	0,62	0,20	0,25	0,07
4	X-C23:1	2277	0,06	0,01	0,05	0,01	0,02	0,01
5	X'-C23:1	2286	0,07	0,02	0,09	0,03	0,13	0,04
6	<i>n</i> -C23	2301	6,81	0,44	9,40	1,04	8,78	0,91
7	11-, 7-MeC23	2334	0,91	0,07	1,17	0,18	0,83	0,13
8	2-MeC23	2360	1,47	0,07	1,48	0,15	1,24	0,08
9	X-C24:1 + 3-MeC23	2370	0,69	0,07	0,63	0,06	0,41	0,05
10	<i>n</i> -C24	2397	3,85	0,20	3,54	0,15	4,03	0,43
11	12-, 11-MeC24	2433	1,34	0,10	1,38	0,16	1,06	0,16
12	3-MeC24	2452	0,22	0,03	0,18	0,03	0,05	0,02
13	2-MeC24	2468	11,99	0,30	12,79	0,79	12,86	0,99
14	9-C25:1 + X,X'-C25:2	2482	15,86	1,19	12,67	0,92	9,43	1,19
15	<i>n</i> -C25	2505	15,86	0,93	15,97	0,80	19,74	1,93
16	13-, 11-MeC25	2540	19,03	1,26	23,05	2,30	24,43	2,60
17	7,9-C25:2 + 5-MeC25	2547	4,42	0,33	3,83	0,89	2,79	0,36
18	2-MeC25 + X,X'-C25:2	2565	6,40	0,28	4,89	0,38	4,48	0,46
19	3-MeC25	2573	6,80	0,39	6,40	0,82	8,20	0,17
20	unknown	2593	0,44	0,13	0,11	0,04	0,23	0,10
21	<i>n</i> -C26	2606	0,95	0,23	0,47	0,10	0,41	0,20
22	unknown	2624	0,11	0,02	0,05	0,01	0,01	0,00
23	12-, 11-MeC26	2629	0,31	0,03	0,29	0,04	0,21	0,05
24	2-MeC26	2661	0,37	0,06	0,25	0,04	0,15	0,05
25	11-MeC35	3526	0,16	0,03	0,13	0,01	0,06	0,03
26	11-MeC37	3721	0,33	0,10	0,14	0,02	0,04	0,03
27	11,15-diMeC37	3743	0,28	0,07	0,11	0,02	0,02	0,02
28	5,17-diMeC37	3768	0,27	0,06	0,11	0,01	0,03	0,02
29	11-MeC39	3917	0,11	0,05	0,02	0,01	0,00	0,00
30	11,15-diMeC39	3939	0,12	0,05	0,03	0,01	0,00	0,00
31	5,17-diMeC39	3965	0,12	0,05	0,02	0,01	0,00	0,00

Table 2. Compounds identification of the cuticular profiles for *R. flavipes*. The relative areas are reported in proportions (mean \pm SE; N=10 per treatments) for the field nests at day 0, and for the two treatment groups (solvent and predator odor) at day 56. Peaks: peak numbers (IS: internal standard); Compounds: identified compound with their names; KI: Kovats retention Index (mean).

Discussion

Our study focused on how termites of two species - *Reticulitermes grassei* and *R. flavipes* - responded when exposed to the odor of a predator. More specifically, we examined several traits related to social organization, variation over time of the CHC profiles, and aggressiveness. We found that the two species responded differently to study treatments. First, in *R. grassei*, CHC profile homogeneity increased in the



group exposed to predator odor but not in the group exposed to solvent. Second, *R. grassei* workers exposed to predator odor had lower mortality rates than those exposed to solvent; there was no difference for *R. flavipes*. The treatments did not affect caste development in either species, as the production of reproductives and soldiers was unchanged. Taken together, these results suggest that, at least in *R. grassei*, prolonged exposure to predator odor influenced behavior, social organization, and fitness because survival rates increased and CHC profiles changed. Interestingly, it was not the case for the invasive species *R. flavipes*.

Our analysis of CHCs showed that, in *R. grassei*, exposure to predator odor increased CHC profile homogeneity. In contrast, CHC profiles remained relatively heterogeneous in the group exposed to solvent. These results match those of previous studies, in which *R. grassei* displayed a high degree of CHC profile variation (Perdereau *et al.*, 2011). In several social insect species, colony odor is kept homogenous thanks to chemical cues transferred among nestmates via social interactions such as trophallaxis and physical contacts (Soroker *et al.*, 1998, Vander Meer *et al.*, 1998, Lenoir *et al.*, 2001, Soroker *et al.*, 2003, Lucas *et al.*, 2004, Lucas *et al.*, 2005, Blomquist & Bagnères, 2010). The presence of predator odor may have induced a stress response in *R. grassei* colonies, resulting in them clustering closer together. This increase in physical contacts may have involved more social interactions as well. This hypothesis could explain the greater homogeneity in CHC profiles that were reflected in the decreased Nei's distances observed in *R. grassei*.

Interestingly, *R. flavipes* did not show a similar response to predator odor. CHC profile homogeneity was the same in the predator odor group and in the solvent group, suggesting that social interactions in *R. flavipes* are less affected by environmental conditions. Again, this finding matches those of previous studies on *R. flavipes* (Clément *et al.*, 2001, Perdereau *et al.*, 2010b, Perdereau *et al.*, 2011). Maintaining a high degree of CHC profile homogeneity across varying environmental conditions could actually be advantageous. *R. flavipes* invaded Europe after arriving from North America in lumber shipments during the 18th century (Perdereau *et al.*, 2013). Several authors have argued that reduced CHC variability is a way in which invasive species adapt to the new environments of their invasive range (Giraud *et al.*, 2002, Suarez *et al.*, 2002, Errard *et al.*, 2005, Brandt *et al.*, 2009, Perdereau *et al.*, 2010b, Perdereau *et al.*, 2011).

The CHC profiles showed no qualitative differences in either species, including in the predator odor group, in which termites were exposed to predator odor for two months. *Lasius niger*'s profile largely consists of dimethyl- and trimethyl-branched alkanes, which are not at all present in *R. grassei* and *R. flavipes*. Since these compounds were absent from the termite profiles in this study, it is pretty clear that no chemical transfer occurred (at least in significant quantities). As for compounds that the ant and the termites share, if chemical transfer had occurred, then CHC heterogeneity should have increased in the predator odor groups in both species. On the contrary, the predator odor treatment did increase CHC homogeneity for *R. grassei* and had no effect on *R. flavipes* profiles. Previous publications showed that external exogenous CHCs are transferred upon first contact but are not incorporated into the cuticular profiles over several days (Meskali *et al.*, 1995, Sevala *et al.*, 2000, Soroker *et al.*, 2003). Unless these CHCs are continuously produced and transferred through social interactions (Errard & Jallon, 1987, Bagnères *et al.*, 1991a, Vauchot *et al.*, 1996). In the present study, the treatment was two months long and was deposited two times on paper.

Social insects have complex caste systems in which individuals are specialized for different tasks (e.g., defense, siblings care, nest maintenance, reproduction). Caste differentiation in the genus *Reticulitermes* has been shown to be influenced by genetic factors (Goodisman & Crozier, 2003, Hayashi *et al.*, 2007, Crozier & Schlüns, 2008, Kitade *et al.*, 2011, Miyazaki *et al.*, 2014) and environmental factors (Noirot, 1969, Thorne, 1997, Roisin, 2000, Korb & Katrantzis, 2004a, Korb & Hartfelder, 2008, Lo *et al.*, 2009). Thus, social insects can alter caste ratios to deal with environmental pressures. In termites, stress conditions like food quantities or seasonal variations (Korb & Katrantzis, 2004b), as well as queen pheromonal control (Matsuura *et al.*, 2010) can induce variabilities in caste ratios. This caste polyphenism seems to be controlled by juvenile hormone titration in termites (Zhou *et al.*, 2006, Cornette *et al.*, 2008,



Miura & Scharf, 2010). In the ant *Pheidole pallidula*, Passera and colleagues (1996) found that colonies exposed to intraspecific competitors were able to modify their caste ratios, increasing the number of soldiers produced in less than one month. Because the *Reticulitermes* caste system is also influenced by environmental factors, we predicted that caste ratio would vary in response to prolonged exposure to predator odor. Surprisingly, although predator odor seemed to influence social interactions, there was no change in caste ratio, even after two months of exposure. It is possible that the treatment did not last long enough to significantly increase the number of reproductives and/or soldiers. An alternative explanation would be that some genetic factors might override the potential influence of the environmental factors on the caste differentiation for the two studied species.

One possible hypothesis emerging from the CHC profile data is that predator odor modified colony cohesion. Variation in social cohesion could take the form of different nesting and foraging strategies in areas where there are signs of predator presence, and the two study species seemed to display different approaches. The results of the behavioral tests confirmed that predator odor had an impact on *R. grassei*. Indeed, mortality was lower in the predator odor group than in the solvent group. There could be two explanations for this pattern. First, workers exposed to predator odor may have become more aggressive. Second, they may have displayed improved defensive mechanisms. Both would have resulted in greater survivorship during the behavioral tests. To determine which explanation had more support, we examined the mortality rates of naive workers. If predator-odor-treated workers were more aggressive, then they would have killed more naive workers. This was not the case because the mortality rates of naive workers did not differ whether they were facing predator-odor-exposed workers or solvent-exposed workers. This result therefore suggests that exposure to predator odor increased defensiveness rather than aggressiveness. This explanation fits with the greater CHC homogeneity observed in the predator odor group. The results for *R. flavipes* were different from those for *R. grassei*. Neither the predator-odor nor the solvent treatment affected worker mortality. Moreover, when the two species were compared, mortality rates were lower in *R. flavipes* than in *R. grassei* for both treatment types. It has been suggested that invasive species display a unique combination of reduced intraspecific aggressiveness and chemical homogeneity, which allows for colonial fusion events (Brandt *et al.*, 2009, Vásquez *et al.*, 2009, Perdreau *et al.*, 2010b, Perdreau *et al.*, 2011). Our results fit with this idea. *R. flavipes* is a well-known invader that often engages in colony fusion.

Conclusions

Several specific characteristics of *R. flavipes* and *R. grassei* were confirmed in this study, and we have added to the body of knowledge about the influence of environmental factors on termite social cohesion. Our results underscore the important role played by chemical cues present in the local environment who may modify colony social organization accordingly. Thanks to our experimental design, we were able to test hypotheses focusing on how chemical signals affect termite colony traits and behaviors. Here, our design allowed us to examine the effect of a predator signal on termite social organization but it could be extended to study learning ability of termites in response to other chemical cues. The next step will be to conduct more detailed studies on identified chemical cues such as alarm pheromones from predators, to determine their impact on the social organization of our two study species, which are the most widespread termite pests. Indeed, it could be useful to further explore the effect of the environmental factors to better understand these species' colonization strategies and improve measures aimed at controlling their populations.

Acknowledgements

This work was funded by the PRES Centre Val de Loire Université (APR-IA 2012) and supported by the GDR3658 MediatEC.

Disclosure



The authors have no conflicts of interest.

References

- Aquiloni, L. and Tricarico, E. (2015) *Social Recognition in Invertebrates*, pp. 266.
- Argoud, M., Mocotte, J. and Sternalski, R. (1982) Mise au point d'une micro-termitière de laboratoire destinée à produire du matériel biologique de qualité pour rechercher et contrôler des produits de préservation du bois. *Bois et Forêts des Tropiques*, **196**, 46-50.
- Austin, J.W., Szalanski, A.L., Scheffrahn, R., Messenger, M. and Dronnet, S. (2005) Genetic evidence for the synonymy of two *Reticulitermes* species: *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes santonensis*. *Annals of the Entomological Society of America*, **98**, 395-401.
- Bagnères, A.-G. (1989) Les hydrocarbures cuticulaires des insectes sociaux: Détermination et rôle dans la reconnaissance spécifique, coloniale et individuelle. p. 151. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, Paris.
- Bagnères, A.-G., Errard, C., Mulheim, C., Joulie, C. and Lange, C. (1991a) Induced mimicry of colony odors in ants. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 1641-1664.
- Bagnères, A.-G., Killian, A., Clément, J.-L. and Lange, C. (1991b) Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes* - Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 2397-2420.
- Bagnères, A.-G., Lorenzi, M.C., Dusticier, G., Turillazzi, S. and Clément, J.-L. (1996) Chemical usurpation of a nest by paper wasp parasites. *Science*, **272**, 889-92.
- Bagnères, A.-G., Rivière, G. and Clément, J.-L. (1998) Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. *Chemoecology*, **8**, 201-209.
- Blomquist, G.J. and Bagnères, A.-G. (2010) *Insect hydrocarbons : biology, biochemistry, and chemical ecology*, Cambridge University Press, Cambridge (UK), New York.
- Blomquist, G.J., Nelson, D.R. and De Renobales, M. (1987) Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **6**, 227-265.
- Blum, M.S. (1985) Alarm Pheromones. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (eds. G.A. Kerkut & L.I. Gilberts), pp. 193-224. Pergamon Press, Oxford
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J.-L. and Lange, C. (1987) Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *Journal of Entomological Science*, **22**, 1-10.
- Brandt, M., Van Wilgenburg, E. and Tsutsui, N.D. (2009) Global-scale analyses of chemical ecology and population genetics in the invasive Argentine ant. *Molecular Ecology*, **18**, 997-1005.
- Clément, J.-L., Bagnères, A.-G., Uva, P., Wilfert, L., Quintana, A., Reinhard, J. and Dronnet, S. (2001) Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: Morphological, chemical and molecular data. *Insectes Sociaux*, **48**, 202-215.
- Cobb, M. and Jallon, J.-M. (1990) Pheromones, mate recognition and courtship stimulation in the *Drosophila melanogaster* species sub-group. *Animal Behaviour*, **39**, 1058-1067.
- Corbara, B. and Dejean, A. (2000) Adaptive behavioral flexibility of the ant *Pachycondyla analis* (= *Megaponera foetens*) (Formicidae : Ponerinae) during prey capture. *Sociobiology*, **36**, 465-483.
- Cornette, R., Gotoh, H., Koshikawa, S. and Miura, T. (2008) Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae). *J Insect Physiol*, **54**, 922-30.
- Crozier, R.H. and Schlüns, H. (2008) Genetic caste determination in termites: out of the shade but not from Mars. *Bioessays*, **30**, 299-302.
- D'ettorre, P. and Heinze, J. (2005) Individual recognition in ant queens. *Current Biology*, **15**, 2170-2174.
- Davies, R.G., Eggleton, P., Jones, D.T., Gathorne-Hardy, F.J. and Hernández, L.M. (2003) Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. *Journal of Biogeography*, **30**, 847-877.
- DeHeer, C.J., Kutnik, M., Vargo, E.L. and Bagnères, A.-G. (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity*, **95**, 408-15.
- Dettner, K. and Liepert, C. (1994) Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology*, **39**, 129-154.
- Dronnet, S., Lohou, C., Christidès, J.-P. and Bagnères, A.-G. (2006) Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Journal of Chemical Ecology*, **32**, 1027-42.



- Ejima, A., Smith, B.P.C., Lucas, C., Levine, J.D. and Griffith, L.C. (2005) Sequential learning of pheromonal cues modulates memory consolidation in trainer-specific associative courtship conditioning. *Current Biology*, **15**, 194-206.
- Ejima, A., Smith, B.P.C., Lucas, C., Van Der Goes Van Naters, W., Miller, C.J., Carlson, J.R., Levine, J.D. and Griffith, L.C. (2007) Generalization of courtship learning in *Drosophila* is mediated by cis-vaccenyl acetate. *Current Biology*, **17**, 599-605.
- Errard, C., Delabie, J., Jourdan, H. and Hefetz, A. (2005) Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften*, **92**, 319-323.
- Errard, C. and Jallon, J.M. (1987) An investigation of the development of the chemical factors in ants intra-society recognition. *Chemistry and Biology of Social Insects* (eds. J. Eder & H. Rembolds), p. 478. Verlag J. Peperny, Munich.
- Evans, T. (1997) Evaluation of markers for Australian subterranean termites (Isoptera: Fihinotermitidae & Termitidae). *Sociobiology*, **29**.
- Ghesini, S., Messenger, M.T., Pilon, N. and Marini, M. (2010) First report of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Italy. *Florida Entomologist*, **93**.
- Gibbs, A.G. and Rajpurohit, S. (2010) Cuticular lipids and water balance. *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*, 100-120.
- Giraud, T., Pedersen, J.S. and Keller, L. (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 6075-9.
- Goodisman, M.A. and Crozier, R.H. (2003) Association between caste and genotype in the termite *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae). *Austral Entomology*, **42**, 1-5.
- Greene, M.J. and Gordon, D.M. (2003) Social insects: Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, **423**, 32-32.
- Hayashi, Y., Lo, N., Miyata, H. and Kitade, O. (2007) Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science*, **318**, 985-987.
- Hölldobler, B. and Michener, C.D. (1980) Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. *Evolution of Social Behaviour: Hypotheses and Empirical Tests* (ed. H. Markls), pp. 35-57. Verlag Chemie GmbH, Weinheim, Deerfield Beach, Florida.
- Hölldobler, B. and Wilson, E.O. (1990) *The Ants*, pp. 732. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Howard, R.W. and Blomquist, G.J. (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, **50**, 371-93.
- Kaib, M., Brandl, R. and Bagine, R.K.N. (1991) Cuticular hydrocarbon profiles : A valuable tool in termite taxonomy. *Naturwissenschaften*, **78**, 176-179.
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R.H. and Brandl, R. (2004) Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, **30**, 365-85.
- Kitade, O., Hoshi, M., Odaira, S., Asano, A., Shimizu, M., Hayashi, Y. and Lo, N. (2011) Evidence for genetically influenced caste determination in phylogenetically diverse species of the termite genus *Reticulitermes*. *Biology Letters*, **7**, 257-260.
- Korb, J. and Hartfelder, K. (2008) Life history and development—a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological Reviews*, **83**, 295-313.
- Korb, J. and Katrantzis, S. (2004a) Influence of environmental conditions on the expression of the sexual dispersal phenotype in a lower termite: Implications for the evolution of workers in termites. *Evolution & Development*, **6**, 342-352.
- Korb, J. and Katrantzis, S. (2004b) Influence of environmental conditions on the expression of the sexual dispersal phenotype in a lower termite: implications for the evolution of workers in termites. *Evol Dev*, **6**, 342-52.
- Krupp, J.J., Kent, C., Billeter, J.C., Azanchi, R., So, A.K., Schonfeld, J.A., Smith, B.P., Lucas, C. and Levine, J.D. (2008) Social experience modifies pheromone expression and mating behavior in male *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, **18**, 1373-83.
- Kutnik, M., Uva, P., Brinkworth, L. and Bagnères, A.G. (2004) Phylogeography of two European *Reticulitermes* (Isoptera) species: The Iberian refugium. *Molecular Ecology*, **13**, 3099-3113.
- Leconte, Y., Huang, Z.Y., Roux, M., Zeng, Z.J., Christidès, J.-P. and Bagnères, A.-G. (2015) *Varroa destructor* changes cuticular hydrocarbons to mimic its new host, even when the new host is of a different species. *Biology Letters*, **11**.



- Lefebvre, T., Vargo, E.L., Zimmermann, M., Dupont, S., Kutnik, M. and Bagnères, A.G. (2016) Subterranean termite phylogeography reveals multiple postglacial colonization events in southwestern Europe. *Ecology and Evolution*, **6**, 5987-6004.
- Lenoir, A., D'ettorre, P., Errard, C. and Hefetz, A. (2001) Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*, **46**, 573-599.
- Lenoir, A., Depickère, S., Devers, S., Christidès, J.-P. and Detrain, C. (2009) Hydrocarbons in the ant *Lasius niger*: From the cuticle to the nest and home range marking. *Journal of Chemical Ecology*, **35**, 913-921.
- Lenoir, A., Fresneau, D., Errard, C. and Hefetz, A. (1999) Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. *Information processing in social insects* (eds. C. Detrain, J.L. Deneubourg & J. Pasteelss), pp. 219-237. Birkhauser Verlag, Basel.
- Lepage, M. (1984) Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera: Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 107-117.
- Levieux, J. (1966) Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hyménoptère Formicidæ). *Insectes Sociaux*, **13**, 117-126.
- Lihoreau, M. and Rivault, C. (2009) Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. *Behavioral Ecology*, **20**, 46-53.
- Lo, N., Hayashi, Y. and Kitade, O. (2009) Should environmental caste determination be assumed for termites? *The American Naturalist*, **173**, 848-853.
- Longhurst, C., Johnson, R.A. and Wood, T.G. (1978) Predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian southern Guinea Savanna. *Oecologia*, **32**, 101-107.
- Lorenzi, M.C., Azzani, L. and Bagnères, A.-G. (2014) Evolutionary consequences of deception: Complexity and informational content of colony signature are favored by social parasitism. *Current Zoology*, **60**, 137-148.
- Lucas, C., Fresneau, D., Kolmer, K., Heinze, J., Delabie, J.H.C. and Pho, D.B. (2002) A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). *Biological journal of the Linnean Society*, **75**, 249-259.
- Lucas, C., Pho, D.B., Fresneau, D. and Jallon, J.M. (2004) Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. *Journal of Insect Physiology*, **50**, 595-607.
- Lucas, C., Pho, D.B., Fresneau, D. and Jallon, J.M. (2005) Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. *Journal of Insect Physiology*, **51**, 1148-1157.
- Martin, S.J. and Drijfhout, F.P. (2009) A review of ant cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, **365**, 1151-1161.
- Martin, S.J., Vitikainen, E., Shemilt, S., Drijfhout, F.P. and Sundstrom, L. (2013) Sources of variation in cuticular hydrocarbons in the ant *Formica exsecta*. *Journal of Chemical Ecology*, **39**, 1415-23.
- Maschwitz, U. and Mühlenberg, M. (1975) Zur jagdstrategie einiger orientalischer Leptogenys-arten (Formicidae: Ponerinae). *Oecologia*, **20**, 65-83.
- Maschwitz, U. and Schönege, P. (1983) Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. *Oecologia*, **57**, 175-182.
- Matsuura, K., Himuro, C., Yokoi, T., Yamamoto, Y., Vargo, E.L. and Keller, L. (2010) Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 12963-12968.
- Mclafferty, F.W. and Tureček, F. (1993) *Interpretation of mass spectra*, pp. 371. University science books.
- Meskali, M., Bonavita-Cougourdan, A., Provost, E., Bagnères, A.-G., Dusticier, G. and Clément, J.-L. (1995) Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (Scop.)(Hymenoptera: Formicidae): Role of postpharyngeal glands. *Journal of Chemical Ecology*, **21**, 1127-1148.
- Meunier, J., Delémont, O. and Lucas, C. (2011) Recognition in ants: Social origin matters. *PLoS One*, **6**, e19347.
- Miura, T. and Scharf, M.E. (2010) Molecular basis underlying caste differentiation in termites. *Biology of Termites: A Modern Synthesis* (pp. 211-253. Springer.
- Miyazaki, S., Yoshimura, M., Saiki, R., Hayashi, Y., Kitade, O., Tsuji, K. and Maekawa, K. (2014) Intracolony genetic variation affects reproductive skew and colony productivity during colony foundation in a parthenogenetic termite. *BMC Evolutionary Biology*, **14**, 177.



- Monnin, T., Malosse, C. and Peeters, C. (1998) Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology*, **24**, 473-490 [Erratum: Aug 1998, v. 24 (8) p. 1423].
- Nei, M. (1972) Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, **106**, 283-292.
- Nelson, D. and Blomquist, G. (1995) Insect waxes. *Waxes: Chemistry, molecular biology and functions* (ed. R.J. Hamiltons), pp. 1-90. The oily press, Dundee.
- Noble-Nesbitt, J. (1991) Cuticle permeability and its control. *Physiology of the insect epidermis* (eds. K. Binnington & A. Retnakarans), pp. 252-283. CSIRO Pubs, East Melbourne.
- Noirot, C. (1969) Formation of castes in the higher termites. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*, vol 1. Academic Press, New York and London,
- Nowbahari, E., Lenoir, A., Clément, J.-L., Lange, C., Bagnères, A.-G. and 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. *Biochemical Systematics and Ecology*, **18**, 63-74.
- Oster, G.F. and Wilson, E.O. (1978) *Caste and ecology in the social insects*, pp. 352. Princeton University Press.
- Passera, L., Roncin, E., Kaufmann, B. and Keller, L. (1996) Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, **379**, 630-631.
- Perdereau, E., Bagnères, A.-G., Bankhead-Dronnet, S., Dupont, S., Zimmermann, M., Vargo, E.L. and Dedeine, F. (2013) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Molecular Ecology*, **22**, 1105-1119.
- Perdereau, E., Bagnères, A.-G., Dupont, S. and Dedeine, F. (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Sociaux*, **57**, 393-402.
- Perdereau, E., Dedeine, F., Christidès, J.-P. and Bagnères, A.-G. (2010b) Variations in worker cuticular hydrocarbons and soldier isoprenoid defensive secretions within and among introduced and native populations of the subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*. *Journal of Chemical Ecology*, **36**, 1189-1198.
- Perdereau, E., Dedeine, F., Christidès, J.-P., Dupont, S. and Bagnères, A.-G. (2011) Competition between invasive and indigenous species: An insular case study of subterranean termites. *Biological Invasions*, **13**, 1457-1470.
- Regnier, F.E. and Wilson, E.O. (1969) The alarm-defense system of the ant *Lasius alienus*. *Journal of Insect Physiology*, **15**, 893-898.
- Relyea, R.A. (2003) How Prey Respond to Combined Predators: A Review and an Empirical Test. *Ecology*, **84**, 1827-1839.
- Roisin, Y. (2000) Diversity and evolution of caste patterns. *Termites : Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology* (eds. T. Abe, D.E. Bignell & M. Higashis), pp. 95-119. Springer Netherlands, Kluwer, Dordrecht.
- Rouault, J., Capy, P. and Jallon, J.M. (2000) Variations of male cuticular hydrocarbons with geoclimatic variables: an adaptative mechanism in *Drosophila melanogaster* ? *Genetica*, **110**, 117-130.
- Sevala, V.L., Bagnères, A.G., Kuenzli, M., Blomquist, G.J. and Schal, C. (2000) Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis*: Caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 765-789.
- Singer, T.L. (1998) Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *American Zoologist*, **38**, 394-405.
- Soroker, V., Fresneau, D. and Hefetz, A. (1998) Formation of colony odor in ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *Journal of Chemical Ecology*, **24**, 1077-1090.
- Soroker, V., Lucas, C., Simon, T., Fresneau, D., Durand, J.L. and Hefetz, A. (2003) Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Sociaux*, **50**, 212-217.
- Suarez, A.V., Holway, D.A., Liang, D.S., Tsutsui, N.D. and Case, T.J. (2002) Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*, **64**, 697-708.
- Sullivan, A.M., Picard, A.L. and Madison, D.M. (2005) To avoid or not to avoid? Factors influencing the discrimination of predator diet cues by a terrestrial salamander. *Animal Behaviour*, **69**, 1425-1433.
- Thorne, B.L. (1997) Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27-54.
- Turillazzi, S., Sledge, M.F., Dani, F.R., Cervo, R., Massolo, A. and Fondelli, L. (2000) Social hackers: Integration in the host chemical recognition system by a paper wasp social parasite. *Naturwissenschaften*, **87**, 172-176.



- Uboni, A., Bagnères, A.-G., Christidès, J.-P. and Lorenzi, M.C. (2012) Cleptoparasites, social parasites and a common host: chemical insignificance for visiting host nests, chemical mimicry for living in. *Journal of insect physiology*, **58**, 1259-1264.
- Vander Meer, R.K., Breed, M., Espelie, K.E. and Winston, M. (1998) *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites*, pp. 368. Westview Press, Boulder, Colo.
- Vander Meer, R.K. and Morel, L. (1998) Nestmate recognition in ants. *Pheromone communication in social insects* (eds. R.K. Vander Meer, M. Breed, M. Winston & K.E. Espelies), pp. 79-103. Westview Press, Boulder, CO. 368 p.
- Vásquez, G.M., Schal, C. and Silverman, J. (2009) Colony fusion in Argentine ants is guided by worker and queen cuticular hydrocarbon profile similarity. *Journal of Chemical Ecology*, **35**, 922-932.
- Vauchot, B., Provost, E., Bagnères, A.-G. and Clément, J.-L. (1996) Regulation of the chemical signatures of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *Reticulitermes lucifugus grassei*, living in mixed experimental colonies. *Journal of Insect Physiology*, **42**, 309-321.
- Wilson, E.O. (1985) The sociogenesis of insect colonies. *Science*, **228**, 1489-1495.
- Wong, J.W., Meunier, J., Lucas, C. and Kolliker, M. (2014) Paternal signature in kin recognition cues of a social insect: concealed in juveniles, revealed in adults. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**.
- Young, H.P., Larabee, J.K., Gibbs, A.G. and Schal, C. (2000) Relationship between tissue-specific hydrocarbon profiles and lipid melting temperatures in the cockroach *Blatella germanica*. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 1245-1263.
- Yusuf, A.A., Crewe, R.M. and Pirk, C.W.W. (2014) Olfactory detection of prey by the termite-raiding ant *Pachycondyla analis*. *Journal of Insect Science*, **14**.
- Zhou, X., Oi, F.M. and Scharf, M.E. (2006) Social exploitation of hexamerin: RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 4499-504.



Annexe 7 - Protocole d'étude l'implication du gène *foraging* dans les comportements de colonisation des ouvriers de l'espèce *R. flavipes*.

Un acide ribonucléique (ARN) est dit interférent (ARN_i) lorsque son interférence avec un ARN messager spécifique à un gène candidat conduit à sa dégradation et à la diminution de sa traduction en protéine. Dans la mesure où l'ARN joue un rôle crucial dans l'expression des gènes, l'ARN interférent permet de bloquer celle-ci en rendant «silencieux» un gène cible dit «candidat». L'usage de cette technique sera appliqué au gène *Foraging*. La modulation de son expression chez le termite *R. flavipes* nous permettra d'observer les conséquences de la mise en silence de ce gène sur les comportements de colonisation.

Pour cela 20 colonies américaines et 20 colonies françaises seront collectées sur le terrain. Six groupes de 50 ouvriers seront prélevés dans chaque colonie, de sorte à obtenir 120 répliques par population (US & FR). Sur ces 6 répliques, deux traitements seront appliqués : les individus de trois d'entre-eux subiront une injection d'ARN_i, tandis que les 3 autres constitueront des témoins. Chaque groupe sera placé dans un dispositif permettant d'observer les conséquences de ces traitements sur le comportement de colonisation. Ce dispositif sera constitué de deux boîtes de Pétri (A & B) reliées entre elles (cf. Fig. 1).

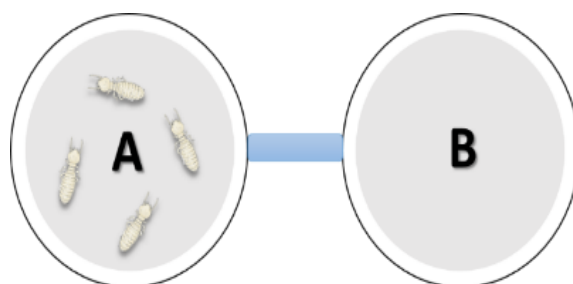


Figure 1 Représentation schématique du dispositif expérimental

Les individus seront nourris avec du papier imbibé d'une solution nutritive. Pour quantifier le niveau d'expression du gène *for* en fonction du comportement, cinq individus seront collectés et gelés à l'azote liquide 24 heures après le début des quatre étapes suivantes :

- Un groupe d'ouvriers est placé dans la boîte A avec une quantité de nourriture *ad libitum*. (ii) Application d'un traitement de jeûne par réduction de la quantité de nourriture.
- Connexion de la boîte « jeûne » (A) et de la boîte B contenant de la nourriture *ad libitum*. (iv) Les individus ayant fourragé jusqu'à la boîte B seront collectés. Pour finir, l'activité du gène dans chaque individu prélevé sera analysée par PCR quantitative.



Annexe 8 - Curriculum vitae détaillé de l'auteur.

Lou Brossette

✉ 14, Rue d'Asnières,
41150 Onzain
☎ +33 (0)7 82 27 64 69
✉ brochette.irbi@gmail.com
Française, 26 ans

Attachée de Recherche - Doctorante



FORMATION

- Juill 2016** École Thématique (10h) « Pathologie des invertébrés / Prévention et contrôle des maladies et des contaminants dans les élevages d'insectes », dans le cadre du 49^{ème} congrès annuel de la SIP ([Society for Invertebrate Pathology](#)) – Tours (37).
- Juin 2016** Atelier d'identification de fourmis (20h), par la section française de l'Union Internationale d'Études des Insectes Sociaux ([UIEIS](#)) – Banyuls s/Mer (66).
- Juin 2014** École thématique d'écologie chimique (50h) « Études des médiations chimiques en milieu terrestre et marin: concepts et approches méthodologiques », [Station marine d'Endoume](#) – Marseille (13).
- 2013 – 2015** Formation aux métiers de l'enseignement supérieur (20 jours), par la Cellule d'Initiation aux Métiers de l'Enseignement Supérieur ([CIMES](#)), Université François Rabelais – Tours (37).
- 2013 – Présent** Doctorat, Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte ([UMR – CNRS 7261](#)), Équipe « Écologie chimique et Évolution des Insectes sociaux » ([ECEIS](#)) / Université François Rabelais – Tours (37).
- 2013** Master Recherche « [Biologie Écologie Évolution](#) », Université Montpellier II – Montpellier (34) (Mention Assez Bien).
- 2011** Licence « [Biologie des Organismes et des Populations](#) », Université Claude Bernard Lyon I – Lyon (69) (Mention Assez Bien).
- 2008** Baccalauréat Scientifique (Science de la Vie et de la Terre), Lycée Claude Bernard – Villefranche s/Saône (69) (Mention Assez Bien).

EXPÉRIENCE – ENSEIGNEMENT & ENCADREMENT

- Oct 2016 - Août 2017** Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche (172 heures de cours éq. TD /an), UFR Sciences et Techniques, Département « Biologie Animale et Génétique », Université François Rabelais / Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UMR – CNRS 7261) – Tours (37).
- Janv – Mai 2017** Co - Responsable temporaire de la partie éthologie – UE “Écologie - Éthologie” – Licence 2 “Sciences, Technologies, Santé Mention Sciences de la Vie” de l'Université François Rabelais de Tours – Tours (37).
- Avril 2016 - 2017** Jury et rapporteur des oraux et rapports bibliographiques d'Écologie des étudiants de Licence 2 “Sciences, Technologies, Santé Mention Sciences de la Vie” de l'Université François Rabelais de Tours – UE “Écologie - Éthologie” – Tours (37).
- Mai 2016** Jury et rapporteur bénévole des oraux et rapports de stage des étudiants du Master 1^{ère} année “Écologie comportementale, Évolution et Biodiversité”, Université François Rabelais – Tours (37).
- 2013 - 2015** Doctorante à mission complémentaire d'enseignement (64 heures éq. TD/an), UFR Sciences et Techniques, Département « Biologie Animale et Génétique », Université François Rabelais – Tours (37).
- Mai 2015** Jury et rapporteur volontaire des oraux et rapports de stage des étudiants du Master 1^{ère} année “Écologie comportementale, Évolution et Biodiversité”, Université François Rabelais – Tours (37).
- Avril - Juin 2015** Co - encadrement de deux stagiaires de Master 1^{ère} année. Sujets de stage : « Comportement de fondation des différents types de reproducteurs de deux espèces de termites » & « Suivi de la fitness des reproducteurs primaires de deux espèces de termites endémique et invasive », Université François Rabelais / Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UMR – CNRS 7261) – Équipe « Écologie chimique et Évolution des Insectes sociaux » – Tours (37).
- Mai 2014** Co - encadrement d'un stagiaire de Licence 3^{ème} année. Sujet de stage : « Suivi de la fitness et du comportement des reproducteurs ailés de deux espèces de termites », Université François Rabelais / Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UMR – CNRS 7261) – Équipe « Écologie chimique et Évolution des Insectes sociaux » – Tours (37).
- Avril - Juin 2014** Référente scientifique bénévole pour un projet d'atelier pédagogique réalisé par des étudiants de Licence professionnelle 3^{ème} année “Médiation scientifique et éducation à l'environnement” sur le thème de la communication animale – Tours (37).



- Avril 2014** **Jury et rapporteur volontaire** des oraux et rapports bibliographiques des étudiants de **Licence 2^{ème} année** “Sciences, Technologies, Santé Mention Sciences de la Vie” de l’Université François Rabelais de Tours dans le cadre de l’unité d’enseignement “Écologie - Éthologie” – Tours (37).
- Avril - Juin 2014** **Encadrement bénévole** de trois lycéens de 1^{ère} Scientifique dans le cadre de leur projet de **Travaux Pratiques Encadrés** intitulé “Les sociétés animales” – Tours (37).

EXPÉRIENCE – RECHERCHE

- Oct 2016 - Août 2017** **Attachée Temporaire d’Enseignement et de Recherche**, UFR Sciences et Techniques, Département « Biologie Animale et Génétique », Université François Rabelais / Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte ([UMR – CNRS 7261](#)) – Équipe « Écologie chimique et Évolution des Insectes sociaux » ([ECEIS](#)) – Tours (37).
- 2013 - Présent** **Ingénieur d’études - Doctorante**, Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte ([UMR – CNRS 7261](#)) – Équipe « Écologie chimique et Évolution des Insectes sociaux » ([ECEIS](#)) - Tours (37). Directeurs : A.-G. Bagnères & C. Lucas
Sujet: Écologie comportementale et génétique des reproducteurs de deux espèces de termites européennes invasive et native.
- 2013 (6 mois)** **Stagiaire Master 2**, ISEM ([UMR – CNRS 5554](#)) – Équipe « Évolution des poissons » ([EP](#)) – Montpellier (34)
Sujet: Caractérisation génétique et morphométrique d’un phénomène d’hybridation entre deux espèces de gobies.
- 2012 (2 mois)** **Stagiaire**, MIVEGEC ([UMR IRD 224 / UMR – CNRS 5290](#)) – Équipe « Évolution des systèmes vectoriels » ([ESV](#)) – Montpellier (34)
Réalisation d’expériences et d’analyses complémentaires pour la rédaction d’un article *.
- 2012 (3 mois)** **Stagiaire Master 1**, MIVEGEC ([UMR IRD 224 / UMR – CNRS 5290](#)) – Équipe « Évolution des systèmes vectoriels » ([ESV](#)) – Montpellier (34)
Sujet: Stratégies de survie en saison sèche du moustique *Anopheles gambiae* - *Plasticité physiologique et morphologique*.
- 2011 (2 mois)** **Stagiaire bénévole**, LEHNA ([UMR – CNRS 5023](#)), Équipe « Écophysiologie, Comportement, Conservation » ([E2C](#)) / CEMAGREF – Lyon (69)
Sujet : Impact du régime alimentaire sur l’allocation des ressources chez le moustique *Chironomus riparius*.
- 2011 (2 mois)** **Vacataire**, [Herbiers de l’Université Claude Bernard Lyon 1](#) – Lyon (69), Restauration complète d’un herbier tropical de 800 parts, Gestion de prêts, Animation scientifique.
- 2010 (2 mois)** **Vacataire**, [Herbiers de l’Université Claude Bernard Lyon 1](#) – Lyon (69), Restauration de spécimens, Gestion de prêts, Animation scientifique.
- 2009 (1 mois)** **Bénévole**, [Herbiers de l’Université Claude Bernard Lyon 1](#) – Lyon (69), Restauration de spécimens, Gestion de prêts, Réalisation d’expositions.
- 2008 (Temps partiel)** **Bénévole**, [Collections zoologiques de l’Université Claude Bernard Lyon 1](#) – Lyon (69), Inventaire et restauration de spécimens.

COMPÉTENCES SPÉCIFIQUES

- Linguistiques** Anglais : Courant (Niveau C2); Espagnol : Bases
- Informatiques** **Bureautique** : Word, Excel, Powerpoint (Niveau avancé); **Génétique** : Genious, Structure, Genetix;
Comportement : BORIS **Statistiques** : R, JMP, SigmaStat (Niveau avancé);
Traitement d’images 2D : ImageJ, TPS; **Traitement d’images 3D** : Nrecon, FIJI;
Morphométrie géométrique : CLIC, MorphoJ; Gestion de **bases de données**;
Programmation : Python, R
- Techniques** **Veille scientifique**, **Rédaction de projets** **Communication scientifique**, **Valorisation**, **Design expérimental** : Planification et mise en place d’expériences, **Comportement** : Suivi temporel et multivarié, analyse des comportements, **Génétique** : Design primers, PCR, électrophorèse sur agarose, qPCR, Extraction ARN & ADN, Purification, Microsatellites, électrophorèse sur gel polyacrylamide; **Biochimie** : Dosages (protéines, lipides, glycogène, sucres); **Élevage** : moustiques, termites, fourmis, optimisation et création de dispositifs; **Tomographie** : Scan aux rayons X, gestion des fichiers et des échantillons; **Restauration de collections** d’échantillons botaniques et zoologiques anciens



PUBLICATIONS internationales dans revues avec comité de lecture

En préparation **Brossette L.**, Meunier J., Dupont S., Bagnères A.-G., Lucas C. Parental task allocation at colony foundation in termites.

Soumis Lucas C., **Brossette L.**, Lefloch L., Dupont S., Christidès JP & Bagnères A.-G. *When predator odor makes groups stronger: effects on social organization in two termites.* [Journal of Insect Physiology](#).

2017 **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Millot A., Blanchard S., Dupont S. & Lucas C. *Termites' royal cradle : How foundation success varies between two cryptic species?*, [Insectes Sociaux](#).

2013 Gimonneau G., **Brossette L.**, Mamaï W., Dabiré R. & Simard F. *Larval competition between *An. coluzzii* and *An. gambiae* in insectary and semi-field conditions in Burkina Faso*, [Acta Tropica](#), Volume 130, February 2014, Pages 155-161*.

COMMUNICATIONS

Orales

Octobre 2016 – Bagnères A.-G., Perdereau E., Dupont S., Baudouin G., Lucas C., Darrouzet E., **Brossette L.**, Leniaud L., Bankhead - Dronnet S., Zimmermann M., Vargo E.L., Dedeine F. – Groupe de recherche InvaBio 3647, 3ème journées du GDR Invasions Biologiques – Marseille, France, Retour à l'envoyeur : une espèce américaine de termite découverte en Autriche, donnée en France comme endémique pendant des décennies, finalement bien américaine...

Août 2016 – **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Lucas C. – International Union for the Study of Social Insects, 6th European section – Helsinki, Finlande, Journey to the heart of termites' family life: An uncommon inner insight into nascent colonies

Août 2016 – Lucas C, Nicolas M, Bredon M, **Brossette L.**, Dupont S, Bagnères A.-G., Lécureuil C, Keller L. – International Union for the Study of Social Insects, 6th European section – Helsinki, Finlande, Is there any link between foraging, defense and dispersion behaviors? Evidence from the candidate gene foraging

Juin 2016 – **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Lucas C. – Biologie de l'Insecte, 18th annual congress – Tours, France, Journey to the heart of termites' family life: An uncommon inner insight into nascent colonies

Juin 2016 – Lucas C., Nicolas M., Bredon M., **Brossette L.**, Dupont S., Bagnères A.-G., Lécureuil C., Keller L. – Biologie de l'Insecte, 18th national congress – Tours, France, Why does the foraging gene represent a major player regulating behavior in social insects?

Octobre 2015 – **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Dupont S. & Lucas C. – Colloque Biotechnocentres – Seillac (41) – Primée **, La parentalité chez les termites : Comment varie l'investissement du couple royal dans le succès reproducteur entre deux espèces native et invasive?

Août 2015 – Limousin D., Baudouin G., Dupont S., Andrieux T., Lhuillier V., **Brossette L.**, Lucas C., Bagnères A.-G. & Dedeine F. – Congrès de l'Union Internationale d'Étude des Insectes Sociaux (Section française), 28th national congress – Tours (37), Étude de l'« Asexual Queen Succession » et du sexe ratio parmi les essaimants chez les termites *Reticulitermes flavipes* et *R. grassei*.

Août 2015 – **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Dupont S., Lucas C. – Congrès de l'Union Internationale d'Étude des Insectes Sociaux (Section Française), 28th national congress – Tours (37), Termite cocooning: How the royal couple investment in their reproductive success varies between two native and invasive species?

Juillet 2014 – **Brossette L.**, Dupont S., Bagnères A.-G. & Lucas C. – EuroPhD in Insect Sciences congress – Orosei (Sardaigne), Reproductive caste differentiation dynamics of two termites species : A multimodal approach based on behavior

Juin 2014 – **Brossette L.**, Dupont S., Lucas C., Bagnères A.-G. – Journée de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte – Tours (37), Dynamique de différenciation des castes chez deux espèces de termites : une approche multimodale basée sur le comportement

Affichées

Octobre 2015 – **Brossette L.**, Bagnères A.-G., Dupont S., Lucas C. – Colloque Biotechnocentres – Seillac (41) – Primée **, La parentalité chez les termites : Comment varie l'investissement du couple royal dans le succès reproducteur entre deux espèces native et invasive?

Mai 2015 – **Brossette L.**, Dupont S., Bagnères A.-G., Lucas C. – Ecology and Behavior congress – Toulouse (31), Royal couple investment on foundation success of two termite species (*Reticulitermes sp.*)

Juillet 2014 – **Brossette L.**, Dupont S., Bagnères A.-G. & Lucas C. – EuroPhD in Insect Sciences Congress – Orosei (Sardaigne), Reproductive caste differentiation dynamics of two termite species (*Reticulitermes sp.*) : A multimodal approach based on behavior

Juin 2014 – **Brossette L.**, Dupont S., Lucas C., Bagnères A.-G. – École Thématique d'Écologie Chimique – Marseille (13), Reproductive caste differentiation dynamics of two termite species (*Reticulitermes sp.*) : A multimodal approach based on behavior

PRIX & BOURSES

2016 Bourse d'aide à la mobilité, Union Internationale d'Études des Insectes Sociaux – Section Française (500 €)

2015 Bourse d'aide à la mobilité, École doctorale 549 (1250 €)

2015 Meilleure communication Poster **, Colloque Biotechnocentres – Seillac (41) (250 €)

2014 Bourse d'aide à la mobilité, École doctorale 549 (1500 €)

2013 Bourse ministérielle d'allocations doctorales, École doctorale 549



ACTIVITÉS COLLECTIVES ET ADMINISTRATIVES

Représentante des doctorants suppléante au conseil de gestion de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (2015/2016).

Participation récurrente aux Journées Portes Ouvertes de l'Université de Tours (2013, 2015).

Animation scientifique & Bénévolat auprès des enfants et des jeunes :

- Atelier « Insectes en bord de Loire» (Association « Les Petits Débrouillards ») (2015)
- Journées Portes Ouvertes de l'Université de Tours (2014, 2016)
- Fête de la Science (2014), Forum de l'orientation de la région Centre (2014)
- Visites de l'Institut pour classes de Collège/Lycée (2014, 2015)
- Atelier de découverte des insectes auprès d'enfants handicapés neuro – moteurs (2016)
- Représentante de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte lors du stand grand public du 49^{ème} congrès annuel de la SIP (Society for Invertebrate Pathology) à la guinguette de Tours (2016)

Membre du comité d'organisation de deux congrès organisés par l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, participation à la réalisation des sites web (28^{ème} Congrès de l'Union Internationale d'Étude des Insectes Sociaux (Section Française) 2015, 18^{ème} Colloque sur la Biologie de l'Insecte 2016)

Membre du comité d'organisation des séminaires de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (2016)

SOCIÉTÉS SCIENTIFIQUES

2013 – Présent	Union Internationale d'Étude des Insectes Sociaux
2013	Les amis des abeilles
2008 - 2011	Société Linnéenne de Lyon

HOBBIES

Sculpture sur argile et céramique (20 ans de pratique amatrice en ateliers coopératifs dont 2 ans aux pratiques artistiques amateurs de l'école des beaux-arts de Lyon (ENSBA)), Lecture, Photographie, Ostéologie, Cabinet de curiosité, Herpétologie, Voyage, Vélo, Escalade

RÉFÉRENTS

Anne - Geneviève Bagnères (DR1, HDR, UMR 7261) : bagneres@univ-tours.fr, (+33) 2 - 47 - 36 - 73 - 48

Christophe Lucas (CR1, UMR 7261) : christophe.lucas@univ-tours.fr, (+33) 2 - 47 - 36 - 73 - 72

Frédéric Simard (DR2, HDR, UMR IRD 224 - CNRS 5290) : frederic.simard@ird.fr, (+33) 4 - 67 - 41 - 61 - 47





Lou Brossette

Interactions sociales et stratégies de fondation chez deux termites européens invasif et natif



Résumé

Les interactions interindividuelles permettent la transmission de l'information, la dispersion des pathogènes et la mise en place des comportements dans une population. Cette thèse a permis d'évaluer l'influence des interactions sociales sur le succès de fondation colonial des différents reproducteurs de deux termites européens, l'invasif *Reticulitermes flavipes* et le natif *R. grassei*. Les résultats révèlent (i) un meilleur succès de fondation des reproducteurs primaires de *R. flavipes*, (ii) une organisation biparentale des soins aux jeunes toutes espèces confondues et (iii) une communication et des soins aux œufs propres aux caractères invasif et natif des espèces d'étude. Pour finir, (iv) une meilleure survie et communication a été observée dans les colonies fondées avec reproducteurs secondaires tandis (v) qu'une communication supérieure et une survie moindre sont observées pour *R. flavipes*. Les origines évolutives de l'organisation biparentale et des variations de succès de fondations sont discutées.

Mots clés : Insectes sociaux, Termites, Comportement, Famille, Soins parentaux, Fondation, Jeunes colonies, Essaimage, Bouturage, Alates, Néoténiques, Communication vibratoire, Trophallaxie, Léchage, Antennation.

Abstract

Individual interactions permit information transmission, pathogen dispersion and shape behavioral strategies in a population. This thesis has permit to explore the influence of social interactions on the colonial foundation success of two European termites, the invasive *Reticulitermes flavipes* and the native *R. grassei*. The overall results revealed (i) a better foundation success of primary reproductives of *R. flavipes*, (ii) a biparental organisation of parental care in both species (iii) a level of communication and egg care reflecting native and invasive status of the two species studied. To finish, (iv) better survival and communication rates were observed in colonies founded with secondary reproductives than in colonies without any and (v) a better communication rate and a weaker survival rate for *R. flavipes* foundations with or without secondary reproductives. Evolutionary origins of biparental care and of the variations of foundation success observed are discussed.

Key words : Social insects, Termites, Behavior, Family, Parental care, Foundation, Incipient colonies, Scattering, Budding, Alates, Neotenic, Vibratory communication, Trophallaxy, Grooming, Antennation.