



Organisation et fonctionnement des groupes sociaux chez une blatte grégaire : un autre modèle de société d'insectes

Mathieu Lihoreau

► To cite this version:

Mathieu Lihoreau. Organisation et fonctionnement des groupes sociaux chez une blatte grégaire : un autre modèle de société d'insectes. Biodiversité et Ecologie. Université de Rennes 1, 2009. Français. NNT: . tel-01147410

HAL Id: tel-01147410

<https://hal.science/tel-01147410>

Submitted on 30 Apr 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'Ordre de la thèse : 3892

THÈSE
présentée
devant : **L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**
pour obtenir
le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**
mention : **BIOLOGIE**
par
MATHIEU LIHOREAU

Équipe d'accueil : UMR 6552 CNRS – Université de Rennes 1

École doctorale : Vie-Agro-Santé

Composante Universitaire : UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**ORGANISATION ET FONCTIONNEMENT DES GROUPE SOCIAUX
CHEZ UNE BLATTE GRÉGAIRE :
UN AUTRE MODÈLE DE SOCIÉTÉ D'INSECTES**

Soutenue le 3 mars 2009 devant la commission d'examen

COMPOSITION DU JURY :

BAGNÈRES A-G (DR CNRS)	Tours	Rapporteur
COSTA JT (Pr. Univ. Western Carolina)	Cullowhee	Rapporteur
DENEUBOURG J-L (Pr. ULB)	Bruxelles	Examineur
GIURFA M (Pr. Univ. Paul Sabatier)	Toulouse	Examineur
HAUSBERGER M (DR CNRS)	Rennes	Président du jury
PIERRE J-S (Pr. Univ. Rennes 1)	Rennes	Examineur
RIVault C (CR CNRS)	Rennes	Directeur de thèse

Résumé

L'étude de l'évolution de la socialité est traditionnellement liée à l'étude des sociétés les plus intégrées. Ainsi chez les insectes, les théories clés en sociobiologie ont principalement été élaborées à partir des règles de fonctionnement observées chez les espèces eusociales, au détriment de la grande majorité des espèces non-eusociales, dont l'étude est cependant une étape indispensable pour une compréhension globale de l'évolution de la socialité. Dans ce contexte, les blattes constituent un modèle de choix, par leur proximité phylogénétique avec des espèces solitaires et des espèces eusociales. Ce travail est consacré à l'analyse de l'organisation et du fonctionnement des groupes sociaux chez une blatte grégaire, *Blattella germanica* (L.). Grâce à une approche interdisciplinaire faisant appel à l'éthologie, l'écologie comportementale, l'écologie chimique et la modélisation, nous décrivons les principales caractéristiques de la vie sociale chez cette espèce. Nous démontrons une interdépendance des individus envers le groupe au travers d'effets de groupe physiologiques et comportementaux, soulignant ainsi l'importance des relations sociales et de la vie grégaire. Nous identifions également un mécanisme de reconnaissance de parentèle qui régit une grande partie des interactions entre les membres du groupe en fonction du contexte social ou sexuel. Enfin, nous démontrons l'existence de coopération entre les membres du groupe sous forme d'un recrutement alimentaire pour exploiter les ressources du milieu, sous-tendu par une décision collective auto-organisée. Ces résultats démontrent que *B. germanica* est davantage qu'une simple espèce grégaire, les agrégats constituant des groupes sociaux organisés, sièges de communication et de coopération. L'ensemble de ce travail nous permet de décrire un autre modèle de société d'insectes principalement basé sur les avantages écologiques de la vie en groupe que nous qualifions de « troupe de familles », et laisse envisager d'intéressantes perspectives pour l'étude de l'évolution de la socialité chez les insectes.

Mots clés : évolution de la socialité, insecte, effet de groupe, reconnaissance de parentèle, sélection sexuelle, décision collective, *Blattella germanica*.

Abstract

The study of social evolution is traditionally linked to the study of the most integrated societies. Key theories in insect sociobiology have been based mainly on the functioning rules of eusocial species, while the great majority of non-eusocial species were neglected, although their study is a necessary step to improve our understanding of social evolution. In this context, cockroaches constitute a good model because of their phylogenetic proximity with solitary as well as eusocial species. My thesis focused on the analysis of the organization and functioning of social groups in a gregarious cockroach, *Blattella germanica* (L.). An interdisciplinary approach including ethology, behavioural ecology, chemical ecology and mathematical modeling, enabled me to highlight the main characteristics of social life of this species. I demonstrated interdependence of group members related to physiological and behavioural group effects, thus stressing the importance of social relations and gregariousness. I identified a kin recognition mechanism that shapes interactions among group members in relation to context (social or sexual). Then, I demonstrated the occurrence of cooperation between group members to exploit food resources, based on a self-organized collective decision mechanism underlying recruitment. My results evidence that *B. germanica* is more than just a gregarious insect, as their aggregates form real social groups involving communication and cooperation. All my data allow me to present another model of insect society that can be qualified as a 'mixed-family herd' when group-living is primarily based on ecological benefits. Our results offer promising perspectives for the study of social evolution in insects.

Keywords: social evolution, insect, group effect, kin recognition, sexual selection, collective decision, *Blattella germanica*.

Remerciements

La thèse que vous avez sous les yeux est loin d'être le travail d'un étudiant solitaire, isolé devant sa paillasse, mais résulte d'interactions permanentes entre le susdit étudiant et ses collègues et amis qui l'ont soutenu, porté, voire supporté au cours de ces trois années et demie de travail. Je voudrais par conséquent profiter de ces quelques lignes pour leur en exprimer ma gratitude.

Je tiens bien sûr à remercier en premier lieu Colette Rivault pour avoir initié, encadré et largement participé à ce travail, sur un sujet, qui je le sais désormais, lui est chère. Il y a quatre ans, lorsqu'elle m'a proposé un stage dans son équipe, je dois avouer qu'il m'apparaissait étrange que l'on puisse se passionner autant pour la vie sociale d'insectes justement considérés comme non-sociaux... qui plus est pour des blattes, ou de ce que j'en connaissais à travers la charmante réputation dont elles jouissent. Aujourd'hui je n'ai plus de doute à ce propos, et je ne regrette absolument rien. Merci donc à celle qui m'a toujours accordé une oreille attentive, soutenu dans mes idées (parfois freiné, et à raison) et réellement guidé tout au long de ce travail. Ces remerciements s'adressent également aux autres membres de l'équipe, Virginie Durier et Ann Cloarec, pour leur large soutien aussi bien sur le plan intellectuel dans l'écriture des articles, que sur le plan matériel dans la mise en place des expériences, dont l'ampleur a parfois pu me dépasser (les observations de nuit ça ne fait de mal à personne...). Encore merci Ann pour avoir traduit dans l'urgence les parties françaises de la version anglaise de ce manuscrit.

Chacun de nous hérite d'un bagage scientifique, je dois le mien en grande partie à Alain Lenoir auprès de qui j'ai découvert les sciences du comportement et l'univers des insectes sociaux durant mon cursus universitaire à Tours. Je joins également cette attention à Denis Poinot (dont je fus le tuteur) et à Eric Petit, qui ont constitué des supports scientifiques ponctuels mais décisifs dans la réalisation et la finalisation de ce travail. Je tiens aussi à féliciter Bernard Thierry, que je ne connais pas personnellement, mais qui m'a énormément réjoui en écrivant récemment un plaidoyer pour une réunification intellectuelle de l'éthologie et l'écologie comportementale (Thierry 2007), deux écoles qui gagneraient d'après lui à s'allier pour porter ensemble une seule biologie du comportement, idée que je partage entièrement. Enfin, merci à tous les myrmicologues, apidologues, vespilogues et termitologues dont les travaux sont pour moi une source d'inspiration intarissable.

C'est un honneur de savoir cette thèse jugée par des personnalités scientifiques de renom pour lesquelles j'ai une profonde admiration. En premier lieu, je suis reconnaissant envers Jim Costa pour avoir accepté de tenir le rôle de rapporteur de ce travail. La lecture, puis les multiples relectures de son livre m'ont ouvert les yeux sur notre méconnaissance en matière d'écologie sociale chez les arthropodes et a donné un sens au travail que j'avais déjà initié. Mes remerciements s'adressent de la même manière à Anne-Geneviève Bagnères, également rapporteur de ce travail. Je la remercie pour l'intérêt qu'elle porte à mes travaux depuis le début. Après tout, les termites ne sont-elles pas des blattes eusociales? Je tiens bien sûr à remercier chaleureusement Jean-Louis Deneubourg, envers qui j'ai le plus profond respect. Sa collaboration à ce travail fût aussi agréable que passionnante. Je lui suis d'autant plus reconnaissant car il a su porter de l'intérêt à mes problèmes et « chipoter » sur les formules jusqu'au bout, malgré les migraines. Je suis également très honoré par la présence de Martin Giurfa dans le jury de cette thèse, qui je le pense, à travers les travaux de qualité réalisés dans son laboratoire, insuffle un dynamisme important à l'éthologie et aux neurosciences

françaises. Mes remerciements s'adressent aussi à Jean-Sebastien Pierre dont j'apprécie les qualités de pédagogue et auprès duquel j'ai, je pense, beaucoup appris sur l'activité de recherche durant mon année de Master 2. Enfin, je remercie vivement Martine Hausberger pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et pour avoir permis la réalisation de mes travaux dans de bonnes conditions, en mettant à ma disposition tous les moyens nécessaires.

J'ai également une pensée pour les personnalités scientifiques, cette fois-ci anonymes, qui ont déjà eu l'occasion de juger mes manuscrits pour les différentes revues (parfois nombreuses) auxquelles je les ai soumis. Je tiens bien sûr à saluer ceux avec lesquels j'ai eu des interactions constructives qui ont permis d'améliorer le contenu des articles, mais aussi ceux dont les critiques furent beaucoup moins objectives, pour m'avoir d'abord fait douter, puis sourire avec beaucoup (énormément) de recul. Il paraît que l'on s'y habitue avec le temps...

Ce travail n'aurait pas vu le jour en dehors de l'UMR CNRS 6552, que j'ai d'abord connu sous l'acronyme d'EVE « Éthologie – éVolution - Écologie » puis d'EthoS « Éthologie Animale et Humaine ». C'est dans ce cadre, au contact de nombreux primatologues, « sturnidologues », « gallinacologues », « équiniologues » et « hominidologues » (pardon si j'ai écorché le nom de vos spécialités respectives), aux centres d'intérêts hétéroclites, que j'ai pu apprendre et apporter à mon tour ma contribution. Je tiens à remercier tout particulièrement l'ensemble des ingénieurs et techniciens du laboratoire qui à un moment ou un autre m'ont rendu d'importants services. Un GRAND MERCI évidemment à Fouad Nassur, pour s'être occupé sans discontinu de mes élevages aussi divers qu'imposants en nombre sans jamais faillir. Merci également à Jean-Pierre Richard et Christophe Petton pour avoir mis à contribution leurs talents de bricoleurs à la réalisation de mes projets (le « papouilleur » à blattes c'est eux !). D'une manière générale, je désire remercier l'ensemble des membres du laboratoire pour m'avoir intégré malgré mon absence quasi systématique aux discussions de la pause café. Merci donc aux jeunes, aux moins jeunes et à mes deux vaillants colocataires de bureau, Geoffrey et Nicolas (entre deux âges).

Une grande partie des expériences présentées dans cette thèse a été réalisée avec l'aide précieuse d'étudiants de passage au laboratoire. Je les remercie très chaleureusement par ordre d'apparition puis par ordre alphabétique : Edouard Wright, Cédric Zimmer, Michaël Bojados, Aurélie Mignot, Loïc Brepson, Christophe Caillarec et Charlotte Sinding. La majorité d'entre eux seront à ma place dans quelques années.

Si je fais les comptes, un ordinateur, quatre chronomètres, huit dindes avec leurs plumes, dix litres de solvant organique dichloré, quelques sandwiches, trente deux stylos à bille, quatre vingt moteurs de boules à facettes sans leurs boules, cinq cents élastiques, neuf cent cinquante repas avec café, mille huit cent boîtes en plastique et cinq ou six milliers de blattes ont été nécessaires à la réalisation de cette thèse. Je tiens donc tout naturellement à remercier le Ministère délégué à l'Enseignement Supérieur et à la Recherche pour m'avoir financé pendant ces trois années et demie sous forme d'une Allocation de Recherche, d'un contrat de Moniteur et d'un contrat d'Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche, et ainsi pour m'avoir permis de travailler sans restriction matérielle.

Mes dernières pensées s'adressent naturellement à mes amis (actuels/ex tourangeaux, rocantois, bruxellois ou rennais) et à ma famille qui, je l'espère, n'écraseront plus une blatte de la même façon. Mes amis comptent énormément pour moi, ils le savent. Ce travail m'a beaucoup occupé et m'en a parfois éloigné, je m'en excuse et j'ai à ce moment précis une pensée particulière pour Guillaume... Pour conclure cette vague de bons sentiments et ne pas

faillir à la tradition, je suis bien sûr très reconnaissant envers mes parents, Noëlle et Jean-Pierre, pour m'avoir prodigué leurs soins parentaux durant toutes ces années (et ceci bien après la maturité sexuelle), augmentant ainsi ma survie et mes chances de reproduction future, envers Fabrice et Jacinthe pour avoir commencé la transmission de nos gènes en communs avec la naissance d'un petit neveu, et bien sûr envers Julie, décidément très patiente et dont le soutien est inestimable.

Rennes, le 26 décembre 2008

“Up until now attention to insect social behavior has been almost entirely limited to the ants, bees, wasps, and termites, which rule the upper strata of organizational complexity. Members of the great mass of less sophisticated insect and other arthropod species have gone largely unattended and generally ignored, except by entomologists specializing in them. [...] This neglect has left a huge gap in our understanding of the origin and full spread of insect social life. The parallel that immediately comes to mind is the treatment of the history of the Western Hemisphere as though it began in 1492.”

Edward O. Wilson (2006)

Sommaire

Sommaire

I – Introduction

I.1. Concept de socialité	p 3
I.1.1. Définitions	p 4
I.1.2. Critiques	p 5
I.1.3. Vers une nouvelle définition	p 6
I.2. Évolution de la socialité	p 7
I.2.1. Causes génétiques	p 8
I.2.2. Causes écologiques	p 9
I.2.2.1. Diminution des risques liés à la prédation	p 10
I.2.2.2. Exploitation collective des ressources	p 11
I.2.2.3. Déplacements collectifs	p 12
I.2.3. Processus de socialisation	p 12
I.2.4. Problème de l'eusocialité	p 14
I.3. Consanguinité et dynamique des groupes	p 15
I.3.1. Dispersion	p 17
I.3.2. Reconnaissance de parentèle	p 18
I.4. La socialité chez les insectes	p 20
I.4.1. Insectes eusociaux	p 22
I.4.1.1. Asymétries génétiques	p 22
I.4.1.2. Division du travail	p 23
I.4.1.3. Reconnaissance des congénères du nid	p 24
I.4.1.4. Comportements collectifs	p 25
I.4.1.4.1. Recrutement alimentaire	p 26
I.4.1.4.2. Déplacement collectif	p 27
I.4.1.4.3. Construction du nid	p 28
I.4.2. Insectes sociaux	p 28
I.4.2.1. Soins parentaux	p 29
I.4.2.2. Comportements collectifs	p 29
I.4.2.2.1. Recrutement alimentaire	p 30
I.4.2.2.2. Déplacement collectif	p 30
I.4.2.2.3. Construction du nid	p 31
I.4.2.2.4. Défense collective	p 31
I.5. Objectifs et plan de la thèse	p 32
I.5.1. Objectifs	p 32
I.5.2. Liste des articles	p 33
I.5.3. Plan	p 33

II. Méthodologie générale

II.1. Modèle biologique	p 39
--------------------------------	-------------

II.1.1. Écologie	p 40
II.1.2. Reproduction	p 41
II.1.3. Développement	p 43
II.1.4. Conditions d'élevage	p 45
II.1.5. Individus expérimentaux	p 45
II.2. Analyses comportementales	p 46
II.2.1. Tests d'exploration	p 47
II.2.2. Tests d'accouplement	p 47
II.2.3. Tests d'agrégation	p 48
II.2.4. Tests de choix d'odeur	p 48
II.3. Analyses physiologiques	p 50
II.3.1. Mesures biométriques	p 50
II.3.2. Mesures de fécondité	p 50
II.3.3. Mesures de température	p 51
II.3.4. Mesures de durées de développement	p 51
II.4. Analyses chimiques	p 51
II.4.1. Collecte des échantillons	p 52
II.4.2. Analyse des échantillons	p 52
II.5. Modélisation	p 53
II.5.1. Approche déterministe	p 54
II.5.2. Approche stochastique	p 54

III. Dépendance sociale et influence du groupe sur le développement de l'individu
--

Résumé du chapitre	p59
ARTICLE 1 - Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations	p63
Abstract	p65
Introduction	p65
Materials and methods	p67
Results	p71
Discussion	p75
References	p78
ARTICLE 2 - The weight of the clan: even in insects, social isolation can induce a behavioural syndrome	p83
Abstract	p85
Introduction	p85
Material and methods	p86
Results	p87
Discussion	p89
References	p91

IV. Reconnaissance de parentèle et fonctionnement du groupe

Résumé du chapitre	p97
ARTICLE 3 - Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life	p103
Abstract	p105
Introduction	p105
Materials and methods	p107
Results	p113
Discussion	p118
References	p121
ARTICLE 4 - Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect	p127
Abstract	p129
Introduction	p129
Materials and methods	p132
Results	p135
Discussion	p141
References	p145
ARTICLE 5 - Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding	p151
Abstract	p153
Introduction	p153
Materials and methods	p155
Results	p160
Discussion	p164
References	p166
ARTICLE 6 -Female quality variance explains male selectivity in a non-sex role reversal species	p171
Abstract	p173
Introduction	p173
Materials and methods	p175
Results	p178
Discussion	p182
References	p185

V. Coopération et exploitation des ressources du milieu

Résumé du chapitre	p193
ARTICLE 7 - Collective foraging in cockroaches: an experimental and theoretical study	p197
Abstract	p199
Introduction	p199
Results	p201
Discussion	p208
Materials and methods	p209

Supplementary materials	p211
References	p214

VI. Discussion et conclusions

VI.1. <i>Blattella germanica</i> (L.), un autre modèle de société d'insectes	p221
VI.1.1. Dépendance sociale de l'individu envers le groupe	p221
VI.1.2. Reconnaissance de parentèle et choix des partenaires privilégiés	p222
VI.1.2.1. Mécanisme de reconnaissance	p223
VI.1.2.2. Choix des partenaires sociaux	p224
VI.1.2.3. Choix des partenaires sexuels	p225
VI.1.3. Coopération dans l'exploitation des ressources	p227
VI.1.4. Quel modèle de société pour <i>Blattella germanica</i> (L.) ?	p229
VI.2. Évolution de la socialité chez les dictyoptères	p232
VI.2.1. Unités familiales	p233
VI.2.2. Troupes de familles	p234
VI. 3. Perspectives	p235
VI.4. Conclusions	p237

VII. Publications et communications

VIII. Références bibliographiques

I. Introduction

I. Introduction

La vie sociale représente une transition évolutive majeure dans l'organisation du vivant et termine une cascade de complexité croissante, dont une des premières étapes réside dans le passage du niveau moléculaire au niveau cellulaire (Maynard Smith & Szathmáry 1995). Bien que de nombreux éléments confirment une évolution indépendante de la socialité chez une grande diversité d'organismes (des unicellulaires aux vertébrés supérieurs), les lois régissant le fonctionnement des groupes sociaux présentent néanmoins un certain nombre d'invariants (Dugatkin 1997; Camazine *et al.* 2001; Krause & Ruxton 2002; Sachs *et al.* 2004). Après une présentation succincte i) des principales définitions de la socialité, dans ce chapitre d'introduction, nous traiterons ii) des causes évolutives de la vie sociale et iii) des différentes stratégies de brassage génétique mises en oeuvre afin d'assurer le maintien des sociétés. Puis, nous aborderons iv) la diversité des modes de vie sociale décrits chez les insectes, avant de présenter v) les objectifs de la thèse.

I.1. Concept de socialité

Qu'est-ce que la « socialité » ? Et qu'entendons-nous par espèce « sociale » ? La définition du langage courant réfère au simple fait de vivre regroupé en communauté (Larousse 2008, Harrap's 2008). Les comportements sociaux sont alors l'ensemble des activités et des relations qui se développent entre les membres d'un groupe grâce à un système de communication. Mais face à l'importante diversité des groupes animaux et des interactions au sein de ces groupes, on s'aperçoit rapidement qu'il y a communautés et communautés...

La socialité est un concept ancien, intimement lié à l'observation et à l'étude des insectes. Ils ont d'abord suscité la réflexion des philosophes qui comparaient explicitement le fonctionnement des populations humaines à celui des fourmilières et des ruches, en y voyant des implications éthiques et politiques pour l'homme (ex. Aristote 350 av J.C., Rousseau 1762). Mais c'est avec l'avènement de la théorie de l'évolution darwinienne, sous-tendue par le concept de « sélection naturelle » (Darwin 1859), que l'effort de conceptualisation de la socialité prit une toute autre dimension. De nombreuses questions ont alors été soulevées par l'évolution de la vie en groupe telles que les niveaux de sélection, l'évolution de la coopération, l'évolution de l'altruisme, le déterminisme du sexe-ratio, et bien d'autres encore. Les biologistes se sont alors rendu compte que la première étape pour comprendre l'évolution et le fonctionnement des sociétés animales était avant tout de définir ce qu'ils entendaient par socialité.

I.1.1. Définitions

Wheeler (1928) fût le premier à décrire différents niveaux d'organisation sociale, à partir d'une étude comparative chez plusieurs espèces d'insectes. Il basa sa classification sur le lien entre la mère et sa descendance. Selon lui, les espèces vivant en structure familiale et prodiguant des soins parentaux présentent les niveaux de complexité sociale les plus élevés. Puis, dans les années cinquante, sur la base des travaux de Wheeler, Michener (1953) proposa de décomposer les niveaux de socialité en quatre étapes qu'il nomma respectivement présociale, subsociale, parasociale et quasisociale. Le terme eusocial (du grec « eu » = vrai) n'apparut que plus tard avec les travaux de Batra (1966). Il désigne les espèces où les adultes fondateurs du nid survivent pour coopérer avec leurs descendants, et où se met en place une division du travail entre les membres du groupe. Cette première classification a ensuite été reprise, puis précisée, par Michener et Wilson dans les années 70 (Michener 1969; Wilson 1971; Michener 1974), pour donner lieu à la classification aujourd'hui la plus généralement admise, que nous nommerons « classification de Michener-Wilson » (Tableau 1). Ces auteurs considèrent alors comme « sociale » toute espèce présentant « une communication réciproque de nature coopérative », c'est-à-dire un système de communication qui permet de coordonner l'engagement des individus dans la réalisation d'une action commune, avec un bénéfice individuel réciproque. Il est entendu par communication « toute action individuelle qui influence la probabilité d'apparition d'un comportement chez un autre individu ». Michener et Wilson identifient ainsi différents niveaux de socialité avec, dans un ordre croissant de complexité, les espèces solitaires, subsociales, communales, quasisociales, semisociales et eusociales. L'eusocialité constitue l'échelon le plus élevé de la socialité, caractérisant les espèces qui réunissent à la fois i) un chevauchement des générations d'adultes, ii) une coopération dans les soins aux jeunes et iii) une spécialisation d'individus dans la reproduction avec l'apparition des castes reproductrices (altruisme reproductif). Selon cette classification, l'eusocialité est observée presque exclusivement chez les arthropodes, la majorité des espèces appartenant aux hyménoptères (fourmis, abeilles, guêpes) et aux isoptères (termites), avec quelques rares cas chez les hémiptères (ex. pucerons : Itô 1989), les thysanoptères (ex. thrips : Crespi 1992), les coléoptères (ex. scarabées : Kent & Simpson 1992) et les crustacés (ex. crevettes alphéides : Duffy 1996). Deux espèces de rats-taupes glabres constituent à ce jour les seules exceptions décrites parmi les mammifères (Sherman *et al.* 1991; Bennett & Faulkes 2000). Il est important de noter que d'autres classifications et typologies des niveaux d'organisation sociale ont été proposées parallèlement à celle de Michener-Wilson, notamment pour l'étude des vertébrés. Ces classifications étant souvent plus spécifiques à un groupe d'intérêt (ex. primates : Crook *et al.* 1976; Hinde 1983; Dunbar 1988; Rowe 1996), nous ne les décrirons pas dans ce manuscrit.

Tableau 1 : Classification hiérarchique des niveaux de socialité selon Michener et Wilson. Modifié d'après Wilson (1971).

Niveau de socialité			Traits caractéristiques de l'espèce
Solitaire			Absence de tout trait caractéristique des niveaux de socialité supérieurs
Présocial	Subsocial		Soins parentaux non coopératifs
	Parasocial	Communal	Vie commune des individus de la même génération Soins parentaux non coopératifs
		Quasisocial	Vie commune des individus de la même génération Coopération pour les soins parentaux
		Semisocial	Vie commune des individus de la même génération Coopération pour les soins parentaux Spécialisation d'individus dans la reproduction
Eusocial			Chevauchement des générations d'adultes Coopération pour les soins parentaux Spécialisation d'individus dans la reproduction

I.1.2. Critiques

Bien que largement utilisée depuis sa formulation, la classification hiérarchique de Michener-Wilson est la cible de nombreuses critiques (voir synthèse dans Costa 2006), dont voici les trois principaux arguments.

Premièrement, cette classification contient un bagage sémantique à connotations fortement téléologiques (ex. présocial, quasisocial, subsocial), qui suggère une évolution orthogénétique de la socialité, c'est-à-dire une évolution linéaire de la vie solitaire à la vie eusociale. Cette idée étant aujourd'hui largement réfutée, l'utilisation de termes neutres sans connotation de liens directs entre les différents niveaux de socialité serait plus appropriée.

Ensuite, cette classification est essentiellement basée sur des critères observés presque exclusivement chez les hyménoptères et les isoptères, comme par exemple l'altruisme reproductif. Elle ne semble par conséquent pas adaptée pour décrire l'ensemble de la diversité sociale des organismes vivants, notamment parmi les vertébrés. De plus, le fait que cette classification repose sur la structure familiale et qu'elle mette en avant la complexité des degrés d'interaction entre adultes et leurs descendants néglige les taxons où ces interactions sont peu fréquentes, voire inexistantes, mais où l'on observe cependant des formes d'interactions sociales complexes entre les membres d'une même cohorte. L'ajout de critères moins spécifiques aux hyménoptères et aux isoptères permettrait une utilisation plus large de cette classification et mettrait en évidence un spectre de formes de vie sociale plus étendu.

Enfin, plus spécifiquement à la sociobiologie des insectes, la classification de Michener-Wilson a joué un rôle important dans le choix des modèles utilisés et les questions posées durant ces dernières décennies. En plaçant à son apex les espèces eusociales et en définissant les niveaux inférieurs en fonction de ce niveau supérieur (c'est-à-dire en fonction des caractéristiques manquantes à l'espèce pour être considérée comme eusociale), cette classification a motivé d'innombrables études sur l'organisation sociale, le comportement et la génétique des espèces eusociales, soit une minorité d'espèces, au détriment de la grande diversité des espèces d'insectes. On ne peut pas dire que les insectes non-eusociaux ne soient pas étudiés, mais ils sont très largement sous-étudiés en comparaison avec les insectes eusociaux. Une classification positive, c'est-à-dire basée sur les traits caractéristiques des différents niveaux de socialité, serait plus pertinente et mettrait l'accent sur les espèces présentant d'autres formes de socialité.

I.1.3. Vers une nouvelle définition

Dans les années 1990, un débat s'est installé autour des définitions de la socialité, avec la volonté de remettre en question les fondements de la classification de Michener-Wilson et de redéfinir le concept d'eusocialité (voir Tsuji 1992; Gadagkar 1994; Kukuk 1994; Crespi & Yanega 1995; Keller & Perrin 1995; Sherman *et al.* 1995; Costa & Fitzgerald 1996; Weislo 1997). D'une façon générale, les auteurs ont mis l'accent sur i) le grand nombre d'espèces présentant des formes de vie sociale complexes, sans précisément remplir les trois conditions nécessaires à l'eusocialité, et sur ii) le désir de développer un concept de socialité plus large, basé sur le compromis entre reproduction individuelle et coopération. Certains ont donc proposé de rendre la définition de l'eusocialité plus stricte, d'autres plus souple, d'autres encore d'abandonner la classification de Michener-Wilson pour une autre.

Parmi ces propositions, Crespi et Yanega (1995) mettent l'emphasis sur la coopération dans les soins aux jeunes. Dans leur nouvelle classification, le concept d'eusocialité est alors restreint aux espèces comprenant des castes reproductrices irréversibles, c'est-à-dire des espèces où certains individus ont pour unique fonction d'assurer la reproduction au sein du groupe grâce à des spécialisations anatomiques et/ou physiologiques. A l'inverse, Gadagkar (1994) suggère d'étendre la définition de l'eusocialité à toutes les espèces présentant une coopération dans les soins aux jeunes, incluant ainsi un grand nombre d'espèces de mammifères et d'oiseaux. La présence de castes physiologiques ou morphologiques sert alors de critère pour différencier les espèces « primitivement eusociales » des espèces « eusociales avancées ». Certains vertébristes ont également participé au débat. C'est le cas de Sherman *et al.* (1995) qui proposent de définir un gradient de complexité sociale en fonction de l'amplitude du biais reproductif intragroupe sur une échelle de 0 à 1, les espèces présentant un

biais proche de 1 étant considérées comme eusociales. Dans le même esprit que ce « continuum vers l'eusocialité », c'est-à-dire également sur la base d'un indice numérique, Keller et Perrin (1995) proposent que toutes les espèces de mammifères et d'oiseaux présentant une assistance aux parents pour les soins aux jeunes (systèmes d'élevage coopératif) soient considérées comme étant hautement sociales, au même titre que les hyménoptères et les isoptères eusociaux. Weislo (1997), lui, avance que l'utilisation de définitions strictes et universelles des niveaux de socialité est trop contraignante et préfère l'utilisation de termes appropriés à chaque modèle biologique en fonction de ses spécificités propres et de son histoire phylogénétique. Enfin, Fitzgerald et Costa (1996) proposent de conserver le terme eusocial tel qu'il est défini dans la classification de Michener-Wilson, mais de désigner comme sociales toutes les espèces jusqu'à maintenant considérées comme présociales, sans distinction de niveaux de socialité. Cette dernière remarque tend à réutiliser la définition de la socialité dans son sens le plus large initialement proposée par Wilson (1971), avec comme unique prérequis le fait de vivre en groupe et de présenter une communication de nature coopérative.

Près de dix ans plus tard, il n'y a toujours pas de consensus sur les définitions de la socialité (voir discussions Costa & Fitzgerald 2005; Crespi 2005; Lacey & Sherman 2005; Weislo 2005). Il en résulte une utilisation confuse des terminologies employées par les différents auteurs selon les domaines de recherche et selon les modèles d'études (Costa & Fitzgerald 2005). Cependant la proposition de Costa et Fitzgerald (1996) reste la plus ouverte et la plus neutre à notre point de vue, plaçant la coopération au centre des préoccupations sociales. Cette classification simplifiée devrait notamment permettre de faciliter les parallèles entre invertébrés et vertébrés, et d'apporter plus d'attention au répertoire social des espèces décrites comme non-eusociales. Dans ce manuscrit, nous prenons le parti de cette définition, et par conséquent nous qualifierons de « sociales » toutes les espèces i) vivant en groupe et ii) ayant recours à une communication réciproque de nature coopérative, et d'« eusociales » les espèces présentant à la fois i) un chevauchement des générations d'adultes, ii) une coopération dans les soins aux jeunes et iii) une spécialisation d'individus dans la reproduction.

I.2. Évolution de la socialité

Lorsque l'on s'intéresse à la sociogenèse, se pose légitimement la question des processus qui ont permis l'apparition de formes si variées et si complexes d'organisation sociale au cours de la phylogénèse. Comme nous l'avons vu précédemment, la vie sociale implique l'émergence d'une coopération entre les membres du groupe, ce qui correspond à l'engagement de plusieurs individus dans la réalisation d'une action commune, dont le bénéfice net doit être

réciroque (Dugatkin 1997; Sachs *et al.* 2004). La sélection naturelle favorisant l'apparition de comportements égoïstes propices aux intérêts reproductifs des organismes, la coopération n'a pu évoluer qu'à la stricte condition que les bénéfices individuels surpassent les coûts qu'un tel mode de vie génère. Plusieurs causalités complémentaires sont aujourd'hui proposées comme explication à l'évolution de la vie sociale en fonction des traits caractéristiques des espèces. Nous en décrivons ici une liste non exhaustive en tenant compte uniquement des théories les plus fréquemment invoquées.

I.2.1. Causes génétiques

Darwin (1859) fût le premier à soulever le problème de l'origine génétique de l'évolution de la coopération, en consacrant dans son œuvre majeure un chapitre aux sociétés d'insectes dont la présence d'individus stériles constitua pour lui « une difficulté particulière, qui d'abord [lui] apparut insurmontable, et réellement fatale à [sa] théorie dans son ensemble ». Ce n'est qu'en 1964 que Hamilton développa une explication évolutive cohérente avec la théorie de l'évolution génétique du comportement social (Hamilton 1964), plus connue sous le nom de « sélection de parentèle », et souvent considérée comme étant à l'origine de la sociobiologie moderne. Dans sa théorie, Hamilton émet l'hypothèse que le succès reproductif d'un individu se mesure non seulement à son succès personnel en matière de reproduction (succès reproductif direct), mais également au bénéfice qu'il peut retirer de la reproduction d'un tiers (succès reproductif indirect), dès lors qu'il possède en commun avec ce tiers une proportion substantielle de son génome. Si par son comportement, cet individu favorise la reproduction de ce tiers apparenté, ce comportement est qualifié d'altruiste. L'individu altruiste parvient ainsi, par la médiation de son apparenté bénéficiaire, à accroître la propagation de ses propres gènes. La somme du succès reproductif direct et du succès reproductif indirect de l'altruiste est alors appelée succès reproductif global, que l'on peut formaliser de la façon suivante :

$$S_G = S_D + b \times r$$

Où S_G est le succès reproductif global de l'individu altruiste à l'égard d'un apparenté, S_D son succès reproductif direct, b le bénéfice dont jouit le destinataire de l'acte altruiste et r le pourcentage de gènes communs aux deux individus (coefficient de proximité génétique, Wright 1922). Le produit $b \times r$ correspond au succès reproductif indirect de l'individu altruiste.

Selon Hamilton, la sélection naturelle favorise la propagation des gènes prédisposant à l'altruisme, dès lors que le coût de l'altruisme est inférieur au gain de propagation génétique

que l'individu altruiste retire du surcroît de reproduction qu'il induit chez le bénéficiaire. Cette déduction baptisée « règle de Hamilton » est formalisée par la relation :

$$c < b \times r$$

Où c représente le coût de l'acte altruiste en terme de réduction de la reproduction propre de l'individu altruiste et $b \times r$ le gain retiré du surcroît de reproduction chez le bénéficiaire.

La théorie de la sélection de parentèle prédit la possibilité de l'apparition de comportements altruistes dès lors que l'apparentement entre deux individus est non nul. Elle permet ainsi de déduire que les comportements altruistes sont d'autant plus probables que la corrélation génétique est grande entre l'individu altruiste et son bénéficiaire, de telle sorte que le maximum de gènes communs soit partagé. Élaboré plus particulièrement dans le cadre de l'étude des insectes eusociaux (Wilson 1975), l'usage de ce raisonnement est théoriquement applicable à toutes les espèces sociales présentant des comportements altruistes entre proches apparentés. Les progrès technologiques dans le domaine des analyses génétiques (ex. électrophorèses d'allozymes et marqueurs ADN) rendent de plus en plus rapide et efficace la mesure des degrés d'apparentement entre les individus, et par conséquent, l'étude de la sélection de parentèle a connu un engouement très important ces dernières années. Aujourd'hui vérifiée expérimentalement chez une grande diversité d'organismes (ex. micro-organismes : Strassmann *et al.* 2000; vertébrés : Stiver *et al.* 2005), l'action de la sélection de parentèle est un fait reconnu et constitue l'une des théories privilégiées pour expliquer l'évolution de la coopération entre individus apparentés.

I.2.2. Causes écologiques

La possibilité que les contraintes écologiques puissent être un moteur de l'évolution de la vie en groupe et de la coopération quelque soit le degré d'apparentement entre les individus est une idée ancienne (Allee *et al.* 1949; Trivers 1971; Lin & Michener 1972), qui a longtemps été sous-estimée en raison de la dominance du paradigme de la sélection de parentèle. Cependant, l'importance de ces causes écologiques est aujourd'hui ré-évaluée dans un grand nombre d'études (ex. Queller *et al.* 2000; Clutton-Brock 2002). Ainsi, en s'agrégeant les individus peuvent bénéficier de l'action positive du groupe sur leur survie et sur leur reproduction future, c'est-à-dire sur leur succès reproductif direct. Ces effets positifs liés à la vie en groupe ont été désignés sous le terme « d'effets de masse » lorsqu'ils sont attribuables à la présence de congénères uniquement et sous le terme « d'effets de groupe » lorsqu'ils sont attribuables aux interactions sociales entre les congénères. Nous mentionnons ici succinctement une liste non exhaustive de stratégies coopératives liées aux bénéfices de la vie

en groupe (pour une description exhaustive voir Dugatkin 1997; Krause & Ruxton 2002; Sachs *et al.* 2004).

I.2.2.1. *Diminution des risques liés à la prédation*

La pression de prédation est souvent considérée comme étant une des forces évolutives majeures ayant conduit à l'apparition de la coopération (Bertram 1978). Le regroupement peut induire une diminution des risques individuels d'être prédaté grâce à divers mécanismes tels que l'effet dilution, l'effet vigilance, l'effet confusion ou la défense collective.

En 1971, Hamilton proposa un modèle selon lequel la vie en groupe permet de distribuer les risques de prédation parmi l'ensemble de ses membres (Hamilton 1971). Cet « effet dilution » est alors bénéfique si détectabilité d'un groupe de N individus n'augmente pas plus de N fois par rapport à celle d'un individu isolé. C'est le cas chez les papillons monarques qui forment d'immenses dortoirs et dont le risque individuel d'être victime de l'attaque d'un prédateur au sein de ces dortoirs est inversement proportionnel au nombre d'individus constituant le groupe (Calvert *et al.* 1979). La taille du groupe peut alors directement dépendre de l'amplitude de la pression de prédation, comme chez certaines espèces de guppies où les individus vivant dans des rivières à faible pression de prédation forment des groupes de taille plus petite que les individus vivant dans les zones à forte pression de prédation (Seghers 1974).

La vie en groupe peut également accroître la probabilité de détection par les proies d'une attaque de prédateur (Pulliam 1973). La théorie de l'« effet vigilance » prédit que lorsque la taille du groupe augmente, l'énergie allouée à la vigilance individuelle peut diminuer, permettant ainsi de consacrer davantage de temps à une autre activité comme par exemple l'alimentation, sans augmenter le risque individuel de ne pas détecter le prédateur. Cela a été démontré expérimentalement chez les pigeons, dont le taux de survie lors d'une attaque par un prédateur augmente avec la taille du groupe, en raison d'une détection plus rapide (Kenward 1978). Des travaux théoriques montrent que la vigilance globale du groupe est d'autant plus efficace que les patrons de vigilance individuelle sont imprévisibles, rendant l'approche par un prédateur plus difficile (Ferrière *et al.* 2006).

Les mouvements de fuite désorganisés des membres du groupe peuvent également réduire le rapport attaque/capture par le prédateur, en raison de sa difficulté à attaquer seul un groupe de proies et à se focaliser sur un faible nombre d'individus à la fois (Krakauer 1995). Par l'« effet confusion », le nombre de prises du prédateur décroît avec la taille du groupe. C'est

le cas des poissons prédateurs de gerris, dont l'efficacité des captures diminue avec les mouvements désordonnés et imprévisibles des proies (Foster & Treherne 1981).

Enfin, l'appartenance à un groupe permet la coordination d'activités de défense et en accroît l'efficacité. L'approche d'un prédateur peut ainsi déclencher chez les oiseaux nichant en colonies un comportement de « houspillage » collectif, ayant pour conséquence d'écarter les prédateurs des nids et de réduire l'efficacité de l'attaque (Alcock 1998). Chaque membre du groupe diminue alors son risque d'être prédaté. Chez les lions, la défense collective permet de conserver les proies attrapées par le groupe et de résister au kleptoparasitisme (vol de nourriture) par les hyènes (Cooper 1991).

I.2.2.2. Exploitation collective des ressources

Au sein d'un groupe, les congénères peuvent coopérer pour exploiter les ressources du milieu (ex. habitat, nourriture). Les individus regroupés sont alors plus efficaces dans leurs stratégies de fourragement que les individus isolés (Conradt & Roper 2005). Cette efficacité accrue peut être due à la fois à un partage de l'information entre les membres du groupe pour localiser les ressources, et à la mise en place de comportements collectifs pour exploiter les ressources.

En effet, en plus de l'information personnelle dont les animaux disposent pour exploiter leur environnement, la vie en groupe permet d'acquérir de l'information provenant des congénères émise sous forme d'indices ou de signaux (Dall 2005). Cette information sociale procure un certain nombre de renseignements sur les ressources disponibles, tels que leur localisation, leur quantité et leur qualité. Cette information fiable et mise à jour facilite alors la sélection des ressources au niveau individuel (Giraldeau & Caraco 2000). Chez de nombreuses espèces, l'information émise par les congénères en alimentation sur une source de nourriture permet aux individus de diminuer leur durée de recherche alimentaire et de faciliter leur estimation de la qualité des sources disponibles. Chez les oies par exemple, plus une source est exploitée par un groupe de taille importante, plus cette source devient attractive pour les individus en exploration (Drent & Swierstra 1977). Chez les hirondelles, l'information est transmise de manière active par l'intermédiaire de cris de recrutement (Stoddard 1988). Une fois un essaim d'insectes localisé, elles préviennent les autres membres de la colonie par ce signal sonore. De cette façon l'ensemble des membres du groupe localise rapidement la source de nourriture et réduit les coûts associés à la recherche alimentaire, tels que la dépense énergétique et les risques de prédation.

La vie en groupe permet également aux espèces prédatrices de pratiquer la chasse coopérative. En s'associant, les individus peuvent capturer des proies plus larges, plus agiles ou plus dangereuses que ne peuvent le faire des individus seuls (Creel & Creel 1995). C'est le cas chez des oiseaux marins qui, en chassant en groupe, désorganisent la coordination des bancs de poissons et rendent les proies plus vulnérables (Duffy 1983). La chasse coopérative permet aussi un accès facilité aux sources de nourritures défendues, comme cela a été démontré chez les corbeaux, où la coopération entre juvéniles permet d'accéder à des carcasses découvertes et gardées par des adultes en nombre inférieur (Heinrich & Marzluff 1991).

I.2.2.3. Déplacements collectifs

Enfin, chez certaines espèces, la synchronisation des déplacements des membres du groupe permet de réduire les dépenses énergétiques individuelles. C'est le cas dans les formations de bancs de poissons ou de bandes d'oiseaux, dont la configuration spatiale réduit les forces de frottement avec le milieu extérieur et diminue le coût énergétique associé à la nage (Weihs 1973) ou au vol (Hummel 1983). Chez les chenilles, le déplacement en groupe permet une meilleure conservation de la chaleur corporelle et une meilleure régulation des risques liés à la dessiccation, à travers la réduction de la surface du corps exposée au milieu extérieur (Klok & Chown 1999).

I.2.3. Processus de socialisation

Comme nous venons de le voir, il est admis que l'évolution de la coopération, et par conséquent l'évolution de la socialité, trouve son origine à la fois dans des causes génétiques et dans des causes écologiques. Cependant, l'importance de l'une ou de l'autre de ces causalités reste largement débattue et plusieurs scénarios ont été proposés.

Deux voies principales (et parallèles) de socialisation, proposées par Michener (1953) puis Lin et Michener (1972), semblent retenir l'attention : la voie familiale et la voie parasociale (Figure 1a). La voie familiale inclut une voie subsociale et une voie directe dérivant toutes les deux du maintien des relations entre la mère et sa descendance pour conduire à la formation de sociétés matrilineaires (essence même de la classification de Michener-Wilson). La nuance entre la voie subsociale et la voie directe réside dans l'existence ou non d'un contact entre la mère et sa portée. Selon cette conception les descendants restent dans le nid maternel et participent à l'élevage de leurs jeunes frères et sœurs. L'absence de dispersion des jeunes aboutit progressivement à un chevauchement des générations et à l'établissement de colonies d'individus apparentés. La voie parasociale est, elle, caractérisée par l'agrégation d'individus

de même âge, apparentés ou non, favorisée par les contraintes écologiques. Selon les taxons et les particularités associées à leur cycle vital, l'une ou l'autre des voies est généralement invoquée.

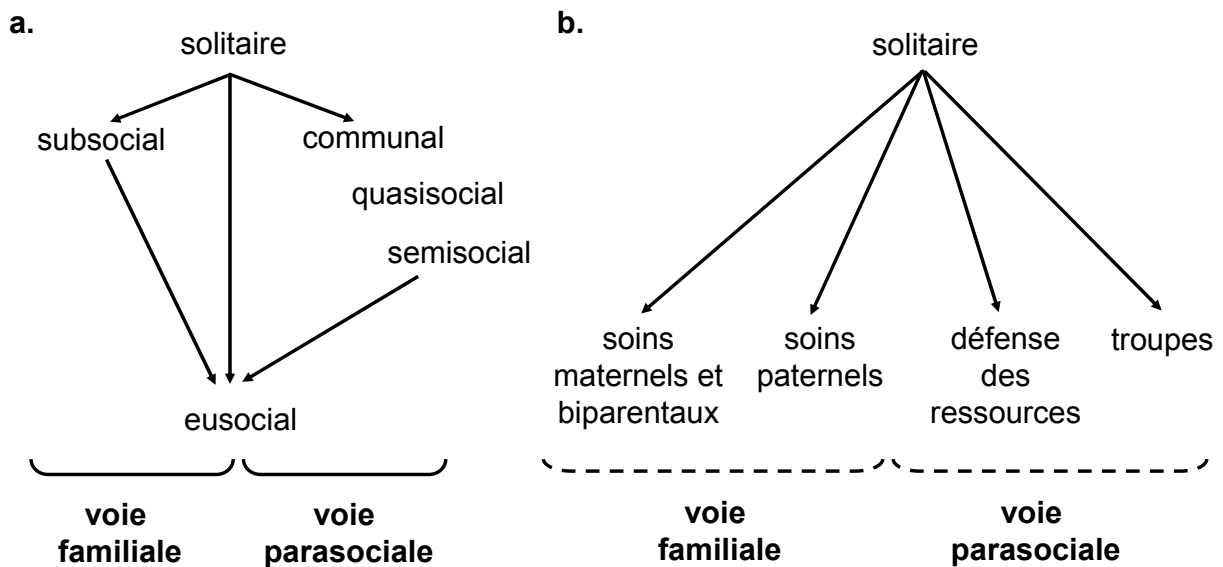


Figure 1 : a) Les deux principales voies de socialisation selon Lin et Michener. Modifiée d'après Lin et Michener (1972). b) Les quatre principales voies de socialisation selon Costa (2006).

Plus récemment, dans la continuité des idées de Lin et Michener, Costa (2006) propose quatre grandes voies évolutives en se basant principalement sur l'étude comparative des sociétés d'arthropodes sociaux (Figure 1b) : deux voies associées aux soins parentaux, qui présentent des similarités avec la voie familiale de Lin et Michener (1972), et deux voies associées au bénéfices de la vie en groupe, qui présentent cette fois-ci des similarités avec la voie parasociale de Lin et Michener (1972).

Ainsi, Costa (2006) propose une première voie de socialisation reposant sur l'évolution des soins maternels et/ou biparentaux. Cette voie serait favorisée par d'importantes pressions de prédation, des risques d'usurpation du nid, et/ou par la distribution fragmentée des ressources. La prodigation des soins parentaux, alors nécessaire à la survie des jeunes, serait accompagnée d'une reproduction semelpare (un seul événement de reproduction au cours de la vie de l'individu) et de l'occupation d'un territoire fixe ou d'un nid par la cellule familiale. Nous nommerons par la suite cette voie de socialisation « voie des soins maternels et biparentaux ».

Toujours d'après Costa (2006), l'évolution des soins uniparentaux prodigués par les mâles emprunterait un chemin évolutif différent de celui des soins maternels et/ou biparentaux. Ces soins paternels permettraient l'itéroparité des femelles (plusieurs événements de reproduction au cours de la vie de l'individu) et en même temps aboutiraient à une augmentation du succès

reproductif direct des mâles. Contrairement aux soins maternels et biparentaux, les soins paternels stricts seraient en grande partie issus de l'action de la sélection sexuelle. Selon Tallamy (2000, 2001), chez les espèces où seuls les mâles prodiguent des soins parentaux, le phénotype du soin paternel constituerait un signal honnête (ou handicapant) et par conséquent révélateur de « bons gènes » (voir Zahavi & Zahavi 1997). En s'occupant des jeunes, issus de leur propre reproduction ou issus de la reproduction d'autres mâles, les mâles bénéficieraient ainsi d'un succès plus important auprès des femelles que les mâles ne présentant pas ce phénotype du soin paternel. Nous nommerons par la suite cette voie de socialisation « voie des soins paternels stricts ».

A l'inverse, certaines sociétés verraient leur origine principalement dans la défense des ressources (nid, nourriture). Les individus, indépendamment de leur apparentement, se regrouperaient pour réunir et défendre des ressources vitales souvent éphémères et peu abondantes dans leur environnement. La reproduction au sein de ces sociétés serait le plus souvent itéropare, avec l'apparition de phénotypes liés à la défense du nid et/ou des ressources (ex. soldats). Nous nommerons par la suite cette voie de socialisation « voie de la défense des ressources ».

Enfin, Costa (2006) avance l'idée d'une voie associée à l'évolution de troupes d'individus non-apparentés. Ces sociétés, parfois très intégrées, bénéficieraient principalement des avantages liés à la vie en groupe en termes de diminution des risques de prédation et d'accomplissement de tâches collectives. Sur la base de la composition du groupe, cet auteur différencie les troupes d'individus immatures (troupes d'immatures) des troupes de mélange de familles (troupes de familles). Dans les deux cas, les troupes seraient le résultat de pontes regroupées des femelles. La différence entre les deux résiderait dans la dispersion ou non des femelles après la ponte. Nous nommerons par la suite cette voie de socialisation « voie des troupes ».

I.2.4. Problème de l'eusocialité

Comme nous venons de le voir, bien qu'il soit admis que les différents chemins évolutifs pouvant mener à l'émergence de la socialité impliquent des causes génétiques et des causes écologiques, la part de chacune reste débattue. La controverse sur les différents scénarios proposés pour expliquer l'évolution de l'eusocialité illustre ce propos.

Dans les années 1960-70, la formulation de la théorie de la sélection de parentèle (Hamilton 1964; Wilson 1975) a eu pour principal effet de focaliser l'attention sur les causes génétiques de l'évolution de la socialité. Depuis, d'importants degrés d'apparentement entre les membres

du groupe (résultant d'une dispersion retardée des jeunes avec un renforcement possible de facteurs génétiques tels que la consanguinité ou l'haplodiploïdie, cf I.3. et I.4.1.1.) sont généralement considérés comme nécessaires à l'évolution de l'eusocialité. Cependant, face au constat que le coefficient de proximité génétique entre les congénères du nid est particulièrement faible dans de nombreuses colonies d'insectes eusociaux (voir Crozier & Pamilo 1996), Korb et Heinze (2004) ont récemment proposé que l'évolution de l'eusocialité pourrait résulter principalement d'un mécanisme de sélection de groupe (théorie reformulée par Wilson 1977, 1980, 1983, et aujourd'hui largement acceptée), c'est-à-dire une sélection favorisant la survie des colonies les plus productives, reléguant ainsi la sélection de parentèle à un rôle secondaire. Cette idée est également partagée par Wilson et Hölldobler (Wilson 2005; Wilson & Hölldobler 2005a; Wilson 2008). Selon ces auteurs, les contraintes écologiques amèneraient les individus à coopérer car ils bénéficient d'un succès reproductif direct supérieur au sein d'un groupe plutôt qu'en restant solitaires, quelque soit leur degré d'apparentement (ex. en cas de fondation indépendante risquée d'un nid). En conséquence d'une dispersion limitée, les membres du groupe seraient de plus en plus apparentés et la sélection de parentèle agirait de manière secondaire. Cette théorie émergente de l'évolution de l'eusocialité par des causes écologiques est cependant très controversée et constitue la cible de nombreuses critiques de la part des partisans de la sélection de parentèle (voir discussions Foster *et al.* 2006; Thompson 2006; Boomsma 2007). Hughes *et al.* (2008) ont récemment démontré que la monoandrie (une femelle accouplée avec un seul mâle) est le caractère plésiomorphe (ancestral) chez les hyménoptères eusociaux. Il semble alors que de forts degrés d'apparentement entre les membres de la colonie et l'action de la sélection de parentèle soient un prérequis à l'évolution de l'eusocialité. Selon ces auteurs, la polyandrie (une femelle accouplée avec plusieurs mâles) et la polygynie (coexistence de plusieurs reines dans la colonie) constitueraient des caractères exclusivement apomorphes (dérivés) apparus chez des espèces où la réversion de l'eusocialité n'était plus possible. Bien que le débat ne soit toujours pas clos, la démonstration de Hughes *et al.* (2008) est aujourd'hui très convaincante. Cette controverse à propos de l'eusocialité illustre bien le récent regain d'intérêt pour les causes écologiques de l'évolution de la vie sociale.

I.3. Consanguinité et dynamique des groupes

En dépit de la grande diversité des formes de vie sociale, et quels que soient les chemins évolutifs dont elles résultent, certaines lois génériques régissent le maintien et la dynamique des groupes. Parmi elles, les modalités de brassage génétique intra et intergroupes constituent un élément clé dans la survie de l'unité sociale. Nous traitons ici plus particulièrement des mécanismes mis en place pour optimiser la compatibilité génétique entre les partenaires sexuels, la viabilité des descendants et par conséquent le maintien des groupes sociaux.

Il est admis que le maintien et la croissance du groupe tiennent en grande partie à la dynamique de flux de gènes au sein de celui-ci et/ou entre les différents groupes constituant la population (Ridley 2004). De nombreuses études montrent que la viabilité des descendants issus d'un accouplement est intimement liée à la compatibilité génétique entre les deux partenaires sexuels. C'est le cas avec les accouplements consanguins (accouplements entre individus apparentés, issus d'un ancêtre commun par généalogie) qui favorisent l'homozygotie et l'expression d'allèles récessifs délétères chez la descendance (voir Charlesworth & Charlesworth 1987; Keller & Waller 2002). En absence de brassage génétique au sein du groupe et entre les groupes, ces effets de « dépression de consanguinité » observés sur plusieurs générations d'individus, réduisent progressivement la taille de la population et peuvent à terme provoquer son extinction. La dépression de consanguinité est d'autant plus prononcée que la population est de taille réduite. De façon similaire, les accouplements intraspécifiques entre individus trop éloignés génétiquement (ex. populations allopatriques) peuvent également réduire la viabilité de la descendance. Cette hybridation excessive favorise la rupture de complexes de gènes ou d'adaptations génétiques locales nécessaires à la survie des individus. On parle alors de « dépression d'hybridation » (Price & Waser 1979; Partridge 1983; Edmans 2002).

Récemment, des modèles théoriques ont été proposés pour prédire l'évolution de stratégies d'évitement de la consanguinité et/ou de l'hybridation excessive en fonction des traits caractéristiques des espèces considérées (ex. Bengtsson 1978; Parker 1979; Lehmann & Perrin 2003; Kokko & Ots 2006; Parker 2006). D'une manière générale, ces modèles suggèrent que la consanguinité devrait être tolérée par un individu (mâle ou femelle) lorsque les coûts associés à son investissement global dans la reproduction (investissement dans l'accouplement et dans les soins parentaux) et les coûts associés à la dépression de consanguinité sont faibles. A l'inverse, lorsque ces coûts sont élevés, la stratégie d'évitement de la consanguinité devrait être favorisée (voir Parker 2006). Le plus souvent, ces modèles prédisent des intérêts contraires entre les mâles et femelles, et par conséquent certains niveaux de conflit inter-sexuel (Figure 2). Ainsi, les mâles, dont l'investissement dans la reproduction est généralement faible (faibles coûts liés à la production des gamètes, faible investissement dans les soins parentaux), sont prédits comme plus tolérants à l'acceptation d'accouplements consanguins que les femelles, dont l'investissement dans la reproduction est généralement élevé (forts coûts liés à la production de gamètes, fort investissement dans les soins parentaux). Ces conflits d'intérêt déterminent les différentes stratégies adoptées par chacun des deux sexes pour éviter ou favoriser les accouplements consanguins.

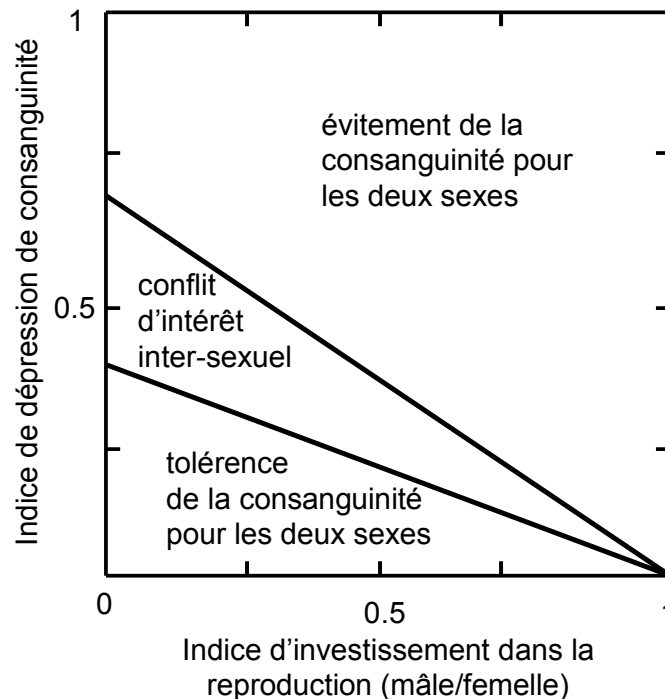


Figure 2 : Seuils théoriques définissant les conflits d'intérêt inter-sexuels dans le cas de l'évitement de la consanguinité. L'indice d'investissement global dans la reproduction du mâle (axe des abscisses) est relatif à l'investissement global dans la reproduction de la femelle, de telle sorte que pour un indice égal à 1, les deux sexes investissent de façon similaire. Pour un indice inférieur à 1, la femelle investit toujours plus que le mâle. Le modèle prédit que la femelle devrait accepter un accouplement avec un mâle apparenté dès lors que les coûts de la consanguinité (axe des ordonnées) sont inférieurs au seuil le plus bas. Selon le même raisonnement, le mâle devrait s'accoupler avec une femelle apparentée dès lors que les coûts de la consanguinité sont inférieurs au seuil le plus haut. La zone de conflit inter-sexuel se situe entre les deux seuils. Modifiée, d'après Parker (2006).

I.3.1. Dispersion

Une des stratégies permettant l'évitement de la consanguinité réside dans la dispersion d'une partie des individus du groupe au cours de leur vie (voir Blouin & Blouin 1988; Pusey & Wolf 1996). L'allopatrie d'un des sexes (ex. les mâles chez les mammifères, les femelles chez les oiseaux) réduit ainsi les probabilités d'accouplement entre proches apparentés. Bien que l'évolution du comportement disperseur soit généralement associée à d'autres facteurs que la consanguinité seule (ex. compétition entre apparentés, compétition locale pour les ressources, stochasticité environnementale) (voir Perrin & Mazalov 2000; Gandon & Michalakis 2001; Perrin & Goudet 2001), elle permet néanmoins aux individus d'éviter les accouplements consanguins et une réduction de la viabilité de la descendance chez un grand nombre d'espèces (ex. babouin : Packer 1979; geai : Balcombe 1989; pic vert : Koenig *et al.* 1998; fauvette : Eikenaar *et al.* 2008).

I.3.2. Reconnaissance de parentèle

Chez les espèces où la dispersion n'est pas la règle, les individus sont souvent capables de reconnaître leur degré d'apparentement avec les autres membres du groupe, c'est-à-dire le pourcentage de gènes qu'ils ont en commun par descendance (Beecher 1982; Fletcher 1987; Blaustein *et al.* 1988; Sherman *et al.* 1997; Holmes 2004). Cette « reconnaissance de parentèle », permet ainsi de sélectionner les partenaires sexuels en fonction de leur pédigré génétique et d'éviter les accouplements entre individus proches apparentés.

Comme tous les mécanismes de reconnaissance, la reconnaissance de parentèle intervient lors d'une rencontre entre un individu « porteur » de signaux (visuels, sonores, tactiles, ou chimiques) et un individu « évaluateur » (voir Starks 2004). L'évaluateur compare les signaux émis par le porteur à une référence interne (génétiquement déterminée ou acquise par apprentissage), et exprime ou non, un comportement de discrimination envers le porteur (acceptation ou rejet) en fonction du degré de similarité entre les signaux perçus et sa référence interne. Il est alors d'usage d'identifier trois composantes dans ces mécanismes de reconnaissance : la production, la perception et l'action (Figure 3). Alors que les composantes de production et d'action ne posent pas de problèmes théoriques, la composante de perception est aujourd'hui très largement débattue.

On considère traditionnellement, quatre grands mécanismes de reconnaissance de parentèle (Mateo 2004). i) La « reconnaissance dépendante du contexte », lors de laquelle les individus sont reconnus indirectement par l'intermédiaire de signaux environnementaux. ii) La « reconnaissance par association ou par familiarité », qui implique l'apprentissage du phénotype de congénères au cours des premiers stades du développement, amenant ainsi à l'ontogenèse d'une représentation interne. Ce mécanisme permet une discrimination entre individus familiers et non-familiers. iii) La « reconnaissance par comparaison phénotypique », lors de laquelle la représentation interne se forme à partir de l'apprentissage du propre phénotype de l'évaluateur et/ou du phénotype des individus familiers. Ce mécanisme diffère du précédent car il permet une discrimination des individus à la fois en fonction de leur degré d'apparentement et de leur familiarité. iv) La « reconnaissance allélique » ou effet « barbe verte » (Dawkins 1976), quand tout individu porteur d'allèles cibles est perçu comme apparenté. Il s'agit alors d'un processus génétique sans l'intervention d'apprentissage de signaux de référence. Certains auteurs mettent en avant la confusion qui réside dans les définitions de ces mécanismes théoriques et considèrent uniquement comme reconnaissance de parentèle les mécanismes permettant une reconnaissance stricte des degrés d'apparentement entre les individus, indépendamment de toute familiarité (Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003). En accord avec ces auteurs, dans

ce manuscrit, nous prenons le parti de considérer uniquement les mécanismes de reconnaissance de parentèle stricte. Cette reconnaissance peut alors intervenir par « comparaison phénotypique individuelle », où l'évaluateur compare les signaux de l'émetteur à une représentation interne construite à partir de l'apprentissage de son propre phénotype (« effet aisselles » Dawkins 1982; Holmes & Sherman 1982, 1983). Elle peut également intervenir sans la nécessité d'une phase d'apprentissage par le biais de « structures sensorielles sélectives » (Osaki *et al.* 2005) ou par l'existence « d'allèles de reconnaissance » (« effet barbe verte » Dawkins 1976).

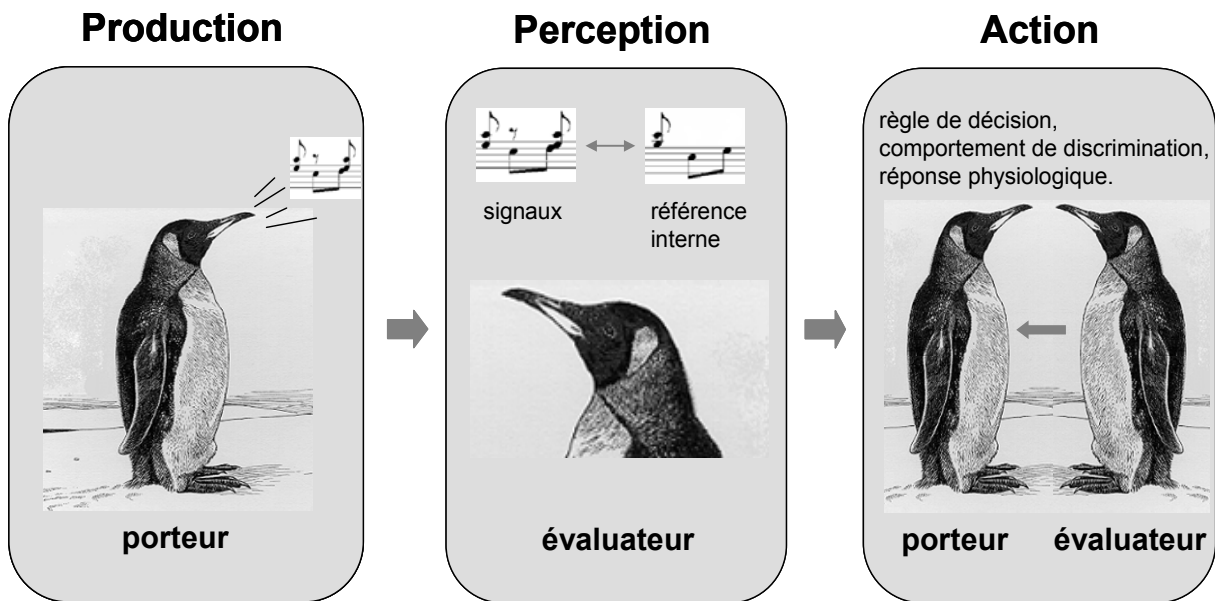


Figure 3 : Les trois composantes d'un mécanisme de reconnaissance de parentèle lors d'une rencontre entre un individu porteur et un individu évaluateur: la production, la perception et l'action. Modifiée d'après Sherman *et al.* (1997).

Chez les espèces capables de reconnaissance de parentèle, l'apparement joue un rôle clé dans le choix des partenaires sexuels. Cette reconnaissance permet aux individus de sélectionner leurs partenaires en optimisant la compatibilité des deux génomes, et ainsi d'éviter à la fois les accouplements entre individus trop proches génétiquement (accouplements consanguins) et les accouplements entre individus trop éloignés génétiquement (hybridation excessive), selon la théorie de « l'hybridation optimale » (Bateson 1982; Bateson 1983; Shields 1983). Bien que l'évitement de la consanguinité lors du choix du partenaire sexuel constitue une stratégie répandue (ex. drosophiles : Maynard Smith 1956; grillons : Simmons 1989; fourmis : Keller & Passera 1993; termites : Shellman-Reeve 2001), l'évitement de l'hybridation excessive est une stratégie à ce jour rarement vérifiée expérimentalement (cailles : Bateson 1978; souris : Barnard & Fitzsimons 1988; Barnard & Fitzsimons 1989; Keane 1990).

I.4. La socialité chez les insectes

On connaît aujourd'hui environ 900 000 espèces d'insectes, réparties dans la majorité des écosystèmes décrits (Wilson & Hölldobler 2005b). Cette très grande diversité d'espèces et d'habitats laisse par conséquent la place à une très grande diversité de formes de vie sociale (Figure 4). Néanmoins, à l'issue d'une cinquantaine d'années de recherche en sociobiologie, nous avons toujours une assez mauvaise vision de l'étendue du spectre de la socialité chez les insectes. La grande majorité des études a été réalisée à partir de quelques centaines d'espèces seulement, des hyménoptères (fourmis, abeilles, guêpes) et des isoptères (termites) eusociaux principalement, au détriment des autres ordres pourtant majoritaires en nombre d'espèces. Ce biais perdure toujours aujourd'hui. Il est bien illustré par une récente recherche bibliographique réalisée par Costa et Fitzgerald (2005) couvrant l'ensemble des publications scientifiques parues entre 1989 et 2004, et répertoriées dans la base de données de l'ISI Web of Science. Ces auteurs ont recensé plus de 600 articles contenant dans leur résumé les termes correspondant aux différents degrés de socialité proposés par la classification de Michener-Wilson (Tableau 2). Bien que non exhaustive, cette recherche bibliographique souligne le peu d'études concernant les espèces non-eusociales (28% des études) comparées au nombre d'études concernant les espèces eusociales. Ceci est encore plus surprenant lorsque l'on réalise que les espèces regroupées sous le terme d'eusociales constituent uniquement 2% de l'ensemble des espèces d'insectes. Dans cette partie nous présentons succinctement certaines des caractéristiques clés de l'organisation et du fonctionnement des sociétés d'insectes, i) dans un premier temps chez les espèces eusociales, ii) puis chez les espèces sociales.

Tableau 2 : Résultat d'une recherche bibliographique effectuée dans la base de données des titres, des résumés et des mots clés en ligne proposés par l'ISI Web of Science (> 4000 journaux) pour six termes directement issus de la classification des niveaux de socialité de Michener-Wilson (voir Tableau 1). Le terme « communal » a été exclu de la recherche en raison de sa large utilisation en dehors du domaine de la sociobiologie. La recherche a été effectuée le 21 février 2005; les paramètres incluaient le titre de l'article, les mots clés et le résumé. Bien que cette recherche ne comporte pas explicitement le terme « insecte », la terminologie de Michener-Wilson est principalement utilisée en entomologie. Modifiée, d'après Costa et Fitzgerald (2005).

Terme recherché		Nombre de références	Proportion %
Non-eusocial	Présocial	3	0.49
	Subsocial	121	19.74
	Parasocial	8	1.31
	Quasisocial	12	1.96
	Semisocial	25	4.08
Eusocial		444	72.43



Figure 4 : a) termitière de *Macrotermes bellicosus* (© Nezumi Dumousseau), b) essaim d'abeilles *Apis mellifera* (© TAMU Department of Entomology), c) soins au couvain par une fourmi ouvrière *Orectognathus versicolor* (© Alexander Wild), d) tente de chenille *Malacosoma americanum* (© Rowena Hopkins), e) essaim de locustes *Locusta migratoria* (© Rob Steiner), f) soins maternels par une femelle forficule *Forficula auricularia* (© Bert Pijs).

I.4.1. Insectes eusociaux

Bien que les insectes eusociaux ne représentent qu'une minorité d'espèces, ils témoignent cependant d'un important succès écologique et constituent plus de la moitié de la biomasse estimée des insectes (Wilson & Hölldobler 2005b). Comme nous l'avons déjà vu dans ce chapitre d'introduction, d'après la classification de Michener-Wilson l'eusocialité caractérise les espèces qui présentent à la fois i) un chevauchement des générations d'adultes (vie en colonie), ii) une coopération dans les soins aux jeunes (soins au couvain) et iii) l'existence de castes reproductrices (femelles reproductrices communément appelées « reines ») et de castes non-reproductrices (femelles stériles communément appelées « ouvrières »). Cette forme de vie sociale est apparue plusieurs fois de manière indépendante chez les hyménoptères et les isoptères, avec quelques rares exemples chez les thysanoptères (ex. thrips : Crespi 1992), les hémiptères (ex. pucerons : Itô 1989), et les coléoptères (ex. scarabées : Kent & Simpson 1992). Nous mentionnons ici quelques généralités concernant l'organisation et le fonctionnement des colonies, communes à une majorité d'espèces. En raison du caractère exceptionnel de l'évolution de l'eusocialité chez les thysanoptères, les hémiptères et les coléoptères, nous avons choisi de traiter uniquement le cas des hyménoptères et des isoptères.

I.4.1.1. Asymétries génétiques

Les insectes eusociaux sont caractérisés par des asymétries génétiques qui engendrent des coefficients de proximité génétique parfois élevés entre les membres de la colonie et ainsi offrent une emprise importante à la sélection de parentèle (voir Crozier & Pamilo 1996). Chez les hyménoptères, ces asymétries sont favorisées par un déterminisme du sexe par haplodiploïdie, c'est-à-dire que les œufs fécondés sont à l'origine de femelles diploïdes (génome constitué de $2N$ chromosomes) alors que les œufs non fécondés donnent des mâles haploïdes (génome constitué de N chromosomes) par parthénogenèse arrhénotoque. Considérons un couple et sa descendance (Figure 5). En raison de l'haplodiploïdie, les filles partagent entre elles un coefficient de proximité génétique moyen r de 0.75 (0.5 issu du père et 0.25 issu de la mère), alors que ce même coefficient est de 0.5 entre une mère et ses filles. De la même manière, le coefficient de proximité génétique entre frères et sœurs est de 0.25 et celui d'une ouvrière-fille et de son neveu (fils issu de la ponte d'une sœur) est de 0.375.

Contrairement aux hyménoptères, les isoptères présentent un déterminisme du sexe par diplodiploïdie, où les œufs fécondés donnent à la fois des mâles et des femelles diploïdes. Chez ces espèces, l'existence d'asymétries génétiques est également invoquée mais leur origine reste beaucoup plus confuse (voir Shellman-Reeve 1997). Il pourrait tout d'abord exister des cycles d'endogamie qui permettraient d'obtenir un coefficient de proximité

génétique plus grand entre frères et sœurs qu'entre parents et descendants dans le cas où le nid serait fondé par une femelle et un mâle non-apparentés, mais issus tous deux de sociétés pratiquant l'endogamie (Bartz 1979). Il a également été proposé l'existence d'anneaux chromosomiques issus de translocations réciproques impliquant les autosomes et le chromosome Y au cours de la méiose. De la même manière que les cycles d'endogamie, ce remaniement chromosomique aurait pour conséquence des coefficients de proximité génétique élevés entre frères et sœurs (Luykx & Syren 1979).

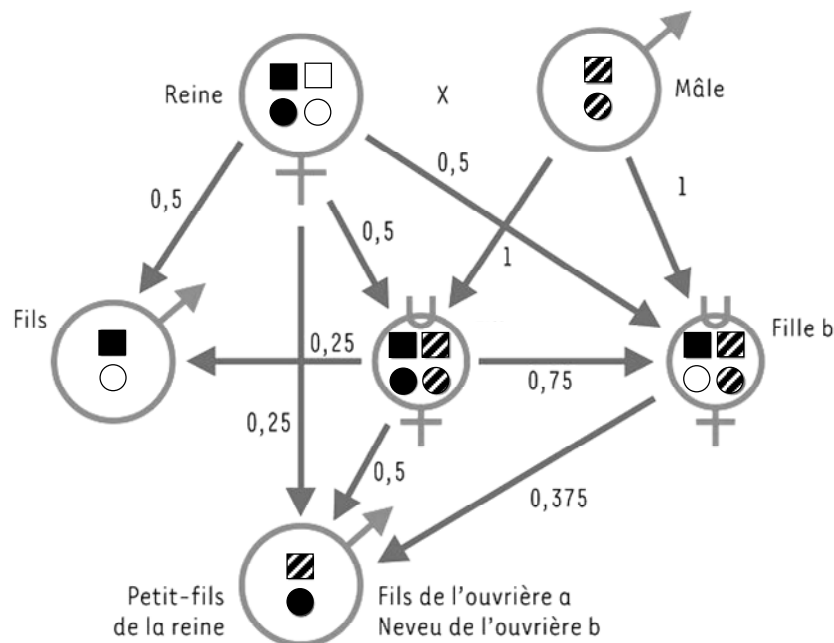


Figure 5 : Asymétries génétiques résultant du déterminisme du sexe par haplodiploïdie chez les hyménoptères. A chaque flèche est associé le coefficient de proximité génétique r entre les deux individus. Modifiée d'après Aron et Passera (2005).

C'est l'existence de ces asymétries génétiques entre les membres de la colonie qui a conduit à considérer l'action de la sélection de parentèle et l'évolution de l'altruisme chez les espèces eusociales (cf I.2.1, I.2.4.). Comme ouvrières ont en moyenne plus de gènes en commun avec leurs sœurs qu'elles n'en auraient avec leurs filles éventuelles, en élevant leurs sœurs, leur succès reproductif indirect est supérieur à celui dont elles bénéficieraient en élevant leurs filles. Cet altruisme manifesté par les ouvrières qui ne se reproduisent pas, restent avec la reine mère et soignent leurs sœurs, est, du point de vue strictement génétique, égoïste, puisqu'il permet aux ouvrières d'optimiser leur propre succès reproductif global.

I.4.1.2. *Division du travail*

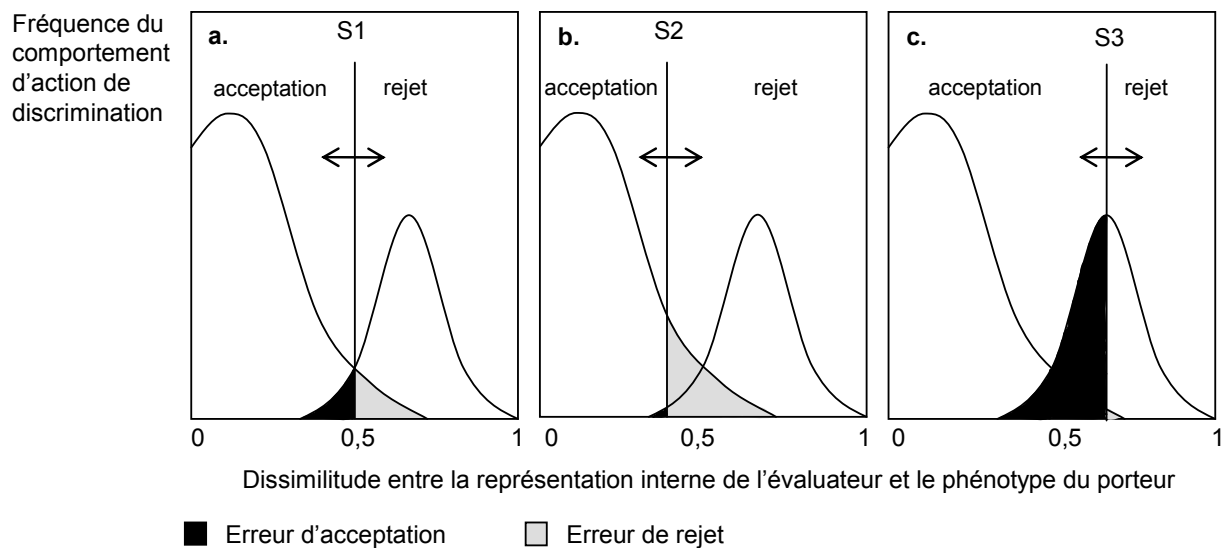
La division du travail, ou polyéthisme, est un des fondements des eusociétés d'insectes. Les membres de la colonie se spécialisent dans des tâches particulières de sorte que les reines se reproduisent et que les ouvrières assurent la maintenance de la colonie (ex. fourragement,

défense) et les soins au couvain (Figure 4c). Cette division du travail, qui permet un fonctionnement optimal de la colonie, est liée à des différences interindividuelles du seuil de réponse pour s'engager dans la réalisation d'un comportement. Il a été démontré que ces seuils sont dépendants du génotype, de l'âge et de l'expérience de l'individu (Robinson & Page 1989; Bonabeau *et al.* 1996; Beshers & Fewell 2001; Hughes *et al.* 2003; Ravary *et al.* 2007). Ce partage des tâches implique alors une importante dépendance des congénères les uns envers autres. Ainsi, chez de nombreuses espèces, l'isolement social entraîne une diminution de la survie des individus comme par exemple chez les fourmis *Eciton burchelli* où les ouvrières ne survivent que quelques heures seulement en dehors du contexte social (Franks & Partridge 1994).

I.4.1.3. Reconnaissance des congénères du nid

Les ouvrières sont généralement capables de reconnaître les congénères issus de leur propre colonie, permettant ainsi d'éviter toute intrusion durable d'individus étrangers au sein du nid (voir Lenoir *et al.* 2001). Dans la majorité des cas, cette « fermeture de la colonie » est rendue possible grâce à l'existence d'une odeur commune portée par l'ensemble des membres du groupe. Cette odeur de colonie est essentiellement constituée de lipides cuticulaires, mélanges complexes d'hydrocarbures (ex. alcanes, alcènes, diènes) et d'acides gras qui recouvrent le corps des insectes (Breed 1998; Clément & Bagnères 1998; Singer *et al.* 1998; Vander Meer & Morel 1998). Ces lipides cuticulaires sont soit endogènes, c'est-à-dire synthétisés par des cellules spécialisées (oenocytes) puis secrétés au niveau de la cuticule ou par le biais de glandes de stockage (ex. glande post pharyngienne chez les fourmis), soit exogènes, c'est-à-dire acquis au contact des éléments de l'environnement (ex. végétaux chez les abeilles). Ils sont ensuite régulièrement échangés entre les membres de la colonie, par trophallaxies (ex. Boulay *et al.* 2000a), contacts antennaires (ex. Bagnères *et al.* 1991), ou par frottements corporels passifs, aboutissant progressivement à l'homogénéisation de l'ensemble des patrons cuticulaires individuels des membres de la colonie. Il émerge alors une odeur coloniale, commune aux congénères du nid, également appelée « Gestalt » (Crozier & Dix 1979; Crozier 1987). Chaque fois qu'un individu évaluateur est confronté à un individu porteur, il compare l'odeur de ce dernier à sa propre odeur coloniale. L'action de discrimination de l'évaluateur (acceptation ou rejet du porteur) dépend alors à la fois du degré de recouvrement entre le signal émis par le porteur et l'odeur coloniale, mais également du contexte de la rencontre (Reeve 1989). Ainsi, lorsque les coûts d'acceptation d'individus non désirables sont élevés, le seuil d'acceptation est restrictif. Dans le cas contraire, lorsque les coûts d'acceptation d'individus non désirables sont faibles, le seuil d'acceptation est permissif. Par conséquent, un individu évaluateur pourra accepter un individu porteur dans un contexte et le rejeter dans un autre contexte, en fonction des coûts et des bénéfices qu'une telle action

engendre (Figure 6). C'est par exemple le cas chez les guêpes *Polistes dominulus* où les ouvrières initient significativement plus de comportements agonistiques envers des individus provenant de colonies étrangères, en présence de signaux indicateurs de la proximité du nid (ex. fragment de nid ou congénère du nid) qu'en absence de ces signaux (Starks *et al.* 1998). En fonction des espèces, la perception d'intrus au sein de la colonie peut déclencher des comportements d'alarme et l'organisation d'une défense collective allant de la simple alerte (ex. les ouvrières agitent leurs antennes) jusqu'à l'agression marquée par des piqûres, des morsures ou l'émission de substances de défense (voir Vander Meer & Alonso 1998). Cette reconnaissance des congénères du nid, basée sur une odeur coloniale unique, coïncide avec une reconnaissance de parentèle stricte (sensu Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003) dans les rares cas de colonies monogynes et monoandres où l'ensemble des membres de la colonie sont des sœurs (Lenoir *et al.* 1999).



I.4.1.4. Comportements collectifs

Au sein de la colonie, les ouvrières coopèrent dans des tâches aussi variées que l'approvisionnement en ressources alimentaires, la sélection d'un nouveau site de nidification ou encore la construction du nid. Ces comportements collectifs sont généralement sous-tendus

par des processus auto-organisés, c'est-à-dire « des processus par lesquels un modèle de niveau global émerge à partir d'un grand nombre d'interactions entre les composants de bas niveau du système, en utilisant uniquement des informations locales, sans référence au modèle global » (Camazine *et al.* 2001). Lorsque ces processus auto-organisés aboutissent à la sélection par le groupe d'une option parmi plusieurs alternatives (ex. sources de nourritures, site de nidification), on parle de « décisions collectives ». Ces prises de décision ne requièrent ni comparaison directe entre les ressources disponibles ni coordination centrale des individus. Nous reportons ici quelques exemples de comportements collectifs caractéristiques.

I.4.1.4.1 *Recrutement alimentaire*

Chez les hyménoptères eusociaux, où les larves sont apodes et où la reine reste confinée au sein du nid après la fondation de la colonie, le transport de nourriture vers le nid par les ouvrières est une nécessité pour la survie de la colonie. Pour assurer cette tâche, la fourmi *Lasius niger* pratique le « recrutement de masse ». Le dépôt d'une phéromone de piste induit à lui seul le recrutement et l'orientation des congénères vers une source d'intérêt pour une exploitation collective. Ainsi, après avoir découvert une source, les ouvrières fourrageuses déposent de la phéromone lors de leur trajet retour vers le nid en modulant l'intensité du signal en fonction de la qualité de la source (Beckers *et al.* 1992, 1993). Les autres ouvrières en exploration peuvent alors suivre cette piste, exploiter la source marquée, et à leur tour participer à son renforcement. Par conséquent plus une piste est suivie par un nombre important d'ouvrières, plus la source est visitée et, à son tour, plus la piste est renforcée par les dépôts successifs de phéromone. Comme les ouvrières montrent une préférence pour suivre les pistes les plus concentrées, grâce à un cycle d'amplification par renforcement positif, la source est progressivement exploitée par un nombre croissant d'ouvrières. En condition de choix artificiels entre deux sources strictement identiques (solution sucrée 1M), la colonie exploite d'abord les deux sources de manière symétrique, puis, après quelques minutes, il se produit une bifurcation de telle sorte que l'une des deux sources est sélectionnée au détriment de l'autre (Figure 7a). Bien que les fourmis déposent individuellement la même quantité de phéromone pour chacune des deux sources, par le fruit du hasard, une des sources est à un moment donné légèrement plus visitée que l'autre, aboutissant à la formation d'une piste plus concentrée (Beckers *et al.* 1990). A partir de ce moment, par le cycle d'amplification, l'exploitation des deux sources par le groupe sera toujours asymétrique jusqu'à ce que la source gagnante soit moins profitable que l'autre (voir modèle Camazine *et al.* 2001).

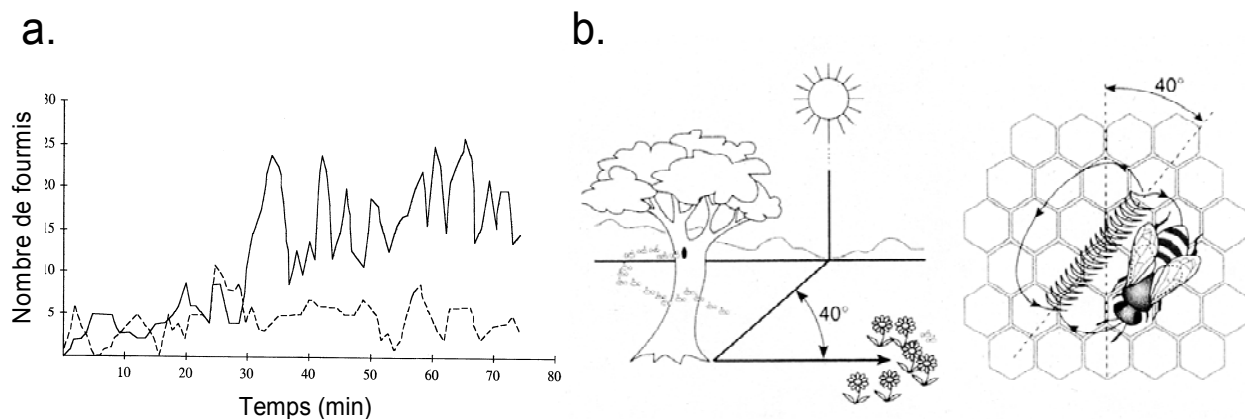


Figure 7 : a) Dynamique d'exploitation de deux sources de nourriture identiques (S1 et S2) par un groupe de fourmis *Lasius niger*, modifiée d'après Camazine *et al.* (2001). b) La danse tremblante des abeilles *Apis mellifera*, modifiée d'après Seeley (1995).

I.4.1.4.2. Déplacement collectif

Chez les abeilles *Apis mellifera*, lorsqu'une nouvelle reine arrive à maturité, l'ancienne reine ainsi que la moitié des ouvrières de la colonie essaient, c'est-à-dire qu'elles quittent simultanément la ruche originelle et s'agrègent en une masse compacte sur une hétérogénéité de l'environnement (ex. branche d'arbre) à la recherche d'un nouveau site de nidification (Figure 4b). Des ouvrières « scouts » (environ 5% de l'essaim) partent alors à la recherche de sites potentiels de nidification. À partir de ce moment, chaque abeille ayant visité un site retourne à l'essaim pour communiquer sa découverte et recruter des congénères. Le recrutement a lieu par une danse tremblante dans le nid. La recruteuse effectue un mouvement en forme de « 8 », accompagné d'une vibration latérale du corps sur la portion linéaire (Figure 7b). La direction par rapport à la verticale (gravité) et la durée de chaque tremblement sont alors corrélées respectivement à la direction et à la distance de la ressource par rapport au nid (Seeley 1995). Comme pour le recrutement alimentaire chez *Lasius niger*, chaque scout module son comportement en fonction des propriétés du site découvert (liées à la protection contre les prédateurs et la capacité d'accueil). La durée totale de la danse ainsi que la fréquence des tremblements signalent la qualité du site découvert (Seeley & Buhrman 2001). Au début du processus, une multitude de sites est signalée avant qu'un consensus ne s'établisse et que tous les scouts ne recrutent plus que pour un seul site. La sélection d'un site parmi l'ensemble des sites en compétition résulte alors de deux processus (Franks *et al.* 2002). D'une part les ouvrières cessent progressivement de danser pour leur site indépendamment de sa qualité (Camazine *et al.* 1999; Seeley & Buhrman 1999), d'autre part la modulation du signal induit un recrutement d'autant plus efficace que la danse est intense. Les scouts recrutent ainsi plus de congénères vers les sites de bonne qualité, ce qui conduit, par un cycle d'amplification, à la sélection du site présentant les meilleures caractéristiques.

I.4.1.4.3. *Construction du nid*

Comme nous l'avons déjà vu, la vie en groupe procure un certain nombre de bénéfices en termes de réduction des risques liés à la prédation (cf I.2.2.1.). En plus des stratégies liées au nombre d'individus dans le groupe, plusieurs espèces construisent un nid qui constitue une protection contre les prédateurs (ex. fourmis oecophylles, guêpes polistes). La dynamique de construction de ces structures a notamment été étudiée chez les termites de la famille des Macrotermitinae (Camazine *et al.* 2001). Leurs termitières sophistiquées (Figure 4c) procure à la fois une protection contre les prédateurs, un lieu sécurisé de culture d'un champignon symbiotique (*Termitomyces*) et une enceinte aux conditions micro-environnementales stables (Grassé 1984). A l'instar du recrutement alimentaire chez *Lasius niger* et de l'essaimage chez *Apis mellifera*, la construction de la termitière résulte d'un processus collectif auto-organisé. Chaque membre de la colonie transporte une boulette de terre mélangée à de la salive et la dépose sur le lieu de la construction. Progressivement, l'ensemble des boulettes déposées par les termites donne lieu à des piliers, qui au cours de leur croissance finissent par se rejoindre. A terme, la construction aboutit à la formation d'une chambre, puis d'un réseau de chambres. Lors de la construction, les termites recrutent leurs congénères du nid en déposant à la fois une phéromone de piste (Stuart 1967) et une phéromone de ciment, attractive sur le site de construction (Bruinsma 1979). Ces deux sources phéromonales constituent des renforcements positifs, qui, par un cycle d'amplification, aboutissent à la construction d'un pilier. Plus la source est concentrée, plus elle attire les congénères, et plus la construction est efficace à l'endroit considéré (Bonabeau *et al.* 1998).

I.4.2. Insectes sociaux

Comme nous l'avons mentionné à plusieurs reprises, la vie sociale chez les insectes ne se résume pas à uniquement à l'eusocialité. Bien que sous-étudiées en comparaison avec les espèces décrites précédemment, il existe une volumineuse littérature sur la sociobiologie des insectes non-eusociaux dans des ordres (ou sous-ordres) aussi divers que les dermaptères (forficules), les mantodés (mantes), les blattoptères (blattes), les orthoptères (criquets), les coléoptères (scarabées), les lépidoptères (chenilles), les hémiptères (punaises) et les thysanoptères (thrips) (voir Wilson 1971; Eickwort 1981; Tallamy & Wood 1986; Choe & Crespi 1997; Costa 2006). Contrairement aux espèces eusociales, la diversité des modèles de société chez ces espèces rend les généralités difficiles à tirer. Cependant, nous pouvons d'ores et déjà mentionner qu'au sein de ces sociétés, les asymétries génétiques ne sont pas la règle. Il n'existe pas non plus de division du travail à proprement parler, bien que cela ait été suggéré pour certaines sociétés de larves (voir discussion Wellington 1960; voir discussion Fitzgerald 1995; Weinstein & Maelzer 1997; Costa 2006; Dussutour *et al.* 2008), et il a été décrit

seulement de très rares cas de mécanismes de reconnaissance de parentèle ou mécanismes assimilés (voir Fellowes 1998). Ces « autres sociétés d'insectes » sont le plus souvent caractérisées par i) la présence de soins parentaux non coopératifs prodigués par les adultes à leurs propres descendants et/ou par ii) l'existence de coopération à travers des comportements collectifs. Nous reportons ici quelques exemples caractéristiques parmi les mieux étudiés.

I.4.2.1. *Soins parentaux*

De nombreuses espèces prodiguent des soins parentaux (embryonnaires et/ou post-embryonnaires) qui se manifestent sous diverses formes, de la simple garde des œufs au nourrissage des larves. Contrairement aux espèces eusociales où une grande partie des membres du groupe participe aux soins parentaux, chez les espèces sociales ces soins sont généralement assurés soit par la femelle, soit par les mâles, soit par les deux sexes. Les soins parentaux sont par exemple largement répandus chez les forficules (dermaptères) où les groupes sociaux sont pratiquement tous caractérisés par une structure familiale et une forte dépendance des larves à la femelle. Parmi les forficules, les études les plus documentées concernent *Forficula auricularia* (voir synthèse Vancassel 1984). Chez cette espèce, les femelles pondent à l'intérieur de leur nid, gardent les œufs et les nettoient jusqu'à leur éclosion (Figure 4f). Ce comportement est interprété comme un moyen de lutter contre la prédation et les attaques des micro-organismes (Weyrauch 1929). A l'éclosion des larves, les femelles les approvisionnent en nourriture, souvent par régurgitations directes (Lamb 1976; Vancassel & Forasté 1980). En grandissant, les larves explorent l'environnement indépendamment de la femelle et retournent au nid après s'être alimenté. Quelques semaines plus tard, elles se dispersent de manière solitaire. Durant la période de soins parentaux post-embryonnaires, les larves sont tellement dépendantes de la femelle qu'en cas d'abandon du nid ou de mort de la femelle, elles se dispersent à la recherche d'un nouveau nid d'accueil avec une femelle résidente (Köl liker & Vancassel 2007). Les femelles n'étant pas capables de reconnaître leur degré d'apparentement avec leurs congénères, elles acceptent les larves étrangères (non-apparentées) dans leur nid et leur procure des soins parentaux au même titre qu'à leur propre descendance (Radl & Linsenmair 1991).

I.4.2.2. *Comportements collectifs*

Comme les insectes eusociaux, les insectes sociaux sont caractérisés par un certain niveau de coopération à travers des comportements collectifs. De nombreux parallèles peuvent être tracés entre les deux catégories d'espèces car ces comportements prennent des formes similaires, telle que l'exploitation des ressources alimentaires, la construction du nid, la défense du nid, et les déplacements collectifs (Figure 4).

I.4.2.2.1 *Recrutement alimentaire*

L'exploitation collective des ressources alimentaires par le biais d'un recrutement est un phénomène qui a été décrit chez plusieurs espèces, principalement chez les sociétés de larves. C'est par exemple le cas de certains scolytes (coléoptères) du genre *Dendroctonus* qui se nourrissent du phloème des arbres. Les larves creusent des galeries dans le bois et produisent une attaque en masse qui aboutit progressivement à la mort de l'arbre. Chez *D. micans*, les larves se nourrissent collectivement en rang dans la galerie, participant ainsi à son élargissement en un point donné (Grégoire 1988). L'exploitation collective de la ressource alimentaire est alors une stratégie adaptative car elle permet au groupe de contrecarrer les défenses de l'arbre hôte (production de résine) de manière plus efficace que lors d'une stratégie individuelle. En s'alimentant, les larves libèrent des monoterpènes qui sont oxydés et jouent le rôle de phéromone d'agrégation (Grégoire *et al.* 1982). Par analogie avec le mécanisme de recrutement alimentaire décrit chez les fourmis (cf I.4.1.4.1.), l'agrégation des larves de scolyte est un processus auto-organisé basé sur la quantité de phéromone émise (Deneubourg *et al.* 1990; Camazine *et al.* 2001). Plus le nombre d'individus agrégés en un même point est élevé, plus la source de phéromone en ce point est concentrée et donc attractive. Au final, par un cycle d'amplification, l'ensemble des larves se regroupe et exploite le phloème en un même point dans la galerie.

I.4.2.2.2. *Déplacement collectif*

Chez certaines espèces les individus se déplacent de manière collective, ce qui leur permet de bénéficier des avantages du groupement liés à la réduction des risques de la prédation (cf I.2.2.1.). Ce cas est bien connu chez les locustes migrateurs *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria* (orthoptères) qui alternent entre vie solitaire, durant laquelle ils sont peu actifs et évitent les interactions entre congénères, et vie grégaire, durant laquelle ils se regroupent et migrent en masse (au sol ou en essaim) vers de nouveaux environnements (Figure 4e). Ce changement de phase, d'un phénotype solitaire à un phénotype grégaire, a été nommé « grégarisation ». Il est caractérisé par des modifications morphologiques, biochimiques et comportementales des individus. La grégarisation résulte à la fois d'une interattraction, d'une stimulation mutuelle et d'une synchronisation comportementale de tous les stades larvaires et des adultes. Lorsque la densité d'individus dans la population atteint un seuil critique, une phéromone d'agrégation perçue par contact favorise la formation et la cohésion du groupe (Hassanali *et al.* 2005). Ensuite, le changement phénotypique des individus se produit en réponse à des stimulations tactiles répétées sur les mécanorécepteurs des pattes à forte densité (Roessingh *et al.* 1998; Hägele & Simpson 2000; Simpson *et al.* 2001). Ces stimulations réciproques entre membres de l'agrégat induisent une cascade

endocrinologique qui aboutit au changement de phase. Il en résulte la mise en place d'un comportement de migration synchronisé qui est densité dépendant (Buhl *et al.* 2006). Ce polymorphisme de phase est considéré comme une stratégie adaptative qui maximise le succès reproductif individuel en permettant la colonisation de nouveaux habitats favorables en réponse à l'épuisement du milieu (Despland *et al.* 2004). En coopérant sous forme de migration collective, les locustes bénéficient principalement d'un effet dilution, réduisant ainsi les risques liés à la prédation.

I.4.2.2.3. *Construction du nid*

Chez de nombreuses espèces les individus coopèrent dans la construction d'un nid ou d'un abri commun. C'est le cas des chenilles à tente (lépidoptères) du genre *Malacosoma* qui tissent leur nid entre les branches de leur hôte (Figure 4d). Chez *M. americanum* la construction de la tente est assurée par tous les stades larvaires (Fitzgerald & Willer 1983). A chaque passage d'un individu sur la toile, celui-ci dépose des fils de soies qui s'entremêlent progressivement avec la structure existante, renforçant ainsi la résistance de la tente. La structure est consolidée par du matériel nouveau à chaque sortie et à chaque entrée des individus. Les propriétés physiques de la tente confèrent principalement aux chenilles une protection contre les prédateurs. Par un effet de masse, la tente constitue également une source de chaleur importante et permet une modulation de la température ambiante. Cette chaleur d'origine métabolique facilite la digestion et la croissance des larves (Casey & Hegel 1981).

I.4.2.2.4. *Défense collective*

En règle générale, les insectes sociaux bénéficient du regroupement à travers une diminution des risques liés à la prédation grâce aux effets vigilance, dilution et confusion (cf I.2.2.1.). Cependant, certaines espèces ont également développé des stratégies de défenses collectives. C'est le cas des sociétés de larves, et plus particulièrement des chrysomelidés (coléoptères), où les individus s'organisent en rosettes (cycloalexies) (Jolivet *et al.* 1991). Chez ces espèces, les larves se nourrissent des feuilles de leur hôte la nuit et se regroupent en rosettes le jour. Chez *Plagiordera versicolora*, la formation en rosette résulte du regroupement des individus en formation circulaire avec la tête orientée vers l'extérieur du cercle et la région caudale vers l'intérieur. Bien que les individus soient plus facilement détectables en s'associant que lorsqu'ils sont seuls, cette formation constitue un signal aposématique, qui diminue les risques d'attaque par le prédateur. De plus, en cas d'attaque, les larves situées sur le flanc attaqué de la rosette sécrètent simultanément des substances de défense dérivées de l'hôte, réduisant ainsi les probabilités de succès de l'attaque par le prédateur (Pasteels *et al.* 1982).

I.5. Objectifs et plan de la thèse

I.5.1. Objectifs

Comme nous venons de le voir, l'intérêt porté envers l'étude des insectes eusociaux est particulièrement élevé et indispensable pour comprendre l'évolution de la socialité dans ses formes les plus complexes. Notamment, en raison de leurs particularités génétiques, ces espèces constituent des outils puissants pour tester les prédictions de théories évolutives majeures telles que la sélection de parentèle. Cependant, une compréhension globale de l'évolution de la socialité chez les insectes, et par là même du rôle joué par les contraintes écologiques dans l'émergence de la coopération, passe nécessairement par l'étude des espèces présentant des formes de sociétés moins intégrées. Quarante ans après un premier essai de Wilson (Wilson 1971), des ouvrages récents (Choe & Crespi 1997; Costa 2006) proposent des synthèses importantes sur l'état des connaissances sur la sociobiologie des insectes, en mettant en exergue l'importance d'étudier ce groupe dans sa diversité.

C'est dans ce contexte que se situe ce travail de thèse, l'objectif principal étant d'ouvrir le débat sur la manière dont la socialité peut être considérée chez les blattes (blattoptères), un groupe vaste en nombre d'espèces mais paradoxalement encore aujourd'hui peu étudié pour son écologie et son éthologie, si ce n'est sous forme de descriptions de terrain bien souvent anecdotiques (Schal *et al.* 1984; voir Bell *et al.* 2007). En raison de leur proximité phylogénétique au sein de l'ordre des dictyoptères avec les mantes (mantodés), qui sont pratiquement toutes solitaires, et avec les termites (isoptères), qui sont strictement tous eusociaux, les blattes constituent un groupe clé pour une meilleure compréhension de l'évolution de la socialité chez les insectes. La quasi totalité des espèces de blattes décrites à ce jour sont généralement considérées comme « grégaires », c'est-à-dire que les individus ont une propension à vivre regroupés au moins pendant une partie de leur cycle de développement, sans que les règles de fonctionnement de ces « agrégats » ne soient encore bien documentées. Au cours de ce travail, nous nous sommes focalisés sur une de ces espèces considérées comme grégaires, *Blattella germanica* (L), et nous avons cherché à caractériser à la fois les règles d'organisation et les règles de fonctionnement des agrégats. L'ensemble de la démarche a largement été inspiré par les théories (ex. sélection de parentèle, auto-organisation) et les techniques expérimentales (ex. analyses comportementales, analyses chimiques, modélisation) couramment utilisées pour l'étude des insectes eusociaux. En faisant constamment appel aux cadres théoriques de l'éthologie et de l'écologie comportementale, nous nous sommes efforcés d'étudier à la fois les mécanismes proximaux et les causes ultimes des comportements considérés.

I.5.2. Liste des articles

Ce travail est rédigé sous forme d'articles publiés, soumis à publication ou en préparation, regroupés par thèmes dans différents chapitres (ARTICLES 1-7). Un résumé des objectifs et des principaux résultats exposés dans les articles est présenté en introduction de chaque chapitre. La succession des articles présentés dans ce manuscrit est la suivante :

ARTICLE 1 - Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations (**publié** dans *Animal Behaviour*, 75:1965-1972, 2008)

ARTICLE 2 - The weight of the clan: even in insects, social isolation can induce a behavioural syndrome (**soumis** à *Behavioural Processes*)

ARTICLE 3 - Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life (**publié** dans *Behavioural Ecology*, 20:46-53, 2009)

ARTICLE 4 - Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect (**publié** dans *Behavioural Ecology*, 18:888-887, 2007)

ARTICLE 5 - Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding (**publié** dans *PloS ONE*, 3: e3365, 2008)

ARTICLE 6 –Female quality variance explains male selectivity in a non-sex role reversal species (**soumis** à *Proceedings of the Royal Society of London B*)

ARTICLE 7 – Collective foraging in cockroaches: an experimental and theoretical study (**en preparation pour une soumission** à *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*)

I.5.3. Plan

Après une brève description du modèle biologique et des principales méthodes expérimentales utilisées au cours de cette thèse, le premier chapitre traite de l'importance de la cohésion sociale à travers l'influence des congénères sur le développement de l'individu. Ce chapitre composé de deux articles (ARTICLES 1, 2) met en évidence une forte dépendance des individus envers leurs congénères tout le long de leur vie, à la fois au niveau physiologique et au niveau comportemental, et révèle l'importance de la vie en groupe chez cette espèce.

Le second chapitre traite des mécanismes de reconnaissance intraspécifique qui régissent le choix des partenaires privilégiés au sein du groupe. Ce chapitre composé de quatre articles (ARTICLES 3-6) révèle l'existence d'un mécanisme de reconnaissance de parentèle permettant aux individus de discriminer leurs congénères apparentés parmi leurs congénères familiers. Nous montrons que l'apparentement joue un rôle clé dans les stratégies de choix du partenaire sexuel et d'évitement de la consanguinité.

Le troisième chapitre démontre l'existence de coopération entre les membres du groupe pour exploiter les ressources de leur environnement. Dans ce chapitre composé d'un article (ARTICLE 7), nous montrons qu'un choix collectif auto-organisé émerge au niveau du groupe pour sélectionner les sources de nourritures, permettant ainsi une exploitation collective de ces sources. Les individus retirent de cette exploitation en groupe un bénéfice net lié à une augmentation des durées d'alimentation individuelle.

A travers une meilleure caractérisation de l'organisation et du fonctionnement des groupes sociaux chez *B. germanica*, l'ensemble de nos résultats nous amène à définir cette espèce qualifiée jusqu'à maintenant de grégaire, comme une véritable espèce sociale (*sensu* Costa & Fitzgerald 1996). Dans un dernier chapitre de discussion générale, nous proposons donc une description des principales caractéristiques de cet autre modèle de société d'insectes. Puis, nous discutons plus généralement de l'évolution de la socialité au sein de l'ordre des dictyoptères. Enfin, nous proposons une série de perspectives d'études soulevées par nos résultats.

II. Méthodologie générale

II. Méthodologie générale

Après une brève présentation i) de la biologie et de l'écologie du modèle d'étude, dans ce chapitre de méthodologie nous procédons à une revue des différents outils d'analyses ii) comportementales, iii) physiologiques, iv) chimiques et v) mathématiques utilisés. Plus qu'une description détaillée des protocoles mis en place, nous proposons un regard critique sur ces méthodes.

II.1. Modèle biologique

L'ordre des blattoptères (Blattaria) comprend environ 4 000 espèces recensées, réparties en six familles (Blaberidae, Blattellidae, Blattidae, Cryptocercidae, Nocticolidae et Polyphagidae) (voir Roth 2003; Klass & Meier 2006; Inward *et al.* 2007). L'essentiel des espèces étudiées à ce jour présentent une tendance au grégarisme (Roth & Willis 1960; Schal *et al.* 1984; Bell *et al.* 2007), c'est-à-dire une propension des individus à vivre regroupés au moins pendant une partie de leur cycle de développement. La majorité de ces espèces abonde dans les régions tropicales mais certaines sont inféodées à l'habitat humain (ex. *B. germanica*, *Periplaneta americana*, *Suppella longipalpa*, *Blatta orientalis*) et ont une aire de répartition élargie à l'ensemble des continents. Bien que minoritaires en nombre (environ 20 espèces), les blattes urbaines demeurent de loin les plus étudiées. Contrairement aux espèces forestières, leur relative facilité à se maintenir en laboratoire en a traditionnellement fait des modèles de choix pour l'étude de la biologie du développement et de la physiologie de l'insecte (Tableau 3). De plus, en raison de leur habileté à coloniser les habitations humaines et de leur implication dans la transmission d'organismes pathogènes ou allergènes (Roth & Willis 1960; Rivault *et al.* 1993; Brenner 1995), ces espèces sont également très étudiées pour le développement d'outils de lutte chimique et de contrôle des populations (Rust *et al.* 1995). Paradoxalement, peu d'études concernent l'analyse des comportements sociaux chez les blattes, le fonctionnement des agrégats restant à ce jour encore mal décrit. L'accumulation des données sur la physiologie, la neurobiologie et le développement des espèces urbaines (voir Cornwell 1968; Guthrie & Tindall 1968; Bell & Adiyodi 1982; Huber *et al.* 1990; Rust *et al.* 1995; Bell *et al.* 2007) en font naturellement des modèles de choix pour l'étude de l'organisation et du fonctionnement des agrégats. Pour cette raison, l'ensemble des expériences présenté dans cette thèse a été réalisé avec la blatte urbaine *Blattella germanica* (L.).

Tableau 3 : Résultats d'une recherche bibliographique effectuée dans la base de données en ligne proposée par ISI Web of Science (> 4000 journaux parus depuis 1975) pour le terme « blatte ». La recherche a été effectuée le 4 novembre 2008. Les paramètres incluait le titre de l'article, les mots clés et le résumé. Les 6026 références correspondant à la requête ont été classées en 102 domaines de recherche. La catégorie « autres » regroupe 94 de ces domaines de recherche, chacun représenté par moins de 1% de l'ensemble des références.

Domaine de recherche	Nombre de références	Proportion (%)
Biologie moléculaire et Biochimie	1185	19.66
Physiologie	989	16.41
Immunologie	635	10.53
Allergologie	630	10.45
Neurobiologie	622	10.32
Biologie cellulaire	284	4.71
Écologie et Éthologie	226	3.75
Autres	1455	24.15

II.1.1. Écologie

B. germanica est une espèce cosmopolite strictement inféodée à l'habitat humain (Cornwell 1968). Elle occupe une niche écologique particulièrement stable à l'intérieur des structures habitées (température, nourriture) et peut être retrouvée à toutes les latitudes, de l'Arctique à l'Équateur. Cette espèce est caractérisée par son activité nocturne, durant laquelle elle explore son environnement à la recherche de nourriture et d'eau, et par une période de repos le jour. Durant cette phase diurne, les blattes s'agrègent dans des abris fixes, localisés le plus souvent dans un endroit chaud, à proximité de sources d'eau et de nourriture. Les agrégats se forment sous l'effet d'une attraction interindividuelle à courte distance, grâce à la perception des hydrocarbures cuticulaires (Rivault *et al.* 1998). L'agrégation résulte d'un processus auto-organisé, sous-tendu par un effet de rétention exercé par les individus agrégés sur les individus en exploration (Amé *et al.* 2004; Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006; Jeanson & Deneubourg 2007). Plus le nombre d'individus agrégés est grand, plus l'effet de rétention est important, aboutissant ainsi, par amplification, à la formation d'un agrégat. La taille de l'agrégat est alors principalement contrainte par la capacité d'accueil de l'abri (Amé *et al.* 2006). Au sein des groupes, les adultes des deux sexes et les larves de tous stades coexistent (Figure 8) et se reproduisent (sexe-ratio 1 : 1). La migration d'individus entre agrégats voisins, estimée à 15% d'individus (Rivault 1990), assure la mise en place d'un réseau d'agrégats, c'est-à-dire d'une métapopulation (*sensu* Levins 1969). En plus de cette dispersion active à courtes distances (échelle de l'habitation), les blattes peuvent se disperser de manière passive par l'intermédiaire de l'homme, et donc potentiellement à plus longues distances (échelle des villes, des continents).

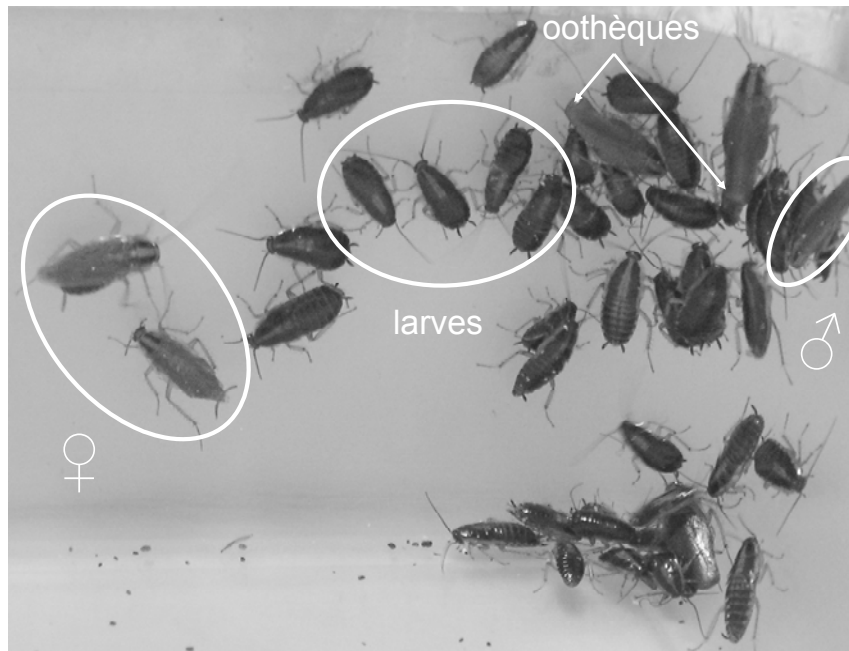


Figure 8 : Photographie d'un agrégat de *B. germanica*. Dans l'agrégat cohabitent les adultes (mâles/femelles) et les larves de tous stades (stades 1 à 6).

II.1.2. Reproduction

B. germanica est une espèce diplodiploïde avec une reproduction strictement sexuée. Les accouplements ont lieu dans les abris au sein des agrégats (Ross & Mullins 1995). Les femelles sexuellement réceptives (dès le septième jour après la mue imaginale) adoptent une posture d'appel et émettent une phéromone sexuelle volatile qui attire les mâles (Nojima *et al.* 2005). Les mâles qui ont localisés une femelle émettrice paradent alors de manière ritualisée (Roth & Willis 1952). Ils initient des contacts antennaires avec la femelle (Figure 9a), puis se tournent à 180°, lèvent leurs ailes et leurs élytres à la verticale exposant les sécrétions des glandes tergaes (Bell *et al.* 1978) (Figure 9b). Ces sécrétions nuptiales constituent une source nutritionnelle que la femelle lèche (Nojima *et al.* 1999) (Figure 9c). A ce stade, la femelle s'avance sur l'abdomen du mâle et celui-ci insère ses phallomères en forme de crochets dans la chambre génitale de la femelle (Figure 9d). Le mâle fait généralement plusieurs tentatives avant de s'accrocher de manière définitive à la femelle. Une fois accrochés, les deux partenaires se placent en position opposée durant le transfert du spermatophore (Figure 9e). La phase d'accouplement, sans la parade, dure environ 1h – 1h30min (Cornwell 1968).

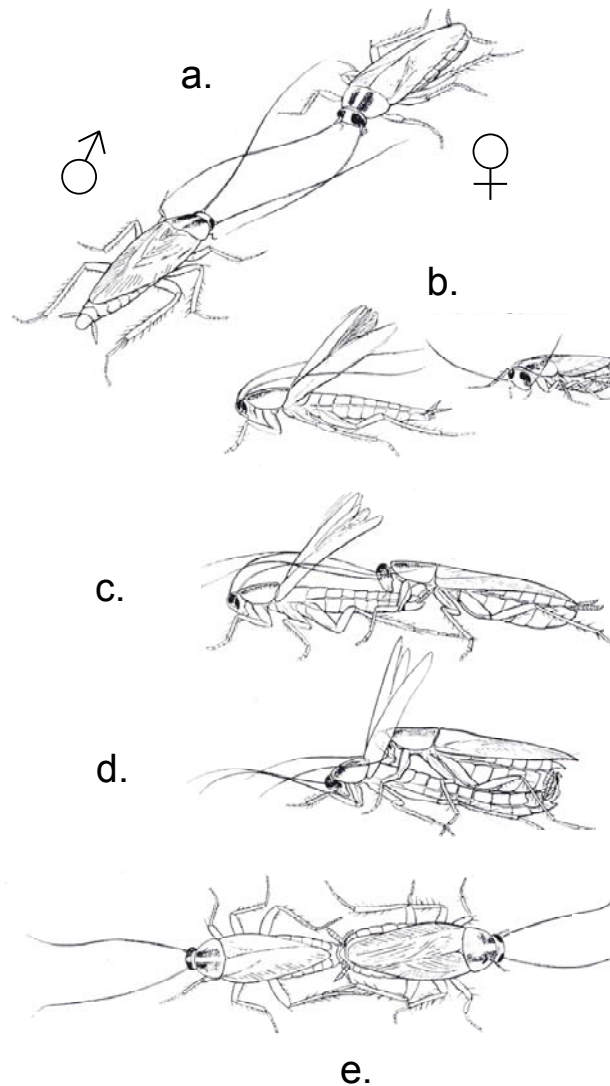


Figure 9 : Séquence comportementale pré-copulatoire du mâle et de la femelle *B. germanica*. a) contacts antennaires mutuels entre le mâle et la femelle; b) parade du mâle devant la femelle; c) léchage des sécrétions tergaux du mâle par la femelle; d) accrochage du mâle à la femelle; e) accouplement en position opposée et transfert du spermatophore. Modifiée d'après Cornwell (1968).

Une fois accouplée, la femelle stocke le sperme dans un réseau de quatre spermathèques selon des modalités de répartition encore inconnues (Khalifa 1950). A partir de ce moment, les oocytes sont fécondés par vagues successives au cours de la vie de la femelle. Un seul accouplement fournit à la femelle suffisamment de spermatozoïdes pour produire des œufs fécondés jusqu'à sa mort (Cochran 1979) (Tableau 4). Dans les rares cas de ré-accouplements observés, le mâle accouplé en premier bénéficie d'une préférence, c'est-à-dire que son sperme est utilisé jusqu'à épuisement avant l'utilisation de celui du second mâle, signifiant ainsi l'absence de compétition spermatique entre les mâles (Cochran 1979). Les œufs fécondés, pondus en masse, sont entourés de produits de sécrétion des glandes génitales accessoires qui durcissent au contact de l'air, formant ainsi une oothèque protectrice (Figure 8). L'oothèque est alors portée à l'extrémité de l'abdomen pendant les 25 jours nécessaires à

l'incubation des embryons (Tableau 4), durant lesquels se produit un transfert d'eau de la femelle vers les embryons (Roth & Willis 1955; Mullins *et al.* 2002). Au cours de sa vie, chaque femelle peut produire de 4 à 8 oothèques à environ un mois d'intervalle chacune, en fonction de son alimentation et de la température ambiante (Tableau 4). Les femelles non fécondées produisent des oothèques stériles qu'elles portent moins longtemps. Après l'éclosion, les femelles ne prodiguent pas de soins parentaux aux larves.

Les mâles produisent le spermatophore uniquement lors de l'accouplement (Khalifa 1950). Celui-ci est constitué de plusieurs poches remplies de sperme et protégées par trois couches protectrices. Lorsqu'il est formé, le spermatophore descend le canal éjaculatoire puis est transféré dans la chambre génitale de la femelle. Ce spermatophore riche en acide urique est expulsé par la femelle 24h après l'accouplement puis ingéré. L'acide urique est ensuite incorporé dans l'oothèque, suggérant une forme d'investissement parental prénatal de la part des mâles (Mullins & Keil 1980). Le nombre et la fréquence d'accouplement des mâles sont inconnus, ainsi que leur capacité de production en sperme.

II.1.3. Développement

L'oothèque, qui contient environ 30 embryons disposés dans des logettes individuelles, est fixée au niveau de l'extrémité de l'abdomen des femelles durant l'incubation (Figure 8). Lorsqu'elle atteint la maturité, les mouvements des larves provoquent l'ouverture des valves vestibulaires qui retiennent l'oothèque ainsi que l'ouverture de l'oothèque elle-même. L'oothèque tombe alors au sol à proximité de la femelle, juste avant l'éclosion. Toutes les larves issues de la même oothèque sont sœurs (sexe-ratio 1 : 1), avec un coefficient de corrélation génétique moyen estimé à 0.5. Suite à l'émergence des larves, leur développement post-embryonnaire est de type hémimétabole (métamorphose incomplète). Elles subissent 6 mues à intervalle d'environ une semaine avant d'atteindre le stade adulte (Tableau 4). Les larves ne diffèrent des adultes que par leur taille, l'absence de pièces génitales et d'ailes, caractères qui seront acquis lors de la mue imaginale. Durant leur développement, elles se nourrissent des mêmes ressources que les adultes et partagent leur habitat (paurométaboles). La durée de développement larvaire dépend très fortement de la température ambiante (Ross & Mullins 1995). Les mâles ont une durée de vie totale inférieure à celle des femelles (Tableau 4).

Tableau 4 : Durées de développement des larves et valeurs de fécondité des femelles chez *B. germanica*. Dans le tableau figurent les données caractéristiques du développement et de la reproduction pour la souche A (souche principalement utilisée au cours de cette thèse) et une compilation de données pour 13 autres souches décrites dans la littérature (voir synthèse dans Ross & Mullins 1995). L'ensemble des données concerne des souches élevées en laboratoire à une température constante de 25°C. Cette comparaison met en évidence une importante variabilité en fonctions des souches étudiées. *N* = nombre de réplicats.

	Souche A - Rennes		Souches décrites dans la littérature		
	moyenne ± ES	N	moyenne min/moyenne max		
Durée de développement larvaire (jours)	56.14 ± 0.26	527	50 / 62		
Nombre de stades larvaires	6 ± 0.00	527	5 / 7		
Durée du stade 1 (jours)	8.58 ± 0.04	527	7.8 / 8.1		
Durée du stade 2 (jours)	7.60 ± 0.04	527	7.6 / 7.9		
Durée du stade 3 (jours)	8.99 ± 0.05	527	8.4 / 8.9		
Durée du stade 4 (jours)	9.76 ± 0.05	527	10.0 / 11.2		
Durée du stade 5 (jours)	8.68 ± 0.04	527	12.4 / 14.2		
Durée du stade 6 (jours)	12.53 ± 0.16	527	15.2 / 17.6		
Durée de vie des mâles (jours)	111.43 ± 5.68	30	90 / 140		
Durée de vie des femelles (jours)	185.45 ± 2.59	273	140 / 280		
Durée du port de l’oothèque (jours)	26.2 ± 0.17	110	33 / 41		
Nombre d’oothèques	5.27 ± 0.11	170	3.6 / 7.6		
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 1	36.47 ± 0.62	(0.62 ± 0.21)	169	22 / 41	(1 / 24)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 2	35.45 ± 0.33	(0.19 ± 0.08)	166	17 / 42	(2 / 13)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 3	33.34 ± 0.42	(0.71 ± 0.26)	161	16 / 40	(2 / 12)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 4	31.67 ± 0.52	(1.03 ± 0.32)	137	14 / 39	(3 / 19)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 5	27.46 ± 0.71	(1.41 ± 0.38)	83	9 / 35	(4 / 11)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 6	23.59 ± 0.89	(2.46 ± 0.60)	63	12 - 34	(10 / 25)
Nombre d’embryons viables (et non viables) dans l’oothèque 7	20.29 ± 4.07	(4.57 ± 2.88)	7	-	-

II.1.4. Conditions d'élevage

Les individus expérimentaux utilisés au cours de ce travail proviennent de deux souches élevées et maintenues en laboratoire. On entend par souche, une population issue d'individus capturés dans un endroit particulier, isolée des lieux de capture des autres souches. La souche « A » a été collectée à Rennes (France, approximativement 100 individus, 1995) et la souche « B » à Nijni Novgorod (Russie, approximativement 20 individus, 2000). Chaque souche est élevée dans des terrariums isolés les uns des autres et maintenue en conditions contrôlées (température 25 ± 0.5 °C, photopériode 12h jour - 12h nuit). Des abris, de l'eau et de la nourriture sont à disposition *ad libitum*. La majorité des expériences a été réalisée à partir d'individus issus de la souche A, notre souche référence (voir Tableau 4).

II.1.5. Individus expérimentaux

Des oothèques fertiles et matures (prêtes à éclore) ont été prélevées dans l'élevage sur des femelles gestantes et placées isolément dans des boîtes en plastique (80 mm de diamètre × 50 mm de haut) jusqu'à l'éclosion (Tanaka 1976). L'utilisation de différents protocoles d'élevage nous a permis d'obtenir plusieurs catégories d'individus (Figure 10). Les individus élevés isolément étaient appelés « individus isolés » et les individus élevés en groupes (30 individus) « individus groupés ». Les individus frères issus d'une même oothèque étaient appelés « individus apparentés » (coefficient de corrélation génétique moyen r estimé à 0.5). Les individus non frères issus de deux oothèques différentes étaient alors appelés « individus non-apparentés » (coefficient de proximité génétique moyen estimé entre 0 et 0.5 : pour des individus non-apparentés d'une même souche $0 \leq r < 0.5$ et pour des individus non-apparentés de deux souches différentes $r = 0$). Les individus maintenus dans la même boîte d'élevage durant l'ensemble de leur développement étaient appelés « individus familiers ». A l'inverse, les individus élevés séparément étaient appelés « individus non-familiers ». Enfin, les individus élevés en groupe, et ayant par conséquent eu une expérience sociale, étaient appelés « individus expérimentés » alors que les individus élevés isolément dès leur émergence (avant la mélanisation de la cuticule) étaient appelés « individus non-expérimentés ». Chaque individu n'a été testé qu'une seule fois de manière à éviter les modifications comportementales liées à l'apprentissage spatial des dispositifs expérimentaux (Durier & Rivault 2000).

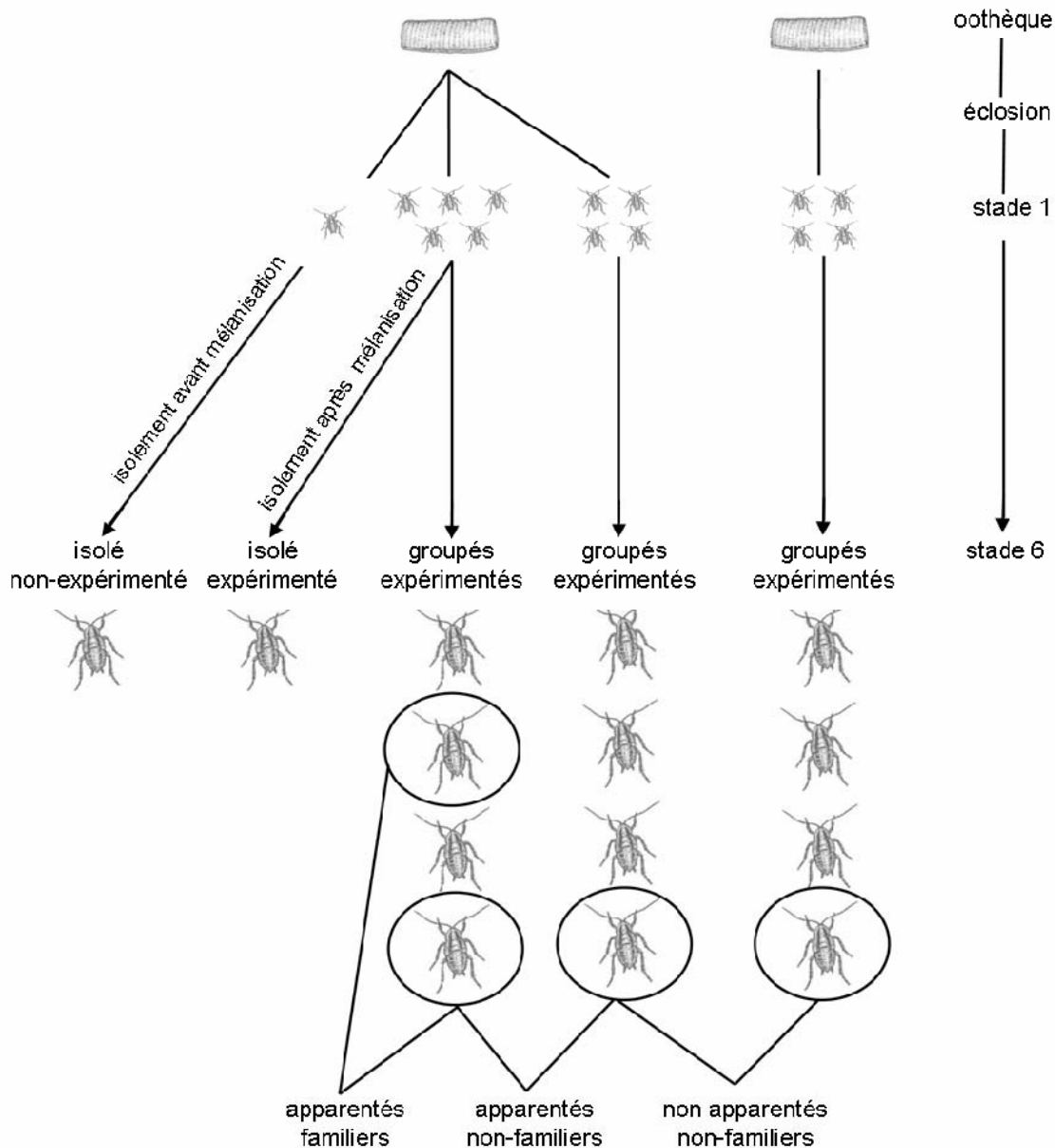


Figure 10 : Conditions d'élevage des individus expérimentaux. Les conditions d'élevages ont permis d'obtenir des individus « isolés » ou « groupés », « expérimentés » ou « non-expérimentés », « familiaux » ou « non-familiaux » et « apparentés » ou « non-apparentés ». Ces catégories n'étant pas toutes mutuellement exclusives, deux individus pouvaient être par exemple à la fois groupés, expérimentés, familiaux et apparentés.

II.2. Analyses comportementales

L'ensemble des tests a été réalisé en laboratoire en conditions contrôlées (température 25 ± 0.5 °C, photopériode 12h jour - 12h nuit). Les données ont été récoltées par observations directes par l'expérimentateur, le plus souvent en ayant recours à des codes de marquage aléatoires pour éviter tout biais inconscient dans la prise de notes. Pendant la scotophase

(phase de nuit), les observations ont été réalisées en lumière rouge, non détectée par les blattes (Koehler *et al.* 1987).

II.2.1. Tests d'exploration

Les tests d'exploration ont été utilisés pour étudier les comportements exploratoires des blattes en fonction de leur degré d'expérience sociale (individus expérimentés ou non-expérimentés) et en fonction de la présence de congénères (individus testés isolément ou en groupe) (ARTICLES 2, 7). Ces tests ont été réalisés dans une arène carrée (680 mm de côté × 150 mm de haut) équipée d'une barrière électrique pour empêcher les fuites d'individus. Les blattes ont été testées soit dans l'arène vide soit dans l'arène contenant différents stimuli (ex. nourriture, congénères). Vingt quatre heures avant le début d'un test, les individus expérimentaux ont été introduits dans un abri sombre (80 mm de long × 30 mm de large × 20 mm de haut) déposé contre l'un des bords intérieurs de l'arène, de manière à éviter toute perturbation liée à une narcose au CO₂ ou à une manipulation par l'expérimentateur au moment du test. L'ouverture de l'abri par l'expérimentateur, marquait le début des observations pour une durée de 45 min.

II.2.2. Tests d'accouplement

Les tests d'accouplement ont été utilisés pour étudier les stratégies de choix du partenaire sexuel par les femelles et par les mâles, soit en situation de sexe-ratio équilibré, soit en situation de sexe-ratio déséquilibré (ARTICLES 4-6). Ces tests ont été réalisés en boîtes en plastiques (80 mm de diamètre × 50 mm de haut) avec des individus libres de tout mouvement, pouvant interagir sans contrainte et par conséquent initier les comportements pré-copulatoires indispensables à l'accouplement (voir Figure 9). Avant chaque test, males et femelles ont été marqués à la peinture sur le pronotum selon un code de couleur, de manière à les individualiser. Les blattes ont ensuite été isolées chacune soit directement dans la boîte d'observation soit dans un tube Eppendorf pendant 24h. Les individus isolés dans des tubes Eppendorf ont été introduits au moment du test par transfert direct du tube Eppendorf dans la boîte d'observation, évitant ainsi toute perturbation liée à une narcose au CO₂ ou à une manipulation par l'expérimentateur. Les observations ont été réalisées jours et nuits par relevés ponctuels toutes les 30 min jusqu'à l'accouplement, sur des durées variables de 1 à 15 jours. Cet intervalle entre les échantillonnages a été choisi parce que l'accouplement dure généralement plus d'une heure chez cette espèce (Roth & Willis 1952).

II.2.3. Tests d'agrégation

Les tests d'agrégation ont été utilisés pour estimer la tendance au grégarisme des individus expérimentaux (ARTICLE 1). Les blattes ont été testées en groupes (10 individus) dans des boîtes en plastique (140 mm de diamètre × 20 mm haut) contenant deux sites d'agrégation identiques, selon le protocole décrit par Rivault et Cloarec (1998). Les sites d'agrégation étaient des papiers filtres vierges (60 mm de long × 15 mm de large) pliés en W et pouvant chacun accueillir la totalité des individus du groupe (Figure 11a). Les tests ont été mis en place durant la photophase (phase de jour) et les données ont été récoltées 24h plus tard, une fois que les individus ont passé un nycthémère entier dans la boîte de test. A la fin de chaque test, le nombre d'individus présents sur chacun des deux sites a été relevé.

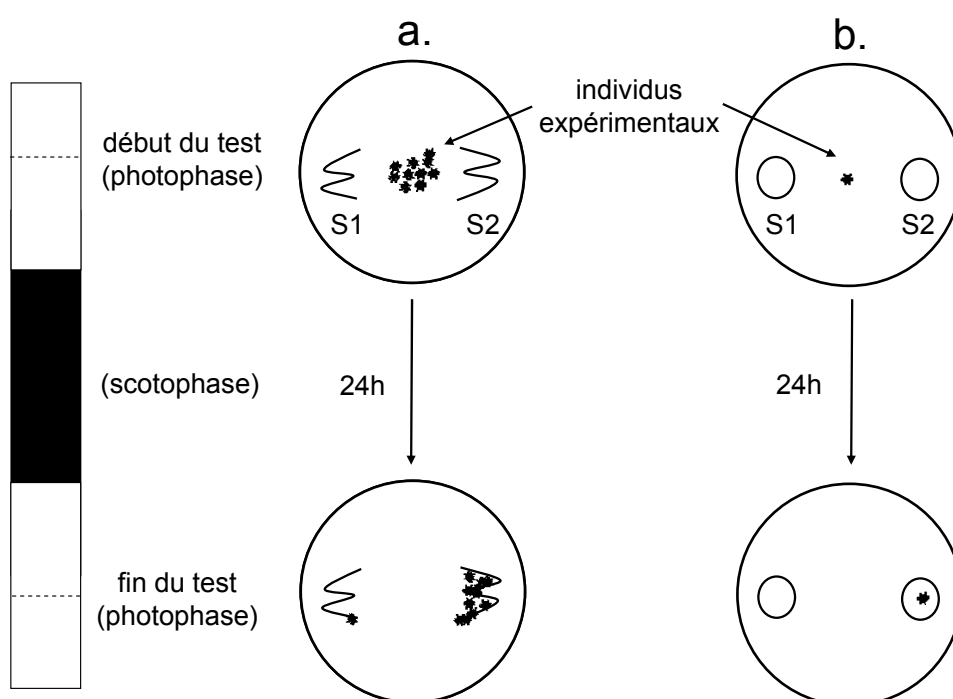


Figure 11 : Protocoles expérimentaux utilisés a) lors des tests d'agrégation, et b) lors des tests de choix d'odeur. Dans les deux cas, les individus testés ont été placés dans une boîte en plastique contenant deux sites d'agrégation (S1 et S2) durant la photophase et laissés pendant 24h jusqu'à la photophase suivante.

II.2.4. Tests de choix d'odeur

Les tests de choix d'odeur ont été utilisés pour estimer les préférences d'odeurs par les larves et par les adultes dans différents contextes (choix des partenaires sexuels et choix des partenaires sociaux) (ARTICLES 3, 4). Ils ont également permis de déterminer si ces odeurs sont perçues à distance ou par contact avec la source émettrice.

Ces tests ont principalement été réalisés dans un olfactomètre en Y (Figure 12) composé d'une branche commune (100 mm de long $\times$ 10 mm de diamètre interne) et de deux bras (100 mm de long $\times$ 10 mm de diamètre interne), chacun connecté à une petite ampoule cylindrique (80 mm de long $\times$ 20 mm de diamètre interne). Selon le protocole expérimental, chacune des petites ampoules cylindriques pouvait être connectée ou non à une unique grosse ampoule (300ml). Une pompe (New-air, France), propulsait de l'air purifié par du charbon actif puis humidifié au travers de l'ensemble du système avec un flux régulier (180 ml/min) contrôlé par un débitmètre (Brooks, USA). Grâce à une paroi amovible en verre fritté au niveau de la connexion entre chaque bras de l'olfactomètre et chaque petite ampoule, les individus testés pouvaient ou non entrer en contact avec le stimulus odorant présenté. Chaque individu a été testé isolément dans l'olfactomètre et observé en continu pendant 5 min.

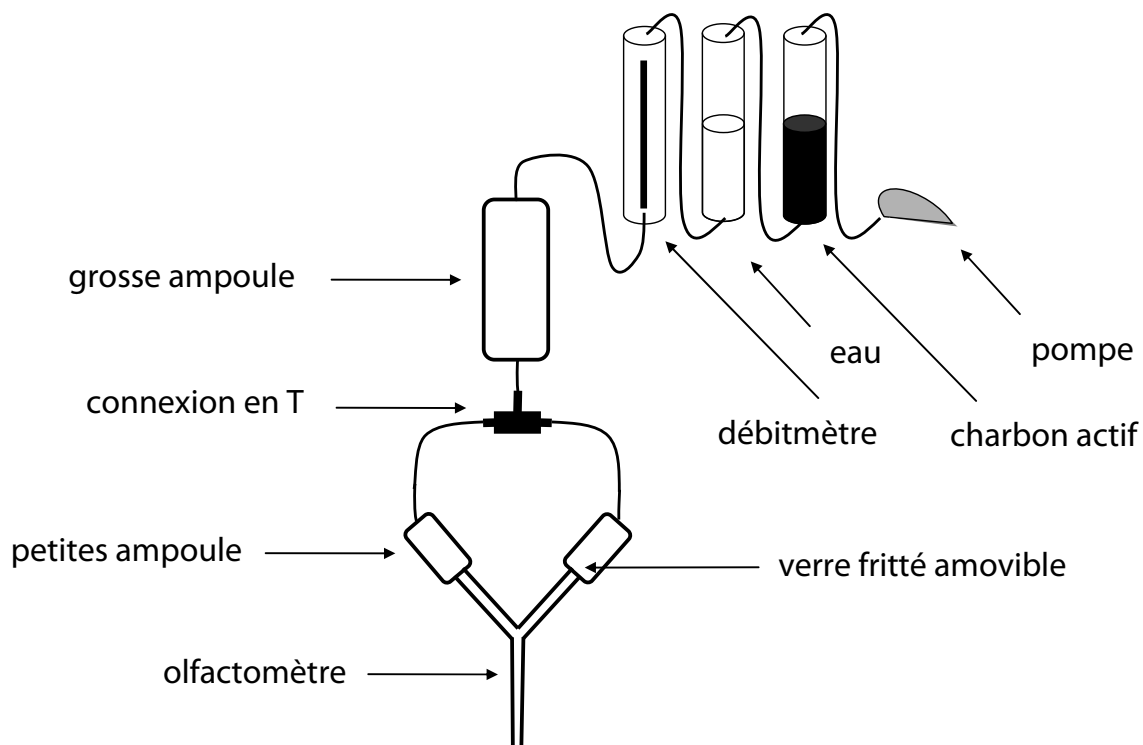


Figure 12 : Schéma de l'olfactomètre en Y utilisé lors des tests de choix d'odeur.

Certains tests de choix d'odeurs nécessitant des durées d'expérimentation plus longues ont été réalisés dans des boîtes en plastique (140 mm de diamètre $\times$ 20 mm haut) contenant deux sources odorantes renfermées chacune dans une boîte cylindrique (15 mm de long $\times$ 30 mm de diamètre) (Figure 11b). Les individus testés avaient physiquement accès ou non au stimulus présenté (présence d'une grille simple ou d'une grille double entre les individus testés et le stimulus odorant) selon le protocole expérimental. A l'instar des tests d'agrégation, les tests de choix d'odeur ont été mis en place durant la photophase et les données ont été récoltées 24h plus tard, une fois que les individus ont passé un nycthémère entier dans la boîte.

de test. Ces tests n'impliquaient qu'un seul individu à la fois. A la fin de chaque test, la position de l'individu dans la boîte a été relevée.

II.3. Analyses physiologiques

II.3.1. Mesures biométriques

Les mesures biométriques ont été réalisées pour estimer la taille des individus en fonction de leur environnement social au cours du développement (individus isolés ou groupés) et pour tester l'implication de la taille de l'adulte comme critère de choix du partenaire sexuel (ARTICLES 1, 4). La taille des individus a été estimée par la largeur maximale de la capsule céphalique (C) et par la longueur du fémur mésothoracique gauche (F), qui sont des valeurs corrélées avec la taille générale du corps des blattes (Lefevre 1966). Chaque dissection de tête et de fémur a été photographiée sous loupe binoculaire ($\times 25$). Les mesures précises ont ensuite été réalisées à partir des photographies à l'aide d'un logiciel d'analyse d'images mis au point au laboratoire (JP Richard, CNRS-UMR 6552) (Figure 13a).

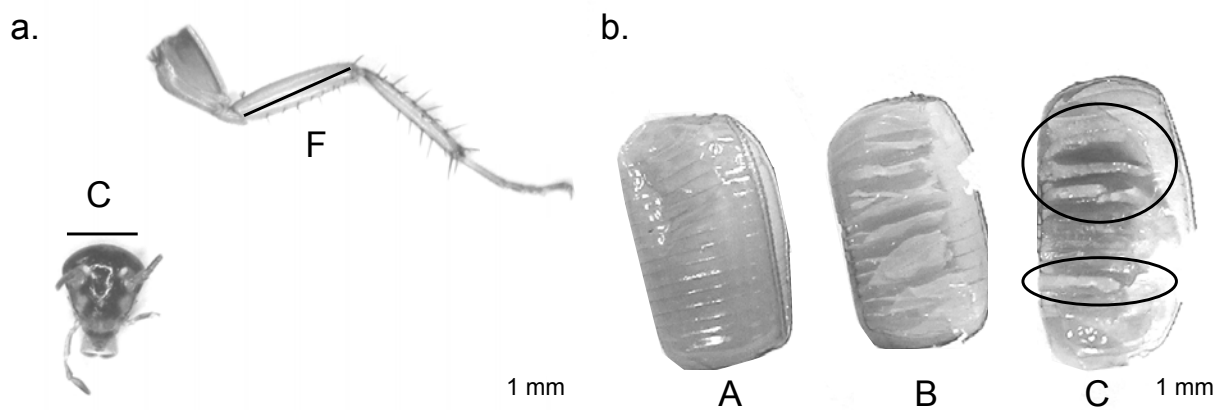


Figure 13 : a) Photographie d'une dissection de tête et de fémur d'une femelle *B. germanica*. C : largeur maximale de la capsule céphalique. F : longueur du fémur mésothoracique gauche. b) Photographie d'oothèques de *B. germanica* après éclosion. A : enveloppe externe d'une oothèque ; B : dissection d'une oothèque avec 100% des logettes vides ; C : dissection d'une oothèque avec 5 logettes pleines (cercles noirs).

II.3.2. Mesures de fécondité

La fécondité des femelles a été estimée pour évaluer la qualité des différents types d'accouplements en fonction de l'expérience sociale (individus groupés ou isolés) ou de l'apparentement (apparentés ou non-apparentés) des partenaires (ARTICLES 2, 4-6). Elle a été estimée en comptant le nombre total d'embryons viables et d'embryons non viables issus

de chaque accouplement. Pour cela, la taille de chaque oothèque fertile produite par une femelle a été déterminée après son éclosion en comptant le nombre de logettes vides (larves viables écloses) et le nombre de logettes pleines (larves non viables non écloses) (Figure 13b). La dissection des oothèques et le comptage des logettes ont été réalisés sous loupe binoculaire ($\times 25$). En guise de contrôle, le nombre de larves viables issues de chaque oothèque a également été dénombré.

II.3.3. Mesures de température

La chaleur émise par les groupes de blattes a été mesurée pour estimer l'influence du groupe sur le développement de l'individu (ARTICLE 1). La température a été mesurée ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) avec un thermocouple mis au point au laboratoire (JP Richard, CNRS-UMR 6552), composé de capteurs thermiques de haute précision (LM335 National Semiconductor, USA). Un capteur était placé dans une boîte expérimentale (82 mm de long $\times$ 28 mm de large $\times$ 20 mm de haut) contenant des blattes, thermiquement isolée de l'environnement extérieur dans une enceinte en polystyrène. En guise de contrôle, l'autre capteur du thermocouple était placé dans une boîte identique mais vide. La différence de température enregistrée entre les deux boîtes indiquait ainsi la chaleur émise par les blattes.

II.3.4. Mesures de durées de développement

Les durées de développement larvaires ont été mesurées afin de déterminer l'influence de différents facteurs (environnement social, stimuli chimiques, stimuli tactiles, température) sur le développement de l'individu (ARTICLE 1). Elles ont été établies par un suivi quotidien des individus expérimentaux (environ 55 jours). A leur éclosion, les larves ont été placées en groupe (10 individus) ou isolément dans des boîtes d'élevage (80 mm de diamètre $\times$ 50 mm de haut), et soumises à différentes conditions expérimentales jusqu'à leur mue imaginale. Le nombre de larves de chaque stade dans chacune des boîtes a été relevé quotidiennement, permettant ainsi de déterminer le rythme des mues et la durée exacte du développement de chaque individu.

II.4. Analyses chimiques

La collecte d'odeurs et leur manipulation a permis de soumettre les individus à des choix d'odeurs (ARTICLE 3, cf II.2.4.). L'analyse chimique des échantillons a ensuite complété les analyses comportementales, en permettant d'identifier la nature des odeurs discriminées par les blattes.

II.4.1. Collecte des échantillons

Deux techniques d'échantillonnage complémentaires ont été utilisées au cours de ce travail : l'extraction en phase liquide et l'extraction en phase solide.

L'extraction en phase liquide est une technique destinée à l'échantillonnage de composés organiques par l'utilisation de solvants. Les extraits cuticulaires ont été obtenus à partir de blattes congelées ($-18 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$), par trempage individuel ou collectif dans 1.5 ml de dichlorométhane pendant 2 min (Rivault *et al.* 1998). Chaque extrait a ensuite été concentré sous un flux d'azote gazeux de manière à évaporer entièrement le solvant, puis re-dilué dans 10 μl de dichlorométhane. Cette technique requiert un échantillonnage sur des individus morts. Elle présente l'avantage de préserver une partie de l'échantillon considéré et par conséquent de pouvoir réaliser plusieurs analyses indépendantes à partir de ce même échantillon.

La micro-extraction en phase solide (SPME) est une technique alternative, destinée à l'échantillonnage de composés organiques à partir de solutions aqueuses ou en phase gazeuse sans avoir recours à l'utilisation de solvant (Augusto & Pires Valente 2002). Des échantillonnages cuticulaires ont été effectués en frottant la fibre sur la cuticule des insectes. Les fibres utilisées étaient revêtues de 100 μm de polydiméthylsiloxane (PDMS). Contrairement à l'extraction en phase liquide, cette technique présente l'avantage de permettre un échantillonnage répété dans le temps sur un même individu vivant. Cependant, l'intégralité de l'échantillon est utilisée lors de l'analyse.

II.4.2. Analyse des échantillons

Les analyses en chromatographie en phase gazeuse ont été effectuées à la fois sur des échantillons extraits en phase liquide (volume 1 μl) et sur des échantillons extraits en phase solide (désorption 15 min) avec un chromatographe (Varian, 3400) équipé d'un détecteur (FID) à 300°C , d'une colonne capillaire (25 m de long $\times$ 0,25 mm de diamètre) revêtue d'un film de 25 μm CP Sil5 et d'un injecteur split/splitless à 250°C , avec l'hélium (15 psi) comme gaz vecteur. La température initiale du programme utilisé était stabilisée à 90°C pendant 3 min, augmentait progressivement à 230°C à raison de $15^{\circ}\text{C}/\text{min}$ puis jusqu'à 320°C à $5^{\circ}\text{C}/\text{min}$ (temps final 10 min). La collecte et l'analyse des données ont été réalisées avec le logiciel Galaxie 1.7.4.5 (Varian, USA).

II.5. Modélisation

Nous avons eu recours à la modélisation numérique pour étudier les mécanismes de prises de décision collective intervenant dans les stratégies de recherche alimentaire par les groupes de blattes (ARTICLE 7). La construction de ce type de modèle repose exclusivement sur l'implémentation numérique d'un algorithme comportemental, dont la conception dérive des hypothèses initialement formulées à partir des observations expérimentales (Figure 14). Si les résultats du modèle et ceux obtenus expérimentalement sont en accord, il est possible de valider le modèle et de conclure que les règles comportementales considérées sont suffisantes pour rendre compte du comportement observé. Dans le cas contraire, il est nécessaire de changer les hypothèses de départ. Une fois le modèle validé, il permet de réaliser des prédictions sur la sensibilité du système à certains paramètres et/ou d'en explorer le comportement dans des zones de paramètres difficilement accessibles expérimentalement. Deux techniques de modélisation complémentaires ont été utilisées au cours de ce travail : l'approche déterministe et l'approche stochastique.

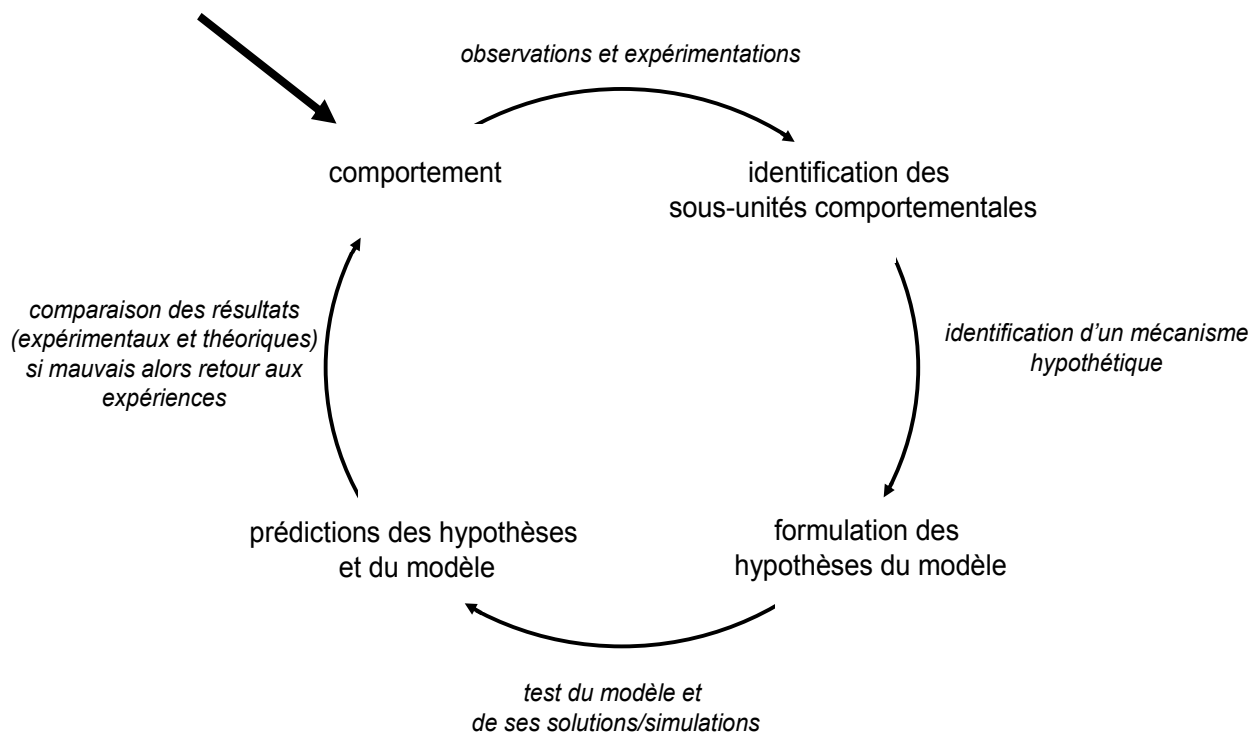


Figure 14 : Démarche utilisée dans la modélisation de patrons comportementaux. Ce cycle illustre le va et vient permanent entre l'expérimentation et la modélisation. Modifiée, d'après Camazine *et al.* (2001).

II.5.1. Approche déterministe

Cette approche permet de suivre l'évolution d'une variable au cours du temps grâce à des équations différentielles qui décrivent la dynamique du système étudié, comme par exemple :

$$\frac{dX_i}{dt} = F_i(X_1, \dots, X_n, \lambda_1, \lambda_\mu) \quad i=1 \dots n$$

Où $\{X_i\}$ est l'ensemble des variables du modèle et $\lambda_{i=1 \dots n}$, un ensemble de paramètres issus de l'expérimentation et donc intrinsèques au système ou contrôlables par l'expérimentateur. Dans la plupart des cas en biologie, la fonction F_i est une fonction non linéaire prenant en compte les interactions entre les variables constitutives du modèle. Ce type de fonction permet d'obtenir des solutions multiples dans le même espace de paramètres.

II.5.2. Approche stochastique

L'approche stochastique est complémentaire de l'approche déterministe. Elle permet de prendre en compte la composante probabiliste due aux fluctuations expérimentales. La simulation de Monte Carlo est une méthode de résolution numérique qui permet de modéliser le comportement des éléments constitutifs d'un système (individus) par l'utilisation de variables aléatoires et de déterminer les propriétés statistiques du modèle. Ce type de résolution numérique (ou multi-agent) est dite individu-centrée. Les simulations de Monte Carlo permettent ainsi de réaliser des « expériences numériques » avec des types de données similaires à celles des expériences empiriques. L'ensemble des simulations présentées dans ce manuscrit a été réalisé avec le logiciel Matlab 7.1.

III. Dépendance sociale et influence du groupe sur le développement de l'individu

III. Dépendance sociale et influence du groupe sur le développement de l'individu

Résumé du chapitre

Chez de nombreuses espèces, la cohésion du groupe et les interactions sociales sont déterminantes pour le développement de l'individu, si bien que toute privation de contact avec les congénères, même de courte durée, engendre des troubles physiologiques et comportementaux irréversibles. Cette dépendance sociale s'exprime sous différentes formes et à différents moments au cours du développement de l'individu selon les traits caractéristiques de l'espèce. Elle atteint son expression maximale, au cours du développement du jeune chez les espèces qui prodiguent des soins parentaux, ou au cours de l'ensemble de la vie de l'individu chez les espèces qui présentent une division du travail et une différenciation en castes. Ces effets de dépendance sociale sont particulièrement bien connus chez les vertébrés sociaux tels que les primates non-humains, les oiseaux chanteurs et les rongeurs, car en dehors de leur contexte social, ils présentent des symptômes similaires aux humains souffrant de troubles neuropsychologiques, les rendant bien souvent incapables de se réintégrer dans leur groupe d'origine (ex. primates : Harlow 1965; oiseaux chanteurs : Snowden & Hausberger 1997; rats : Perellóa *et al.* 2006). Des études comparatives chez les rongeurs suggèrent que l'importance des conséquences de l'isolement social sur le développement de l'individu est positivement corrélée avec le degré de cohésion sociale de l'espèce (Syme 1973; Einon *et al.* 1981; Shapiro & Insel 1990; Stowe *et al.* 2005). Ainsi, plus une espèce est organisée en unités sociales intégrées, plus le développement de l'individu est dépendant de la qualité et de la fréquence des interactions entre les congénères. L'étude de la dépendance sociale devient alors un outil pour une approche comparative de l'étude de la socialité chez un groupe d'espèces.

L'isolement social induit également des perturbations du développement chez les invertébrés sociaux, généralement désignés par le terme d'« effets de groupe » (Grassé 1946; Wilson 1971). Ainsi, la privation de tout contact social sur une période plus ou moins longue de la vie de l'individu peut être à l'origine de retards dans le développement larvaire (ex. grillons : Chauvin 1946; chenilles : Long 1953), de retards dans la ponte des femelles (ex. grillons : Bradley 1985; ex. fourmis : Salzemann & Plateaux 1988) et de modifications comportementales (ex. fourmis : Champalbert & Lachaud 1990; Cole 1991; Boulay *et al.* 2000b; ex. écrevisses : Hemsworth *et al.* 2007). Chez certaines espèces eusociales, ces conséquences peuvent aller jusqu'à entraîner la mort de l'individu (Grassé & Chauvin 1944; Franks & Partridge 1994). De tels effets de l'isolement ont déjà été décrits chez plusieurs

espèces de blattes grégaires, dont *B. germanica*, chez lesquelles il a été observé une réduction de la vitesse de développement larvaire (Pettit 1940; Chauvin 1946; Roth & Willis 1960; Izutsu *et al.* 1970; Woodhead & Paulson 1983; Nakai & Tsubaki 1986; Gadot *et al.* 1989; Holbrook *et al.* 2000). A ce jour, cet effet de groupe physiologique a été l'objet de nombreuses descriptions sans que n'aient jamais réellement été identifiés les mécanismes sous-jacents. L'étude récente de la grégation chez les locustes (changement de la phase solitaire à grégaire, cf I.4.2.2.2.) a révélé le rôle clé que la communication tactile pouvait jouer dans les effets de groupes chez les insectes (Roessingh *et al.* 1998; Hägele & Simpson 2000; Simpson *et al.* 2001). C'est pourquoi, à la lumière de ces nouveaux résultats, nous avons ré-abordé le problème de la dépendance sociale chez *B. germanica*.

Ce premier chapitre traite des conséquences de l'isolement sur le développement de l'individu (Figure 15). Il est composé de deux articles (ARTICLES 1, 2). Notre objectif était d'évaluer l'importance de la dépendance sociale sur le développement des larves et des adultes, avec comme point de départ l'effet de groupe physiologique déjà décrit par de nombreux auteurs chez *B. germanica*. Pour caractériser l'ensemble des effets de l'isolement social, nous nous sommes efforcés d'analyser à la fois leurs conséquences au niveau physiologique et au niveau comportemental. L'étude des mécanismes sous-jacents, notamment la nature des signaux sociaux impliqués dans ces effets de groupe, a également été abordée. Enfin, une analyse comparative réalisée à partir de plusieurs espèces de blattes présentant différentes tendances au grégisme nous a permis de tester la relation entre effets de groupe et vie grégaire.

Nos résultats chez *B. germanica* confirment que l'isolement social au cours du développement larvaire retarde la mue imaginale, quelque soit le sexe de l'individu (ARTICLE 1). L'isolement à l'état adulte a également pour effet de retarder la maturation sexuelle des femelles et donc leur production d'oothèques (ARTICLE 1). En plus de ces effets de groupes physiologiques, nous avons identifié une série de troubles comportementaux caractéristiques d'un « syndrome de l'isolement » (ARTICLE 2). Ce syndrome est comparable, dans une certaine mesure, à ceux décrits chez les vertébrés sociaux. Ainsi, les blattes privées de tous contacts sociaux durant l'ensemble de leur développement larvaire montrent une activité d'exploration réduite et une recherche de contacts sociaux moindre que des blattes élevées en groupes. Nos résultats démontrent par conséquent l'existence d'une interdépendance sociale de l'ensemble des membres du groupe, chez une espèce qui présente à la fois une absence de soins parentaux post-embryonnaires et une absence de division du travail. Les effets combinés de l'isolement sur la physiologie et sur le développement comportemental des individus, retardent leur maturation sexuelle et réduisent leurs probabilités d'accouplements. Cependant, nous montrons que ces troubles ne constituent pas un handicap à la reproduction lorsque ces individus isolés sont mis en présence d'un

congénère sexuellement réceptif (ARTICLE 2). Au vu de ces résultats, nous faisons l'hypothèse que la survie et la capacité à se reproduire des individus isolés constituent un avantage dans l'aptitude de cette espèce à coloniser de nouveaux environnements.

Nous montrons également que ces conséquences liées à l'isolement social sont, pour une part, dues au manque de stimulations tactiles perçues au contact des congénères au sein des agrégats (ARTICLE 1). Ces contacts ne sont pas spécifiques et peuvent être recréés artificiellement avec des éléments mobiles de l'environnement. Ils sont très certainement à l'origine d'une stimulation de la production d'hormone juvénile, responsable du développement chez les insectes (Gadot *et al.* 1989; Holbrook *et al.* 2000). Nos résultats s'inscrivent par conséquent dans une littérature émergente traitant de l'importance de la communication tactile dans les effets de groupes chez plusieurs autres espèces d'insectes, notamment les locustes migrateurs *Schistocerca gregaria*, dont la grégarisation est majoritairement contrôlée par la perception de contacts tactiles (Roessingh *et al.* 1998; Hägele & Simpson 2000; Simpson *et al.* 2001).

Enfin, une analyse comparative, réalisée à partir de plusieurs espèces de blattes appartenant à la famille des blattellidés (*Blattella germanica*, *Blattella lituricollis*, *Blattella biligata*, *Symploce pallens*) suggère l'existence de ces effets de groupes uniquement chez les espèces qui présentent de fortes tendances au grégarisme (ARTICLE 1). Ces résultats confortent l'hypothèse selon laquelle le degré de dépendance sociale est corrélé au degré d'intégration sociale de l'espèce (Syme 1973; Einon *et al.* 1981; Shapiro & Insel 1990; Stowe *et al.* 2005) et offrent d'intéressantes perspectives pour des études comparatives de l'évolution de la socialité.

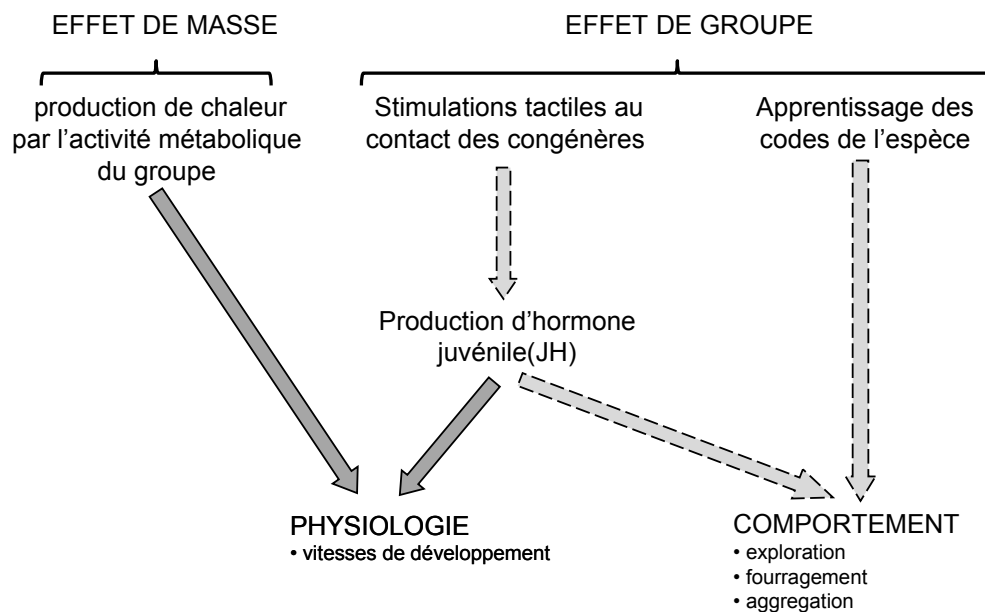


Figure 15 : Schéma synthétique des principales conclusions du chapitre III. La dépendance sociale se traduit par des effets de masse et de groupes agissant aux niveaux physiologique et comportementale.

ARTICLE 1 - Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations

Mathieu Lihoreau & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie, Évolution, Écologie, CNRS, Université de Rennes 1, Campus
Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article publié dans *Animal Behaviour*, 75 : 1965-1972, 2008.
(soumis le 30/10/2007 ; révisé le 13/12/2007 ; accepté le 28/12/2007).

ABSTRACT

In many gregarious species, social interactions among group members have such a potent influence on the physiology and/or the behaviour of individuals that isolation has dramatic consequences for their development and survival. Although ‘group effects’ have been described in many insect species, the mechanisms involved in these processes remain poorly documented. Our aim was to shed light on group effects in cockroaches by investigating the nature of the social stimuli triggering differences in developmental rates between grouped and isolated individuals. Group effects were absent in nonaggregating species (*Blattella lituricollis*, *Blattella biligata*), but present in species that form social aggregations (*Blattella germanica*, *Symploce pallens*). The presence of conspecifics increased rates of both nymphal development and oothecae production in *B. germanica*. Tactile stimuli were sufficient to trigger developmental group effects in this gregarious cockroach. *Blattella germanica* nymphs reared with tactile stimuli, either from a rotating feather or from insects of other species, grew faster than isolated nymphs. Although the role of tactile stimuli has been understudied, they could be involved in group effects in many insect species.

Keywords: *Blattella germanica*, cockroach, group effect, nymphal development, oothecae production, tactile stimulus.

INTRODUCTION

Living in groups is widespread and provides different kinds of benefits such as decreased predation risks, decreased energetic costs of movement, increased foraging efficiency or increased encounters with potential mates (Krause & Ruxton 2002). Although a large variety of animals aggregate, the mechanisms responsible for group formation and complexity of communication differ between species (Parrish & Hamner 1997). Depending on these characteristics, conspecifics can have such a potent influence on the physiology and/or behaviour of individuals that social isolation has dramatic consequences for their development and survival (e.g. Harlow 1965; Adiyodi & Bern 1968; Wilson 1971; House 2001; Zeigler & Marler 2004; Perellóa *et al.* 2006). Two main categories of aggregations emerge from the many definitions that have been given (Parrish *et al.* 1997).

(1) In nonsocial aggregations, individuals are attracted by a given source but do not interact socially and they disperse when the source is consumed or vanishes. In this case, large increases in density at a source can induce microenvironmental modifications that happen to favour development. For example, under crowded conditions some dipteran and lepidopteran nymphs benefit from better regulation of body temperature and of water evaporation than

singletons and thus their developmental rates increase (Clark & Faeth 1997; Slone & Gruner 2007). These differences between grouped and isolated individuals have been termed ‘mass effects’ and are generally observed in large groups of animals (Grassé 1946).

(2) In contrast, social aggregations are formed and maintained by mutual attraction among their socially interacting members. In this case, differences in physiological, morphological or behavioural traits between grouped and isolated individuals are mainly attributable to social interactions and have been called ‘group effects’ (Grassé 1946). They differ from mass effects in that they are caused by the perception of social stimuli emanating from conspecifics and can be observed as soon as only two individuals are grouped (Grassé 1946). Group effects have been described in many insects including orthopterans, aphids, coleopterans and blattodeans; their best-documented consequences pertain to modifications of developmental rates or group-induced phenotypic plasticity. Grouping often accelerates nymphal development (Chauvin 1946; Long 1953), although it can delay imaginal moulting in a few species (Tschinkel & Wilson 1971; Weaver & McFarlane 1990). The presence of conspecifics can also affect adult metabolic rates and accelerate female reproductive cycles and egg production (Highnam & Haskell 1964; Bradley 1985). Furthermore, in some species, frequency of interactions between individuals can orient nymphal development towards different phenotypes and influence adult morphology (Lees 1967; Iwanaga & Tojo 1986).

Group-reared cockroach nymphs, belonging to different families, develop faster and reach adulthood sooner than those reared in isolation (Roth & Willis 1960; Woodhead & Paulson 1983). Although these developmental delays were described some time ago, the underlying mechanisms and the sensory channels involved are still poorly understood. Most investigations have focused on two well-known species, *Blattella germanica* (L.) and *Periplaneta americana* (L.), which form social aggregates (Bell & Adiyodi 1982; Ross & Mullins 1995). These studies have investigated mainly the olfactory and visual channels, but failed to identify the nature of the social stimuli involved in developmental group effects (Wharton *et al.* 1968; Izutsu *et al.* 1970; Nakai & Tsubaki 1986). Although grouping facilitates food intake, Holbrook *et al.* (2000) found that metabolic rates of grouped *B. germanica* remained higher than those of isolated individuals even though all consumed the same controlled amount of food. Consequently, neither olfactory or visual stimuli nor facilitation of food intake can explain totally differences in developmental rates. Recent experimental evidence showed that physical contact between conspecific desert locusts, *Schistocerca gregaria* (F.), was sufficient to induce a behavioural phase change from the solitary to the gregarious phenotype (i.e. gregarization; Roessingh *et al.* 1998; Hägele & Simpson 2000; Simpson *et al.* 2001; Rogers *et al.* 2003). These results suggest that the tactile channel, which is often underinvestigated, could be implicated in similar processes in other

insect species. This opens an interesting line of research to analyse mechanisms involved in group effects. We hypothesized that tactile stimuli could trigger the observed developmental group effects in cockroaches.

Our aim in our study was to identify the stimuli responsible for group effects in cockroaches and to shed light on this old and still unsolved problem. First, we evaluated the consequences of grouping in different species in relation to their tendency to form social aggregations. Then we described, in detail, group effects in the gregarious species *B. germanica*, both at nymphal and adult stages. Finally, we investigated the nature of the stimuli involved in group effects, focusing particularly on tactile stimuli.

MATERIALS AND METHODS

Breeding conditions

Experimental individuals came from four cockroach species: *Blattella germanica* (L.), *Blattella lituricollis* (W.), *Blattella biligata* (W.) and *Symploce pallens* (S.). All these insects were bred in large cages (120 × 80 cm and 30 cm high), at 25 ± 1°C under a 12:12 h light: dark photocycle. They received water, turkey food pellets and shelters ad libitum. Experiments were carried out under the same controlled temperature, photocycle and food availability conditions as those used for breeding.

Aggregation Tendency

We used binary choice tests to evaluate the social aggregation tendency of each of the four cockroach species. In each test, a group of 20 first-instar nymphs received a choice between two filter papers (60 × 15 mm) to be used as resting sites in a test dish (140 mm in diameter and 20 mm high; Rivault & Cloarec 1998). Tests were set up during the light phase of the photocycle and data were collected 24 h later, after the nymphs had spent an entire photocycle in the test dishes. At the end of a test, we counted the individuals on each resting site. When more than 80% of nymphs were on one of the papers, they were considered to be aggregated. We used the proportion of tests in which nymphs were aggregated to evaluate the aggregation levels of the different species (Leoncini & Rivault 2005).

Group Effects

Nymphal developmental rate

First-instar nymphs of each of the four cockroach species were reared either in groups or in isolation. Mature oothecae were placed individually in glass vials until hatching. Then, 11 nymphs were taken from each ootheca: 10 sibling nymphs were reared together (grouped) and one nymph was reared alone (isolated). Each replicate of these two experimental conditions was made with individuals originating from the same ootheca to avoid potential developmental rate differences caused by genetic variability (Kunkel 1981). Nymphs were reared in plastic boxes (80 mm in diameter and 50 mm high) until they became adult. We counted the nymphs of each instar in each box daily. These data provided the exact duration of nymphal development for each individual and the cumulative number of moulted individuals for each instar in relation to time. To compare developmental duration of the isolated individual to that of grouped individuals, we randomly chose one same-sex individual in each corresponding group.

Adult body size

We measured *B. germanica* adults at the end of the rearing experiments. Body size was estimated by maximal head width and length of the left mesothoracic femur, as these values are correlated with general body size in cockroaches (Lefeuve 1966). Precise measures were obtained from photographs of heads and legs taken under a binocular microscope ($\times 25$), using homemade software (J.-P. Richard, CNRS-UMR 6552, Rennes, France). To compare the body size of isolated individuals to that of grouped individuals, we randomly chose one same-sex individual in each corresponding group.

Oothecae production

Virgin sibling *B. germanica* females were kept either in groups of two (grouped) or singly (isolated) in plastic boxes (80 mm in diameter and 50 mm high) from their imaginal moult until their death (range 21-226 days). Each replicate of these two experimental conditions was made with individuals originating from the same ootheca to avoid potential oothecae production differences caused by genetic variability. Under these conditions, all oothecae were sterile. Each day we counted the oothecae produced by each grouped or isolated female. The cumulative proportions of females that produced an ootheca for each ootheca rank were calculated from these data. To compare oothecae production of isolated females to that of grouped females, we randomly chose one female in each corresponding group.

Sensory Stimuli

Thermal stimuli

We measured temperature ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) with high-precision thermal sensors (LM335 National Semiconductor, Santa Clara, CA, U.S.A.). One thermal sensor was placed inside a polystyrene box (8.2×2.8 cm and 2 cm high) containing cockroaches and another was placed inside an identical but empty box. The thermal difference recorded between the two boxes was therefore due to the presence of the cockroaches. Stabilized thermal gain was recorded 24 h after cockroach introduction. We carried out trials with either 0, 25, 50, 75, 100 or 125 final instar *B. germanica* nymphs.

Olfactory stimuli

Isolated first-instar *B. germanica* nymphs were reared in plastic boxes (80 mm in diameter and 50 mm high) until their imaginal moult, under five experimental conditions (1-5).

- (1) Nymphs were reared with nine first-instar *B. germanica* nymphs.
- (2) Nymphs were reared with one filter paper.
- (3) Nymphs were reared with one filter paper conditioned by *B. germanica* nymph odours. We obtained conditioned papers by placing them in a box with normally fed and watered nymphs with a ratio of 25 nymphs per paper for 4 days (Rivault & Cloarec 1998). Papers were conditioned with nymphs of the same age as the test nymphs and were renewed every 4 days. Similarly conditioned papers induce nymphs to aggregate (Rivault & Cloarec 1998).
- (4) Nymphs were reared with one filter paper conditioned with *B. germanica* nymphal cuticular hydrocarbon (CHC) extracts. Papers were conditioned with CHC extracts of 25 nymphs in 1.5 ml dichloromethane for 2 min (Rivault *et al.* 1998). We made CHC extracts with nymphs of the same age as the test nymphs. Papers were renewed every 4 days. This CHC dose is enough to induce nymphs to aggregate in binary choice tests, which is not the case for lower doses (personal observation).
- (5) Nymphs were reared with volatile odours from *B. germanica* nymphs. Isolated nymphs were placed in a flux of volatiles emitted by 25 aggregated nymphs of the same age as the test nymph. A pump pushed charcoal-purified humidified air at a constant flow rate (180 ml/min) from the aggregated nymph boxes through a Teflon tube (1.6 mm in diameter) to the boxes of the isolated nymph.

Tactile stimuli

Isolated first-instar *B. germanica* nymphs were reared in plastic boxes (80 mm in diameter and 50 mm high) until their imaginal moult, under four experimental conditions (6-9).

- (6) Nymphs were reared with nine first-instar nymphs of the cockroach *S. pallens* which are the same size as *B. germanica* nymphs; their movements provided tactile stimuli.
- (7) Nymphs were reared with nine first-instar nymphs of the locust *S. gregaria* which are much larger than the first-instar *B. germanica* nymphs; their movements provided tactile stimuli.
- (8) Nymphs were reared with an immobile turkey feather fixed vertically in the cylindrical rearing box which provided no tactile stimuli when test cockroaches were motionless.
- (9) Nymphs were reared with a mobile turkey feather oriented vertically in the cylindrical box. A motor rotated the feather continuously at the rate of 1 rev/min. The rotation of the feather swept the complete surface of the box (top, bottom and periphery). Therefore, when motionless, test cockroaches perceived tactile stimuli.

Each replicate of the nine experimental conditions was made with individuals from one ootheca to avoid differences in development caused by genetic variability. For all experimental conditions (1-9), the thermal difference between an empty control box and each experimental box was measured and taken into account as a covariable of nymphal development durations in the statistical analyses.

Statistical Analyses

We analysed the data with R 2.2.1. (Ihaka & Gentleman 1996). The usual statistical tests (binomial tests, Wilcoxon tests or Pearson correlation) were applied when adequate. For meta-analyses we used either analyses of variance completed by Fisher least-significant difference (LSD) post hoc tests or analyses of deviance (generalized linear model, GLM, procedure) completed by Z tests (see McCullagh & Nelder 1989), in relation to the distribution of residuals. All statistical tests are two tailed.

RESULTS

Group Effects and Aggregation Tendency

Isolation significantly delayed nymphal development in *B. germanica* and *S. pallens*, but had no effect on the nymphal development of *B. biligata* or *B. lituricollis* (Table 1). When given the choice between two identical resting sites, both *B. germanica* and *S. pallens* nymphs aggregated on a single site in 60-85% of tests. In contrast, *B. biligata* and *B. lituricollis* nymphs did not aggregate significantly on a single resting site (Table 1).

Table 1: Group effects and aggregation tendency. Aggregation levels (%) and nymphal development durations ($X \pm SE$, in days) of isolated and grouped individuals are given for the four cockroach species tested. *P*: Wilcoxon test. *N1*: number of choice tests. *N2*: Number of rearing experiments.

Cockroach species	Social aggregation		Nymphal development			
	<i>N1</i>	Aggregation level (%)	<i>N2</i>	Isolated (days)	Grouped (days)	<i>P</i>
<i>B. germanica</i>	57	63.15	50	60.92 $\pm$ 1.02	55.64 $\pm$ 0.80	0.000
<i>S. pallens</i>	26	84.61	30	115.93 $\pm$ 3.88	105.73 $\pm$ 2.10	0.037
<i>B. biligata</i>	33	30.30	35	66.34 $\pm$ 0.84	67.11 $\pm$ 0.81	0.393
<i>B. lituricollis</i>	73	34.25	31	46.00 $\pm$ 0.42	45.68 $\pm$ 0.47	0.517

Group Effects in *B. germanica*

Isolated *B. germanica* nymphs (males and females) reached adulthood significantly later than grouped nymphs (Table 2). Moulting curves showed that differences in developmental rates between isolated and grouped nymphs became significant after the third nymphal instar (Figure 1a). Growth delay accumulated progressively throughout development (Pearson correlation: delay for nymphal instar: $r_{48} = 0.47$, $P < 0.001$). Neither maximal head widths nor mesothoracic femur lengths differed significantly between isolated and grouped males or females (Table 2).

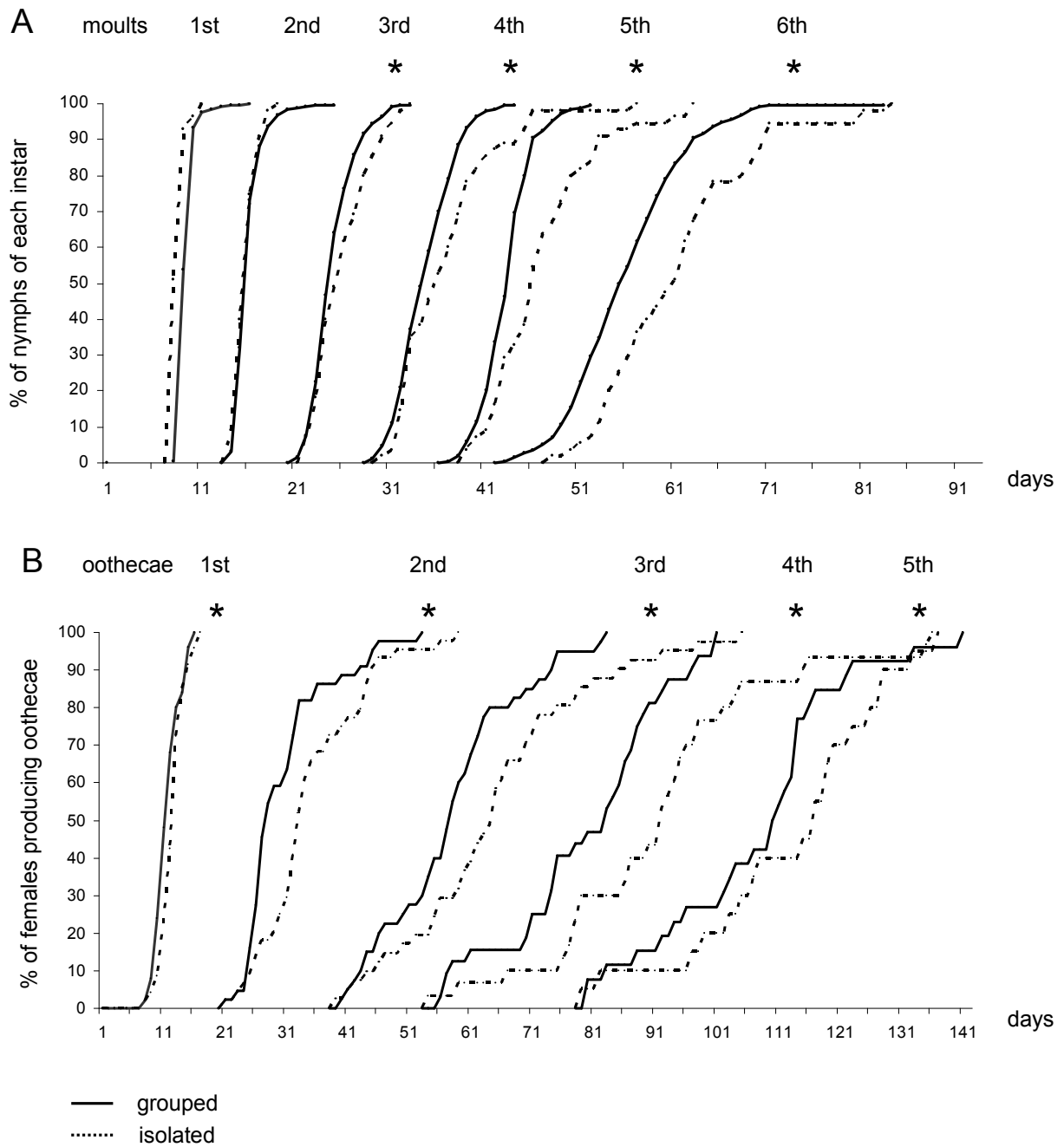


Figure 1: Group effects in *B. germanica*: (A) nymphal development and (B) ootheca production. (A) Cumulative moulting curves for each instar. Curves represent the proportion of nymphs at each instar in relation to time since hatching for grouped and isolated individuals. (B) Cumulative ootheca production curves. Curves represent the proportion of females that produced an ootheca for each ootheca rank in relation to time since their imaginal moult for grouped females and for isolated females. Each curve represents data for 50 individuals. Wilcoxon test: * $P < 0.05$.

Table 2: Group effects in *B. germanica* nymphs. Nymphal developmental durations ($X \pm SE$, in days) and adult body sizes (maximal head width, mesothoracic femur lengths; $X \pm SE$, in mm) were compared between isolated and grouped nymphs. P : Wilcoxon test.

	<i>N</i>	Nymphal development (days)	<i>P</i>	Head (mm)	<i>P</i>	Femur (mm)	<i>P</i>
Isolated males	25	60.56 $\pm$ 1.46	0.005	1.92 $\pm$ 0.02	0.555	2.84 $\pm$ 0.04	0.920
Grouped males	25	55.44 $\pm$ 1.17		1.90 $\pm$ 0.02		2.86 $\pm$ 0.02	
Isolated females	25	61.28 $\pm$ 1.45	0.008	2.14 $\pm$ 0.02	0.818	3.10 $\pm$ 0.04	0.701
Grouped females	25	55.84 $\pm$ 1.31		2.15 $\pm$ 0.02		3.13 $\pm$ 0.04	

Both life span and social condition (grouped or isolated) significantly influenced total oothecae production of virgin females (ANOVA: life span: $F_{1,96} = 43.28$, $P < 0.001$; social condition: $F_{1,96} = 12.40$, $P = 0.001$). Although life span did not differ significantly between isolated and grouped *B. germanica* (life span $\times$ social condition: $F_{1,96} = 1.98$, $P = 0.163$), isolated females produced significantly fewer oothecae than grouped females (Table 3). Isolation delayed production of the first ootheca and this delay increased with each subsequent ootheca (Pearsons correlation, delay for ootheca rank: $r_{48} = 0.51$, $P < 0.001$; Figure 1b).

Table 3: Group effects in *B. germanica* females. Ootheca production ($X \pm SE$) and adult lifespan ($X \pm SE$, in days) were compared between grouped and isolated females. $P_{(1)}$: Fisher LSD post-hoc test; $P_{(2)}$: Wilcoxon test.

	<i>N</i>	Number of oothecae	$P_{(1)}$	Lifespan (days)	$P_{(2)}$
Isolated	50	3.64 $\pm$ 0.29	0.018	143.77 $\pm$ 6.64	0.262
Grouped	50	4.46 $\pm$ 0.30		132.71 $\pm$ 7.10	

Sensory Stimuli

Thermal stimuli

Thermal gain increased linearly with cockroach density in the test boxes (Figure 2). The thermal gain produced by one nymph was estimated at $0.0041 \pm 0.0003^\circ\text{C}/\text{day}$ under our experimental conditions.

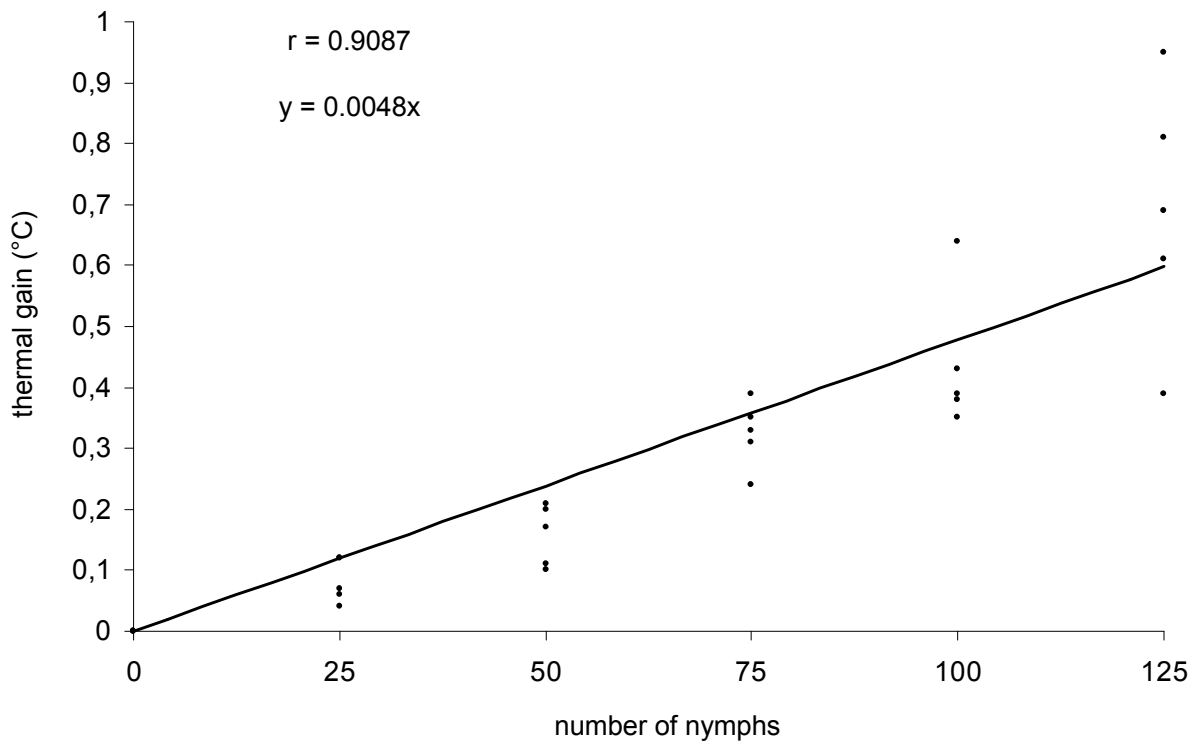


Figure 2: Thermal gain (°C) in relation to the density of *B. germanica* nymphs in the experimental box. Thermal gain increases linearly with the density of cockroaches. r = Pearson's correlation coefficient.

Olfactory and tactile stimuli

Experimental rearing conditions (1-9) significantly modified developmental durations of nymphs (GLM with Poisson errors: experimental condition: $D_{8,279} = 269.87$, $P < 0.001$). However, differences in developmental durations were not related to thermal gain differences under each experimental condition (thermal gain: $D_{1,289} = 0.550$, $P = 0.860$). The interaction between experimental conditions and thermal gain was not significant (experimental condition $\times$ thermal gain: $D_{8,279} = 9.70$, $P = 0.290$). Therefore, neither groups of nymphs (1, 6, 7) nor experimental set-up (motor used to rotate feathers in 9) produced significant temperature increases likely to bias results.

The presence of conspecific odours (3-5) did not increase the developmental rate of isolated nymphs (Figure 3). Perception of odours, by contact or from a distance, was not sufficient to stimulate nymphal development. However, the presence of live conspecifics (1), nymphs of another cockroach species (6), or nymphs of another insect order (7), significantly stimulated the developmental rate of *B. germanica* nymphs (Figure 3). Developmental durations were similar when *B. germanica* nymphs were grouped with conspecifics (1) or with similar-sized cockroach nymphs (*S. pallens*; 6). However, they grew significantly faster when they were

grouped with locust nymphs (*S. gregaria*; 7) than when they were grouped with cockroach nymphs (1, 6), suggesting that locusts provided more potent stimuli. Nymphs reared with a rotating feather (9) developed significantly slower than nymphs reared with groups of insects (1, 6, 7). Nevertheless, they grew significantly faster than isolated nymphs deprived of tactile stimuli (2, 5, 8; Figure 3). Artificial tactile stimuli were thus sufficient to enhance developmental rates, although under our experimental conditions, they did not compensate completely for the absence of conspecifics.

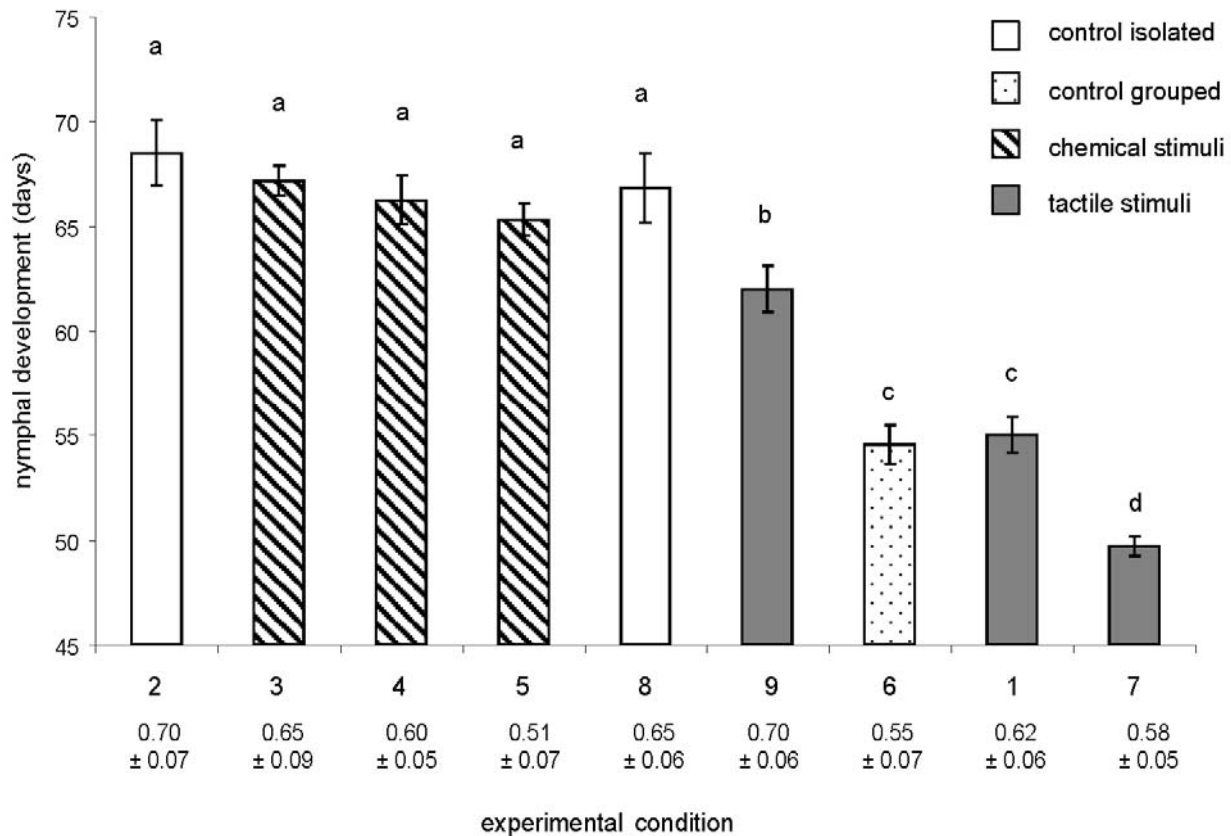


Figure 3: Sensory stimuli involved in *B. germanica* nymphal development: nymphal development durations (mean $\pm$ SE, in days) in the presence of olfactory or tactile stimuli. One *B. germanica* nymph was reared either: (1) with nine *B. germanica* nymphs; (2) alone; (3) with a paper conditioned by *B. germanica* nymphs odour; (4) with a paper conditioned by cuticular hydrocarbons of *B. germanica* nymphs; (5) with a flux of volatile odour from *B. germanica* nymphs; (6) with nine *S. pallens* nymphs; (7) with nine *S. gregaria* nymphs; (8) with a non-rotating feather; (9) with a rotating feather. Each experimental condition was replicated 50 times. Different letters (a, b, c, d) above bars indicate significant differences between nymphal developmental durations (Z-tests).

DISCUSSION

Our study shows that group effects are not common to all cockroach species. Delays in nymphal development under social isolation were observed in *B. germanica* and *S. pallens*, whereas they were absent in *B. biligata* and *B. lituricollis*. In aggregation tests, species not

susceptible to group effects did not search actively for the presence of conspecifics when resting. In contrast, species presenting strong group effects formed social aggregations independently of environmental conditions. The presence of conspecifics was a necessary condition for these species to develop at a normal rate. Group effects have been reported for at least nine other cockroach species belonging to different families including Blattidae, Blattellidae and Blaberidae (Roth & Willis 1960; Woodhead & Paulson 1983). Although the aggregation characteristics of these species are poorly documented, they are assumed to form social aggregations. Observed group effects in cockroaches may thus be considered as consequences of the evolution of gregariousness.

Our detailed investigation of group effects in *B. germanica* supports a previous study (Izutsu *et al.* 1970) and shows that the delay in nymphal development of isolated compared to grouped individuals accumulates gradually throughout the isolation period and affects nymphs of both sexes. Social isolation does not affect body size or weight of adults (Ishii & Kuwahara 1967), although it leads to an increase in adult body size and weight in species with nymphal development three or four times longer than that of *B. germanica*, for example *Periplaneta americana* (Wharton *et al.* 1967). In addition, isolation induced a gradual decrease of oothecae production rates in *B. germanica*. This finding is supported by previous reports showing that isolated virgin females produced significantly smaller oocytes than grouped females at the same age (Gadot *et al.* 1989; Holbrook *et al.* 2000). The fact that living in groups enhances the developmental rates of individuals means that the presence of conspecifics has an impact on individual reproductive success. This is more important than expected at first sight in species that form social aggregations.

Although metabolic heat increased temperature in high density groups, we found no significant temperature increases in test groups that could explain the growth rate increase. Therefore, mass effects related to modifications of microclimatic conditions can be discarded as the main cause of growth acceleration in this species under our experimental conditions. In addition, previous reports showed that increases in developmental rates are not correlated with group size (Izutsu *et al.* 1970). These results suggest that differences in developmental rates have a social origin and raise the question of the social stimuli involved in group effects.

All our experiments involving conspecific odours failed to stimulate the developmental rate of isolated nymphs, confirming previous studies (Wharton *et al.* 1968; Izutsu *et al.* 1970; Nakai & Tsubaki 1986). Although relatively low levels of CHC extracts are able to induce cockroach aggregation (personal observation), these levels are not sufficient to induce the physiological responses subsequent to aggregation. Izutsu *et al.* (1970), using much higher CHC doses than ours (cuticular extracts of 20 males), were not able to induce group effects.

Consequently, a different type of social stimulus is required to explain group effects. For the first time, our results show that tactile stimuli are responsible for group effects in *B. germanica*. All types of tactile stimuli (presence of conspecifics, presence of individuals of other insect species or tactile stimuli of a rotating feather) increased developmental rates. This shows that tactile stimuli need not be specific and can be artificially mimicked. The fact that locusts stimulated developmental rates more efficiently than a group of conspecifics can be explained by their larger size and their frequent jumping movements that probably produce supranormal tactile stimuli. Even though nymphs of other insect species and feathers could have been contaminated with CHCs of a test *B. germanica* nymph during our experiments, this CHC dose was much lower than the one we tested in condition 4 and consequently could not play a part in triggering the physiological response. Therefore, we assume that tactile stimuli are the only stimuli involved in the observed developmental group effect in conditions 6, 7 and 9. The implication of the tactile channel as the main sensory channel responsible for group effects has been suggested in aphids (Johnson 1965; Lees 1967; Sutherland 1969) and lepidopterans (Drooz 1966; Kazimirova 1992; Gunn 1998) and tactile stimulation of the outer face of the hind femur of *S. gregaria* is sufficient to induce behavioural gregarization (Roessingh *et al.* 1998; Hägele & Simpson 2000; Simpson *et al.* 2001; Rogers *et al.* 2003). As this growing evidence suggests, the influence of tactile stimuli in insect group effects has probably been underestimated.

Our results for *B. germanica* do not allow us to establish whether tactile stimuli act directly on the physiology of individuals or whether they induce levels of restlessness that could increase whole animal metabolic rate (Stephenson *et al.* 2007). The question of how tactile stimuli trigger the increase in metabolic rate is thus still not completely understood. In *B. germanica*, social isolation is thought to lead to the brain inhibiting the corpora allata (Gadot *et al.* 1989; Holbrook *et al.* 2000). Tactile stimuli would thus have a disinhibitory effect on the corpora allata, enhancing juvenile hormone production and thereby an increase in developmental rate. The next step would be to map the tactile receptors able to trigger the physiological chain. Ishii (1971) suggested that antennae were involved in the perception of other individuals, and that the bristles on the antennae act as mechanoreceptors. The tactile receptors on the outer surfaces of the femur and tibia could also be good candidates to transmit information about the presence of conspecifics in resting cockroach aggregations, as in *S. gregaria* (Simpson *et al.* 2001; Rogers *et al.* 2003). Although cockroaches maintain a specific interindividual distance (Boyer & Rivault 2004), small modifications in position may lead to resting neighbours touching their outer leg surfaces, which are well positioned to indicate the presence of conspecifics.

To conclude, our data show that tactile stimuli perceived through contact with conspecifics are the main stimuli responsible for group effects in cockroach species that live in social aggregations. Chemical stimuli (CHCs) induce formation of aggregates and then tactile stimuli trigger acceleration of developmental rates of group members. Studying tactile communication and its implication in group effects should offer a fruitful line of research for a better understanding of gregariousness and sociality in insects.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank A. Cloarec, V. Durier and an anonymous referee for valuable comments on the manuscript. We are also grateful to J.-P. Richard, C. Petton and F. Nassur for technical assistance. This research was supported by a Ph.D. grant from the French Ministry for Research to M.L.

REFERENCES

- Bell WJ, Adiyodi KG. 1982. The american cockroach. London (UK): Chapman & Hall.
- Boyer S, Rivault C. 2004. Interspecific competition among urban cockroach species. *Entomol Exp Appl.* 113:15-23.
- Bradley JT. 1985. Interactions between social factors and ovarian development in the European house cricket *Acheta domestica*. *Entomol Exp Appl.* 38:249-254.
- Chauvin R. 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. V. L'effet de groupe et la croissance larvaire des blattes, des grillons et du Phanéroptère. *Bull Soc Zool Fr.* 71:39-48.
- Clark B, Faeth SH. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecol Entomol.* 22:408-415.
- Costa JT. 2006. The other insect societies. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Drooz AT. 1966. Color studies of reared elm spanworm larvae and pupae. *Ann Entomol Soc Am.* 59:568-573.
- Gadot M, Burns E, Schal C. 1989. Juvenile hormone biosynthesis and oocyte development in adult female *Blattella germanica*: effects of grouping and mating. *Arch Insect Biochem Physiol.* 11:189-200.
- Grassé PP. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia.* 2:77-82.
- Gunn A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomol Exp Appl.* 86:125-133.

- Hägele BF, Simpson SJ. 2000. The influence of mechanical, visual and contact chemical stimulation on the behavioural phase state of solitary desert locusts (*Schistocerca gregaria*). J Insect Physiol. 46:1295-1301.
- Harlow HF. 1965. Total social isolation: effects on macaque monkey behavior. Science. 148:666.
- Highnam GL, Haskell PT. 1964. The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Scistocerca* in relation to oöcyte growth, and the effects of flying upon maturation. J Insect Physiol. 10:849-864.
- Holbrook GL, Armstrong E, Bachmann JAS, Deasy BM, Schal C. 2000. Role of feeding in the reproductive "group effect" in females of the German cockroach *Blattella germanica* (L.). J Insect Physiol. 46:941-949.
- House JS. 2001. Social isolation kills, but how and why? Psychosom Med. 63:273-274.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. J Comput Graph Stat. 5:299-314.
- Ishii S, Kuwahara Y. 1967. An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Orthoptera: Blattellidae) - Site of the pheromone production. Appl Entomol Zool. 2:203-217.
- Iwanaga K, Tojo S. 1986. Effects of juvenile hormone and rearing density on wing dimorphism and oöcyte development in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. J Insect Physiol. 32:585-590.
- Izutsu M, Ueda S, Ishii S. 1970. Aggregation effects on the growth of the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Blattaria: Blattellidae). Appl Entomol Zool. 5:159-171.
- Johnson B. 1965. Wing polymorphism in aphids. II: Interaction between aphids. Entomol Exp Appl. 8:49-64.
- Kazimirova M. 1992. The role of physical contact in the induction of phase polymorphism of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). Acta Entomol Bohemoslov. 89:87-95.
- Krause J, Ruxton G. 2002. Living in groups. Oxford (MS): Oxford University Press.
- Kunkel JG. 1981. A minimal model of metamorphosis: fat body competence to respond juvenile hormone. In: Bhaskaran G, Friedman S, Rodriguez GJ, editors. Current topics in insect endocrinology and nutrition. New York (NY): Plenum Publishing Corporation. p. 107-129.
- Lees AD. 1967. The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. J Insect Physiol. 13:289-318.
- Lefevre JC. 1966. Sur une espèce nouvelle du genre *Gromphadorhina* (Dictyoptère, Perisphaerinae). Ann Soc Entomol Fr. 2:1-16.
- Leoncini I, Rivault C. 2005. Could species segregation be a consequence of aggregation processes? Example of *Periplaneta americana* (L.) and *P. fuliginosa* (Serville). Ethology. 111:527-540.

- Long DB. 1953. Effects of population density on larvae of Lepidoptera. *Trans R Entomol Soc Lond.* 104:543-585.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. *Generalized Linear Models*. London (UK): Chapman & Hall.
- Nakai Y, Tsubaki Y. 1986. Factors accelerating the development of German cockroach *Blattella germanica* nymphs reared in groups. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 30:1-6.
- Parrish JK, Hamner WM. 1997. *Animal groups in three dimensions*. Cambridge (MA): Cambridge University Press.
- Parrish JK, Hamner WM, Prewitt CT. 1997. Introduction - From individuals to aggregations: Unifying properties, global framework, and the holy grails of congregation. In: Parrish JK, Hamner WM, editors. *Animals groups in three dimensions*. Cambridge (MA): Cambridge university press. p. 1-14.
- Perelló M, Chaconb F, Cardinalic DP, Esquifinob AI, Spinedi E. 2006. Effect of social isolation on 24-h pattern of stress hormones and leptin in rats. *Life Sci.* 78:1857-1862.
- Rivault C, Cloarec A. 1998. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim Behav.* 55:177-184.
- Rivault C, Cloarec A, Sreng L. 1998. Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *J Insect Physiol.* 44:909-918.
- Roessingh P, Bouaichi A, Simpson SJ. 1998. Effects of sensory stimuli on the behavioural phase state of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J Insect Physiol.* 44:883-893.
- Rogers SM, Matheson T, Despland E, Dodgson T, Burrows M, Simpson SJ. 2003. Mechanosensory-induced behavioural gregarization in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J Exp Biol.* 206:3991-4002.
- Ross MH, Mullins DE. 1995. Biology. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. *Understanding and controlling the German cockroach*. Oxford (MS): Oxford University Press. p. 21-47.
- Roth L, Willis ER. 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithson Misc Collect.* 141:1-470.
- Simpson SJ, Despland E, Hägele BF, Dodgson T. 2001. Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs. *Proc Nat Acad Sci USA.* 98:3895-3897.
- Slone DH, Gruner SV. 2007. Thermoregulation in larval aggregations of carrion-feeding blow flies (Diptera: Calliphoridae). *J Med Entomol.* 44:516-523.
- Stephenson R, Chu KM, Lee J. 2007. Prolonged deprivation of sleep-like rest raises metabolic rate in the Pacific beetle cockroach *Diploptera punctata*. *J Exp Biol.* 210:2540-2547.
- Sutherland ORW. 1969. The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J Insect Physiol.* 15:1385-1410.
- Tschinkel WR, Wilson CD. 1971. Inhibition of pupation due to crowding in some tenebrionid beetles. *J Exp Zool.* 176:137-146.

- Weaver DK, McFarlane JE. 1990. The effect of larval density on growth and development of *Tenebrio molitor*. J Insect Physiol. 36:531-536.
- Wharton DRA, Lola JE, Wharton ML. 1967. Population density, survival, growth, and development of the American cockroach *Periplaneta americana*. J Insect Physiol. 13:699-716.
- Wharton DRA, Lola JE, Wharton ML. 1968. Growth factors and population density in the American cockroach *Periplaneta americana*. J Insect Physiol. 14:637-653.
- Wilson EO. 1971. The insect societies. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Woodhead AP, Paulson CR. 1983. Larval development of *Diploptera punctata* reared alone and in groups. J Insect Physiol. 29:665-668.
- Zeigler HP, Marler P. 2004. Behavioral Neurobiology of Birdsong. Ann NY Acad Sci. 1016:1-788.

ARTICLE 2 - The weight of the clan: even in insects, social isolation can induce a behavioural syndrome

Mathieu Lihoreau, Loïc Brepson & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie Animale et Humaine, CNRS, Université de Rennes 1, Campus
Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article soumis à *Behavioural Processes* le 10/12/2008.

ABSTRACT

Social isolation has dramatic consequences on the development of individuals of many vertebrate species, and induces a set of behavioural disturbances rendering them unable to process appropriately environmental as well as social stimuli. We hypothesized that isolation syndrome is a ubiquitous trait of social life that should be observed in a wide array of species, including invertebrates. Here we report that gregarious cockroaches (*Blattella germanica*) reared in isolation showed i) stronger exploration-avoidance, ii) reduced foraging activity, iii) reduced willingness to interact socially, and iv) reduced ability to assess mating partner quality compared to conspecifics reared in groups. We demonstrate the occurrence of a behavioural syndrome induced by social isolation, similar to those described in vertebrates, revealing the importance of social interactions and group-living in this non eusocial insect species. We suggest that investigating the strength of social isolation effects on individual development could provide interesting results to assess social cohesion of species and thus constitute an additional tool for comparative studies focusing on the evolution of social life.

Keywords: behaviour, invertebrate, social isolation, social evolution.

INTRODUCTION

Group-living, from loose aggregates to sophisticated eusocial colonies, is widespread and provides individuals fitness benefits (Krause & Ruxton 2002). A wealth of information shows that, in many species, social interactions can have such a potent influence on individuals that isolation rearing induces dramatic consequences on their physiology and behaviour (e.g. Harlow 1965; Fuller 1967; Nottebohm 1970.). Until now, studies investigating these isolation effects have focused mainly on social vertebrates (including humans) that present a variety of long-lasting behavioural impairments making them unable to process environmental and social stimuli appropriately. In particular, disturbances in exploratory, feeding, social and mating behaviours showed by rats lacking social interactions led to the formulation of an isolation syndrome, to describe anxiogenic, overly emotional individuals excessively reactive to handling (Hall 1998; Fone & Porkess 2008).

Although these isolation syndromes have been described only in vertebrates, we predict that they could be ubiquitous traits characteristics of social life. In particular, the study of such inter-individual dependence could provide additional data to investigate social cohesion of species and to study the evolution of social life. While physiological impairments due to social deprivation have been observed in many invertebrates for decades (Grassé 1946, Wilson 1971), behavioural disturbances are still poorly documented, except in eusocial

insects where it has been shown that social environment is crucial to individual development (e.g. Champalbert & Lachaud 1990; Cole 1991; Boulay *et al.* 2000). Group-living cockroaches are good models to investigate these questions as rearing in isolation induces important developmental delays (Lihoreau & Rivault 2008). Here, we investigated the influence of social isolation on the development of behavioural patterns in the cockroach *Blattella germanica* (L.), by testing the occurrence of behavioural disturbances in various contexts. We compared behavioural responses of cockroaches reared in total isolation to those of cockroaches reared in groups in four different contexts: when i) exploring, ii) foraging, iii) aggregating and iv) mating.

MATERIALS AND METHODS

Test individuals came from our laboratory *B. germanica* reference strain and were either last instar nymphs or adults. They were reared in isolation (IR individuals) or in groups of 10 siblings (GR individuals) from hatching until being tested. Behaviour of IR and GR individuals of the same developmental stage could be compared because social isolation does not induce differences in body size. To control for genetic differences, one IR individual and one of its GR siblings from each ootheca were tested in each experimental situation. As we used the same set-up for the different contexts, we tested each individual only once to avoid biases in exploration behaviour due to memory effects (Durier & Rivault 2000). We investigated the behavioural traits of IR and GR individuals in each context across large samples of individuals.

In the exploration, foraging and aggregation contexts, IR and GR nymphs were tested individually in a square glass arena (680 x 680 mm). The floor was divided into 16 equal squares lettered from A to P and covered with a clean white paper renewed before each test (Table 1). Before a test, individuals were placed in a dark shelter in the arena on squares B-C. Tests lasted 45 min and started when the shelter was opened. The test arena i) was bare in the exploration context, ii) had a food source (bread) in the foraging context, and iii) had a group of 15 conspecifics (enclosed in a box allowing antennal contacts and resting nearby) in the aggregation context. We recorded numbers of individuals leaving their shelter, the latency to leave their shelter, their exploration speed, time spent near their shelter (squares A, D, E-H), numbers of individuals that found the resource (food or conspecifics) and time spent near it.

In the mating context, IR and GR males were tested in pairs in plastic boxes (80 mm in diameter × 50 mm high) containing a receptive virgin female. The three individuals were colour-marked. To control for genetic bias in mate choice, males in a pair were siblings and not related to the female. Triads were observed with scan sampling at 30 min intervals from

their formation until mating occurred (Lihoreau *et al.* 2008). We recorded male assessment of female quality (latency before first antennal contact, numbers of antennal contacts), numbers of courting attempts and identity of the mating male. After mating, females were isolated to record the total number of viable nymphs they produced.

RESULTS

In the exploration context, IR nymphs left their shelter with similar latency but significantly less often than GR nymphs (Table 1). The overall activity level of IR nymphs that explored the arena was lower than that of GR nymphs as they walked at a significantly slower speed. In addition, they stayed longer near their shelter whereas GR nymphs explored further away.

In the foraging context, although the presence of food improved IR nymphs' exploration activity, they still remained near their shelter (Table 1). Consequently, they spent significantly less time feeding than did GR nymphs, each of their feeding bouts being shorter.

In the aggregation context, exploration patterns of IR nymphs were similar to those observed in the foraging context (Table 1). They spent significantly less time in contact with conspecifics than did GR nymphs and each contact was also shorter.

Table 1. Behaviour of nymphs reared in isolation (IR) and in groups (GR) tested in three contexts: exploration (bare arena), foraging (food on squares N-O) and aggregation (a group of conspecifics on squares N-O). Means are given with standard errors. c: Chi square test of homogeneity; w: Wilcoxon test.

	Exploration			Foraging			Aggregation					
	M	N	O	P	M	food		P	M	nymphs		P
	I	J	K	L	I	J	K	L	I	J	K	L
	E	F	G	H	E	F	G	H	E	F	G	H
	A	shelter		D	A	shelter		D	A	shelter		D
	GR	IR	P	GR	IR	P	GR	IR	P			
Number of individuals leaving their shelter/number of replicates	27/30	16/30	0.003 ^c	27/32	27/32	1.000 ^c	26/32	29/32	0.285 ^c			
Latency to leave their shelter	105.44 ± 31.52	233.18 ± 110.53	0.763 ^w	448.59 ± 125.03	339.56 ± 98.86	0.303 ^w	199.84 ± 71.71	191.03 ± 59.64	0.590 ^w			
Exploration speed (s/squares)	3.46 ± 0.68	1.99 ± 0.49	0.020 ^w	4.34 ± 0.69	3.79 ± 0.63	0.559 ^w	2.97 ± 0.44	2.42 ± 0.45	0.161 ^w			
Time spent near their shelter (%)	41.31 ± 1.47	51.69 ± 3.22	0.001 ^w	37.37 ± 4.96	62.62 ± 4.96	0.019 ^w	39.33 ± 3.11	50.38 ± 1.26	0.042 ^w			
Number of individuals finding the resource/number of individuals leaving their shelter	-	-	-	27/27	27/27	1.000 ^c	26/26	29/29	1.000 ^c			
mean duration of a visit to the resource (s)	-	-	-	94.94 ± 12.77	49.08 ± 7.09	0.010 ^w	529.79 ± 103.50	340.75 ± 128.27	0.048 ^w			
Total time at the resource (s)	-	-	-	637.08 ± 105.06	322.33 ± 55.48	0.048 ^w	661.30 ± 152.57	321.83 ± 112.61	0.018 ^w			

In the mating context, IR males contacted females quicker and more often than did GR males (Table 2). However, females mated as often with both types of males. As previously demonstrated (Lihoreau & Rivault 2008), they preferred to mate with males that performed the most vigorous courtships whatever their rearing condition (Courting attempts: mated males 4.71 ± 0.61 , non-mated males 3.05 ± 0.40 , $W = 1316.5$, $P = 0.0417$). The total number of viable nymphs produced by females was significantly influenced by their lifespan, but not by the rearing conditions of their mates (ANCOVA, lifespan: $F_{1, 54} = 68.94$, $P < 0.001$; rearing condition: $F_{1, 54} = 1.62$, $P = 0.208$, lifespan $\times$ rearing condition: $F_{1, 54} = 0.18$, $P = 0.669$).

Table 2. Mating and reproductive success of males reared in isolation (IR) and in groups (GR). Means are given with standard errors. Number of replicates: 58. c: Chi square test of homogeneity; w: Wilcoxon test.

	GR	IR	P
Latency before first antennal contact (min)	2711.54 ± 67.48	1305.71 ± 71.52	0.034 ^w
Number of antennal contacts	0.64 ± 0.12	1.60 ± 0.20	0.001 ^w
Number of courting attempts	3.88 ± 0.59	3.88 ± 0.45	0.526 ^w
Number of matings	24	34	0.121 ^c
Number of viable nymphs sired	132.92 ± 5.45	134.44 ± 6.23	0.619 ^w

DISCUSSION

Cockroaches reared in isolation showed i) stronger exploration-avoidance, ii) reduced foraging activity, iii) reduced willingness to interact socially and iv) reduced ability to assess mating partner quality compared to group-reared cockroaches. The main consequence of social deprivation can be described as a global decrease of individual activity level. The higher tendency to stay in their shelter and to restrict exploration to nearby of cockroaches reared in isolation reveals risk aversion and neophobia. Their motivation to feed or to interact with conspecifics seems to be counterbalanced by their apprehension to leave their shelter protection. Our results thus reveal a strong social influence on the development of individual

behavioural patterns and the importance of social cohesion in this species. The question remains of whether the changes in behaviour documented here are reversible or not. Although social isolation decreases the probability to find a mate by inducing developmental delays, reluctance to explore their environment and to interact with conspecifics, it does not affect reproductive capacities. The fact that isolated cockroaches survive and are still able to reproduce could be one of the reasons for the ecological success of this species.

Our results raise the question of the mechanisms involved in these behavioural changes and allow us to consider two non-mutually exclusive hypotheses. First, the general decrease of activity level could be a consequence of the decrease of metabolic and developmental rates described in individuals lacking social interactions in this species (Lihoreau & Rivault 2008). Second, the fact that they seek conspecifics less might be due to a lack of social code learning. Indeed, individuals reared in isolation that interrupt social interactions rapidly did not seem to interpret the presence of conspecifics positively as group-reared cockroaches do (Amé *et al.* 2006). Sexually stimulated males reared in isolation also had difficulties to assess mating partner quality as it required more antennal contacts. In both cases they seemed to have difficulties to analyse the species' communication code, suggesting the occurrence of a learning phase in contact with conspecifics.

Whatever the mechanisms involved in these isolation effects, the novelty of our study is that isolation can induce important behavioural changes in non-eusocial invertebrates. The fact that changes are observed in several contexts, suggests the occurrence of a behavioural syndrome (Sih *et al.* 2004) and allows us to draw parallels with isolation syndromes of social vertebrates. Some comparative studies in rodents suggest that the effects of social deprivation are more pronounced in species living in closed social units than in species living in looser structures (Syme 1973; Einon *et al.* 1981; Shapiro & Insel 1990; Stowe *et al.* 2005). We assume that isolation syndrome is a ubiquitous trait of social species and that the importance of this syndrome reveals the strength of social cohesion. Therefore, social isolation effects could be an additional criterion to evaluate sociality level, as for example reproductive skews or the occurrence of cooperative tasks, and could be used in comparative studies. Considering the large diversity of group-living forms in invertebrates, we suggest that investigating these effects, both at physiological and behavioural levels, should offer interesting perspectives for understanding the evolution of social life.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded by a Ph.D. grant from the French Ministry for Research to M. Lihoreau.

REFERENCES

- Amé JM, Halloy J, Rivault C, Detrain C, Deneubourg JL. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proc Nat Acad Sci USA*. 103: 5835-5840.
- Boulay R, Hefetz A, Soroker V, Lenoir A. 2000. *Camponotus fellah* colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges. *Anim Behav*. 59: 1127-1133.
- Champalbert A, Lachaud JP. 1990. Existence of a sensitive period during the ontogeny of social behavior in a primitive ant. *Anim Behav*. 39: 850-859.
- Cole BJ. 1991. Short-term activity cycles in ants: Generation of periodicity by worker interaction. *Am Nat*. 137: 244-259.
- Durier V, Rivault C. 2000. Learning and foraging efficiency in German cockroaches, *Blattella germanica*(L.) (Insecta:Dictyoptera). *Anim Cognit*. 3: 139-145.
- Einon DF, Humphreys AP, Chivers SM, Field S, Naylor V. 1981. Isolation has permanent effects upon the behavior of the rat, but not the mouse, gerbil, or guinea pig. *Dev. Psychobiol*. 14: 343-355.
- Fone KCF, Porkess MV. 2008. Behavioural and neurochemical effects of post-weaning social isolation in rodents - Relevance to developmental neuropsychiatric disorders. *Neurosci. Biobehav. Rev*. 32: 1087-1102.
- Fuller JL. 1967. Experiential deprivation and later behavior. *Science*. 158: 1645-1652.
- Grassé PP. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*. 2: 77-82.
- Hall FS. 1998. Social deprivation of neonatal, adolescent, and adult rats has distinct neurochemical and behavioral consequences. *Crit Rev Neurobiol*. 12: 129-162.
- Harlow HF. 1965. Total social isolation: effects on macaque monkey behavior. *Science*. 148: 666.
- Krause J, Ruxton G. 2002. *Living in groups*. Oxford (NY): Oxford University Press.
- Lihoreau M, Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Anim Behav*. 75: 1965-1972.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2008. Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding. *PloS ONE*, 3: e3365.
- Nottebohm F. 1970. Ontogeny of bird song. *Science*. 167: 950-956.

- Shapiro LE, Insel TR. 1990. Infant's response to social separation reflects adult differences in affiliative behavior: a comparative developmental study in prairie and montane voles. *Dev. Psychobiol.* 23: 375-393.
- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol.* 19: 372-378.
- Stowe JR, Liu Y, Curtis JT, Freeman ME, Wang Z. 2005. Species differences in anxiety-related responses in male prairie and meadow voles: the effects of social isolation. *Physiol Behav.* 86: 369-378.
- Syme LA. 1973. Social isolation at weaning: some effects on two measures of activity. *Anim Learn. Behav.* 1: 161-163.
- Wilson EO. 1971. *The insect societies*. Cambridge (MA): Harvard University Press.

IV. Reconnaissance de parentèle et fonctionnement du groupe

IV. Reconnaissance de parentèle et fonctionnement du groupe

Résumé du chapitre

Chez de nombreuses espèces, l'apparentement entre les membres du groupe joue un rôle clé dans l'organisation et dans le fonctionnement des sociétés. Il façonne bien souvent l'issue des interactions sociales avec l'apparition de comportements altruistes entre proches apparentés (Hamilton 1964), tels que la défense du nid ou l'approvisionnement en ressources alimentaires. Cependant, l'apparentement peut également être important dans d'autres contextes comme par exemple le choix du partenaire sexuel (Bateson 1978, 1983; Shields 1983). Dans ce deuxième cas, il peut être un critère clé pris en compte par les individus des deux sexes pour optimiser leur compatibilité génétique et assurer la viabilité de leur descendance.

Comme nous l'avons déjà mentionné (cf I.3.2), de nombreux vertébrés et invertébrés sociaux ont la capacité de reconnaître le degré d'apparentement qu'ils partagent avec leurs congénères, leur permettant ainsi de sélectionner des partenaires privilégiés en fonction du contexte (Beecher 1982; Fletcher 1987; Blaustein *et al.* 1988; Sherman *et al.* 1997; Holmes 2004). Il est d'usage de décrire ces mécanismes de reconnaissance de parentèle en trois composantes, en considérant la rencontre entre un individu porteur de signaux de reconnaissance et un individu évaluateur : l'« expression » (réfère à l'émission ou l'acquisition des signaux par l'individu porteur), la « perception » (réfère aux mécanismes de perception et d'intégration des signaux par l'individu évaluateur) et l'« action » de discrimination (réfère à la réponse comportementale et/ou physiologique de l'individu évaluateur envers l'individu porteur) (voir Starks 2004). Bien que les modalités de la composante de perception soient aujourd'hui toujours débattues, nous prenons le parti de considérer uniquement les mécanismes permettant une reconnaissance stricte des degrés d'apparentement entre les individus (Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003). Cette reconnaissance peut intervenir par « comparaison phénotypique individuelle » lorsque l'évaluateur compare les signaux de l'émetteur à une représentation interne construite à partir de l'apprentissage de son propre phénotype (« effet aisselles » Dawkins 1982; Holmes & Sherman 1982, 1983). Elle peut également intervenir par le biais de « structure sensorielles sélectives » (Osaki *et al.* 2005) ou par la présence « d'allèles de reconnaissance » (« effet barbe verte » Dawkins 1976), sans la nécessité d'une phase d'apprentissage.

Paradoxalement, depuis l'étude pionnière sur la reconnaissance de parentèle chez les abeilles halictes (Greenberg 1979), peu d'insectes ont été décrits comme capables de reconnaître leurs apparentés au sens strict (ex. guêpes parasitoïdes : Herre 1985; grillons : Simmons 1989; staphylins : Lizé *et al.* 2006), et d'une manière générale, leurs systèmes de reconnaissance restent peu documentés. De tels mécanismes de reconnaissance n'ont jamais été décrits chez les blattes. Néanmoins, Rivault et Cloarec (1998) ont démontré chez *B. germanica* une préférence des larves pour s'agréger sur des abris imprégnés par l'odeur des membres de leur propre souche plutôt que sur des abris imprégnés par l'odeur des membres d'une autre souche. Par conséquent, nous avons posé l'hypothèse que cette apparente reconnaissance de souche pourrait être l'expression d'un mécanisme de reconnaissance plus subtil, permettant de discriminer différents degrés d'apparentement.

Ce deuxième chapitre est consacré à l'étude de la reconnaissance de parentèle et de son influence sur le fonctionnement du groupe (Figure 16). Il est composé de quatre articles (ARTICLES 3-6). Notre premier objectif était de démontrer l'existence d'une reconnaissance de parentèle et d'en décrire les mécanismes (composantes d'expression et de perception). Nous nous sommes ensuite attachés à étudier le rôle de ce mécanisme de reconnaissance dans l'issue des interactions sociales et sexuelles (composante d'action). Enfin, nous avons testé son influence dans la régulation des degrés de consanguinité au sein des groupes et sur la dynamique des populations.

Nos résultats démontrent que les blattes sont capables de discriminer leurs congénères apparentés ($r = 0.5$) de leurs congénères non-apparentés ($r < 0.5$) (ARTICLES 3-6). La reconnaissance se fait par contacts antennaires avec les hydrocarbures cuticulaires, signaux porteurs de l'information. Les individus estiment leur degré d'apparentement à travers la variabilité interindividuelle des profils d'hydrocarbures, qui est corrélée avec la proximité génétique (apparentés/non-apparentés) entre les individus (ARTICLE 3). En raison de la stabilité des profils au cours du temps et de l'absence de transfert significatif d'hydrocarbures entre les membres du groupe (par contacts physiques ou par trophallaxies), ces profils constituent une signature chimique individuelle fiable pour la reconnaissance de parentèle (ARTICLE 3). Contrairement à ce qui a été décrit chez de nombreux insectes eusociaux (abeilles : Breed 1998; termites : Clément & Bagnères 1998; ex. guêpes : Singer *et al.* 1998; fourmis : Vander Meer & Morel 1998), *B. germanica* présente un mécanisme de reconnaissance qui permet de discriminer les individus uniquement sur la base de leur degré d'apparentement, indépendamment du niveau de familiarité. Ce système est particulièrement efficace dans les agrégats où les individus sont amenés à interagir fréquemment avec des congénères plus ou moins apparentés. Nous montrons également que lorsqu'ils sont soumis à des tests de choix d'odeur, les individus non-expérimentés présentent des performances

similaires aux individus expérimentés (ARTICLE 3). Cette absence de nécessité d'apprentissage du phénotype des congénères au cours de l'ontogenèse de l'individu suggère par conséquent un mécanisme de reconnaissance de parentèle au sens strict (*sensu* Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003), soit par comparaison phénotypique individuelle (Dawkins 1982; Holmes & Sherman 1982, 1983), c'est-à-dire par comparaison des signaux de l'individu porteur aux signaux portés par l'évaluateur lui-même, soit par le biais de structures sensorielles sélectives qui permettraient la perception de certains hydrocarbures uniquement et/ou de certaines quantités seuils d'hydrocarbures. L'existence d'allèles de reconnaissance est l'hypothèse la moins privilégiée en raison de son absence de preuve expérimentale et des confusions théoriques qu'elle implique (Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003).

La faculté de reconnaître les apparentés est observée chez toutes les classes d'âges (larves et adultes) et façonne une grande partie des interactions entre les membres du groupes. Elle intervient notamment dans les processus d'agrégation (ARTICLE 3). Les blattes s'agrègent ainsi préférentiellement entre apparentés plutôt qu'entre non-apparentés, suggérant la formation de sous-groupes d'individus apparentés au sein des agrégats (ARTICLE 3). Nous montrons également, et surtout, que la reconnaissance de parentèle est impliquée dans le choix des partenaires sexuels (ARTICLES 4-6). En effet, en raison des faibles taux de dispersion d'individus entre les agrégats d'une même métapopulation (Rivault 1990), les accouplements ont de fortes probabilités de se produire entre partenaires issus d'un même agrégat, par conséquent apparentés. Ainsi, les adultes des deux sexes expriment un choix du partenaire sexuel dans lequel l'apparentement est un critère clé (ARTICLES 4, 5). Nos résultats montrent que les mâles sélectionnent les femelles en décuplant leur effort de parades devant les femelles non-apparentées et que les femelles, à leur tour, s'accouplent préférentiellement avec les mâles qui paraden le plus. Au final il s'agit d'un choix mutuel, qui aboutit à un évitement de la consanguinité et de ses conséquences sur le succès reproductif direct des deux partenaires (ARTICLE 5). En effet, nous estimons que accouplements consanguins produisent jusqu'à 15% environ de descendants viables (environ 20 larves sur la totalité des oothèques) en moins que les accouplements entre individus non-apparentés (ARTICLES 4-6). Cette dépression de consanguinité, observée dès la première génération, se manifeste par la dégénérescence des embryons au sein de l'oothèque. La proportion d'œufs avortés est alors plus grande dans le cas d'accouplements consanguins que dans le cas d'accouplements entre non-apparentés (ARTICLE 6). Dans le système d'appariement que nous décrivons, la sélectivité des deux sexes semble s'expliquer par le bénéfice commun qu'ils retirent en évitant les coûts liés à la consanguinité. Ces coûts sont d'autant plus forts que mâles et femelles ne s'accouplent en moyenne qu'une seule fois au cours de leur vie (ARTICLE 6). Alors que l'accouplement des femelles est restreint par leur physiologie (un

seul accouplement leur procure suffisamment de sperme pour produire des œufs fertiles tout au long de leur vie; elles ne redeviennent pas réceptives tant que leurs spermathèques ne sont pas vides, et une fois porteuses d'une oothèque elles ne peuvent pas s'accoupler pour des raisons mécaniques), le nombre d'accouplement des mâles semble uniquement restreint par le sexe-ratio opérationnel, c'est-à-dire le nombre de femelles réceptives disponibles dans le groupe par rapport au nombre de mâles en état de s'accoupler (ARTICLE 6). Comme les deux sexes ont peu d'opportunités de se ré-accoupler, ils sont donc sélectifs et expriment un choix pour un partenaire non-apparenté avec lequel ils maximisent leur succès reproductif direct.

La reconnaissance de parentèle semble donc constituer la principale stratégie d'évitement de la consanguinité chez cette espèce. La stratégie secondaire réside dans la dispersion. On estime la dispersion active d'individus entre deux agrégats voisins d'une même métapopulation de l'ordre de 15% (Rivault 1990). Les mâles qui se dispersent se retrouvent alors en minorité dans leur agrégat d'accueil, avec le statut privilégié d'individus non-apparentés. Nos résultats confirment que ces mâles augmentent d'environ 55% leurs probabilités de s'accoupler avec plusieurs femelles et bénéficient par conséquent d'une augmentation importante de leur succès reproductif direct (ARTICLE 6). La dispersion peut également être passive, cette fois-ci par l'intermédiaire du transport humain. De la même manière que précédemment, lorsque des individus étrangers sont introduits dans une population locale, génétiquement éloignée, ils bénéficient du statut de non-apparentés et d'une augmentation de leur succès reproductif. Nos résultats montrent que contrairement à la consanguinité, l'hybridation excessive entre individus génétiquement très éloignés (souche A et B) n'est pas évitée mais au contraire favorisée (ARTICLE 4). L'implication de la reconnaissance de parentèle dans le choix du partenaire sexuel joue donc un rôle majeur dans les modalités de brassage génétique intra et intergroupes et par conséquent dans la dynamique des groupes.

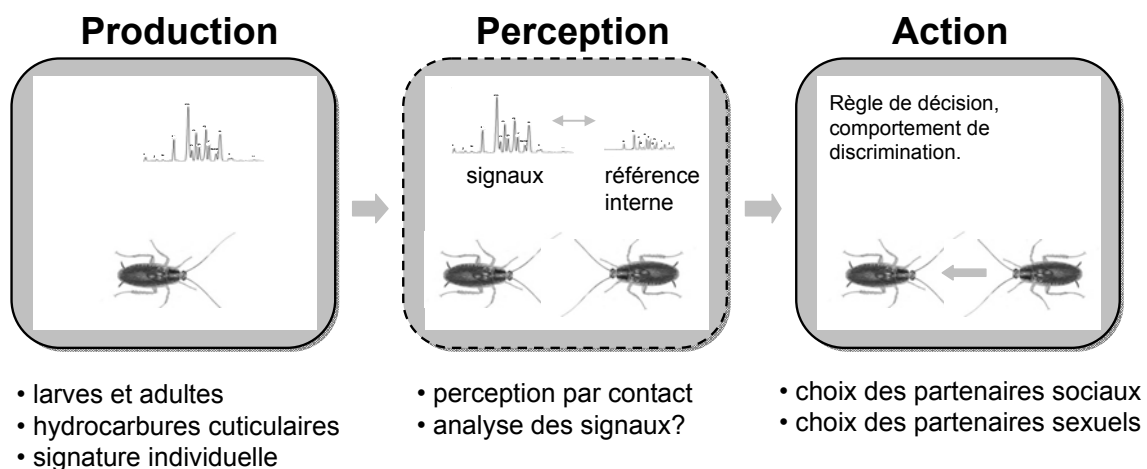


Figure 16 : Schéma synthétique des principales conclusions du chapitre IV. La reconnaissance de parentèle est assurée par les hydrocarbures cuticulaires et permet le choix des partenaires privilégiés.

ARTICLE 3 - Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life

Mathieu Lihoreau & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie Animale et Humaine, CNRS, Université de Rennes 1, Campus Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article publié dans *Behavioral Ecology*, 20 : 46-53, 2009.
(soumis le 13/03/2008 ; révisé le 05/08/2008; accepté le 05/08/2008).

ABSTRACT

Genetic relatedness plays a key role in the organization and the functioning of societies. A large diversity of species has developed kin recognition abilities, allowing individuals to discriminate conspecifics in relation to relatedness. In social insects, many studies showed that discrimination generally acts at the level of nestmateship and only few studies report kin recognition abilities. Our results highlight the importance of kin recognition in shaping social life in the urban cockroach *Blattella germanica* (L.) and present a complete description of the recognition system from expression to action components. Cockroaches of all developmental stages (nymphs and adults) discriminate siblings from nonsiblings independently of any prior social experience. Preference is context dependent so that siblings are preferred as social partners, whereas nonsiblings are preferred as mating partners. Discrimination is based on quantitative differences of cuticular hydrocarbons that are perceived through antennal contacts. As individual cuticular profiles remain stable over time, they constitute reliable discrimination cues correlated with relatedness. Our results offer interesting perspectives for the study of kin recognition and for the understanding of evolution toward sociality in insects.

Keywords: *Blattella germanica*, cuticular hydrocarbons, kin recognition, partner choice, social insect.

INTRODUCTION

Genetic relatedness plays a key role in the organization and functioning of social groups of many species. Hamilton (1964) predicted that individuals would benefit by behaving altruistically toward their closest kin, thus increasing their indirect fitness. Although kin selection theory provides the most powerful explanation for the evolution of kin-biased behavior in family groups (Wilson 1971; Crozier & Pamilo 1996), kin discrimination can be beneficial in other types of association, as for example, when choosing mates (Bateson 1983; Waldman 1988; Fellowes 1998).

Many vertebrate as well as invertebrate species have developed complex kin recognition abilities based on cues correlated with genetic relatedness (Beecher 1982; Fletcher 1987; Blaustein *et al.* 1988; Hepper 1991; Sherman *et al.* 1997; Holmes 2004). Like other recognition systems, kin recognition occurs during an encounter between a cue bearer and an evaluator and can be described in terms of expression, perception, and action components (see Starks 2004). The expression component includes emission or acquisition of recognition cues by the cue bearer (e.g., olfactory, sound, and/or visual cues). The perception component concerns the evaluator's cuesensing and processing mechanisms (e.g., comparison of cues to a

template). The action component focuses on the physiological, developmental, or behavioral response by the evaluator (e.g., acceptance/ rejection). Appropriate responses depend both on the encounter context and on the level of match between cues and templates.

Several putative models, still debated, aim to explain the underlying mechanisms of kin recognition (see Mateo 2004). A prevailing categorization lists 4 major mechanisms including spatial location, prior association or familiarity, phenotype matching, and recognition alleles, *sensu* Hamilton (1964). However, a new theoretical framework, elaborated mainly from interpretations of recent empirical evidence in vertebrates, considers only the mechanisms allowing relatedness assessment *sensu stricto*, irrespective of spatial location and familiarity (Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003). Kin recognition could thus occur either through learning a neural template from self that is compared with the cues of the encountered individual (“armpit effect” Dawkins 1982; “self-referent phenotype matching” Holmes & Sherman 1982, 1983) or by selective peripheral structures precluding the need for a higher perceptual matching process (e.g., Osaki *et al.* 2005). The lack of persuasive empirical evidence gives little credit to the allele recognition model (for discussion, see Tang-Martinez 2001).

Surprisingly, since Greenberg’s famous report on kin recognition in sweat bees (Greenberg 1979), only few studies have evidenced kin recognition abilities in insects. Social recognition systems that have been described in detail in eusocial Hymenoptera (ants, bees, and wasps) and Isoptera (termites) generally act at the level of nestmateship (Carlin & Hölldobler 1983; Isingrini *et al.* 1985; Breed & Julian 1992; Robinson *et al.* 1999; Gamboa 2004; Osaki *et al.* 2005). They coincide with kin recognition in the rare cases when colonies are headed by a single queen, who has mated only once, and without queen turnover (Lenoir *et al.* 1999). In these species, discrimination is generally mediated by differences in individual cuticular hydrocarbon (CHC) profiles (Singer 1998; Vander Meer *et al.* 1998; Lahav *et al.* 1999; Lenoir *et al.* 2001; Howard & Blomquist 2005). Most reports on kin recognition in insects concern solitary species (Herre 1985; Simmons 1989; Ueno & Tanaka 1996; Lizé *et al.* 2006). Very few reports concern social species (*sensu* Costa & Fitzgerald 2005), and their kin recognition systems are still poorly documented (Hemiptera: Kasuya 2000; Loeb *et al.* 2000; Coleoptera: Agarwala & Dixon 1993; Joseph *et al.* 1999; Pervez *et al.* 2005). Knowing that individuals of social species associate with conspecifics for a wide array of activities, including foraging, resting, or mating, kin recognition should drive choice of preferred partners in relation to associated costs and benefits in many contexts (Fellowes 1998). Analyses of these recognition systems would improve our understanding of the organization and the functioning of these societies (Costa 2006).

Here, we investigated kin recognition abilities of the urban cockroach, *Blattella germanica* (L.). This is a group-living species where individuals of all generations (6 nymphal instars and adults) share a common shelter, exploit a common foraging area, and usually remain in their hatching area (Rivault 1989, 1990). Females mate only once in their lifetime and produce successive batches of full-sibling nymphs (sex ratio 1:1, $r = 0.5$). Consequently, group members share high levels of relatedness within an aggregate and among neighboring aggregates (Cloarec *et al.* 1999). These cockroaches use strain odors and CHCs to select resting sites and to form aggregates (Rivault & Cloarec 1998; Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006). In addition, when choosing a mate, adults avoid close inbreeding and its subsequent impairment of direct fitness (Lihoreau *et al.* 2007). Based on all these converging data, we hypothesized that preferences observed when choosing an aggregation site or a sexual partner are based on kin recognition abilities. Like in many insects, CHCs could be involved in discrimination processes.

The aim of this study was to investigate the role of kin recognition in shaping social interactions among *B. germanica* cockroaches and to describe the recognition system in detail, from expression to action components. First, we investigated the occurrence of kin discrimination in 2 different contexts, both in nymphs and in adults, focusing on the choice of 1) social and 2) mating partners. Then, we investigated underlying mechanisms by testing the efficiency of CHC extracts to induce partner choice in these 2 contexts. Behavioral analyses were complemented by chemical analyses that evaluated interindividual differences of CHC profiles in relation to relatedness.

MATERIALS AND METHODS

Experimental individuals

Experimental subjects came from our *B. germanica* (L.) laboratory stock culture. Insects were reared and tested at 25 ± 1 °C under a 12:12 h light:night photcycle. They were provided water, turkey food pellets, and shelters ad libitum. Experimental individuals (nymphs and adults) were reared in groups of siblings according to the following procedure until they were tested. Mature oothecae were collected from gravid females (freely mated with males in our stock culture) and placed individually in plastic rearing boxes (50 mm high $\times$ 80 mm in diameter). After hatching, nymphs were reared in groups in these boxes without being manipulated, except nymphs tested in experiment 1d that were isolated when teneral (before cuticular tanning) and reared individually in similar boxes. All the individuals from the same ootheca were siblings ($r = 0.5$) and those from 2 different oothecae were nonsiblings ($0 \leq r <$

0.5); r is an estimation of the coefficient of relatedness (Wright 1922). Each experimental individual was tested only once.

Choice of social partners by nymphs

To investigate the influence of relatedness on choice of social partners by nymphs, one nymph was given a choice between 2 resting sites containing either groups of conspecifics or odors of conspecifics.

Test subjects were second-instar nymphs. They were tested in plastic Petri dishes (15 mm high $\times$ 140 mm in diameter) containing 2 potential resting sites. Resting sites were 2 small cylinders (15 mm long $\times$ 30 mm in diameter) placed on their side, 10 cm apart. Test nymphs could not enter these cylinders, only rest on them. When the cylinders contained groups of conspecifics (15 second-instar nymphs), one end of the cylinder was either closed with a double plastic wire mesh (mesh = 0.5 mm) that prevented test nymphs from having antennal contacts with the enclosed nymphs or closed with a single plastic wire mesh (mesh = 1 mm) that allowed antennal contacts. When cylinders were empty, one cylinder end was covered with a filter paper disc (15 mm in diameter) scented with conspecifics CHC extracts. CHC extracts were obtained by dipping 30 second-instar nymphs in 1.5 mL of dichloromethane for 2 min (Rivault *et al.* 1998). These extracts were evaporated under nitrogen flow, collected in 10 μ L of dichloromethane, and applied onto a filter paper disc fixed onto one end of the cylinder. Test nymphs could contact the CHC extracts freely with their antennae.

Tests were set up during the light phase of the photocycle because *B. germanica* is nocturnal and rests in large aggregates during the diurnal part of the photocycle. Data were collected when nymphs had spent an entire photocycle in the test dishes and had had the opportunity to make a fair choice between the 2 resting sites after a complete activity cycle (Rivault & Cloarec 1998; Amé *et al.* 2006). During tests, nymphs were deprived of water and food. Tests were considered successful only when nymphs were resting on one of the cylinders. The proportions of tests when nymphs rested on each type of resting site were calculated.

Five experiments investigated the influence of relatedness on choice of social partners by nymphs (Table 1):

- Experiment 1a: Test nymphs were given a choice between 2 cylinders closed with double wire mesh (setup preventing antennal contacts). One cylinder was empty and the other contained conspecific (nonsibling) nymphs.

- Experiment 1b: Test nymphs were given a choice between 2 cylinders closed with double wire mesh (setup preventing antennal contacts). One cylinder contained sibling nymphs and the other nonsibling nymphs.
- Experiment 1c: Test nymphs were given a choice between 2 cylinders closed with a single wire mesh (setup allowing antennal contacts). One cylinder contained sibling nymphs and the other nonsibling nymphs.
- Experiment 1d: Test nymphs that had been reared in isolation since hatching (separated when teneral) were tested under the same experimental conditions as in experiment 1c (setup allowing antennal contacts).
- Experiment 1e: Test nymphs were given a choice between 2 cylinders covered, one with CHC extracts of sibling nymphs and the other with CHC extracts of nonsibling nymphs (setup allowing antennal contacts).

Table 1: Choice of social partners by nymphs. Methods and results of experiments 1a-e. Exp.: experiment name (1a-e); Rearing: rearing conditions (grouped or isolated); AC: antennal contact prevented (-) or allowed (+); *N tot.*: total number of tests; *N uns.*: number of unsuccessful tests; S1: stimuli presented at site 1 (EC: empty cylinder; NS: non-sibling nymphs; CHC: cuticular hydrocarbon extracts); S2: stimuli presented at site 2 (NS: non-sibling nymphs; S: sibling nymphs; CHC: cuticular hydrocarbon extracts); *N1*: number of tests where nymphs chose site 1; *N2*: number of tests where nymphs chose site 2; *P*: binomial tests.

Exp.	Rearing	AC	<i>N tot.</i>	<i>N uns.</i>	S1	S2	<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>P</i>
1a	Grouped	-	32	7	EC	NS	7	25	0.043
1b	Grouped	-	148	31	NS	S	59	58	1.000
1c	Grouped	+	162	31	NS	S	67	95	0.034
1d	Isolated	+	147	22	NS	S	61	86	0.047
1e	Grouped	+	56	11	CHC NS	CHC S	15	30	0.036

Choice of social and mating partners by adults

We investigated the influence of relatedness on the choice of partners by adults by giving 1 test male a choice in a Y-olfactometer either between 2 potential partners placed in retention or between the odors of 2 potential partners. Tests evaluated either social partner preference or mating partner preference of males.

The glass Y-olfactometer was composed of a starting stem (100 mm long and 10 mm internal diameter) and 2 arms (100 mm long and 10 mm internal diameter). A pump (New-Air, Loreggia, Italy) pushed charcoal-purified humidified air at a constant flow rate (180 mL/min), controlled by a flowmeter (Brook, Hatfield, PA), through the 2 arms of the olfactometer.

When test males were given a choice between 2 partners, each potential partner was placed in retention in a small plastic tube (10 mm long and 3 mm in diameter). One end of the tube was left open so that the head and antennae of the cockroach emerged. Consequently, test males could exchange antennal contacts with cockroaches in retention. One cockroach in retention was placed at the end of each olfactometer arm.

When test males were given a choice between conspecifics odors, these odors were CHC extracts obtained by dipping 5 males in dichloromethane for 2 min. These extracts were evaporated under nitrogen flow, collected in 10 μ L of dichloromethane, and then applied on filter papers (10 mm long and 1.5 mm large) fixed onto empty plastic tubes (10 mm long and 3 mm in diameter), and one was placed at the end of each olfactory arm.

Tests were made during the night phase, when cockroaches are active, and data were recorded under red light as it is not detected by cockroaches (Koehler *et al.* 1987). Experimental subjects were 6-day-old virgin males. Before a test, males were placed individually in Eppendorf tubes that were opened in front of the entrance of the Y-olfactometer so that they could walk freely into the olfactometer, thus avoiding stress due to manipulation by the experimenter or to recent CO₂ anesthesia. After entering the olfactometer, test males were observed continuously for 5 min and time spent in each arm was recorded. Tests were considered successful only when males visited both olfactometer arms. Male choice was evaluated by the arm in which they stayed the longest during a test. The proportions of tests when males chose each type of stimulus were calculated.

Choice of social partners

Two experiments investigated the influence of relatedness on the choice of social partners by adult males (Table 2):

- Experiment 2a: Test males were given a choice between a sibling male and a nonsibling male.
- Experiment 2b: Test males were given a choice between CHC extracts of sibling males and CHC extracts of nonsibling males.

Choice of mating partners

When sexually receptive, *B. germanica* females emit a sexual calling pheromone that attracts males (Nojima *et al.* 2005). Then, reciprocal antennal contacts trigger male courtship. The presence of a cockroach in retention (either a male or a female) with freely moving antennae

placed in a flow of sexual pheromone mimics a sexual context and triggers male courtship. As in this context test males can collect information from only a restricted part of their partner's body, they do not seem to be able to discriminate gender at this stage. This experimental protocol evaluated male choice of mating partner. The flow of sexual pheromone was obtained by placing 100 virgin females in a large glass container (20 mm internal diameter and 80 mm long) connected, with a T-glass stopper, to each Y-olfactometer arm. Pheromone flow was thus pushed equally through the 2 arms so that it attracted males to the cockroaches in retention placed at the extremities of the olfactometer arms. Only males in retention were used in both contexts for 2 reasons: first, so that we can compare data from choice of social partner (experiment 2a) to data from choice of mating partner and second we avoid thus the influence of the varying states of receptivity of females.

Two experiments investigated the influence of relatedness on the choice of mating partners by males (Table 2):

- Experiment 2c: Test males were given a choice between a sibling male and a nonsibling male under a sexual pheromone flow.
- Experiment 2d: Test males were given a choice between CHC extracts of sibling males and CHC extracts of nonsibling males under a sexual pheromone flow.

Table 2: Choice of social partners and mating partners by males. Methods and results of experiments 2a-d. Exp: experiment name (2a-d); Context: social or sexual; *N tot.*: total number of tests; *N uns.*: number of unsuccessful tests; S1: stimuli used in arm 1 (NS: non-sibling; CHC: cuticular hydrocarbon extracts); S2: stimuli used in arm 2 (S: sibling; CHC: cuticular hydrocarbon extracts); *N1*: number of tests where males chose arm 1; *N2*: number of tests where males chose arm 2; *P*: binomial tests.

Exp.	Context	<i>N tot.</i>	<i>N uns.</i>	S1	S2	<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>P</i>
2a	Social	110	2	NS	S	43	65	0.043
2b	Social	160	4	CHC NS	CHC S	65	91	0.044
2c	Sexual	80	0	NS	S	50	30	0.033
2d	Sexual	80	2	CHC NS	CHC S	50	28	0.017

Analyses of CHC profiles

Gas chromatography

CHC profiles were analyzed in a gas chromatograph (GC, Varian 3400) equipped with a flame ionization detector (FID) operating at 300 °C and a split/splitless injector at 250 °C (splitless mode). The column was a CP Sil5-CB (Varian, Palo Alto, CA) (25 m long × 0.25 mm internal diameter with a 0.25-μm-thick film). The carrier gas was helium. The temperature program started at 90 °C for 3 min and then increased gradually first to 230 °C at

15 °C/min and then to 320 °C at 5 °C/min (final time 10 min). Data were collected and treated with Galaxie 1.7.4.5 software (Varian). Chromatogram peaks were identified by comparison with our previously published chromatograms of *B. germanica* CHCs (Rivault *et al.* 1998).

CHC profiles

First, we evaluated interindividual differences of CHC profiles in relation to relatedness among individuals by comparing the CHC profiles of 100 first-instar nymphs originating from different oothecae (10 siblings from each of 10 different oothecae). Nymphs were frozen and then dipped individually in 1.5 mL of dichloromethane for 2 min. Individual cuticular extracts were evaporated under nitrogen flow and collected in 10 µL of dichloromethane. Samples of 1 µL were analyzed by GC.

Second, we evaluated intraindividual stability of CHC profiles in relation to social environment (group composition) and in relation to time (in days) by comparing CHC profiles of 1-day-old and 15-day-old nymphs. Ten groups of 5 sibling and 10 groups of 5 nonsibling newly hatched first-instar nymphs were reared in plastic boxes (50 mm high × 80 mm in diameter) until they were 15 days old (second-instar nymphs). CHCs were collected with a solid-phase microextraction fiber (SPME, 100 µm polydimethylsiloxane, Supelco, Bellafonte, PA). The cuticle of each nymph was rubbed all over with a SPME fiber for 10 s, once on day 1 and again later on day 15. This nondestructive sampling method provided CHC profiles of the same individuals at different times. SPME fibers were desorbed for 15 min in GC.

Statistical analyses

Data were analyzed using R 2.2.1 software (Ihaka & Gentleman 1996). χ^2 Homogeneity tests compared frequencies of unsuccessful behavioral tests between experiments, and binomial tests analyzed binary choice test data (experiments 1 and 2).

GC peak areas of each cockroach cuticular profile were transformed into percent areas, prior to statistical treatment. A discriminant analysis (DA) evaluated the variability of CHC profiles of 100 nymphs originating from 10 different oothecae in relation to relatedness among individuals and investigated whether the 10 predefined groups of nymphs, that is, oothecae, could be discriminated on the basis of their chemical profiles. Wilk's lambda and the percentage of correct assignments of individuals to their respective groups evaluated the quality of the DA. Partial Wilk's lambda were calculated to evaluate the contribution of each peak to the discriminative power of the global model. Squared Mahalanobis distances, which measure distances between clouds of points, were calculated between groups. To avoid

limitations inherent to the analysis of compositional data, prior to DA, each peak area was transformed according to Aitchinson's formula (Aitchinson 1986):

$$Z_{ij} = \text{Ln} \left[\frac{Y_{ij}}{g(Y_j)} \right]$$

where Z_{ij} is the transformed area of peak i for individual j , and $g(Y_j)$ is the geometric mean of the areas of all peaks for individual j (Steiger *et al.* 2007). All the 25 compounds of CHC profiles previously identified (Rivault *et al.* 1998) were included in the DA. Indices of similarity between CHC profiles of individuals were calculated to investigate the stability of CHC profiles in relation to group composition and to time using Nei's formula (1972):

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

where I_{xy} is the similarity index between CHC profiles of individuals x and y , n is the number of peaks, X_i is the area (%) of peak i for individual x and Y_i is the area (%) of peak i for individual y (De Biseau *et al.* 2004). Nei indices were calculated for each pair of individuals within groups using the 25 compounds included in the DA. The mean Nei indices were then calculated for each group of nymphs, both for day 1 and for day 15. A two-way repeated measures analysis of variance (ANOVA) evaluated the effect of group composition (siblings/non-siblings) and the effect of time (day 1/day 15) on mean Nei indices of similarity between the CHC profiles of the five individuals within a group.

RESULTS

Choice of social partners by nymphs

Experiments 1a–e evaluated the influence of relatedness on choice of social partners by nymphs when selecting a resting site (Table 1, Figure 1). As the proportions of unsuccessful tests did not differ significantly among the 5 experiments (exp. 1a–e, range 13.02 % to 21.88 %, $\chi^2 = 6.643$, $P = 0.156$), they were all discarded from further statistical analyses.

When given a choice between an empty cylinder and a cylinder containing conspecific nymphs (setup preventing antennal contacts), test nymphs chose significantly more often the site containing conspecifics (experiment 1a). As the double wire mesh on the cylinders prevented antennal contacts, test nymphs had necessarily detected the presence of conspecifics from a distance. When given a choice between 2 cylinders closed with double

wire mesh (setup preventing antennal contacts), one containing siblings and the other nonsiblings, test nymphs showed no significant preference for one of the sites (experiment 1b). Under the same test conditions, but when the cylinders were closed with only a single mesh (setup allowing antennal contacts), test nymphs significantly preferred the site containing siblings (experiment 1c). These results demonstrate that relatedness influences the choice of social partners by nymphs. The fact that nymphs discriminated siblings from nonsiblings only when they could have antennal contacts with them (experiment 1c) shows that kin discrimination cues are not detected from a distance but are necessarily perceived through contact. A similar experiment (setup allowing antennal contacts) indicated that nymphs reared in isolation since hatching (separated from siblings when teneral) also chose significantly more frequently the site containing siblings than that containing nonsiblings (experiment 1d). This suggests that nymphs do not have to learn the phenotypes of conspecifics through prior contacts to discriminate siblings from nonsiblings.

When given a choice between 2 cylinders scented either with CHC extracts from siblings or with CHC extracts from nonsiblings (setup allowing antennal contacts), nymphs chose significantly more frequently the site scented with sibling CHCs (experiment 1e). This reveals that CHC extracts of nymphs contain discrimination cues necessary to induce sibling/nonsibling discrimination.

Although the level of discrimination errors cannot be neglected, our results demonstrate that nymphs, be they reared in a group or in isolation, prefer siblings to nonsiblings as social partners when selecting a resting site. The presence of conspecifics is detected from a distance, but kin discrimination requires antennal contacts with CHCs.

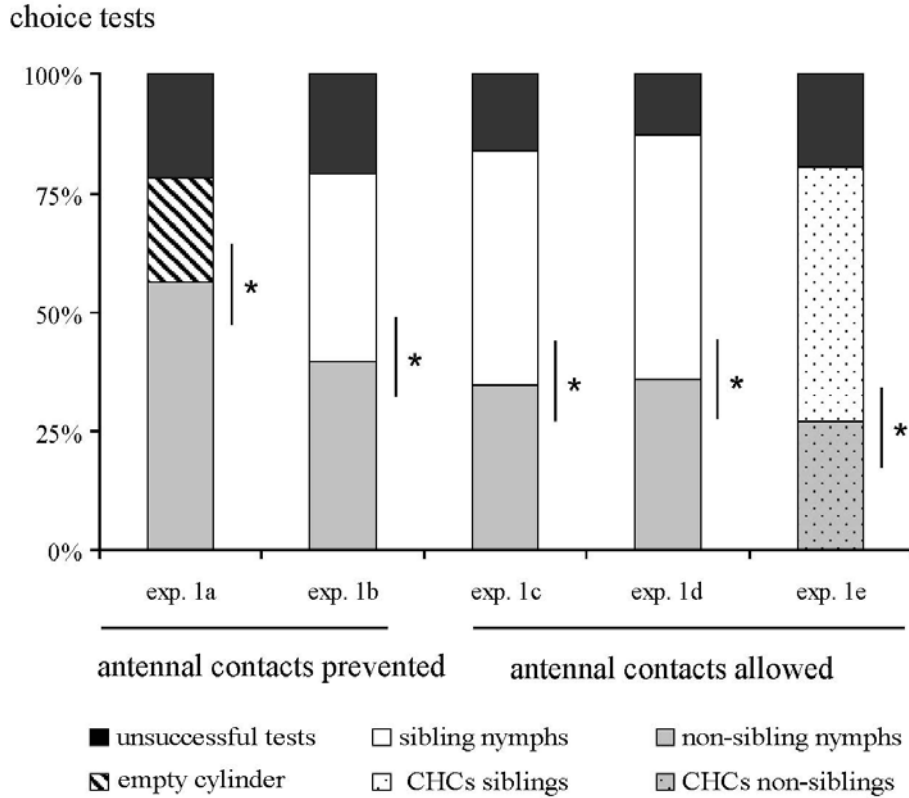


Figure 1: Choice of social partners by nymphs. Nymphs were presented odor stimuli in a setup that either prevented or allowed antennal contacts. Test nymphs were given a choice between (experiment 1a) an empty cylinder and a cylinder containing conspecific nymphs (setup preventing antennal contacts); (experiment 1b) a cylinder containing sibling nymphs and a cylinder containing nonsibling nymphs (setup preventing antennal contacts); (experiment 1c) a cylinder containing sibling nymphs and a cylinder containing nonsibling nymphs (setup allowing antennal contact); (experiment 1d) similar to experiment 1c, except that test nymphs were reared in isolation since hatching; and (experiment 1e) a cylinder scented with CHCs from siblings and a cylinder scented with CHCs from nonsiblings (setup allowing antennal contact). One hundred percent stacked columns give the percentage of unsuccessful tests and the percentage of tests where individuals chose each of the 2 options. *, $P < 0.050$, binomial test.

Choice of social and mating partners by adults

Experiments 2a–d evaluated the influence of relatedness on the choice of social and mating partners by males (Table 2, Figure 2). As the proportions of unsuccessful tests did not differ significantly among the 4 experiments (exp. 2a–d, range 0 % to 2.5 %, $\chi^2 = 2.018$, $P = 0.569$), they were all discarded from further statistical analyses.

When given a choice between a sibling male and a nonsibling male, test males chose significantly more frequently the olfactometer arm containing siblings (experiment 2a). Similarly, when given a choice between sibling CHC extracts and nonsibling CHC extracts, test males chose significantly more frequently the arm containing sibling CHC extracts (experiment 2b). This shows that males preferred siblings as social partners and that contact

with CHCs is sufficient to induce discrimination. These results agree with our results for nymphs presented above (experiment 1c–e).

When given the same choice as in experiment 2a, but under a sexual pheromone flow that simulated a sexual context, males chose significantly more frequently the arm containing the nonsibling male than that containing the sibling male (experiment 2c). Similarly, when given the same choice as in experiment 2b, but under a sexual pheromone flow, test males chose more frequently the arm containing nonsibling CHC extracts than that with sibling CHC extracts (experiment 2d). Thus, in a sexual context, males were preferentially attracted by nonsibling partners.

Once again, the level of discrimination errors cannot be neglected. Nevertheless, our results demonstrate that males discriminate siblings from nonsiblings and that they modified their preference in relation to context. Males, like nymphs, prefer siblings as social partners but choose nonsiblings as sexual partners.

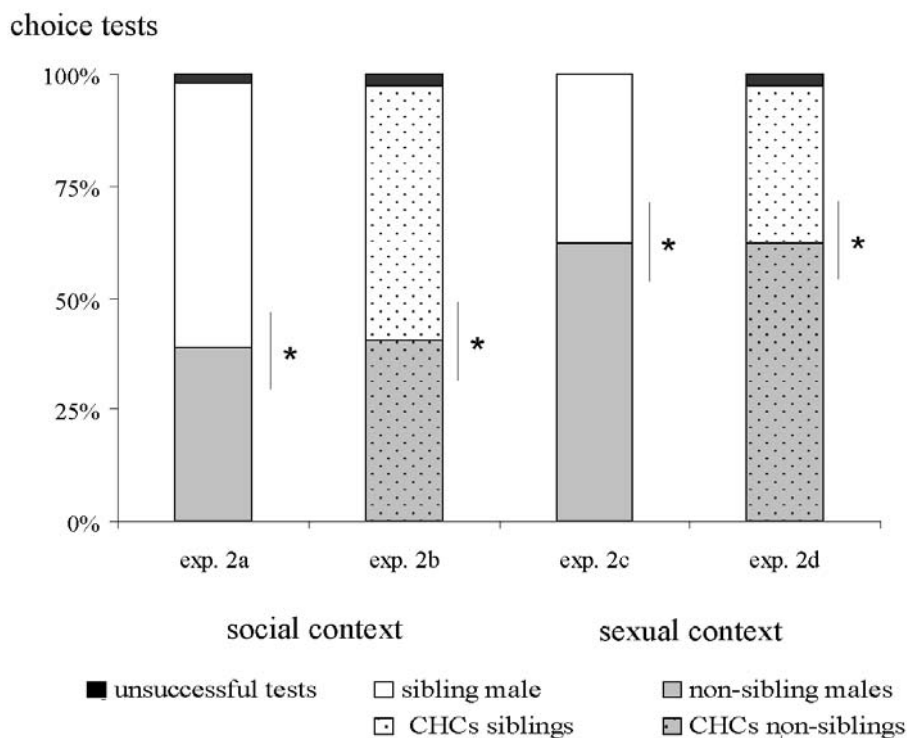


Figure 2: Choice of social partners and mating partners by males. Test males were given a choice, in a social context, between (experiment 2a) a sibling male and a nonsibling male, in the absence of sexual pheromone and (experiment 2b) CHCs from sibling males and CHCs from nonsibling males, in the absence of sexual pheromone. Test males were given a choice, in a sexual context, between (experiment 2c) a sibling male and a nonsibling male, in the presence of sexual pheromone and (experiment 2d) CHCs from sibling males and CHCs from nonsibling males, in the presence of sexual pheromone. One hundred percent stacked columns give the percentage of unsuccessful tests 1 the percentage of tests where males chose each of the 2 arms of the olfactometer. *, $P < 0.050$, binomial test.

Analyses of CHC profiles

First, chemical analyses of CHC profiles evaluated interindividual differences in relation to relatedness. The 25 previously identified *B. germanica* CHCs (Carlson & Brenner 1988; Rivault *et al.* 1998) were found in all our extracts, whatever the extraction method (liquid or solid phase).

A DA on the 25 CHCs clearly divided profiles of individuals according to their original oothecae (percentage of correctly assigned cases: 100%, Wilks' lambda = 0.000, $F_{207,591} = 12.542$, $P = 0.000$). Nine discriminant functions contributed significantly to discrimination among groups. Function 1 accounted for 51.12% and function 2 for 14.45% of the total variance (Figure 3). Squared Mahalanobis distances between centroids of the 10 predefined ootheca groups were statistically significant for all distances ($P < 0.001$). All except three of the 25 peaks (*n*-Nonacosane; 12- and 14-Methyloctacosane; 10 and 12-Methyldotriacontane) contributed significantly to discrimination (partial Wilks' lambda < 0.80, $F > 2$, $P < 0.050$). Inter-individual differences of the relative abundance of 22 peaks are thus sufficient to discriminate siblings from non-siblings. These results reveal quantitative similarities among CHC profiles of individuals that belong to the same ootheca and quantitative differences between CHC profiles of individuals from different oothecae.

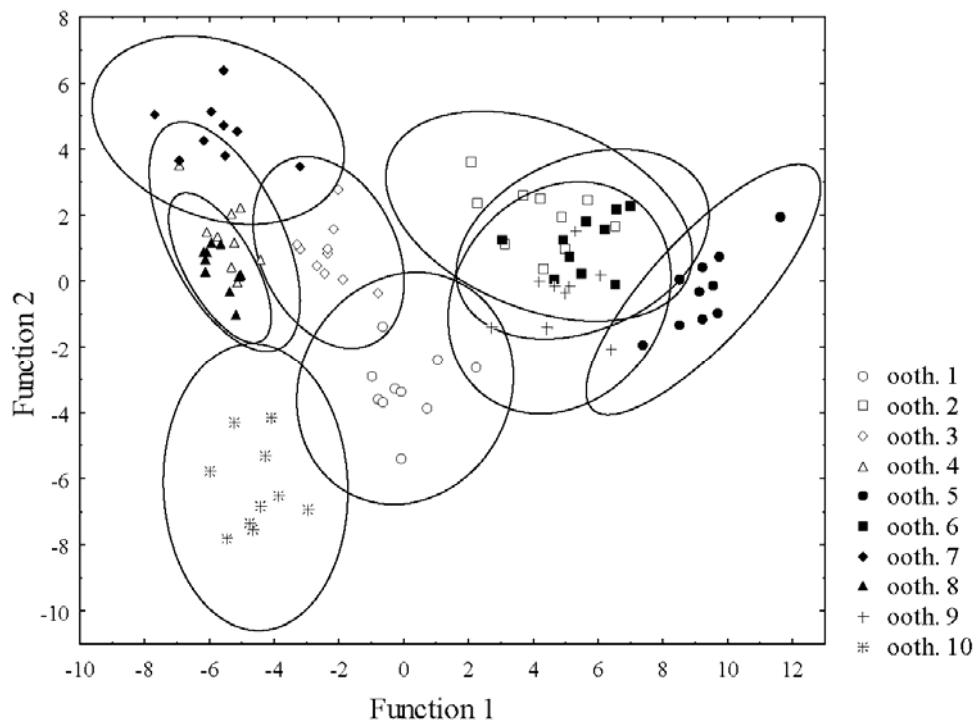


Figure 3: Interindividual variability of CHC profiles in relation to genetic relatedness. DA performed on the CHC profiles of 100 nymphs originating from 10 different oothecae (oothecae 1–10) correctly assigned 100% of the individuals in relation to their original ootheca. Scatterplot of function 1 (51.12% of variance) versus function 2 (14.45% of variance) is presented. Envelopes represent the 95% confidence ellipses.

Second, we evaluated intra-individual stability in relation to group composition and to time. Two-way repeated measures ANOVA of mean Nei indices of each group (calculated with the 25 CHCs in the DA) revealed that mean Nei indices were significantly influenced by group composition (groups of siblings or groups of non-siblings) and were stable in relation to time (day 1 to day 15) (Group composition: $F_{1,18} = 4.524$, $P = 0.048$; Time: $F_{1,18} = 0.055$, $P = 0.818$; Group composition $\times$ Time: $F_{1,18} = 0.003$, $P = 0.959$). Mean Nei indices were always significantly higher in groups of siblings than in groups of non-siblings (HSD Tukey, $P = 0.048$), confirming that the similarity of CHC profiles is higher within a group of siblings than within a group of non-siblings. Remarkably, Nei indices did not differ significantly between day 1 and day 15, neither for nymphs reared in a group of siblings, nor for nymphs reared in a group of non-siblings, indicating that individual CHC profiles remain stable over time. This result led us to conclude that no significant transfer of CHCs between nymphs occurs through passive cuticular contacts.

DISCUSSION

Our study highlights the key role of kin recognition in shaping social interactions in *B. germanica* and describes, for the first time, the entire recognition system, from expression to action components. We showed that 1) these cockroaches discriminate siblings/nonsiblings and their preference is context dependent, 2) discrimination is based on quantitative differences between individual CHC profiles, and 3) discrimination can occur without any previous social experience.

Preference is context dependent

These results confirm our previous findings that *B. germanica* cockroaches are able to discriminate siblings from nonsiblings (Lihoreau *et al.* 2007). The novelty of this study is that the discriminative response is expressed at all developmental stages and the preference depends on the context of the encounter between the cue bearer and the evaluator.

When they had a choice of social partners, both nymphs and adults preferred to associate with siblings rather than with nonsiblings. These results are consistent with the fact that nymphs prefer shelters scented with their own strain odor to shelters scented with odors of other strains (Rivault & Cloarec 1998), indicating an affinity for odors of their closest related conspecifics. *B. germanica* aggregations are mediated by a self-organized process driven by mutual interattraction, and thus, individuals spontaneously form a unique aggregate providing that shelter space is not limited (Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006). As cockroaches in interspecific aggregates form specific subgroups (Boyer & Rivault 2004; Leoncini & Rivault

2005), we hypothesized that, under natural conditions, siblings would form subgroups within large aggregates composed of individuals from diverse origins rather than segregate. Grouping is known to provide different kinds of direct fitness benefits such as lower predation risks or lower energetic costs by decreasing temperature loss or water evaporation (Krause & Ruxton 2002). When these benefits are shared by closely related individuals, group living then potentially increases indirect fitness of group members (Hamilton 1964). Tactile stimulation by *B. germanica* conspecifics significantly accelerates developmental rates of nymphs and adults (Izutsu *et al.* 1970; Holbrook *et al.* 2000; Lihoreau & Rivault 2008). Associations among siblings could thus be a strategy to increase their inclusive fitness by favoring development and survival of closely related individuals. Conversely, in a sexual context, *B. germanica* males were preferentially attracted to nonsibling partners. As adult dispersion is not the rule in this species (Rivault 1990), kin discrimination during mate choice constitutes the main strategy to avoid extreme inbreeding and subsequent deleterious effects on direct fitness (Lihoreau *et al.* 2007). The behavioral response of *B. germanica* cockroaches is thus context dependent and seems to optimize the evaluator's inclusive fitness.

Discrimination is based on CHC profiles

Whatever the encounter context, both nymphs and adults discriminated cuticular extracts of siblings from those of nonsiblings. As cuticular extraction in dichloromethane provides a pure fraction of the 25 identified CHCs present in *B. germanica* nymphs and adults (Carlson & Brenner 1988; Rivault *et al.* 1998), our behavioral results demonstrate that individual CHCs provide sufficient information for kin discrimination.

Our chemical analyses highlighted interindividual differences of the relative abundance of CHC compounds. The fact that quantitative differences of CHCs were lower among siblings, that is, intra-ootheca variability, than among nonsiblings, that is, inter-othecae variability, indicates that differences are linked to genetic relatedness among individuals. As the significant differences concern 22 of the 25 compounds, kin discrimination by *B. germanica* is more likely to be based on differences among many compounds than among only a few. Variations of many compounds generate a large number of combinations, and consequently, the CHC patterns of 2 individuals rarely overlap completely. This is a particularly reliable mechanism to evaluate relatedness level in large aggregates that include individuals from many oothecae.

Our analyses of individual profiles revealed that they were stable in relation to social environment and remained stable over time. The CHC profile of a single nymph after its second nymphal molt (at day 15) was the same as before molting. This suggests that

individuals synthesize the same CHC profile after a molt. In addition, the profiles of individuals in a group (of siblings or of nonsiblings) did not homogenize, although individuals had been in close contact for a long time. Contrary to colony members of many eusocial species that mix their cuticular profiles to form a unique colony odor (Crozier & Dix 1979; Crozier 1987; Dapporto *et al.* 2004), *B. germanica* cockroaches do not form a group odor. Each individual keeps its genetically inherited signature that constitutes a reliable kin discrimination signal. All our results leave the door open for odor-gene covariance that would allow graded preferences along a genetic relatedness continuum (Todrank & Heth 2003).

Discrimination is independent of social experience

Nymphs reared in isolation since hatching, isolated before their cuticle was tanned by hydrocarbons, discriminated siblings from nonsiblings in the same proportions as cockroaches reared in groups (experiment 1c reared in a group: 45.50%; experiment 1d reared in isolation: 45.36%). The fact that naive individuals that had never had any contacts with conspecifics had the same discrimination abilities as grouped nymphs indicates clearly that relatedness assessment is not based on matching cues of an encountered individual with a reference template learned through social experience. This conclusion is supported by the fact that individuals reared with nonsiblings are still able to discriminate unfamiliar siblings from familiar nonsiblings as adults (Lihoreau *et al.* 2007). Consequently, *B. germanica*'s recognition abilities do not pertain to recognition of familiar individuals (e.g., recognition by prior association or by familiarity) but can be considered as kin recognition involving genetic relatedness assessment (see Todrank & Heth 2003). Although these results do not allow us to identify the precise mechanism involved in *B. germanica* kin recognition, they suggest a mechanism based either on learning one's self phenotype as a recognition template, that is, armpit effect or self-referent phenotype matching (e.g., Heth *et al.* 1998; Mateo & Johnston 2000) or on the absence of learning via a peripheral recognition mechanism that does not require feedback to the brain (e.g., Osaki *et al.* 2005). Whatever the exact mechanism, the fact that discrimination is based on consistent differences among individual CHC profiles makes it reliable, particularly in large *B. germanica* aggregates where familiar nonsiblings of all developmental stages live in close contact and interact frequently.

Conclusions

Blattella germanica has evolved sophisticated kin recognition abilities that play a key role in the choice of social and sexual partners. To our knowledge, this is the first social insect (*sensu* Costa & Fitzgerald 2005) for which kin recognition has been studied in its entirety, from

expression to action components. Our results offer interesting perspectives for the study of recognition systems and the evolution toward sociality within insects.

ACKNOWLEDGEMENTS

French Ministry for Research to M.L. We thank A. Cloarec, V. Durier, and N. Busquet for comments on the manuscript. We are also grateful for J. Charry's participation in the CHC extractions and GC analyses, E. Wright's participation in behavioural experiments, and for F. Nassur's technical help.

REFERENCES

- Agarwala BK, Dixon AFG. 1993. Kin recognition and larval cannibalism in *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol.* 90:45–50.
- Aitchinson J. 1986. The statistical analysis of compositional data: monographies in statistics and applied probability. London (UK): Chapman & Hall.
- Amé JM, Halloy J, Rivault C, Detrain C, Deneubourg JL. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proc Natl Acad Sci USA.* 103:5835–5840.
- Barnard CJ. 1990. Kin recognition: problems, prospects, and the evolution of discrimination systems. *Adv Study Behav.* 19:29–81.
- Bateson PPG. 1983. Optimal outbreeding. In: Bateson PPG, editor. *Mate choice*. Cambridge (MA): Cambridge University Press. p. 257–277.
- Beecher MD. 1982. Signature system and individual recognition. *Am Zool.* 22:477–490.
- Blaustein AR, Porter RH, Breed MD. 1988. Special issue: kin recognition in animals: empirical evidence and conceptual issues. *Behav Genet.* 18:405–564.
- Boyer S, Rivault C. 2004. Interspecific competition among urban cockroach species. *J Insect Physiol.* 113:15–23.
- Breed MD, Julian GE. 1992. Do simple rules apply in honeybee nestmate discrimination? *Nature.* 357:685–686.
- Carlin NF, Hölldobler B. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science.* 222:1027–1029.
- Carlson DA, Brenner RJ. 1988. Hydrocarbon-based discrimination of three North American *Blattella* cockroach species (Orthoptera: Blattellidae) using gas chromatography. *Ann Entomol Soc Am.* 81: 711–723.
- Cloarec A, Rivault C, Cariou L. 1999. Genetic population structure of the German cockroach, *Blattella germanica*: absence of geographical variation. *Entomol Exp Appl.* 92:311–319.

- Costa J, Fitzgerald TD. 2005. Social terminology revisited: where are we ten years later? *Ann Zool Fenn.* 42:559–564.
- Costa JT. 2006. *The other insect societies*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Crozier RH. 1987. Genetic aspects of kin recognition: concepts, models, and synthesis. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. *Kin recognition in animals*. New York (NY): John Wiley & Sons. p. 55–73.
- Crozier RH, Dix MW. 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social hymenoptera. *Behav Ecol Sociobiol.* 4:217–224.
- Crozier RH, Pamilo P. 1996. *Evolution of social insect colonies. Sex allocation and kin-selection*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Dapporto L, Pansolli C, Turillazi S. 2004. Hibernation clustering and its consequences for associative nest foundation in *Polistes dominulus* (Hymenoptera Vespidae). *Insect Soc.* 56:315–321.
- Dawkins R. 1982. “The extended phenotype”. Oxford (UK): Oxford University Press.
- De Biseau JC, Passera L, Daloze D, Aron S. 2004. Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. *J Insect Physiol.* 50:585–593.
- Fellowes MDE. 1998. Do non-social insects get the (kin) recognition they deserve? *Ecol Entomol.* 23:223–227.
- Fletcher DJC. 1987. The behavioral analysis of kin recognition: perspectives on methodology and interpretation. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. *Kin recognition in animals*. New York (NY): John Wiley & Sons. p. 20–54.
- Gamboa GJ. 2004. Kin recognition in eusocial wasps. *Ann Zool Fenn.* 41:789–808.
- Grafen A. 1990. Do animals really recognise kin? *Anim Behav.* 39: 42–54.
- Greenberg L. 1979. Genetic component of bee odour in kin recognition. *Science.* 206:1095–1097.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour I, II. *J Theor Biol.* 7:1–52.
- Hepper PG. 1991. *Kin recognition*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Herre EA. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science.* 228:896–898.
- Heth G, Todrank J, Johnston RE. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim Behav.* 56: 409–417.
- Holbrook GL, Armstrong E, Bachmann JAS, Deasy BM, Schal C. 2000. Role of feeding in the reproductive “group effect” in females of the German cockroach *Blattella germanica* (L.). *J Insect Physiol.* 46: 941–949.
- Holmes WG. 2004. The early history of Hamiltonian-based research on kin recognition. *Ann Zool Fenn.* 41:689–711.
- Holmes WG, Sherman PW. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am Zool.* 22:491–517.

- Holmes WG, Sherman PW. 1983. Kin recognition in animals. *Am Sci.* 71:46–55.
- Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol.* 50: 371–393.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J Comput Graph Stat.* 5:299–314.
- Isingrini M, Lenoir A, Jaisson P. 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *cataglyphis cursor*. *Proc Natl Acad Sci USA.* 82:8545–8547.
- Izutsu M, Ueda S, Ishii S. 1970. Aggregation effects on the growth of the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Blattaria: Blattellidae). *Appl Entomol Zool.* 5:159–171.
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C, Theraulaz G. 2005. Self organized aggregation in cockroaches. *Anim Behav.* 69:169–180.
- Joseph SB, Snyder WE, Moore AJ. 1999. Cannibalizing *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae use endogenous cues to avoid eating relatives. *J Evol Biol.* 12:792–797.
- Kasuya E. 2000. Kin-based dispersal behaviour in the mango shield scale, *Milviscutulus mangiferae*. *Anim Behav.* 59:629–632.
- Koehler PG, Agee HR, Leppla NC, Patterson RS. 1987. Spectral sensitivity and behavioural response to light quality in the German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae). *Ann Entomol Soc Am.* 80: 820–822.
- Krause J, Ruxton G. 2002. Living in groups. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Vander Meer RK. 1999. Direct behavioural evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften.* 86:246–249.
- Lenoir A, D’Ettorre P, Errard C. 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu Rev Entomol.* 46:573–599.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A. 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM, editors. Information processing in social insect. Basel (Switzerland): Birkhäuser Verlag. p. 219–238.
- Leoncini I, Rivault C. 2005. Could species segregation be a consequence of aggregation processes? Example of *Periplaneta Americana* (L.) and *P. fuliginosa* (Serville). *Ethology.* 111:527–540.
- Lihoreau M, Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Anim Behav.* 75:1965–1972.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. *Behav Ecol.* 18:880–887.
- Lizé A, Carval D, Cortesero AM, Fournet S, Poinot D. 2006. Kin discrimination and altruism in the larvae of a solitary insect. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 273:2381–2386.

- Loeb MLG, Diener LM, Pfenning DW. 2000. Egg-dumping lace bugs preferentially oviposit with kin. *Anim Behav.* 59:379–383.
- Mateo JM. 2004. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Ann Zool Fenn.* 41: 747–764.
- Mateo JM, Johnston RE. 2000. Kin recognition and the “armpit effect”: evidence of self-referent phenotype matching. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 267:695–700.
- Nei M. 1972. Genetic distance between population. *AmNat.* 106:283–292.
- Nojima S, Schal C, Webster FX, Santangelo RG, Roelofs WL. 2005. Identification of the sex pheromone of the German cockroach, *Blattella germanica*. *Science.* 307:1104–1106.
- Osaki M, Wada-Katsumata A, Fujikawa K, Iwasaki M, Yokohari F, Satoji Y, Nisimura T, Yamaoka R. 2005. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science.* 309:311–313.
- Pervez A, Gupta AK, Omkar . 2005. Kin recognition and avoidance of kin cannibalism by the larvae of co-occurring ladybirds: a laboratory study. *Eur J Entomol.* 102:513–518.
- Rivault C. 1989. Spatial distribution of the cockroach, *Blattella germanica*, in a swimming bath facility. *Entomol Exp Appl.* 53:247–255.
- Rivault C. 1990. Distribution dynamics of *Blattella germanica* in a closed urban environment. *Entomol Exp Appl.* 57:85–91.
- Rivault C, Cloarec A. 1998. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim Behav.* 55:177–184.
- Rivault C, Cloarec A, Sreng L. 1998. Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *J Insect Physiol.* 44:909–918.
- Robinson GE, Heuser LM, Le Conte Y, Lenquette F, Hollingworth RM. 1999. Neurochemicals aid bee nestmate recognition. *Nature.* 399: 534–535.
- Sherman PW, Reeve HK, Pfennig DW. 1997. Recognition systems: an evolutionary approach. In: Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioural ecology*. 4th ed. Oxford (UK): Blackwell Science. p. 155–178.
- Simmons LW. 1989. Kin recognition and its influence on mating preferences of the field cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Anim Behav.* 38:68–77.
- Singer TL. 1998. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *Am Zool.* 38:394–405.
- Starks PT. 2004. Recognition systems: from components to conservation. *Ann Zool Fenn.* 41:689–690.
- Steiger S, Peschke K, Francke W, Müller JK. 2007. The smell of parents: breeding status influences cuticular hydrocarbon pattern in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 274:2211–2220.
- Tang-Martinez Z. 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical reevaluation. *Behav Processes.* 53:21–40.

- Todrank J, Heth G. 2003. Odor–genes covariance and genetic relatedness assessments: rethinking odor-based “recognition” mechanisms in rodents. *Adv Study Behav.* 32:77–130.
- Ueno T, Tanaka T. 1996. Self-host discrimination by a parasitic wasp: the role of short-term memory. *Anim Behav.* 52:875–883.
- Vander Meer RK, Breed MD, Winston ML, Espelie KE. 1998. Pheromone communication in social insects. *Ants, wasps, bees and termites.* Boulder (CO): Westview Press.
- Waldman B. 1988. The ecology of kin recognition. *Annu Rev Ecol Syst.* 19:543–571.
- Wilson EO. 1971. *The insect societies.* Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Wright S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Am Nat.* 56:330–338.

ARTICLE 4 - Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect

Mathieu Lihoreau, Cédric Zimmer & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie Animale et Humaine, CNRS, Université de Rennes 1, Campus
Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article publié dans *Behavioral Ecology*, 18 : 880-887, 2007.
(soumis le 20/03/2007 ; révisé le 30/04/2007 ; accepté le 09/05/2007).

ABSTRACT

Mate choice theories predict that animals evolved strategies to mate with optimally genetically dissimilar partners, providing fitness benefits. In group-living species, when adults do not disperse, assessment of relatedness between conspecifics can be a key factor for choosing mates. Here, we report for the first time, kin recognition abilities and their implication in mate choice in the gregarious cockroach, *Blattella germanica* (L.). Binary choice tests showed that females mated preferentially with nonsibling rather than with sibling males, thus avoiding incest. In addition, inbreeding induced an important decrease of their reproductive success. Contrary to what could be expected when females had the choice between a nonsibling strain member and a nonstrain member, they did not avoid mating with distantly related nonstrain members, and extreme outbreeding induced an increase of their reproductive success. Furthermore, our mate choice experiments disentangled the influences of familiarity from those of relatedness and evidenced that kin discrimination was based on genetic cues independently of familiarity. Phenotype matching was a plausible mechanism for kin recognition. Contrary to many insect species, body size was not a salient criterion for mate choice and had no consequences on reproductive success.

Keywords: *Blattella germanica*, group-living insect, incest avoidance, kin recognition, mate choice, reproductive success.

INTRODUCTION

Mate choice allows individuals of many species to bias their mating toward partners able to provide the best reproductive returns (Andersson 1994). Traditional models of sexual selection predict that in most species, females are more selective than males because of their higher investment in offspring (Bateman 1948; Trivers 1972). Choosing a particular mate could provide females with different kinds of advantages, ranging from direct benefits like courtship feeding or ownership of better foraging territories to indirect benefits of mating with high genetic quality males (Halliday 1983). Body size is often considered to help direct assessment of mate attributes, and, in several species, females prefer larger males because they are more likely to eliminate rivals to control vital resources or to produce sperm in large quantities (Thornhill & Alcock 1983; Andersson 1994). However, animals may also have been selected to mate with an optimally genetically dissimilar partner, bestowing fitness benefits, that is, optimal outbreeding theory (Bateson 1978; 1983; Shields 1983). Both inbreeding and outbreeding can incur fitness costs for parents and/or their offspring. Many authors have demonstrated that crosses between individuals with similar genotypes increase homozygosity of deleterious mutations that can reduce viability, that is, inbreeding depression

(Charlesworth & Charlesworth 1987; Keller & Waller 2002). Furthermore, crosses between individuals with distant genotypes can also reduce viability by disrupting beneficial gene complexes or local genetic adaptations, that is, outbreeding depression (Price & Waser 1979; Partridge 1983; Edmans 2002). Dispersal of individuals from their natal group over limited distances is a widespread strategy to avoid extreme inbreeding and/or extreme outbreeding (Pusey & Wolf 1996). However, in group-living species with low dispersal rates, the ability to recognize and to discriminate kin among conspecifics can constitute an alternative strategy when choosing mates (Pusey & Wolf 1996).

To assess genetic relatedness, species possess an internal kin recognition process that can be inferred through kin discrimination, that is, the observable differential treatment of conspecifics, based on cues that correlate with relatedness (Holmes & Sherman 1983). Among the putative mechanisms underlying kin recognition, 4 main theoretical models are generally accepted (Fletcher 1987; Hepper 1991; Mateo 2004), although some authors proposed a different explanatory framework (Barnard 1990; Grafen 1990). The “context based recognition” model hypothesizes that kin discrimination is based on learning environmental cues so that conspecifics bearing these cues are considered as kin. This is, for example, the case in mother–offspring recognition via natal burrows in ground squirrels (Holmes & Sherman 1982). The “prior association” model hypothesizes that individuals learn the phenotypes of familiar conspecifics during their early development, thus allowing them to discriminate later familiar from nonfamiliar conspecifics. For example, care by helpers in some cooperative bird species is predicted by this prior association better than by genetic relatedness per se (Curry & Grant 1990). The “phenotype-matching” model implies that animals learn their own phenotypes or those of their familiar kin, thus allowing them later to compare, or to match, phenotypes of unknown conspecifics to this learned recognition template (Holmes & Sherman 1982). Individuals can then discriminate kin from familiar conspecifics. For example, in invertebrates, inexperienced field crickets (Simmons 1989) and mites (Enigl & Schausberger 2004) discriminate related from unrelated partners when choosing mates. Finally, kin recognition may be mediated by “recognition- alleles,” that is, green-beard effect (Dawkins 1976). Contrary to the 3 previous models, this mechanism is considered to be independent of learning, and individuals bearing the phenotypic cue encoded by these alleles consider one another as kin. Queen discrimination in fire ants (Keller & Ross 1998) and cooperative aggregation in social amoebas (Queller *et al.* 2003) constitute 2 of the rare empirical reports supporting this recognition model.

Many studies show that mate choice based on kin recognition allows avoidance of crossing between closely related partners both in vertebrates and invertebrates. This has been demonstrated, in particular, in some insect species (Maynard Smith 1956; Simmons 1989)

including eusocial species (Smith & Ayasse 1987; Keller & Passera 1993; Shellman-Reeve 2001). However, the few results supporting the hypothesis of an optimal balance in outbreeding by avoiding mating with too distantly related partners were obtained only in vertebrates (Bateson 1978; Barnard & Fitzsimons 1988; 1989; Keane 1990). Extreme outbreeding is known to incur fitness costs in some invertebrate species (Burton 1990; Peer & Taborsky 2005; Velando *et al.* 2006); however, the few studies investigating outbreeding avoidance through behavioral kin discrimination in crickets (Simmons 1991) and copepods (Palmer & Edmands 2000) failed to support this hypothesis. The reasons why so many studies succeeded in demonstrating inbreeding avoidance but failed to evidence outbreeding avoidance could be that, contrary to incestuous mating, opportunities to mate with extremely unrelated partners may be rare in relation to size of home range and movement capacities. Indeed, this mechanism would have no reason to evolve in the absence of frequent interactions among conspecifics from entirely allopatric populations.

Group-living insects with low dispersal rates, but nevertheless with some opportunities to encounter individuals from distant groups, are good models to investigate whether kin recognition influences mate choice so as to regulate the inbreeding/ outbreeding balance. We focused on a gregarious cockroach species, *Blattella germanica* (L.), that lives in groups including individuals of all developmental stages and where generations overlap (Ledoux 1945; Roth & Willis 1960). All members of an aggregate share the same shelter and exploit a foraging area around it. In urban habitats, webs of aggregates constitute metapopulations with low migration rates between aggregates and thus between populations (Rivault 1990; Cloarec *et al.* 1999). Mated females produce oothecae containing fertilized eggs. Approximately 40 diploid full siblings (sex ratio = 1) emerge from each ootheca, and they all reach adulthood and sexual maturity at approximately the same time (Ross & Mullins 1995). The life-history traits of this cockroach thus provide extreme inbreeding opportunities within aggregates and limit extreme outbreeding opportunities between populations. Nevertheless, extreme outbreeding can occur after passive introductions of strangers into local populations through human activity (Cornwell 1968). We hypothesized that kin recognition could constitute a strategy to mate optimally in relation to relatedness in this group-living species, thereby avoiding extreme inbreeding and/or extreme outbreeding. Females usually mate only once in their lifetime (a second mating can occur if the first one is not fertile), storing sperm in a reservoir, that is, the spermatheca, and carrying their successive oothecae until their nymphs (full siblings) hatch, whereas males can remate and do not provide parental care (Cochran 1979). As females invest more than males in reproduction, we hypothesized that they would be more selective.

The aim of this study was to evaluate the influence of kinship on mate choice by females in the gregarious cockroach *B. germanica*. Experiments tested whether sexually receptive females discriminated kin from nonkin partners on the basis of familiarity and/or genetic relatedness. In addition, as in many species females assess male genetic quality by their body size, we tested this parameter as a potential confounding effect in our mate choice experiments. Fitness consequences in relation to mate choice were estimated by reproductive success of females.

MATERIALS AND METHODS

Breeding conditions

Two *B. germanica* laboratory strains, descending from wild individuals, were used (Cloarec *et al.* 1999). Strain A was collected in Rennes (France, approximately 100 individuals) in 1995 and strain B in Nijni Novgorod (Russia, approximately 20 individuals) in 2000. Both strains were clearly fully crossable and belonged to the same species distributed worldwide (Rust *et al.* 1995). Each strain was housed in large cages (120 × 80 × 30 cm) where random matings could occur. Strains were kept well isolated one from another. All cockroaches were reared and tested at 25 ± 1 °C under an artificial 12:12 light:dark cycle. They were provided water, turkey food pellets, and cardboard shelters ad libitum. Nymphal development of males was slightly shorter than that of females for both strains under our breeding conditions (males: 55.44 ± 0.34 days; females: 56.85 ± 0.40 days; Wilcoxon, $W = 2990$, $P = 0.0058$).

Experimental individuals

To assess relatedness among experimental individuals, mature oothecae were collected from gravid females and placed individually in glass vials until hatching (Tanaka 1976). Groups of 20 newly hatched first instar nymphs were placed in plastic rearing boxes (80 mm in diameter × 50 mm high) until they became adult. Either 20 nymphs were taken from one ootheca to form one group type or one nymph was taken from each of 20 different oothecae to form another group type. Nymphs from the same ootheca were called “siblings” (knowing they were full siblings), nymphs from 2 different oothecae from the same strain were “strain members”, and nymphs from 2 different strains were “nonstrain members.” As the coefficient of relatedness (r) estimates the probability that 2 individuals share an identical allele by descent (Wright 1922), we assumed that $r = 0.5$ between siblings, $0 \leq r < 0.5$ between strain members, and $r = 0$ between nonstrain members. Individuals bred in the same group during all their nymphal development were “familiar,” and those bred in different

groups during this period were “nonfamiliar.” The following 5 categories of adults were obtained from these rearing conditions.

- Familiar siblings: individuals from the same ootheca bred together.
- Nonfamiliar siblings: individuals from the same ootheca bred in different groups.
- Familiar strain members: individuals from different oothecae of the same strain bred together.
- Nonfamiliar strain members: individuals from different oothecae of the same strain bred in different groups.
- Nonfamiliar nonstrain members: individuals from different strains bred in different groups.

Experimental design

One virgin female was given a simultaneous choice between 2 virgin males, thus forming a test triad. Males were chosen in relation to their familiarity and their relatedness with the female. Each experiment began on the seventh day after the female’s imaginal molt, when she became sexually receptive, and lasted until the female died (range: 61-337 days).

Mate choice by females

A color code was used to identify experimental individuals. Each newly emerged adult was marked under CO₂ anesthesia with enamel paint on its pronotum. Adults from a given rearing box were separated by sex before tests to preserve their virginity and maintained in unisexual groups to avoid delaying sexual maturation, which would occur if they were isolated (Gadot *et al.* 1989). Six days after their imaginal molt, females were placed individually in an experimental box (80 mm in diameter × 50 mm high) with water, food, and a piece of cardboard placed upright so that the test cockroaches could use it as resting site and so that the observer could see them all the time. At the same moment, males of the same age were placed individually in small plastic Eppendorf tubes (10 mm in diameter × 40 mm high) for 24 h. On day 7 after their imaginal molt, just before nightfall, that is, before the beginning of the cockroach activity phase, 2 males were introduced simultaneously into a box containing a female. The males were allowed to walk freely from their Eppendorf tubes into the female’s box to form a triad, thus avoiding stress due to CO₂ anesthesia and manipulation by the experimenter. From then on, scan samples were recorded by direct observation at 30 min intervals, night and day, until mating occurred (4.85 ± 0.08 days after the beginning of the test) to identify the successful male. This scan interval was chosen because mating generally lasts more than 1 h (Roth & Willis 1952). During the night phase, scan samples were recorded

under red light as it is not perceived by cockroaches (Koehler *et al.* 1987). Each triad was observed until the female mated (successful test) or produced a sterile ootheca (approximately 6 days after the beginning of the test) because she had not mated (unsuccessful test). After mating, males were removed from the females' boxes to ensure that we analyzed data from a first mating even if it was not fertile (a second mating can occur if the first one is not fertile). Three experiments tested the effects of familiarity and/or relatedness with the male on mate choice by females:

- Experiment 1 (familiarity 1 relatedness effects): females were given a choice between a familiar sibling and a nonfamiliar strain member (212 replicates);
- Experiment 2 (familiarity effect): females were given a choice between either a) a familiar sibling and a nonfamiliar sibling (67 replicates) or b) a familiar strain member and a nonfamiliar strain member (108 replicates); and
- Experiment 3 (relatedness effect): females were given a choice between either a) a nonfamiliar sibling and a nonfamiliar strain member (93 replicates) or b) a nonfamiliar strain member and a nonfamiliar nonstrain member (106 replicates).

Female fecundity

To estimate female fecundity, 275 successfully mated females (experiment 1: 21; experiment 2a: 41; experiment 2b: 80; experiment 3a: 53; experiment 3b: 80) were maintained isolated in their experimental box until their death (range: 61-337 days). Three types of females were defined in relation to their mate choice: “females in inbred matings” mated with siblings, “females in outbred matings” mated with strain members, and “females in extremely outbred matings” mated with nonstrain members. To estimate their reproductive success, the number of fertile and sterile oothecae each female produced and the number of viable nymphs hatching from each fertile ootheca were recorded daily.

Body size effect

Body size of the members of 130 triads (experiment 1: 21 triads; experiment 2a: 40 triads; experiment 2b: 18 triads; experiment 3a: 51) was estimated. Maximal head width and length of the left mesothoracic femur of each individual were recorded as these measures are correlated with general body size of cockroaches (Lefeuvre 1966). Mated and nonmated males were measured at the end of the mate choice experiments, and females were measured after their death. Four types of males (familiar siblings, familiar strain members, nonfamiliar siblings, and nonfamiliar strain members) and 2 types of females (females in inbred matings and females in outbred matings) were measured. Precise measures were obtained by

analyzing, using a homemade software (JP Richard, CNRS-UMR 6552), photographs of heads and legs taken under a binocular microscope (25×).

Statistical analyses

Data were analyzed using R 2.2.1. (Ihaka & Gentleman 1996). Means are given with standard errors (SEs) ($\text{mean} \pm \text{SE}$). Chi-square tests of homogeneity compared proportions of successful tests in different experiments. Binomial tests analyzed binary mate choices (Figure 1). Wilcoxon tests compared body size data (Table 1). One-way ANOVAs and Fisher LSD post hoc tests or analysis of deviance using Chi-square tests and z tests generalized linear model (GLM) procedure; (McCullagh & Nelder 1989)) assessed the influence of relatedness to mate on life span and fecundity of females (Table 2). Two-way ANOVAs evaluated the influence of size of females, size of males, and interaction between the 2 covariates on the reproductive success of females in inbred matings and in outbred matings estimated by the total numbers of viable nymphs they produced (Table 3).

RESULTS

Mate choice by females

Females from 428 (73.04%) of the 586 test triads mated (successful tests). As proportions of mated females (successful tests) were similar in all experiments (Chi-square test, $\chi^2 = 3.5010$, 4 *df*, $P = 0.4777$), we assumed that mating failures might be due to the physical experimental setup rather than differences in kinship between cockroaches. Under our experimental conditions, the absence of closed harborages, where matings generally occur (Ross & Mullins 1995) may sometimes have interfered with mating. Nonmated females were discarded from further analyses.

Familiarity + relatedness effects

When given a choice between familiar siblings and nonfamiliar strain members (Figure 1, experiment 1), females chose significantly to mate with nonfamiliar strain members (62.58% of the triads; binomial test, $P = 0.0022$). This biased mate choice evidenced that females were able to discriminate between the 2 types of males, either on the basis of familiarity or/and relatedness.

Familiarity effect

Females given a choice between 2 siblings that differed in their familiarity level with the females (Figure 1, experiment 2a) mated as often with familiar as with nonfamiliar males (binomial test, $P = 1.0000$). Similarly, when given a choice between a familiar and a nonfamiliar strain member (Figure 1, experiment 2b), neither type of male was preferred (binomial test, $P = 1.0000$). Therefore, females did not select mates in relation to their familiarity level.

Relatedness effect

Females given a choice between a nonfamiliar sibling and a nonfamiliar strain member (Figure 1, experiment 3a) mated significantly more often with strain members (67.24% of the triads; binomial test, $P = 0.0119$). When given a choice between a nonfamiliar strain member and a nonfamiliar nonstrain member (Figure 1, experiment 3b), females did not choose significantly either type of male (binomial test, $P = 0.3143$). Nevertheless, data from experiment 3b could be interpreted as a slight, but not significant, preference (56.25% of the triads) for nonstrain members as supported by reproductive success data (see Female fecundity). This result might become significant if the sample was larger. Females clearly avoided inbreeding, but they did not avoid extreme outbreeding.

Male body size effect

To evaluate whether mate choice by females was influenced by male body size, sizes (estimated by head width and femur length) of mated and nonmated males were compared within each of the 4 types of males (Table 1). Male body sizes did not differ significantly between mated and nonmated males in all the 4 types of males (Table 1). Therefore, we concluded that females did not select their mates in relation to body size of males.

Female fecundity

Isolated mated females survived on average 185.45 ± 2.59 days. Life spans did not differ significantly between females in inbred matings, that is, mated with a sibling, females in outbred matings, that is, mated with a strain member, and females in extremely outbred matings, that is, mated with a nonstrain member (Table 2). Consequently, mate choice did not influence adult life span of females.

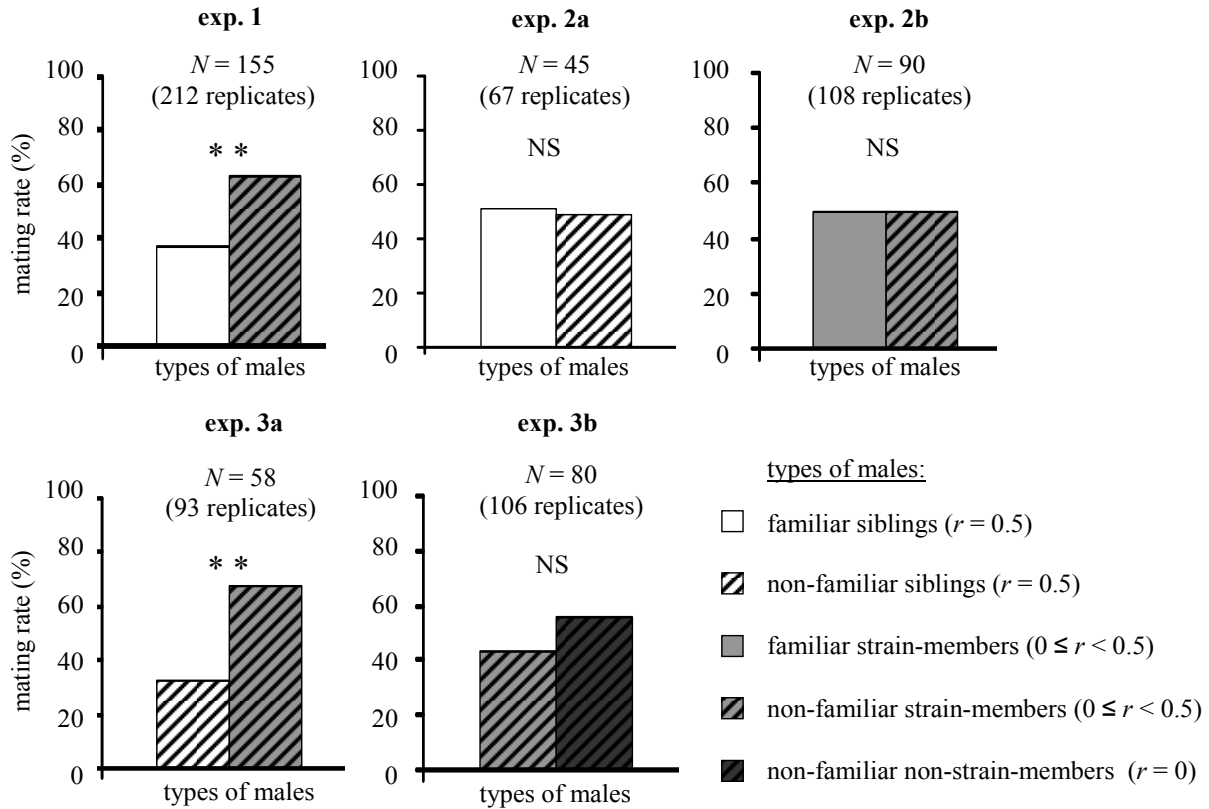


Figure 1: Proportions of females mating with each type of male in binary choice experiments (exp. 1, 2a, 2b, 3a and 3b). Males differed in their familiarity level and/or their relatedness with the females. Legend: familiar males: plain color, non-familiar males: striped, sibling males: white, strain-member males: clear grey, non-strain-member males: dark grey. N : number of successful tests. r : estimated genetic relatedness between two individuals. Binomial tests: ** $P < 0.005$; NS $P \geq 0.05$.

Oothecae production

Females produced 5.36 ± 0.08 oothecae on average under our breeding conditions (Table 2). The total number of oothecae (fertile and sterile) produced during their whole life was not influenced by their mate choice (Table 2). However, relatedness between mating partners influenced the proportion of sterile oothecae produced by females (Table 2). Females in inbred matings produced significantly more sterile oothecae than females in outbred matings (z test, $z = -2.347$, $P = 0.0189$) and females in extremely outbred matings (z test, $z = -3.361$, $P = 0.0008$). Females in outbred matings produced significantly more sterile oothecae than females in extremely outbred matings (z test, $z = -2.047$, $P = 0.0407$). Converse conclusions can be drawn for fertile oothecae (inbred vs. extremely outbred: Fisher LSD, 272 df , $P = 0.0168$; outbred vs. extremely outbred: Fisher LSD, 272 df , $P = 0.0101$), although no significant differences were observed between numbers of fertile oothecae produced by females in inbred matings and by females in outbred matings (inbred vs. outbred: Fisher LSD, 272 df , $P = 0.8234$). The closer females were related to their partner, the fewer fertile oothecae they produced.

Table 1: Body sizes of males and females. Head widths and femur lengths (means $\pm$ SE) of mated males, non-mated males and females from 130 triads (exp. 1: 21 triads; exp. 2a: 40 triads; exp. 2b: 18 triads; exp. 3a: 51) were measured. Data of mated males were compared to those of non-mated males for each of the four types of males (defined in relation to their familiarity and/or relatedness with females). Data for females in inbred matings were compared to those for females in outbred matings. *N*: number of individuals measured of each type. *P*: value of Wilcoxon tests.

Type of individual	Mating success	<i>N</i>	Head width (mm)	<i>P</i>	Femur length (mm)	<i>P</i>
Familiar sibling males	Mated	24	1.99 $\pm$ 0.01	0.3757	2.98 $\pm$ 0.03	0.2556
	Non-mated	37	1.97 $\pm$ 0.01		2.95 $\pm$ 0.02	
Familiar strain-member males	Mated	9	1.97 $\pm$ 0.02	0.8561	2.91 $\pm$ 0.03	0.7914
	Non-mated	9	1.96 $\pm$ 0.02		2.91 $\pm$ 0.03	
Non-familiar sibling males	Mated	36	1.95 $\pm$ 0.01	0.5231	2.92 $\pm$ 0.02	0.1886
	Non-mated	55	1.96 $\pm$ 0.01		2.95 $\pm$ 0.02	
Non-familiar strain-member males	Mated	61	1.96 $\pm$ 0.01	0.8319	2.94 $\pm$ 0.01	0.5637
	Non-mated	29	1.97 $\pm$ 0.01		2.92 $\pm$ 0.02	
Females in inbred matings	Mated	59	2.09 $\pm$ 0.01	0.1619	3.03 $\pm$ 0.02	0.1876
Females in outbred matings	Mated	71	2.11 $\pm$ 0.01		3.07 $\pm$ 0.02	

Table 2: Effect of relatedness between mates on female fecundity. Duration of adult female life span, total number of oothecae (fertile + sterile) and total number of viable nymphs were recorded and compared for females in inbred, outbred and extremely outbred matings. *N*: number of females of each type. Data presented are means $\pm$ SE.

	Females in inbred matings	Females in outbred matings	Females in extremely outbred matings	Statistical analysis	<i>F</i>- ratio	<i>P</i>
<i>N</i>	63	167	45	-	-	-
Adult female life span (days)	189.67 $\pm$ 5.32	180.96 $\pm$ 3.41	196.32 $\pm$ 5.19	one-way ANOVA	2.7	0.0706
Total number of oothecae (fertile + sterile)	5.48 $\pm$ 0.16	5.24 $\pm$ 0.11	5.58 $\pm$ 0.17	one-way ANOVA	1.3	0.2825
Total number of fertile oothecae	4.30 $\pm$ 0.22	4.41 $\pm$ 0.11	5.05 $\pm$ 0.21	one-way ANOVA	3.7	0.0254
Total number of sterile oothecae	1.17 $\pm$ 0.21	0.86 $\pm$ 0.93	0.53 $\pm$ 0.15	deviance analysis	-	0.0020
Total number of viable nymphs	135.40 $\pm$ 7.53	153.40 $\pm$ 3.79	170.73 $\pm$ 7.67	one-way ANOVA	12.4	0.0005

The first ootheca of all successfully mated females was fertile (Figure 2). The proportions of females producing a sterile ootheca increased gradually over time and reached 100% for the eighth and ninth oothecae, that is, last oothecae before death. Oothecae production order thus influenced the proportion of females producing sterile oothecae (GLM with binomial errors, $\chi^2 = 6.2790$, $P = 0.0122$). However, the proportions of females producing sterile oothecae did not differ significantly between the 3 types of mating (inbred, outbred, or extremely outbred) for each ootheca order (GLM with binomial errors, $\chi^2 = 3.8191$, $P = 0.1482$). At the ootheca order level, differences related to the 3 types of matings were too small to be significant (Figure 2). We observed a significant effect of relatedness only on the total production of sterile oothecae by each female (Table 2). The observed gradual increase of sterile oothecae over time can be related to sperm depletion in the spermatheca of old females.

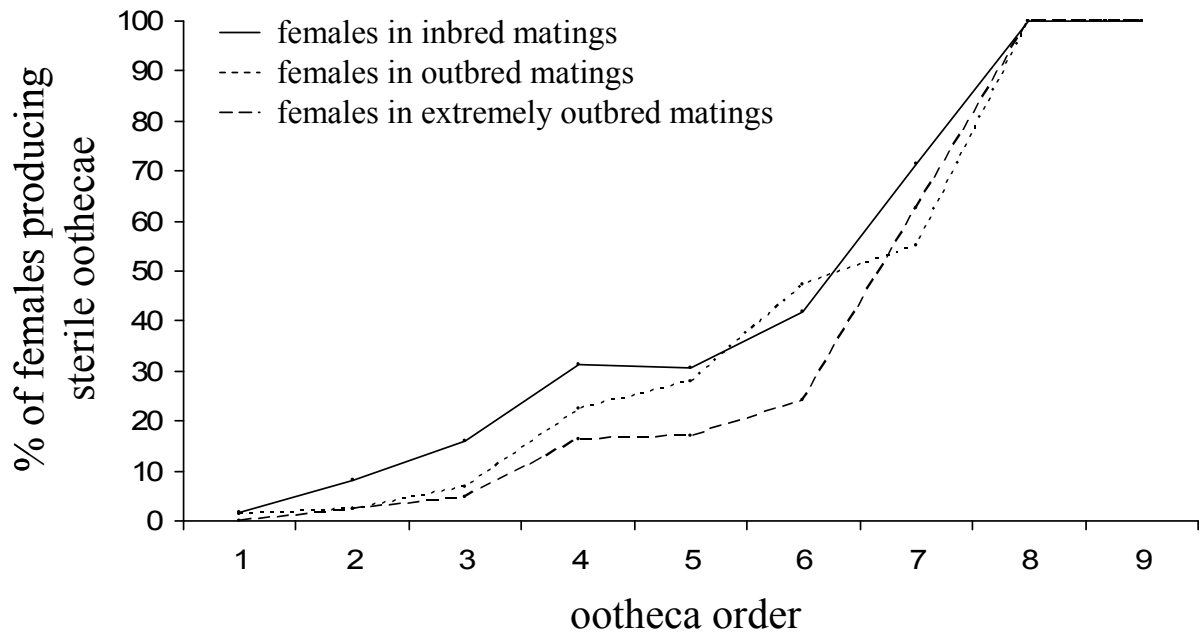


Figure 2: Proportions of females producing sterile oothecae in relation to ootheca order. For each type of female (females in inbred matings: straight line, females in outbred matings: short dashes, females in extremely outbred matings: long dashes) and each ootheca order, the proportions of females producing sterile oothecae were calculated.

Offspring production

Total numbers of viable nymphs produced by females during their entire life were influenced by mate choice (Table 2). Females in inbred matings produced significantly less viable nymphs than females in outbred matings (Fisher LSD, 272 *df*, $P = 0.0200$) and females in extremely outbred matings (Fisher LSD, 272 *df*, $P = 0.0006$). Moreover, females in outbred matings produced significantly less offspring than females in extremely outbred matings (Fisher LSD, 272 *df*, $P = 0.0482$). The closer females were related to their partner, the less offspring they produced.

Two-way ANOVAs analyzed whether the total number of offspring was influenced by body size of mates (estimated by head widths and femur lengths) (Tables 1 and 3). Data concerning females in inbred matings were analyzed separately from those concerning females in outbred matings (Table 3). The total number of viable nymphs per female in inbred matings was not related to her body size, body size of her mate, or to the interaction of the 2 covariates (Table 3). Similar results were found for females in outbred matings (Table 3). Thus, reproductive success was neither influenced by female body size nor by male body size.

Table 3: Effect of body size of mates (head widths and femur lengths) on female reproductive success. Two-ways ANOVAs evaluated the influences of female body size, male body size and the interaction between the two covariates, on the total number of viable nymphs produced by females in inbred matings and in outbred matings.

	Total number of viable nymphs			
	Females in inbred matings		Females in outbred matings	
	<i>F</i> -ratio	<i>P</i>	<i>F</i> -ratio	<i>P</i>
Females head width	0.8030	0.3765	0.3381	0.5641
Males head width	0.0173	0.8960	0.0372	0.8480
Females head width × Males head width	0.0154	0.9020	3.7019	0.0613
Females femur length	0.0856	0.7717	0.1887	0.6663
Females femur length	1.7407	0.1959	2.1393	0.1512
Females femur length × males femur length	0.1357	0.7149	1.2470	0.2706

DISCUSSION

This study evidenced, for the first time, kin recognition abilities and their implication in mate choice in the gregarious cockroach, *B. germanica*. Our results stressed 1) the impact of relatedness on female mating preference, 2) the implication of kin recognition in incest avoidance, and 3) the consequences of mate choice on individual reproductive success.

Mate choice based on relatedness

Females of many insect species use differences in male body size to bias their mate choice toward larger males that provide higher reproductive returns (Thornhill & Alcock 1983). Our results evidenced that *B. germanica* females did not select males in relation to their body size. Our biometric study revealed a very narrow range of male body sizes (Table 1). Males in this species do not defend territories, and intermale aggressiveness levels are low (Breed *et al.* 1975). No direct competition with agonistic interactions between the 2 males of a triad was observed in our experiments. Male body size is clearly not a salient criterion for female mate choice in this species. On the contrary, in the only other cockroach species for which sexual selection and mate choice were studied, *Nauphoeta cinerea* females mated preferentially with dominant males chosen in relation to their social status (Breed *et al.* 1980; Moore 1988; 1989). The most important conclusion to be drawn from our biometric data is that body size does not interact with the kinship parameter.

To test the influence of kinship (assessed either by familiarity or by relatedness) on mate choice, *B. germanica* females were given a choice between familiar siblings and nonfamiliar strain members (experiment 1). They showed a preference to mate with nonfamiliar strain members (62.58% of triads), that is, nonsiblings. This kin discrimination revealed that, contrary to male body size, kinship constitutes a major component of mate choice in this species. According to kin recognition models, kinship may be assessed through environmental parameters, familiarity level, and/or genetic relatedness (Fletcher 1987; Hepper 1991; Mateo 2004). As all our experiments were made under identical controlled conditions and the cockroaches were bred on the same diet, they could not discriminate kin on the basis of learned environmental cues, that is, context-based recognition. Furthermore, our data revealed that females did not discriminate familiar from nonfamiliar partners, whether they were their siblings or their strain members (experiment 2a and 2b). Thus, females assessed kinship independently of familiarity, that is, prior association. As they were able to discriminate nonfamiliar siblings from nonfamiliar strain members (experiment 3a), we concluded that cockroaches recognize and discriminate kin on the basis of genetically inherited cues, suggesting either a phenotype-matching mechanism or the use of recognition alleles. Siblings from one ootheca that remain in their natal aggregate constitute a cohort of individuals sexually mature at the same time in the same area (Rivault 1989; 1990). Within aggregates, sexually mature individuals thus encounter familiar conspecifics with various relatedness levels. Therefore, a genetically based recognition mechanism enabling discrimination of siblings among familiar conspecifics is the most adaptive solution to reduce risks of potentially costly discrimination errors linked to inbreeding. As studies focusing on kin recognition mechanisms yielded no clear evidence of genetically encoded templates, learned templates by phenotype matching are suggested in most cases (Waldman 1988; Sherman *et al.* 1997). Our results revealed that females discriminated siblings from other conspecifics; however, kin recognition through a green-beard gene would imply an extremely polymorphic locus varying at the ootheca level so that all the siblings from one ootheca, and only them, share the same allele. For all these reasons, we assumed that among putative kin recognition models, phenotype matching is the most parsimonious hypothesis in this group-living species. As for many social insects, cuticular odors could be good candidates for kin recognition cues in *B. germanica* (Singer 1998; Vander Meer *et al.* 1998; Lenoir *et al.* 1999).

Incest avoidance through kin recognition

Females given a choice between a sibling and a strain member biased their mate choice toward strain members (experiment 1 and 3a), thus avoiding inbreeding, that is, crosses between siblings. Furthermore, when given a choice between strain members and nonstrain members, they did not avoid extreme outbreeding. Our data did not allow us to conclude that

females favored extreme outbreeding, that is, crosses between nonstrain members (experiment 3b), although a slight (but not significant) preference for nonstrain members was observed. We cannot exclude that a significant preference could be observed with a larger sample size. The fact that females did not avoid pairing with distantly related partners could be explained by a lack of fitness costs for mating with nonstrain members. *Blattella germanica* populations may not be submitted to environmental pressures strong enough to favor major local adaptations. The few studies investigating the genetic structure of field populations revealed no significant differences between geographically distant strains (Cloarec *et al.* 1999). Although *B. germanica* are distributed worldwide in human habitats, all their indoor microhabitats are extremely similar (Appel 1995). Favorable coadapted gene complexes and local adaptations that risk disruption by extreme outcrossing are probably rare in wild populations of this species. Thus, the strain members and nonstrain members tested in experiment 3b are probably not sufficiently genetically different to induce extreme outbreeding costs although our strains originated from locations approximately 4000 km apart.

Blattella germanica can be added to the few insect species for which incest avoidance through kin discrimination during mate choice has been reported (Maynard Smith 1956; Smith & Ayasse 1987; Simmons 1989; Keller & Passera 1993; Shellman-Reeve 2001). In addition to kin recognition, some species have developed different strategies to avoid incestuous mating in relation to their ecology and to their social organization like dispersal, extrapair copulation, or even delayed maturation between sexes (Blouin & Blouin 1988; Pusey & Wolf 1996). None of these mechanisms apply to *B. germanica*. Adults of both sexes are philopatric (Rivault 1989; 1990) and a single mating provides sufficient sperm to last during the entire reproductive life of a female (Cochran 1979) so that multiple matings and extrapair copulations are rare. Although nymphal development of males lasted one day less than that of females under our experimental conditions, sexual maturation is synchronous within a cohort. For all these reasons, kin discrimination constitutes the main inbreeding avoidance mechanism in this gregarious species, favoring gene flow within an aggregate. As females did not avoid mating with nonstrain members (experiment 3b), gene flow may also occur between aggregates or between populations through extreme outbreeding. The fact that individuals from distant populations are regularly introduced into local populations through human activity would facilitate outcrossing, increase genetic diversity, and ensure population stability.

Consequences on reproductive success

Our results evidence that female fecundity is related neither to their own body size nor to the body size of their mate. Contrary to many insect species where larger females possess higher quantities of nutritive reserves or larger males provide larger sperm quantities (Thornhill & Alcock 1983; Simmons 1988; Fox *et al.* 1995; Savalli & Fox 1998; Jiménez-Pérez & Wang 2004), body size did not influence individual reproductive success in *B. germanica*. This result is not surprising because size differences between individuals of the same sex were very small.

However, our study revealed differences in fecundity of females that were due to relatedness between mates. Although the total numbers of oothecae produced by mated females did not differ between experimental conditions, females in inbred matings produced more sterile oothecae than females in outbred and in extremely outbred matings. Inbred pairs produced approximately 12% less offspring than outbred pairs. This decline of direct fitness is congruent with inbreeding depression observed in the first generation in many insect species (Maynard Smith 1956; Henter 2003; Fox & Scheibly 2006). Contrary to the decrease expected after extreme outbreeding (Price and Waser 1979; Partridge 1983; Edmans 2002), we observed that extremely outbred pairs produced 11% more offspring than outbred pairs. Crossings between nonstrain members were thus more fertile than crossings between strain members. These data suggest that our laboratory strains were highly inbred, probably because they were founded by a small number of individuals. This observed increase in fitness, in addition to the fact that females did not avoid mating with nonstrain members (experiment 3b), led us to conclude that extreme outbreeding would be adaptive and should be favored in this species.

Whatever their mate choice, the first ootheca produced by all the successfully inseminated females was fertile. Later, toward the end of their lives, they produced only sterile oothecae. This result indicates gradual depletion of sperm in female spermathecae. The observed differences in female fecundity suggest a different investment in the size of ejaculate of males in relation to their relatedness with females rather than genetic inbreeding and/or outbreeding effects. Males probably adapt their mating effort in relation to their relatedness with their partner. Because no behavioral studies describe the precopulatory sequences between males and females, the reported experiments did not allow us to disentangle female mate choice from male mate choice, and we cannot exclude male selectivity. Costs of mating for males, like sperm production or courtship effort, may have been underestimated in this species. When mating costs are high for males, mate choice theories predict that they become selective

and are able to bias their mating effort toward females with the highest reproductive values (Bonduriansky 2001).

To conclude, this study highlights the importance of mate choice on reproductive success in *B. germanica*. As far as we know, this is the first study showing a mating distribution skewed toward nonsiblings in a cockroach species, indicating that kin recognition and relatedness are key factors in mating strategies. Kin are discriminated on the basis of relatedness, independently of familiarity, and so far phenotype matching is a plausible mechanism of kin recognition. Kin discrimination constitutes the main incest avoidance mechanism in this species and could favor gene flow within and among wild populations. Studying recognition systems and mating strategies in group-living insects presents a primordial interest to understand their social organization and population dynamics.

ACKNOWLEDGEMENTS

Ph.D. grant from the French Ministry for Research to M.L. We thank A. Cloarec, V. Durier for comments on the manuscript. We are also grateful for the technical help of JP Richard and F. Nassur.

REFERENCES

- Andersson M. 1994 Sexual selection. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Appel AG. 1995 *Blattella* and related species. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. Understanding and controlling the German cockroach. Oxford (NY): Oxford University press. p. 1-20.
- Barnard CJ. 1990 Kin recognition: problems, prospects, and the evolution of discrimination systems. *Adv Study Behav.* 19:29-81.
- Barnard CJ, Fitzsimons J. 1988 Kin recognition and mate choice in mice: effects of kinship, familiarity and social status. *Anim Behav.* 36:1078-1090.
- Barnard CJ, Fitzsimons J. 1989 Kin recognition and mate choice in mice: fitness consequences of mating with kin. *Anim Behav.* 38:35-40.
- Bateman M. 1948 Intra-sexual selection in *Drosophila*. *J Hered.* 2:349-368.
- Bateson PPG. 1978 Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273:659-660.
- Bateson PPG. 1983 Optimal outbreeding. In: Bateson PPG, editor. *Mate choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 257-277.
- Blouin SF, Blouin M. 1988 Inbreeding avoidance behaviors. *Trends Ecol Evol.* 3:230-233.
- Bonduriansky R. 2001 The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 76:305-339.

- Breed MD, Hinkle CM, Bell WJ. 1975 Agonistic behavior in the German cockroach, *Blattella germanica*. *Z Tierpsychol.* 39:24-32.
- Breed MD, Smith SK, Gall BG. 1980 Systems of mate selection in a cockroach species with male dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 28:130-134.
- Burton RS. 1990 Hybrid breakdown in developmental time in the copepod *Tigriopus californicus*. *Evolution.* 44:1814-1822.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987 Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 18:237-268.
- Cloarec A., Rivault C., Cariou L. 1999 Genetic population structure of the German cockroach, *Blattella germanica*: absence of geographical variation. *Entomol Exp Appl.* 92:311-319.
- Cochran DG. 1979 A genetic determination of insemination frequency and sperm precedence in the German cockroach. *Entomol Exp Appl.* 26:259-266.
- Cornwell PB. 1968 The cockroach. vol 1: A Laboratory Insect and an Industrial Pest. London (UK): Hutchinson & CO.
- Curry RL, Grant PR. 1990 Galapagos mockingbirds: territorial cooperative breeding in a climatically variable environment. In: Stacey PB, Koenig WD, editors. Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 290-331.
- Dawkins R. 1976 The selfish gene. New-York (NY): Oxford University Press.
- Edmans S. 2002 Does parental divergence predict reproducible compatibility? *Trends Ecol Evol.* 17:520-527.
- Enigl M, Schausberger P. 2004 Mate choice in the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis*: evidence of self-referent phenotype matching. *Entomol Exp Appl.* 112: 21-28.
- Fletcher DJC. 1987 The behavioral analysis of kin recognition: perspectives on methodology and interpretation. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. Kin recognition in animals. New-York (NY): John Wileys & Sons. p. 20-54.
- Fox CW, Scheibly KL. 2006 Variation in inbreeding depression among populations of seed beetle, *Stator limbatus*. *Entomol Exp Appl.* 121:137-144.
- Fox CW, McLennan LA, Mousseau TA. 1995 Male body size affects female lifetime reproductive success in a seed beetle. *Anim. Behav.* 50:281-284.
- Gadot M., Burns E., Schal C. 1989 Juvenile hormone biosynthesis and oocyte development in adult female *Blattella germanica*: effects of grouping and mating. *Arch Insect Biochem Physiol.* 11:189-200.
- Grafen A. 1990 Do animals really recognise kin? *Anim Behav.* 39:42-54.
- Halliday TR. 1983 The study of mate choice. In: Bateson PPG, editor. Mate Choice. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 3-32.

- Henter HJ. 2003 Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. *Evolution* 57:1793-1803.
- Hepper PG. 1991 Kin recognition. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Holmes WG, Sherman PW. 1982 The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am Zool.* 22:491-517.
- Holmes WG, Sherman PW. 1983 Kin recognition in animals. *Am Sci.* 71:46-55.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996 R: a language for data analysis and graphics. *J Comput and Graph Stat.* 5:299-314.
- Jiménez-Pérez A, Wang Q. 2004 Effect of body weight on reproductive performance in *Cnephasia jactatana* (Lepidoptera: Tortricidae). *J Insect Behav.* 17:511-522.
- Keane B. 1990 The effect of relatedness on reproductive success and mate choice in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Anim Behav.* 39:264-273.
- Keller L, Passera L. 1993 Incest avoidance, fluctuating asymmetry, and the consequences of inbreeding in *Iridomyrmex humilis*, an ant with multiple queen colonies. *Behav Ecol Sociobiol.* 33:191-199.
- Keller L, Ross G. 1998 Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature* 394:573-575.
- Keller LF, Waller DM. 2002 Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol.* 17:230-241.
- Koehler PG, Agee HR, Leppla NC, Patterson RS. 1987 Spectral sensitivity and behavioural response to light quality in the German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae). *Ann Entomol Soc Am.* 80:820-822.
- Ledoux A. 1945 Étude expérimentale du gréganisme et de l'interattraction sociale chez les Blattidés. *Ann Sci Nat Zool Biol Anim.* 7:76-103.
- Lefevre JC. 1966 Sur une espèce nouvelle du genre *Gromphadorhina* (Dictyoptère, Perisphaerinae). *Ann Soc Entomol. Fr.* 2:1-16.
- Lenoir A., Fresneau D., Errard C., Hefetz A. 1999 Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM, editors. *Information processing in social insect*. Basel (Switzerland): Birkhäuser Verlag. p. 219-238.
- Mateo JM. 2004 Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Ann Zool Fenn.* 41:747-764.
- Maynard Smith J. 1956 Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*. *J Genet.* 53: 261-279.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989 Generalized Linear Models. London (UK): Chapman & Hall.
- Moore AJ. 1988 Female preferences, male social status, and sexual selection in *Nauphoeta cinerea*. *Anim Behav.* 36:303-305.

- Moore AJ. 1989 Sexual selection in *Nauphoeta cinerea*: inherited mating preference? Behav Genet. 19: 717-724.
- Palmer C, Edmands S. 2000 Mate choice in the face of both inbreeding and outbreeding depression in the intertidal copepod *Tigriopus californicus*. Mar Biol. 136:693-698.
- Partridge L. 1983 Non-random mating and offspring fitness. In: Bateson PPG, editor. Mate Choice. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 227-255.
- Peer K, Taborsky M. 2005 Outbreeding depression but no inbreeding depression in haplodiploid ambrosia beetles with regular sibling mating. Evolution. 59:317-323.
- Price MV, Waser NM. 1979 Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*. Nature. 277: 294-297.
- Pusey A, Wolf M. 1996 Inbreeding avoidance in animals. Trends Ecol Evol. 11:201-206.
- Queller DC, Ponte E, Bozzaro S, Strassman JE. 2003 Single-gene greenbeard effects in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. Science. 299:105-106.
- Rivault C. 1989 Spatial distribution of the cockroach, *Blattella germanica*, in a swimming-bath facility. Entomol Exp Appl. 53:247-255.
- Rivault C. 1990 Distribution dynamics of *Blattella germanica* in a closed urban environment. Entomol Exp Appl. 57:85-91.
- Ross MH, Mullins DE. 1995 Biology. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. Understanding and controlling the German cockroach. Oxford (NY): Oxford University Press. p. 21-47.
- Roth L, Willis ER. 1960 The biotic associations of cockroaches. Smith Misc Collect. 141:1-470.
- Roth LM, Willis ER. 1952 A study of cockroach behavior. Am Midl Nat. 47:66-129.
- Rust MK, Owens JM, Reiersen DA. 1995. Understanding and controlling the German cockroach. Oxford (NY): Oxford University Press.
- Savalli UM, Fox CW. 1998 Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus*. Anim Behav. 55:473-483.
- Shellman-Reeve JS. 2001 Genetic relatedness and partner preference in a monogamous, wood-dwelling termite. Anim Behav. 61:869-876.
- Sherman PW, Reeve HK, Pfennig DW. 1997. Recognition Systems: an evolutionary approach. In: Krebs JR, Davies NB, editors. Behavioural Ecology. Oxford (UK): Blackwell. p. 155-178.
- Shields WM. 1983 Optimal outbreeding and the evolution of philopatry. In: Swingland IR, Greenwood PJ, editors. The Ecology of Animal Movement. Oxford (NY): Oxford University Press. p. 132-159.
- Simmons LW. 1988 Male size, mating potential and lifetime reproductive success in the field cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). Anim Behav. 36:372-379.

- Simmons LW. 1989 Kin recognition and its influence on mating preferences of the field cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Anim Behav.* 38:68-77.
- Simmons LW. 1991 Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Anim Behav.* 41:493-501.
- Singer TL. 1998 Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *Am Zool.* 38:394-405.
- Smith BH, Ayasse M. 1987 Kin-based male mating preferences in two species of halictine bee. *Behav Ecol Sociobiol.* 20:313-318.
- Tanaka A. 1976 Stages in the embryonic development of the German cockroach *Blattella germanica* (Blattaria, Blattellidae). *Kontyû.* 44:512-525.
- Thornhill R, Alcock J. 1983 The evolution of insect mating systems. Cambridge (NY): Harvard University Press.
- Trivers RL. 1972 Paternal investment and sexual selection. In: Campbell B, editor. *Sexual selection and the descent of man*. Chicago (IL): Aldine. p. 136-179.
- Vander Meer RK, Breed MD, Winston ML, Espelie KE. 1998 Pheromone communication in social insects. *Ants, wasps, bees and termites*. Boulder (CO): Westview Press.
- Velando A, Dominguez J, Ferreiro A. 2006 Inbreeding and outbreeding reduces cocoon production in the earthworm *Eisenia andrei*. *Eur J Soil Biol.* 42:S354-S357.
- Waldman B. 1988 The ecology of kin recognition. *Annu Rev Ecol Syst.* 19:543-571.
- Wright S. 1922 Coefficients of inbreeding and relationship. *Am Nat.* 56:330-338.

ARTICLE 5 - Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding

Mathieu Lihoreau, Cédric Zimmer, & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie Animale et Humaine, CNRS, Université de Rennes 1, Campus
Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article publié dans *PLoS ONE*, 3: e3365, 2008.

(soumis le 15/07/2008 ; révisé le 04/09/2008 ; accepté le 16/09/2008)

ABSTRACT

Theoretical models of sexual selection predict that both males and females of many species should benefit by selecting their mating partners. However, empirical evidence testing and validating this prediction is scarce. In particular, whereas inbreeding avoidance is expected to induce sexual conflicts, in some cases both partners could benefit by acting in concert and exerting mutual mate choice for non-assortative pairings. We tested this prediction with the gregarious cockroach *Blattella germanica* (L.). We demonstrated that males and females base their mate choice on different criteria and that choice occurs at different steps during the mating sequence. Males assess their relatedness to females through antennal contacts before deciding to court preferentially non-siblings. Conversely, females biased their choice towards the most vigorously courting males that happened to be non-siblings. This study is the first to demonstrate mutual mate choice leading to close inbreeding avoidance. The fact that outbred pairs were more fertile than inbred pairs strongly supports the adaptive value of this mating system, which includes no “best phenotype” as the quality of two mating partners is primarily linked to their relatedness. We discuss the implications of our results in the light of inbreeding conflict models.

Keywords: *Blattella germanica*; female mate choice; inbreeding avoidance; male mate choice.

INTRODUCTION

A fundamental question raised by the evolution of mating systems addresses the role of each sex in mate choice. This implies understanding the keys used to select mating partners and how and when they are used. For a long time, female mate choice has been the paradigm and the large majority of studies on sexual selection still focus on the role of females because of their higher investment in gamete production and care of offspring (Darwin 1874; Bateman 1948; Trivers 1972; Clutton-Brock & Vincent 1991; Andersson 1994; Jennions & Petrie 1997). However, recent evidence suggests that the importance of male mate choice has been underestimated (Bonduriansky 2001). A growing number of theoretical models predict that members of both sexes should be selective when they incur similar reproductive costs, resulting in assortative pairings of mate quality (Parker 1983; Owens & Thompson 1994; Johnstone *et al.* 1996; Johnstone 1997; Kokko & Monaghan 2001; Kokko & Johnstone 2002; Servedio & Lande 2006). Mutual choosiness is then expected to evolve in species that fulfil at least three conditions: i) the quality of potential mates must vary substantially; ii) reproduction constraints must be low when, for example, encounter rates with potential mates are high; and iii) individuals of both sexes must allocate valuable resources to their reproductive effort so that investing in mating with one partner reduces their ability to invest in other matings. However, empirical data testing and validating these predictions remain

relatively scarce (Jones & Hunter 1993; Ryan & Altmann 2001; Gowaty *et al.* 2002; Chenoweth & Blows 2003; Drickamer *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2007).

In many species, individuals base their mate choice on genetic relatedness (Simmons 1991; Archie *et al.* 2007) to optimize genetic compatibility and avoid costly inbreeding and/or outbreeding depressions (Bateson 1983; Pusey & Wolf 1996; Tregenza & Wedell 2000). Theoretical models also predict that close inbreeding could be advantageous when the benefits from inclusive fitness exceed inbreeding depression effects (Parker 1979; Waser *et al.* 1986; Lehmann & Perrin 2003; Kokko & Ots 2006; Parker 2006). The advantage for each sex to accept or to avoid inbreeding would thus depend, on the one hand, on the strength of inbreeding depression and, on the other hand, on characteristics of the mating system such as reproductive investment (Parker 1979; Kokko & Ots 2006). Theoretical models predict sexual conflict of interest when only one sex receives a net benefit from inbreeding avoidance. Outside this conflictual situation, mutual mate choice should evolve when inbreeding costs are low and/or reproductive investment is asymmetric between sexes thus favouring inbreeding; or when inbreeding costs are high and/or reproductive investment is symmetric between sexes thus favouring outbreeding (Parker 2006). Recently, Thünken *et al.* (2007) clearly provided evidence for mutual selectivity by males and females leading to adaptive inbreeding in a cichlid fish with biparental care and no inbreeding depression, suggesting that this species fits the conditions predicted for the first no-conflict situation.

Here, we questioned whether mutual selectivity can lead to adaptive inbreeding avoidance. We estimated independently: i) selectivity of males; ii) selectivity of females; iii) criteria used by each sex to choose their mating partners; iv) when during the mating sequence these criteria were taken into account; and v) reproductive success of pairings. The gregarious cockroach *Blattella germanica* (L.) offers excellent opportunities to investigate these questions. Its mating strategies remain largely unexplored although its mating behaviour and its reproduction physiology have been known for decades (Roth & Willis 1952). Contrary to *Nauphoeta cinerea* (Moore 1988; Moore *et al.* 1997), i.e. the only cockroach species for which sexual selection has been consistently studied, neither male nor female *B. germanica* establish dominance hierarchies and intrasexual agonistic interactions do not interfere with their mating success (Breed *et al.* 1975). Our previous investigations revealed that dispersion of adults between aggregates is not the rule (Rivault 1989, 1990), suggesting that encounter rates between closely-related potential mating partners are high. Kin recognition by *B. germanica* cockroaches is independent of familiarity and is mediated through antennal contacts with cuticular compounds (Lihoreau & Rivault 2009). While most matings occur between non-siblings (Lihoreau *et al.* 2007), the roles of either sex in this mating decision remain unknown.

We argue that *B. germanica* fulfils the three predicted major requirements for the evolution of mutual mate choice as: i) mate quality varies with levels of genetic relatedness between partners; ii) gregariousness facilitates encounters with potential mates and assessment of mate quality; and iii) males invest in long-lasting courtships and costly spermatophores and females invest in costly oothecae. For all these reasons, we hypothesized that both sexes should benefit by avoiding close inbreeding and selecting non-related mating partners. Here, we investigated for the first time, mating preferences of both males and females, by analysing the key steps of the mating sequence in detail. As within natural aggregates cockroaches have the choice between more than one potential mating partner at a time, we evaluated mating preferences in simultaneous mate choice tests that mimic natural situations better than sequential protocols. To take into account behavioural constraints related to each step of the *B. germanica* mating sequence (described below), males and females were tested in different set-ups. Reproductive success of pairings estimated the adaptive value of this mating system.

MATERIALS AND METHODS

B. germanica mating sequence

When females reach sexual maturity, they adopt a calling posture and release a volatile sex pheromone that attracts males (Nojima *et al.* 2005). Males then establish antennal contacts with the females and, quickly, partners face each other and fence with their antennae (Roth and Willis 1952). Perception of a non-volatile sex pheromone on the females' cuticle induces males to pursue their courting sequence (Eliyahu *et al.* 2008). Then males turn around in front of the female, raise their wings perpendicularly above their abdomens thus exposing their abdominal tergal glands (Bell *et al.* 1978). Females can be courted simultaneously by several males. Courting males maintain this position until a female licks the tergal gland secretions of one of them and mounts onto his abdomen (Nojima *et al.* 1999). The selected male pushes his abdomen further back under the female and grasps her genitalia. Transfer of sperm and formation of spermatophore last for more than 45 min (Cornwell 1968). Spermatophores with high nitrogen contents provide nutritional resources beneficial to females and their offspring (Mullins & Keil 1980). Females mate only once in their lifetime and produce successive oothecae until their death (Cochran 1979). Each ootheca contained approximately 35 full-siblings nymphs (Lihoreau *et al.* 2007).

The succession of behavioural acts during a mating sequence can be interrupted at any moment, when the appropriate stimulus is missing or when the partner does not perform the expected act. We focused on two key steps when each partner has to decide to continue or to

stop the sequence: i) antennal contacting that triggers male wing raising and ii) male wing raising that triggers female mounting.

Experimental animals

All experimental subjects came from our *B. germanica* laboratory stock culture descending from approximately 100 wild individuals collected in Rennes (France) in 1995. Cockroaches were reared in large cages at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, under an artificial 12h light-12h dark cycle and were provided water, turkey food pellets and cardboard shelters ad libitum. Mature oothecae were collected from freely mated gravid females and placed in individual rearing boxes (80mm in diameter $\times$ 50mm high) where they hatched. Nymphs remained in groups of siblings until they became adult. Then, they were marked with a spot of paint. From imaginal moult to the beginning of tests, adults from a given ootheca were separated by sex to preserve their virginity but remained grouped to avoid delaying sexual maturation (Lihoreau & Rivault 2008). Experimental individuals were divided into two categories: i) full-siblings from the same ootheca ($r = 0.5$) called "siblings" and ii) individuals from different oothecae ($0 \leq r < 0.5$) called "non-siblings". Familiarity between individuals reared together has no impact on kin discrimination abilities based on cues correlated with genetic relatedness (Lihoreau *et al.* 2007; Lihoreau & Rivault 2009). Hence, although our experimental design means that related individuals are also reared together we do not expect this common environment to affect subsequent mate preferences.

Mate choice by males

Each virgin male was given a simultaneous choice between two virgin partners that could be either siblings or non-siblings of the subject. Males were tested in a Y-olfactometer where two calling lures (described below) placed at the end of the arms constituted the two potential mating partners (Figure 1). We used calling lures instead of freely moving calling females to present males a fair choice between two partners differing only by their relatedness, i.e. emitting sex pheromone simultaneously and in similar quantities.

Olfactometer design

The glass Y-olfactometer was composed of a starting stem (1cm internal diameter, 10cm long) and two arms (1cm internal diameter, 10cm long) (Figure 1). A glass stopper connected a cylindrical vial (2cm internal diameter, 8cm long) to each arm. Each vial was connected, with Teflon tubes, via a T-connection, to a large glass container (300ml). At the extremity of the set-up, a pump (New-air, France) pushed charcoal-purified humidified air at a constant

flow rate (180ml/min) controlled by a flow meter (Brooks, USA) through the large glass container and, equally, through the two arms of the olfactometer.

Calling lures

Calling lures had to fulfil three conditions: i) both lures had to emit sex pheromone simultaneously to attract males; ii) the sex pheromone had to come equally, i.e. in similar quantities, from two different directions to give males a fair choice between two distinct partners; iii) lures had to be able to perform antennal contacts with test males to induce wing raising. To provide identical sex pheromonal flows through each of the olfactometer arms, 100 potentially calling virgin females were placed in a large glass container to ensure sex pheromone emission during a test (Figure 1). The sex pheromone flow was pushed equally from this large glass container through the two olfactometer arms so that it attracted males to the cylindrical vials at their extremity. To give males a choice between two distinct partners, a cockroach was placed in retention in a small plastic tube (1cm long, 3mm in diameter) in each cylindrical vial (Figure 1). One end of the tube was left open so that the head and antennae of the cockroach emerged. Cockroaches in retention were either non-receptive females or males, which meant that none of them emitted female sex pheromone. These cockroaches in retention with free-moving antennae, placed at the end of the olfactometer arms in the sex pheromone flow, constituted calling lures. Lures were either females or males. Relatedness between test males and calling lures was the only independent variable used to test mate choice by males.

Behavioural tests

Males were tested in the olfactometer seven days after their imaginal moult. Direct observations recorded the activity of each male for 5 min. A male's choice was estimated by time spent in each arm, time spent antennal contacting each lure and time spent courting (wing raising) in front of each lure. First arm visited and latency of first courting in front of each lure were also recorded.

Four experiments evaluated mate preference by males in relation to their relatedness to the lures. Males were given a choice between: exp. 1a) two sibling female lures (60 replicates); exp. 1b) two non-sibling female lures (60 replicates); exp. 1c) a sibling female lure and a non-sibling female lure (80 replicates); exp. 1d) a sibling male lure and a non-sibling male lure (80 replicates).

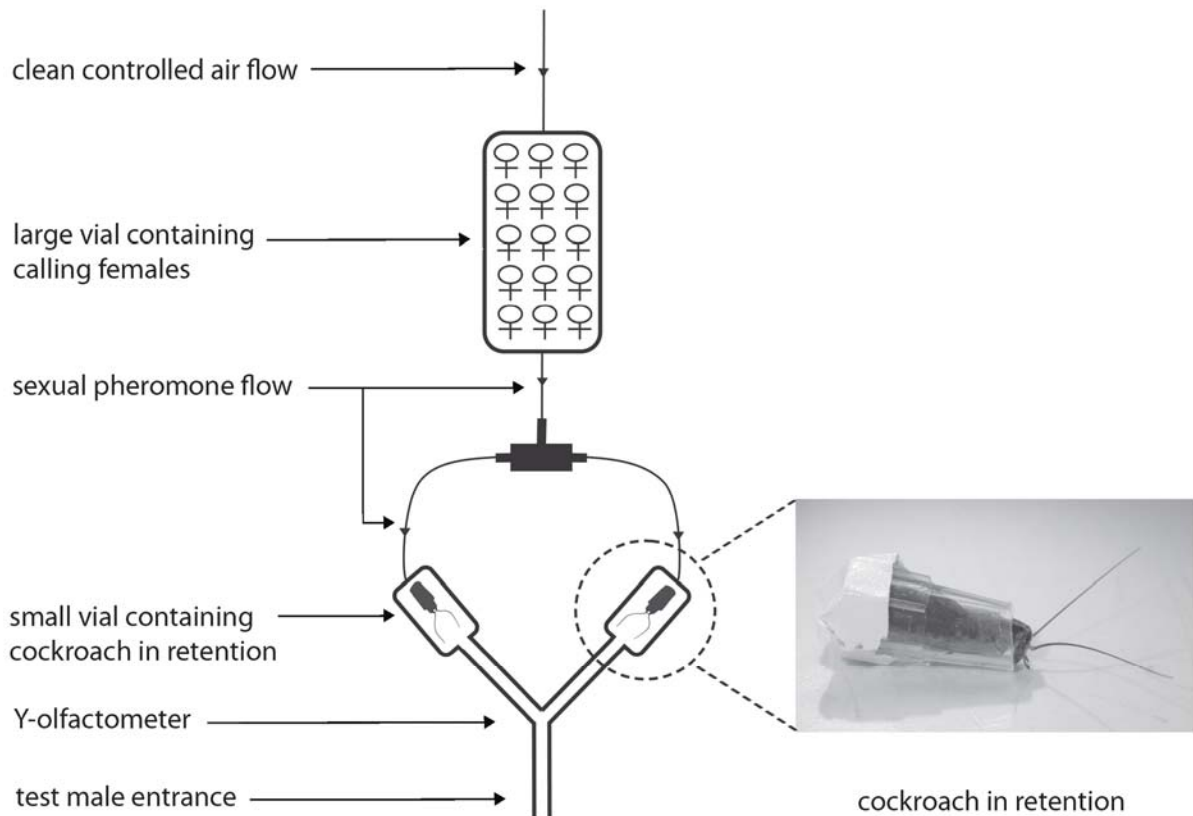


Figure 1: Mate choice by males: glass Y-olfactometer A male was given a simultaneous choice between two cockroaches in retention, one in each small vial placed at the extremities of the olfactometer. A pump drew clean controlled air through a large vial containing calling females (emitting volatile sex pheromone) and through the olfactometer arms. Cockroaches in retention with free antennae and placed in the flow of sex pheromone constituted calling lures. They could be either males or females.

Mate choice by females

Each virgin female was given a simultaneous choice between two virgin males that could be either siblings or non-siblings of the subject. The Y-olfactometer could not be used to test female choice because receptive females adopt a stationary calling posture to attract males. Therefore, each female was tested in experimental boxes (80mm in diameter $\times$ 50mm high) where the three individuals could move freely and where both males had the possibility to simultaneously court the female. In this set-up, females have the opportunity to exert a choice by actively mounting onto the abdomen of one of the stationary courting males. Although male-male interactions were possible, they were not considered as a potential confounding variable of female choice as there is no evidence that they influence mating success of males (Breed *et al.* 1975). Consequently, the only independent variable used to test mate choice by females was the relatedness between test females and males.

Tests started on the seventh day after female imaginal moult. Scan samples were recorded by direct observation at 30 min intervals, night and day, until mating occurred (range 7-11 days after the imaginal moult). This interval between scans was chosen because mating lasts more than 45 min. Scan data recorded the total numbers of courting attempts by each male until mating occurred and the identity of the male that mated.

Three experiments investigated mate preference of females in relation to their relatedness to males. Females were given a choice between: exp. 2a) two sibling males (45 replicates); exp. 2b) two non-sibling males (170 replicates); exp. 2c) a sibling male and a non-sibling male (79 replicates).

Reproductive success of pairs

Two hundred and seventy-five females that mated in experiments 2 (exp. 2a: 41; exp. 2b: 160; exp. 2c: 74) were maintained in isolation until their death (range: 61-337 days). To estimate their fecundity, the numbers of viable nymphs hatching from each ootheca were counted. As a female mated with only one male, the total number of nymphs they produced estimated the reproductive success of both mates.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed using R 2.2.1. (Ihaka & Gentleman 1996). Wilcoxon tests compared means of the recorded parameters (time spent in olfactometer arms; antennal contact duration; courting latency; courting duration; number of courting attempts; number of viable nymphs). Binomial tests analysed binary data (arm choice; mate choice). A generalized linear model (GLM procedure; McCullagh & Nelder 1989) with binomial errors structure and logit link function analysed the effect of relatedness between males and females on the tendency of males to display courtship (courting attempts). GLMs with Poisson errors and a one-way analysis of variance (ANOVA) investigated the effect of the sex of calling lures on behavioural responses of males (time spent in olfactometer arms; antennal contact duration; courting latency; courting duration). An analysis of covariance (ANCOVA) also evaluated the effects of variables affecting the reproductive success of pairs (female lifespan; relatedness between mates).

RESULTS

Mate choice by males

Male mating preference was evaluated by giving males a simultaneous choice in a Y-olfactometer between two calling lures that were either siblings or non-siblings of the test males.

When given a choice between two sibling female lures (exp. 1a, Figure 2) or two non-sibling female lures (exp. 1b, Figure 2), none of the recorded parameters of the males' courting investment (time spent near a lure, antennal contact durations, courting latencies and courting durations) were biased towards either of the lures. Therefore, when the two female lures did not differ in their relatedness to each other, males courted them equally. Conversely, when given a choice between a sibling female lure and a non-sibling female lure (exp. 1c, Figure 2), males biased all the parameters of their courting investment towards non-sibling female lures. To disentangle the role of males from any influence of females in this decision, test males were given a choice between a sibling male lure and a non-sibling male lure (exp. 1d, Figure 2). In this situation, they spent significantly more time in the olfactometer arm and antennal contacting with the non-sibling male lure than with the sibling male lure (courting latencies and courting durations did not differ significantly). Thus, in the presence of two male lures that differed in their relatedness to each other, test males persistently biased their courting investment toward the non-sibling. Data from these four experiments (exp. 1a-d) revealed that males modified their courting investment in relation to their relatedness to the calling lures, be they females or males. Males always showed a strong preference for non-sibling lures that always induced more vigorous courting displays. As patterns of first visits did not differ significantly between olfactometer arms, even when the relatedness between the two lures differed (binomial test; exp. 1a: $P = 0.25$, exp. 1b: $P = 0.52$, exp. 1c: $P = 0.58$, exp. 1d: $P = 0.43$), males did not assess their relatedness to the lure from a distance in the starting stem via an airborne chemical message. This result consequently supports the implication of antennal contacts in kin recognition and suggests that they are a key step in the male's decision to pursue courtship.

Although males biased their courting effort toward non-sibling lures, be they females or males, comparisons between exp. 1c and exp. 1d data revealed that sex of lures influenced the behavioural responses of test males. As expected under our experimental conditions, the calling pheromone flow attracted males from a distance to the end of the olfactometer arms whatever the sex of the lures. Although time spent in an olfactometer arm was not influenced by the sex of calling lures (one-way ANOVA, $F_{1,318} = 0.24$, $P = 0.63$), test males spent longer

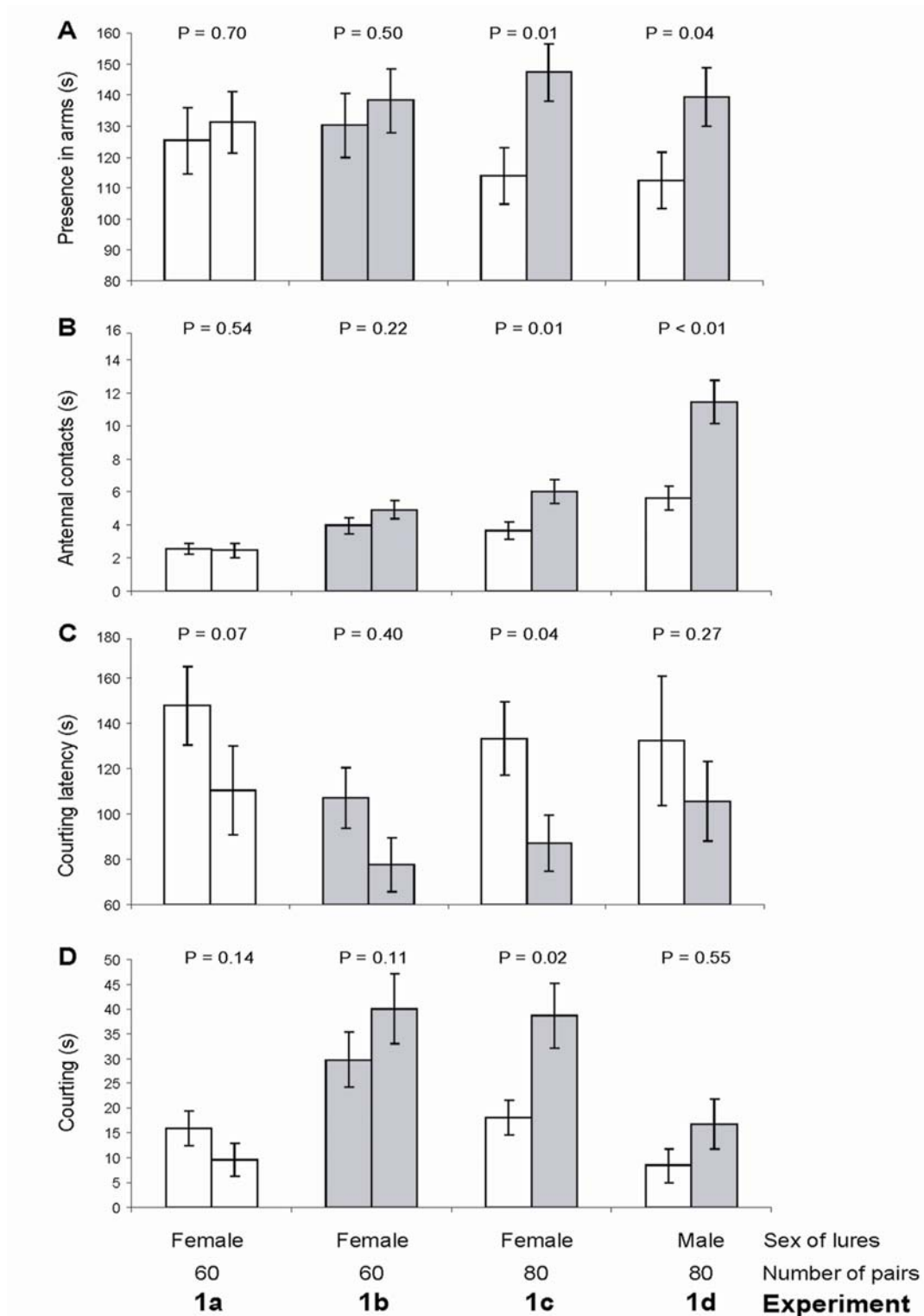


Figure 2: Mate choice by males. Four experiments evaluated mate preferences by males in relation to their relatedness to calling lures. Males were given a choice between: exp. 1a) two sibling female lures; exp. 1b) two non-sibling female lures; exp. 1c) a sibling female lure and a non-sibling female lure; exp. 1d) a sibling male lure and a non-sibling male lure. Test male behaviour was evaluated with: A) time spent with each calling lure in a Y-olfactometer arm; B) antennal contact durations with each calling lure; C) courting latency for each calling lure; D) courting durations in front of each calling lure. Open bars: sibling lures; grey bars: non-sibling lures. Means, in s, $\pm$ SE are shown. P = Wilcoxon test.

antennal contacting male lures than female lures (GLM, $\chi^2 = 164.8$, $z = 12.59$, $P < 0.01$), courting latency was longer when lures were males than when they were females (GLM, $\chi^2 = 12.9$, $z = 3.6$, $P < 0.01$), and males spent less time courting male lures than female lures (GLM, $\chi^2 = 1398.4$, $z = -35.9$, $P < 0.01$) (Figure 2). These data indicate that, in addition to relatedness, test males use antennal contact to assess the sex of the encountered lure.

Mate choice by females

Female mating preference was evaluated by giving them a simultaneous choice between two freely moving males in an experimental box, until mating occurred. Males were either siblings or non-siblings of test females.

When given a choice between two sibling males (exp. 2a, Figure 3) or two non-sibling males (exp. 2b), females mated with the male that displayed the most courting attempts. Similarly, in the presence of a sibling and a non-sibling male (exp. 2c, Figure 3), females persistently mated with the male that courted them the most vigorously. As non-sibling males performed more courting attempts than sibling males (non-siblings: 2.00 ± 0.28 , siblings: 1.16 ± 0.18 , $W = 2580$, $P = 0.04$), females mated more often with non-siblings (70.89 % mating) than with siblings (siblings: 23, non-siblings: 56, binomial test, $P < 0.01$). These data support the fact that females are selective and that they bias their choice towards males performing the most vigorous courtships, these males more often happened to be their non-siblings.

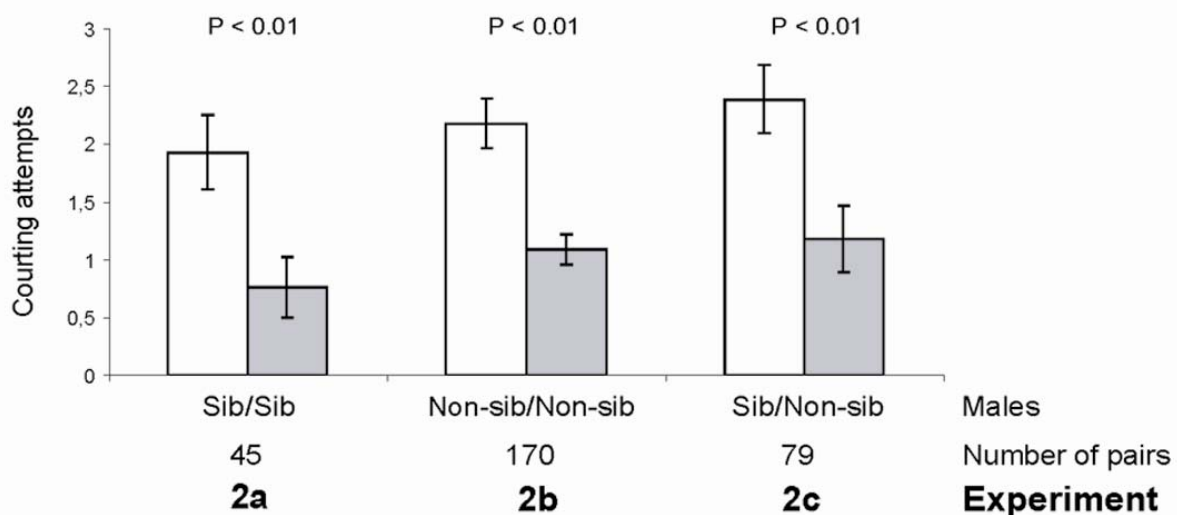


Figure 3: Mate choice by females. Three experiments investigated mate preference of females in relation to their relatedness to males. Females were given a choice between: exp. 2a) two siblings; exp. 2b) two non-siblings males; exp. 2c) a sibling and a non-sibling. Female mate choice was evaluated in relation to the number of courting attempts by males. Open bars: mated males; grey bars: non-mated males. Means $\pm$ SE are shown. P = Wilcoxon test.

Reproductive success of pairs

To estimate the reproductive success of pairs, successfully mated females (exp. 2a-c) were maintained isolated in their experimental boxes until their death. The total number of viable nymphs produced by females was significantly influenced by their lifespan and by their relatedness to males (ANCOVA, lifespan: $F_{1, 275} = 38.02$, $P < 0.01$; relatedness: $F_{1, 275} = 11.69$, $P < 0.01$). Inbred pairs produced less offspring than outbred pairs (Figure 4). Numbers of first ootheca offspring differed significantly between inbred and outbred females. This difference remained significant for the following oothecae and reached 13.54% at the females' death (Figure 4). The interaction between the two independent variables was not significant (lifespan $\times$ relatedness: $F_{1, 275} = 1.16$, $P = 0.28$).

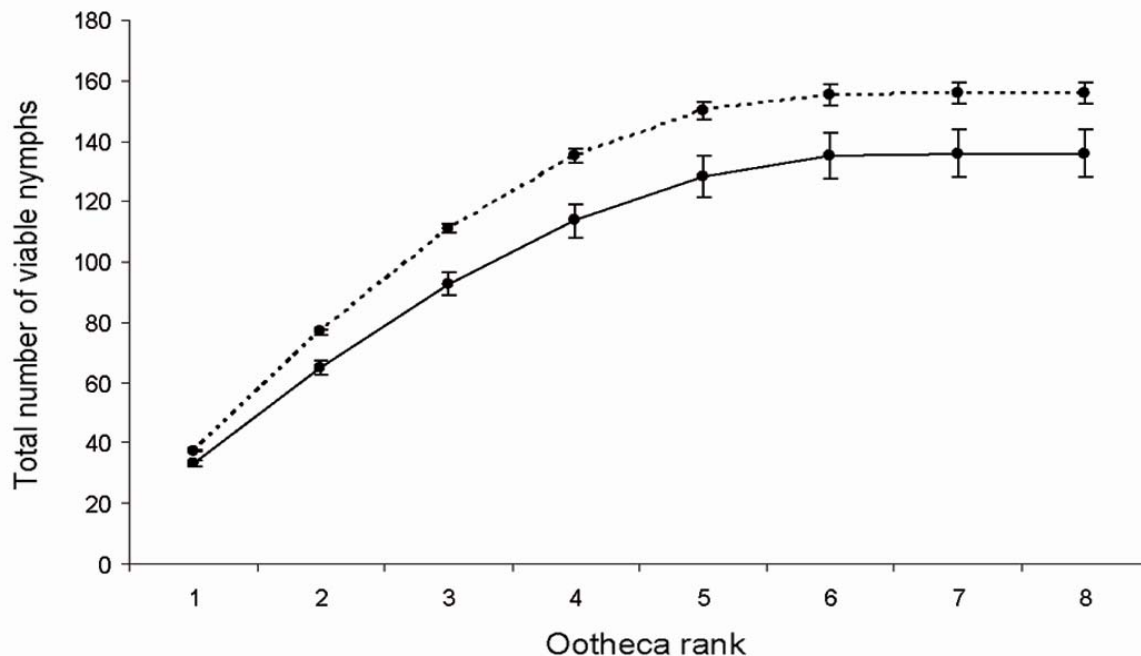


Figure 4: Reproductive success of inbred and outbred pairs. Cumulative mean number of viable nymphs produced per female (exp. 2a-c) in relation to ootheca production rank, until death of female. Comparisons of total numbers of offspring between inbred (63 replicates) and outbred pairs (212 replicates) were significant for each ootheca rank (Wilcoxon test, $P < 0.05$). Solid line: inbred pairs; dotted line: outbred pairs. Means $\pm$ SE are shown.

DISCUSSION

Our two complementary experiments (exp. 1-2) demonstrated that both male and female *B. germanica* exert some degree of mate choice. Although they use different mate selection criteria at different steps during the mating sequence, resulting pairings reveal selection for close inbreeding avoidance. Our reproductive success data support the adaptive value of this mating system.

Mate choice by males

Males in large *B. germanica* aggregates have opportunities to choose among simultaneously calling females with regard to their relatedness. In our experiments, males clearly biased their courting investment towards non-siblings female lures, suggesting male mating preference based on their relatedness to females. As they persistently preferred to court non-sibling partners, even when they were male lures, we can discard the hypothesis of cryptic information transfer (either chemical or mechanical) from females to males that would influence male decision. Consequently, this validates the hypothesis of precopulatory mate choice by males and *B. germanica* can be added to the growing list of species for which male mate selectivity has been reported (Gwynne 1981; Jones & Hunter 1993; Hill 1993; Admundsen & Forsgren 2001; Ryan & Altmann 2001; Gowaty *et al.* 2002; Chenoweth & Blows 2003; Drickamer *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2007; Thünken *et al.* 2007). Contrary to many systems where males show a preference for a given female phenotype, a system based on relatedness, like the one we evidence here, includes no "best females", as the quality of each female is primarily linked to her genetic relatedness to the encountered males.

Our results also yield information about the role of antennal contacts that occur at the beginning of the mating sequence. When males encountered female lures, a few antennal contacts were enough to trigger courting, whereas in the presence of male lures antennal contacts increased and courting decreased. These behavioural differences indicate that males assessed the sex of the potential partner through perception of the contact sex pheromone during the antennal contact phase. In addition, although our experiment did not allow us to examine possible roles of airborne pheromones, the fact that the first olfactometer arm visited was chosen randomly, even when the two lures differed in their relatedness, indicates that they did not select their mates via an airborne message. This result confirms our previous results in *B. germanica* (Lihoreau & Rivault 2009) and is in agreement with reports on many other insect species (Singer 1998; Vander Meer *et al.* 1998; Lenoir *et al.* 2001; Howard & Blomquist 2005) where kin recognition cues are carried by cuticular hydrocarbons and perceived through antennal contacts. At the beginning of the mating sequence, antennal

contacts allow males to assess key information (sex and relatedness) concerning the quality of the encountered partner and this helps them to decide whether to invest or not in vigorous courting displays. Antennal contacts may thus constitute a phase of chemical assessment of female quality rather than courtship phase *sensu stricto*.

Mate choice by females

After having attracted males in situ, calling *B. germanica* females are simultaneously courted by several potential partners and thus have the opportunity to exert actively a selection. In our experiments, females mated with the male that courted them the most vigorously. The absence of precopulatory intersexual agonistic interactions in *B. germanica* (Roth & Willis 1952; Breed *et al.* 1975) indicates that matings are not the result of potential male sexual coercion. Our data reveal a precopulatory female choice for males displaying the most vigorous courtships. As courtship vigour is strongly linked to male relatedness to females, females mated more frequently with non-sibling males than with sibling males. They thus seem to assess male quality by using, in part, courtship vigour as a phenotypic indicator. Nevertheless we cannot exclude that, as males, females use genetic relatedness assessment during antennal contacts with encountered partners to bias their choice towards non-siblings.

This preference for partners displaying the most intensive courtship signals has been observed in many other species where courtship vigour is used as a phenotypic indicator of fecundity (Andersson 1994). Females that mated with siblings produced up to 13.54% less viable nymphs than females that mated with non-siblings. By choosing males displaying the most vigorous courtships, females enhance their probability to mate with non-siblings and thus to avoid reproductive success impairments. As *B. germanica* females mate only once (Cochran 1979), this stresses the importance of being selective.

Conclusions

Our data revealed that *B. germanica* males and females express mating preferences. Both sexes base their mate choice on different criteria and select their partners at different steps of the mating sequence. After responding to the calling sex pheromone, males initiate antennal contacts with potential partners that give them the necessary information to assess their sex, their relatedness and to decide to invest or not in courtship. Males indicate their motivation to mate with less closely related females by displaying intense courtship sequences. As females primarily assess male quality through courtship intensity, they consequently choose the less closely related males. The resulting pairings are a consequence of mutual mate choice that favours close inbreeding avoidance. The impact on the reproductive success of pairs indicates

the importance of inbreeding costs in this species and the adaptive value of this mating system. Our results suggest that this common inbreeding avoidance strategy of males and females could be a key for the preservation of genetic diversity in cockroach meta-populations.

For the first time, we present empirical evidence of mutual mate choice based on relatedness and leading to inbreeding avoidance. This suggests that *B. germanica* males and females do not fall into the sexual conflict zone initially predicted by Parker's inbreeding conflict model (Parker 1979; 2006) and recently revised by Kokko and Ots (2006). Cockroaches may thus fulfil the requirements for which it should pay both sexes to avoid inbreeding. Models predict that species that incur high inbreeding costs and/or that present symmetric reproductive investments by both sexes, should exert mutual selectivity. Although inbreeding costs have been estimated at 13.54% for *B. germanica*, our data did not allow us to quantify clearly other parameters linked to the reproductive investment of each sex (e.g. male courtship cost, spermatophore production cost, oothecae production cost) that are necessary to draw further conclusions. The emergence of mutual mate choice theory, coupled with the growing amount of empirical evidence, indicates the need to consider male selectivity as a confounding variable in studies of female mate choice. Our study stresses that detailed behavioural analyses of mating sequences are a good method to revisit mating systems. These investigations would be of primordial interest to test theoretical models and to improve the way we understand sex roles.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. Cloarec & V. Durier for comments on the manuscript and F. Nassur for his technical help.

REFERENCES

- Admundsen T, Forsgren E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc Nat Acad Sci USA*. 98:13155-13160.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Anderson WW, Kim YK, Gowaty PA. 2007. Experimental constraints on mate preferences in *Drosophila pseudoobscura* decrease offspring viability and fitness of mated pairs. *Proc Nat Acad Sci USA*. 104: 4484-4488.
- Archie EA, Hollister-Smith JA, Poole JH, Lee PC, Moss CJ, Moldanado JE, Fleischer RC, Alberts SC. 2007. Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Mol Ecol*. 16:4138-4148.

- Bateman M. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2:349-368.
- Bateson PPG. 1983. Optimal outbreeding. In: Bateson PPG, editor. *Mate choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 257-277.
- Bell WJ, Vuturo SB, Bennett M. 1978. Endokinetic turning and programmed courtship acts of the male German cockroach. *J Insect Physiol*. 24:369-374.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 76:305-339.
- Breed M.D, Hinkle CM, Bell WJ. 1975. Agonistic behavior in the German cockroach, *Blattella germanica*. *Z Tierpsychol*. 39:24-32.
- Chenoweth SF, Blows MW. 2003. Signal trait sexual dimorphism and mutual sexual selection in *Drosophila serrata*. *Evol Dev*. 57:2326-2334.
- Clutton-Brock TH, Vincent ACJ. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rate of males and females. *Nature*. 351:58-60.
- Cochran DG. 1979. A genetic determination of insemination frequency and sperm precedence in the German cockroach. *Entomol Exp Appl*. 26:259-266.
- Cornwell PB. 1968. The cockroach. vol 1: A Laboratory Insect and an Industrial Pest. London (UK): Hutchinson & CO.
- Darwin C. 1874 *The descent of man and selection in relation to sex*. New York (NY): A.L. Burt.
- Drickamer LC, Gowaty PA, Wagner DM. 2003. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. *Anim Behav*. 65:105-114.
- Eliyahu D, Nojima S, Mori K, Schal C. 2008. New contact sex pheromone components of the German cockroach, *Blattella germanica*, predicted from the proposed biosynthetic pathway. *J Chem Ecol*. 34:229-237.
- Gowaty PA, Steinichen R, Anderson WW. 2002. Mutual interest between the sexes and reproductive success in *Drosophila pseudoobscura*. *Evol Dev*. 56:2537-2540.
- Gwynne DT. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*. 213:779-780.
- Hill GE. 1993. Male mate choice and the evolution of female plumage coloration in the house finch. *Evolution*. 47:1515-1525.
- Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol*. 50:371-393.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J Comput Graph Stat*. 5:299-314.
- Jennions MD, Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev*. 72:283-327.
- Johnstone RA. 1997. The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behav Ecol Sociobiol*. 40:51-59.

- Johnstone RA, Reynolds JD, Deutsch JC. 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*. 50:1382-1391.
- Jones IL, Hunter FM. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*. 362: 238-239.
- Kokko H, Monaghan P. 2001. Predicting the direction of sexual selection. *Ecol Lett*. 4:159-165.
- Kokko H, Johnstone RA. 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles, and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Phil Trans R Soc Lond B*. 357:319-330.
- Kokko H, Ots I. 2006. When not to avoid inbreeding. *Evolution*. 60:467-475.
- Lehmann L, Perrin N. 2003. Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal. *Am Nat*. 162:638-652.
- Lenoir A, D'Ettorre P, Errard C. 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu Rev Entomol*. 46:573-599.
- Lihoreau M, Rivault C. 2009. Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. *Behav Ecol*. 20:46-53.
- Lihoreau M, Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Anim Behav*. 75:1965-1972.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. *Behav Ecol*. 18:880-887.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. *Generalized Linear Models*. London (UK): Chapman & Hall.
- Moore AJ. 1988. Female preferences, male social status, and sexual selection in *Nauphoeta cinerea*. *Anim Behav*. 36:303-305.
- Moore PJ, Reagan-Wallin NL, Haynes KF, Moore AJ. 1997. Odour conveys status on cockroaches. *Nature*. 389:25-25.
- Mullins DE, Keil CB. 1980. Paternal investment of urates in cockroaches. *Nature*. 283:567-569.
- Nojima S, Nishida R, Kuwahara Y, Sakuma M. 1999. Nuptial feeding stimulants: a male courtship pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). *Naturwissenschaften*. 86:193-196.
- Nojima S, Schal C, Webster FX, Santangelo RG, Roelofs WL. 2005. Identification of the sex pheromone of the German cockroach, *Blattella germanica*. *Science*. 307:1104-1106.
- Owens IPF, Thompson DBA. 1994. Sex differences, sex ratio and sex roles. *Proc R Soc Lond B*. 258:93-99.
- Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Blum MS, Blum NA, editors. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. New-York (NY): Academic Press. p. 123–166.

- Parker AG. 1983. Mate quality and mating decisions. In: Bateson PPG, editor. Mate choice. Cambridge: Cambridge University Press. p. 141-166.
- Parker AG. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. Phil Trans R Soc Lond B. 361: 235-259.
- Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. Trends Ecol Evol. 11:201-206.
- Rivault C. 1989. Spatial distribution of the cockroach, *Blattella germanica*, in a swimming-bath facility. Entomol Exp Appl. 53:247-255.
- Rivault C. 1990. Distribution dynamics of *Blattella germanica* in a closed urban environment. Entomol Exp Appl. 57:85-91.
- Roth LM., Willis ER. 1952. A study of cockroach behavior. Am Mid Nat. 47:66-129.
- Ryan KK, Altmann J. 2001. Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. Behav Ecol Sociobiol.50:436-440.
- Servedio MR, Lande R. 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. Evolution. 60:674-685.
- Simmons LW. 1991. Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. Anim Behav. 41:493-501.
- Singer TL. 1998. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. Am Zool. 38:394-405.
- Thünken T, Bakker TCM, Badaulf SA, Kullmann H. 2007. Active inbreeding in a cichlid fish and its adaptive significance. Curr Biol. 17:225-229.
- Tregenza T, Wedell N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited Review Mol Ecol. 9:1013-1027.
- Trivers RL. 1972. Paternal investment and sexual selection. In: Campbell B, editor. Sexual selection and the descent of man. Chicago (IL): Aldine. p. 136-179.
- Vander Meer RK, Breed MD, Winston ML, Espelie KE. 1998. Pheromone communication in social insects. Ants, wasps, bees and termites. Boulder (CO): Westview Press.
- Waser PM, Austad SN, Keane B. 1986. When should animals tolerate inbreeding? Am Nat. 128:529-537.

ARTICLE 6 - Female quality variance explains male selectivity in a non-sex role reversal species

Mathieu Lihoreau & Colette Rivault

UMR 6552, Éthologie Animale et Humaine, CNRS, Université de Rennes 1, Campus Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Article soumis à *Proceedings of the Royal Society of London B*.
(soumis le 10/01/2008).

ABSTRACT

Conventional sex roles imply choosy caring females and indiscriminating competing males. However, growing experimental data as well as theoretical models suggest that male choosiness is more common than expected. While male mate selectivity is clearly linked to high mating investment in sex-role reversal species, with choosy caring males and indiscriminating competing females, the key factors involved in the evolution of male selectivity in non-sex-role reversal species when males invest little in reproduction, are still debated. Here, we investigated factors associated with male selectivity in a non-sex-role reversal species, the cockroach *Blattella germanica* L., where both sexes exert mutual mate choice to avoid inbreeding. We focused on i) potential reproduction rates of males without constraints due to female availability and inter-male competition; ii) effective reproduction rates of males with these constraints; and iii) female quality variance in relation to their relatedness to males. We demonstrated that males fertilize females successfully during their entire adult life, suggesting a high potential rate of reproduction with low mating investment. However, under constraining conditions due to female availability and inter-male competition, males are restricted to one mating at the most. In accordance with theoretical predictions, our results suggest that the large spectrum of female quality variance due to genetic relatedness is a major cause for the evolution of male selectivity in this non-sex-role reversal species.

Keywords: *Blattella germanica*; male mate selectivity; inbreeding avoidance; reproduction rate.

INTRODUCTION

Sexual selection arises from differential reproductive success based on intra-sexual competition and mate choice (Andersson 1994). A fundamental question raised by the evolution of mating systems addresses the respective roles of members of each sex while making mating decisions (Kokko & Johnstone 2002). The “classical scenario” concerns species in which one sex is choosy and the other sex invests in competition to gain access to mates. For a long time, female selectivity and male competition have been the paradigm (i.e. conventional sex role), because female investment in gamete production and in parental care is higher than that of males (Darwin 1874; Bateman 1948; Williams 1966; Trivers 1972). This asymmetry in resource allocation between sexes induces lower female potential reproduction rates (i.e. maximum rate of reproduction when not constrained by mate availability) and a male-biased operational sex ratio (i.e. the ratio of males versus females available for mating at a given time) that in turn lead males to compete for access to females (Emlen & Oring 1977;

Clutton-Brock & Vincent 1991; Clutton-Brock & Parker 1992; Vincent *et al.* 1992; Parker & Simmons 1996). On the other hand, some reports, although less frequent, highlight the occurrence of reversed sex roles when males are choosy and females compete, in association with high mating investment by males (e.g. costly ejaculates, paternal care) and female-biased operational sex ratios (e.g. Gwynne 1981, 1990; Gwynne & Simmons 1990).

Despite its elegant simplicity, this classical scenario has not stood up well to the challenge of biological complexity. In fact, a wealth of information shows that the true spectrum of sexual selection is much broader and reveals that in many species both sexes compete and are choosy (Cunningham & Birkhead 1998; Kokko & Jennions 2008). These ideas have been elaborated within the complex theoretical framework of mutual mate choice (Parker 1983; Owens & Thompson 1994; Deutsch & Reynolds 1995; Johnstone *et al.* 1996; Johnstone 1997; Kokko and Monaghan 2001; Kokko & Johnstone 2002; Servedio & Lande 2006) highlighting that at least three parameters must be taken into account to predict the evolution of selectivity: i) mating investment (e.g. parental care); ii) constraints on finding mates and assessing their quality (e.g. operational sex ratio); and iii) variance of quality of potential mates (e.g. mate fecundity). In particular, one of the novelties of these models is that they highlight the importance of mate quality variance and lower the role of biased operational sex ratios in the evolution of selectivity.

Although experimental reports of mutual mate choice are still relatively scarce (Jones & Hunter 1993; Ryan & Altmann 2001; Gowaty *et al.* 2002; Chenoweth & Blows 2003; Drickamer *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2007), they provide insightful data to test and validate predictions of sex role theory (Kokko *et al.* 2006; Kokko & Jennions 2008). Whereas research on the evolution of male selectivity focuses on the small minority of species presenting sex-role reversal, little is known about non-sex-role-reversal species (i.e. conventional sex-role species). In fact, a wealth of information suggests that male selectivity in these species arises in systems where males contribute little more than sperm production to reproduction (Bonduriansky 2001). Male choosiness should then be primarily linked to a large variance in female fecundity, and consequently male mating investment and male-biased operational sex-ratio become less important.

Our aim here was to investigate factors associated with male selectivity in a non-sex-role reversal species when both sexes exert mutual mate choice. We focused on the three key parameters generally taken into account by theoretical models to predict the evolution of mate selectivity: i) male mating investment; ii) constraints on males' mating opportunities; and iii) variance of female quality. The group-living cockroach *Blattella germanica* (L.) offers excellent opportunities to investigate these questions as both males and females are known to

be selective when choosing a mate (Lihoreau *et al.* 2008). In this species, individuals live in aggregates with an equilibrated adult sex-ratio (Ross & Mullins 1995). Because of their low dispersion rates (Rivault 1990), group members share high levels of relatedness and members of both sexes exhibit precopulatory mate choice to avoid inbred matings (Lihoreau *et al.* 2007; Lihoreau & Rivault 2009). Males court preferentially non-sibling females who in turn, choose the most vigorously courting males (Lihoreau *et al.* 2008). While female mate choice may primarily rely on their high investment in embryonic parental care (bearing oothecae until nymphs hatch) (Roth & Willis 1955; Mullins & Keil 2002), males never provide parental care (Rust *et al.* 1995). Therefore, the question of why males are selective still remains.

In fact, little information is available about the total mating investment of males, their potential reproduction rates and fitness benefits linked to inbreeding avoidance. Here, we investigated these parameters to understand the causalities of selectivity of *B. germanica* males. First, we evaluated male mating investment by estimating their potential reproduction rates in a situation without constraints on female availability and without inter-male competition. Then, we estimated the effective reproduction rates of males by testing them in groups with an equilibrated sex-ratio. Finally, we evaluated fitness benefits associated with female quality variance by comparing fecundity of females in inbred matings to that of females in outbred matings.

MATERIAL AND METHODS

Experimental subjects

All experimental subjects came from our *B. germanica* laboratory stock culture. They were reared and tested at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, under an artificial 12h light-12h dark cycle. Mature oothecae were collected from freely-mated gravid females and placed in individual rearing boxes (80 mm in diameter $\times$ 50 mm high) where they hatched. Sibling nymphs remained grouped in these rearing boxes until they became adult (approximately 55 days later). From their imaginal moult until the beginning of tests, adults issued from a given ootheca were separated by sex to preserve their virginity, but remained in groups to avoid delaying sexual maturation (Lihoreau *et al.* 2008). A colour code (spot of paint on the pronotum) discriminated i) siblings issued from a same ootheca ($r = 0.5$) from ii) non-siblings issued from different oothecae ($0 \leq r < 0.5$). These rearing conditions did not affect kin recognition abilities of test cockroaches because relatedness assessment in this species is based on genetically inherited cues (cuticular hydrocarbon profiles), independently of familiarity (Lihoreau & Rivault 2009). Each experimental subject was tested only once.

Mating experiments

Potential reproduction rate of males

Experiment 1 investigated the life-long ability of males to mate and to fecund females when there were no restrictions on availability of receptive females and no inter-male competition. The batches of virgin females in each male box were renewed regularly from the time males became adult until their death (male lifespan range: 57-146 days). Immediately after their imaginal moult, test males were placed in individual experimental boxes (140 mm in diameter $\times$ 30 mm high) with water, food and a shelter. From then on, ten receptive virgin females (seven days after their imaginal moult) that were not the male's siblings were introduced simultaneously into each male box and left in for 25 days (sex-ratio = 1:10). To control genetic variability, the ten females were siblings. After 25 days, these females were removed from the male's box and were replaced by ten young receptive virgin females. The total number of successful matings of each test male was assessed by the fecundity of females. As the latency between mating and hatching of the first ootheca is stable in our *B. germanica* strain (24.11 ± 0.31 days, $N = 660$ females), we were able to infer the order with which each female mated with the test male by referring to the hatching date of their first ootheca. This experiment was replicated 30 times.

Effective reproduction rate of males

Experiments 2a-d investigated the ability of males to mate when they were in a group with an equilibrated sex-ratio (four males and four females) simulating natural conditions. Because mate choice is primarily linked to relatedness in this species, the quality of males, as competitors, depends on their relatedness (siblings or non-siblings) to females. Males were tested at the beginning of their sexual maturity, estimated, from experiment 1 data, at eight days after their imaginal moult. On day seven after their imaginal moult, males were placed individually in plastic Eppendorf tubes and simultaneously, a group of four sibling receptive virgin females were placed in each experimental box. These boxes (140 mm in diameter $\times$ 30 mm high) contained water, food and a piece of cardboard acting as shelter and placed upright so that cockroaches were never hidden from the experimenter's eye. The next day, just before nightfall (i.e. before the beginning of the cockroach activity phase), four males were introduced into each female box (sex-ratio = 1:1). Males were allowed to walk freely from their Eppendorf tubes into the female boxes, thus avoiding stress due to CO₂ anesthesia and manipulation by the experimenter. From then on, scan samples recorded their activity by direct observations at 30 min intervals, night and day for 25 days, to identify mating partners. This scan interval was chosen because mating generally lasts more than one hour (Lihoreau *et*

al. 2008). During the night phase, observations were recorded under red light not perceived by cockroaches (Koehler *et al.* 1987).

Four experiments (exp. 2a-d) evaluated the reproduction rate of each male in relation to its relatedness with its group members (Table 1). Males were either siblings or non-siblings of the four females in their group and the proportion of non-sibling males to females within the group varied between experiments from 0% (exp. 2a) to 100% (exp. 2d). To control genetic variability, when several non-sibling males were introduced into the female group they were all sibling brothers. To compare reproduction rates of males in relation to their relatedness with their group members, a focus male of each type (either the females' sibling or their non-sibling) was chosen randomly in each group (using function `runif` in R.2.2.1.). Mean matings rates of focus males were then compared among experiments.

Table 1: Group composition in experiments 2a-d. Groups were composed of four males and four sibling females. Males were either siblings or non-siblings of the four females of the group. To control for genetic variability, when several non-sibling males were introduced in the female groups, they were sibling brothers.

Experiment	Number of replicates	Number of sibling males	Number of non-sibling males
2a	23	4	0
2b	28	3	1
2c	23	2	2
2d	33	0	4

Female fecundity

Male reproductive success was estimated in experiments 1 and 2 by the total number of offspring they sired. This implied recording the fecundity of each female from her unique mating until her death (range: 27 - 245 days, $N = 929$). All mated females (exp. 1: $N = 611$; exp. 2a: $N = 63$; exp. 2b: $N = 80$; exp. 2c: $N = 66$; exp. 2d: $N = 109$) were maintained isolated in a plastic box (80 mm in diameter $\times$ 50 mm high). The number of fertile oothecae each female produced and the number of viable nymphs hatching from each of these oothecae were recorded daily. After hatching, empty fertile oothecae were opened under a binocular microscope ($\times 25$) to count the number of remaining non-viable embryos. Adding the numbers of viable nymphs and of aborted embryos in a given ootheca gave the total number of fertilized eggs.

Experiment 1 fecundity data allowed us to evaluate the total number of matings by males, and the fertility of each mating in relation to i) the number of previous matings, and ii) the interval between successive matings. Experiment 2 fecundity data allowed us to evaluate the effect of

inbreeding depression by comparing the fecundity of females in inbred and in outbred matings. As we never observed multiple matings by females under our experimental conditions (exp. 2a-d), female fecundity estimated the reproductive success of a pair.

Statistical analyses

Data were analysed using R.2.2.1. (R Development Core Team 2007). Analyses of variance (ANOVAs) and generalized linear model (GLMs) statistical methods evaluated the effects of different explicative variables and factors (male age, group composition) on males' mating rates. ANOVAs and analyses of covariance (ANCOVAs) estimated the effects of the different explicative variables and factors (female lifespan, mating rank of female, latency between two matings by a given male, ootheca rank) on the number of fertilized eggs and on the number of viable nymphs issued from each mating. Wilcoxon tests compared means of the recorded fecundity parameters (numbers of fertilized eggs, numbers of viable nymphs and numbers of aborted embryos) between inbred and outbred matings. All means are given with standard errors.

RESULTS

Potential reproduction rate of males

Males were presented 47.33 ± 2.44 virgin females (4.73 ± 0.24 batches) during their whole adult life (114.43 ± 5.68 days). All of them mated at least once, and on average 20.37 ± 1.30 times (Figure 1). Consequently they mated with 43.47 ± 0.02 % of the available females, at a rate of 0.19 ± 0.01 matings per day. Males mated during all their adult life, from day 8 after their imaginal moult to shortly before their death (range day 8 - day 141). However, mating rates peaked between day 16 and day 50, i.e. with the first two female batches, and then decreased slightly with time until death (Figure 1).

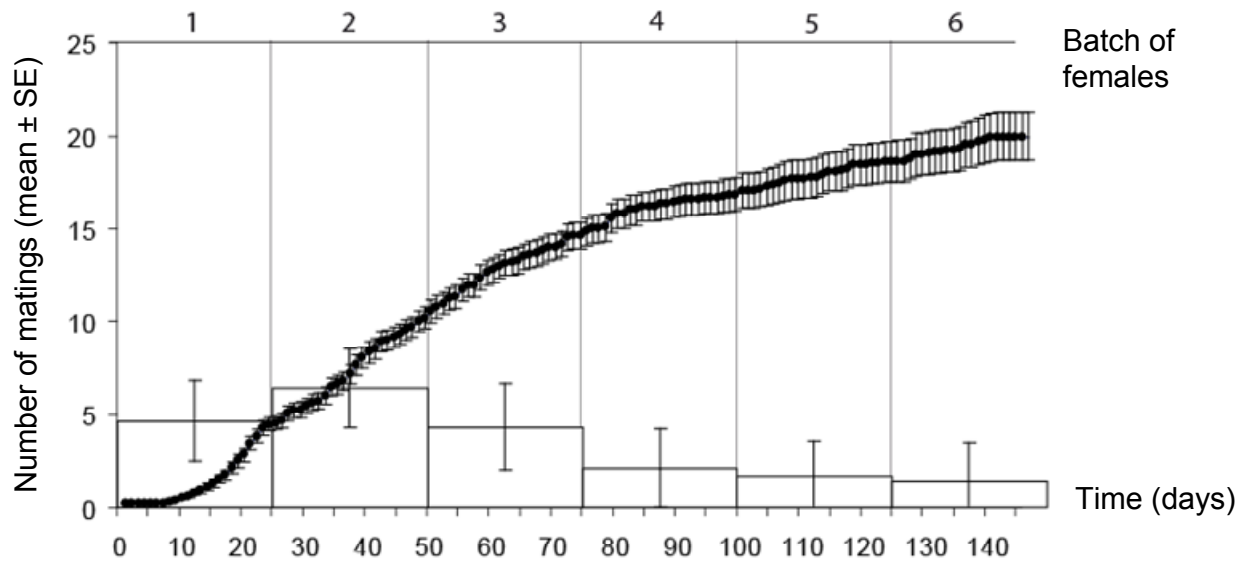


Figure 1: Potential reproduction rate of males without constraints in receptive female availability and no inter-male competition (exp. 1). Straight line: cumulated numbers of matings by males in relation to time (in days) since imaginal moult. Histograms: Numbers of matings by males in relation to successive female batches (1-6). GLM tested the influence of time (i.e. age of male) on mating rate by males (i.e. number of matings/days) (GLM with Poisson errors, $\chi^2_{1,29} = 93.564$, $P < 0.001$). $N = 30$ replicates.

When males were able to mate several times, they sired 1789.87 ± 120.10 viable offspring. The total number of fertilized eggs produced by each mated female was significantly influenced by the female's lifespan, however, neither mating history of males (i.e. the rank with which females mated), nor the latency between two successive matings had a significant effect on the production of fertilized egg (ANCOVA lifespan: $F_{7,604} = 1004.109$, $P < 0.001$; female rank: $F_{7,604} = 1.251$, $P = 0.264$; time latency: $F_{7,604} = 1.974$, $P = 0.161$, all interactions $P > 0.05$). Similarly, the total number of viable nymphs (i.e. fertilized eggs that hatched) was influenced by the female's lifespan but not by her mating rank nor by the latency between two successive matings of the male (ANCOVA lifespan: $F_{7,604} = 910.65$, $P < 0.001$; female rank: $F_{7,604} = 0.901$, $P = 0.264$; latency: $F_{7,604} = 1.349$, $P = 0.246$, all interactions $P > 0.05$). Males are thus able to fertilize females with similar fertilization rates during all their life. This meant that they did not experience sperm depletion, even when they mated several times on the same day, as in batches 1 and 2 (Figure 1), and reveals a high potential rate of reproduction.

Our results also demonstrate that the total number of fertilized eggs per ootheca decreased progressively as females aged, and simultaneously, the number of aborted embryos per ootheca increased (Figure 2). This progressive increase of embryonic lethality highlights an effect of ageing on the process of brood production by females.

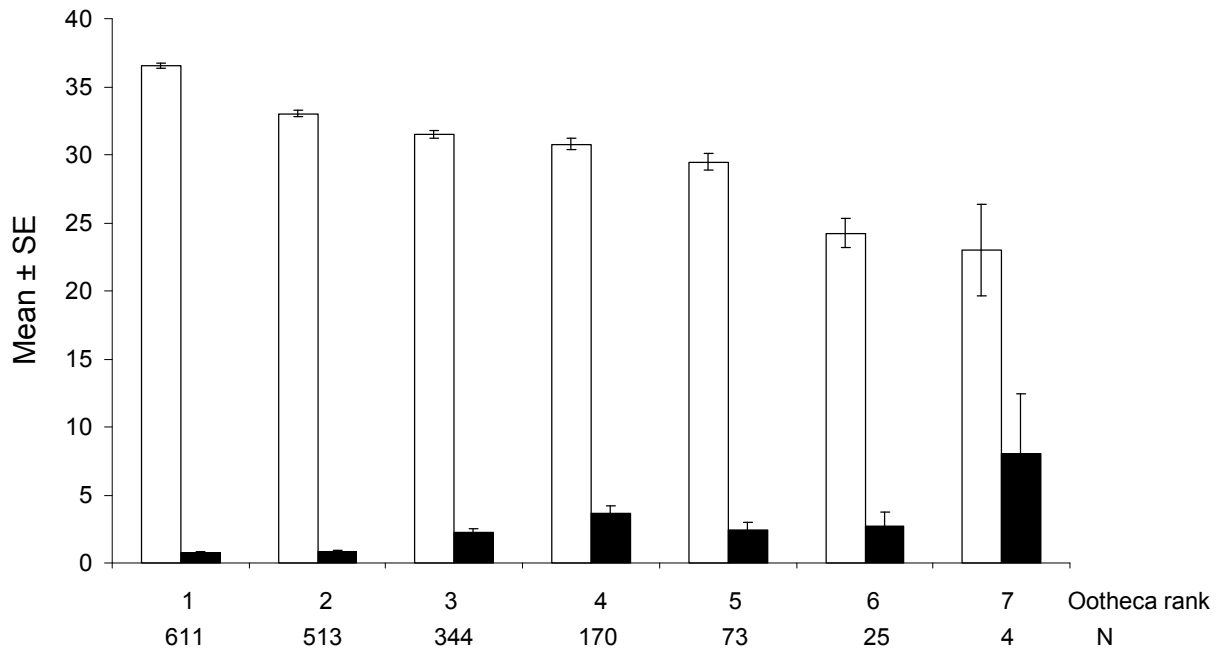


Figure 2: Fertilized eggs production per female in relation to ootheca rank (exp. 1). Histograms represent total numbers of fertilized eggs (white bars) and numbers of aborted embryos (black bars) per ootheca, in relation to rank of production of ootheca (from 1 to 7). One-way ANOVAs tested the influence of ootheca rank on the number of fertilized eggs per ootheca ($F_{1,1740} = 87.388$, $P < 0.001$) and the influence of ootheca rank on the number of aborted embryos per ootheca ($F_{1,1740} = 21.235$, $P < 0.001$). N : number of replicates.

Effective reproduction rate of males

In all four experiments (exp. 2 a-d), the total numbers of matings in a group were similar (2.92 ± 0.10 matings/group; ANOVA: $F_{1,106} = 0.296$, $P < 0.828$). This allowed us to compare the proportions of matings by females and by each type of males (siblings/non-siblings) in the four group compositions. None of the females mated more than once. On the contrary, male mating rates strongly depended on their relatedness with females and with other competitors in the group (Figure 3). The mating rates of sibling males did not differ significantly in relation to male group composition (GLM with Poisson errors, $\chi^2_{1,73} = 0.090$, $P = 0.956$) and always remained at low levels (0.49 ± 0.07 matings/male). On the other hand, the mating rates of non-sibling males increased when their proportions in the group decreased (GLM with Poisson errors, $\chi^2_{1,83} = 8.466$, $P = 0.015$). Mating rates of non-sibling males reached their highest level (1.21 ± 0.23 matings/male) in groups with only one non-sibling male (exp. 2b). Therefore, the rarer non-sibling males were, the higher their mating rates were. This result shows that relatedness differences benefited only non-sibling males, sibling males' mating rates always remained at their low level.

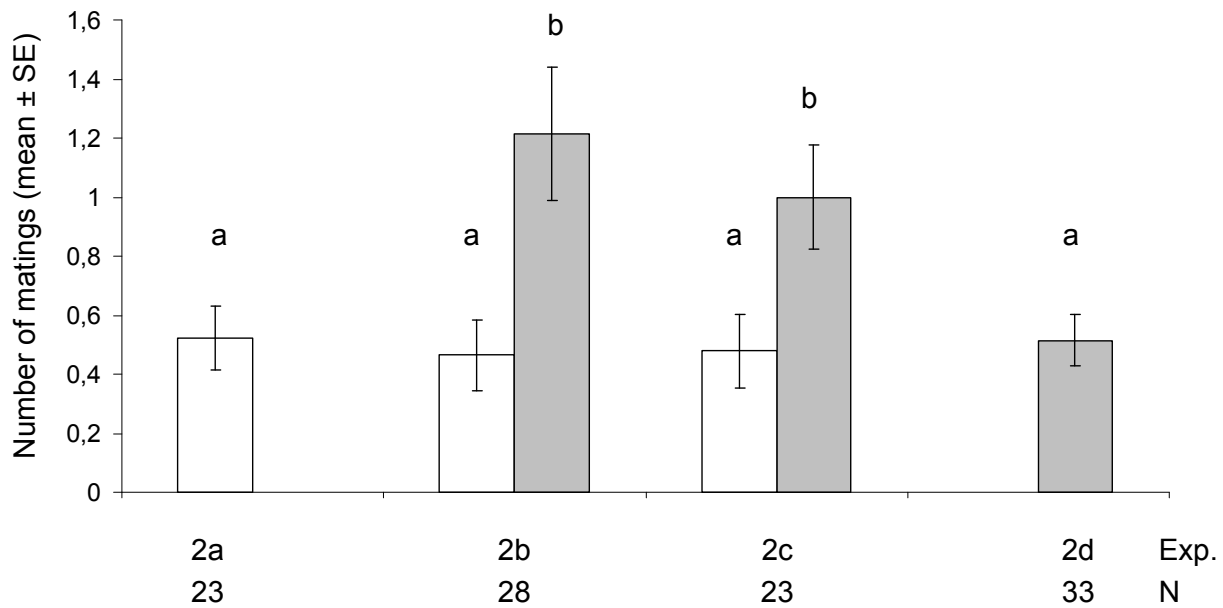


Figure 3: Male effective rate of mating under constraints (with inter-male competition and restricted receptive female availability) (exp. 2 a-d). Males were either siblings or non-siblings to the four females in the group. Histograms represent numbers of matings per sibling male (white bars) and per non-sibling male (grey bars). GLM tested the influence of the experimental situation (exp. 2a-d) on mating rates of sibling and non-sibling males (GLM with Poisson errors, $\chi^2_{1,157} = 18.98$, $P = 0.002$). Letters (a, b) above bars indicate significant differences between numbers of matings (z-tests, $P < 0.05$). N: number of replicates.

Inbreeding effect

All 318 matings observed in exp. 2 a-d were successful. The total number of fertilized eggs produced by females was significantly influenced by female lifespan, but neither by male mating history (i.e. the rank with which females mated), nor by latency between two successive male matings, both in outbred matings (ANCOVA lifespan: $F_{7,175} = 6.412$, $P = 0.014$; female rank: $F_{7,175} = 0.003$, $P = 0.956$; time latency: $F_{7,175} = 0.825$, $P = 0.367$, all interactions $P > 0.05$) and in inbred matings (ANCOVA lifespan: $F_{7,129} = 6.700$, $P = 0.010$; female rank: $F_{7,129} = 1.084$, $P = 0.3054$; time latency: $F_{7,129} = 0.036$, $P = 0.851$, all interactions $P > 0.05$). Like in exp.1, these results demonstrate that males did not experience sperm depletion after their first mating and that they fertilized females with similar quantities of sperm, whatever their mating history. However, although the total numbers of fertilized eggs were similar in outbred and in inbred matings, the total numbers of viable nymphs differed significantly between the two types of matings (Figure 4). Inbred matings produced less viable nymphs than outbred matings. This difference is due to a higher proportion of aborted embryos in inbred matings, suggesting the occurrence of gamete incompatibility related to inbreeding.

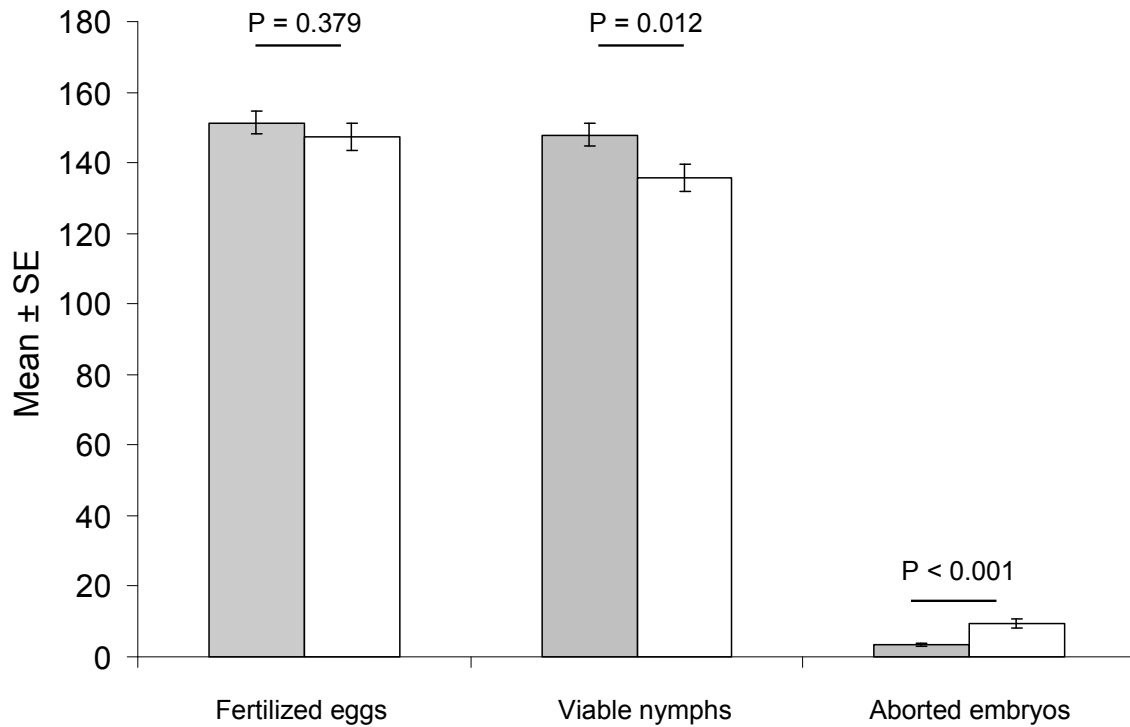


Figure 4: Inbreeding effect (exp. 2a-d). Histograms show the total number of fertilized eggs, of viable nymphs and of aborted embryos produced per female in outbred matings (grey bars, $N = 182$) and in inbred matings (white bars, $N = 136$). P : Wilcoxon test.

Again, like in exp.1, we observed a progressive decline of the numbers of fertilized eggs per ootheca (ANOVA outbred matings: $F_{1,181} = 326.75$, $P < 0.001$; inbred matings: $F_{1,135} = 154.08$, $P < 0.001$) and an increase of the numbers of aborted embryos per ootheca (ANOVA outbred matings: $F_{1,181} = 13.20$, $P < 0.001$; inbred matings: $F_{1,135} = 30.43$, $P < 0.001$) in relation to age of female, whatever the type of mating. This observed decrease in fecundity due to female aging does not depend on relatedness between mating partners.

DISCUSSION

Our results highlight the fact that male mate selectivity in a non-sex-role reversal species can occur even when mating investment of males is low and constraints on mate availability are high. Although *B. germanica* males have a high potential rate of reproduction, their effective mating rate is limited both by the biased operational sex-ratio and by inter-male competition. Male mate selectivity is thus primarily linked to female quality variance, mainly based on genetic relatedness between mating partners.

High potential rate of reproduction

As suggested by preliminary observations (Ueda *et al.* 1969; Curtis *et al.* 2000), our results, based on large samples of cockroaches, show that *B. germanica* males are able to mate during their whole adult life when there are no restrictions on receptive female availability and no inter-male competition. Male mating rates reach a peak during a short period following sexual maturity and then progressively decrease with age. The novelty of our results is that whatever the number of females they have already mated and whatever the time interval since their last mating, males fecund females with similar fertilization rates. During their whole life, they are able to provide ejaculates with sufficient quantities of sperm to allow females to continue to produce fertile oothecae until they die. Contrary to many species in which polygyny induces sperm depletion (e.g. Preston *et al.* 2001; Jones & Elgar 2004; Harris & Moore 2005), the fact that all eggs in all the oothecae produced by our experimental females were always fertilized (no smaller or half-fertilized oothecae were observed) means that males' ejaculates were never sperm-depleted. Therefore, in addition to low costs associated with intrasexual competition (Breed *et al.* 1975) and parental care (Rust *et al.* 1995) by *B. germanica* males, our study suggests low physiological costs associated not only with sperm production, but also with production of spermatophore envelope and tergal gland secretions that are considered nuptial gifts in this species (Mullins & Keil 1980; Nojima *et al.* 1996; Nojima *et al.* 1999). These results thus reveal high potential reproduction rates of males and suggest a low investment in mating.

Low effective rate of reproduction

Interestingly, our experiments revealed that after mating only once, females have sufficient sperm to fertilize their entire life-long ootheca production. As they never re-mate between production of successive oothecae (Cochran 1979), our results validate the conclusion that *B. germanica* females mate only once during their life time. Consequently, this difference in potential reproduction rates between males and females bias the operational sex-ratio towards males and put drastic constraints on their mating opportunities, as indicated by the mean number of matings per male in our groups (0.72 ± 0.04 matings/male, $N = 472$). As old males are less competitive than young males (Ross 1978), our results strongly suggest that males rarely mate more than once during their whole life time. Nevertheless, males may gain supplementary mating opportunities depending on their relatedness to the other males in the group. We know that non-sibling males have an advantage over sibling males to gain access to matings (Lihoreau *et al.* 2007, 2008). Our results also demonstrate that the rarer they are in the group, the higher are their re-mating opportunities. Consequently, this allows us to predict that males would benefit by dispersing from their original aggregate, and this dispersion

would increase their probability to mate or to re-mate. On the contrary, dispersion would be less beneficial for females as they can always find a mating partner (sibling or non-sibling) within their aggregates. As there is no evidence of an active dispersion strategy in this species (Rivault 1990), one could expect that males could benefit from passive dispersion by human transport, thus overriding constraints due to costs of dispersion and patchiness of the urban environment.

High costs of inbreeding

Previous studies demonstrated that *B. germanica* females in inbred matings produced fewer viable nymphs than females mated with non-siblings (Lihoreau *et al.* 2007, 2008), but it was not possible to reject either of the hypotheses that could explain this difference: i) cryptic male choice through differential investment in spermatophore production (Eberhard 1996); ii) cryptic female choice through differential use of their sperm reserve (Thornhill & Alcock 1983); or iii) inbreeding depression effects in the first generation. In the present study, the fact that females mated only once and produced similar quantities of fertilized eggs whatever their relatedness with their mating partner, allows us to reject the two hypotheses of precopulatory cryptic choice. Our fecundity data clearly demonstrate the occurrence of inbreeding depression through an increase of embryonic lethality in inbred matings. This result means that quality variance of females is linked to genetic relatedness to their mating partner. By mating with non-sibling females, males thus avoid inbreeding costs that can reach 10% of their direct fitness.

Conclusions

According to theoretical sex-role models (Parker 1983; Owens & Thompson 1994; Deutsch & Reynolds 1995; Johnstone *et al.* 1996; Johnstone 1997; Kokko & Monaghan 2001) (Kokko & Johnstone 2002; Servedio & Lande 2006), when both mating investment by males is low and operational sex-ratio is male-biased, indiscriminative males should be selected. However, our study in *B. germanica* highlights the fact that male selectivity can occur in a non-sex-role reversal species despite these two constraints. Our results strongly suggest that female quality variance, linked to genetic relatedness of mating partners, is sufficient to explain the evolution of male mate selectivity in this species. According to predictions of inbreeding conflict models (Parker 1979; Parker 2006), both sexes should be selective in their mate choice to avoid inbreeding when inbreeding depression effects are strong, whatever the asymmetries in mating investment between sexes. Our results suggest that *B. germanica* cockroaches fit this case and that mutual mate choice is primarily a consequence of the strength of inbreeding depression. As reported here, experimental studies of systems where members of both sexes

exhibit a mate choice is a promising tool to test and to validate predictions of evolutionary models of sex roles.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. Cloarec for comments on the manuscript and F. Nassur for technical help. This work was funded by a Ph.D. grant from the French Ministry for Research to M. Lihoreau.

REFERENCES

- Anderson WW, Kim YK, Gowaty PA. 2007. Experimental constraints on mate preferences in *Drosophila pseudoobscura* decrease offspring viability and fitness of mated pairs. *Proc Nat Acad Sci USA*. 104:4484-4488.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Bateman M. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2:349-368.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 76:305-339.
- Breed MD, Hinkle CM, Bell WJ. 1975. Agonistic behavior in the German cockroach, *Blattella germanica*. *Z Tierpsychol*. 39:24-32.
- Chenoweth SF, Blows MW. 2003. Signal trait sexual dimorphism and mutual sexual selection in *Drosophila serrata*. *Evol Dev*. 57:2326-2334.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q Rev Biol*. 67:737-456.
- Clutton-Brock TH, Vincent ACJ. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rate of males and females. *Nature*. 351:58-60.
- Cochran DG. 1979. A genetic determination of insemination frequency and sperm precedence in the German cockroach. *Entomol Exp Appl*. 26:259-266.
- Cunningham EJA, Birkhead TR. 1998. Sex roles and sexual selection. *Anim Behav*. 56:1311-1321.
- Curtis CE, Huber I, Calhoun RE. 2000. Fecundity of male *Blattella germanica* (Blattaria: Blattellidae) exposed to multiple virgin females. *Entomol News*. 111:371-374.
- Darwin C. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. New-York (NY): AL. Burt.
- Deutsch JC, Reynolds JD. 1995. Design and sexual selection; the evolution of sex differences in mate choice. *Perspect Ethol*. 11:297-323.
- Drickamer LC, Gowaty PA, Wagner DM. 2003. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. *Anim Behav*. 65:105-114.

- Eberhard WG. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*. 197:215-223.
- Gowaty PA, Steinichen R, Anderson WW. 2002. Mutual interest between the sexes and reproductive success in *Drosophila pseudoobscura*. *Evol Dev*. 56:2537-2540.
- Gwynne DT. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*. 213:779-780.
- Gwynne DT. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *Am Nat*. 136:474-484.
- Gwynne DT, Simmons LW. 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature*. 346:171-174.
- Harris WE, Moore PJ. 2005. Sperm competition and male ejaculate investment in *Nauphoeta cinerea*: effects of social environment during development. *J Evol Biol*. 18:474-480.
- Johnstone RA. 1997. The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behav Ecol Sociobiol*. 40:51-59.
- Johnstone RA, Reynolds JD, Deutsch JC. 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*. 50:1382-1391.
- Jones IL, Hunter FM. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*. 362:238-239.
- Jones TM, Elgar MA. 2004. The role of male age, sperm age and mating history on fecundity and fertilization success in the hide beetle. 271:1311–1318.
- Koehler PG, Agee HR, Leppla NC, Patterson RS. 1987. Spectral sensitivity and behavioral response to light quality in the German cockroach. *Ann Entomol Soc Am*. 80:820-822.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol*. 21:919-948.
- Kokko H, Jennions MD, Brooks R. 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 37:43-66.
- Kokko H, Johnstone RA. 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles, and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Phil Trans R Soc Lond B*. 357:319-330.
- Kokko H, Monaghan P. 2001. Predicting the direction of sexual selection. *Ecol Lett*. 4:159-165.
- Lihoreau M, Rivault C. 2009. Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. *Behav Ecol*. 20:46-53.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. *Behav Ecol*. 18:880-887.

- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2008. Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding. *PLoS ONE*. 3:e3365.
- Mullins DE, Keil CB. 1980. Paternal investment of urates in cockroaches. *Nature*. 283:567-569.
- Nojima S, Masayuki S, Yasumasa K. 1996. Polyethylene glycol film method: a test for feeding stimulants of the German cockroach *Blattella germanica* (L.)(Dictyoptera: Blattellidae). *Appl Entomol Zool*. 31:537-546.
- Nojima S, Nishida R, Kuwahara Y, Sakuma M. 1999. Nuptial feeding stimulants: a male courtship pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). *Naturwissenschaften*. 86:193-196.
- Owens IPF, Thompson DBA. 1994. Sex differences, sex ratio and sex roles. *Proc R Soc Lond B*. 258:93-99.
- Parker AG. 1983. Mate quality and mating decisions. In: Bateson P, editor. *Mate choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 141-166.
- Parker AG. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil Trans R Soc Lond B*. 361:235-259.
- Parker AG, Simmons LW. 1996. Parental investment and the control of sexual selection: predicting the direction of sexual competition. *Proc R Soc B*. 263:315-321.
- Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Blum MS, Blum NA, editors. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. New-York (NY): Academic Press. p. 123–166.
- Preston B, Stevenson I, Pemberton J, Wilson K. 2001. Dominant males lose out by sperm depletion. *Nature*. 409:681-682.
- R Development Core Team. 2007. *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing edition. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.
- Rivault C. 1990. Distribution dynamics of *Blattella germanica* in a closed urban environment. *Entomol Exp Appl*. 57:85-91.
- Ross MH. 1978. Studies of male competitiveness in the German cockroach. *Ann Entomol Soc Am*. 71:510-512.
- Ross MH, Mullins DE. 1995. Biology. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. *Understanding and controlling the German cockroach*. Oxford (NY): Oxford University Press. p. 21-47.
- Rust MK, Owens JM, Reiersen DA. 1995. *Understanding and controlling the German cockroach*. Cambridge (UK): Oxford University Press.
- Ryan KK, Altmann J. 2001. Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. *Behav Ecol Sociobiol*. 50:436-440.

- Servedio MR, Lande R. 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution*. 60:674-685.
- Thornhill R, Alcock J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge (NY): Harvard University Press.
- Trivers RL. 1972. Paternal investment and sexual selection. In: Campbell B, editor. Sexual selection and the descent of man. Chicago (IL): Aldine. p. 136-179.
- Ueda S, Izutsu M, Ishii S. 1969. The reproduction of German cockroach *Blattella germanica* (L.) and effect of metopa on it. *Jpn J Appl Entomol Zool*. 13:70-77.
- Vincent A, Ahnesjö I, Berglund A, Rosenqvist G. 1992. Pipefishes and seahorses: are they all sex role reversed? *Trends Ecol Evol*. 7:237-241.
- Williams GC. 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current thought. Princeton (NJ): Princeton University Press.

V. Coopération et exploitation des ressources du milieu

V. Coopération et exploitation des ressources du milieu

Résumé du chapitre

Bien qu'il n'y ait toujours pas consensus sur les définitions à adopter concernant les différents niveaux de socialité, la coopération est unanimement reconnue comme étant le pré-requis à toute forme de société (voir discussions Costa & Fitzgerald 2005; Crespi 2005; Lacey & Sherman 2005; Wcislo 2005). Elle constitue le « ciment » qui maintient la cohésion du groupe. Comme nous l'avons déjà vu (cf I.2), la coopération, implique un bénéfice individuel net qui surpasse les coûts liés à la compétition et à la prédation que la vie en groupe implique (Dugatkin 1997; Sachs *et al.* 2004). Chez de nombreuses espèces, elle se manifeste par des comportements collectifs qui sont alors plus efficaces au niveau individuel que la stratégie solitaire. Il peut ainsi y avoir coopération dans la recherche et la construction d'un nid, ou encore dans la recherche et l'exploitation de ressources alimentaires. Dans ce dernier cas, la présence des congénères peut minimiser le temps passé à rechercher la ressource ou minimiser le temps passé à exercer des comportements de vigilance une fois sur la ressource, augmentant ainsi l'efficacité du comportement alimentaire. La mise en place de stratégies coopératives pour la recherche alimentaire a été décrite chez de nombreux vertébrés et invertébrés et prend différentes formes selon les traits caractéristiques des espèces (Giraldeau & Caraco 2000). L'évolution de ce type de comportements est alors plutôt attendue chez les espèces qui vivent en milieux fragmentés avec une distribution des ressources non prévisible (Overington *et al.* 2008).

Chez les insectes, la coopération pour l'approvisionnement en nourriture se manifeste de manière la plus spectaculaire chez les espèces eusociales avec l'existence de castes spécialisées dans l'exploration et le recrutement (cf I.4.1.4.1.). Une fois la source alimentaire découverte, ces ouvrières recrutent les membres de la colonie par des signaux chimique ou tactiles, aboutissant progressivement à une exploitation collective de la source et au transport de nourriture vers le nid (Von Frisch 1967; Hölldobler & Wilson 1990). Ces recrutements sont sous-tendus par des processus auto-organisés, qui, par de simples règles d'amplification sociale, aboutissent à l'émergence de comportements collectifs (voir Camazine *et al.* 2001). La sélection par le groupe d'une source parmi plusieurs alternatives est alors qualifiée de « décision collective ».

Les blattes sont connues pour utiliser leurs capacités mnésiques dans leur stratégie individuelle de recherche alimentaire (Durier & Rivault 1999, 2000, 2001, 2002). Ainsi, chez *B. germanica*, les individus retournent préférentiellement visiter une source de nourriture déjà exploitée lors d'une expérience alimentaire antérieure sur les bases d'un mécanisme d'apprentissage visuel et olfactif. Cependant, dans les milieux urbains fortement influencés par l'activité humaine, où les sources de nourriture sont le plus souvent fragmentées et aléatoires dans l'espace et le temps, cette unique stratégie peut s'avérer insuffisante pour une exploitation optimale des ressources. Nous avons par conséquent émis l'hypothèse qu'en plus de leur information personnelle, les blattes pourraient bénéficier de l'information sociale émanant des congénères du groupe pour guider leur recherche vers les sources alimentaires.

Ce chapitre est composé d'un article (ARTICLE 7). Notre objectif était de tester l'existence d'une stratégie coopérative entre les membres du groupe lors de la recherche et de l'exploitation des ressources alimentaires. Après avoir mis en évidence un comportement de fourragement de groupe, nous nous sommes intéressés à la fois aux mécanismes proximaux et aux causes ultimes de cette stratégie en nous focalisant sur i) l'influence du groupe sur la prise de la décision individuelle d'exploiter ou non une source, et sur ii) les bénéfices procurés par cette stratégie collective au niveau individuel (Figure 17).

Nos résultats expérimentaux montrent pour la première fois que les blattes exploitent les sources de nourritures de manière collective. Ce comportement se traduit par l'émergence d'asymétries d'exploitation des sources disponibles dans l'environnement par les groupes de blattes. Ainsi, en présence de deux sources strictement identiques en qualité et en quantité, les groupes exploitent majoritairement une seule source, aboutissant à la formation d'agrégats temporaires sur la source sélectionnée. Ces asymétries sont d'autant plus prononcées que la taille du groupe testé est grande (50, 100 ou 200 individus), suggérant un mécanisme de recrutement basé sur des phénomènes d'amplification non-linéaires. Des observations complémentaires montrent que la durée d'alimentation individuelle au sein du groupe est supérieure de près de 35% à la durée d'alimentation individuelle en absence de congénères. L'ensemble des membres du groupe bénéficie par conséquent d'une facilitation sociale à la prise alimentaire

Sur la base de ces observations, nous avons construit un modèle numérique individu-centré afin d'étudier les mécanismes sous jacents à la prise de décision collective observée. L'apport de la modélisation nous a permis de confirmer que l'effet de rétention (facilitation sociale) exercé par les individus en alimentation sur les individus qui arrivent à la source est nécessaire pour expliquer la dynamique d'exploitation des sources par les groupes de blattes. Nos résultats théoriques démontrent également que cet effet de rétention seul n'est pas

suffisant mais qu'il doit être couplé à un très faible effet d'attraction. Ainsi, le couplage de ces deux effets sociaux (faible effet d'attraction et fort effet de rétention) est capable de générer des asymétries d'exploitation similaires à celles observées expérimentalement, quelque soit la taille du groupe testé. La combinaison de notre approche expérimentale et théorique nous permet par conséquent de conclure que le patron d'exploitation des sources alimentaires par les blattes est le fruit d'une décision collective émergente à l'échelle du groupe, principalement basée sur une facilitation sociale à la prise alimentaire des individus au sein d'un groupe.

Ces résultats nous amènent à faire des parallèles avec le processus d'agrégation déjà décrit chez *B. germanica* (Amé *et al.* 2004; Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006; Jeanson & Deneubourg 2007). Dans les deux contextes (sélection d'une source alimentaire et sélection d'un site d'agrégation), nous observons une décision collective par les blattes, sous-tendue principalement par une règle d'effet de rétention exercé par le groupe sur les individus en exploration, avec un bénéfice net commun à l'ensemble des membres du groupe. Ces deux types d'expériences réalisées avec des groupes mixtes d'individus apparentés et non-apparentés mettent en évidence l'existence de coopération entre les membres du groupe indépendamment de leur degré d'apparentement, et soulignent l'émergence de la socialité chez cette espèce.

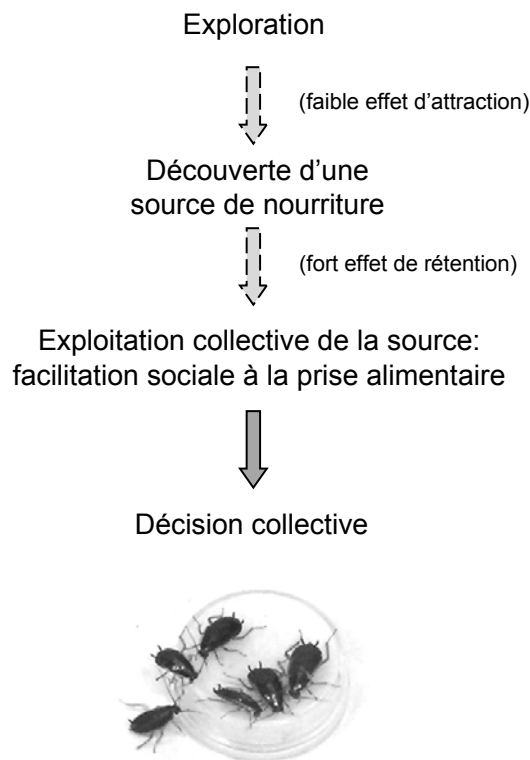


Figure 17 : Schéma synthétique des principales conclusions du chapitre V. La combinaison d'un faible effet d'attraction et d'un fort effet de rétention exercés par les individus en alimentation sous-tend la décision collective pour sélectionner les sources de nourritures.

ARTICLE 7 - Collective foraging in cockroaches: an experimental and theoretical study

Mathieu Lihoreau^{*}, Christophe Caillarec^{*}, Jean-Louis Deneubourg[†] & Colette Rivault^{*}

^{*}UMR-CNRS 6552, Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, Campus Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France.

[†]Service d'Ecologie Sociale, Université libre de Bruxelles, Campus de la Plaine, 50 Avenue FD Roosevelt, 1050 Brussels, Belgium.

Article en préparation pour une soumission à *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.

ABSTRACT

Group-living organisms benefit from both personal and social information to exploit resources in their environment optimally. Social foraging by eusocial species is the result of a collective decision reached through sophisticated self-organized recruitment processes. However, little is known about the mechanisms underlying collective foraging decision-making in species with lower levels of social complexity that do not necessarily rely on active signalling. Here we present an experimental and theoretical study that evidences the occurrence of collective foraging by cockroaches (*Blattella germanica*). By giving groups of cockroaches a choice between two identical food sources, we demonstrated that the exploitation dynamics of food sources is asymmetric, leading to the formation of a temporary group on one selected source, and that the amplitude of asymmetries increases with group size. Based on these experimental observations, we developed a mathematical model that allows us to identify a simple mechanism whereby the foraging decision is made on the move with limited information, limited signalling and without comparison between the available opportunities. Recruitment at a food source is based primarily on short range communication among group members so that feeding individuals have an arrestant effect on newcomers. The collective decision process we describe here reveals the occurrence of cooperation among group members through an increase of individual foraging efficiency and highlights the emergence of sociality in cockroaches. We suggest that this model of collective decision-making based on a minimal number of social amplification rules could apply to a wide range of group-living species.

Keywords: collective decision; foraging behaviour; self-organized process; social evolution.

INTRODUCTION

Organisms routinely have to make decisions that are crucial for their fitness. To survive in patchy environments, they must exploit available resources optimally and thus regularly have to choose between one or more alternatives. Group-living provides animals both personal information (individually acquired) and social information (provided by others), allowing them to make fast and accurate assessments of their environment quickly (Danchin *et al.* 2004; Dall 2005) so that individuals in a group are more efficient than solitary conspecifics when making foraging decisions (Valone & Templeton 2002; Simons 2004).

The fundamental issue of foraging decision-making has traditionally been approached by game-theoretic models based on economic interdependence between individual payoffs (Giraldeau & Caraco 2000, Giraldeau & Dubois 2008). This category of models generally

focuses on the adaptive significance of individual decisions. Nevertheless expected outcomes also depend on underlying decision-making mechanisms (Deneubourg & Goss 1989; Bonabeau *et al.* 1997; Camazine *et al.* 2001; Couzin & Krause 2003, Condrat & Roper 2005, Sumpter 2006).

The study of collective decision provides insights for investigating decision-making processes and has become one of the hottest topics in ethology in recent years (e.g. Parrish & Eldelstein-Keshet 1999, Marée & Hogeweg 2001, Condrat & Roper 2003, Couzin *et al.* 2005, Pratt & Sumpter 2006, Thereulaz *et al.* 2002). The most important advances concerning collective foraging behaviour come from studies of eusocial insects that exhibit task specialization and altruistic behaviour related to benefits of kin selection (e.g. Camazine & Sneyd 1991, Nicolis & Deneubourg 1999, Sumpter & Beekman 2003, Sumpter & Pratt 2003). Eusocial foragers that discover profitable food sources convey attraction signals to their nestmates and trigger the onset of a recruitment process. Foraging behaviour of workers is then influenced by positive feedbacks triggered by trail deposits or tactile signals, progressively leading to the collective exploitation of the best profitable food source by the colony (Von Frish 1967, Hölldobler & Wilson 1990, Seeley 1995). However, these sophisticated and active recruitment processes are highly specific to eusociality that includes only a small fraction in the wide spectrum of animal societies (Krause & Ruxton 2002; Costa 2006).

Studies of collective decisions by non-eusocial species are less abundant (eg. Deneubourg *et al.* 1990, Jeanson *et al.* 2004, Amé *et al.* 2006, Buhl *et al.* 2006, Gautrais *et al.* 2007, Ward *et al.* 2008), but have the advantage of providing generic rules that can be applied to a wide range of species. Although individuals of many non-eusocial vertebrate species (eg. Sibbald & Hooper 2004; Sontag *et al.* 2006) and invertebrate species (eg. Fitzgerald 1995, Weinstein & Maelzer 1997, Hemptinne *et al.* 2000, Cocroft 2005) aggregate and exploit food patches collectively, their decision processes are still poorly understood. From our point of view, investigating decision-making mechanisms and their functional consequences in these species is a necessary step to reach a better understanding of the evolution of cooperation and sociality.

Here, we report an experimental and theoretical study of collective foraging in a group-living insect species, the cockroach *Blattella germanica* (L.). We investigated both the proximate mechanisms and the ultimate causes of this collective behaviour by evaluating i) how group members influence individual decisions and ii) the benefits gained by individuals from this strategy. First, we analysed the foraging dynamics of groups of different sizes that were given a binary choice between two identical food sources. Second, we evaluated the benefits that individuals gained from foraging collectively, by comparing the foraging efficiency of

isolated individuals to that of focal individuals within a group in the presence of only one food source. Third, we built a numerical model on the basis of our experimental data to investigate this collective decision-making process.

RESULTS

Group foraging dynamics

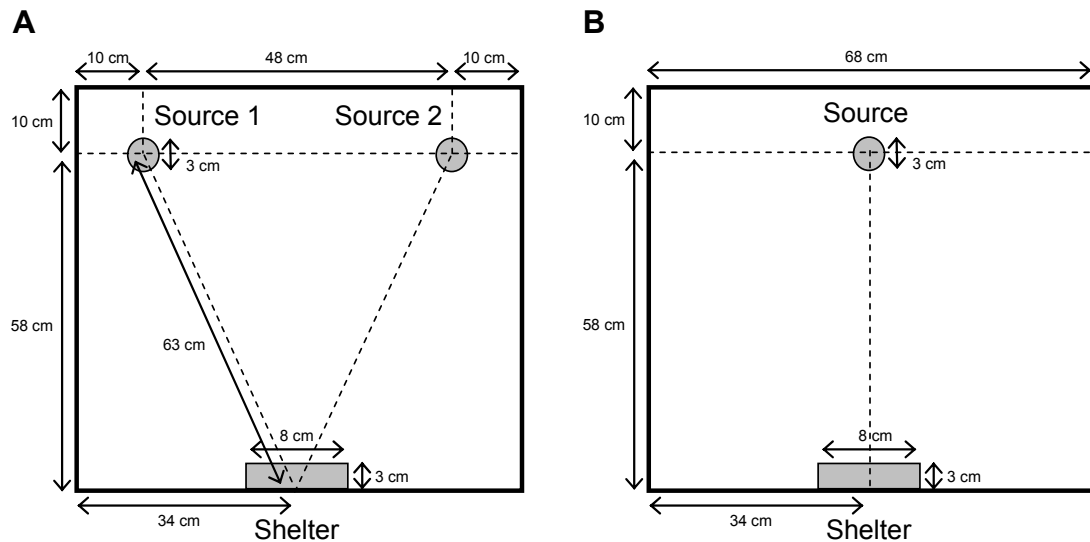


Figure 1: Experimental set-ups. Experiments were performed in a square glass arena containing food sources (500 mg of bread in 3 cm-diameter dish) and a shelter. A: two identical food sources were disposed in the arena equidistant from the shelter opening. B: one food source was deposited in the arena in front of the shelter opening. Cockroaches were tested either individually or in groups (size: 50, 100 or 200 individuals).

We investigated group foraging dynamics by presenting two identical food sources to different sized groups (50, 100 and 200 individuals) for 45 minutes (Figure 1A). In all experiments, approximately 55% of the test cockroaches left their shelter to explore the arena (Figure 2A). Therefore, the tendency to explore and to search for food is independent of test group size and seems related to the motivational state of each cockroach. Comparisons between the numbers of cockroaches on each source when the total number of feeding cockroaches peaked, revealed exploitation asymmetries between the two sources (Figure 2B). Proportions of significant asymmetries grew with group size from 3.70%, for groups of 50 individuals, to a maximum of 36.84%, for groups of 200 individuals (χ^2 of homogeneity, $P = 0.0207$). The greatest numbers of cockroaches observed at the peak and the greatest total numbers of cockroaches observed during the whole test were recorded on the same sources (winner source) in 84.51% of the tests, whatever the group size. In the remaining 15.49% of the tests, asymmetries were never significant. The maximum proportion of individuals feeding on the winner source was positively correlated with group size so that asymmetries in smaller groups were significantly less pronounced than in larger groups (Figure 2C).

Selection of the winner source by the greater part of the group was the result of a random process and independent of the source's position (left/right) (binomial test: 50 individuals $P = 1.0000$, 100 individuals $P = 0.6900$, 200 individuals $P = 0.6476$). Our data thus highlight a density-dependent recruitment process, leading to the formation of temporary groups on one of the two available sources. Source selection and collective exploitation are the result of a collective decision at the group level, relying on a non-linear dynamic.

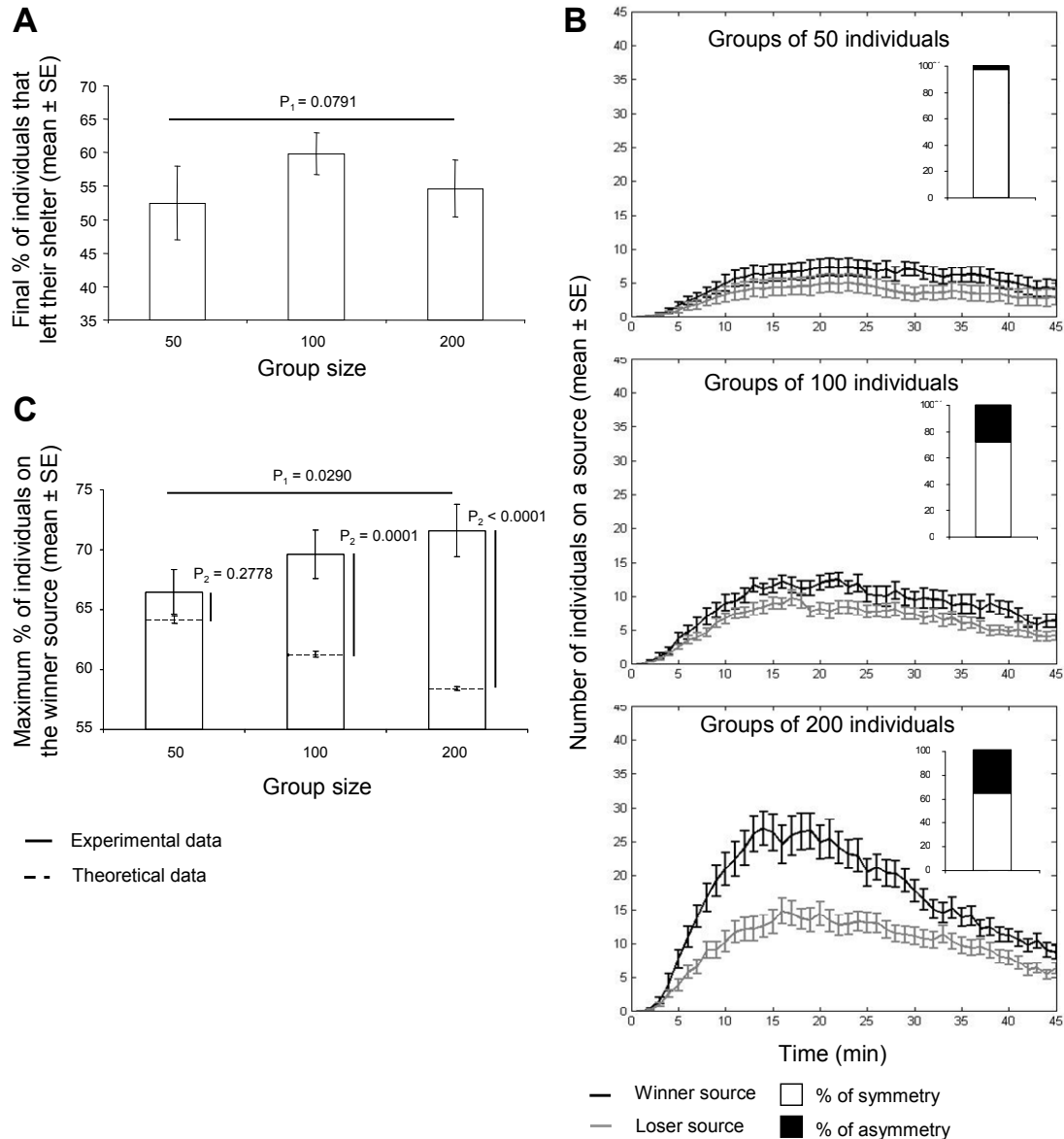


Figure 2: Experimental data for group foraging dynamics. Groups of cockroaches (size: 50, 100 and 200 individuals) were given a binary choice between two identical food sources large enough to avoid overcrowding and food exhaustion. A: Final proportion of individuals that left the shelter in relation to group size. B: Number of individuals on the winner source and on the loser source in relation to time and to group size. One hundred percent stacked-columns represent the proportion of tests where the number of individuals recorded on the winner source was significantly different from that on the loser source (asymmetry) when the total number of cockroaches on sources peaked, in relation to group size. C: Maximum proportion of individuals on the winner source in relation to group size for experimental and theoretical data (model predictions for constant probabilities β_1 , β_2 , δ_1 and δ_2). P_1 : ANOVA Kuskall-Wallis, P_2 : Wilcoxon test.

Collective foraging efficiency

We investigated collective foraging efficiency by comparing foraging dynamics of a focal cockroach in a group to that of an isolated cockroach, in the presence of a single food source (Figure 1B). Latencies to visit the food source did not differ significantly between grouped and isolated cockroaches (grouped: 398.46 ± 43.71 s, isolated: 375.14 ± 56.56 s, $W = 1995$, $P = 0.1078$). As the presence of feeding conspecifics did not facilitate food localisation by exploring cockroaches, feeding individuals have no significant long-range attractant effect on exploring ones. Although the numbers of feeding bouts did not differ significantly between the two experimental situations (isolated: 5.12 ± 0.37 , grouped: 4.95 ± 0.29 , $W = 2771.5$, $P = 0.8880$), feeding bouts of grouped cockroaches were significantly longer than those of isolated ones (grouped: 272.10 ± 21.37 s, isolated: 171.16 ± 17.49 s, $W = 1540.5$, $P = 0.0003$). Then, total feeding durations of grouped cockroaches were significantly longer than those of isolated cockroaches (grouped: 1173.11 ± 72.21 s, isolated: 876.6 ± 86.78 s, $W = 1748$, $P = 0.0056$). The presence of conspecifics thus increases individual feeding durations, revealing that feeding cockroaches have an arrestant effect on newcomers.

Collective decision-making

Collective decision-making model

Based on experimental observations, we built a numerical model to investigate the mechanism underlying collective decisions by cockroaches. In our model, choices occur through non-linear dynamics between equal individuals, without leadership or a priori knowledge of resource distribution. Dynamics of food exploitation by individuals results from shifts between four behavioural states, i) resting in the shelter, ii) exploring the arena, iii) feeding on one of the sources and iv) being satiated (Figure 3). The model is based on observations showing that no long-range interactions among cockroaches occur (Durier and Rivault 2000; Amé *et al.* 2004; Jeanson *et al.* 2005). Neither chemical marking nor memory of shelter were taken into account because, under our experimental conditions, cockroaches were placed in a clean environment free of chemical traces and were never observed returning to their shelter after an exploration phase (see supplementary materials).

The system of differential equations describing the time evolution of individuals in the shelter, in the arena and on each food source is:

$$\frac{dX_S}{dt} = -\alpha X_S \quad [1]$$

$$\frac{dX_N}{dt} = \alpha X_S - 2\beta_1 X_N \quad [2]$$

$$\frac{dX_{F(i,1)}}{dt} = \beta_1 X_N - \delta_1 X_{F(i,1)} \quad i = 1,2 \quad [3]$$

$$\frac{dX_{F(i,2)}}{dt} = \beta_1 X_E + \beta_2 X_{E_i} - \delta_2 X_{F(i,2)} \quad i = 1,2 \quad [4]$$

$$\frac{dX_{E_i}}{dt} = 0.6(\delta_1 X_{F(i,1)} + \delta_2 X_{F(i,2)}) - \beta_2 X_{E_i} \quad i = 1,2 \quad [5]$$

$$\frac{dX_E}{dt} = 0.2 \sum_{i=1}^2 (\delta_1 X_{F(i,1)} + \delta_2 X_{F(i,2)}) - 2\beta_1 X_E \quad [6]$$

$$\frac{dX_O}{dt} = 0.2 \sum_{i=1}^2 (\delta_1 X_{F(i,1)} + \delta_2 X_{F(i,2)}) \quad [7]$$

Where X_S represents the number of individuals in the shelter, X_N the number of naive individuals in the arena before their first visit to a source, $X_{F(i,1)}$ the number of individuals on food source i at visit 1 , $X_{F(i,2)}$ the number of individuals on food source i at visit $1+n$, X_{E_i} the number of experienced individuals in the arena that left source i and stayed near this source, X_E the number of experienced individuals in the arena that left a source and moved away, X_O the number of satiated individuals in the arena after at least one visit on a source. Each individual has a probability α to leave the shelter, a probability β_1 to join a source for visit 1 or to join a source for a visit $1+n$ if they moved away from the source after visit n , a probability β_2 to join a source for visit $1+n$ if they stayed near this source after visit n , a probability δ_1 to leave a source and to explore after visit 1 and a probability δ_2 to leave a source and to explore after visit $1+n$. Estimations of the parameters included in the model were based on the behaviour of cockroaches tested individually in the presence of two food sources (see supplementary materials Table 1). Because food sources 1 and 2 were identical, all the parameters that characterize them were equal. Probabilities α , β_1 , β_2 , δ_1 and δ_2 are independent of time.

To include the main effects arising from the fluctuations of the dynamics, we used stochastic simulations incorporating automatically the random aspect of the process. Simulations were based on the mechanisms defined in the equation system [1-7] (Figure 3). The different steps can be summarized as follows: i) initial conditions: all individuals (N) are in the shelter; ii) decision process: at each time step (minute) the state of each individual was checked. The decision of each individual to adopt a new state depends on the comparison between the probability and a random number sampled from a uniform distribution between 0 and 1. If this value is less than or equal to the probability, the individual leaves its state and adopts a new one. Stochastic simulations were run 1000 times. The distributions of the numbers of individuals in the different states were calculated in relation to time.

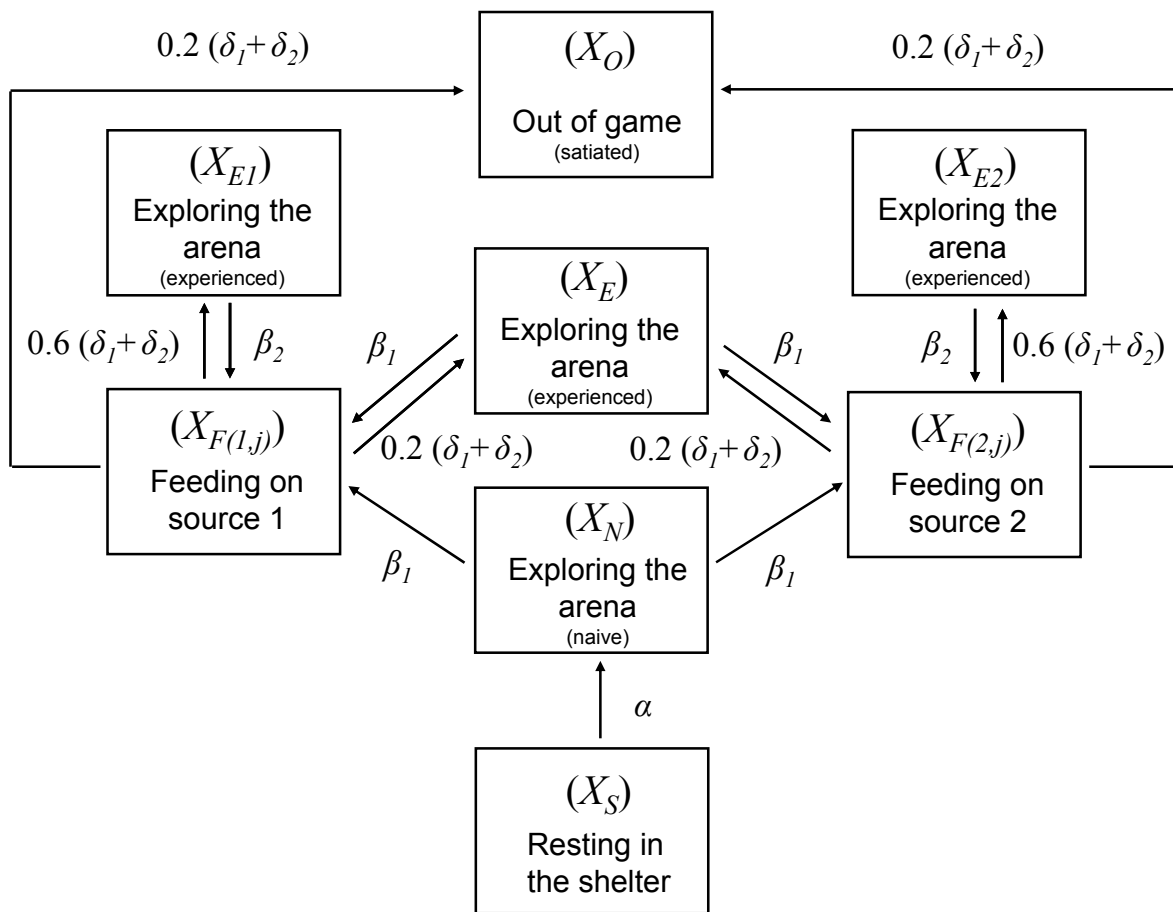


Figure 3: Flow diagram for behavioural state variables taken into account in the model. Boxes represent states, and lines connecting states indicate rate of flow of individuals between states. Time evolution of individuals results from shifts between resting in the shelter (X_S), exploring the arena (X_N and X_E), feeding on one of the sources (X_F) and being satiated in the arena (X_O). Arrows indicate direction in which individuals change states. For example, α is the probability at which individuals waiting in the shelter become activated to search, β_1 is the probability at which individuals become exploiters of one of the sources for a visit I or for a visit $I+n$ if they moved away from the source after visit n , β_2 is the probability at which individuals become exploiters of one of the sources for a visit $I+n$ if they stayed near this source after visit n , δ_1 is the probability at which they leave the food source after a visit I and δ_2 is the probability at which they leave the food source after a visit $I+n$.

Decision-making mechanism

Using the model's stochastic simulations we investigated how the collective decision emerges at the group level. Under the null hypothesis, where members of a group do not interact when foraging, the probabilities β_1 , β_2 , δ_1 and δ_2 are constants (see supplementary materials Table 1). With these parameter values the model predicts maximum proportions of individuals feeding on the winner source in agreement with our experimental observations for groups of 50, but significantly lower than for groups of 100 or 200 (Figure 2C). Similarly, the theoretical proportions of significant asymmetries, when the total number of feeding individuals peaks, are significantly lower than those observed in experiments with large group sizes (χ^2 of homogeneity; $N = 50$: %_{theo} = 2.7, %_{obs} = 3.7, $P = 0.0753$; $N = 100$: %_{theo} = 3.3, %_{obs} = 28, $P < 0.0001$; $N = 200$: %_{theo} = 2.6, %_{obs} = 36.84, $P < 0.0001$)

Therefore, based on observations showing that cockroaches in a group feed for longer than isolated cockroaches, we included in the model an arrestant effect exerted by feeding individuals on newcomers. We replaced the expression of δ_1 and δ_2 by a single probability $\delta(X)$ that is a function of the number of individuals on the food sources:

$$\delta(X) = \frac{1}{\frac{1}{\delta_j} + K * (\sum X_{F(i,j)})^n} + \frac{1}{2\delta_j} \quad i = 1,2 \quad j = 1,2 \quad [8]$$

Where, $X_{F(i,j)}$ is the number of individuals on food source i at visit j . Values K and n were estimated by fitting equation [8] to experimental data. In this case, the probability to leave a source decreases when the number of individuals feeding on the source increases. β_1 and β_2 remain constant.

A systematic analysis of this model showed that the arrestant effect is not sufficient to generate asymmetries observed in our experimental data, therefore we hypothesized that feeding individuals could also have an attractant effect. We formalized this second social effect by replacing the expression of β_1 and β_2 with a single probability $\beta(X)$ that is a function of the number of individuals on the food sources:

$$\beta(X) = \beta_j + K * (\sum X_{F(i,j)})^n \quad i = 1,2 \quad j = 1,2 \quad [9]$$

Where, $X_{F(i,j)}$ is the number of individuals on food source i at visit j . Values K and n were estimated by fitting equation [9] to experimental data. The probability to join a source thus increases with the number of individuals already feeding on that source.

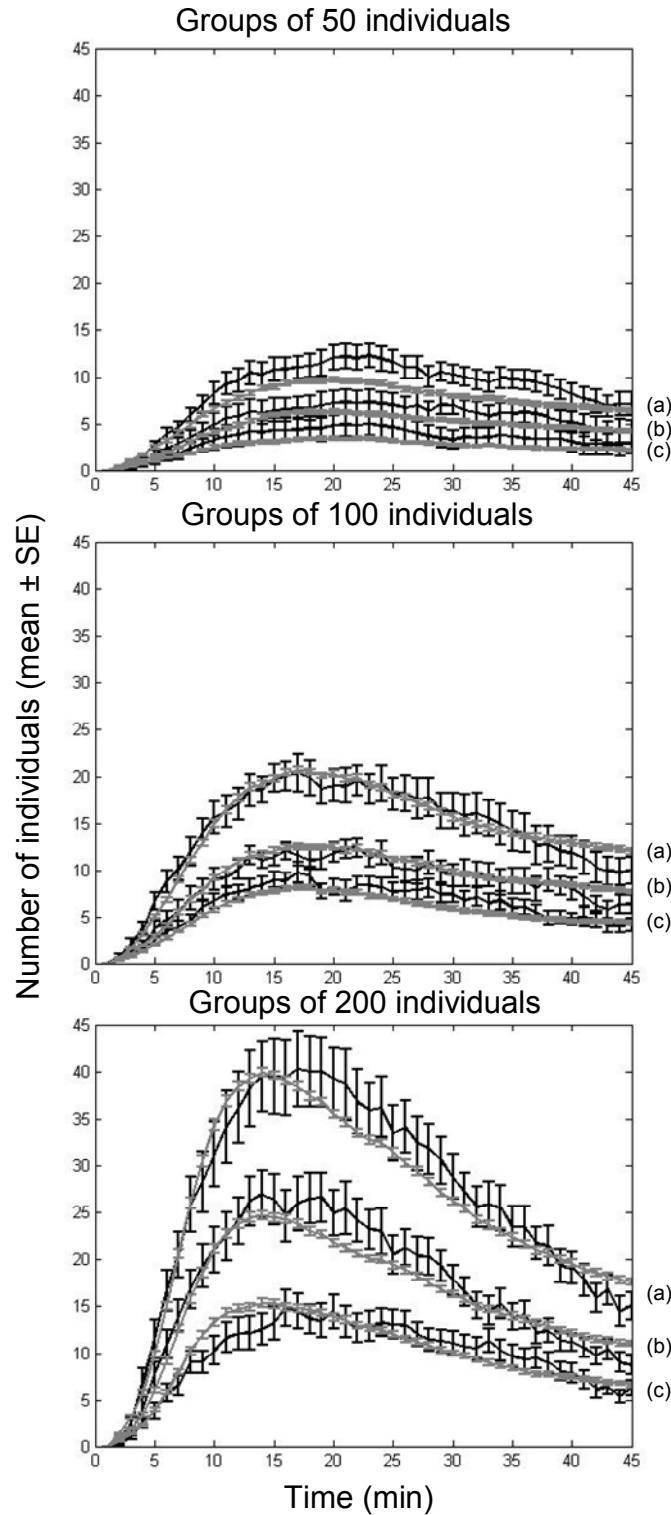


Figure 4: Comparisons between experimental results (black curves) and theoretical predictions (grey curves) when a combination of a strong arrestant effect ($K=5$, $n=2$) and a weak attractant effect ($K=0.0002$, $n=1$) is included in the model. For the three group sizes (50, 100 and 200 individuals) the total number of individuals on the two sources (a), the number of individuals on the winner source (b) and the number of individuals on the loser source (c) are shown in relation to time. For each pair of experimental and theoretical curves, we calculated the coefficient of determination R^2 . Groups of 50 individuals (a: $R^2 = 0.9827$, $P < 0.0001$; b: $R^2 = 0.9838$, $P < 0.0001$; c: $R^2 = 0.9884$, $P < 0.0001$). Groups of 100 individuals (a: $R^2 = 0.9822$, $P < 0.001$; b: $R^2 = 0.9810$, $P < 0.0001$; c: $R^2 = 0.9770$, $P < 0.0001$). Groups of 200 individuals (a: $R^2 = 0.9827$, $P < 0.0001$; b: $R^2 = 0.9856$, $P < 0.0001$; c: $R^2 = 0.9328$, $P < 0.0001$).

Based on observations that cockroaches in a group do not find food sources faster than isolated ones, we introduced a weak attractant effect. We found that a combination of a strong arrestant effect ($K = 5$, $n = 2$) and a weak attractant effect ($K = 0.0002$, $n = 1$) predicts asymmetries similar to those observed in our experiments, for the three group sizes (Figure 4). In accordance with experimental data, when numbers of feeding individuals peak, the model predicts the increase of proportions of significant asymmetries in relation to group size, from 9.7% in groups of 50 (χ^2 of homogeneity: $\%_{\text{theo}} = 9.7$, $\%_{\text{obs}} = 3.7$, $P = 0.2953$), to 17.8% in groups of 100 (χ^2 of homogeneity: $\%_{\text{theo}} = 17.8$, $\%_{\text{obs}} = 28$, $P = 0.1906$), and 20.7% in groups of 200 (χ^2 of homogeneity: $\%_{\text{theo}} = 20.7$, $\%_{\text{obs}} = 36.84$, $P = 0.0874$). Although the arrestant effect is the main influence exerted by feeding individuals on exploring individuals, the addition of a weak attractant effect is necessary to generate large asymmetries.

DISCUSSION

In this study, we described a collective behaviour by investigating both the decision-making mechanism and its adaptive value. The collective foraging decision is based primarily on a simple rule of social amplification postulating that the larger the group at the food source, the lower the probability to leave this source, which does not necessarily imply sophisticated and active signalling. This foraging strategy ultimately provides shared benefits to all group members through an increase of feeding durations.

The combined analysis of our experimental and theoretical data sheds important insights into the properties of the foraging system studied. Until now, *B. germanica* cockroaches were considered to be solitary foragers, implying that individuals forage on their own, using the learned position and quality of food patches in their home range (Durier and Rivault 2000, 2001). Our results reveal that cockroaches not only use social information when foraging, but they also benefit from collective exploitation of food sources. Without doubt, information transfer occurs through low volatiles cues or signals exchanged during recruitment between feeding individuals and newcomers. Our experimentally validated model reveals that cockroaches are not actively attracted towards feeding conspecifics over a long-range, but rather arrested at close contact after encountering them. Short-range communication induces attraction followed by arrest of newcomers thus triggering a positive feedback that amplifies the recruitment process. This self-organized recruitment is density-dependant and leads to asymmetries in the dynamics of exploitation of food sources that reach their maximum amplitude in large groups, suggesting that solitary foraging is the main strategy when densities are low. The fact that without restricted access to food all group members benefit from this social feeding facilitation, highlights the adaptive value of this collective foraging strategy. Here cooperation does not necessarily imply close relatedness among group

members. This raises the importance of ecological constraints, related to predation pressure or resources spatial distribution, for the evolution of collective behaviours in this species.

Collective decisions by cockroaches emerge both when selecting food sources, as reported here, and when selecting a shelter (Amé *et al.* 2004; Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006; Jeanson & Deneubourg 2007), highlighting a certain level of group cohesion and social organisation. Interestingly, similar arrestant effects exerted by conspecifics already present on a resource are able to trigger group formation in both contexts. Experimentally validated models developed to describe these collective decisions reveal that without global information, explicit comparisons of available opportunities and elaborate communication systems, animals are able to assess the quality of resources and to exploit selected sources. Both types of models are based on the minimal hypotheses that individuals i) randomly explore their environment and ii) select a resource in relation to the number of conspecifics already on it, with all animals being equal, without necessarily requiring active signalling. This mathematical approach, frequently used for the study of foraging behaviour in eusocial species, provides a powerful tool to investigate the emergence of collective patterns based on sophisticated communication systems (e.g. Camazine & Sneyd 1991, Nicolis & Deneubourg 1999, Sumpter & Beekman 2003, Sumpter & Pratt 2003). The fact that similar types of models can be developed to investigate collective decisions in non-eusocial species offers interesting opportunities to investigate generic mechanisms in a wider spectrum of social diversity and should provide important advances in understanding the evolution of sociality. We predict that our model with a minimum number of rules, modulated by quantitative changes due to specific traits, may be relevant to investigate collective foraging decision-making processes in a wide array of species, from invertebrates to vertebrates.

MATERIALS AND METHODS

Study species and experimental set-up

Experimental subjects were *Blattella germanica* (L.) cockroach nymphs from our laboratory strain. They were reared with food and water ad libitum under controlled conditions (constant temperature $25 \pm 1^\circ\text{C}$; 12h light-12h night photocycle). Experiments were performed in a square glass arena with sides equipped with an electric barrier to prevent insects from escaping (Figure 1). The floor of the arena was covered with white paper that was renewed before each test to avoid chemical marking. Starved nymphs were placed in a dark shelter deposited against the middle of one side of the arena, 24h before being tested, so that they could walk freely into the arena when the test started, without being stressed by CO₂ anaesthesia and experimenter manipulation. Experiments were performed during the night

phase, when cockroaches are active and data were recorded under red light not detected by cockroaches. Each test started with the opening of the shelter. From then on, we recorded all activities of each cockroach by direct observation for 45 minutes. Test individuals were presented either one or two food sources, large enough so that food access was not a restricting parameter and that all individuals could feed until they were satiated. Consequently, the proportion of cockroaches in the arena that were not feeding was neither the result of overcrowding at sources nor food exhaustion. Time spent on the food source by an individual was a precise estimation of its feeding duration. All nymphs were tested only once.

Group foraging dynamics

We investigated group foraging dynamics by testing cockroaches in the presence of two identical food sources (Figure 1A). Experiments were performed with first instar nymphs starved from birth until being tested (4 days old) so that they had no feeding experience and were all in the same physiological state. In a first set of experiments we tested cockroaches individually ($N = 56$ replicates). Continuous observations gave us the precise latency to leave the shelter, to reach each of the two food sources and the number and duration of feeding bouts on each source (see supplementary materials Table 1). In the second set of experiments we tested groups of 50 ($N = 27$ replicates), 100 ($N = 25$ replicates) and 200 cockroaches ($N = 19$ replicates), sizes that correspond to those of wild aggregates in this species. To control genetic relatedness, groups were constituted of non-siblings individuals issued from many different oothecae. Scan sampling recorded the number of individuals in the shelter, exploring the arena and on each food source, at 1 minute intervals. The food source that attracted the greater number of cockroaches during a test was defined as the winner source.

Collective foraging efficiency

We investigated collective foraging efficiency by comparing foraging dynamics of a focal cockroach in a group of 50 non-sibling individuals ($N = 78$ replicates) to that of an isolated cockroach ($N = 74$ replicates), in the presence of a single food source (Figure 1B). Test cockroaches were marked individually with a drop of paint on their pronotum that did not affect their foraging behaviour (see supplementary materials Table 2). Experiments were performed with starved sixth (last) instar nymphs (45 days old) as they are more convenient to mark than first instar nymphs. Continuous observations provided latency to reach the food source as well as the number and duration of feeding bouts.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Estimation of the parameters of the model

Parameters of the model were estimated from data recorded for cockroaches tested individually in the arena in the presence of two food sources for 45 minutes (Figure 1A).

Probability to leave the shelter

Estimation of the probability to leave the shelter was based on the observation that 55% of cockroaches left their shelter to explore the arena during the tests. Among those that explored the arena, 20% never visited a food source, 20% found sources after exploring for a long time and 60% found sources after a short time (Figure 5).

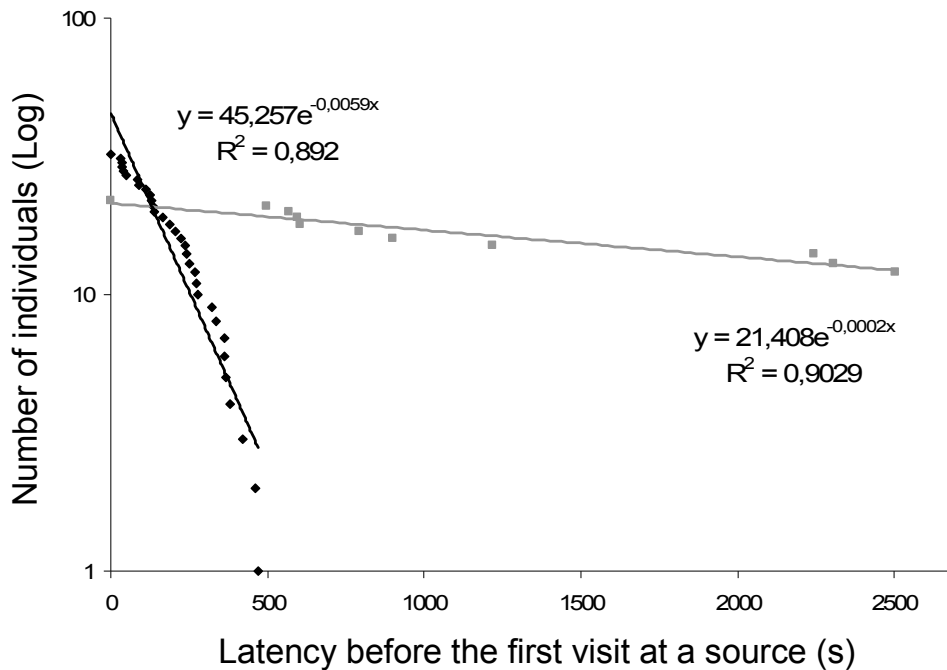


Figure 5: Survival curves of the latencies spent by naive cockroaches in the arena before their first visit at a source, from data of cockroaches tested individually in the presence of two food sources for 45 minutes. Fitting with exponential functions reveals two subpopulations among individuals that left their shelter. The subpopulation (2) (grey dots) is composed of individuals that never found a source (20% of individuals) plus individuals that found the source with long latencies (20% of individuals). The subpopulations (3) (black dots) is composed of individuals that found the source with short latencies (60% of individuals).

We therefore considered three subpopulations within a group: a subpopulation (1) of individuals that never left the shelter (45% of the group), a subpopulation (2) of slow individuals that left the shelter and never or found a source only after a long time (22% of the group), and a subpopulation (3) of fast individuals that left the shelter and a found source after

a short time (33% of the group). In the model, we neglected subpopulations (1) and (2) and focused only on subpopulation (3) that includes the majority of cockroaches observed on the food sources. The probability α to leave the shelter was then estimated by fitting the theoretical values for each group size to the experimental values of cockroaches tested individually in the arena (for $\alpha = 2.2 \cdot 10^{-3}$; fitting $N = 50$: $R^2 = 0.9743$, $P < 0.0001$; fitting $N = 100$: $R^2 = 0.9935$, $P < 0.0001$; fitting $N = 200$: $R^2 = 0.9972$, $P < 0.0001$).

Probabilities to join and to leave sources

As individually tested cockroaches from subpopulation (3) visited sources five times on average (5.54 ± 4.56) during a test, probabilities to join and to leave sources were estimated from experimental values characterizing these first five visits.

We observed that the latency to reach a food source was significantly higher for the visit 1 than for the four following visits (ANOVA Kruskal-Wallis, $H_{4,125} = 61.87$, $P < 0.0001$; visit1 vs visit 2: $z = 6.37$, $P < 0.0001$; visit 1 vs visit 3: $z = 5.85$, $P < 0.0001$; visit 1 vs visit 4: $z = 6.06$, $P < 0.0001$; visit 1 vs visit 5: $z = 3.64$, $P = 0.0028$). Latencies for visits 2, 3, 4 and 5 did not differ significantly (ANOVA Kruskal-Wallis, $H_{3,96} = 4.48$, $P = 0.2130$). Therefore, in the model we considered a long latency for visit 1 (mean latency of visit 1) and a short latency for the following $1+n$ visits (mean latency of visits 2, 3, 4 and 5). The distribution of times for visits j was an exponential function (visit 1: $R^2 = 0.9323$, $p < 0.0001$; visit $1+n$: $R^2 = 0.9724$, $P < 0.0001$) implying that the probability to leave the source is independent of time. In this case, mean latency to join a source for a visit j is the inverse of probability β to join a source at a visit j (Table 1).

Similarly, the time spent feeding at a source for visit 1 was significantly higher than that time for the four following visits (ANOVA Kruskal-Wallis, $H_{4,125} = 20.20$, $P < 0.0001$; visit1 vs visit 2: $z = 3.48$, $P = 0.0051$; visit 1 vs visit 3: $z = 3.22$, $P = 0.0127$; visit 1 vs visit 4: $z = 3.12$, $P = 0.0180$; visit 1 vs visit 5: $z = 3.32$, $P = 0.0089$). Feeding durations for visits 2, 3, 4 and 5 did not differ significantly (ANOVA Kruskal-Wallis, $H_{3,96} = 2.12$, $P = 0.9750$). Therefore in the model we fixed a long feeding bout for visit 1 (mean feeding duration of visit 1) and a short feeding bout for the following $1+n$ visits (mean feeding bout duration of visits 2, 3, 4 and 5). Times feeding at a source for each visit j are also well fitted by an exponential distribution (visit 1: $R^2 = 0.9892$, $P < 0.0001$; visit $1+n$: $R^2 = 0.9296$, $P < 0.0001$). Therefore, the mean duration of a visit j at a source is equal to the inverse of the probability δ of leaving a source at visit j (Table 1).

The architecture of our model (Figure 3) was based on the observations that after a visit to a source, cockroaches returned to that source in 60% of cases, visited the other source in 20 %

of cases, and never returned to one of the two sources in 20% of cases. As in our tests, cockroaches never returned to the shelter after the exploration phase, we neglected shelter memory in the model.

Table 1: Values of probabilities α , β_1 , β_2 , δ_1 and δ_2 included in the model. Probabilities were estimated from the experimental data for subpopulation (3) of cockroaches tested individually in the arena in the presence of two food sources, for 45 minutes. N : number of replicates.

N	Measure	Mean $\pm$ SE (in s)	Probability name	Probability estimation	Probability value
-	Fitting theoretical to experimental values for the dynamics of shelter leaving	-	α	P. to leave the shelter	2.2×10^{-3}
125	% that return to the same source	66.70 ± 0.04	-	P. to return to the visited source	0.60
125	% that change sources	20.95 ± 0.04	-	P. to change source	0.20
125	% that stop visiting sources	17.04 ± 0.02	-	P. to be satiated and to stop visiting sources	0.20
33	Latency to join a source at visit 1	454.88 ± 102.36	β_1	P. to join a source at visit 1	0.13
96	Latency to join a source at visit $1+n$	95.35 ± 15.35	β_2	P. to join a source at visit $1+n$	0.63
33	Latency to leave the source at visit 1	298.45 ± 48.64	δ_1	P. to leave the source at visit 1	0.20
96	Latency to leave the source at visit $1+n$	78.24 ± 18.08	δ_2	P. to join a source at visit $1+n$	0.77

Validation of the marking technique

The comparison of data of cockroaches marked with a drop of paint on their pronotum to that of unmarked cockroaches, all tested individually in the arena in the presence of a single food source for 45 minutes (Figure 1B), did not reveal any significant differences in foraging behaviour (Table 2). This allowed us to use this marking technique to estimate differences in foraging efficiency between focus cockroaches in a group and isolated ones.

Table 2: Comparison of foraging efficiency between marked and unmarked cockroaches tested individually with a single food source for 45 minutes.

	Marked (N = 74)	Unmarked (N = 40)	P (Wilcoxon)
Latency to visit food (Mean $\pm$ SE, in s)	375.14 $\pm$ 43.61	339.34 $\pm$ 53.65	0.7817
Number of feeding bouts (Mean $\pm$ SE)	5.12 $\pm$ 0.60	5.95 $\pm$ 0.94	0.9312
Feeding bout duration (Mean $\pm$ SE, in s)	205.83 $\pm$ 23.93	154.55 $\pm$ 24.44	0.5862
Total feeding duration (Mean $\pm$ SE, in s)	876.60 $\pm$ 101.90	864.53 $\pm$ 136.69	0.5637

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. Cloarec for comments on the manuscript and F. Nassur for technical help. This work was funded by a Ph.D. grant from the French Ministry for Research to M. Lihoreau.

REFERENCES

- Amé JM, Halloy J, Rivault C, Detrain C, Deneubourg JL. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proc Nat Acad Sci of USA*. 103:5835-5840.
- Amé JM, Rivault C, Deneubourg JL. 2004. Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Anim Behav*. 68:793-801.
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM. 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insect Soc*. 37:258–267.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S. 1997. Self-organisation in social insects. *Trends Ecol Evol*. 12:188-193.
- Buhl J, Sumpter DJT, Couzin ID, Hale JJ, Despland E, Miller ER, Simpson SJ. 2006. From disorder to order in marching locusts. *Science*. 312:1402- 1406.
- Camazine S, Sneyd J. 1991. A model of collective nectar source selection by honey bees: Self-organization through simple rules. *J Theor Biol*. 149:547-571.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks N, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. *Self-organization in biological systems*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Cocroft RB. 2005. Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect. *Proc R Soc Lond B*. 272:1023-1029.
- Conradt L, Roper TJ. 2003. Group decision-making in animals. *Nature*. 421, 155-158.
- Conradt L, Roper TJ. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol*. 20, 449-456.
- Costa JT. 2006. *The other insect societies*. Cambridge (MA): Harvard University Press.

- Couzin ID, Krause J. 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Adv Stud Behav.* 32:1-75.
- Couzin ID, Krause J, Franks N, Levin S. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature.* 433:513-516.
- Dall SRX. 2005. Defining the concept of public information. *Science.* 308:353-356.
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH. 2004. Public information: from noisy neighbors to cultural evolution. *Science.* 305:487-491.
- Deneubourg JL, Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethol Ecol Evol.* 1:295-311.
- Deneubourg JL, Gregoire JC, Le Fort E. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). *J Insect Behav.* 3:169-182.
- Durier V, Rivault C. 2000. Learning and foraging efficiency in German cockroaches, *Blattella germanica* (L.) (Insecta: Dictyoptera). *Anim Cognition.* 3:139-145.
- Durier V, Rivault C. 2001. Effects of spatial knowledge and feeding experience on foraging choices in German cockroaches. *Anim Behav.* 62:681-688.
- Fitzgerald D. 1995. The tent caterpillars. Ithaca (NY): Cornell University Press.
- Gautrais J, Michelena P, Sibbald A, Bon R, Deneubourg JL. 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Anim Behav.* 74:1443-1454.
- Giraldeau LA, Caraco T. 2000. Social foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Giraldeau LA, Dubois F. 2008. Social foraging and the study of exploitative behavior. *Adv Stud Behav.* 38:59-104.
- Hemptinne JL, Gaudin M, Dixon AFG and Lognay G. 2000. Social feeding in ladybird beetles: adaptive significance and mechanism. *Chemoecology* 10:149 – 152
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The ants. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Jeanson R, Deneubourg JL. 2007. Conspecific attraction and shelter selection in gregarious insects. *Am Nat.* 170:47-58.
- Jeanson R, Deneubourg JL, Thereulaz G. 2004. Discrete dragline attachment induces aggregation in spiderlings of a solitary species. *Anim Behav.* 67:531-537.
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C, Theraulaz G. 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Anim Behav.* 69:169-180.
- Krause J, Ruxton G. 2002. Living in groups. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Marée FM, Hogeweg P. 2001. How amoeboids self-organize into a fruiting body: Multicellular coordination in *Dictyostelium discoideum*. *Proc Nat Acad Sci USA.* 98:3879-3883.
- Nicolis SC, Deneubourg JL. 1999. Emerging Patterns and Food Recruitment in Ants: an Analytical Study. *J Theor Biol.* 4:575-592.

- Parrish JK, Edelstein-Keshet L. 1999. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*. 284:99-101.
- Pratt SC, Sumpter, DJT. 2006. A tunable algorithm for collective decision-making. *Proc Nat Acad Sci USA*. 103:15906-15910.
- Seeley TD. 1995. *The Wisdom of the Hive*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Sibbald AM, Hooper RJ. 2004. Sociability and the willingness of individual sheep to move away from their companions in order to graze. *Appl Ani Behav Sci*. 86:51-62.
- Simons AM. 2004. Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends Ecol Evol*. 19:453-455.
- Sontag C, Wilson DS, Wilcox S. 2006. Social foraging in *Bufo americanus* tadpoles. *Anim Behav*. 72:1451-1456
- Sumpter DJT. 2006. The principles of collective animal behaviour. *Phil Trans R Soc Lond B*. 361:5-22.
- Sumpter DJT, Beekman M. 2003. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Anim Behav*. 66:273-280.
- Sumpter DJT, Pratt BL. 2003. A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav Ecol Sociobiol*. 53:131-144.
- Theraulaz G, Bonabeau E, Nicolis S, Solé RV, Fourcassié V, Blanco S, Fournier R, Joly JL, Fernandez P, Grimal A, Dalle P, Deneubourg JL. 2002. Spatial Patterns in Ant Colonies. *Proc Nat Acad Sci USA*. 99 :9645-9649.
- Valone TJ, Templeton JJ. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Phil Trans R Soc Lond B*. 357:1549-1557.
- Von Frish K. 1967. *The dance language and orientation of bees*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Ward JW, Sumpter DJT, Couzin ID, Hart PJB, Krause J. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish schools. *Proc Nat Acad Sci USA*. 102:13367-13371.105:6948-6953.
- Weinstein P, Maelzer DA. 1997. Leadership behaviour in sawfly larvae *Perga dorsalis* (Hymenoptera: Pergidae). *Oikos*. 79:450-455.

VI. Discussion et conclusions

VI. Discussion et conclusions

Nos résultats chez *B. germanica* démontrent : i) l'existence d'une dépendance sociale de l'individu envers le groupe, qui conditionne son développement et son succès reproductif; ii) l'existence d'un mécanisme de reconnaissance de parentèle, qui joue un rôle clé dans l'issue des interactions sociales et dans la régulation du brassage génétique intra/intergroupes; et iii) l'existence de coopération entre les membres du groupe, qui permet une exploitation optimale des ressources du milieu au niveau individuel. Ce dernier chapitre est consacré à une discussion générale de l'ensemble de ces résultats et de leur signification dans le contexte récent d'un intérêt croissant pour la sociobiologie des insectes non-eusociaux. A travers une meilleure caractérisation de l'organisation et du fonctionnement des groupes sociaux chez *B. germanica*, ce travail nous amène à i) considérer cette espèce comme une véritable espèce sociale (*sensu* Costa & Fitzgerald 1996), et ainsi à proposer un autre modèle de société parmi ceux déjà décrits chez les insectes. Plus généralement, nos résultats nous permettent de ii) discuter de la notion de socialité chez les dictyoptères, iii) d'envisager des perspectives pour l'étude de l'évolution de la vie sociale au sein de cet ordre et iv) d'évoquer les principaux enseignements que peut apporter l'étude des insectes sociaux dans leur diversité.

VI.1. *Blattella germanica* (L.), un autre modèle de société d'insectes

Comme nous l'avons mentionné dans les chapitres précédents *B. germanica* est une espèce grégaire. Les individus partagent principalement leur temps entre une phase d'activité nocturne, consacrée à l'exploitation des ressources de l'environnement, et une phase de repos diurne, correspondant à la phase d'agrégation proprement dite. Combinés aux connaissances déjà accumulées sur les différents aspects de la biologie de cette espèce (cf II.1.), nos résultats révèlent que les agrégats constituent de véritables groupes sociaux organisés, sièges de communication et d'interactions sophistiquées dont nous pouvons ici décrire les principales caractéristiques.

VI.1.1. Dépendance sociale de l'individu envers le groupe

En premier lieu, notre étude met en évidence un certain nombre d'effets de l'isolement social sur le développement de l'individu (également appelés effets de groupe), soulignant ainsi une forte dépendance des individus envers le groupe (ARTICLES 1, 2). Cette dépendance sociale s'exprime à tous les stades de développement (larves et adultes) et pour les individus des deux sexes. L'influence du groupe est telle que l'isolement social sur de longues durées engendre des perturbations physiologiques et comportementales sur le développement de l'individu.

Plus précisément, nous avons montré que l'absence d'interactions tactiles avec les congénères induit un ralentissement de la croissance larvaire (prolongement de la durée de développement de 10%) ainsi qu'un ralentissement de la maturation sexuelle des adultes (prolongement de la durée de maturation de 20%) (ARTICLE 1). Ces contacts physiques impliqués dans la stimulation du développement ne sont pas spécifiques et peuvent être recréés artificiellement avec des éléments mobiles de l'environnement (ARTICLE 1). Le lien physiologique entre ces stimulations tactiles et l'activation de la production de l'hormone de croissance (hormone juvénile) reste encore à préciser. Nos résultats démontrent également que l'isolement social peut induire des troubles du comportement exprimés dans différents contextes, révélateurs d'un véritable « syndrome de l'isolement » (ARTICLE 2). Ce syndrome comportemental est caractérisé à la fois par i) une activité locomotrice réduite (réduction de 40%), ii) une activité alimentaire réduite (réduction de 50%), iii) un déficit dans la recherche de contacts sociaux (réduction de 35%) et iv) une difficulté accrue à estimer la qualité des partenaires sexuels potentiels (augmentation de 60% des contacts antennaires). Par conséquent, les effets combinés de l'isolement social sur la physiologie et le comportement, retardent la maturation sexuelle des individus et réduisent significativement leurs probabilités d'accouplements. Cependant, en cas de rencontre avec un partenaire sexuellement réceptif, ces troubles ne constituent pas un handicap à la reproduction (ARTICLE 2). L'absence de contacts sociaux au cours du développement ne réduit par conséquent ni les capacités physiologiques (productions de gamètes viables) ni les chances d'accéder à l'accouplement en présence d'autres congénères (compétition intra-sexuelle).

Nos résultats mettent en évidence une forte dépendance des individus les uns vis-à-vis des autres durant l'ensemble de leur vie. Cette dépendance constitue une contrainte majeure au niveau individuel qui assure la cohésion des groupes et le maintien de la vie grégaire. Cependant, contrairement aux espèces présentant des soins parentaux indispensables à la survie des immatures et/ou une division du travail avec un système de castes, les blattes survivent en dehors de leur contexte social et restent capables de se reproduire.

VI.1.2. Reconnaissance de parentèle et choix des partenaires privilégiés

Notre étude révèle également que certains aspects du fonctionnement des groupes apparaissent comme façonnés par l'apparentement entre les individus. En raison du faible taux de dispersion estimé chez cette espèce (Rivault 1990), les agrégats sont considérés comme étant constitués d'individus partageant des coefficients de proximité génétique hétérogènes, pouvant varier de 0.5 entre proches apparentés (frères-sœurs) à 0 entre individus étrangers (provenant de populations ou de souches différentes). Au cours de ce travail, nous avons identifié un mécanisme de reconnaissance de parentèle, qui permet aux membres du

groupe d'interagir avec des partenaires privilégiés en fonction de leur degré d'apparentement et en fonction du contexte de la rencontre (ARTICLES 3-6).

VI.1.2.1. *Mécanisme de reconnaissance*

Comme chez beaucoup d'insectes, le mécanisme de reconnaissance intraspécifique que nous avons identifié chez *B. germanica* implique la perception par contact des lipides cuticulaires (voir Singer 1998). Cette reconnaissance constitue très certainement une exaptation (*sensu* Gould & Vrba 1982), c'est-à-dire une adaptation, dans laquelle la fonction remplie actuellement n'était pas celle remplie initialement. En effet, les lipides cuticulaires constituent avant tout une barrière physique commune à tous les insectes, leur permettant de lutter contre la dessiccation et l'attaque de micro-organismes pathogènes. Ils peuvent alors également intervenir chez certaines espèces en tant que signaux dans la communication chimique (Howard & Blomquist 2005). Nos résultats montrent que les différences interindividuelles des profils d'hydrocarbures cuticulaires chez *B. germanica* sont à la fois corrélées avec le degré d'apparentement entre les individus (frères/non-frères) et sont stables dans le temps (ARTICLE 3). Ces profils d'hydrocarbures constituent par conséquent des signaux de reconnaissance fiables, permettant de discriminer les individus apparentés parmi les individus familiers au sein des agrégats (ARTICLE 4). Cette reconnaissance de parentèle n'implique pas nécessairement de phase d'apprentissage à partir de l'odeur des congénères puisque des individus socialement non-expérimentés (élevés isolément dès leur éclosion) présentent des performances de discrimination comparables aux individus socialement expérimentés (élevés en groupe dès leur éclosion). Par conséquent, nos résultats suggèrent un mécanisme de reconnaissance de parentèle par comparaison phénotypique individuelle (« effet aisselles » Dawkins 1982; Holmes & Sherman 1982, 1983), c'est-à-dire par comparaison directe du profil d'hydrocarbures de l'individu porteur à celui de l'individu évaluateur lui-même, ou par le biais de structures sensorielles sélectives (Osaki *et al.* 2005) permettant uniquement la perception de certains hydrocarbures et/ou de certaines quantités seuils d'hydrocarbures. L'existence d'allèles de reconnaissance est l'hypothèse la moins privilégiée en raison de l'absence de preuve expérimentale satisfaisante à ce jour et des confusions théoriques qu'elle implique (voir Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003). L'identification exacte du mécanisme de perception (perception et intégration des signaux de reconnaissance par l'individu évaluateur) reste en règle générale un problème majeur dans le domaine de l'étude de la reconnaissance de parentèle, et constitue la source de vifs débats au sein de la communauté (voir discussions Barnard 1990; Grafen 1990; Tang-Martinez 2001; Todrank & Heth 2003). Bien que nos résultats ne nous permettent pas d'exclure l'une ou l'autre des deux hypothèses retenues, nous constatons que ce type de mécanisme n'impliquant pas d'apprentissage du phénotype des congénères au cours de l'ontogenèse est particulièrement

efficace dans les agrégats de blattes où les individus sont amenés à interagir fréquemment avec des congénères plus ou moins apparentés. La prochaine étape pour affiner notre description du mécanisme de reconnaissance chez *B. germanica* consisterait à tester la capacité des individus à discriminer différents degrés d'apparentement autres que frères/sœurs ($r = 0.5$) et non-frères/non-sœurs ($r < 0.5$) tel que nous l'avons fait jusqu'à présent. Nos résultats suggèrent notamment la possibilité d'un mécanisme d'« odeur gène covariance » (Todrank & Heth 2003) où les différences interindividuelles des profils d'hydrocarbures cuticulaires seraient potentiellement corrélées avec la distance génétique entre les individus.

VI.1.2.2. *Choix des partenaires sociaux*

La reconnaissance de parentèle semble jouer un rôle important dans les processus d'agrégation. En effet, les individus de tous les stades de développement (larves et adultes) montrent une préférence pour s'agréger entre proches apparentés (frères/sœurs) plutôt qu'entre non-apparentés (non-frères/non-sœurs) (ARTICLE 3). Cette observation est en accord avec une étude précédente qui rapporte une préférence des larves pour s'agréger sur un site imprégné de leur propre odeur de souche plutôt que sur un site imprégné de l'odeur de souches étrangères (Rivault & Cloarec 1998). Comme les blattes s'agrègent spontanément sous un même abri et forment un unique agrégat lorsqu'elles sont en présence de plusieurs abris présentant des capacités d'accueil non limitantes pour la taille du groupe (Amé *et al.* 2006), notre résultat suggère la formation de sous-groupes d'individus composés de proches apparentés au sein de l'agrégat. En effet, contrairement à la majorité des colonies d'insectes eusociaux, les agrégats de *B. germanica* ne constituent pas des entités fermées, dans le sens où la formation du groupe peut se produire avec des individus d'origines différentes et où l'intégration d'individus étrangers au sein du groupe ne déclenche pas de comportements agonistiques de la part des membres résidents (ex. ARTICLES 4-6; Breed *et al.* 1975; Rivault & Cloarec 1998). Cette « non-fermeture » des groupes rend alors possible la formation de sous-groupes d'apparentés au sein des agrégats.

Bien que cette structuration des agrégats en sous-groupe reste à vérifier en conditions naturelles, nos observations soulèvent la question des bénéfices liés à l'agrégation entre individus proches apparentés. Comme nous venons de le voir, au cours de ce travail nous avons identifié différents effets de groupe (*sensu* Grassé 1946; Wilson 1971), qui par le biais des interactions sociales, procurent aux individus d'importants bénéfices en terme de vitesse et de qualité de développement (ARTICLES 1, 2). Des résultats antérieurs chez cette espèce montrent également l'existence de bénéfices à se regrouper, mais cette fois-ci par le biais d'effets de masse (*sensu* Grassé 1946; Wilson 1971). Dans ce cas, c'est la présence des congénères elle-même qui procure aux individus des bénéfices significatifs par leur activité

métabolique et/ou leurs propriétés physiques. Contrairement aux effets de groupes, pour des effets de masse c'est la taille du groupe qui est déterminante. Ainsi, chez *B. germanica* la présence des congénères influence directement les conditions microclimatiques au sein de l'abri par une augmentation de la température et de l'hygrométrie ambiantes (ARTICLE 1, Dambach & Goehlen 1999). Au vu de ces résultats, nous pouvons faire l'hypothèse qu'en se regroupant sous l'effet d'une inter-attraction entre individus portant des profils d'hydrocarbures cuticulaires avec un fort pourcentage de recouvrement, les blattes favorisent le développement et la survie de leurs apparentés à la fois par le biais des effets de groupes et des effets de masses. Cela pourrait en partie expliquer la longévité des mâles qui, comme nous l'avons vérifié, passent près de 80% de leur vie adulte (environ 80 jours) avec de faibles probabilités de se ré-accoupler (ARTICLE 6). Nous faisons ainsi l'hypothèse que par le biais de la formation de sous-groupes d'apparentés, ces mâles longévifs et non-reproducteurs pourraient favoriser la survie de leur fratrie et de leurs descendants.

VI.1.2.3. *Choix des partenaires sexuels*

Nos résultats démontrent également que la reconnaissance de parentèle joue un rôle clé dans le choix des partenaires sexuels et dans la régulation du brassage génétique intra/intergroupes (ARTICLES 3-6). En raison des faibles taux de dispersion des individus d'un agrégat à un autre (Rivault 1990), et du fait que les accouplements ont lieu exclusivement dans les abris (Ross & Mullins 1995), les probabilités d'accouplement consanguins sont très élevées. La reconnaissance de parentèle permet alors aux individus de sélectionner leur partenaire sexuel en fonction de leur degré d'apparentement, et ainsi d'éviter les accouplements entre proches apparentés (frères/sœurs). Grâce à cette stratégie de reproduction, les individus favorisent le brassage génétique au sein des groupes. Au niveau individuel, les adultes évitent ainsi les coûts liés à la consanguinité estimés dès la première génération à une réduction de près de 15% de descendants viables (environ 20 larves sur la totalité des oothèques produites par la femelle) à travers un avortement prénatal des embryons dans l'oothèque (ARTICLE 4-6).

Nos résultats démontrent que les deux sexes sont sélectifs et expriment un choix de partenaire sexuel (ARTICLE 5). Ainsi, après avoir localisé des femelles réceptives, les mâles parquent de manière plus intense auprès des femelles qui leur sont non-apparentées. A leur tour, les femelles expriment un choix parmi l'ensemble des mâles qui parquent, en s'accouplant avec celui dont l'intensité des parades est la plus forte. Au final, les accouplements résultent d'un choix mutuel des deux sexes et se produisent préférentiellement entre individus non-apparentés. Outre l'évitement des coûts importants liés aux effets délétères de la dépression de consanguinité, la sélectivité des mâles et des femelles trouve également son origine dans l'investissement dans la reproduction et dans la limitation des opportunités d'accouplement de

chacun des deux sexes (ARTICLE 6). Au sein des groupes, les femelles ont toutes accès à la reproduction et ne s'accouplent généralement qu'une seule fois au cours de leur vie (Cochran 1979). Cet unique accouplement leur assure suffisamment de sperme pour féconder leurs œufs et produire des descendants jusqu'à leur mort (ARTICLES 4-6). Les femelles investissent alors de manière régulière dans la production et dans le port des oothèques successives. Nos résultats suggèrent également que tous les mâles d'un agrégat ont potentiellement accès à la reproduction, et ceci indépendamment de leur taille (ARTICLE 4, 6). Cependant, bien qu'ils aient une spermatogenèse continue et donc les capacités physiologiques de s'accoupler plusieurs au cours de leur vie et à peu d'intervalle, ils ne s'accouplent qu'une seule fois en moyenne, contraints par l'intensité de la compétition intra-sexuelle (ARTICLE 6). Le sexe-ratio opérationnel au sein des agrégats (rapport entre le nombre de mâles et de femelles en état de se reproduire) étant déséquilibré en faveur des mâles, ces derniers ne sont réellement compétitifs qu'une seule fois au cours de leur vie. Ensuite, l'âge les handicape face à la concurrence de mâles plus jeunes (Ross 1978). Par conséquent, il apparaît que les femelles sont sélectives à la fois en raison de leur fort investissement dans la reproduction (soins parentaux embryonnaires) et en raison de la variance dans la qualité des mâles (liée à l'apparement). Quant aux mâles, ils semblent sélectifs uniquement en raison de l'importante variance dans la qualité des femelles (liée à l'apparement). Dans le système d'appariement que nous décrivons, il n'y a donc pas de phénotype plus avantageux qu'un autre pour l'accès à la reproduction (« meilleur mâle » ou « meilleure femelle »), la qualité d'un partenaire étant principalement dépendante du degré d'apparement entre le mâle et la femelle. La reconnaissance de parentèle joue donc un rôle clé dans l'évitement de la consanguinité et dans la régulation du brassage génétique au sein des agrégats.

Nos résultats montrent également que ce choix mutuel du partenaire sexuel pour éviter les accouplements consanguins joue potentiellement un rôle dans la régulation des flux de dispersion et du brassage génétique entre les agrégats. En effet, dans l'écosystème fragmenté urbain où les populations s'organisent en réseaux d'agrégats ou métapopulations (*sensu* Levins 1969), un nouvel agrégat est fondé soit par une dispersion active des individus à courte distance (échelle d'une pièce, d'un appartement, d'un immeuble), soit par une dispersion passive par l'intermédiaire de l'homme à plus longue distance (échelle d'un quartier, d'une ville, d'un pays, d'un continent). La dispersion active, estimée à environ 15% d'individus (Rivault 1990) et favorisée par la non-fermeture des agrégats, aboutit progressivement à la colonisation de l'environnement de proche en proche sous forme de nouveaux agrégats, par bourgeonnement puis par fission des agrégats existants. Nos résultats démontrent que dans les cas de faibles taux de dispersion active, tout mâle migrant bénéficie du statut de mâle non-apparementé au sein de son agrégat d'accueil, et d'un accès privilégié à l'accouplement. Nous

estimons ainsi que la migration de mâles à hauteur de 25% entre deux agrégats augmenterait leur succès d'accouplement de l'ordre de 55% (soit près d'un accouplement supplémentaire) (ARTICLE 6). Comme ces accouplements entre non-apparentés produisent plus de descendants viables que les accouplements entre proches apparentés, cette stratégie de dispersion pourrait participer au maintien et à l'élargissement des populations. Ainsi, nous prédisons que les mâles, dont le taux d'accouplements potentiels est estimé à environ 20 accouplements au cours de leur vie, pourraient retirer des bénéfices plus importants à se disperser que les femelles, dont le taux d'accouplement potentiel est limité à un. Bien que ce résultat reste à vérifier en conditions naturelles, il pourrait en partie expliquer les faibles tendances à s'agréger observées chez les mâles de cette espèce (Roth & Willis 1960). La proximité avec l'homme a également pour conséquence la possibilité de nombreux événements de dispersion passive (Appel 1995). Ce mode de dispersion constitue un élément important dans les modalités de brassage génétique au sein des populations qui potentiellement permet la colonisation d'environnements très éloignés géographiquement (Cloarec *et al.* 1999; Jobet *et al.* 2000; Mukha *et al.* 2007). La distance génétique n'étant pas un frein à l'accouplement entre individus de deux souches éloignées (ARTICLE 4), l'introduction d'un individu étranger dans une population d'accueil est également à l'origine de brassage génétique et d'une augmentation importante du taux de croissance des populations dès la première génération. Bien que le succès de colonisation d'un nouvel environnement reste un événement rare (Ridley 2004), nous faisons l'hypothèse que la diversité des modes de dispersion, la non-fermeture des groupes et la survie des individus à l'isolement social sont très certainement parmi les raisons majeures du succès écologique de cette espèce.

VI.1.3. Coopération dans l'exploitation des ressources

Comme nous l'avons vu précédemment, les membres d'un groupe coopèrent lorsqu'ils s'engagent dans la réalisation d'une action commune dont le bénéfice individuel net est réciproque (Dugatkin 1997; Sachs *et al.* 2004). Notre étude révèle que la coopération chez *B. germanica* prend la forme de décisions collectives, et ceci à plusieurs niveaux.

B. germanica est une espèce qui fourrage dans une aire fixe. Les individus exploitent les sources à proximité de leur abri, dans lequel ils retournent après s'être alimentés. Les blattes exploitent d'abord les sources de nourritures les plus proches de leur abri, puis celles de plus en plus éloignées au fur et à mesure de leur épuisement (Rivault & Cloarec 1991). Les individus de cette espèce ont longtemps été considérés comme fourrageant de manière individuelle et indépendamment les uns des autres (Durier & Rivault 1999, 2000, 2001, 2002). Cependant, nos résultats montrent pour la première fois l'existence d'une coopération

entre les membres du groupe pour exploiter les ressources alimentaires disponibles dans l'environnement (ARTICLE 7). La combinaison de nos approches expérimentales et théoriques démontre que la sélection des sites alimentaires résulte d'une décision collective auto-organisée, reposant principalement sur la base d'un effet de rétention couplé à un faible effet d'attraction des individus en alimentation, sur les individus en exploration à proximité de la source. Cette forme de recrutement à très courte distance permet une exploitation collective des sources et une facilitation sociale à la prise alimentaire. L'ensemble des individus du groupe bénéficie ainsi de prises alimentaires prolongées de près de 35% en comparaison avec des individus isolés. Nos résultats suggèrent que ce recrutement alimentaire est induit par des signaux chimiques peu volatils perçus à proximité de la source exploitée, qui restent à identifier (travail en cours). Des expériences complémentaires, non présentées dans ce manuscrit, confirment cette hypothèse. Ainsi, des blattes de tous les stades de développement (larves et adultes des deux sexes), testées isolément dans un olfactomètre en Y (cf II.2.4., Figure 12) sont significativement plus attirées par l'odeur de congénères en alimentation que par l'odeur combinée de congénères et de nourriture. Ces résultats démontrent que le signal d'appel alimentaire est émis et perçu par toutes les classes d'âge, et par les deux sexes. Le choix des individus testés ne s'exprime pas à distance, mais par une augmentation du temps passé dans la branche de l'olfactomètre qui contient l'odeur des congénères en alimentation. Ainsi ces résultats confirment la nature peu volatile des signaux émis par les congénères en alimentation, suggérée par les prédictions de notre modèle (ARTICLE 7). L'ensemble de ces résultats nous apprend également que l'appareillement entre les individus ne semble jouer aucun rôle dans l'émergence de cette décision collective, puisque toutes ces expériences ont été réalisées à partir de groupes constitués d'individus non-apparentés issus d'oothèques prélevées sur des femelles différentes.

D'autres comportements antérieurement décrits chez *B. germanica* peuvent être considérés comme résultant d'une coopération entre les membres du groupe. C'est le cas du processus de sélection d'un abri qui est également régi par une décision collective auto-organisée, sur la base d'un effet de rétention des congénères déjà agrégés dans l'abri sur les ceux en exploration. Ainsi, plus le nombre d'individus occupant un abri est élevé, plus cet abri devient attractif pour les individus en exploration (Amé *et al.* 2004; Jeanson *et al.* 2005; Amé *et al.* 2006; Jeanson & Deneubourg 2007). Au final, la décision collective aboutit à la formation d'un unique agrégat dont la taille est déterminée par les contraintes spatiales de l'abri. Comme nous l'avons déjà mentionné, à travers les effets de groupes et les effets de masse, les individus retirent d'importants bénéfices à s'agréger.

Enfin, nous pouvons mentionner que certaines études, bien que peu convaincantes, suggèrent également l'existence de comportements coopératifs chez *B. germanica*, cette fois-ci non pas

sous forme de comportements collectifs mais à travers l'émission de phéromone de dispersion ou d'alarme (Suto & Kumada 1981; Nakayama *et al.* 1984; Ross & Tignor 1985, 1986; Nakayama *et al.* 1987; Tignor & Ross 1987; Faulde *et al.* 1990). Selon ces études la phéromone serait contenue dans la salive, sécrétée et perçue par les individus de toutes les classes d'âge et des deux sexes (Nakayama *et al.* 1984; Ross & Tignor 1985, 1986). Elle serait émise soit en cas de surpopulation, en tant que signal de dispersion pour quitter l'agrégat appauvri en ressources, soit en cas d'attaque d'un prédateur, en tant que signal d'alarme. Bien que la nature et la fonction de ces signaux restent encore à préciser (Faulde *et al.* 1990), ces résultats offrent d'intéressantes perspectives pour l'étude de la communication chimique et de la coopération au sein des agrégats.

VI.1.4. Quel modèle de société pour *Blattella germanica* (L.) ?

A l'instar de nombreuses espèces de blattes, *B. germanica* est traditionnellement considérée comme grégaire (voir Roth & Willis 1960; Schal *et al.* 1984; Bell *et al.* 2007). D'une manière générale, ces espèces sont uniquement qualifiées par cet adjectif en relation avec leur distribution spatiale, sans aucune connotation fonctionnelle attribuée aux agrégats, ni aucune information à propos des mécanismes impliqués dans leur formation. L'utilisation de cette terminologie très neutre est en partie due au peu d'études disponibles concernant l'organisation et le fonctionnement des agrégats (cf II.1 Tableau 3). Aujourd'hui, nos résultats nous permettent de préciser la définition du grégarisme chez ces espèces et de la resituer dans un cadre théorique général, facilitant les comparaisons avec les autres espèces d'insectes.

Ainsi, selon la classification hiérarchique des niveaux de socialité proposée par Michener et Wilson (Michener 1969; Wilson 1971; Michener 1974), *B. germanica* constituerait une espèce présociale communale, c'est-à-dire définie uniquement par i) le partage d'un nid par plusieurs couples d'individus reproducteurs et ii) la présence de soins parentaux non-coopératifs (cf I.1.1., Tableau 1). Cependant, comme nous venons de le voir, les interactions sociales au sein des agrégats ne se réduisent pas à ces deux éléments. En effet, les agrégats de *B. germanica* constituent de véritables groupes sociaux organisés, sièges de communication et d'interactions sophistiquées, que l'on peut caractériser à la fois par i) le partage d'un abri fixe, ii) le chevauchement des générations d'individus (larves et adultes) au sein du groupe, iii) la non-fermeture du groupe, iv) la totipotence des individus au sein du groupe avec un accès partagé à la reproduction, v) l'interdépendance sociale des individus envers le groupe à travers des effets de groupes persistants à tous les stades de développement, vi) la régulation du brassage génétique grâce à un mécanisme de reconnaissance de parentèle, vii) l'existence de coopération dans l'exploitation des ressources par les membres du groupe (Tableau 5).

Tableau 5 : Liste des principaux traits caractéristiques des groupes sociaux chez *B. germanica*.

Caractéristiques des groupes sociaux	Arguments	Références bibliographiques
Partage d'un abri fixe	Fidélité au groupe avec faibles taux de dispersion	Rivault 1990
Chevauchement des générations au sein du groupe	Observations de terrain	Ross & Wright 1977 Keil 1981 Owens & Bennett 1983 Sherron <i>et al.</i> 1982 Rivault 1990
Non-fermeture du groupe	Absence d'interactions agonistiques lors de l'introduction d'un individu étranger dans un agrégat	Breed <i>et al.</i> 1975 Rivault & Cloarec 1998 ARTICLE 4
Totipotence des individus	L'ensemble des individus du groupe a accès à la reproduction	ARTICLE 6
Interdépendance sociale des individus	Effet de groupe physiologique	Izutsu <i>et al.</i> 1970 Nakai & Tsubaki 1986 Holbrook <i>et al.</i> 2000 ARTICLE 1
	Effet de groupe comportemental	ARTICLE 2
	Effet de masse – température	ARTICLE 1
	Effet de masse – hygrométrie	Dambarch & Goehlen 1999
Régulation des degrés de consanguinité lors du choix de partenaire sexuel	Évitement de la consanguinité lors du choix du partenaire sexuel	ARTICLE 3 ARTICLE 4 ARTICLE 5 ARTICLE 6
Coopération dans l'exploitation des ressources	Coopération dans le choix et dans l'exploitation des ressources alimentaires	ARTICLE 7
	Coopération dans le choix des sites d'agrégation	Amé <i>et al.</i> 2004 Jeanson <i>et al.</i> 2005 Amé <i>et al.</i> 2006 Jeanson & Deneubourg 2007

La mise en évidence de cette coopération entre les membres du groupe est centrale et symbolise le haut niveau d'intégration des agrégats. Elle nous permet notamment de considérer *B. germanica* comme une véritable espèce sociale dans sa définition la plus large (*sensu* Wilson 1971, Costa & Fitzgerald 1995), c'est-à-dire une espèce vivant en groupe et ayant recours à une communication réciproque de nature coopérative. Dans le contexte récent d'une réflexion autour des définitions de la socialité (voir discussions Costa & Fitzgerald 2005; Crespi 2005; Lacey & Sherman 2005; Weislo 2005) et de la notion de vie sociale chez les insectes non-eusociaux (voir Choe & Crespi 1997; Costa 2006), notre travail révèle ainsi les propriétés d'un nouveau modèle de société d'insectes à travers l'étude du fonctionnement et de l'organisation des groupes sociaux chez *B. germanica*.

L'ensemble de nos résultats suggère que l'évolution de ces sociétés de blattes est principalement basée sur les bénéfices écologiques liés à la vie en groupe, relayant l'apparement entre les individus et la sélection de parentèle à un rôle secondaire, voire inexistant. Nous avons montré qu'en se regroupant les blattes retirent d'importants bénéfices individuels qui peuvent être quantifiés à travers : i) les effets de groupe physiologiques et comportementaux, ii) les effets de masses liés à l'élévation de la température et de l'hygrométrie ambiantes, et iii) l'existence de coopération dans l'exploitation des ressources de l'environnement (nourriture et sites de repos). De plus, bien que nous ne l'ayons pas abordé expérimentalement, nous ne pouvons pas exclure les bénéfices potentiels liés à la diminution des risques de prédation à travers des effets dilution, confusion ou vigilance (cf I.2.2.1.). Selon ce raisonnement, l'évolution de la socialité chez *B. germanica* serait plutôt issue d'une voie de type parasociale telle qu'elle a été formulée par Lin et Michener (1972), c'est-à-dire une voie indépendante du lien entre les adultes et leurs descendants (cf I.2.3., Figure 1A). Parmi les différentes voies évolutives proposées par Costa (2006) pour les sociétés d'arthropodes et pouvant être assimilées à la voie parasociale (cf I.2.3., Figure 1B), le type de société décrit chez *B. germanica* résulterait plutôt d'une voie associée à l'évolution de troupes, c'est-à-dire de groupes d'individus non-apparentés dont la formation est principalement favorisée par une ponte regroupée des femelles. Cette organisation en troupes est caractéristique des sociétés intégrées de larves (communes chez les lépidoptères, coléoptères, symphites et orthoptères) qui présentent des répertoires sociaux très variés, allant de la construction du nid à la défense collective (cf I.4.2.). Cependant, en raison de la cohabitation permanente des larves et des adultes chez les blattes, les agrégats de *B. germanica* constitueraient plutôt des « troupes de familles » comme cela a été décrit chez certains psocides (psocoptères), membracides (hémiptères), punaises (hétéroptères), thrips (thysanoptères), et parmi les arthropodes autres que les insectes chez certaines araignées (aranées). Bien qu'elles aient été jusqu'à maintenant peu étudiées (à l'exception des araignées sociales), nous faisons l'hypothèse que ces troupes de familles bénéficient des mêmes

avantages du groupement que les sociétés de larves à savoir la possibilité de construire un nid protecteur commun, d'organiser une défense collective et de fourrager en groupe (recherche et exploitation des ressources). L'étude approfondie de l'organisation et du fonctionnement des sociétés de blattes dans leur diversité devrait permettre d'apporter de nombreuses réponses à cette interrogation.

VI.2. Évolution de la socialité chez les dictyoptères

Nos résultats chez *B. germanica* soulèvent la question de l'évolution de la socialité au sein de l'ordre des dictyoptères, qui inclut à la fois les sous-ordres des blattoptères (blattes), des mantodés (mantes) et des isoptères (termites) (voir discussions Roth 2003; Klass & Meier 2006; Inward *et al.* 2007; Lo *et al.* 2007; Eggleton *et al.* 2007) (Figure 18). Alors que les mantes sont pour majorité strictement solitaires, avec seulement quelques espèces où les femelles ont un comportement de défense des oeufs (Faure 1940; Edmunds & Brunner 1999), tous les termites sont strictement eusociaux. Paradoxalement, bien que les blattes constituent un groupe clé pour une approche phylogénétique de l'évolution de la socialité chez les insectes, l'état des connaissances sur l'écologie et l'éthologie de la grande majorité de ces espèces reste bien souvent anecdotique (Schal *et al.* 1984; Bell *et al.* 2007). Notre étude permet une première comparaison entre les traits caractéristiques des groupes sociaux mis en évidence chez *B. germanica* et ceux actuellement décrits chez les autres espèces.

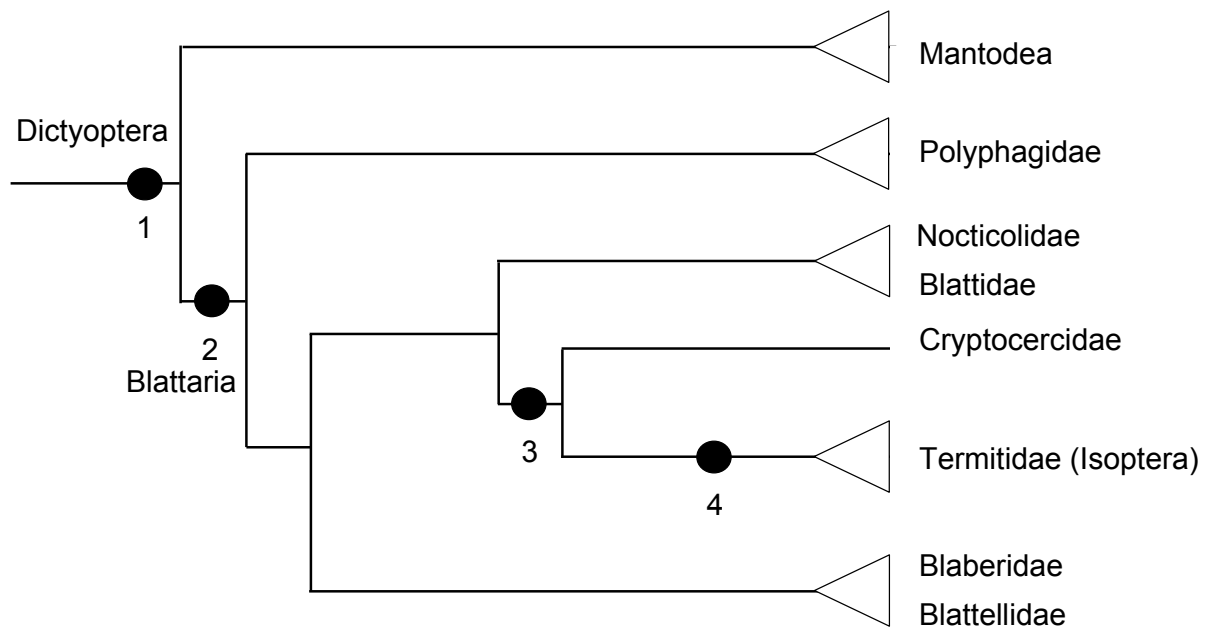


Figure 18 : Phylogénie simplifiée des dictyoptères d'après Inward *et al.* (2007). Sur l'arbre sont représentées les transitions majeures (1-4) liées à l'évolution des termites. 1) formation de l'oothèque à partir des sécrétions des glandes accessoires ; 2) port de l'oothèque par la femelle jusqu'au dépôt ; 3) xylophagie associée à l'acquisition de flagellés symbiotiques, soins biparentaux, trophallaxies ; 4) chevauchement des générations avec partage des tâches, caste de soldats, sperme non motile. Modifiée d'après Inward *et al.* (2007).

Très peu d'espèces de blattes sont considérées comme strictement solitaires, c'est-à-dire où les individus vivent de manière isolée sauf pendant une courte période liée à l'accouplement (ex. *Phyllodromica maculata*: Gaim & Seelinger 1984; *Paratemnopteryx coulouana*: Gorton 1979; *Thanatophyllum akinetum*: Grandcolas 1993; *Lamproblatta albipalpus*: Gautier *et al.* 1988). La majorité des espèces qui ont été étudiées à ce jour présentent une tendance au gréganisme. Par conséquent, il apparaît que la socialité dans son sens le plus large puisse être un caractère ubiquiste au sein des blattoptères. En raison de la grande variété des habitats, des modes de reproduction et des habitudes alimentaires de ces différentes espèces de blattes, il est difficile de rendre compte de manière synthétique de la diversité de leurs comportements sociaux et de leurs formes d'organisation sociale. Cependant, d'une manière très générale, la socialité chez les blattes semble fortement influencée par le mode de reproduction et l'investissement parental des femelles (Nalepa & Bell 1997). Ainsi, deux grands types de sociétés émergent : i) les unités familiales, favorisées par la viviparité, et ii) les troupes de familles, favorisées par l'oviparité. Nous en proposons ici une revue succincte.

VI.2.1. Unités familiales

Contrairement à *B. germanica*, une partie des espèces de blattes investissent dans des soins parentaux embryonnaires et post embryonnaires coûteux. Ces espèces sont caractérisées par une « viviparité vraie » (absence d'oothèque) ou « une viviparité fausse » (persistance d'une oothèque interne) qui implique la maturation des embryons dans une poche incubatrice interne à la femelle. Après l'éclosion des larves, la structure du groupe est principalement façonnée par la nature et par la durée des interactions entre la femelle et les descendants, aboutissant bien souvent à une simple structure familiale.

C'est le cas principalement chez les blabéridés, qui présentent les formes de soins parentaux les plus divers parmi les blattes (voir synthèse Bell *et al.* 2007). Ces soins s'expriment dans leur forme la plus simple par une courte association entre la mère et les larves, le groupe se dispersant juste après la mélanisation des larves (ex. *Nauphoeta cinerea*, *Blaberus craniifer*, *Eublaberus distant*). Chez plusieurs autres espèces, la femelle protège et nourrit les larves pendant quelques heures après leur mélanisation (ex. *Homolopteryx laminata*). D'autres espèces encore occupent un nid dans lequel les jeunes restent confinés pendant une grande partie de leur développement, la femelle ramenant alors régulièrement de la nourriture au nid (ex. *Macropanesthia* sp). Enfin, les soins parentaux atteignent leur expression la plus complexe chez certaines espèces où les larves peuvent se nourrir directement à partir des fluides corporels de la femelle (ex. *Diploptera punctata*, *Salganea taiwanensis*, *Gromphadorhina portentosa*).

Parmi ces structures familiales, les sociétés les plus intégrées ont probablement été décrites chez les espèces xylophages du genre *Cryptocercus*. Ces blattes vivent en colonies constituées d'un couple fondateur et de sa descendance, qui coopèrent dans les soins aux jeunes immatures (voir Seelinger & Seelinger 1983; Nalepa 1984; Klass *et al.* 2008). Ces colonies occupent des galeries complexes creusées dans les souches de bois mort et dépendent d'un protozoaire symbiotique dans le tube digestif pour digérer la cellulose. Il y aurait alors des transferts de ce protozoaire des adultes vers les immatures. De récentes analyses phylogénétiques basées sur des critères morphologiques et moléculaires révèlent que les cryptocercidés constituent un groupe frère des isoptères (ex. Deitz *et al.* 2003; Klass & Meier 2006; Inward *et al.* 2007) et par conséquent un groupe clé pour l'étude de l'évolution de l'eusocialité (Figure 18). Cependant, en raison de la difficulté de maintenir ces espèces en laboratoire, le fonctionnement de ces colonies intégrées de blattes reste encore relativement mal renseigné.

Au vu de ces observations chez les blabéridés et les cryptocercidés, malgré la grande diversité des formes de soins parentaux prodigués, nous pouvons conclure que l'ensemble de ces espèces grégaires est principalement caractérisé par une voie de socialisation associée à l'évolution des soins maternels et/ou biparentaux.

VI.2.2. Troupes de familles

La grande majorité des espèces de blattes décrites à ce jour semble vivre en agrégats composés d'individus de tous les stades de développement. Contrairement aux unités familiales, cette forme de grégarisme est observée dans la quasi totalité des familles de blattoptères (mis à part les cryptocercidés), avec en particulier beaucoup d'exemples chez les blattidés et les blattellidés. Ces espèces sont généralement ovipares et portent les oothèques sur des périodes variables allant de quelques jours après leur formation jusqu'à l'éclosion des larves (Roth & Willis 1960; Cornwell 1968). Ce faible investissement parental embryonnaire est en règle générale associé à l'absence de soins parentaux post-embryonnaires et d'interactions entre la femelle et sa descendance. Au même titre que *B. germanica*, ces mélanges d'adultes (mâles et femelles) et de larves plus ou moins apparentés, constituent des troupes de familles. Bien que peu d'études se soient attachées à décrire le fonctionnement de ces troupes, il est intéressant de constater certaines similarités avec l'écologie de *B. germanica*.

Ainsi chez certaines espèces, l'agrégation est également due à une interattraction des congénères à travers une combinaison de phéromones volatiles à courte distance et de contacts tactiles (Brossut *et al.* 1974; Brossut 1979; Bell 1981, 1982, Saïd *et al.* 2005). Parmi

ces espèces, des études suggèrent l'existence de mécanismes de reconnaissances de parentèle avec une préférence des individus pour s'agréger entre proches apparentés (ex. Gorton 1979; Evans & Breed 1984; Brossut & Sreng 1985). La reconnaissance de parentèle (ou un mécanisme assimilé) pourrait ainsi être un mécanisme répandu chez les blattoptères, potentiellement pour assurer une structuration des agrégats en sous-groupes d'apparentés et/ou pour réguler le brassage génétique au sein des groupes. Enfin, l'ensemble des espèces grégaires étudiées à ce jour présente un effet de groupe physiologique similaire à celui décrit dans ce manuscrit (ARTICLE 1), c'est-à-dire que l'isolement social diminue la vitesse de développement larvaire (voir Roth & Willis 1960). Cette dépendance sociale de l'individu envers le groupe semble donc être un caractère ubiquiste chez ces blattes grégaires. Nous pouvons espérer à l'avenir établir de nombreux parallèles entre le fonctionnement des agrégats chez une grande partie de ces espèces organisées en troupes de familles et les groupes sociaux décrits chez *B. germanica*.

VI.3. Perspectives

Après nous avoir permis de répondre à un certain nombre d'interrogations, nos résultats ouvrent un large champ de perspectives pour l'étude de la socialité chez *B. germanica*, et plus généralement chez les dictyoptères. Nous en proposons ici quelques unes parmi nos priorités.

En particulier, le fait d'avoir mis en évidence l'implication de la reconnaissance de parentèle dans la régulation des interactions sociales, avec notamment une tendance des individus à se regrouper entre apparentés, soulève le problème de la structure génétique des groupes et des populations de *B. germanica* en conditions naturelles. A ce jour, les connaissances dans ce domaine restent très peu documentées (Rust *et al.* 1995). Une étude réalisée à partir de différents loci codant pour des enzymes polymorphiques révèle une structuration génétique fortement prononcée des populations à une moyenne échelle géographique (l'immeuble), les populations les plus proches géographiquement partageant le plus d'allèles en commun (Cloarec *et al.* 1999). Cette différenciation génétique ne semble plus effective à une plus grande échelle géographique (dans la ville et entre les villes). Plus récemment, Jobet *et al.* (2000) puis Mukha *et al.* (2007) sont arrivés à la même conclusion en utilisant respectivement des marqueurs RAPD et des marqueurs d'ADN ribosomique. L'ensemble de ces études suggère que le transport passif d'individus par l'homme est la cause première de dispersion et de structuration génétique des populations à moyennes et grandes échelles. Cependant, aucune étude n'a été réalisée à ce jour à petite échelle, celle de la métapopulation au sein d'une habitation, où la migration active joue très certainement un rôle majeur dans la structuration génétique des groupes. Dernièrement, Booth *et al.* (2007) ont développé des marqueurs microsatellites qui potentiellement pourraient répondre à ces questions. Il serait alors

intéressant d'utiliser cette technique pour réaliser un suivi longitudinal de la dynamique de chaque agrégat, à l'échelle d'un réseau d'agrégat non perturbé par l'activité humaine, pour i) estimer le véritable degré d'apparentement moyen au sein des groupes, ii) affiner l'estimation des taux de dispersion entre agrégats, iii) tirer les règles de dispersions, et iv) vérifier la structure en sous-groupes d'apparentés au sein des agrégats suggérée par nos résultats.

Une autre perspective intéressante soulevée par nos résultats réside dans l'étude de la communication chimique régissant les interactions entre les congénères au sein des groupes. Comme nous l'avons vu, les blattes coopèrent lors de la sélection du site d'agrégation ou d'alimentation, et potentiellement dans la détection des prédateurs. Cependant, dans chacun de ces trois contextes, les signaux de communication (molécules chimiques) ainsi que leurs modalités d'émission (organes de stockage, rythme d'émission) restent à identifier. Bien que les hydrocarbures cuticulaires jouent un rôle avéré à courte distance dans les processus d'agrégation (Rivault *et al.* 1998), d'autres molécules volatiles pourraient être impliquées pour attirer les individus à plus longue distance. La meilleure compréhension du mécanisme de recrutement alimentaire ainsi que d'un éventuel mécanisme d'alarme chez *B. germanica* passe également par cette étape d'identification des composés chimiques impliqués la communication.

Nos résultats nous amènent également à réfléchir sur la notion de variabilité comportementale interindividuelle. En effet, comme *B. germanica* est une espèce caractérisée par l'absence de hiérarchie sociale (Breed *et al.* 1975) et l'absence d'altruisme reproductif, les auteurs ont généralement tendance à considérer les membres du groupe comme totipotents et strictement identiques, par exemple pour modéliser les comportements collectifs (ex. ARTICLE 7, Amé *et al.* 2006). Cependant, la littérature croissante sur la notion de « personnalité » ou « tempérament » en éthologie, c'est-à-dire l'existence de traits comportementaux stables dans le temps chez l'individu, soulève la question de l'importance des différences comportementales interindividuelles dans le fonctionnement du groupe (Sih *et al.* 2004a; Sih *et al.* 2004b; Bell 2007). Bien que cette littérature soit encore peu abondante chez les invertébrés, il est admis que l'évolution de la division du travail chez les insectes eusociaux est en partie due à des différences interindividuelles dans la probabilité de s'engager dans la réalisation d'un comportement (cf I.4.1.2). Ces différences interindividuelles, ou personnalités, ont également été suggérées par certains auteurs dans les sociétés de larves (voir discussion Wellington 1960; voir discussion Fitzgerald 1995; Weinstein & Maelzer 1997; Costa 2006; Dussutour *et al.* 2008). Il serait alors intéressant de tester l'existence de personnalités au sein des agrégats de blattes. Cela nous permettrait notamment d'estimer l'influence des proportions de chaque type d'individus au sein du groupe sur son fonctionnement et sur les prises de décisions collectives (voir Nicolis *et al.* 2008).

Enfin, comme nous l'avons souligné à plusieurs reprises dans ce manuscrit (cf II.1., Tableau 3), les blattes constituent un sous-ordre d'insectes longtemps oublié des sociobiologistes, dont l'éthologie et l'écologie n'ont été abordées à ce jour que pour une poignée d'espèces. Nos résultats chez *B. germanica*, nous amènent à prédire l'existence de groupes sociaux organisés chez une grande diversité d'espèces grégaires, et ouvrent la voie à des analyses comparatives prometteuses pour l'étude de l'évolution de la socialité chez les blattoptères. Une première étape, relativement simple à mettre en place, consisterait à comparer l'organisation et le fonctionnement des agrégats chez les espèces communément maintenues dans les laboratoires en utilisant des protocoles expérimentaux standardisés. Ce type d'études comparatives a déjà été réalisé pour décrire les modalités d'agrégation chez plusieurs espèces (ex. Van Baaren *et al.* 2002). Il serait maintenant intéressant de tester et de comparer d'autres traits fonctionnels chez ces espèces tels que i) la structure génétique des groupes, ii) les caractéristiques des systèmes d'appariements, iii) les conséquences des effets de groupes et des effets de masse, iv) l'existence de comportements collectifs, et bien d'autres encore.

VI.4. Conclusions

Pour conclure, ce travail a permis de mettre en évidence un certain nombre de propriétés émergentes de la socialité chez une espèce jusqu'alors considérée comme uniquement grégaire. Nos résultats s'inscrivent dans une littérature grandissante visant à élargir le champ des connaissances sur la diversité des sociétés rencontrée chez les insectes, et plus généralement chez les arthropodes, en décrivant des formes de vie sociale moins intégrées que celles connues chez les espèces eusociales, figures de proue de la sociobiologie. Cette démarche reflète un changement progressif des mentalités dans la vision que l'on peut avoir des mécanismes évolutifs de la vie sociale. Les préoccupations prépondérantes de ces dernières décennies à propos de la structure familiale et du rôle de la sélection de parentèle laissent aujourd'hui place à un éclairage nouveau sur les bénéfices écologiques liés à la coopération entre individus non nécessairement apparentés. Il apparaît alors que les effets de masse et les effets de groupes peuvent expliquer à eux seuls l'évolution d'un grand nombre de formes de vie sociale. Ce ré-équilibrage de la balance entre causes génétiques et causes écologiques est certainement la principale leçon que l'étude des arthropodes sociaux nous offre. Le point essentiel réside dans le fait que de multiples combinaisons du rôle respectif joué par ces causalités peuvent amener à emprunter différents chemins évolutifs, aboutissant par convergence à l'émergence de sociétés.

VII. Publications et communications

VII. Publications et communications

Publications

- Lihoreau M**, Caillarec C, Deneubourg JL, Rivault C. **En préparation**. Collective foraging in cockroaches: an experimental and theoretical study.
- Lihoreau M**, Rivault C. **Soumis**. Female quality variance explains male selectivity in a non-sex role reversal species.
- Lihoreau M**, Brepson L, Rivault C. **Soumis**. The weight of the clan: even in insects, social isolation can induce a behavioural syndrome.
- Lihoreau M**, Rivault C. 2009. Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. **Behav Ecol**. **20:46-53**.
- Lihoreau M**, Zimmer C, Rivault C. 2008. Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding. **PLoS ONE**. **3:e3365**.
- Lihoreau M**, Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. **Anim Behav**. **75:1965-1972**.
- Lihoreau M**, Zimmer C, Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. **Behav Ecol**. **18:888-887**.

Communications orales dans des colloques internationaux

- Lihoreau M**, Caillarec C, Deneubourg JL, Rivault C. 2008. Social foraging in cockroaches. European meeting of the International Union for the Study of Social Insects, La Roche En Ardennes, Belgium (30 août-4 septembre).
- Lihoreau M**, Zimmer C, Rivault C. 2006. Kin recognition and mate choice in the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). International Society of Behavioural Ecology, Tours, France (23-28 juillet).

Communications affichées dans des colloques internationaux

- Lihoreau M**, Caillarec C, Deneubourg JL, Rivault C. 2008. Social foraging in the German cockroach *Blattella germanica* (L.). European Conference of Behavioural Biology, Dijon, France (18-20 juillet).
- Lihoreau M**, Rivault C. 2007. Kin recognition by the cockroach *Blattella germanica* (L.). International Society of Chemical Ecology, Jena, Germany (22-26 juillet).
- Lihoreau M**, Zimmer C, Rivault C. 2006. Kin recognition and incest avoidance in the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). European Conference of Behavioural Biology, Belfast, U.K. (4-6 septembre).

Communications orales dans des colloques nationaux

Lihoreau M, Caillarec C, Deneubourg JL, Rivault C. 2008. Émergence de la socialité chez les blattes : recrutement alimentaire et exploitation collective des ressources. Le Petit Pois Dérivé, Rennes, France (25-28 août).

Lihoreau M, Rivault C. 2007. Reconnaissance de parentèle chez *Blattella germanica* (L.). Quatrième Journées du Groupement De Recherche d'Ecologie Chimique, Rennes, France (29-30 octobre).

Lihoreau M, Rivault C. 2007. The intimate life of cockroaches. Colloque Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, Toulouse, France (3-5 septembre).

Lihoreau M, Rivault C. 2007. Reconnaissance de parentèle chez un insecte grégaire *Blattella germanica* (L.). Colloque de Physiologie de l'Insecte, Rennes, France (10-12 juillet).

Activité de vulgarisation

Lihoreau M. 2007. Les blattes : un autre modèle social chez les insectes. Science Ouest, 244 : 8.

Lihoreau M. 2007. Dans les coulisses d'une société (communication affichée), Séminaire du Centre d'Initiation à l'Enseignement Supérieur Grand Ouest, Champs Libres, Rennes, France (21-24 mai).

Lihoreau M. 2007. Dans les coulisses d'une société (communication orale), Séminaire du Centre d'Initiation à l'Enseignement Supérieur Grand Ouest, Champs Libres, Rennes, France (21-24 mai).

Lihoreau M. 2007. Invité dans l'émission de radio « Ramène ta Science », Radio Campus Rennes (4 décembre).

Prix/récompenses

Lihoreau M, Rivault C. 2007. The intimate life of cockroaches. Colloque Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, Toulouse, France (3-5 septembre). **Prix de la communication orale.**

Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2006. Kin recognition and incest avoidance in the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). European Conference of Behavioural Biology, Belfast, U.K. (4-6 septembre). **Prix de la communication affichée.**

Lihoreau M. 2007. Dans les coulisses d'une société, Séminaire du Centre d'Initiation à l'Enseignement Supérieur. Grand Ouest, Champs Libres, Rennes, France (21-24 mai). **Prix de la communication orale et affichée.**

VIII. Références bibliographiques

VIII. Références bibliographiques

- Admundsen T, Forsgren E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc Nat Acad Sci USA*. 98:13155-13160.
- Agarwala BK, Dixon AFG. 1993. Kin recognition and larval cannibalism in *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol*. 90:45–50.
- Aitchinson J. 1986. The statistical analysis of compositional data: monographics in statistics and applied probability. London (UK): Chapman & Hall.
- Alcock J. 1998. Animal behavior: an evolutionary approach. Sunderland (MA): Sinauer Associates.
- Allee WC, Emerson AE, Park O, Park T, Schmidt KP. 1949. Principles of Animal Ecology. Philadelphia (PA): Saunders.
- Amé JM, Rivault C, Deneubourg JL. 2004. Cockroach aggregation based on strain odour recognition. *Anim Behav*. 68:793-801.
- Amé JM, Halloy J, Rivault C, Detrain C, Deneubourg JL. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proc Nat Acad Sci USA*. 103:5835-5840.
- Anderson WW, Kim YK, Gowaty PA. 2007. Experimental constraints on mate preferences in *Drosophila pseudoobscura* decrease offspring viability and fitness of mated pairs. *Proc Nat Acad Sci USA*. 104:4484-4488.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Appel AG. 1995. *Blattella* and related species. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. Understanding and controlling the German cockroach. Oxford (NY): Oxford University press. p. 1-20.
- Archie EA, Hollister-Smith JA, Poole JH, Lee PC, Moss CJ, Moldanado JE, Fleischer RC, Alberts SC. 2007. Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Mol Ecol*. 16:4138-4148.
- Aristotle. 350 BCE. History of animals. Cambridge (MA) Harvard University Press (re-edition 1984).
- Augusto F, Pires Valente AL. 2002. Applications of solid phase microextraction to chemical analysis of live biological samples. *Trends Analytic Chem*. 21:428-438.
- Bagneres AG, Killian A, Clement JL, 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.
- Balcombe JP. 1989. Non-breeder asymmetry in Florida scrub jays. *Evol Ecol*. 3:77-79.
- Barnard CJ. 1990. Kin recognition: problems, prospects, and the evolution of discrimination systems. *Adv Stud Behav*. 19:29-81.

VIII. Références bibliographiques

- Barnard CJ, Fitzsimons J. 1988. Kin recognition and mate choice in mice: effects of kinship, familiarity and social status. *Anim Behav.* 36:1078-1090.
- Barnard CJ, Fitzsimons J. 1989. Kin recognition and mate choice in mice: fitness consequences of mating with kin. *Anim Behav.* 38:35-40.
- Bartz SJ. 1979. Evolution of eusociality in termites. *Proc Nat Acad Sci USA.* 76:5764-5768.
- Bateman M. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity.* 2:349-368.
- Bateson PPG. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature.* 273:659-660.
- Bateson P.P.G. 1982. Preferences for cousins in the Japanese quail. *Nature.* 295:236-237.
- Bateson PPG. 1983. Optimal outbreeding. In: Bateson PPG, editor. *Mate choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 257-277.
- Batra SWT. 1966. Nests and social behavior of halictine bees in India (Hymenoptera: Halictidae). *Indian J Entomol.* 28:375-393.
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S. 1992. Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insect Soc.* 39:59-72.
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S. 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J Insect Behav.* 6:751-759.
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM. 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insect Soc.* 37:258-267.
- Beecher MD. 1982. Signature system and individual recognition. *Am Zool.* 22:477-490.
- Bell AM. 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proc R Soc B.* 274:755-761.
- Bell WJ. 1981. *The laboratory cockroach*. London (UK): Chapman & Hall.
- Bell WJ. 1982. Pheromones and Behavior. In: Bell WJ, Adiyodi KG, editors. *The American cockroach*. London (UK): Chapman & Hall. p. 371-397.
- Bell WJ, Adiyodi KG. 1982. *The American Cockroach*. London (UK): Chapman & Hall.
- Bell WJ, Roth LM, Nalepa CA. 2007. *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. Baltimore (MD): The Johns Hopkins University Press.
- Bell WJ, Vuturo SB, Bennett M. 1978. Endokinetic turning and programmed courtship acts of the male German cockroach. *J Insect Physiol.* 24:369-374.
- Bengtsson BO. 1978. Avoiding inbreeding: at what cost? *J Theor Biol.* 73:439-444.
- Bennett NC, Faulkes CG. 2000. *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Bertram BCR. 1978. Living in groups: Predator and Prey. In: Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioral Ecology, An Evolutionary Approach*. Sunderland (MA): Sinauer Associates. p. 66-96.
- Beshers SN, Fewell JH. 2001. Models of division of labor in social insects. *Ann Rev Entomol.* 46:413-440.

- Blaustein AR, Porter RH, Breed MD. 1988. Special issue: kin recognition in animals: empirical evidence and conceptual issues. *Behav Genet.* 18:405-564.
- Blouin SF, Blouin M. 1988. Inbreeding avoidance behaviors. *Trends Ecol Evol.* 3:230-233.
- Bonabeau E, Théraulaz G, Deneubourg JL. 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proc R Soc Lond B.* 263:1565-1569.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S. 1997. Self-organisation in social insects. *Trends Ecol Evol.* 12:188-193.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Franks N, Rafelsberger O, Joly JL, Blanco S. 1998. The emergence of pillars, walls and royal chambers in termites nests. *Phil Trans R Soc Lond B.* 353:1-16.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 76:305-339.
- Boomsma JJ. 2007. Kin selection versus sexual selection: Why the ends do not meet. *Cur Biol.* 17:R673-R683.
- Booth W, Bogdanowicz M, Prodöhl PA, Harrison RG, Schal C, Vargo EL. 2007. Identification and characterization of 10 polymorphic microsatellite loci in the German cockroach, *Blattella germanica*. *Mol Ecol Notes.* 7:648-650.
- Boulay R, Hefetz A, Soroker V, Lenoir A. 2000a. *Camponotus fellah* colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges. *Anim Behav.* 59:1127-1133.
- Boulay R, Soroker V, Godzinska EJ, Hefetz A, Lenoir A. 2000b. Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant *Camponotus fellah*. *J Exp Biol.* 203:513-520.
- Boyer S, Rivault C. 2004. Interspecific competition among urban cockroach species. *J Insect Physiol.* 113:15-23.
- Bradley JT. 1985. Interactions between social factors and ovarian development in the European house cricket *Acheta domesticus*. *Entomol Exp Appl.* 38:249-254.
- Breed MD. 1998. Chemical cues in kin recognition: criteria for identification, experimental approaches, and the honey bee as example. In: Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston ML, editors. *Pheromone communication in social insects, ants, wasps, bees and termites*. Boulder (CO): Westview Press. p. 57-78.
- Breed MD, Julian GE. 1992. Do simple rules apply in honeybee nestmate discrimination? *Nature.* 357:685-686.
- Breed MD, Hinkle CM, Bell WJ. 1975. Agonistic behavior in the German cockroach, *Blattella germanica*. *Z Tierpsychol.* 39:24-32.
- Breed MD, Smith SK, Gall BG. 1980 Systems of mate selection in a cockroach species with male dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 28:130-134.

VIII. Références bibliographiques

- Brenner RJ. 1995. Medical and economic significance. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. Understanding and controlling the German cockroach. Oxford (NY): Oxford University Press. p. 77-92.
- Brossut R. 1979. Gregarism in cockroaches and in *Eublaberus* in particular. In: Ritter FJ, editor. Chemical ecology: odour communication in animals. Amsterdam (Netherlands): Elsevier. p. 237-246.
- Brossut R, Sreng L. 1985. L'univers chimique des blattes. Bull Soc Entomol France. 90:1266-1280.
- Brossut R, Dubois P, Rigaud J. 1974. Le grégarisme chez *Blaberus craniifer*: isolement et identification de la phéromone. J Insect Physiol. 20:529-543.
- Bruinsma OH. 1979. An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus*: Labouwhogeschool te Wageningen.
- Buhl J, Sumpter DJT, Couzin ID, Hale JJ, Despland E, Miller ER, Simpson SJ. 2006. From disorder to order in marching locusts. Science. 312:1402- 1406.
- Burton RS. 1990 Hybrid breakdown in developmental time in the copepod *Tigriopus californicus*. Evolution. 44:1814-1822.
- Calvert WH, Hedrick LE, Brower LP. 1979. Mortality of the Monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. Science. 204:847-851.
- Camazine S, Sneyd J. 1991. A model of collective nectar source selection by honey bees: Self-organization through simple rules. J Theor Biol. 149:547-571.
- Camazine S, Visscher PK, Finley J, Vetter RS. 1999. House-hunting by honey bee swarms: collective decisions and individual behaviors. Insect Soc. 46:348-360.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks N, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. Self-organization in biological systems. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Carlin NF, Hölldobler B. 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science. 222:1027-1029.
- Carlson DA, Brenner RJ. 1988. Hydrocarbon-based discrimination of three North American *Blattella* cockroach species (Orthoptera: Blattellidae) using gas chromatography. Ann Entomol Soc Am. 81: 711-723.
- Casey TM, Hegel JR. 1981. Caterpillar setae: insulation for an ectotherm. Science. 214:1131-1133.
- Champalbert A, Lachaud JP. 1990. Existence of a sensitive period during the ontogeny of social behavior in a primitive ant. Anim Behav. 39:850-859.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annu Rev Ecol Syst. 18:237-268.

- Chauvin R. 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. V. L'effet de groupe et la croissance larvaire des blattes, des grillons et du Phanéroptère. Bull Soc Zool Fr. 71:39-48.
- Chenoweth SF, Blows MW. 2003. Signal trait sexual dimorphism and mutual sexual selection in *Drosophila serrata*. Evol Dev. 57:2326-2334.
- Choe JC, Crespi BJ. 1997. The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge (UK) Cambridge University Press.
- Clark B, Faeth SH. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. Ecol Entomol. 22:408-415.
- Clément J-L, Bagnères A-G. 1998. Nestmate recognition in termites. In: Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston ML, editors. Pheromone communication in social insects, ants, wasps, bees and termites. Boulder (CO): Westview press. p. 126-158.
- Cloarec A, Rivault C, Cariou L. 1999. Genetic population structure of the German cockroach, *Blattella germanica*: absence of geographical variation. Entomol Exp Appl. 92:311-319.
- Clutton-Brock T. 2002. Behavioral ecology - Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. Science. 296:69-72.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. Q Rev Biol. 67:737-456.
- Clutton-Brock TH, Vincent ACJ. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rate of males and females. Nature. 351:58-60.
- Cochran DG. 1979. A genetic determination of insemination frequency and sperm precedence in the German cockroach. Entomol Exp Appl. 26:259-266.
- Cocroft RB. 2005. Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect. Proc R Soc Lond B. 272:1023-1029.
- Cole BJ. 1991. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. Am Nat. 137:244-259.
- Conradt L, Roper TJ. 2003. Group decision-making in animals. Nature. 421, 155-158.
- Conradt L, Roper TJ. 2005. Consensus decision making in animals. Trends Ecol & Evol. 20:449-456.
- Cooper SM. 1991. Optimal hunting group size: the need for lions to defend their kills against loss to spotted hyaenas. Afr J Ecol. 29:130-136.
- Cornwell PB. 1968. The cockroach. vol 1: a Laboratory Insect and an Industrial Pest. London (UK): Hutchinson & CO.
- Costa JT. 2006. The other insect societies. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Costa JT, Fitzgerald TD. 1996. Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. Trends Ecol Evol. 11:285-289.

- Costa JT, Fitzgerald TD. 2005. Social terminology revisited: Where are we ten years later? *Ann Zool Fenn.* 42:559-564.
- Couzin ID, Krause J. 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Adv Stud Behav.* 32:1-75.
- Couzin ID, Krause J, Franks N, Levin S. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature.* 433:513-516.
- Creel S, Creel NM. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim Behav.* 50:1325-1339.
- Crespi BJ. 1992. Eusociality in Australian gall thrips. *Nature.* 359:724-726.
- Crespi BJ. 2005. Social sophistry: logos and mythos in the forms of cooperation. *Ann Zool Fenn.* 42:569-571.
- Crespi BJ, Yanega D. 1995. The definition of eusociality. *Behav Ecol.* 6:109-115.
- Crook JH, Ellis JE, Goss-Custard JD. 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Anim Behav.* 24:261-274.
- Crozier RH. 1987. Genetic aspects of kin recognition: concepts, models, and synthesis. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. *Kin recognition in animals*. New-York (NY): John Wiley & Sons. p. 55-73.
- Crozier RH, Dix MW. 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social hymenoptera. *Behav Ecol Sociobiol.* 4:217-224.
- Crozier RH, Pamilo P. 1996. *Evolution of social insect colonies. Sex allocation and kin-selection*. Oxford (U.K): Oxford University Press.
- Cunningham EJA, Birkhead TR. 1998. Sex roles and sexual selection. *Anim Behav.* 56:1311-1321.
- Curry RL, Grant PR. 1990 Galapagos mockingbirds: territorial cooperative breeding in a climatically variable environment. In: Stacey PB, Koenig WD, editors. *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 290-331.
- Curtis CE, Huber I, Calhoun RE. 2000. Fecundity of male *Blattella germanica* (Blattaria: Blattellidae) exposed to multiple virgin females. *Entomol News.* 111:371-374.
- Dall SRX. 2005. Defining the concept of public information. *Science.* 308:353-356.
- Dambach M, Goehlen B. 1999. Aggregation density and longevity correlate with humidity in first instar nymphs of the cockroach *Blattella germanica* L. (Dictyoptera). *J Insect Physiol.* 45:423-429.
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH. 2004. Public information: from noisy neighbors to cultural evolution. *Science.* 305:487-491.
- Dapporto L, Pansolli C, Turillazi S. 2004. Hibernation clustering and its consequences for associative nest foundation in *Polistes dominulus* (Hymenoptera Vespidae). *Insect Soc.* 56:315-321.

- Darwin CD. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London (UK): J. Murray.
- Darwin C. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. New-York (NY): AL. Burt.
- Dawkins R. 1976. The selfish gene. New-York (NY): Oxford University Press.
- Dawkins R. 1982. "The Extended Phenotype". Oxford (UK): Oxford University Press.
- De Biseau JC, Passera L, Daloze D, Aron S. 2004. Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. J Insect Physiol. 50:585–593.
- Deitz LL, Nalepa CA, Klass KD. 2003. Phylogeny of the Dictyoptera reexamined. Entomol Abhand. 61:69-91.
- Deneubourg JL, Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. Ethol Ecol Evol. 1:295-311.
- Deneubourg JL, Gregoire JC, Le Fort E. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). J Insect Behav. 3:169-182.
- Despland E, Rosenberg J, Simpson SJ. 2004. Landscape structure and locust swarming: a satellite's eye view. Ecography. 27:381-391.
- Deutsch JC, Reynolds JD. 1995. Design and sexual selection; the evolution of sex differences in mate choice. Perspect Ethol. 11:297-323.
- Drent R, Swierstra P. 1977. Goose flocks and food-finding: field experiments with barnacle geese in winter. Wildfowl. 28:15-20.
- Drickamer LC, Gowaty PA, Wagner DM. 2003. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance. Anim Behav. 65:105-114.
- Drooz AT. 1966. Color studies of reared elm spanworm larvae and pupae. Ann Entomol Soc Am. 59:568-573.
- Duffy DC. 1983. The foraging ecology of peruvian seabirds. Auk. 100:800-810.
- Duffy JE. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. Nature. 381:512-514.
- Dugatkin LA. 1997. Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective. Oxford (NY): Oxford University Press.
- Dunbar RIM. 1988. Primate social systems. London (UK): Croom Helm.
- Durier V, Rivault C. 1999. Path integration in cockroach larvae, *Blattella germanica* (L.) (insect: Dictyoptera): Direction and distance estimation. Anim Learn Behav. 27:108-118.
- Durier V, Rivault C. 2000. Learning and foraging efficiency in German cockroaches, *Blattella germanica* (L.) (Insecta:Dictyoptera). Anim Cognition. 3:139-145.
- Durier V, Rivault C. 2001. Effects of spatial knowledge and feeding experience on foraging choices in German cockroaches. Anim Behav. 62:681-688.

VIII. Références bibliographiques

- Durier V, Rivault C. 2002. Influence of a novel object in the home range of the cockroach, *Blattella germanica*. *Med Vet Entomol*. 16:121-125.
- Dussutour A, Nicolis SC, Despland E, Simpson SJ. 2008. Individual differences influence collective behaviour in social caterpillars. *Anim Behav*. 76:5-16.
- Eberhard WG. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Edmans S. 2002. Does parental divergence predict reproducible compatibility? *Trends Ecol Evol*. 17:520-527.
- Edmunds M, Brunner D. 1999. Ethology of defenses against predators. In: Prete F, Wells H, Wells PH, Hurd LE, editors. The praying mantids. Baltimore (MD): Johns Hopkins University Press. p. 276-299.
- Eggleton P, Beccaloni G, Inward D. 2007. Response to Lo *et al.* *Biol Lett*. 3:564-565.
- Eickwort GC. 1981. Presocial insects. In: Hermann HR, editor. Social insects. New-York (NY): Academic Press. p. 199-280.
- Eikenaar C, Komdeur J, Richardson DS. 2008. Natal dispersal patterns are not associated with inbreeding avoidance in the Seychelles warbler. *J Evol Biol*. 21:1106-1116.
- Einon DF, Humphreys AP, Chivers SM, Field S, Naylor V. 1981. Isolation has permanent effects upon the behavior of the rat, but not the mouse, gerbil, or guinea pig. *Dev Psychobiol*. 14:343-355.
- Eliyahu D, Nojima S, Mori K, Schal C. 2008. New contact sex pheromone components of the German cockroach, *Blattella germanica*, predicted from the proposed biosynthetic pathway. *J Chem Ecol*. 34:229-237.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*. 197:215-223.
- Enigl M, Schausberger P. 2004 Mate choice in the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis*: evidence of self-referent phenotype matching. *Entomol Exp Appl*. 112: 21-28.
- Evans LD, Breed MD. 1984. Segregation of cockroach nymphs into sibling groups. *Ann Entomol Soc Am*. 77:574-577.
- Faulde M, Fuchs MEA, Nagl W. 1990. Further characterization of a dispersion-inducing contact pheromone in the saliva of the German cockroach, *Blattella germanica* L. (Blattodea: Blattellidae). *J Insect Physiol*. 36:353-360.
- Faure JC. 1940. Maternal care displayed by mantids (Orthoptera). *J Entomol Soc S Africa*. 3:139-150.
- Fellowes MDE. 1998. Do non-social insects get the (kin) recognition they deserve? *Ecol Entomol*. 23:223-227.
- Ferrière R, Cazelles B, Cézilly F, Desportes JP. 2006. Predictability and chaos in bird vigilant behaviour. *Anim Behav*. 52:467-472.
- Fitzgerald D. 1995. The tent caterpillars. Ithaca (NY): Cornell University Press.

- Fitzgerald T, Willer DE. 1983. Tent-building behavior of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum*. J Kansas Entomol Soc. 56:20-31.
- Fletcher DJC. 1987. The behavioral analysis of kin recognition: perspectives on methodology and interpretation. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. Kin recognition in animals. New-York (NY): John Wileys & Sons. p. 20-54.
- Fone KCF, Porkess MV. 2008. Behavioural and neurochemical effects of post-weaning social isolation in rodents - Relevance to developmental neuropsychiatric disorders. Neurosci. Biobehav. Rev. 32: 1087-1102.
- Foster WA, Treherne JE. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. Nature. 295:466-467.
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW. 2006. Kin selection is the key to altruism. Trends Ecol Evol. 21:57-60.
- Fox CW, Scheibly KL. 2006 Variation in inbreeding depression among populations of seed beetle, *Stator limbatus*. Entomol Exp Appl. 121:137-144.
- Fox CW, McLennan LA, Mousseau TA. 1995 Male body size affects female lifetime reproductive success in a seed beetle. Anim. Behav. 50:281-284.
- Franks N, Partridge L. 1994. Lanchester's theory of combat, self-organization and the evolution of army ants and cellular societies. In: Real L, editor. Behavioral mechanisms in evolutionary ecology. Chicago (IL): University of Chicago Press. p. 390-408.
- Franks N, Pratt SC, Mallon EB, Britton NF, Sumpter DJT. 2002. Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. Phil Trans R Soc Lond B. 357:1567-1583.
- Fuller JL. 1967. Experiential deprivation and later behavior. Science. 158: 1645-1652.
- Gadagkar R. 1994. Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. Oikos. 70:485-487.
- Gadot M, Burns E, Schal C. 1989. Juvenile hormone biosynthesis and oocyte development in adult female *Blattella germanica*: effects of grouping and mating. Arch Insect Biochem Physiol. 11:189-200.
- Gaim W, Seelinger G. 1994. Zu oekologie und verhelten der mitteleuropaeischen schabe *Phyllodromica maculata* (Dictyoptera: Blattellidae). Entomol General. 9:135-142.
- Gamboa GJ. 2004. Kin recognition in eusocial wasps. Ann Zool Fenn. 41:789-808.
- Gandon S, Michalakis Y. 2001. Multiple causes of the evolution of dispersal. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD, editors. Dispersal. New York (NY): Oxford University Press. p 155-167.
- Gautier JY, Deleporte P, Rivault C. 1988. Relationships between ecology and social behavior in cockroaches. Slobodchikoff CN, editor. The ecology of social behavior. San Diega (CA): Academic Press.

VIII. Références bibliographiques

- Gautrais J, Michelena P, Sibbald A, Bon R, Deneubourg JL. 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Anim Behav.* 74:1443-1454.
- Giraldeau LA, Caraco T. 2000. Social foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Giraldeau LA, Dubois F. 2009. Social foraging and the study of exploitative behavior. *Adv Stud Behav.* 38:59-104.
- Gorton RE. 1979. Agonism as a function of relationship in a cockroach *Shawella coultoniana* (Dictyoptera: Blattellidae). *J Kans Entomol Soc.* 52:438-442.
- Gould SJ, Vrba E. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology.* 8:4-15.
- Gowaty PA, Steinichen R, Anderson WW. 2002. Mutual interest between the sexes and reproductive success in *Drosophila pseudoobscura*. *Evol Dev.* 56:2537-2540.
- Grafen A. 1990. Do animals really recognise kin? *Anim Behav.* 39:42-54.
- Grandcolas P. 1993. Habitats of solitary and gregarious species of the neotropical Zetoborinae (Insecta, Blattaria). *Stud Neotrop Fauna Environ.* 28:179-190.
- Grassé PP. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia.* 2:77-82.
- Grassé PP. 1984. Termitologia, Tome II. Fondation des sociétés. Construction. Paris (France): Masson.
- Grassé PP, Chauvin R. 1944. L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes. *Rev Scient.* 82:261-264.
- Greenberg L. 1979. Genetic component of bee odour in kin recognition. *Science.* 206:1095-1097.
- Grégoire J-C. 1988. The greater european spruce beetle. In: Berryman AA, editor. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New-York (NY): Plenum. p. 455-478.
- Grégoire JC, Braekman JC, Tondeur A. 1982. Chemical communication between the larvae of *Dendroctonus micans* Kug. In: Colloques de l'INRA 7. Les médiateurs chimiques. p. 253-257.
- Gunn A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomol Exp Appl.* 86:125-133.
- Guthrie DM, Tindall AR. 1968. The biology of the cockroach. London (UK): Edward Arnold.
- Gwynne DT. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science.* 213:779-780.
- Gwynne DT. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *Am Nat.* 136:474-484.
- Gwynne DT, Simmons LW. 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature.* 346:171-174.

- Hägele BF, Simpson SJ. 2000. The influence of mechanical, visual and contact chemical stimulation on the behavioural phase state of solitary desert locusts (*Schistocerca gregaria*). J Insect Physiol. 46:1295-1301.
- Hall FS. 1998. Social deprivation of neonatal, adolescent, and adult rats has distinct neurochemical and behavioral consequences. Crit Rev Neurobiol. 12: 129-162.
- Halliday TR. 1983 The study of mate choice. In: Bateson PPG, editor. Mate Choice. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 3-32.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour, I.II. J Theor Biol. 7:1-52.
- Hamilton WD. 1971. Geometry for the selfish herd. J Theor Biol. 31: 295–311.
- Harris WE, Moore PJ. 2005. Sperm competition and male ejaculate investment in *Nauphoeta cinerea*: effects of social environment during development. J Evol Biol. 18:474-480.
- Harlow HF. 1965. Total social isolation: effects on macaque monkey behavior. Science. 148:666.
- Harrap's. 2008. Harrap's Chamber Dictionary. London (UK): Harrap's.
- Hassanali A, Njagi PGN, Bashir MO. 2005. Chemical ecology of locusts and related acridids. Annu Rev Entomol. 50:223-245.
- Heinrich B, Marzluff JM. 1991. Do common ravens yell because they want to attract others? Behav Ecol Sociobiol. 28:13-21.
- Henter HJ. 2003 Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. Evolution 57:1793-1803.
- Hemphill JL, Gaudin M, Dixon AFG and Lognay G. 2000. Social feeding in ladybird beetles: adaptive significance and mechanism. Chemoecology 10:149 – 152
- Hemsworth R, Villareal W, Patullo BW, MacMillan DL. 2007. Crustacean social behavioral changes in response to isolation. Biol Bull. 213:187-195.
- Hepper PG. 1991 Kin recognition. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Herre EA. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. Science. 228:896-898.
- Heth G, Todrank J, Johnston RE. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. Anim Behav. 56: 409–417.
- Highnam GL, Haskell PT. 1964. The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Scistocerca* in relation to oöcyte growth, and the effects of flying upon maturation. J Insect Physiol. 10:849-864.
- Hill GE. 1993. Male mate choice and the evolution of female plumage coloration in the house finch. Evolution: 47:1515-1525.
- Hinde RA. 1983. Primates social relationships. An integrated approach. Oxford (UK): Blackwell.

- Holbrook GL, Armstrong E, Bachmann JAS, Deasy BM, Schal C. 2000. Role of feeding in the reproductive "group effect" in females of the German cockroach *Blattella germanica* (L.). J Insect Physiol. 46:941-949.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The ants. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Holmes WG. 2004. The early history of Hamiltonian-based research on kin recognition. Ann Zool Fenn. 41:689-711.
- Holmes WG, Sherman PW. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. Am Zool. 22:491-517.
- Holmes WG, Sherman PW. 1983. Kin recognition in animals. Am Sci. 71:46-55.
- House JS. 2001. Social isolation kills, but how and why? Psychosom Med. 63:273-274.
- Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. Annu Rev Entomol. 50:371-393.
- Huber I, Masler EP, Rao BR. 1990. Cockroaches as models for neurobiology: Application in biomedical research. Boca Raton (FL): CRC Press.
- Hughes L, Sumner S, Borm S, Boomsma JJ. 2003. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. Proc Natl Acad Sci USA. 100:9394-9397.
- Hughes WOH, Oldroyd BP, Beekman M, Ratnieks FLW. 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. Science. 320:1213-1216.
- Hummel D. 1983. Aerodynamic aspects of formation flight in birds. J Theor Biol. 104:321-347.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. J Comput Graph Stat. 5:299-314.
- Inward D, Beccaloni G, Eggleton P. 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. Biol let. 3:331-335.
- Isingrini M, Lenoir A, Jaisson P. 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *cataglyphis cursor*. Proc Natl Acad Sci USA. 82:8545-8547.
- Ishii S, Kuwahara Y. 1967. An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Orthoptera: Blattellidae) - Site of the pheromone production. Appl Entomol Zool. 2:203-217.
- Itô Y. 1989. The evolutionary biology of sterile soldiers in aphids. Trends Ecol Evol. 4:69-73.
- Iwanaga K, Tojo S. 1986. Effects of juvenile hormone and rearing density on wing dimorphism and oöcyte development in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. J Insect Physiol. 32:585-590.
- Izutsu M, Ueda S, Ishii S. 1970. Aggregation effect on the growth of the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Blattaria: Blattellidae). Appl Entomol Zool. 5:159-171.
- Jeanson R, Deneubourg JL. 2007. Conspecific attraction and shelter selection in gregarious insects. Am Nat. 170:47-58.

- Jeanson R, Deneubourg JL, Thereulaz G. 2004. Discrete dragline attachment induces aggregation in spiderlings of a solitary species. *Anim Behav.* 67:531-537.
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C, Theraulaz G. 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Anim Behav.* 69:169-180.
- Jennions MD, Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev.* 72:283-327.
- Jiménez-Pérez A, Wang Q. 2004 Effect of body weight on reproductive performance in *Cnephasia jactatana* (Lepidoptera: Tortricidae). *J Insect Behav.* 17:511-522.
- Jobet E, Durand P, Langand J, Muller-Graf CDM, Hugot JP, Bougnoux ME, Rivault C, Cloarec A, Morand S. 2000. Comparative genetic diversity of parasites and their hosts: population structure of an urban cockroach and its haplo-diploid parasite (oxyuroid nematode). *Mol Ecol.* 9:481-486.
- Johnson B. 1965. Wing polymorphism in aphids. II: Interaction between aphids. *Entomol Exp Appl.* 8:49-64.
- Johnstone RA. 1997. The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behav Ecol Sociobiol.* 40:51-59.
- Johnstone RA, Reynolds JD, Deutsch JC. 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution.* 50:1382-1391.
- Jolivet P, Vasconcellos-Neto J, Weinstein P. 1991. Cycloalexy: a new concept in the larval defence of insects. *Insecta Mundi.* 4:133-142.
- Jones TM, Elgar MA. 2004. The role of male age, sperm age and mating history on fecundity and fertilization success in the hide beetle. 271:1311–1318.
- Jones IL, Hunter FM. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature.* 362:238-239.
- Joseph SB, Snyder WE, Moore AJ. 1999. Cannibalizing *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae use endogenous cues to avoid eating relatives. *J Evol Biol.* 12:792–797.
- Kasuya E. 2000. Kin-based dispersal behaviour in the mango shield scale, *Milviscutulus mangiferae*. *Anim Behav.* 59:629–632.
- Kazimirova M. 1992. The role of physical contact in the induction of phase polymorphism of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol Bohemoslov.* 89:87-95.
- Keane B. 1990. The effect of relatedness on reproductive success and mate choice in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Anim Behav.* 39:264-273.
- Keil CB. 1981. Structure and estimation of shipboard German cockroach (*Blattella germanica*) populations. *Environ Entomol.* 10:534-542.
- Keller L, Passera L. 1993. Incest avoidance, fluctuating asymmetry, and the consequences of inbreeding in *Iridomyrmex humilis*, an ant with multiple queen colonies. *Behav Ecol Sociobiol.* 33:191-199.

- Keller L, Perrin N. 1995. Quantifying the level of eusociality. *Proc R Soc Lond B*. 260:311-315.
- Keller L, Ross G. 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature* 394:573-575.
- Keller LF, Waller DM. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol*. 17:230-241.
- Kent DS, Simpson JA. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Platypodidae). *Naturwissenschaften*. 79:86-87.
- Kenward RE. 1978. Hawks and Doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks wood-pigeons. *J Anim Ecol*. 47:449-460.
- Khalifa A. 1950. Spermatophore formation in *Blattella germanica*. *Proc R Soc Lond B*. 25:53-61.
- Klass KD, Meier R. 2006. A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. *Entomol Abhand*. 63:3-50.
- Klass KD, Nalepa CA, Lo N. 2008. Wood-feeding cockroaches as models for termite evolution (Insecta: dictyoptera): *Cryptocercus* vs. *Parasphaeria boleiriana*. *Mol Phylogenet Evol*. 46:809-817.
- Klok CJ, Chown SL. 1999. Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous Emperor Moth caterpillars. *Funct Ecol*. 13:417-427.
- Koehler PG, Agee HR, Leppla NC, Patterson RS. 1987. Spectral sensitivity and behavioural response to light quality in the German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae). *Ann Entomol Soc Am*. 80:820-822.
- Koenig WD, Haydock J, Stanback MT. 1998. Reproductive roles in the cooperatively breeding acorn woodpecker: incest avoidance vs. reproductive competition. *Am Nat*. 151:243-255.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol*. 21:919-948.
- Kokko H, Johnstone RA. 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles, and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Phil Trans R Soc Lond B*. 357:319-330.
- Kokko H, Monaghan P. 2001. Predicting the direction of sexual selection. *Ecol Lett*. 4:159-165.
- Kokko H, Ots I. 2006. When not to avoid inbreeding. *Evolution*. 60:467-475.
- Kokko H, Jennions MD, Brooks R. 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 37:43-66.
- Kölliker M, Vancassel M. 2007. Maternal attendance and the maintenance of family groups in common earwigs (*Forficula auricularia*): a field experiment. *Ecol Entomol*. 32:24-27.
- Korb J, Heinze J. 2004. Multilevel selection and social evolution of insect societies. *Naturwissenschaften*. 91:291-304.

- Krakauer DC. 1995. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behav Ecol Sociobiol.* 36:421–429.
- Krause J, Ruxton G. 2002. *Living in groups*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Kukuk PF. 1994. Replacing the terms "primitive" and "advanced": new modifiers for the term eusocial. *Anim Behav.* 47:1475-1478.
- Kunkel JG. 1981. A minimal model of metamorphosis: fat body competence to respond juvenile hormone. In: Bhaskaran G, Friedman S, Rodriguez GJ, editors. *Current topics in insect endocrinology and nutrition*. New York (NY): Plenum Publishing Corporation. p. 107-129.
- Lacey EA, Sherman PW. 2005. Redefining eusociality: concepts, goals and levels of analysis. *Ann Zool Fenn.* 42:573-577.
- Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Vander Meer RK. 1999. Direct behavioural evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften.* 86:246–249.
- Lamb RJ. 1976. Parental behavior in the dermaptera with special reference to *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae). 108:609-619.
- Larousse. 2008. *Petit Larousse 2008*. Paris (France): Éditions Larousse.
- Ledoux A. 1945 Étude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattidés. *Ann Sci Nat Zool Biol Anim.* 7:76-103.
- Lees AD. 1967. The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *J Insect Physiol.* 13:289-318.
- Lefevre JC. 1966. Sur une espèce nouvelle du genre *Gromphadorhina* (Dictyoptère, Perisphaerinae). *Ann Soc Entomol Fr.* 2:1-16.
- Lehmann L, Perrin N. 2003. Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal. *Am Nat.* 162:638-652.
- Lenoir A, D'Ettorre P, Errard C. 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu Rev Entomol.* 46:573-599.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A. 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM, editors. *Information processing in social insect*. Basel (Switzerland): Birkhäuser Verlag. p. 219-238.
- Leoncini I, Rivault C. 2005. Could species segregation be a consequence of aggregation processes? Example of *Periplaneta Americana* (L.) and *P. fuliginosa* (Serville). *Ethology.* 111:527–540.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am.* 71:237-240.
- Lihoreau M, Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Anim Behav.* 75:1965-1972.

- Lihoreau M, Rivault C. 2009. Kin recognition via cuticular hydrocarbons shapes cockroach social life. *Behav Ecol.* 20:46-53.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. *Behav Ecol.* 18:880-887.
- Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C. 2008. Mutual mate choice: when it pays both sexes to avoid inbreeding. *PLoS ONE.* 3:e3365.
- Lin N, Michener CD. 1972. Evolution of sociality in insects. *Q Rev Biol.* 2:131-159.
- Lizé A, Carval D, Cortesero AM, Fournet S, Poinso D. 2006. Kin discrimination and altruism in the larvae of a solitary insect. *Proc R Soc Lond B.* 273:2381-2386.
- Lo N, Engel MS, Cameron S, Nalepa CA, Tokuda G, Grimaldi D, Kitade O, krishna K, Klass K-D, Maekawa K, Miura T, Thompson GJ. 2007. Save Isoptera: A comment on Iward *et al.* *Biol Lett.* 3:562-563.
- Loeb MLG, Diener LM, Pfenning DW. 2000. Egg-dumping lace bugs preferentially oviposit with kin. *Anim Behav.* 59:379-383.
- Long DB. 1953. Effects of population density on larvae of Lepidoptera. *Trans R Entomol Soc Lond.* 104:543-585.
- Luykx P, Syren RM. 1979. The cyclogenetics of *Incisitermes schwarzi* and other Florida termites. *Sociobiology.* 1:91-209.
- Marée FM, Hogeweg P. 2001. How amoeboids self-organize into a fruiting body: Multicellular coordination in *Dictyostelium discoideum*. *Proc Nat Acad Sci USA.* 98:3879-3883.
- Mateo JM. 2004. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Ann Zool Fenn.* 41:747-764.
- Mateo JM, Johnston RE. 2000. Kin recognition and the “armpit effect”: evidence of self-referent phenotype matching. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 267:695-700.
- Maynard Smith J. 1956. Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*. *J Genet.* 53:261-279.
- Maynard Smith J, Szathmáry E. 1995. *The Major Transitions in Evolution.* Oxford (UK): Freeman & Co.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989 *Generalized Linear Models.* London (UK): Chapman & Hall.
- Michener CD. 1953. Problems in the development of social behavior and communication among insects. *Trans Kans Acad Sci.* 56:1-15.
- Michener CD. 1969. Comparative social behavior of bees. *Annu Rev Entomol.* 14:299-342.
- Michener CD. 1974. *The Social Behavior of the Bees.* Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Moore AJ. 1988. Female preferences, male social status, and sexual selection in *Nauphoeta cinerea*. *Anim Behav.* 36:303-305.

- Moore AJ. 1989 Sexual selection in *Nauphoeta cinerea*: inherited mating preference? Behav Genet. 19: 717-724.
- Moore PJ, Reagan-Wallin NL, Haynes KF, Moore AJ. 1997. Odour conveys status on cockroaches. Nature. 389:25-25.
- Mukha DV, Kagramanova AS, Lazebnaya IV, Lazebnyi OE, Vargo EL, Schal C. 2007. Intraspecific variation and population structure of the German cockroach, *Blattella germanica*, revealed with RFLP analysis of the non-transcribed spacer region of ribosomal DNA. Med Vet Entomol. 21:132-140.
- Mullins DE, Keil CB. 1980. Paternal investment of urates in cockroaches. Nature. 283:567-569.
- Mullins DE, Mullins KJ, Tignor KR. 2002. The structural basis for water exchange between the female cockroach (*Blattella germanica*) and her ootheca. J Exp Biol. 205:2987-2996.
- Nakai Y, Tsubaki Y. 1986. Factors accelerating the development of German cockroach *Blattella germanica* nymphs reared in groups. Jpn J Appl Entomol Zool. 30:1-6.
- Nakayama Y, Suto C, Kumada N. 1984. Further studies on the dispersion-inducing substances of the German cockroach *Blattella germanica* (Linné) (Blattaria: Blattellidae). Appl Entomol Zool. 19:227-236.
- Nakayama Y, Suto C, Kumada N. 1987. Degradation of the dispersion-inducing substances in the alimentary canal of the German cockroach *Blattella germanica*. Appl Entomol Zool. 22:153-158.
- Nalepa CA. 1984. Colony composition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera: Cryptocercidae). Behav Ecol. 14:273-279.
- Nalepa CA, Bell WJ. 1997. Postovulation parental investment and parental care in cockroaches. In: Choe JC, Crespi BJ, editors. Evolution of social behaviours in insects and arachnids. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 26-51.
- Nei M. 1972. Genetic distance between population. Am. Nat. 106:283-292.
- Nicolis SC, Deneubourg JL. 1999. Emerging Patterns and Food Recruitment in Ants: an Analytical Study. J Theor. Biol. 4:575-592.
- Nicolis SC, Despland E, Dussutour A. 2008. Collective decision-making and behavioral polymorphism in group living organisms. J Theor Biol. 254:580-586.
- Nojima S, Masayuki S, Yasumasa K. 1996. Polyethylene glycol film method: a test for feeding stimulants of the German cockroach *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). Appl Entomol Zool. 31:537-546.
- Nojima S, Nishida R, Kuwahara Y, Sakuma M. 1999. Nuptial feeding stimulants: a male courtship pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). Naturwissenschaften. 86:193-196.

VIII. Références bibliographiques

- Nojima S, Schal C, Webster FX, Santangelo RG, Roelofs WL. 2005. Identification of the sex pheromone of the German cockroach, *Blattella germanica*. *Science*. 307:1104-1106.
- Nottebohm F. 1970. Ontogeny of bird song. *Science*. 167: 950-956.
- Osaki M, Wada-Katsumata A, Fujikawa K, Iwasaki M, Yokohari F, Satoji Y, Nisimura T, Yamaoka R. 2005. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science*. 309:311-313.
- Overington SE, Dubois F, Lefebvre L. 2008. Food unpredictability drives both generalism and social foraging: a game theoretical model. *Behav Ecol*. 19:836-841.
- Owens IPF, Thompson DBA. 1994. Sex differences, sex ratio and sex roles. *Proc R Soc Lond B*. 258:93-99.
- Owens JM, Bennett GW. 1983. Comparative study of German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae) population sampling techniques. *Environ Entomol*. 12:1040-1046.
- Palmer C, Edmands S. 2000 Mate choice in the face of both inbreeding and outbreeding depression in the intertidal copepod *Tigriopus californicus*. *Mar Biol*. 136:693-698.
- Parker AG. 1983. Mate quality and mating decisions. In: Bateson P, editor. *Mate choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 141-166.
- Parker AG. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 361:235-259.
- Parker AG, Simmons LW. 1996. Parental investment and the control of sexual selection: predicting the direction of sexual competition. *Proc R Soc B*. 263:315-321.
- Packer C. 1979. Inter-group transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim Behav*. 27:1-36.
- Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Blum MS, Blum NA, editors. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. New-York (NY): Academic Press. p. 123-166.
- Parrish JK, Edelstein-Keshet L. 1999. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*. 284:99-101.
- Parrish JK, Hamner WM. 1997. *Animal groups in three dimensions*. Cambridge (MA): Cambridge University Press.
- Parrish JK, Hamner WM, Prewitt CT. 1997. Introduction - From individuals to aggregations: Unifying properties, global framework, and the holy grails of congregation. In: Parrish JK, Hamner WM, editors. *Animals groups in three dimensions*. Cambridge (MA): Cambridge university press. p. 1-14.
- Partridge L. 1983. Non-random mating and offspring fitness. In: Bateson PPG, editor. *Mate Choice*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 227-255.
- Passera L, Aron S. 2005. *Les fourmis, comportement, organisation sociale et évolution*. Ottawa (Canada): Les Presses scientifiques du CNRC.

- Pasteels JM, Braekman JC, Daloze D, Ottinger R. 1982. Chemical defence in chrysomelid larvae and adults. *Tetrahedron*. 38:1891-1897.
- Peer K, Taborsky M. 2005. Outbreeding depression but no inbreeding depression in haplodiploid ambrosia beetles with regular sibling mating. *Evolution*. 59:317-323.
- Perelló M, Chaconb F, Cardinalic DP, Esquifinob AI, Spinedi E. 2006. Effect of social isolation on 24-h pattern of stress hormones and leptin in rats. *Life Sci*. 78:1857-1862.
- Perrin N, Goudet J. 2001. Inbreeding, kinship, and the evolution of the natal dispersal. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD, editors. *Dispersal*. New York (NY): Oxford University Press. p. 123-142.
- Perrin N, Mazalov V. 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *Am Nat*. 115:116-127.
- Pervez A, Gupta AK, Omkar . 2005. Kin recognition and avoidance of kin cannibalism by the larvae of co-occurring ladybirds: a laboratory study. *Eur J Entomol*. 102:513–518.
- Pettit LC. 1940. The effect of isolation on growth in the cockroach *Blattella germanica* (L.) (Orthoptera: Blattidae). *Entomol News*. 51:293.
- Pratt SC, Sumpter, DJT. 2006. A tunable algorithm for collective decision-making. *Proc Nat Acad Sci USA*. 103:15906-15910.
- Preston B, Stevenson I, Pemberton J, Wilson K. 2001. Dominant males lose out by sperm depletion. *Nature*. 409:681-682.
- Price MV, Waser NM. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*. *Nature*. 277:294-297.
- Pulliam RH. 1973. On the advantages of flocking. *J Theor Biol*. 95:419-422.
- Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol Evol*. 11:201-206.
- Queller DC, Ponte E, Bozzaro S, Strassman JE. 2003. Single-gene greenbeard effects in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Science*. 299:105-106.
- Queller DC, Zacchi F, Cervo R, Turillazzi S, Henshaw MT, Santorelli LA, Strassmann JE. 2000. Unrelated helpers in a social insect. *Nature*. 405:784-787.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing edition. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.
- Radl RC, Linsenmair KE. 1991. Maternal behaviour and nest recognition in the subsocial earwig *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera: Labiduridae). *Ethology*. 89:287-296.
- Ravary F, Lecoutey E, Kaminsky G, Chaline N, Jaisson P. 2007. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Curr Biol*. 17:1308-1312.
- Reeve HK. 1989. The evolution of conspecific acceptance thresholds. *Am Nat*. 133:407-435.
- Ridley M. 2004. *Evolution*. Oxford (UK): Blackwell.
- Rivault C. 1989. Spatial distribution of the cockroach, *Blattella germanica*, in a swimming-bath facility. *Entomol Exp Appl*. 53:247-255.

VIII. Références bibliographiques

- Rivault C. 1990. Distribution dynamics of *Blattella germanica* in a closed urban environment. *Entomol Exp Appl.* 57:85-91.
- Rivault C, Cloarec A. 1991. Exploitation of food resources by the cockroach *Blattella germanica* in an urban habitat. *Entomol Exp Appl.* 61:149-158.
- Rivault C, Cloarec A. 1998. Cockroach aggregation: discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Anim Behav.* 55:177-184.
- Rivault C, Cloarec A, Le Guyader A. 1993. Bacterial contamination of food by cockroaches. *J Environ Health.* 55:21-22.
- Rivault C, Cloarec A, Sreng L. 1998. Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *J Insect Physiol.* 44:909-918.
- Robinson GE, Page RE. 1989. Genetic basis for division of labor in an insect society. In: Breed MD, Page RE, editors. *The genetics of social evolution.* Boulder (CO): Westview Press. p. 61-81.
- Robinson GE, Heuser LM, Le Conte Y, Lenquette F, Hollingworth RM. 1999. Neurochemicals aid bee nestmate recognition. *Nature.* 399: 534–535.
- Roessingh P, Bouaichi A, Simpson SJ. 1998. Effects of sensory stimuli on the behavioural phase state of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J Insect Physiol.* 44:883-893.
- Rogers SM, Matheson T, Despland E, Dodgson T, Burrows M, Simpson SJ. 2003. Mechanosensory-induced behavioural gregarization in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J Exp Biol.* 206:3991-4002.
- Ross MH. 1978. Studies of male competitiveness in the German cockroach. *Ann Entomol Soc Am.* 71:510-512.
- Ross MH, Mullins DE. 1995. Biology. In: Rust MK, Owens JM, Reiersen DA, editors. *Understanding and controlling the German cockroach.* Oxford (NY): Oxford University Press. p. 21-47.
- Ross MH, Tignor KR. 1985. Response of German cockroaches to a dispersant emitted by adult females. *Entomol Exp Appl.* 39:15-20.
- Ross MH, Tignor KR. 1986. Response of German cockroaches to a dispersant and other substances secreted by crowded adults and nymphs (Blattodea: Blattellidae). *Proc Entomol Soc Wash.* 88:25-29.
- Ross MH, Wright CG. 1977. Characteristics of field-collected populations of the German cockroach (dictyoptera: blattellidae). *Proc Entomol Soc Wash.* 79:411-416.
- Roth L. 2003. Systematics and Phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *Orient Insects.* 37:1-186.
- Roth LM, Willis ER. 1952. A study of cockroach behavior. *Am Midl Nat.* 47:66-129.
- Roth LM, Willis ER. 1955. Relation of water loss to the hatching of eggs from detached oothecae of *Blattella germanica* L. *J Econ Entomol.* 48:57-60.

- Roth L, Willis ER. 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithson Misc Collect.* 141:1-470.
- Rousseau JJ. 1762. *Emile ou de l'éducation*. Paris (France): Flammarion (re-édition 1966).
- Rowe N. 1996. *The pictural guide to the living primate*. Hong-Kong: Pogonias Press.
- Rust MK, Owens JM, Reiersen DA. 1995. *Understanding and controlling the German cockroach*. Oxford (NY): Oxford University Press.
- Ryan KK, Altmann J. 2001. Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. *Behav Ecol Sociobiol.* 50:436-440.
- Sachs JL, Mueller UG, Wilcox TP, Bull JJ. 2004. The evolution of cooperation. *Q Rev Biol.* 79:135-160.
- Salzemann A, Plateaux L. 1988. Study of the mechanism of the group effect stimulating the egg-laying by workers of the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ann Sci Nat-Zool Biol Anim.* 9:37-43.
- Savalli UM, Fox CW. 1998 Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus*. *Anim Behav.* 55:473-483.
- Schal C, Gautier JY, Bell WJ. 1984. Behavioural ecology of cockroaches. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 59:209-254.
- Seeley TD. 1995. *The wisdom of the hive*. Cambridge (NY): Harvard University Press.
- Seeley TD, Buhrman SC. 1999. Group decision making in swarms of honey bees. *Behav Ecol Sociobiol.* 45:19-31.
- Seeley TD, Buhrman SC. 2001. Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the "best-of-N" decision rule? *Behav Ecol Sociobiol.* 49:416-427.
- Seelinger G, Seelinger U. 1983. On the social organization, alarm and fighting in the primitive cockroach, *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Zeit Tierpsychol.* 61:315-333.
- Seghers BH. 1974. Schooling behaviour in the guppy *Poecilia reticulata*: an evolutionary response to predators. *Evolution.* 28:486-489.
- Servedio MR, Lande R. 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution.* 60:674-685.
- Shapiro LE, Insel TR. 1990. Infant's response to social separation reflects adult differences in affiliative behavior: a comparative developmental study in prairie and montane voles. *Dev Psychobiol.* 23:375-393.
- Shellman-Reeve JS. 1997. The spectrum of eusociality in termites. In: Choe JC, Crespi BJ, editors. *Social Behavior in insects and arachnids*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 52-93.
- Shellman-Reeve JS. 2001. Genetic relatedness and partner preference in a monogamous, wood-dwelling termite. *Anim Behav.* 61:869-876.

- Sherman PW, Jarvis JUM, Alexander RD. 1991. The biology of the naked mole-rat. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Sherman PW, Reeve HK, Pfennig DW. 1997. Recognition Systems: an evolutionary approach. In: Krebs JR, Davies NB, editors. Behavioural Ecology. 4th. Oxford (UK): Blackwell. p. 155-178.
- Sherman PW, Lacey EA, Reeve HK, Keller L. 1995. The eusociality continuum. Behav Ecol. 6:102-108.
- Sherron DA, Wright CG, Ross MH, Farrier MH. 1982. Density, fecundity, homogeneity and embryonic development of German cockroach populations in kitchens of varying degrees of sanitation. Proc Entomol Soc Wash. 84:376-390.
- Shields WM. 1983. Optimal outbreeding and the evolution of philopatry. In: Swingland IR, Greenwood PJ, editors. The Ecology of Animal Movement. Oxford (UK): Oxford University Press. p. 132-159.
- Sibbald AM, Hooper RJ. 2004. Sociability and the willingness of individual sheep to move away from their companions in order to graze. Appl Ani Behav Sci. 86:51-62.
- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends Ecol & Evol. 19:372-378.
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE. 2004. Behavioral syndromes: An integrative overview. Q Rev Biol. 79:241-277.
- Simmons LW. 1988 Male size, mating potential and lifetime reproductive success in the field cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). Anim Behav. 36:372-379.
- Simmons LW. 1989. Kin recognition and its influence on mating preferences of the field cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). Anim Behav. 38:68-77.
- Simmons LW. 1991. Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. Anim Behav. 41:493-501.
- Simons AM. 2004. Many wrongs: the advantage of group navigation. Trends Ecol Evol. 19:453-455.
- Simpson SJ, Despland E, Hägele BF, Dodgson T. 2001. Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs. Proc Nat Acad Sci USA. 98:3895-3897.
- Singer TL. 1998. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. Am Zool. 38:394-405.
- Singer TL, Espelie KE, Gamboa GJ. 1998. Nest and nestmate discrimination in independent-founding paper wasps. In: Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston ML, editors. Boulder (CO): Westview Press. p. 104-125.
- Slone DH, Gruner SV. 2007. Thermoregulation in larval aggregations of carrion-feeding blow flies (Diptera: Calliphoridae). J Med Entomol. 44:516-523.
- Smith BH, Ayasse M. 1987 Kin-based male mating preferences in two species of halictine bee. Behav Ecol Sociobiol. 20:313-318.

- Snowdon CT, Hausberger M. 1997. Social influence on vocal development. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Sontag C, Wilson DS, Wilcox S. 2006. Social foraging in *Bufo americanus* tadpoles. Anim Behav. 72:1451-1456
- Starks PT. 2004. Recognition systems: from components to conservation. Ann Zool Fenn. 41:689-690.
- Starks PT, Fischer DJ, Watson RE, Melikian GL, Nath SD. 1998. Context-dependent nestmate-discrimination in the paper wasp, *Polistes dominulus*: a critical test of the optimal acceptance threshold model. Anim Behav. 56:449-458.
- Steiger S, Peschke K, Francke W, Müller JK. 2007. The smell of parents: breeding status influences cuticular hydrocarbon pattern in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 274:2211-2220.
- Stephenson R, Chu KM, Lee J. 2007. Prolonged deprivation of sleep-like rest raises metabolic rate in the Pacific beetle cockroach *Diploptera punctata*. J Exp Biol. 210:2540-2547.
- Stiver KA, Dierkes P, Taborsky M, Gibbs HL, Balshine S. 2005. Relatedness and helping in fish: examining the theoretical predictions. Proc R Soc Lond B. 272:1593-1599.
- Stoddard PK. 1988. The "bugs" call of the cliff swallow: a rare food signal in a colonially nesting bird species. Condor. 90:714-715.
- Stowe JR, Liu Y, Curtis JT, Freeman ME, Wang Z. 2005. Species differences in anxiety-related responses in male prairie and meadow voles: the effects of social isolation. Physiol & Behav. 86:369-378.
- Strassmann JE, Zhu Y, Queller DC. 2000. Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. Nature. 408: 965-967.
- Stuart AM. 1967. Alarm, defense, and construction behavior relationships in termites (Isoptera). Science. 156:1123-1125.
- Sumpter DJT. 2006. The principles of collective animal behaviour. Phil Trans R Soc Lond B. 361:5-22.
- Sumpter DJT, Beekman M. 2003. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. Anim Behav. 66:273-280.
- Sumpter DJT, Pratt BL. 2003. A modelling framework for understanding social insect foraging. Behav Ecol Sociobiol. 53:131-144.
- Sutherland ORW. 1969. The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. J Insect Physiol. 15:1385-1410.
- Suto C, Kumada N. 1981. Secretion of dispersion-inducing substance by the German cockroach *Blattella germanica* L. (Orthoptera: Blattellidae). Appl Entomol Zool. 16:113-120.
- Syme LA. 1973. Social isolation at weaning: Some effects on two measures of activity. Anim Learn Behav. 1:161-163.

- Tallamy DW. 2000. Sexual selection and the evolution of exclusive parental care in arthropods. *Anim Behav.* 60:559-567.
- Tallamy DW. 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Ann Rev Entomol.* 46:139-165.
- Tallamy DW, Wood TK. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Ann Rev Entomol.* 31:369-390.
- Tanaka A. 1976. Stages in the embryonic development of the German cockroach *Blattella germanica* (Blattaria, Blattellidae). *Kontyû.* 44:512-525.
- Tang-Martinez Z. 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behav Processes.* 53:21-40.
- Theraulaz G, Bonabeau E, Nicolis S, Solé RV, Fourcassié V, Blanco S, Fournier R, Joly JL, Fernandez P, Grimal A, Dalle P, Deneubourg JL. 2002. Spatial Patterns in Ant Colonies. *Proc Nat Acad Sci USA.* 99 :9645-9649.
- Thierry B. 2007. Behaviorology divided: shall we continue ? *Behaviour* 144: 861-878.
- Thompson GJ. 2006. Kin selection in disguise? *Insect Soc.* 53:496-497.
- Thornhill R, Alcock J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge (NY): Harvard University Press.
- Thünken T, Bakker TCM, Badaulf SA, Kullmann H. 2007. Active inbreeding in a cichlid fish and its adaptive significance. *Curr Biol.* 17:225-229.
- Tignor KR, Ross MH. 1987. Effect of starvation on secretion of a dispersal pheromone by female German cockroaches. *Entomol Exp Appl.* 15:245-250.
- Todrank J, Heth G. 2003. Odor–genes covariance and genetic relatedness assessments: rethinking odor-based “recognition” mechanisms in rodents. *Adv Stud Behav.* 32:77-130.
- Tregenza T, Wedell N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited Review *Mol Ecol.* 9:1013-1027.
- Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol.* 46:35-57.
- Trivers RL. 1972. Paternal investment and sexual selection. In: Campbell B, editor. *Sexual selection and the descent of man.* Chicago (IL): Aldine. p. 136-179.
- Tschinkel WR, Wilson CD. 1971. Inhibition of pupation due to crowding in some tenebrionid beetles. *J Exp Zool.* 176:137-146.
- Tsuji K. 1992. Sterility for life: applying the concept of eusociality. *Anim Behav.* 44:571.
- Ueda S, Izutsu M, Ishii S. 1969. The reproduction of German cockroach *Blattella germanica* (L.) and effect of metopa on it. *Jpn J Appl Entomol Zool.* 13:70-77.
- Ueno T, Tanaka T. 1996. Self-host discrimination by a parasitic wasp: the role of short-term memory. *Anim Behav.* 52:875–883.
- Valone TJ, Templeton JJ. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Phil Trans R Soc Lond B.* 357:1549-1557.

- Van Baaren J, Deleporte P, Grandcolas P, Biquand V, Pierre JS. 2002. Measurement for solitariness and gregarism: analysing spacing, attraction and interactions in four species of Zetoborinae (Blattaria). *Ethology*. 108:697-712.
- Vancassel M. 1984. Plasticity and adaptive radiation of dermapteran parental behavior: results and perspectives. *Adv Stud Behav*. 14:51-80.
- Vancassel M, Forasté M. 1980. Le comportement parental des Dermaptères. *Reprod Nutr Dev*. 20:759-770.
- Vander Meer RK, Alonso LE. 1998. Pheromone directed behavior in ants. In: Vander Meer RK, Breed M, Winston ML, Espelie KE, editors. *Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees and termites*. Boulder (CO): Westview Press. p. 159-192.
- Vander Meer RK, Morel L. 1998. Nestmate recognition in ants. In: Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston ML, editors. *Pheromone communication in social insects, ants, wasps, bees and termites*. Boulder (CO): Westview Press. p. 79-103.
- Vander Meer RK, Breed MD, Winston ML, Espelie KE. 1998. *Pheromone communication in social insects. Ants, wasps, bees and termites*. Boulder (CO): Westview Press.
- Velando A, Dominguez J, Ferreiro A. 2006 Inbreeding and outbreeding reduces cocoon production in the earthworm *Eisenia andrei*. *Eur J Soil Biol*. 42:S354-S357.
- Vincent A, Ahnesjö I, Berglund A, Rosenqvist G. 1992. Pipefishes and seahorses: are they all sex role reversed? *Trends Ecol Evol*. 7:237-241.
- Von Frisch K. 1967. *The dance language and orientation of bees*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Waldman B. 1988 The ecology of kin recognition. *Annu Rev Ecol Syst*. 19:543-571.
- Ward JW, Sumpter DJT, Couzin ID, Hart PJB, Krause J. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish schools. *Proc Nat Acad Sci USA*. 102:13367-13371.105:6948-6953.
- Waser PM, Austad SN, Keane B. 1986. When should animals tolerate inbreeding? *Am Nat*. 128:529-537.
- Wcislo WT. 1997. Are behavioral classifications blinders to natural variation? In: Choe JC, Crespi BJ, editors. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 8-13.
- Wcislo WT. 2005. Social labels: we should emphasize biology over terminology and not *vice versa*. *Ann Zool Fenn*. 42:565-568.
- Weaver DK, McFarlane JE. 1990. The effect of larval density on growth and development of *Tenebrio molitor*. *J Insect Physiol*. 36:531-536.
- Weihhs D. 1973. Hydrodynamics of fish schooling. *Nature*. 241:290-291.
- Weinstein P, Maelzer DA. 1997. Leadership behaviour in sawfly larvae *Perga dorsalis* (Hymenoptera: Pergidae). *Oikos*. 79:450-455.

VIII. Références bibliographiques

- Wellington WG. 1960. Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. *Can J Zool.* 38:289-314.
- Weyrauch WK. 1929. Experimentelle analyse der brütpflege des ohrwurmes *Forficula auricularia* L. *Biologie Zentralbl.* 49:553-558.
- Wharton DRA, Lola JE, Wharton ML. 1967. Population density, survival, growth, and development of the American cockroach *Periplaneta americana*. *J Insect Physiol.* 13:699-716.
- Wharton DRA, Lola JE, Wharton ML. 1968. Growth factors and population density in the American cockroach *Periplaneta americana*. *J Insect Physiol.* 14:637-653.
- Wheeler WM. 1928. The social insects: their origin and evolution. New-York (NY): Harcourt Brace.
- Williams GC. 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current thought. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Wilson EO. 1971. The insect societies. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Wilson EO. 1975. Sociobiology. The new synthesis. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Wilson EO. 1977. Structured demes and the evolution of group advantageous traits. *Am Nat.* 111:157-185.
- Wilson EO. 1980. The natural selection of populations and communities. Menlo Park (CA): Benjamin Cummings.
- Wilson EO. 1983. The group selection controversy: history and current status. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 14:159-187.
- Wilson EO. 2005. Kin selection as the key to altruism: Its rise and fall. *Social Research.* 72:159-166.
- Wilson EO. 2006. Commentary. In: Costa JT. The other insect societies. Cambridge (MA): Harvard University Press. p xiii-xiv.
- Wilson EO. 2008. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. *Bioscience.* 58:17-25.
- Wilson EO, Hölldobler B. 2005a. Eusociality: Origin and consequences. *Proc Nat Acad Sci USA.* 102:13367-13371.
- Wilson EO, Hölldobler B. 2005b. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proc Nat Acad Sci USA.* 102:7411-7414.
- Woodhead AP, Paulson CR. 1983. Larval development of *Diploptera punctata* reared alone and in groups. *J Insect Physiol.* 29:665-668.
- Wright S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Am Nat.* 56:330-338.
- Zahavi A, Zahavi A. 1997. The handicap principle. New-York (NY): Oxford University Press.

Zeigler HP, Marler P. 2004. Behavioral Neurobiology of Birdsong. *Ann NY Acad Sci.* 1016:1-788.