

Les phéromones d'alarme dans le règne animal

François J. Verheggen* & Eric Haubruge

Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Unité d'Entomologie fonctionnelle et évolutive, Passage des Déportés 2, B-5030 Gembloux, Belgique. Tél.: +32 81 62 22 86; Fax: +32 81 62 22 86. *Auteur pour la correspondance: E-mail: entomologie.gembloux@ulg.ac.be

Beaucoup d'animaux répondent à la menace de la prédation en produisant des signaux d'alarme qui avertissent les autres individus de la présence de danger ou qui réduisent le succès de prédateurs. Alors que les signaux d'alarme peuvent être de nature visuelle, auditive ou chimique, les phéromones d'alarme sont fréquentes, surtout chez les insectes et les organismes aquatiques. Dans cette revue bibliographique, nous discutons de notre compréhension actuelle des modes de communications chimiques d'alarme dans les divers groupes d'animaux où ces signaux ont été identifiés (y compris les insectes sociaux et pré-sociaux, les invertébrés marins, les poissons et les mammifères). Nous discuterons aussi brièvement l'exploitation des phéromones d'alarme par les ennemis naturels des insectes émettant ces signaux.

Mots clés: Phéromone d'alarme, pucerons, fourmis, abeilles, poissons, communication plantes-plantes, stratégie de lutte antiparasitaire.

Many animals respond to predation by releasing alarm signals that warn other individuals of the presence of danger in order to reduce the success of predators. While alarm signals may be visual or auditory as well as chemical, alarm pheromones are common, especially among insects and aquatic organisms. In this paper we discuss our current understanding of chemical alarm signaling in a variety of animal groups (including social and pre-social insects, marine invertebrates, fish, and mammals). We also briefly discuss the exploitation of alarm pheromones as foraging cues for natural enemies.

Keywords: Alarm pheromone, aphid, ant, honeybee, fish, plant-plant communication, pest management strategy.

1. INTRODUCTION

En réponse à l'approche de prédateurs – ou d'autres changements rapides et défavorables dans l'environnement immédiat – de nombreux organismes vivants émettent des signaux d'alarme qui peuvent alerter les proches (individus conspécifiques ou non) de l'imminence d'un danger. L'émission de signaux d'alarme a souvent été perçue comme un processus évolutif casse-tête parce que les avantages aux individus qui reçoivent le signal sont généralement apparents, alors que l'émission de ces signaux est souvent coûteuse pour l'individu émetteur (par exemple, Taylor *et al.*, 1990). Les signaux d'alarme altruistes peuvent sans doute évoluer où les avantages tombent sur les individus conspécifiques au lien de parenté proche de l'individu émetteur (Sherman, 1977) comme le suggère la théorie de l'*inclusive fitness* (Hamilton, 1964). Mais le signal d'alarme peut aussi être

comportement de fuite induit par le signal réduit la probabilité de succès du prédateur (Högstedt, 1983; Sherman, 1985) ou attire le prédateur loin de l'individu émetteur (Charnov et Krebs, 1974). Les signaux d'alarme peuvent aussi apporter à l'individu émetteur des bénéfices retardés dans le temps, par exemple en sauvant la vie des individus qui se reproduiront dans le futur (Trivers, 1971) ou ceux de partenaires potentiels (Witkin et Fitkin, 1979) ou d'autres membres du groupe dans des circonstances où la vie de groupe est bénéfique (Smith, 1986). Les signaux d'alarme ont fréquemment des composantes auditives et visuelles, en particulier chez les oiseaux et les mammifères (par exemple, Sherman, 1977; Seyfarth *et al.*, 1980; Leavesley et Magrath, 2005), mais les signaux d'alarme de nature chimiques sont également très répandus (Wyatt, 2003).

Les signaux chimiques impliqués dans la communication avec d'autres individus de même espèce sont appelées phéromones (du grec *pherein*, de transfert), et se distinguent donc des hormones (*hormone*, pour exciter) qui servent d'intermédiaire de communication au sein d'un organisme (Karlson et Lüscher, 1959). La plupart des phéromones d'alarme auraient évoluées à partir de composés chimiques ayant à l'origine d'autres fonctions. Plus précisément, il a été suggéré que les phéromones d'alarme pourraient avoir évolué soit à partir de produits chimiques impliqués dans la défense contre les prédateurs ou de composés libérés lors d'une blessure (Wyatt, 2003). Dans la mesure où ces composés servent de signaux fiables de la présence de prédateurs, les récepteurs potentiels devraient évoluer de manière à les détecter et à réagir de manière à améliorer leur survie.

Une abondante littérature traite de l'identification chimique des phéromones d'alarme et de leur impact sur le comportement des individus à proximité. Afin de conclure que certains composés agissent comme phéromones d'alarme, il est généralement considéré comme nécessaire de démontrer que (i) le produit chimique (s) est émis exclusivement lors de l'exposition au danger (attaque par un prédateur, par exemple), (ii) le signal est perçu par les congénères présents dans l'environnement proche, et (iii) qu'il induit chez ces individus des réactions comportementales semblables à celles induites lorsqu'ils sont directement exposés au même danger (Wyatt, 2003). Le dernier critère est habituellement le plus difficile à démontrer, car il ne suffit pas de démontrer une modification dans le comportement des individus qui reçoivent le signal. Il s'agit de démontrer que les changements comportementaux manifestés sont des réponses appropriées à un danger. En règle générale, les modifications comportementales faisant suite à la réception d'une phéromone d'alarme peuvent être classées comme de l'évitement (les individus fuient l'émetteur de la phéromone) ou de l'agression (les individus se déplacent vers l'émetteur du signal et attaquent ou harcèlent le prédateur). Les réactions observées peuvent varier en fonction de la concentration de phéromone libérée et de l'éventuelle expérience antérieure de l'individu récepteur (Howse, 1998).

Les phéromones d'alarme ont été documentées à la fois chez les invertébrés et les vertébrés (Wyatt,

2003), et des émissions de composés d'alarme semblent se produire également chez les végétaux (Wittstock et Gershenzon, 2002; Heil et Karban, 2010). La composition chimique des phéromones d'alarme est très variable: le tableau 1 présente une liste partielle de différentes phéromones d'alarme identifiées chez les animaux. Les signaux d'alarme peuvent être aussi simple qu'une seule molécule (par exemple le citral chez les acariens, Kuwahara *et al.*, 1979), mais peuvent être plus compliquées et consister en mélanges de produits chimiques variés, dont l'activité est déterminée par leur composition spécifique, la proportion quantitative des différents composés, et la stéréoisomérisation des substances dominantes (Wadhams, 1990).

Ce document passe en revue des exemples tirés de la très grande diversité de systèmes de signalisation d'alarme qui se produisent chez les insectes présociaux (pucerons) et sociaux (fourmis, termites, abeilles), mais aussi chez les vertébrés et les plantes.

2. LES PHEROMONES D'ALARME DES INSECTES

Les phéromones d'alarme constituent la deuxième classe de signaux chimiques utilisés par les insectes, après les phéromones sexuelles (Barbier, 1982). Les signaux d'alarme ont évolué dans divers taxons des arthropodes où les individus sont suffisamment proches les uns des autres pour communiquer rapidement. Les insectes grégaires et sociaux, avec particulièrement les hyménoptères et les hémiptères, ont développé un large éventail de composés chimiques qui agissent comme déclencheurs de comportement d'alarme (tableau 1). En effet, les phéromones d'alarme apparaissent comme des adaptations poussées pour les espèces dont les individus forment des agrégats et qui peuvent présenter une réponse collective à des stimuli traumatiques (Blum, 1985). Chez les espèces eusociales, par exemple, ces signaux permettent à la colonie d'exploiter rapidement et efficacement ses ressources en réponse à des menaces spécifiques. Les phéromones d'alarme des insectes sont généralement de courtes molécules de faible poids moléculaire et de structure simple (par exemple, les terpènes ou des cétones et esters aliphatiques). Ces composés sont donc très volatiles et se dissipent rapidement après leur émission ce qui

leur permet d'opérer sur de courtes périodes et à des échelles spatiales localisées (Payne, 1974). Divers organes peuvent être impliqués dans leur production, y compris les glandes anales, les mandibules, et les dards. Bien souvent comprenant des mélanges de plusieurs composés, les phéromones d'alarme ont tendance à être moins spécialisées que d'autres types de phéromones, et rares sont les phéromones à être espèces spécifiques (Blum, 1985). Cette relative non-spécificité peut être un avantage pour les espèces qui sont capables de détecter des signaux d'alarme d'autres insectes, partageant ainsi leur vulnérabilité à une menace commune.

Chez les insectes asociaux, l'effet des phéromones d'alarme est généralement limité à la dispersion des individus. Chez les espèces eusociales, la réponse aux signaux d'alarme varie selon les espèces, mais implique généralement l'attraction et de recrutement des ouvriers ou des soldats conspécifiques et l'adoption de postures agressives. Ci-dessous, nous discutons les signaux d'alarme chez les pucerons, les fourmis, et les abeilles.

2.1. Pucerons

Parce que les pucerons sont d'importants ravageurs des cultures dans le monde, leur biologie et leur comportement ont été bien étudié. Les phéromones d'alarme des pucerons ont été caractérisées dans les années 1970. En réponse à l'attaque d'un prédateur ou d'une autre perturbation, les pucerons sécrètent des gouttelettes à partir de deux cornicules situées sur la surface supérieure de l'abdomen près de la queue, et qui émettent une odeur répulsive envers

leurs congénères (Kislow et Edwards, 1972) (figure 1). Cette phéromone induit chez les individus ailés et aptères de *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphididae) l'arrêt de l'alimentation. Elle repousse les congénères loin de l'individu signalateur ou les fait tomber de la plante-hôte. Les pucerons percevant la phéromone agitent leurs antennes avant et au cours de ces comportements d'évitement. Des variations en terme de réponse à la phéromone d'alarme se produisent au sein d'une espèce ainsi qu'entre espèces et sont en corrélation avec le risque relatif de la prédation et les coûts liés à la fuite (Pickett *et al.*, 1992).

Le composant actif du liquide sécrété par les cornicules de plusieurs espèces de pucerons d'importance économique a été identifié comme un sesquiterpène (C₁₅ H₂₄) nommé (E)-7,11-diméthyl-3-méthylène-1, 6,10 - dodecatriène, ou plus communément (E)- β -farnésène (ESSF) ou trans- β -farnésène (Bowers *et al.*, 1972) (tableau 1). Ce même composé a ensuite été identifié dans de nombreuses autres espèces de pucerons, y compris le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer (Edwards *et al.*, 1973; Wientjens *et al.*, 1973) et le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* Harris (Wohlers, 1981).

Le germacrène A (tableau 1), un précurseur biogénétique de nombreux sesquiterpènes, a ensuite été isolé du puceron de la luzerne et a été identifié comme une phéromone d'alarme (Bowers *et al.*, 1977b), même si il ne semble jouer ce rôle de signalisation d'alarme qu'au sein du genre *Therioaphis*. Pickett et Griffiths (1980) ont démontré que *Megoura viciae* synthétise des monoterpènes supplémentaires, y compris le α -pinène, le β -pinène et le limonène, desquels le (-)-

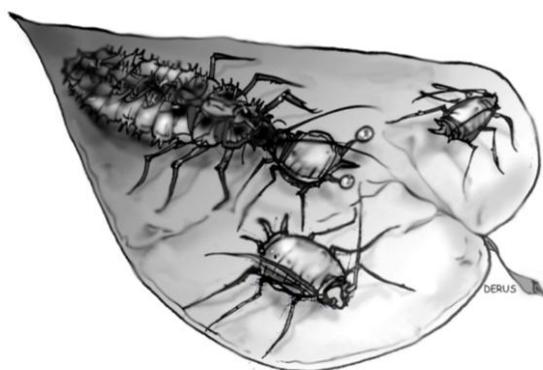
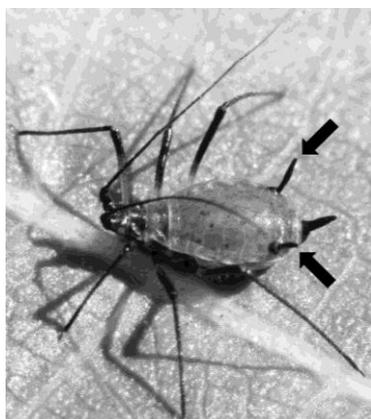


Figure 1: A gauche: en réponse à la prédation, les pucerons émettent une phéromone d'alarme à partir de leurs cornicules qui induit un comportement de fuite chez les congénères. A droite: *Megoura viciae* (Hemiptera, Aphididae), avec des flèches pointant vers les organes libérant la phéromone d'alarme (cornicules). Le site de production du (E)- β -farnésène reste inconnu

α -pinène semble avoir l'activité d'alarme la plus importante. Le (Z, E)- α -farnésène et le (E, E)- α -farnésène ont également été signalés chez plusieurs espèces de pucerons (Pickett et Griffiths, 1980; Gut et Van Oosten, 1985), mais n'ont pas montré d'activité biologique (Bowers *et al.*, 1977a).

Récemment, Francis *et al.* (2005a) ont caractérisé les émissions de composés volatils de 23 espèces de pucerons et ont indiqué que le E β f était le seul produit chimique volatil émis en quantités importantes par 16 d'entre elles. Le E β f est un élément mineur des émissions de cinq autres espèces. Les deux dernières espèces de pucerons, *Euceraphis punctipennis* Zetterstedt et *Drepanosiphum platanoïdes* Schrank, n'utilisent pas du tout le E β f, bien que d'autres terpènes aient été isolés. Outre les espèces examinées par Francis *et al.* Dans (2005b), nous avons identifié quatre autres espèces de pucerons qui produisent du E β f: *Rhopalosiphum maidis* Fitch, *Aphis glycines* Matsumura, *Aphis spiraecola* Pagenstecher et *Brachycaudus persicae* Pesserini (Verheggen *et al.*, données non publiées).

Chez *Myzus persicae*, la quantité et le mode d'action de la phéromone d'alarme varie avec le stade de développement et l'âge des pucerons (Gut et Van Oosten, 1985). Les quantités de E β f chez les pucerons augmentent avec le poids corporel (Byers, 2005), mais sa concentration diminue de façon exponentielle avec le poids corporel. Chez *Acyrtosiphon pisum*, Verheggen *et al.* (2009) ont constaté que l'exposition à l'E β f émis par d'autres individus influence les quantités d'E β f produit par les pucerons immatures au cours de leur développement.

En plus de son rôle de phéromone d'alarme chez les pucerons, le E β f est également une composante commune des volatils des plantes, y compris dans les composés chimiques constitutifs (par exemple Agelopoulos *et al.*, 2000) et induits par l'alimentation des herbivores (par exemple Turlings et Ton, 2006) ou des dégâts mécaniques (par exemple Agelopoulos *et al.*, 1999). Le E β f est un constituant de plusieurs huiles essentielles dans de nombreuses familles de végétaux telles que les Asteraceae (Reichling et Becker, 1978; Heuskin *et al.*, 2009). Il est donc tentant de supposer que la production par les plantes de l'E β f a pour fonction de repousser les pucerons ou d'interférer avec leur signalisation d'alarme, mais il y a actuellement

peu de preuves que ces effets se produisent (Petrescu *et al.*, 2001). Au lieu de cela, il apparaît que la présence d'autres sesquiterpènes de type (-)- β -caryophyllène dans le mélange odorant de plusieurs plantes permet aux pucerons de distinguer le E β f pure émis par leurs congénères du E β f d'origine végétale (Dawson *et al.*, 1984). D'autre part, d'autres terpènes comme le α -pinène ou des isothiocyanates semble améliorer l'activité d'alarme du E β f, conduisant à une plus grande spécificité du signal d'alarme chez certaines espèces de pucerons (Pickett et Griffiths, 1980; Dawson *et al.*, 1987). Fait intéressant, le E β f est présent dans les trichomes des plantes de pomme de terre sauvage où sa libération sous infestation de pucerons ne semble pas causer de dispersion (Gibson et Pickett, 1983).

L'effet sur le comportement de la phéromone d'alarme des pucerons varie selon les espèces et aussi avec la quantité de phéromone perçue par les individus la percevant. Les réponses typiques vont de l'arrêt de l'alimentation et l'enlèvement du stylet des tissus de la plante hôte, à l'induction de la marche, sauter, ou tomber loin de la source d'émission (Edwards *et al.*, 1973; Wientjens *et al.*, 1973; Phelan *et al.*, 1976; Montgomery and Nault, 1977a, b, 1978; Roitberg and Myers, 1978; Wohlers, 1980; Clegg and Barlow, 1982; Chau and Mackauer, 1997; Losey and Denno, 1998; Shah *et al.*, 1999; Braendle and Weisser, 2001). Chez le puceron lanigère de la canne à sucre, *Ceratovacuna lanigera* Zehntner (Homoptera, Pemphigidae), la phéromone d'alarme provoquerait un comportement agressif de la part des congénères (Arakaki, 1989). Le E β f réduit également le comportement d'atterrissage des pucerons ailés, les poussant à choisir une plante hôte alternative (Lambers et Schepers, 1978; Phelan et Miller, 1982; Wohlers, 1982). Des expériences de terrain ont confirmé le comportement de dispersion des pucerons soumis à leurs phéromones d'alarme dans 41 espèces (Xiangyu *et al.*, 2002). Kunert *et al.* (2005) ont également constaté que l'exposition à l'E β f augmente la production d'individus ailés spécialisés pour la dispersion. Une fois que les concentrations en E β f diminuent, les pucerons ré-infestent leurs plantes hôtes (Calabrese et Sorensen, 1978). Parce que les quantités de phéromone d'alarme émises par un individu dans des conditions naturelles pourrait être trop faible pour avvertir tous les congénères à proximité, deux études récentes ont testé l'hypothèse que les

pucerons peuvent amplifier le signal d'alarme en émettant de l'Ebf supplémentaire en réponse à la perception de ce signal d'alarme émis par des pucerons voisins, mais aucune de ces études n'a trouvé la preuve d'un tel effet (Hatano *et al.*, 2008; Verheggen *et al.*, 2008b).

En plus de servir comme un signal d'alarme pour leurs congénères et les autres espèces de pucerons, le Ebf est exploité comme un indice de recherche de nourriture par les prédateurs et parasitoïdes qui se nourrissent de pucerons.

2.2. Les fourmis

La première observation publiée d'une phéromone d'alarme de fourmi est probablement celle de Goetsch (1934) qui a noté que certains organes écrasés étaient capables de provoquer des réactions agressives chez les ouvrières. Suite à cette observation originale, toutes les espèces de Formicidae se sont ensuite révélées comme productrices et utilisatrices d'une phéromone d'alarme (Hölldobler et Wilson, 1990), dont la sécrétion peut alerter les congénères ou recruter et stimuler des réactions agressives (Blum 1985 et références incluses). Bien que les réponses comportementales puissent différer considérablement entre les espèces de fourmis, les phéromones d'alarme servent généralement deux fonctions distinctes (Wilson et Régnier, 1971). La réponse à des "signaux d'agressivité" est caractérisée par des mouvements rapides orientés vers l'émetteur et par des attitudes agressives allant de mouvements de l'abdomen et des mandibules à une morsure ou une piqûre de l'antagoniste (Figure 2). Le recrutement d'ouvrières supplémentaires afin d'intensifier les attaques contre les intrus est également observé. Les réponses face aux réactions d'alarme de type

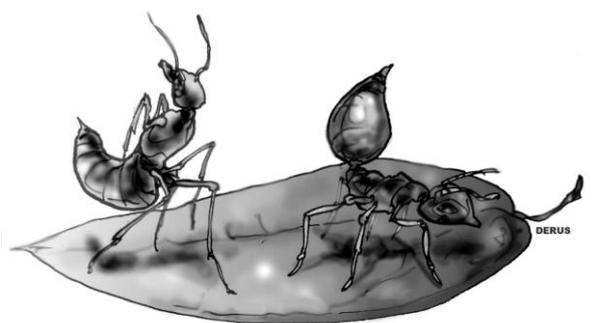


Figure 2: Deux postures d'alarme communes chez les Formicidae. Les fourmis répondent à leur phéromone d'alarme en adoptant des comportements agressifs ou en s'échappant

"panique" impliquent la fuite, la dispersion et l'envol. La vitesse de déplacement des ouvrières est augmentée, ainsi que la fréquence des changements de direction. Le type de réaction est corrélé selon les espèces par les différences de taille des individus et la densité des colonies, les espèces ayant les colonies les plus denses étant plus enclines à des réactions agressives. Par exemple, *Lasius fuliginosus* forme de grandes colonies souterraines et la réponse générale des ouvrières à la phéromone d'alarme, le *n-undécane* (tableau 1), entraîne le déplacement rapide des ouvrières vers la source de phéromone avec les mandibules grandes ouvertes (Stoeffler *et al.*, 2007). En revanche, les travailleurs de *Hypoponera opacior* et *Ponera pennsylvanica*, qui ont des colonies de petites tailles, accroissent considérablement leur mobilité, mais ne courent pas vers l'émetteur lorsqu'ils sont exposés à la principale composante de leurs phéromones d'alarme, le 2,5-diméthyl-3-isopentylpyrazine (Duffield *et al.*, 1976).

Une large gamme de produits naturels et de comportements associés ont été mis en évidence dans les différents genres de Formicidae, avec des sites de production variés comprenant les glandes mandibulaires, pygidiale, métapleurale et de Dufour. Les phéromones d'alarme des fourmis sont généralement des chaînes carbonées aliphatiques plus courtes et plus volatiles que celles qui caractérisent les phéromones de pistes. Il s'agit notamment de cétones, alcools, esters, aldéhydes, alkylpyrazines, terpènes, hydrocarbures aliphatiques courts, et de l'acide formique. Comme avec les signaux d'alarme des pucerons, les phéromones d'alarme utilisées par les fourmis sont donc bien adaptées chimiquement pour endosser un rôle dans la médiation des réponses face aux menaces qui sont très localisées dans l'espace et dans le temps. Différents produits chimiques composent souvent la phéromone d'alarme d'une espèce de fourmis et ces éléments chimiques peuvent susciter des comportements différents chez les individus les recevant. En outre, en raison des différences de volatilité, et peut-être également dû à des différences de sensibilité des individus qui les reçoivent, la distance d'action sur lesquelles ces composés spécifiques induisent des réponses actives peut également varier.

Les exploratrices de *Pheidole embolopyx* répondent à une rencontre avec des intrus d'autres

espèces en sécrétant des phéromones d'alarme et de piste produites par la glande pygidiale (Wilson et Hölldobler, 1985). La combinaison de ces signaux annonce la présence de l'ennemi et mène au recrutement d'ouvriers qui débute alors une attaque soutenue contre les intrus.

Les différents composants chimiques de la phéromone d'alarme de *Camponotus obscuripes* (Formicinae) sont produits dans la glande de Dufour et dans la glande à venin (Fujiwara-Tsujii *et al.*, 2006). La première glande contient un mélange d'hydrocarbures aliphatiques dont le *n*-undécane représente 90 %. L'acide formique, un composé couramment utilisé par les fourmis pour la défense, la piste, le marquage, et le recrutement, semble être le seul produit chimique volatil produit dans la glande à venin. En réponse à un danger, *C. obscuripes* relargue un mélange de ces substances, chacune ayant une volatilité et une fonction différente. L'acide formique, perçu à des distances plus longues, informe les membres d'une autre colonie de la présence d'une menace et les aide à localiser la source de l'émission. A courte portée, le *n*-undécane, et d'autres hydrocarbures saturés associés, provoquent l'agressivité envers les antagonistes.

Parmi les fourmis coupeuses de feuilles du genre *Atta*, les sécrétions des glandes mandibulaires de la plupart des espèces contiennent des mélanges de composés organiques volatils de type alcools à faible poids moléculaire, et des cétones, qui déclenchent la réponse d'alarme (Blum, 1968). Les principales composantes volatiles des glandes mandibulaires des ouvriers sont le 4-méthyl-3-heptanone (tableau 1) et 2-heptanone (Hughes *et al.*, 2001), le premier étant le plus actif dans le déclenchement des réponses d'alarme (Moser *et al.*, 1968). Ce dernier produit chimique est aussi rencontré dans d'autres genres de fourmis (Feener *et al.*, 1996).

2.3. Les abeilles

Les abeilles appelées 'gardiennes' jouent un rôle important dans la défense de la colonie en patrouillant l'entrée du nid et en représentant la première ligne de défense de la colonie. Ces gardiennes sont également spécialisées dans la production de la phéromone d'alarme qu'elles dégagent pour recruter des membres situés à l'intérieur de la colonie en cas de danger (Boch *et al.*, 1962; Collins *et al.*, 1982). La perception de la

phéromone par les ouvrières augmente les déplacements de ces dernières et favorise leur agressivité. En effet, les apiculteurs connaissent bien l'odeur de banane émise par colonies stressées, et avec le fait qu'une piqûre d'abeille est susceptible d'être suivie par d'autres, à moins d'un déplacement rapide loin de la colonie ou de l'utilisation de fumée pour endormir celle-ci. Bien qu'il y ait une grande variabilité dans l'intensité de leur réponse (dans les colonies dociles, seulement quelques abeilles peuvent réagir alors que des milliers d'individus peuvent attaquer dans les colonies plus agressives), seules les gardiennes produisent la phéromone d'alarme (Vander Meer *et al.*, 1998; Alaux *et al.*, 2009).

La possibilité qu'un signal d'alarme, de nature et origine alors inconnue, pourrait servir à alerter les abeilles ouvrières a été d'abord proposé au début du 17^{ème} siècle (Butler, 1609, cité par Wilson 1971). Le signal a ensuite été suggéré par Huber (1814) comme étant olfactif, qui a remarqué que lorsque l'on présentait un dard provenant d'une ouvrière à des individus conspécifiques, ceux-ci changeaient leur comportement, pour devenir plus agressifs. Il conclut que "certaines odeurs incitent les abeilles à fuir". Il a été établi plus tard que la phéromone d'alarme des abeilles est produite dans la glande mandibulaire, ainsi que dans la glande de Koshewnikov associées à l'appareil venimeux (Boch *et al.*, 1962; Shearer et Boch, 1965), bien que la pique ne soit pas nécessaire à l'émission de la phéromone.

Boch *et al.* (1962) ont identifié en premier lieu l'acétate d'isopentyle (précédemment appelé iso amyle d'acétate) (Tableau 1) comme une phéromone d'alarme active biologiquement et liée à la piqûre (l'utilisation de la fumée par les apiculteurs supprime l'activation des récepteurs des antennes de l'acétate d'isopentyle, et réduit par conséquent le recrutement (Visscher *et al.*, 1995). Par la suite, plus de 20 autres composés actifs volatils aliphatiques et aromatiques, de faible poids moléculaire, ont été identifiés comme composant de la phéromone d'alarme (Hunt, 2007). En plus de l'acétate d'isopentyle, le (Z)-11-eicosen-1-ol semble jouer un rôle essentiel (Boch *et al.*, 1962; Pickett *et al.*, 1982). Bien que ces deux composés induisent individuellement un comportement d'alarme chez les ouvrières, lorsqu'ils sont présentés ensemble, ils suscitent un comportement comparable à celui induit par le dard entier (Pickett *et al.*, 1982). Tous les

composants du mélange phéromonal n'induisent pas le comportement d'alarme des abeilles, certains ont d'autres fonctions spécialisées, notamment l'induction de vol (par exemple l'acétate de benzyle), et le recrutement (par exemple le 1-butanol, 1-octanol, l'acétate d'hexyle), tandis que d'autres jouent de multiples rôles (par exemple le 1-hexanol, l'acétate de butyle, l'acétate d'isopentyle, 2-nonanol) (Wager et Breed, 2000). Shearer et Boch (1965) ont signalé une activité d'alarme du 2-heptanone (Tableau 1) isolé à partir de glandes mandibulaires. Avec l'âge, la taille de la glande et la quantité de heptanone-2 augmentent (Vallet *et al.*, 1991). Lorsqu'un papier filtre traité avec le 2-heptanone est placé à l'entrée de la ruche, les abeilles situées à proximité deviennent très agitées, en adoptant une posture agressive caractéristique et en se dirigeant rapidement vers la source d'émission par des mouvements en zigzag. Contrairement à ce que l'on pensait depuis longtemps, la phéromone d'alarme des abeilles ne semble pas être impliquée dans la localisation des cibles ennemies (Free, 1961; Wager et Breed, 2000).

2.4. Phéromones d'alarme utilisées comme kairomones par les ennemis naturels

Les sémiochimiques fournissent un moyen efficace de communication pour les organismes leur permettant de coordonner leurs comportements. Mais ils peuvent également être interceptés et exploités par d'autres organismes. En effet, il existe de nombreux exemples d'ennemis naturels ayant appris à utiliser les phéromones de leurs proies comme des indices de recherche de nourriture (Vet et Dicke, 1992).



Figure 3: Comme de nombreux ennemis naturels, les prédateurs et parasitoïdes de pucerons perçoivent et exploitent les phéromones d'alarme de leurs proies

Par exemple, les ennemis naturels du puceron s'appuient sur les médiateurs chimiques de leurs proies, en particulier la phéromone d'alarme de pucerons, pour localiser les colonies de pucerons (Figure 3). Des études antérieures ont démontré ce phénomène chez les coccinelles des genres *Coccinella*, *Adalia* et *Harmonia* (eg Nakamuta, 1991; Francis *et al.*, 2004; Verheggen *et al.*, 2007); chez les syrphes (eg Verheggen *et al.*, 2008a; Almohamad *et al.*, 2009; Verheggen *et al.*, 2009); les carabes (Kielty *et al.*, 1996); les chrysopes (Boo *et al.*, 1998; Zhu *et al.*, 1999); ou les parasitoïdes (Beale *et al.*, 2006).

Les parasitoïdes de fourmis utilisent les composantes de la phéromone d'alarme de leurs hôtes pour localiser spécifiquement ces derniers. Les individus de *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), qui parasitent les ouvrières de la fourmi géante tropicale *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) localisent les combats ou les ouvrières blessées de cette espèce hôte à l'aide du 4-méthyl-3-heptanone et du 4-méthyl-3-heptanol (Feener *et al.*, 1996). L'araignée *Habronestes bradleyi* (Araneae, Zodariidae), un prédateur spécialiste de la fourmi *Iridomyrmex purpureus* localise ses proies en utilisant leur phéromone d'alarme, qui se compose principalement de 6-méthyl-5-heptène-2-one et est souvent libéré lors de différends territoriaux entre les congénères (Allan *et al.*, 1996).

3. LES PHEROMONES D'ALARME CHEZ LES INVERTEBRES MARINS

Les comportements d'alarme chez les invertébrés aquatiques sont aussi couramment médiés par des signaux chimiques, et un nombre croissant d'organismes aquatiques ont été démontré comme capables d'afficher des comportements anti-prédateurs en réponse à des signaux chimiques libérés par leurs congénères, y compris des mollusques (par exemple Spinella *et al.*, 1993), des vers plats (par exemple Wisenden et Millard, 2001), des annélides (par exemple, Watson *et al.*, 2005) et des échinodermes (par exemple Vadas et Elner, 2003).

La première publication concernant un signal d'alarme chimique chez un plathelminthe a été la démonstration que le comportement d'évitement des prédateurs chez *Dugesia dorotocephala* était induit par des stimuli chimiques libérés par les

congénères blessés (Wisenden et Millard, 2001). Les oursins verts, *Lytechinus variegates*, adoptent une réponse en deux temps face aux signaux émis par des congénères endommagés entraînant premièrement une réponse d'alarme aux mouvements rapides mais éphémères suivie par une phase comportementale de fuite plus longue mais moins intense (Vadas et Elner, 2003). Des substances chimiques d'alarme ont également été documentées chez les gastéropodes. Le bigorneau *Littorina littorea* montre des mouvements hors de l'eau en réponse à des stimuli chimiques libérés par des congénères blessés (Jacobsen et Stabell, 1999). La première phéromone d'alarme identifiée chez un Cnidaires est une anthopleurine (tableau 1), qui est libérée des tissus blessés de l'anémone de mer *Anthopleura elegantissima*, par exemple lors de l'attaque par le nudibranche *Aeolidia papillosa*, et induit le retrait rapide des congénères à proximité (Howe et Sheikh, 1975).

4. LES PHEROMONES D'ALARME CHEZ LES POISSONS

Beaucoup de poissons utilisent les phéromones d'alarme pour avertir leurs congénères de menaces potentielles dans le milieu environnant (résumé par Smith en 1992). La première suggestion que les poissons Ostariophysi (l'un des Super-ordres de poissons) peuvent présenter une réaction de peur en réponse à certains signaux émis par des congénères blessés, et que cela pourrait réduire la vulnérabilité ultérieure des individus à de futures événements de prédation a été faite par von Frisch (1938). Pfeiffer (1963, 1977, 1978) a documenté par la suite l'existence de signaux d'alarme chez plusieurs espèces d'Ostariophysi. La sécrétion de ces signaux implique des cellules épidermiques spécialisées qui contiennent la phéromone d'alarme. Lorsque ces cellules sont brisées,

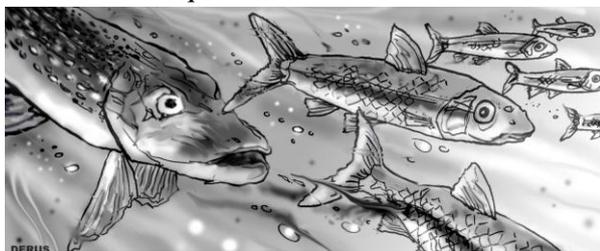


Figure 4: Certaines espèces de poissons relarguent un signal d'alarme à partir de leur peau blessée. Ce signal est perçu par les individus proches qui manifestent un comportement de peur caractérisé par une vigilance accrue et une diminution des déplacements

comme lors d'événements de prédation, cette substance est rejetée dans l'eau environnante (Figure 4). Ainsi, les individus ne peuvent pas libérer activement leur substance d'alarme (Smith, 1992), mais le contexte particulier dans lequel ces substances sont émises informe de manière fiable de la présence d'un prédateur. *Pimephales promelas* et *Chrosomus neogaeus* adoptent également des réactions anti-prédateur lorsqu'ils sont exposés à des extraits de peau de conspécifiques (Brown *et al.*, 2000). Des réactions similaires ont été observées en réponse à l'hypoxanthine-3-N-oxyde (tableau 1), l'une des nombreuses molécules que l'on suspecte étant des signaux d'alarme chimique chez les espèces d'Ostariophysi (Brown *et al.*, 2000). Des études complémentaires par la suite ont découvert que l'exposition à de faibles concentrations de hypoxanthine-3-N-oxyde peut entraîner les poissons à augmenter leur vigilance envers des indices de risques, conduisant à une réponse d'alarme augmentée en cas d'attaque par un prédateur (Brown *et al.* 2004). La réaction de peur des poissons peut également être détectée visuellement par d'autres personnes à proximité conduisant à la propagation rapide de la réponse d'alarme par un groupe (Smith, 1992).

Chez les poissons percidés, des blessures physiques semblent également être nécessaires pour conduire à la libération de la phéromone d'alarme. L'exposition à l'eau qui contenait auparavant un individu blessé conduit d'ailleurs à des mouvements réduits et des périodes d'inactivité chez les autres individus percevant ces signaux (Crane *et al.*, 2009). Les phéromones d'alarme des poissons ne semblent pas être des spécifiques, et induisent généralement des réponses d'alarme équivalentes chez d'autres espèces (Smith, 1982). Par exemple, *Lepomis gibbosus* (Acanthopterygii), présente une réponse anti-prédateurs lorsqu'il est exposé à l'hypoxanthine-3-N-oxyde, la phéromone d'alarme phéromone des Ostariophysi (Golub *et al.*, 2005). Cette similitude des réactions intra- et interspécifique chez les poissons suggère des similitudes correspondantes dans la chimie de la signalisation et dans les mécanismes de réception. Cela a conduit à une certaine controverse quant à savoir si les signaux d'alarme chez les poissons doivent strictement être classés comme des phéromones ou des allélochimiques (Burnard *et al.*, 2008).

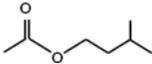
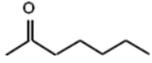
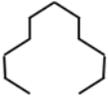
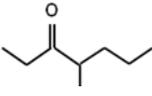
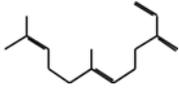
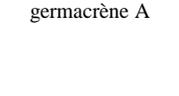
5. LES PHEROMONES D'ALARME CHEZ LES MAMMIFERES

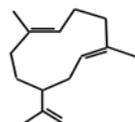
Les mammifères font un large usage de phéromones pour marquer leurs territoires, attirer les femelles, et coordonner le comportement du groupe. La communication d'alarme existe également chez les mammifères, mais malgré qu'un grand nombre de phéromones sexuelles et territoriales y ont été identifiés, relativement peu de progrès a été accomplis dans l'identification chimique et l'analyse fonctionnelle des phéromones d'alarme (Hauser *et al.*, 2005). On croit communément que les phéromones d'alarme des mammifères sont volatiles, et on suppose qu'elles peuvent avoir un faible poids moléculaire, tels que les acides gras ou des stéroïdes. La perception de ces signaux d'alarme semble être médiée par un organe des sens olfactifs appelé l'organe voméronasal (VON), ou par l'organe de Jacobson (Dulac et Axel, 1998).

Même si les sémiachimiques semblent jouer un rôle moins important dans la communication entre les humains que chez les autres mammifères, la capacité de produire et de percevoir des phéromones a été démontrée chez l'Homme (McClintock, 1998). L'existence d'une phéromone d'alarme chez l'Homme n'a pas été démontrée, mais il a été suggéré que les humains pouvaient détecter la différence entre une odeur neutre et une odeur associée à des individus apeurés (Ackerl *et al.*, 2002).

La signalisation chimique d'alarme a été démontrée chez la souris (Rottman et Snowdown, 1972). Lorsqu'elles sont exposées à l'odeur d'un congénère stressé, les souris fuient la source de l'odeur, alors qu'elles ont répondu positivement à l'émetteur de l'odeur avant l'introduction de la contrainte. Des rats mâles stressés libèrent une phéromone d'alarme volatile, provenant de la région périanale, qui suscite une réaction défensive et qui augmente la vigilance chez les individus la recevant, réaction caractérisée par une hyperthermie, une augmentation des frissonnements, du reniflement, et une diminution des périodes de repos (Kikusui *et al.*, 2001; Inagaki *et al.*, 2009). Jusqu'à présent, la structure chimique de cette phéromone n'a pas été élucidée. La peur induite par des messagers olfactifs a également été documentée chez les bovins et s'est avérée médiée, au moins en partie, par des signaux olfactifs contenus dans l'urine des individus stressés (Boissy *et al.*, 1998).

Tableau 1: Quelques unes des phéromones d'alarme identifiées dans le Règne Animal

Animaux	Composés principaux	Réponses comportementales	Observations complémentaires	Références
INSECTES				
Hyménoptères				
Abeilles	Acétate d'isopentyl acetate 	Recrutement et agression	Plus de 20 composés actifs ont été identifiés chez plusieurs espèces d'abeilles. Les soldats émettent une phéromone d'alarme en cas de perturbation, qui conduit au recrutement de congénères et à l'attaque des intrus.	Boch <i>et al.</i> , 1962 Shearer and Boch, 1965
	2-heptanone 			
Fourmis	<i>n</i> -undecane 	Réaction de fuite ou recrutement et agression	Toutes les espèces de Formicidae produisent et utilisent une phéromone d'alarme dont la sécrétion peut induire simultanément ou exclusivement la fuite, le recrutement de congénères et l'agression des intrus.	Hughes <i>et al.</i> , 2001 Stoeffler <i>et al.</i> , 2007
	4-methyl-3-heptanone 			
Homoptères				
Pucerons	(E)-β-farnésène 	Réaction de fuite	La plupart des espèces d'Aphidinae produisent du (E)-β-farnésène comme seul composant de leur phéromone d'alarme. Les individus prennent la fuite ou se laisse tomber de leur plante hôte afin de s'écarter de l'individu émetteur.	Edwards <i>et al.</i> , 1973 Bowers <i>et al.</i> , 1977b
	germacrène A 			



POISSONS

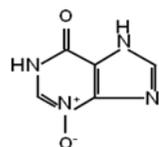
Ostariophysi

hypoxanthine-3-N-oxide

Réaction de fuite

Les poissons Ostariophysan adoptent un comportement antiprédateur lorsque exposés à des congénères blessés. L'exposition à de faibles concentration de hypoxanthine-3-N-oxide conduit à une augmentation de la vigilance.

Brown *et al.*, 2004



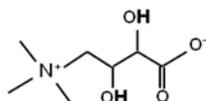
CNIDAIRES

anthopleurine

Réaction de fuite

L'anthopleurine est une phéromone identifiée chez les Cnidaires. L'anémone de mer *Anthopleura elegantissima* émet de l'anthopleurine lorsqu'elle est blessée, induisant chez les congénères une réaction de fuite rapide.

Howe and Sheikh, 1975



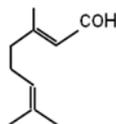
ACARIENS

citral

Réaction de fuite

Plusieurs familles d'acariens produisent du citral comme phéromone d'alarme qui induit chez les congénères un comportement d'évitement et une augmentation de la mobilité.

Kuwahara *et al.*, 1980



Bibliographie

- Ackerl K., Atzmueller M. & Grammer K. (2002). The scent of fear. *Neuroendocrinology Letters* **23**, p. 79-84.
- Agelopoulos N.G., Chamberlain K. & Pickett J.A. (2000). Factors affecting volatile emissions of intact potato plants, *Solanum tuberosum*: Variability of quantities and stability of ratios. *Journal of Chemical Ecology* **26**, p. 497-511.
- Agelopoulos N.G., Hooper A.M., Maniar S.P., Pickett J.A. & Wadhams L.J. (1999). A novel approach for isolation of volatile chemicals released by individual leaves of a plant in situ. *Journal of Chemical Ecology* **25**, p. 1411-1425.
- Alaux C., Sinha S., Hasadsri L., Hunt G.J., Guzman-Novoa E., DeGrandi-Hoffman G., Uribe-Rubio J.L., Southey B.R., Rodriguez-Zas S. & Robinson, G. E. (2009). Honey bee aggression supports a link between gene regulation and behavioral evolution. *P.N.A.S.* **106**, p. 15400-15405.
- Allan R.A., Elgar M.A. & Capon R.J. (1996). Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walckenaer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **263**, p. 69-73.
- Almohamad R., Verheggen F.J., Francis F., Lognay G. & Haubruge E. (2008). Emission of alarm pheromone by non-preyed aphid colonies. *Journal of Applied Entomology* **132**, p. 601-604.
- Almohamad R., Verheggen F.J. & Haubruge E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *B.A.S.E.* **13**, p. 467-481.
- Arakaki N. (1989). Alarm pheromone eliciting attack and escape responses in the sugar-cane woolly aphid, *Ceratovacuna lanigera* (Homoptera, Pemphigidae). *Journal of Ethology* **7**, p. 83-90.
- Barbier M. (1982). *Les phéromones. Aspects biochimiques et biologiques*. Masson, 140 p.
- Blum M.S. (1968). Alarm pheromones. *Annual Review of Entomology* **14**, p. 157-180.
- (1985). Alarm pheromones. In G.A. Kerkut, L.I. Gilbert (Ed.), *Comprehensive Insect physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Pergamon Press, p. 193-224.
- Boch R., Shearer D.A. & Stone, B.C. (1962). Identification of iso-amyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee. *Nature* **195**, p. 1018-1020.
- Boissy A., Terlouw C. & Le Neindre P. (1998). Presence of cues from stressed conspecifics increases reactivity to aversive events in cattle: Evidence for the existence of alarm substances in urine. *Physiological Behavior* **63**, p. 489-495.
- Boo K.S., Chung I.B., Han K.S., Pickett J.A. & Wadhams L.J. (1998). Response of the lacewing *Chrysopa cognata* to pheromones of its aphid prey. *Journal of Chemical Ecology* **24**, p. 631-643.
- Bowers W.S., Nault L.R., Webb R.E. & Dutky S.R. (1972). Aphid alarm pheromone: Isolation, identification, synthesis. *Science* **177**, p. 1121-1122.
- Bowers W.S., Nishino C., Montgomery M.E. & Nault L.R. (1977a). Structure-activity-relationships of analogs of aphid alarm pheromone, (E)-beta-farnesene. *Journal of Insect Physiology* **23**, p. 697-701.
- Bowers W.S., Nishino C., Montgomery M.E., Nault L.R. & Nielson M.W. (1977b). Sesquiterpene progenitor, Germancrene A: An alarm pheromone in aphids. *Science* **196**, p. 680-681.
- Braendle C. & Weisser W.W. (2001). Variation in escape behavior of red and green clones of the pea aphid. *Journal of Insect Behavior* **14**, p. 497-509.
- Brown G.E., Adrian J.C., Smyth E., Leet H. & Brennan S. (2000). Ostariophysan alarm pheromones: Laboratory and field tests of the functional significance of nitrogen oxides. *Journal of Chemical Ecology* **26**, p. 139-154.
- Brown G.E., Poirier J.F. & Adrian J.C. (2004). Assessment of local predation risk: the role of subthreshold concentrations of chemical alarm cues. *Behavioral Ecology* **15**, p. 810-815.
- Burnard D., Gozlan R.E. & Griffiths S.W. (2008). The role of pheromones in freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* **73**, p. 1-16.
- Byers J.A. (2005). A cost of alarm pheromone production in cotton aphids, *Aphis gossypii*. *Naturwissenschaften* **92**, p. 69-72.
- Charnov E.L. & Krebs, J.R. (1974). The evolution of alarm calls, altruism or manipulation? *American Naturalist* **109**, p. 107-112.
- Chau A. & Mackauer M. (1997). Dropping of pea aphids from feeding site: A consequence of parasitism by the wasp, *Monoctonus paulensis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **83**, p. 247-252.
- Clegg J.M. & Barlow C.A. (1982). Escape behavior of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) in response to the alarm pheromone and vibration. *Canadian Journal of Zoology* **60**, p. 2245-2252.
- Collins A.M., Rinderer T.E., Harbo J.R. & Bolten A.B. (1982). Colony defense by Africanized and European honeybees. *Science* **218**, p. 72-74.

- Crane A.L., Woods D. & Mathis A. (2009). Behavioural responses to alarm cues by free-ranging rainbow darters (*Etheostoma caeruleum*). *Behaviour* **146**, p. 1565-1572.
- Dawson G.W., Griffiths D.C., Pickett J.A., Smith M.C. & Woodcock C.M. (1984). Natural inhibition of the aphid alarm pheromone. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **36**, p. 197-199.
- Dawson G.W., Griffiths D.C., Pickett J.A., Wadhams L.J. & Woodcock C.M. (1987). Plant-derived synergists of alarm pheromone from turnip aphid, *Lipaphis (Hyadaphis) erysimi* (Homoptera, Aphididae). *Journal of Chemical Ecology* **13**, p. 1663-1671.
- Dolch R. & Tschardtke, T. (2000). Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia* **125**, p. 504-511.
- Du Y., Poppy G.M., Powell W., Pickett J.A., Wadhams L.J. & Woodcock C.M. (1998). Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology* **24**, p. 1355-1368.
- Duffield R.M., Blum M.S. & Wheeler J.W. (1976). Alkylpyrazine alarm pheromones in primitive ants with small colonial units. *Comparative Biochemistry and Physiology B*. **54**, p. 439-440.
- Dulac C. & Axel R. (1998). Expression of candidate pheromone receptor genes in vomeronasal neurons. *Chemical Senses* **23**, p. 467-475.
- Edwards L.J., Siddall J.B., Dunham L.L., Uden P. & Kislow C.J. (1973). Trans-beta-farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Nature* **241**, p. 126-127.
- Feener D.H., Jacobs L.F. & Schmidt J.O. (1996). Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behavior* **51**, p. 61-66.
- Francis F., Lognay G. & Haubruge E. (2004). Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: E-B-Farnesene, an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *Journal of Chemical Ecology* **30**, p. 741-755.
- Francis F., Vandermoten S., Verheggen F., Lognay G. & Haubruge E. (2005a). Is the (E)-b-Farnesene only volatile terpenoid in aphids ? *Journal of Applied Entomology* **129**, p. 6-11.
- Free J.B. (1961). The stimuli releasing the stinging response of honeybees. *Animal Behavior* **9**, p. 193-196.
- Fujiwara-Tsujii N., Yamagata N., Takeda T., Mizunami M. & Yamaoka R. (2006). Behavioral responses to the alarm pheromone of the ant *Camponotus obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Sciences* **23**, p. 353-358.
- Goetsch W. (1934). Untersuchungen über die Zusammenarbeit im Ameisenstaat. *Zoomorphology* **28**, p. 319-401.
- Golub J.L., Vermette V. & Brown G.E. (2005). Response to conspecific and heterospecific alarm cues by pumpkinseeds in simple and complex habitats: field verification of an ontogenetic shift. *Journal of Fish Biology* **66**, p. 1073-1081.
- Gut J. & Van Oosten A.M. (1985). Functional-significance of the alarm pheromone composition in various morphs of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **37**, p. 199-204.
- Hamilton W.D. (1964). The Genetical Evolution of Social Behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **7**, p. 1-16.
- Hatano E., Kunert G., Bartram S., Boland W., Gershenzon J. & Weisser W.W. (2008). Do aphid colonies amplify their emission of alarm pheromone? *Journal of Chemical Ecology* **34**, p. 1149-1152.
- Hauser R., Wierowski M., Marczak M., Karaszewski B. & Wodniak-Ochocinska L. (2005). Alarm pheromones as an exponent of emotional state shortly before death - Science fiction or a new challenge? *Forensic Sciences International* **155**, p. 226-230.
- Heuskin S., Godina B., Leroy P., Capella Q., Wathélet J.P., Verheggen F., Haubruge E. & Lognay G. (2009). Fast gas chromatography characterisation of purified semiochemicals from essential oils of *Matricaria chamomilla* L. (Asteraceae) and *Nepeta cataria* L. (Lamiaceae). *Journal of Chromatography A* **1216**, p. 2768-2775.
- Högstedt G. (1983). Adaptation unto death: function of fear screams. *American Naturalist* **121**, p. 562-570.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. (1990). The ants. Springer-Verlag, Berlin, 732 p.
- Howe N.R. & Sheikh Y.M. (1975). Anthopleurine: a sea anemone alarm pheromone. *Science* **189**, p. 386-388.
- Howse P.E. (1998). Pheromones and Behaviour. In P.E. Howse, I. Stevens, O. Jones (Ed.), *Insect pheromones and their use in pest management*, Chapman and Hall p. 1-130.
- Huber F. (1814). *Nouvelles observations sur les abeilles* 2nd Edt. Paris & Genève, Librairie Paschoud, 479 p.
- Hughes W.O.H., Howse P.E. & Goulson D. (2001). Mandibular gland chemistry of grass-cutting ants:

- Species, caste, and colony variation. *Journal of Chemical Ecology* **27**, p. 109-124.
- Hunt G.J. (2007). Flight and fight: A comparative view of the neurophysiology and genetics of honey bee defensive behavior. *Journal of Insect Physiology* **53**, p. 399-410.
- Inagaki H., Nakamura K., Kiyokawa Y., Kikusui T., Takeuchi Y. & Mori Y. (2009). The volatility of an alarm pheromone in male rats. *Physiology and Behavior* **96**, p. 749-752.
- Jacobsen H.P. & Stabell O.B. (1999). Predator-induced alarm responses in the common periwinkle, *Littorina littorea*: dependence on season, light conditions, and chemical labelling of predators. *Marine Biology* **134**, p. 551-557.
- Karlson P. & Lüscher M. (1959). 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature* **4653**, p. 55-56.
- Kielty J.P., Allen-Williams L.J., Underwood N. & Eastwood E.A. (1996). Behavioral responses of three species of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) to olfactory cues associated with prey and habitat. *Journal of Insect Behavior* **9**, p. 237-250.
- Kikusui T., Takigami S., Takeuchi Y. & Mori Y. (2001). Alarm pheromone enhances stress-induced hyperthermia in rats. *Physiology and Behavior* **72**, p. 45-50.
- Kislow C.J. & Edwards L.J. (1972). Repellent odor in aphids. *Nature* **235**, p. 108-109.
- Kunert G., Otto S., Röse U.S.R., Gershenson J. & Weisser W.W. (2005). Alarm pheromone mediates production of winged dispersal morphs in aphids. *Ecology Letters* **8**, p. 596-603.
- Kuwahara Y., Fukami H., Ishii S., Matsumoto K. & Wada Y. (1979). Pheromone study on acarid mites. II. Presence of the alarm pheromone in the mold mite, *Tyrophagus putrescentiae* (Schrank) (Acarina: Acaridae) and the site of its production. *Japanese Journal of Sanitary Zoology* **30**, p. 309-314.
- Lambers D.H.R. & Schepers A. (1978). Effect of trans-beta-farnesene, used as a repellent against landing aphid alatae in seed potato growing. *Potato Research* **21**, p. 23-26.
- Leavesley A. J. & Magrath R. D. (2005). Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behavior* **70**, p. 365-373.
- Losey J. E. & Denno R. F. (1998). The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology* **23**, p. 53-61.
- Maynard Smith J. & Harper D. (2003). *Animal Signals*. Oxford University Press, 166 p.
- McClintock M.K. (1998). On the nature of mammalian and human pheromones. In C. Murphy (Ed.), *Olfaction and Taste Xii - an International Symposium*, Vol. 855, p. 390-392. New York Acad. Sciences, New York.
- Montgomery M.E. & Nault L.R. (1977a). Aphid alarm pheromones - dispersion of *Hyadaphis erysimi* and *Myzus persicae* (Hemiptera - Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America* **70**, p. 669-672.
- Montgomery M.E. & Nault L.R. (1977b). Comparative response of aphids to alarm pheromone, (E)-beta-farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **22**, p. 236-242.
- Montgomery M.E. & Nault L.R. (1978). Effects of age and wing polymorphism on sensitivity of *Myzus persicae* to alarm pheromone. *Annals of the Entomological Society of America* **71**, p. 788-790.
- Moser J.C., Brownlee R.C. & Silverstein R. (1968). Alarm pheromone of the ant *Atta texana*. *Journal of Insect Physiology* **14**, p. 529-535.
- Nakamuta K. (1991). Aphid alarm pheromone component, (E)-beta-farnesene, and local search by a predatory lady beetle, *Coccinella septempunctata* Bruckii mulsant (Coleoptera, Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology* **26**, p. 1-7.
- Payne T.L. (1974). Pheromone perception. In M.C. Birch (Ed.), *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, p 35-61.
- Petrescu A.S., Mondor E.B. & Roitberg B.D. (2001). Subversion of alarm communication: Do plants habituate aphids to their own alarm signals? *Canadian Journal of Zoology* **79**, p. 737-740.
- Pfeiffer W. (1963). The fright reaction of North American fish. *Canadian Journal of Zoology* **41**, p. 69-77.
- (1977). The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia* **4**, p. 653-665.
- (1978). Heterocyclic compounds as releasers of the fright reaction in the giant danio *Danio malabaricus* (Jerdon) (Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). *Journal of Chemical Ecology* **4**, p. 665-673.
- Phelan P.L. & Miller J.R. (1982). Post-landing behavior of alate *Myzus persicae* as altered by (E)-beta-farnesene and 3-carboxylic acids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **32**, p. 46-53.
- Phelan P.L., Montgomery M.E. & Nault L.R. (1976). Orientation and locomotion of the apterous aphids dislodged from their hosts by alarm pheromone. *Annals of the Entomological Society of America* **69**, p. 1153-1156.

- Pickett J.A. & Griffiths D.C. (1980). Composition of aphid alarm pheromones. *Journal of Chemical Ecology* **6**, p. 349-360.
- Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. & Hardie J. (1992). The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology* **37**, p. 67-90.
- Pickett J.A., Williams I.H. & Martin A.P. (1982). (Z)-11-Eicosen-1-ol, an important new pheromonal component from the sting of the honeybee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Chemical Ecology* **8**, p. 163-175.
- Reichling J. & Becker H. (1978). Essential oil of *Radix chamomillae* (*Matricaria chamomilla* L.). *Zeitschrift für Naturforschung C* **33**, p. 589-591.
- Roitberg B.D. & Myers J.H. (1978). Adaptation of alarm pheromone responses of pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Canadian Journal of Zoology* **56**, p. 103-108.
- Rottman S.J. & Snowdown C.T. (1972). Demonstration and analysis of an alarm pheromone in mice. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* **81**, p. 483-490.
- Seyfarth R.M., Cheney D.L. & Marler P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**, p. 801-803.
- Shah P.A., Pickett J.A. & Vanderberg J.D. (1999). Responses of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) to aphid alarm pheromone. *Environmental Entomology* **28**, p. 983-985.
- Shearer D.A. & Boch R. (1965). 2-Heptanone in the mandibular gland secretion of the honeybee. *Nature* **205**, p. 530.
- Sherman P.W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**, p. 1246-1253.
- (1985). Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, p. 313-323.
- Smith M.C. (1982). Reaction of *Percina nigrofasciata*, *Ammocrypta beani*, and *Etheostoma swaini* (Percidae, Pisces) to conspecific and intergeneric skin extracts. *Canadian Journal of Zoology* **60**, p. 1067-1072.
- Smith R.J.F. (1986). Evolution of alarm signals; role of benefits derived from retaining group members of territorial neighbors. *American Naturalist* **128**, p. 604-610.
- (1992). Alarm signals in fishes. *Review in Fish Biology* **2**, p. 33-63.
- Spinella A., Alvarez L.A., Passeggio A. & Cimino G. (1993). New 3-alkylpyridines from 3 Mediterranean Cephalaspidean mollusks - Structure, ecological role and taxonomic relevance. *Tetrahedron* **49**, p. 1307-1314.
- Stoeffler M., Maier T.S., Tolasch T. & Steidle J.L.M. (2007). Foreign-language skills in rove-beetles? Evidence for chemical mimicry of ant alarm pheromones in myrmecophilous Pella beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Chemical Ecology* **33**, p. 1382-1392.
- Taylor R.J., Balph D.F. & Balph M.H. (1990). The evolution of alarm calling: a cost-benefit analysis. *Animal Behavior* **39**, p. 860-868.
- Trivers R.L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology* **46**, p. 35-57.
- Turlings T.C.J. & Ton J. (2006). Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odour to enhance the control of agricultural pests. *Current Opinion in Plant Biology* **9**, p. 421-427.
- Vadas R.L. & Elner R.W. (2003). Responses to predation cues and food in two species of sympatric, tropical sea urchins. *Marine Ecology* **24**, p. 101-121.
- Vallet A., Cassier P. & Lensky Y. (1991). Ontogeny of the fine-structure of the mandibular glands of the honeybee (*Apis mellifera* L) workers and the pheromonal activity of 2-heptanone. *Journal of Insect Physiology* **37**, p. 789-804.
- Vander Meer R.K., Breed M.D., Espelie K.E. & Winston M.L. (1998). *Pheromone Communication in Social Insects Ants, Wasps, Bees, and Termites* Westview Press, 374p.
- Verheggen F.J., Arnaud L., Bartram S., Gohy M. & Haubruge E. (2008a). Aphid and plant volatiles induce oviposition in an aphidophagous hoverfly. *Journal of Chemical Ecology* **34**, p. 301-307.
- Verheggen F.J., Fagel Q., Heuskin S., Lognay G., Francis F. & Haubruge E. (2007). Electrophysiological and behavioral responses of the multicolored asian lady beetle, *Harmonia axyridis pallas*, to sesquiterpene semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology* **33**, p. 2148-2155.
- Verheggen F.J., Haubruge E., De Moraes C.M. & Mescher M.C. (2009). Social environment influences aphid production of alarm pheromone. *Behavioral Ecology* **20**, p. 283-288.
- Verheggen F.J., Mescher M.C., Haubruge E., De Moraes C.M. & Schwartzberg E.G. (2008b). Emission of alarm pheromone in aphids: A non-contagious phenomenon. *Journal of Chemical Ecology* **34**, p. 1146-1148.

- Vet L.E.M. & Dicke M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* **37**, p. 141-172.
- Visscher P.K., Vetter R.S. & Robinson G.E. (1995). Alarm pheromone perception in honey-bees is decreased by smoke (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behavior* **8**, p. 11-18.
- von Frisch K. (1938). Zur psychologie des Fische-Schwarmes. *Naturwissenschaften* **26**, p. 601-606.
- Wadhams L.J. (1990). The use of coupled gas chromatography: electrophysiological techniques in the identification of insect pheromones. In A.R. McCaffery, A.R. Wilson (Ed.), *Chromatography and isolation of insect hormones and pheromones*, p. 289-298. Plenum, New York/London.
- Wager B.R. & Breed M.D. (2000). Does honey bee sting alarm pheromone give orientation information to defensive bees? *Annals of the Entomological Society of America* **93**, p. 1329-1332.
- Watson G.J., Hamilton K.M. & Tuffnail W.E. (2005). Chemical alarm signaling in the polychaete *Nereis (Neanthes) virens* (Sars) (Annelida: Polychaeta). *Animal Behaviour* **70**, p. 1125-1132.
- Wientjens W.H., Lakwijk A.C. & Vanderma T. (1973). Alarm pheromone of grain aphids. *Experientia* **29**, p. 658-660.
- Wilson E.O. (1971). *The insect societies*. Oxford University Press, London, 548p.
- Wilson E.O. & Hölldobler B. (1985). Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **32**, p. 3-22.
- Wilson E. O. & Regnier, F. E. (1971). The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. *American Naturalist* **105**, p. 279-289.
- Wisenden B.D. & Millard M.C. (2001). Aquatic flatworms use chemical cues from injured conspecifics to assess predation risk and to associate risk with novel cues. *Animal Behavior* **62**, p. 761-766.
- Witkin S.R. & Fitkin M.S. (1979). Chickadee alarm calls: does mate investment pay dividends? *Animal Behavior* **27**, p. 1275-1276.
- Wittstock U. & Gershenzon J. (2002). Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Current Opinion in Plant Biology* **5**, p. 300-3007.
- Wohlers P. (1980). Escape responses of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, to alarm pheromones and additional stimuli. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **27**, p. 156-168.
- (1981). Effect of the alarm pheromone (E)-beta-farnesene on dispersal behaviour of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **29**, p. 117-124.
- (1982). Effect of alarm pheromone (E)-beta-farnesene on aphid behavior during flight and after landing on plants. *Zeitschrift für Angewandte Entomology* **93**, p. 102-108.
- Wyatt T.D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour*. The press syndicate of the University of Cambridge, Oxford.
- Xiangyu J.G., Zhang F., Fang Y.L., Kan W., Zhang G.X. & Zhang Z.N. (2002). Behavioural response of aphids to the alarm pheromone component (E)-beta-farnesene in the field. *Physiological Entomology* **27**, p. 307-311.
- Zhu J.W., Cossé A.A., Obrycki J.J., Boo K.S. & Baker T.C. (1999). Olfactory reactions of the twelve-spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* and the green lacewing, *Chrysoperla carnea* to semiochemicals released from their prey and host plant: electroantennogram and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology* **25**, p. 1163-1177.

(123 réf.)